

Paléontologie

STU S3



Shop

- Cahiers de Biologie + Lexique
- Accessoires de Biologie



Etudier

Visiter [Biologie Maroc](http://www.biologie-maroc.com) pour étudier et passer des QUIZ et QCM en ligne et Télécharger TD, TP et Examens résolus.

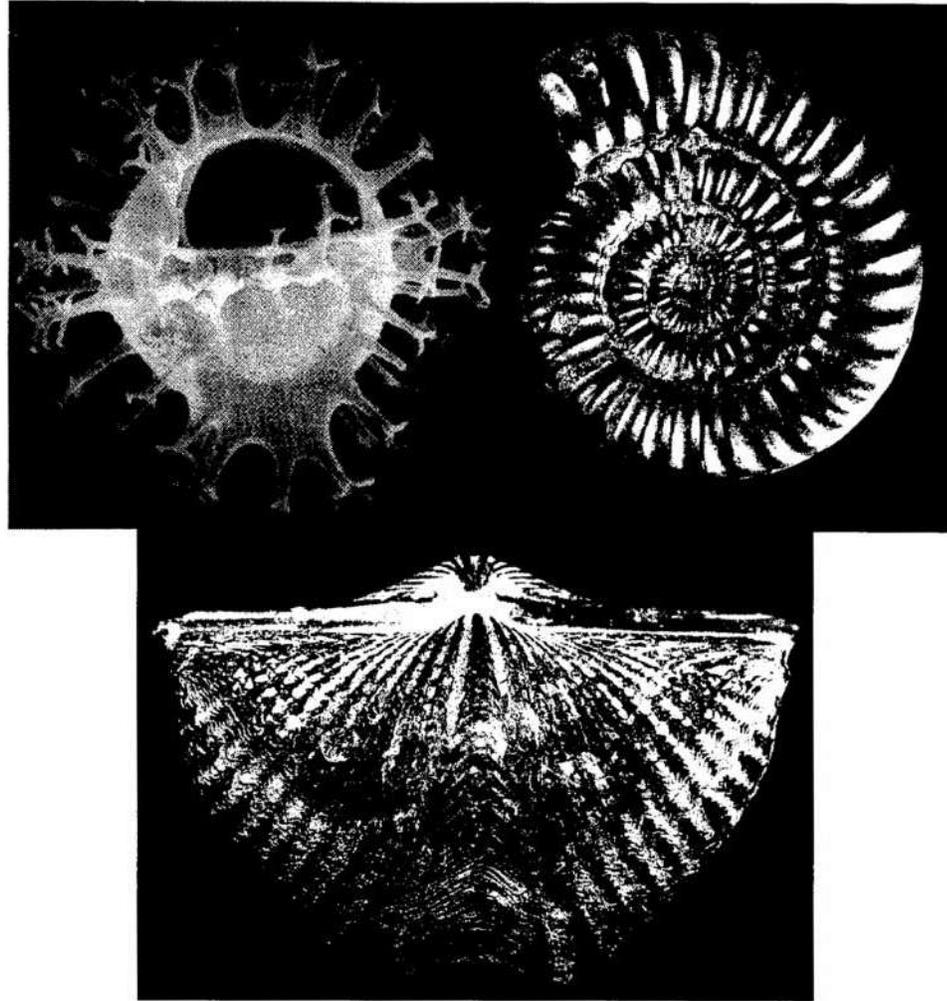


Emploi

- CV • Lettres de motivation • Demandes...
- Offres d'emploi
- Offres de stage & PFE

PALÉONTOLOGIE

SCT-2210



Notes de cours préparées par
Anne de Vernal avec la collaboration de Julie Leduc

HIVER 2000

Département des Sciences de la Terre

UQAM

TABLE DES MATIÈRES

Chapitre 1 – Introduction	1
1.1 Nature des archives paléontologiques (fossilisation).....	1
1.2 Taphonomie et paléoécologie.....	1
1.3 Taxinomie et systématique (classification).....	3
Chapitre 2 - La vie au Précambrien	7
2.1 L'origine de la vie (indices géologiques et paléontologiques).....	7
2.2 Les stromatolites.....	12
Chapitre 3 & 4 - Les Protistes	16
Généralités (importance, diversité.....)	16
Écologie-paléoécologie des microflores et des microfaunes.....	17
Principes de micropaléontologie.....	18
Biostratigraphie et classification.....	19
Protistes et environnement.....	21
Nature et taille des protistes fossiles.....	22
Les algues unicellulaires.....	23
Les foraminifères.....	29
Les autres protozoaires (thécamoebiens, radiolaires, tintinnides.....)	41
Chapitre 5 - Les Métazoaires peu évolués	44
5.1 Les Porifères ou Spongiaires.....	44
5.2 Les Archéocyathes.....	50
5.3 Les Cnidaires.....	52
Hydrozoaires.....	52
Scyphozoaires.....	52
Anthozoaires.....	53
Chapitres 6 & 7 - Les Mollusques	65
Généralités (importance, diversité, morphologie, classification, biostratigraphie.....)	65
Les Lamellibranches.....	68
Les Gastéropodes.....	72
Les Céphalopodes.....	75
Nautiloïdes.....	76
Ammonoïdes.....	76
Bélemnitoïdes.....	77

Chapitre 8 - Les Lophophoriens	82
8.1 Les Bryozoaires.....	82
8.2 Les Brachiopodes (articulées et inarticulés).....	85
Chapitre 9 - Les Arthropodes	92
Généralités (anatomie et classification).....	92
Les Trilobites.....	96
Les Ostracodes.....	107
Les Cirripèdes.....	112
Chapitre 10A - Les Échinodermes	114
Généralités.....	114
Les Crinoïdes.....	114
Les Échinoïdes.....	115
Chapitre 10B - Les Graptolites	122
Généralités.....	122
Les Dendroïdes.....	122
Les Graptoloïdes.....	122
Chapitre 11 - Le Règne végétal	125
Généralités.....	125
Éléments de classification (Bryophytes et Trachéophytes).....	125
Spores et Grains de pollen.....	127
Écologie-paléoécologie.....	127
Chapitre 12 - Les Vertébrés	132
Liste de références	136
Annexe 1 – Recommandations pour les travaux pratiques	137

CHAPITRE 1 - INTRODUCTION

1.1. Nature des archives paléontologiques

Les fossiles sont des restes d'organismes biologiques qui ont été préservés à la faveur de conditions particulières ou de leur nature, résistante à l'altération et à la dégradation. De façon générale, la fossilisation de matériaux biogénique est favorisée par un enfouissement rapide dans le sédiment, limitant la dégradation bactérienne et l'altération.

Quelques exemples de milieux particuliers favorisant une fossilisation de parties peu résistantes:

- glace (e.g. Hominidés ou Mammouths entiers);
- ambre (e.g. Insectes);
- tourbières;
- sédiments fins préservant des empreintes (cf. ichnologie) ou des moulages;
- ozocérite (paraffine naturelle; e.g. Rhinocéros laineux);

Certaines conditions physico-chimiques peuvent aussi concourir à des processus diagénétiques favorisant la fossilisation de parties molles:

- minéralisation
- Pétrification
- pyritisation
- phosphatisation
- calcification

Les fossiles les plus abondants sont issus de parties 'dures' qui sont particulièrement résistantes en raison de leur composition chimique. Différents matériaux biogéniques sont ainsi fossilisés de façon privilégiée:

- matière organique réfractaire (e.g. sporo-pollinique des grains de pollen, chitine des kystes de dinoflagellés, lignine de fragment de bois...)
- matériel siliceux (e.g. frustules des diatomées)
- matériel phosphaté (cf. phosphate de calcium; e.g. dents, conodontes)
- matériel carbonatés (cf. calcite ou aragonite; e.g., coquilles de mollusques, tests de foraminifères....)

1.2. Taphonomie et paléoécologie

Les fossiles ne représentent qu'une partie fragmentaire des populations vivantes du passé, soit des paléobiocénoses. Il constituent souvent des thanatocénoses. Les processus intervenant lors de la transformation des biocénoses en thanatocénoses relèvent du domaine de la **taphonomie**.

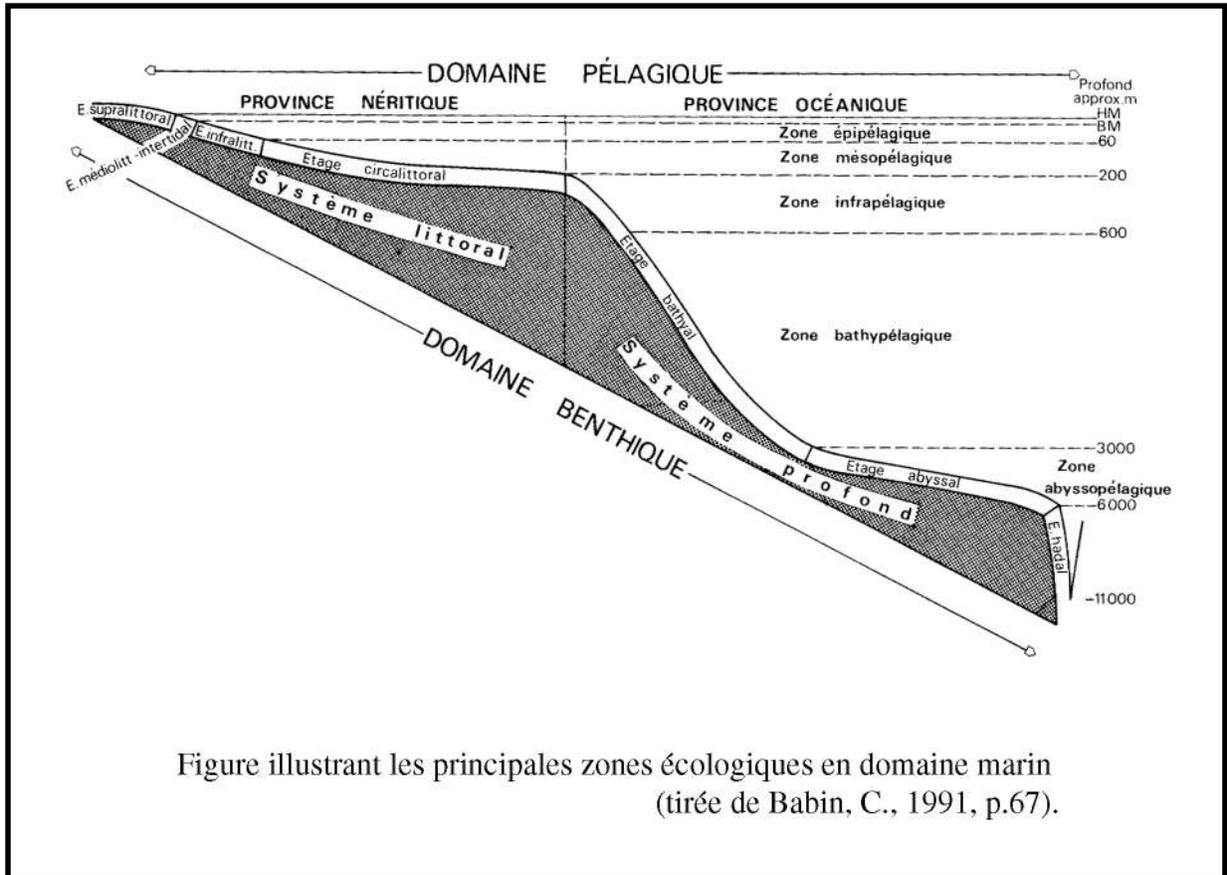


Figure illustrant les principales zones écologiques en domaine marin
(tirée de Babin, C., 1991, p.67).

La taphonomie qui représente l'histoire post-mortem des organismes biologiques peut être résumée en trois étapes principales:

- la nécrolyse, soit la décomposition des parties molles;
- la biostratinomie, soit les processus de transport et de sédimentation avant l'enfouissement;
- la diagénèse, soit tous les processus de transformation de la matière biogénique pendant et après enfouissement.

La préservation des fossiles, même les plus résistants, peut-être grandement affectée par les caractéristiques chimiques du milieu de dépôt (e.g., dissolution des carbonates en dessous du seuil de compensation des carbonates ou en milieu acide, oxydation de la matière organique en milieu oxydant...).

Après enfouissement et fossilisation dans un dépôt sédimentaire, il peut y avoir érosion et transport du sédiment et des fossiles qui y sont incorporés. Il y a alors remaniement des fossiles qui subissent parfois une altération mécanique et/ou chimique et se resédimentent dans un milieu de dépôt ne représentant pas leur environnement d'origine.

La prise en compte de la taphonomie est indispensable dans une perspective paléoécologique. La paléoécologie est l'étude des relations entre les organismes fossiles et leur environnement. Elle peut viser à retracer le mode de vie d'organisme fossiles (paléoautécologie) sinon à reconstituer les paléobiocénoses (paléosynécologie) et l'environnement dans lequel elles se sont développées.

En paléoautécologie et paléosynécologie, des approches descriptives et empiriques sont utilisées. Elles peuvent être jumelées à des approches quantitatives ou statistiques. En paléoautécologie, on réalise souvent des mesures morphométriques; en paléosynécologie, on procède au dénombrement de taxons au fins de calculs de pourcentages, de concentrations, de flux, ou d'analyses multivariées. La paléosynécologie peut conduire à l'étude de la dynamique des populations, à établir des relations quantitatives entre les assemblages fossiles et l'environnement et à retracer les environnements du passé.

1.3. Taxinomie et systématique

Dans le domaine des sciences naturelles, chaque objet (par exemple un fossile) se doit d'être désigné par un nom (taxon). Afin de faciliter les communications, des conventions doivent être adoptées. Une nomenclature est ainsi définie en référence à un système de classification. Les règles de la classification permettant de définir les taxons (cf. critères diagnostiques) relèvent de la taxinomie. Les relations entre les taxons et leurs regroupement selon un ordre hiérarchique relèvent de la systématique. En paléontologie, on suit généralement les règles édictées dans le Code international de nomenclature zoologique.

Quelques conventions concernant la nomenclature utilisée en paléontologie sont énumérées ci-dessous.

- * Utilisation d'une nomenclature binominale (cf. Linnée 1758), soit désignation des fossiles par leurs noms de genre et d'espèce (e.g. *Homo sapiens*)
- * Genres et espèces portent des noms latins et s'écrivent en italique
- * Une espèce, en paléontologie, représente un ensemble d'individus, d'aspects semblables ayant des caractères distinctifs au sein d'un même genre (le concept biologique d'espèce qui inclut la capacité d'engendrer des individus féconds peut difficilement être exploité de façon systématique en paléontologie)
- * Les systèmes de classification en vigueur font référence aux niveaux hiérarchiques suivants selon leur ordre d'importance: **Règne, Embranchement (ou phylum ou division), Classe, Ordre, Famille, Genre, Espèce**. Des niveaux hiérarchiques intermédiaires (e.g. sous-règne, superclasse) ou des catégories infraspécifiques (sous-espèce, forme, morphotype) sont parfois utilisés.

Différents systèmes de classification existent. Bien que les noms d'espèces soient généralement les mêmes d'une classification à une autre, la désignation des taxons selon un ordre supérieur peuvent être différents selon la systématique. En paléontologie, trois principales approches sont utilisées à des fins de systématique:

- Systématique évolutionniste (ou éclectique)
- Systématique phénétique
- Systématique phylogénétique (ou cladistique)

Lexique:

Diagnose: détermination des caractéristiques morphologiques d'un taxon (par exemple, au niveau de l'espèce ou du genre)

Nomenclature: ensemble de termes employés dans une science ou une technique, se référant à une classification

Taxinomie (taxonomie): science des lois de classification des formes vivantes; aspects théoriques et pratiques concernant les systèmes de classification

Taxon (taxum): unité systématique ou taxinomique

Espèce: ensemble d'individus, d'aspect semblable ayant des caractères distinctifs au sein d'un même genre et capables d'engendrer des individus féconds

Systématique: science de classification des formes vivantes (selon un système hiérarchisé, souvent phylogénétique)

Phylogénie: formation, développement des espèces au cours de l'évolution

Phylum: souche primitive d'une série généalogique

Embranchement: regroupement de taxons à un haut niveau hiérarchique

Classification: distribution par catégories (varie selon les codes de nomenclature - botanique, zoologique, paléontologique)

Clade: lignée monophylétique

Système de classification selon cinq règnes (d'après Whittaker, 1969)

MONÈRES

Caractères distinctifs: cellules procaryotes, unicellulaires ou coloniales; absence de plastides (organes destinés à la métabolisation du carbone par photosynthèse) et de mitochondries (particules cytoplasmiques associées à la respiration intracellulaire), et de flagelles bien développés; reproduction asexuée par fission ou clonage

Principaux représentants: bactéries, algues bleues-vertes.

Mode de nutrition: absorption surtout, quelques groupes font de la photosynthèse ou de la chimiosynthèse.

Age d'origine: environ 3.8 milliards d'années ? (les plus anciennes évidences = stromatolites; traces de cellules filamenteuses; composition isotopique du carbone).

PROTISTES

Caractères distinctifs: unicellulaires eucaryotes constituant un groupe hétérogène; présence de plastides chez certains et/ou de flagelles bien développés; reproduction sexuée et asexuée.

Principaux représentants: Chrysophytes, Pyrrophytes, Protozoaires.

Mode de nutrition: photosynthèse, absorption et/ou ingestion.

Age d'origine: environ 1.8 à 1.5 Ma (précurseurs connus = acritarches).

CHAMPIGNONS (Thallophytes non-photosynthétiques)

Caractères distinctifs: cellules à un ou plusieurs noyaux dispersés, isolées ou formant des filaments tubulaires (hyphes constituant le mycélium); sessile, habitant sur la source alimentaire; reproduction sexuée ou asexuée; absence de plastides ou pigments photosynthétiques.

Mode de nutrition: absorption (saprophyte, parasite ou symbiotique).

Age d'origine: Sans doute plus d'un milliard d'années.

PLANTES

Caractères distinctifs: organismes pluricellulaires munis de plastides; sessiles, généralement fixés à un substrat.

Principaux représentants: algues pluricellulaires, bryophytes, trachéophytes (ptéridophytes, spermatophytes).

Mode de nutrition: photosynthèse.

Age d'origine: au moins 400 Millions d'années pour les plantes vasculaires, les non-vasculaires étant certainement plus anciennes.

ANIMAUX

Caractères distinctifs: organismes pluricellulaires; reproduction sexuée.

Principaux représentants: Invertébrés (porifères, coelentérés, bryozoaires, brachiopodes, mollusques, arthropodes, échinodermes, hémicordés) et vertébrés (poissons, reptiles, oiseaux, mammifères).

Mode de nutrition: ingestion.

Age d'origine: sans doute 630 millions d'années pour les premiers métazoaires (cf. faunes édiacariennes). Développement des premiers vertébrés (agnathes) au Cambrien supérieur, des amniotes au Carbonifère et des mammifères au Crétacé.

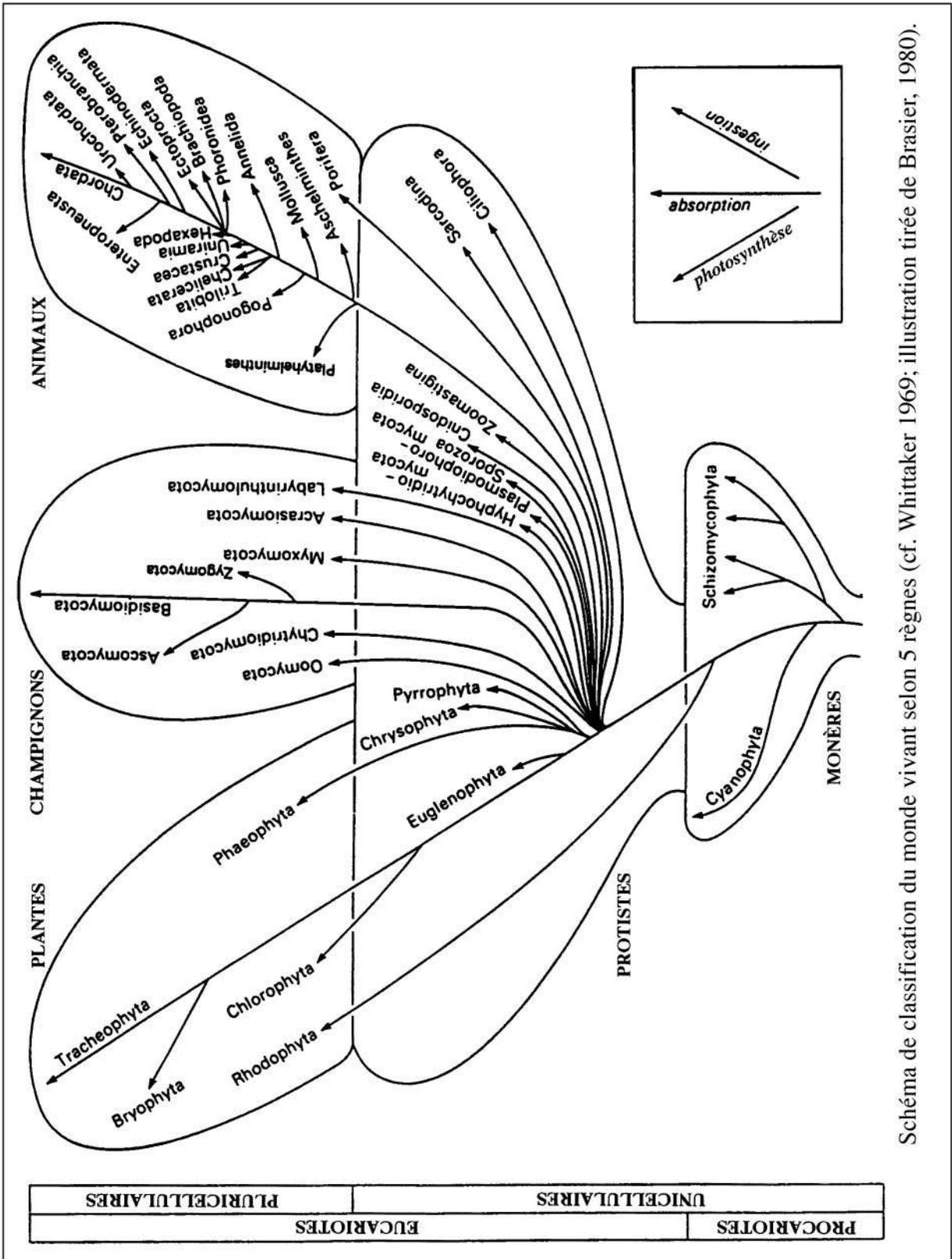


Schéma de classification du monde vivant selon 5 règnes (cf. Whittaker 1969; illustration tirée de Brasier, 1980).

CHAPITRE 2 — LA VIE AU PRÉCAMBRIEN

2.1. L'origine de la vie

Quelques hypothèses

- Le “créationnisme”.
- La théorie de la génération spontanée défendue par Pouchet, mais critiquée par Pasteur (XIX^{ème}) suite à la démonstration de l'activité bactérienne.
- Découverte de l'ontogénèse, soit le développement de l'individu de la fécondation à l'état adulte, par van Leeuwenhoek en 1660.

- La **panspermie** (cf. Kelvin, fin du XIX^{ème}), soit une théorie proposant un ensemencement de la terre par des micro-organismes d'origine extra-terrestre.

- L'**hypothèse d'Oparin & Haldane** (“bouillon primitif”), formulée dans les années 1925-1930, stipule que des molécules organiques initiales se sont formées à partir de gaz atmosphériques soumis à un fort rayonnement énergétique. Les expériences de Miller et Urey (1953), suivies par de nombreuses autres, appuient cette hypothèse. Des expériences en milieu clos, à partir de gaz réducteurs soumis à des décharges électriques, ont permis de synthétiser des acides aminés (notamment acide cyanhydrique). Selon l'hypothèse d'Oparin, un “bouillon primitif” se serait développé, sans doute dans l'eau (protection contre les UV), à partir de composés organiques qui auraient contribué à la formation de **coarcervats** (gouttelettes de protéines et d'acides nucléiques formées par concentration de solutions colloïdales, capables d'absorber différentes substances, de croître et de se multiplier par fractionnement).
- Problèmes: en dépit d'expérimentations multiples, on ne parvient pas à synthétiser certains acides aminés fondamentaux nécessaires pour la formation de membranes cellulaires et de la plupart des enzymes; les rendements sont faibles et des molécules “poisons” sont produites.

- L' **hydrothermalisme** (cf. Corliss 1981) pourrait être à l'origine de synthèse de composés organiques (de type bactéries anaérobies chimiotrophes semblables à celles observées à proximité des “fumeurs noirs” actuels).
- Problème: la température élevée des sources hydrothermales est incompatible avec la synthèse et la préservation d'acides aminés et d'acides nucléiques.

- La **chimie de surface** (ou catalyse hétérogène) a sans doute joué un rôle déterminant sur la concentration et le tri de macro-molécules à l'origine des premières cellules (note: une cellule représente environ 10¹² atomes). Les argiles, grâce à leur structure, leur capacité d'absorption et leur pouvoir catalytique, ont pu contribuer aux premiers stades de croissance et de polymérisation des molécules organiques (cf. Cairns-Smith 1974).

- La **chimie prébiototique et l'ARN**: la formation de la cellule originelle capable de se multiplier pose un problème puisque les acides nucléiques (indispensables comme mémoire héréditaire et pour la synthèse des protéines) sont produits par la synthèse des protéines et enzymes pour guider sélectivement les réactions biochimiques. Les études sur l'ARN (acide ribonucléique) réalisées dans les années 1980 fournissent un élément de réponse: l'ARN peut servir de catalyseur et de code génétique en dépit de l'absence de protéine-enzymes. Une vie primitive fondée sur l'ARN se serait développée; le système ADN-enzymes protéiniques, plus performant, serait apparu plus tard.
(note: une classification des bactéries en deux règnes a été proposée sur la base de la présence exclusive ou non d'ARN, c'est à dire les Archaeobactéries et Eubactéries)

- L'**endosymbiose** serait à l'origine du développement de cellules complexes (avec plastes, mitochondries, etc.) à partir de cellules simples; elle expliquerait l'évolution des eucaryotes à partir de procaryotes. Il s'agit d'une hypothèse développée dans les années 1970 (e.g. Margulis) qui est maintenant largement acceptée.

L'atmosphère

- L'atmosphère primitive, développée notamment par dégazage de la planète, avait sans doute une composition semblable à celle des émissions volcaniques; elle était probablement composée d'eau, de CO₂, d'azote, de méthane et d'ammoniac, mais était dépourvue d'oxygène libre.

- Le refroidissement de la planète, accompagné de condensation de la vapeur d'eau (formation des océans), a sans doute entraîné l'absorption du CO₂, et le développement d'une atmosphère dominée par l'azote.

- L'**oxygène libre** dans l'atmosphère apparaît vers 2.7 milliards d'années et serait liée au développement de l'activité photosynthétique. Deux indices sont livrés par les archives géologiques: présence de fer ferrique ("*banded iron formation*" = formations de fer rubané); présence de pristane, soit des traces chimiques de la chlorophylle.

- Les concentrations en O₂ dans l'atmosphère ont progressivement augmentées pour atteindre un seuil permettant la respiration, et par suite le développement d'une couche d'ozone, vers 1.8-1.5 milliards d'années. On observe alors le développement des protistes et une diversification de la vie.

Les 'paléobiocénoses' du Précambrien (quelques jalons)

- Les plus anciens témoins organiques du développement de la vie sont datés de 3.8 milliards d'années.

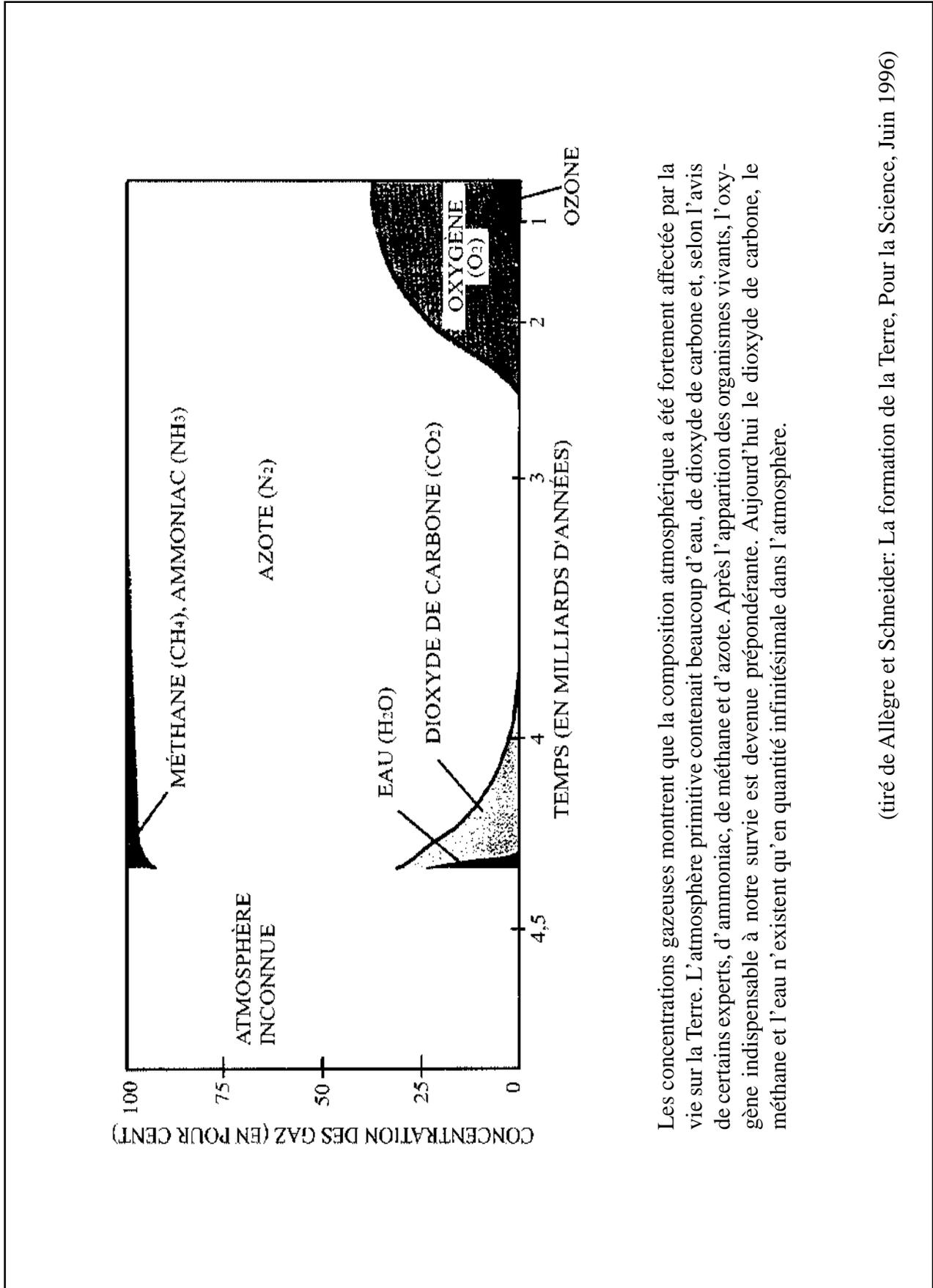
- Les plus anciennes traces d'activité photosynthétique sont datées de 2.7 milliards d'années.

- Les **stromatolites** (structures organo-sédimentaires résultant de l'activité biologique des monères) constituent les principaux représentants d'une activité biologique à l'Archéen et leur distribution était particulièrement étendue au Protérozoïque.

- Diversification de la vie au Protérozoïque(e.g., faunes de 'Shelly' et formation de Gunflint)

au Canada).

- Apparition des métazoaires à la fin du Protérozoïque (~ 670 Ma; e.g., faunes d'Ediacara) et diversification rapide (e.g., gisements de Burgess Pass, début Cambrien ~570 Ma).



Les concentrations gazeuses montrent que la composition atmosphérique a été fortement affectée par la vie sur la Terre. L'atmosphère primitive contenait beaucoup d'eau, de dioxyde de carbone et, selon l'avis de certains experts, d'ammoniac, de méthane et d'azote. Après l'apparition des organismes vivants, l'oxygène indispensable à notre survie est devenue prépondérante. Aujourd'hui le dioxyde de carbone, le méthane et l'eau n'existent qu'en quantité infinitésimale dans l'atmosphère.

(tiré de Allègre et Schneider: La formation de la Terre, Pour la Science, Juin 1996)

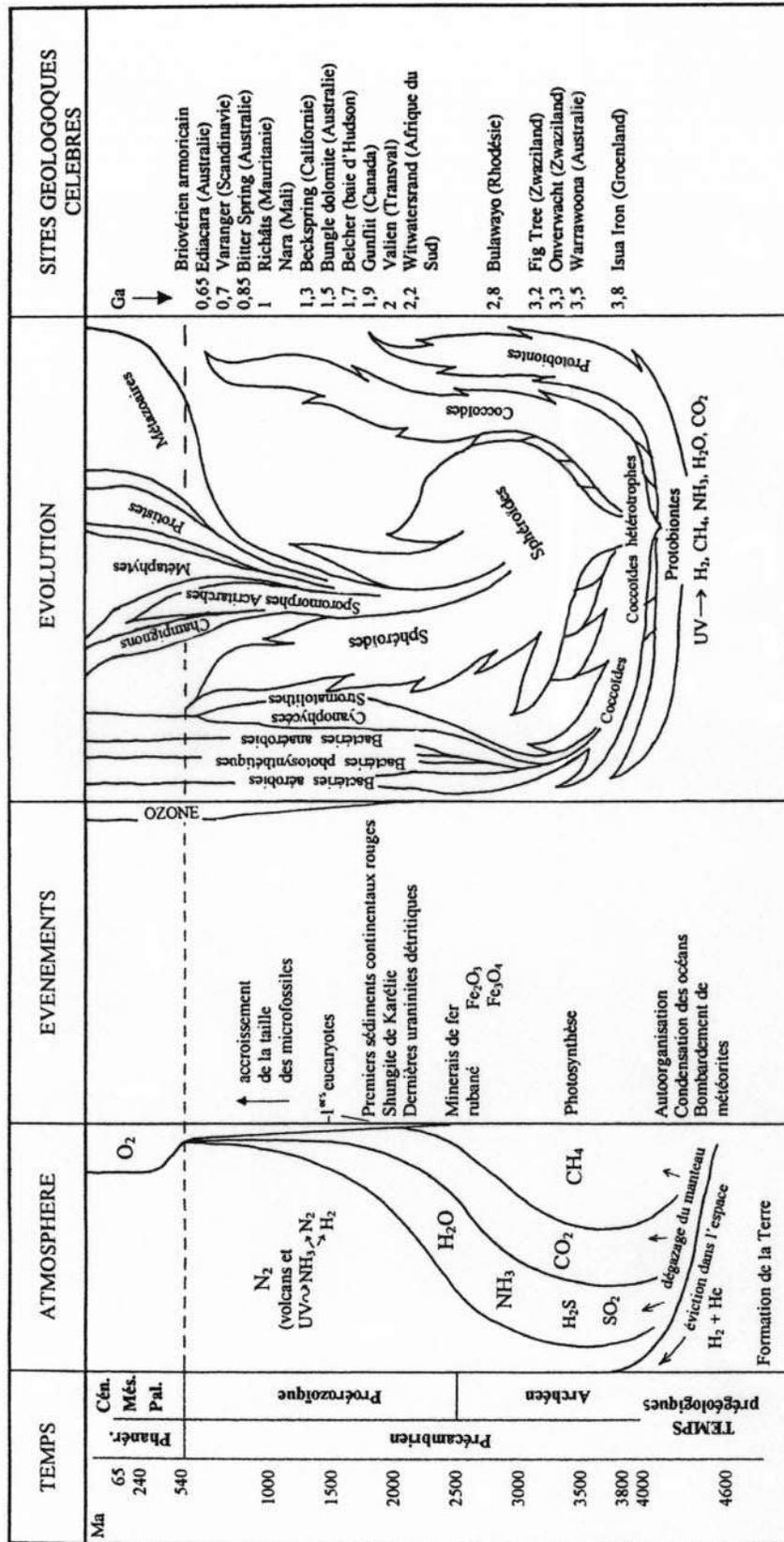


Figure synoptique rassemblant quelques données importantes sur l'origine et le développement de la vie. (Tirée de Lethiers, F., 1998).

2.2. Les Stromatolites

Définition

Structures laminaires organo-sédimentaires produites par le piégeage de sédiment et/ou précipitation de carbonate en relation avec la croissance et les activités métaboliques de Cyanophytes et/ou de bactéries (monères ou procaryotes).

Terme introduit par Kalkowsky en 1908.

Biologie des Cyanophytes

- Procaryotes de petite taille (1-25µm) de forme sphérique (coccoïdes), ovoïde, discoïdale, cylindrique ou pyriforme;
- absence de membrane nucléaire, de mitochondries, ou de vacuoles;
- présence de pigments photosynthétiques (notamment phycocyanine) distribués en lamelles dans la cellule;
- cellules isolées ou coloniales à l'intérieur d'une gaine muscillagineuse;
- structure des colonies de forme variable (régulière, irrégulière, unisériée, sphérique, filamenteuse, digitée...); les cellules d'une colonie filamenteuse constituent le trichome;
- reproduction asexuée par division cellulaire (fission binaire), par fragmentation, formation d'endospores...

Classification des Cyanophytes

- règne des monères; division des Cyanophytes, classe des Cyanophyceae;
- classification établie sur la base du niveau d'organisation des cellules en colonie, du type de reproduction, du type de ramification, de la présence d'hétérokystes;
- deux ordres principaux sont distingués: les Chroococcales dont les cellules sont isolées ou forment des colonies peu organisées; les Nostocales dont les cellules forment des colonies filamenteuses dites trichomes.

Morphologie et classification des stromatolites

- corps laminaires formés d'une matrice alguo-bactérienne et de sédiments fins (piégés et scellés dans les gaines muscillagineuses) et/ou de précipitations carbonatées;
- classification au niveau du genre sur la base de la forme des corps laminaires (planaire, conique, colonnaire, ramifiée, oncolithique), du type de ramification, de la morphologie des zones marginales, et de la géométrie des laminations;
- classification au niveau de l'espèce généralement sur la base de la géométrie des laminations et de la texture observée au microscope;

Distribution stratigraphique

- Archéen (près de 3500 Ma) à l'actuel;
- distribution très étendue dès le début du Protérozoïque;
- acmé entre ~ 1650 et 500 Ma.

Écologie des Cyanophytes

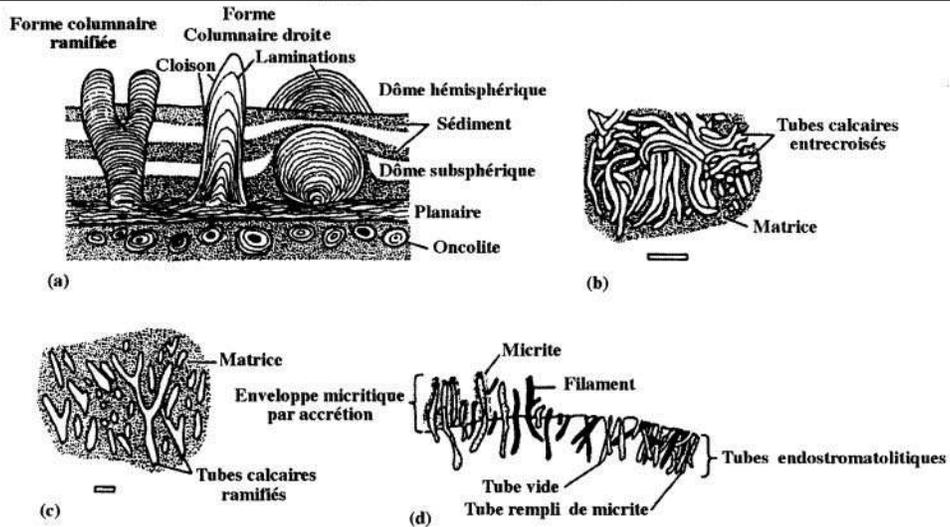
- organismes auto-suffisants;
- tolèrent de faibles concentrations d'oxygène et des environnements anaérobies;
- ont la capacité de fixer l'azote;
- tolèrent de larges spectres de températures (environnements polaires à hydrothermaux);
- supportent la dessiccation;
- préférence pour les milieux neutres ou alcalins;
- pigments permettant la photosynthèse en dépit d'une faible énergie lumineuse;
- résistance vis-à-vis les UV

Écologie-Paléoécologie des stromatolites

- rôle important pour ce qui concerne la précipitation de CaCO₃ et la sédimentation carbonatée dans les milieux peu profonds;
- sans doute représentatifs de formes de vie primitives et d'une activité photosynthétique significative à l'origine de l'oxygène libre;
- très répandus au Précambrien, peut-être en raison d'une faible compétition;
- dans le Précambrien et le Paléozoïque, certains constituent d'épaisses formations calcaires (dizaine de mètres), sinon des revêtements continus que l'on associe à des milieux marins;
- relativement rares à l'actuel, mais présents dans certains milieux marins intertidaux ou à faible profondeur, le long de lacs salés, en rivière (cf. travertins);
- origine des laminations (micrométriques à millimétriques) sans doute variable (rythme diurne, saisonnier ?).

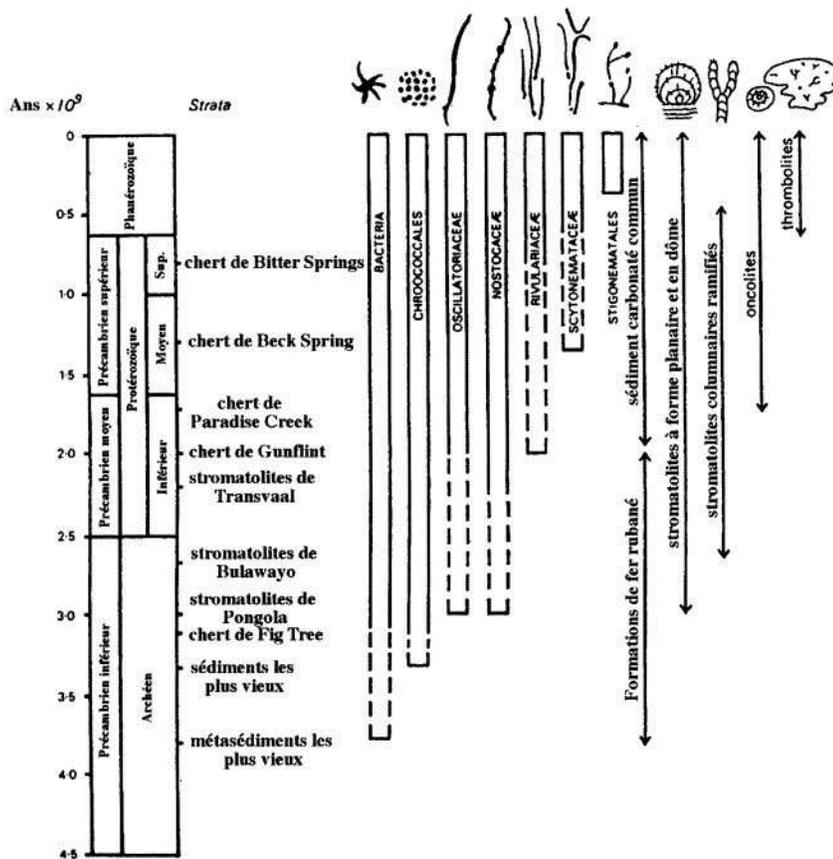
Quelques genres types de stromatolites:

- *Conophyton* (signalé en Australie, USA, Russie, Afrique); lamines de 1mm formant des colonnes pouvant atteindre 10 m de hauteur;
- *Collenia* (par exemple, dans le Protérozoïque du Labrador); lamines de 1 mm formant des constructions hémisphériques pouvant s'étaler sur des km²; parfois développés sur des surfaces craquelées;
- *Archaeozoon acadense* (par exemple au Nouveau-Brunswick); formes ramifiées d'environ 2 mm de diamètre;
- *Cryptozoon proliferum* (par exemple à l'Ordovicien dans les basses terres du Saint-Laurent); formes colonnaires de dimensions centimétriques à métriques.



Structures sédimentaires associées aux cyanobactéries. (a) Stromatolites types en section verticale (x1); (b) tubes de *Girvanella* dans un oncolite; (c) tubes de *Ortonella* dans un oncolite; (d) coupe d'un endostromatolite. Échelle=100µm.

(Modifié de Brasier, M.D., 1980, p. 12)

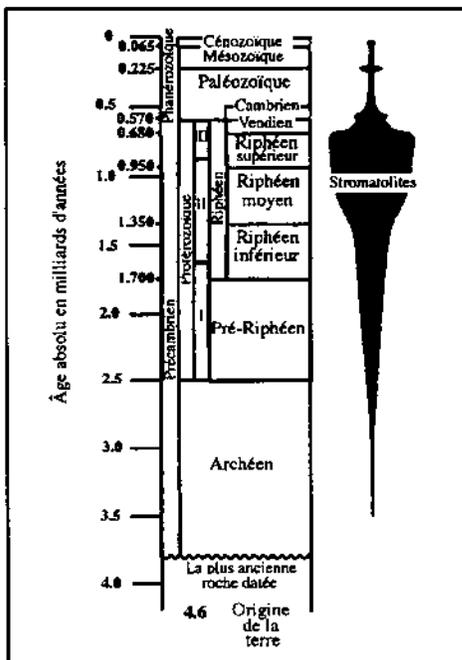


Distribution des principaux groupes de procaryotes et de leurs structures strimatolitiques à travers l'échelle des temps géologiques.

(Modifié de Brasier, M.D., 1980, p. 14)

Milieu de développement	Eaux douces		Eaux salées	
	0	5	10	35
Salinité	0 m à 12 m (jusqu'à 60 m)		0 m à 0,5 m (jusqu'à 4 m)	
Bathymétrie	Grande		Faible	
Morphologie	Biohermes, trottoir algaire, encroûtement en plan, enc. cylindrique, enc. de blocs, enc. de galets, oncolites		Oncolites, biohermes	
Ornementation	Moyenne à forte		Faible	
Phase carbonatée	Calcite		Calcite, aragonite, dolomite, hydromagnésite	
Minéralisation	Précipitation biologique (piégeage)		Précipitation biologique	
Cyanophycées filamenteuses	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Schizothrix fasciculata</i>, <i>S. calcicola</i>, <i>S. lateritia</i>, <i>S. lacustris</i>, ... - <i>Rivularia biassoletiana</i>, <i>R. huematites</i> - <i>Calothrix fusca</i>, <i>C. parietina</i>... - <i>Scytonema myochrous</i>... - <i>Dichotrix</i> - <i>Homentrix</i> - <i>Amphitrix</i> 		<ul style="list-style-type: none"> - <i>Microcoleus chthonoplastes</i> - <i>Lyngbya confervoides</i>, <i>L. martensiana</i>, <i>L. aestuarii</i> - <i>Schizothrix splendida</i>, <i>S. gracilis</i>,... - <i>Dichotrix gypsophila</i> - <i>Calothrix crustacea</i> - <i>Phormidium molle</i> - <i>Spirulina</i> 	
Cyanophycées unicellulaires	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Chroococcus</i> 		<ul style="list-style-type: none"> - <i>Aphanothece packardii</i>, <i>A. halophytica</i> - <i>Chroococcus turicensis</i>, <i>C. membraninus</i> - <i>Aphanocapsa montana</i>, <i>A. littoralis</i> - <i>Johannesbaptistia pellucida</i> - <i>Entophysalis</i> - <i>Pleurocapsa</i> 	

Critères de distinction des stromatolites développés dans les milieux aquatiques récents. (Modifié à partir de Casanova, 1986).



Répartition dans le temps et abondance relative des Stromatolites. Ils ont atteint leur acmé dans la partie supérieure du Riphéen.

CHAPITRES 3 & 4 — LES PROTISTES

Généralités

Aperçu de la classification des protistes fossiles (voir figures jointes)

Le règne des protistes regroupe les eucaryotes (cellules complexes munies de noyau) unicellulaires.

Il est subdivisé en deux sous-règnes, selon le niveau trophique de ses représentants: les protozoaires et les algues.

(1) les **Protozoaires** sont des organismes hétérotrophes (c'est-à-dire, fixant le carbone par ingestion). Il ont fait l'objet d'une classification par les zoologistes.

Les principaux représentants fossiles sont les suivants:

<u>phylum</u>	<u>classe</u>	<u>ordre et/ou sous-ordre*</u>	<u>nom commun</u>
Sarcodina	Rhizopoda/	Lobosia	thécamoebiens
	Granoreticulosa	Foraminiferida	foraminifères
	Actinopoda	Radiolaria	radiolaires
		Acantharia	radiolaires
Ciliophora	Ciliata	Oligotrichida-Tintinnida	tintinnides
?		Calpionellida	calpionellides
?	Chitinozoa		chitinozoaires

(2) les **protistes algaires** sont (généralement) autotrophes (c'est-à-dire, fixant le carbone par photosynthèse). Ils sont classés selon le code de nomenclature botanique.

Les principaux représentants fossiles sont les suivants:

<u>division</u>	<u>classe</u>	<u>ordre et/ou sous-ordre*</u>	<u>nom commun</u>
Pyrophyta	Dinophyceae	Peridinales, Gymnodinales	dinokystes
	? Ebriophyceae	Ebridiales	ébridiens
Chrysophyta	Chrysophyceae	Chrysomonadales- Silicoflagellina	silicoflagellés
	Bacillariophyceae	Pennales & Centrales	diatomées
	Coccolithophyceae		coccolithes
Chlorophyta	Prasinophyceae	Pterospermatales	acritarches-
	tasmanides...		
?	Chlorophyceae	Chlorococcales, Volvocales... e.g. <i>Pediastrum</i>	
?	groupe Acritarche		

* Note: la nomenclature peut différer selon les classifications.

Aperçu de la distribution stratigraphique des protistes fossiles (voir figures)

- Apparition des protistes algaires (e.g. acritarches) dès le Protérozoïque et des protozoaires (foraminifères notamment) dès le début du Cambrien.
- Diversification des protistes, en particulier des formes planctoniques, au Jurassique et Crétacé.
- Acmé des protistes en général au Crétacé.

Aperçu de la nature des protistes fossiles (voir figure)

- tests (coquilles) ou lorica agglutinant (ou arénacé): thécamoebiens, foraminifères benthiques, tintinnides
- tests de carbonate de calcium: foraminifères benthiques et planctoniques
- plaques calcitiques: coccolithes
- squelette siliceux: radiolaires, ébridiens, silicoflagellés
- valves ou frustules siliceux: diatomées
- kystes organiques: acritarches, tintinnides, dinoflagellés, prasinophytes
- membrane cytoplasmique organique: chlorophytes, prasinophytes
- coque organique: chitinozoaires, tintinnides, thécamoebiens

Aperçu de l'habitat des protistes (voir figure)

- subaérien (tourbière, sol): thécamoebiens
- lacustres benthiques ou planctoniques: thécamoebiens, chlorophytes, diatomées
- marins planctoniques ou pélagiques: foraminifères, radiolaires, tintinnides, dinoflagellés, ébridiens, diatomées, coccolithes, prasinophytes
- marins benthiques (endobiontes, épibiontes, sessiles ou vagiles): foraminifères benthiques.

Importance des protistes en géologie

- contribuent à la formation de roches sédimentaires (e.g., calcaire, craie, diatomites...);
- constituent de bons marqueurs biostratigraphiques au vu de leur évolution rapide;
- constituent de bons marqueurs paléoécologiques (milieu de dépôt, productivité biogénique, conditions hydro-climatiques...) des environnements du passé;
- leur petite taille permet l'observation d'un grand nombre d'individus à partir de petits échantillons (particulièrement utile pour l'étude de forage).

Importance des protistes en écologie-paléoécologie

- constituent un élément essentiel du réseau trophique des milieux aquatiques puisqu'ils sont à la base de la chaîne alimentaire (les protistes algaires sont responsables d'une part considérable de la productivité primaire);
- sont à l'origine de processus biochimiques pouvant avoir un certain impact (e.g., production de méthyl sulfure, pompe à CO₂)
- peuvent être à l'origine de "blooms toxiques".

Principes de micropaléontologie

Définition:

La micropaléontologie est l'étude des fossiles de petite taille (microscopique) dont l'observation requiert un microscope. La 'radiation évolutive' de la micropaléontologie à partir de la paléontologie est datée de 1660 (découverte du microscope par Antoine van Leeuwenhoek). Les protistes qui livrent des fossiles de taille microscopique, de l'ordre de 1 à 1000 micromètres, sont étudiés par les micropaléontologues. La micropaléontologie n'est cependant pas exclusive aux protistes. Des représentants fossiles microscopiques appartenant aux autres règnes font aussi l'objet d'études micropaléontologiques (e.g. pollen et spores, spicules d'éponges, ostracodes, ptéropodes...etc.).

Intérêts:

- accès à l'analyse de populations à partir de petits échantillons (e.g. carottes de forage);
- évolution rapide des organismes unicellulaires qui constituent ainsi de bons marqueurs biostratigraphiques;
- présence de microfossiles dans tous les environnements sédimentaires, ou presque;
- dépendance étroite des micro-organismes vis-à-vis les conditions physico-chimiques (excellents indicateurs paléoécologiques).

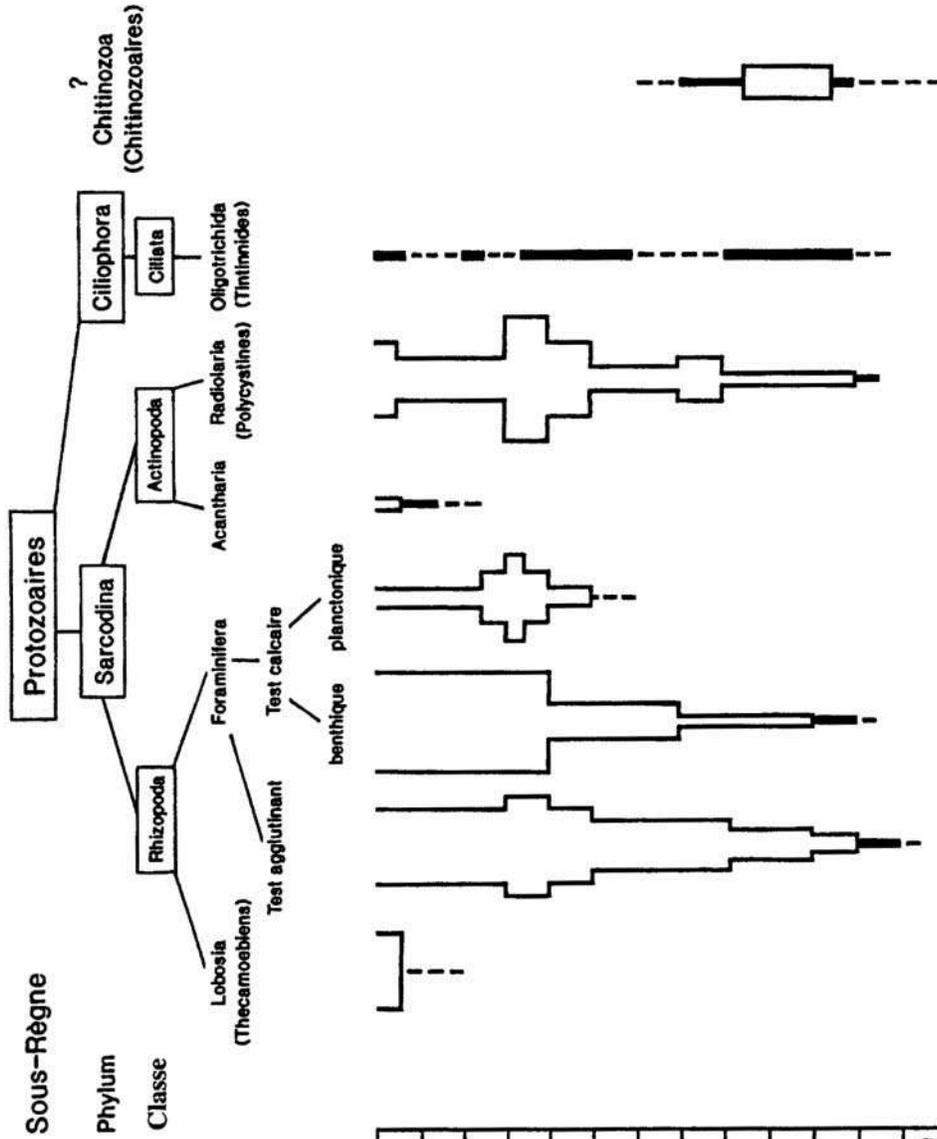
Techniques de préparation et d'observation:

- variables selon la nature chimique et la dimension des microfossiles étudiés;
- techniques de préparation mécaniques (frottis; tamisages) ou chimiques afin de concentrer les microfossiles (HCl, HF, KOH, H₂O₂ ,...);
- techniques d'observation en microscopie optique (loupe binoculaire ou microscope; X20 à X1000) en lumière transmise ou polarisante, avec ou sans système de contraste, ou en microscopie électronique (à balayage surtout).

Analyse de populations:

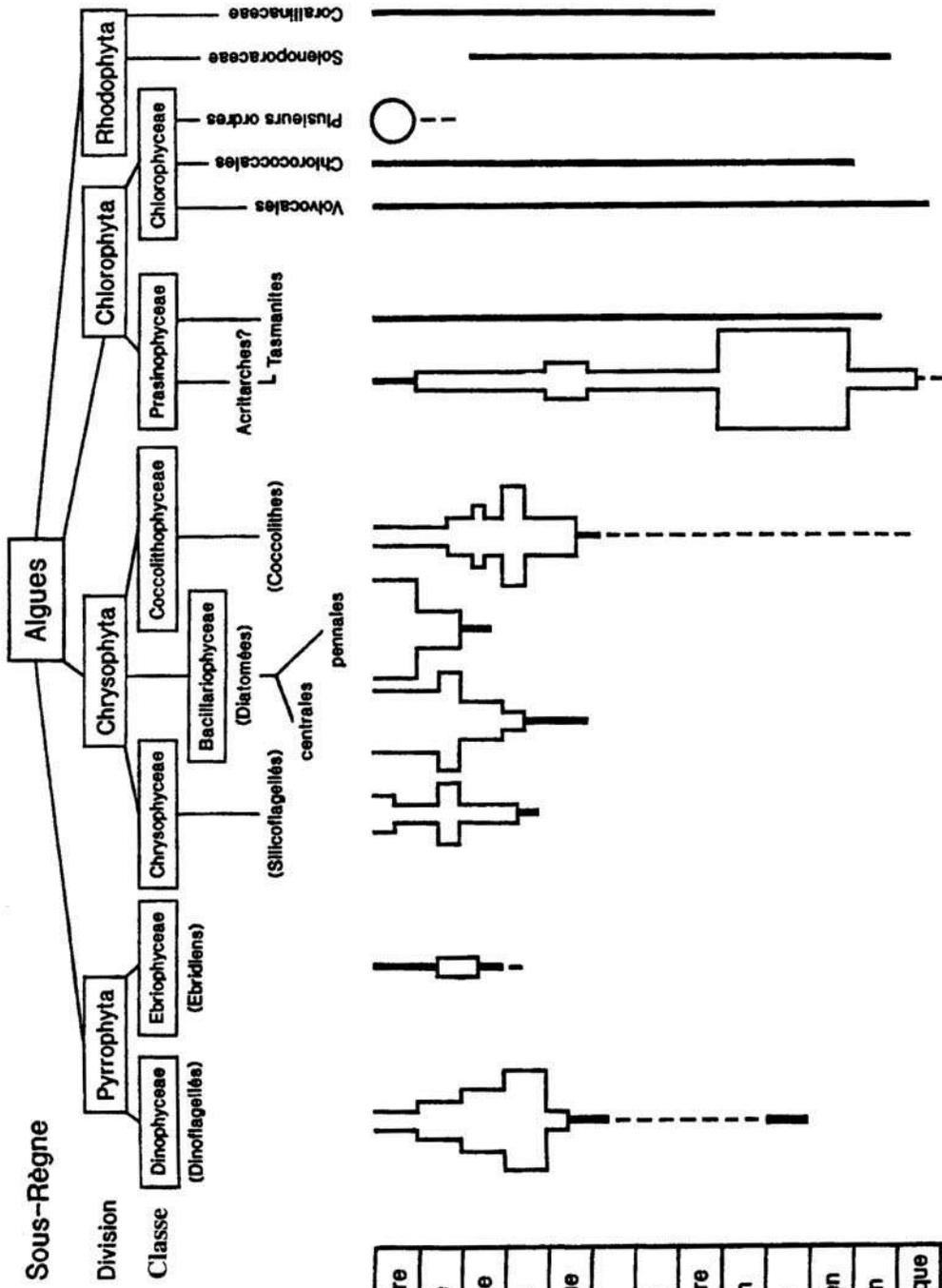
- dénombrements statistiques, calcul de concentration, de flux, de pourcentage...

**LES PROTISTES:
PRINCIPAUX REPRÉSENTANTS FOSSILES (CLASSIFICATION ET BIOSTRATIGRAPHIE)**



Quaternaire	CÉNO-ZOIQUE
Néogène	
Paléogène	
Crétacé	MÉSO-ZOIQUE
Jurassique	
Trias	
Permien	PALÉOZOIQUE
Carbonifère	
Dévonien	
Silurien	
Ordovicien	
Cambrien	Pré
Protérozoïque	
Archéen	

LES PROTISTES:
PRINCIPAUX REPRÉSENTANTS FOSSILES (CLASSIFICATION ET BIOSTRATIGRAPHIE)



Quaternaire	PALÉOZOÏQUE
Néogène	
Paléogène	MÉSO-ZOÏQUE
Crétacé	
Jurassique	
Trias	PALÉOZOÏQUE
Permien	
Carbonifère	
Dévonien	
Silurien	
Ordovicien	PALÉOZOÏQUE
Cambrien	
Protérozoïque	PÉ
Archéen	

LES PROTISTES ET LEUR ENVIRONNEMENT

Terrestre sub-aquatique	Lacustre	Néritique littoral	infralittoral	Océanique abyssal	Milieu / Taxons
—————	-----				Thecamoebiens
		—————		—————	Foraminifères agglutinants
		—————	—————		Foraminifères benthiques
		-----	-----	—————	Foraminifères planctoniques *
				—————	Radiolaires *
		—————	—————		Tintinnides *
		—————	-----	-----	Chitinozoaires
	—————	—————	—————	—————	Dinoflagellés *
		—————	-----	-----	Ebridiens *
		-----	—————	—————	Silicoflagellés
	—————	—————	-----	-----	Diatomées pennales **
	-----	—————	—————	—————	Diatomées centrales *
		-----	—————	—————	Coccolithes *
		-----	—————	—————	Prasinophytes *
-----	—————	-----			Chlorophytes *
		—————	-----	-----	Rhodophytes

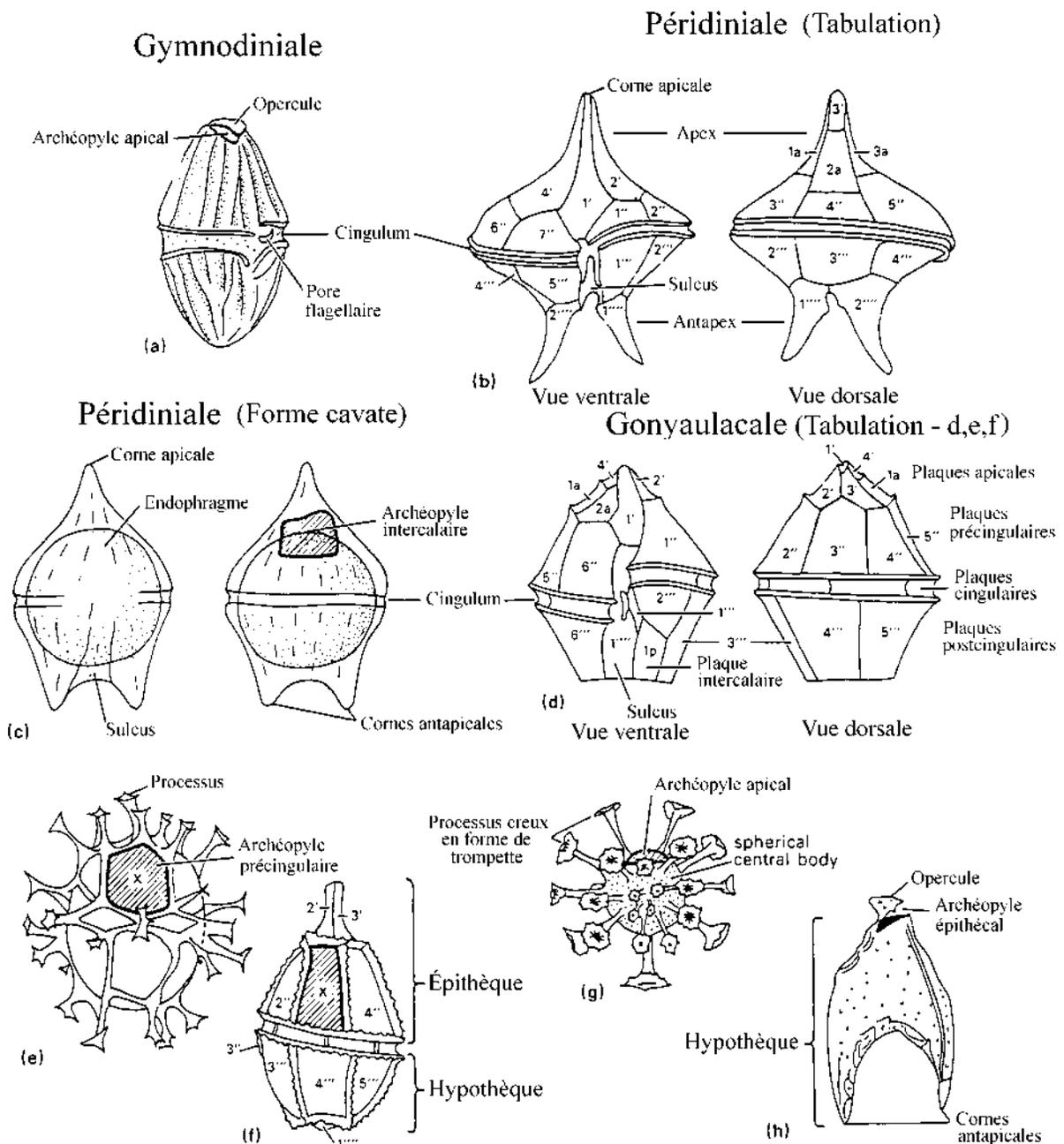
* Pélagique exclusivement
** Pélagique, mais parfois benthique

Nature et taille des protistes fossiles

● Dominant ⊗ Parfois ○ Rare

Taille (µm)	Matière organique (Chitine ou sporo-pollinique)	Silice (opale)	Carbonate de calcium (surtout calcite)	Composé agglutinant (arénacé)	Matériaux / Taxons	Fossile
10-100	⊗			⊗	Thecamoebiens	Thèque
50-1000	○			●	Foraminifères agglutinants	Test/Réseau
50-1000	⊗		●		Foraminifères benthiques	Test/Réseau
100-1000			●		Foraminifères planctoniques	Test
30-500		●			Radiolaires	Squelette
30-500	⊗			⊗	Tintinnides	Lorica/Kyste
100-1000	●				Chitinozoaires	Test
15-100	●				Dinoflagellés	Kyste
100-1000		●			Ébridiens	Squelette
100-1000		●			Silicoflagellés	Squelette
2-500		●			Diatomées	Valve/Frustule
1-15					Coccolithes	nannofossile calcaire
10-100	●			●	Prasinophytes	Phycoma
100	⊗				Chlorophytes	—
1000-100000	○		⊗		Rhodophytes	—

Kystes de Dinoflagellés



Dinoflagellés. (a) *Dinogymnium*, kyste fossile de Gymnodiniale (environ x 445); (b) cellule mobile de *Peridinium* moderne (environ x 500); (c) kyste cavate de *Deflandrea*, gauche = vue ventrale ou sulcale et droite = vue dorsale (environ x 360); (d) cellule mobile de *Gonyaulax* moderne (environ x 400); (e) kyste proximochorate du fossile *Spiniferites* (x 460); (f) kyste proximate du fossile *Gonyaulacysta* (environ x 405); (g) kyste chorate du fossile *Hystrichosphaeridium* (x 400); (h) *Nannoceratopsis*, un kyste fossile de dinophyceae (environ x 680).

(Brasier, M.D., 1980, p.26)

ÉBRIDIENS ET SILICOFLAGELLÉS

Squelettes siliceux d'Ébridiens

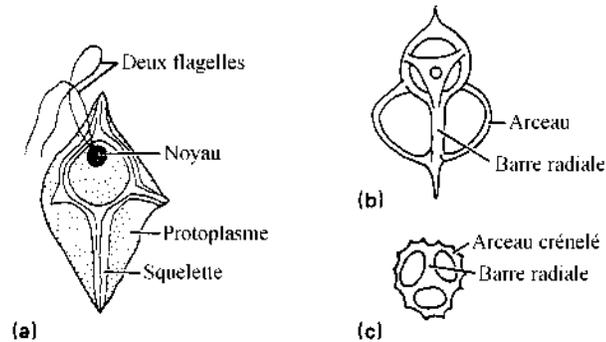


Figure A. Ébridiens. (a) Cellule vivante de *Hermesinum*; (b) squelette de *Hermesinum* (x 500); (c) squelette de *Ebria* (x 553).
(Brasier, M.D., 1980, p.28)

Silicoflagellés

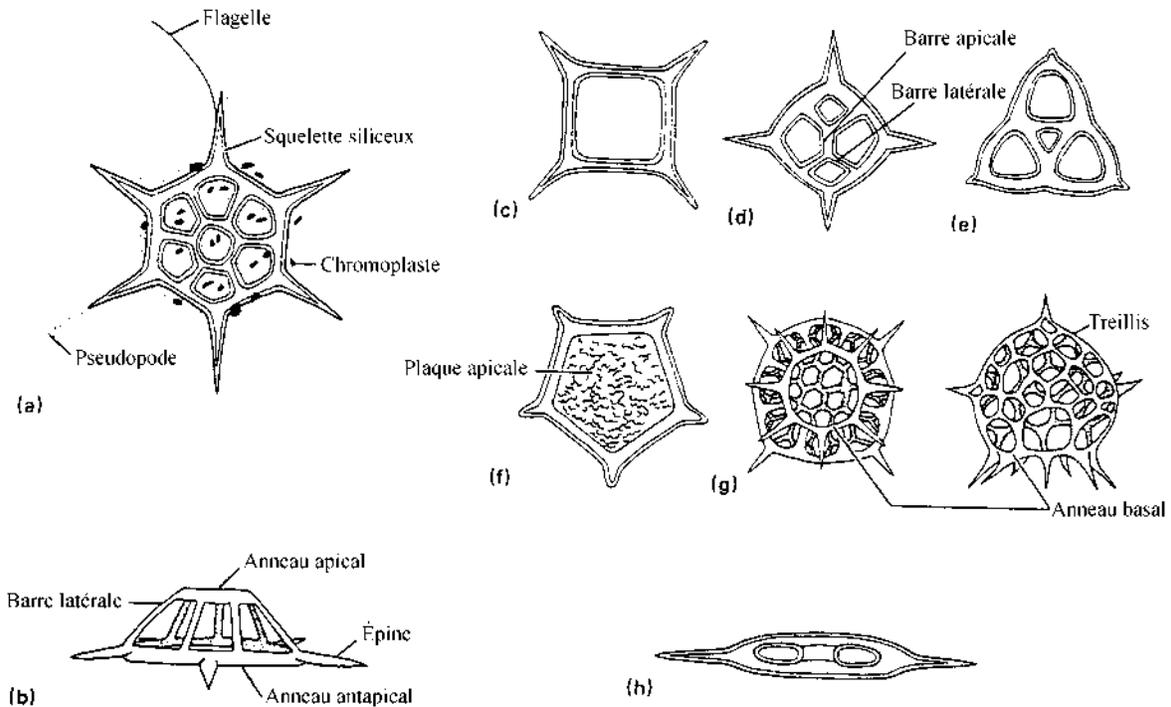


Figure B. Silicoflagellés. (a) Cellule vivante et squelette de *Distephanus* (x 267); (b) vue latérale du squelette de *Distephanus* (x 267); (c) *Mesocena* (x 533); (d) *Dictyocha* (x 400); (e) *Corbisema* (x 533); (f) *Vallacerta* (x 446); (g) *Cannopilus* (x 500); (h) *Naviculopsis* (x 373).
(Brasier, M.D., 1980, p. 36)

DIATOMÉES

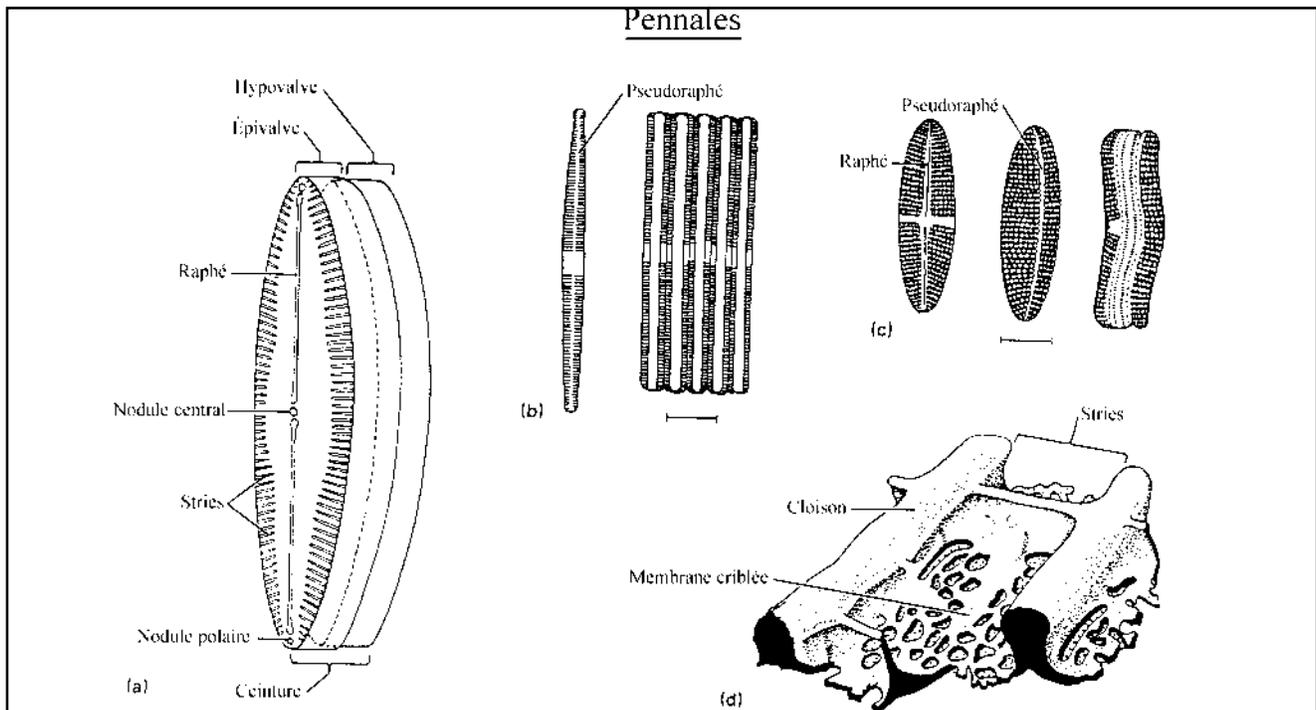


Figure A. Diatomées pennales. (a) *Pinnularia*: vue oblique montrant le raphé (x 320); (b) *Flagilaria*: valve avec le pseudoraphé (à gauche) et colonie en vue cingulaire (à droite) (x 545); (c) *Achnanthes*: vue de l'hypovalve avec le raphé (à gauche), vue de l'épivalve avec le pseudoraphé (au centre) et vue de la ceinture (à droite) (tous à environ x 545); (d) détail d'un aréole d'une diatomée. (Échelle = 10 μ m).

(Brasier, M.D., 1980, p.42).

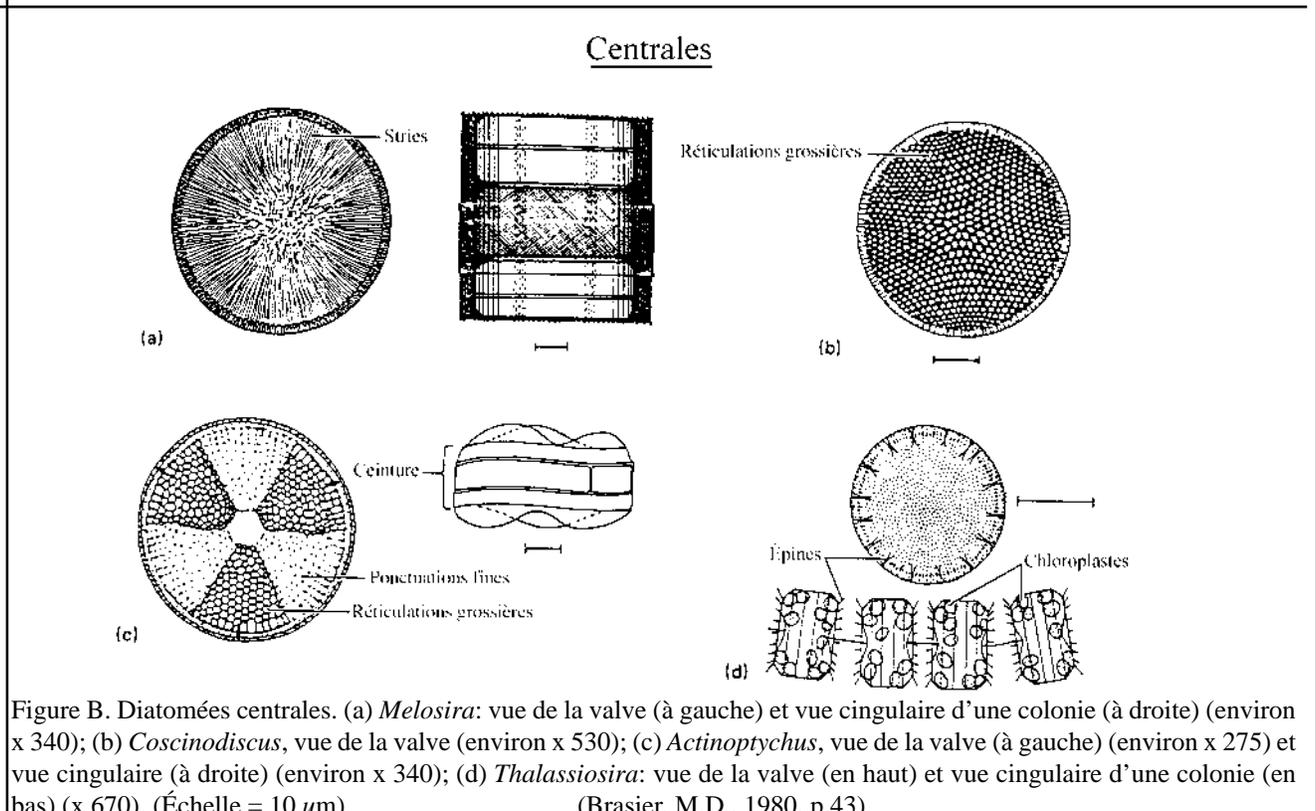
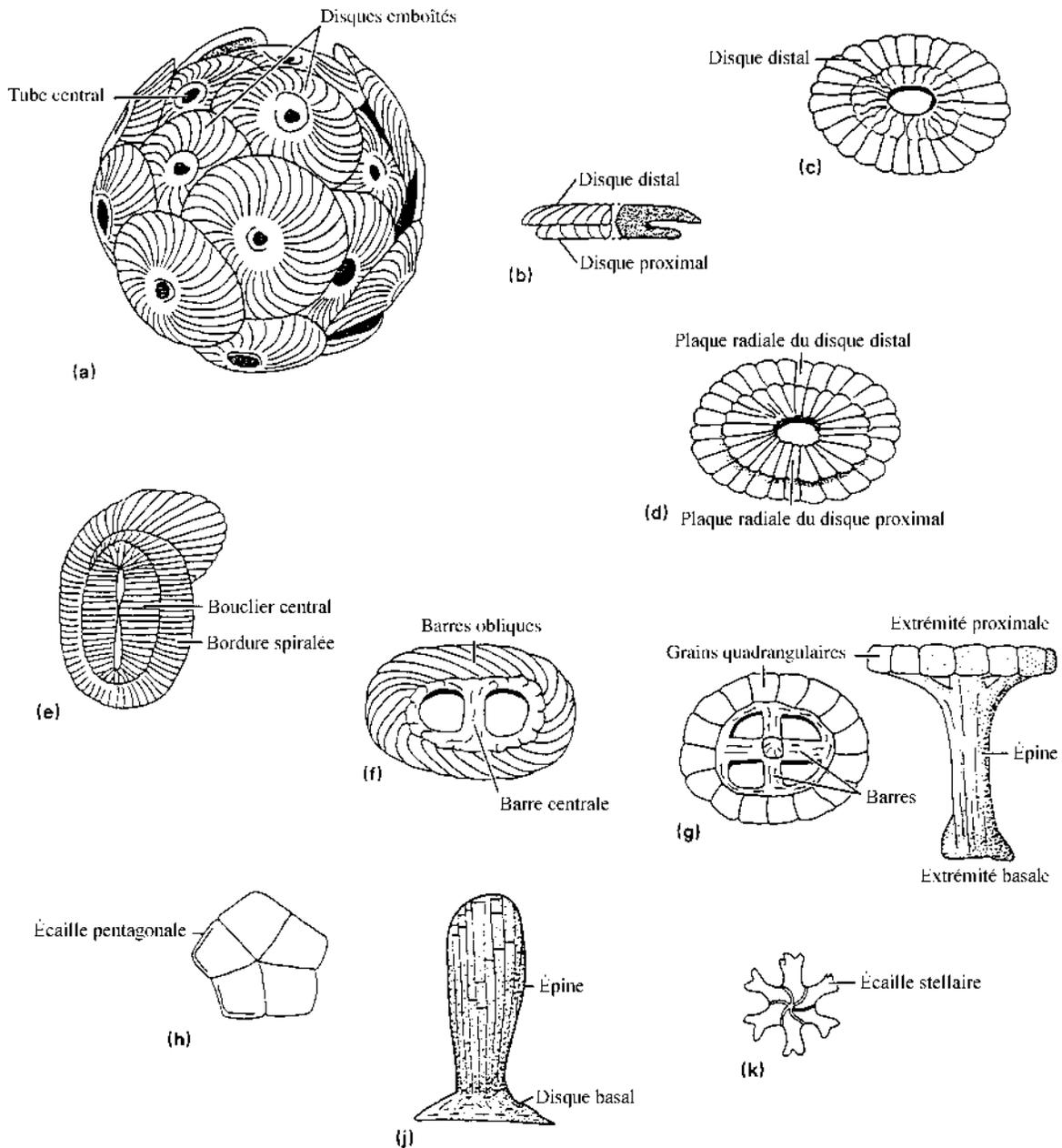


Figure B. Diatomées centrales. (a) *Melosira*: vue de la valve (à gauche) et vue cingulaire d'une colonie (à droite) (environ x 340); (b) *Coscinodiscus*: vue de la valve (environ x 530); (c) *Actinoptychus*: vue de la valve (à gauche) (environ x 275) et vue cingulaire (à droite) (environ x 340); (d) *Thalassiosira*: vue de la valve (en haut) et vue cingulaire d'une colonie (en bas) (x 670). (Échelle = 10 μ m).

(Brasier, M.D., 1980, p.43).

COCCOLITHES

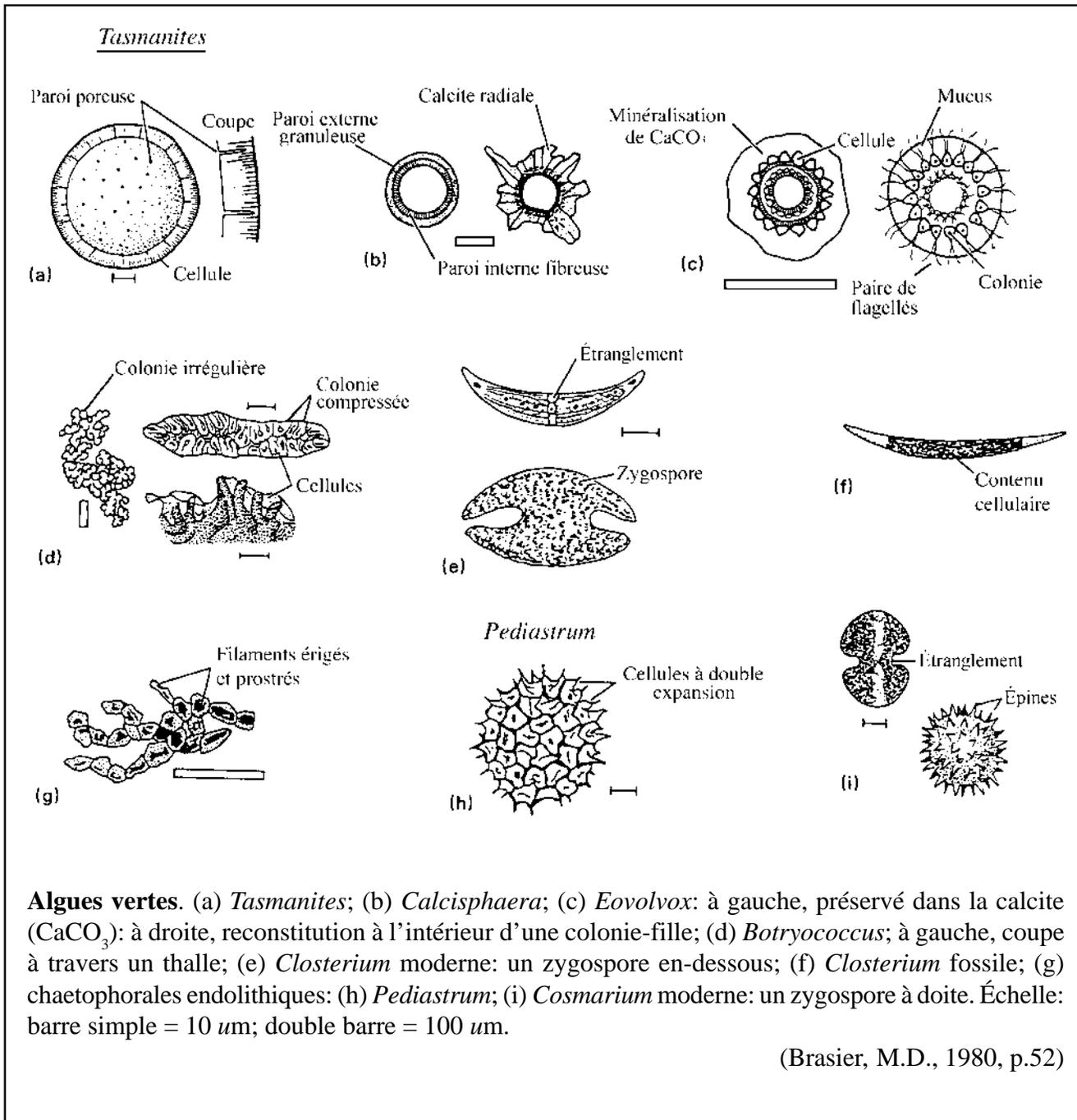


Coccolithes. (a) Coccolithophore moderne, *Cyclococcolithina*, formé d'une trentaine de coccolithes (x 2870); (b) vue latérale et en coupe d'un coccolithe de *Cyclococcolithina*; (c) *Pseudoemiliana*: vue distale (x 3600); (d) même spécimen mais vue proximale; (e) *Helicopontosphaera* (x 2930); (f) *Zygodiscus* (x 5340); (g) *Prediscosphaera* en vue proximale et latérale (x 4000); (h) *Braarudosphaera* (x 2140); (i) *Rhabdosphaera*, vue latérale (x 4000); (k) *Discoaster* (x 1000).

(Brasier, M.D., 1980, p.48).

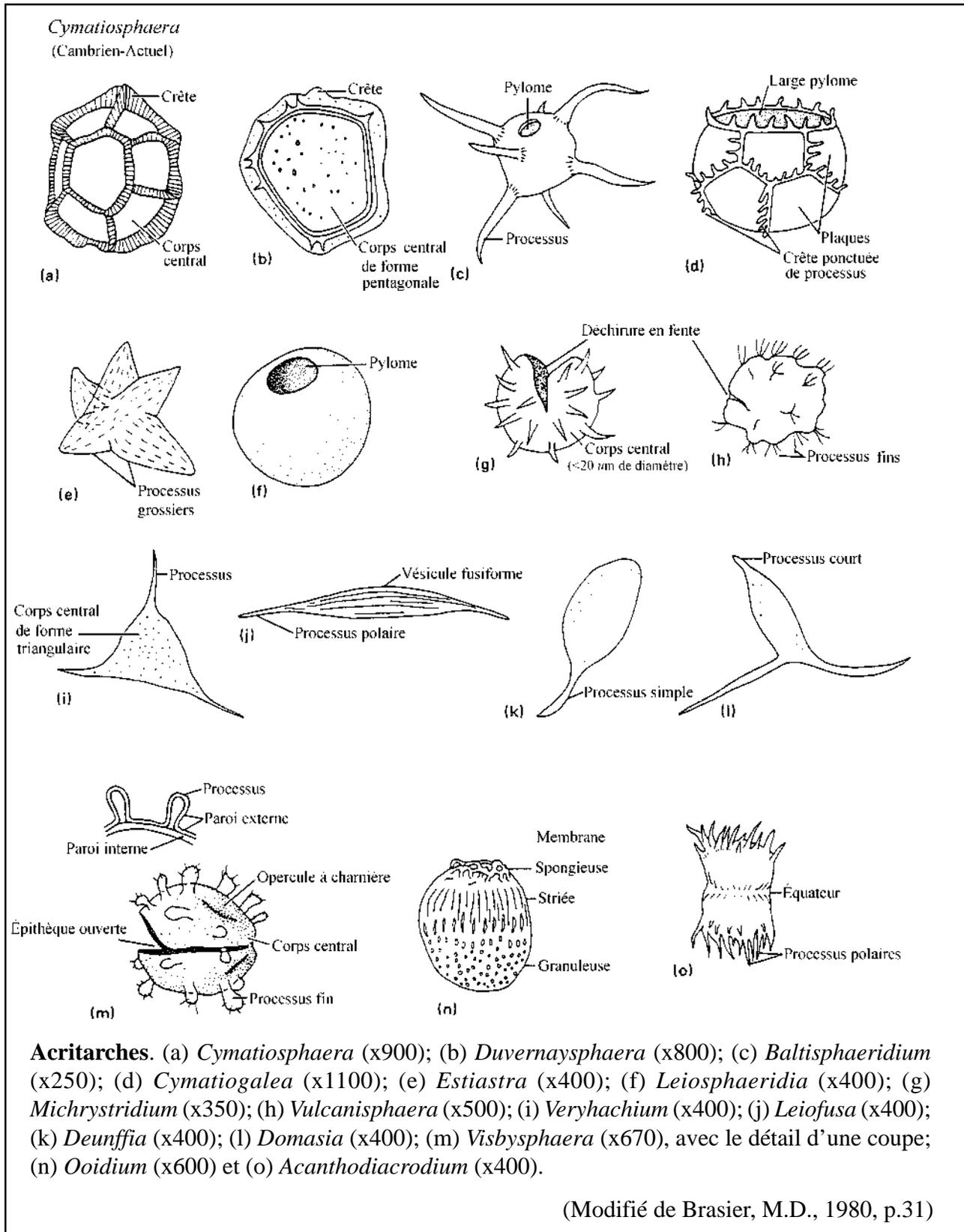
CHLOROPHYTES

(Incluant Prasinophyceae et/ou Acritarches et Chlorophyceae)

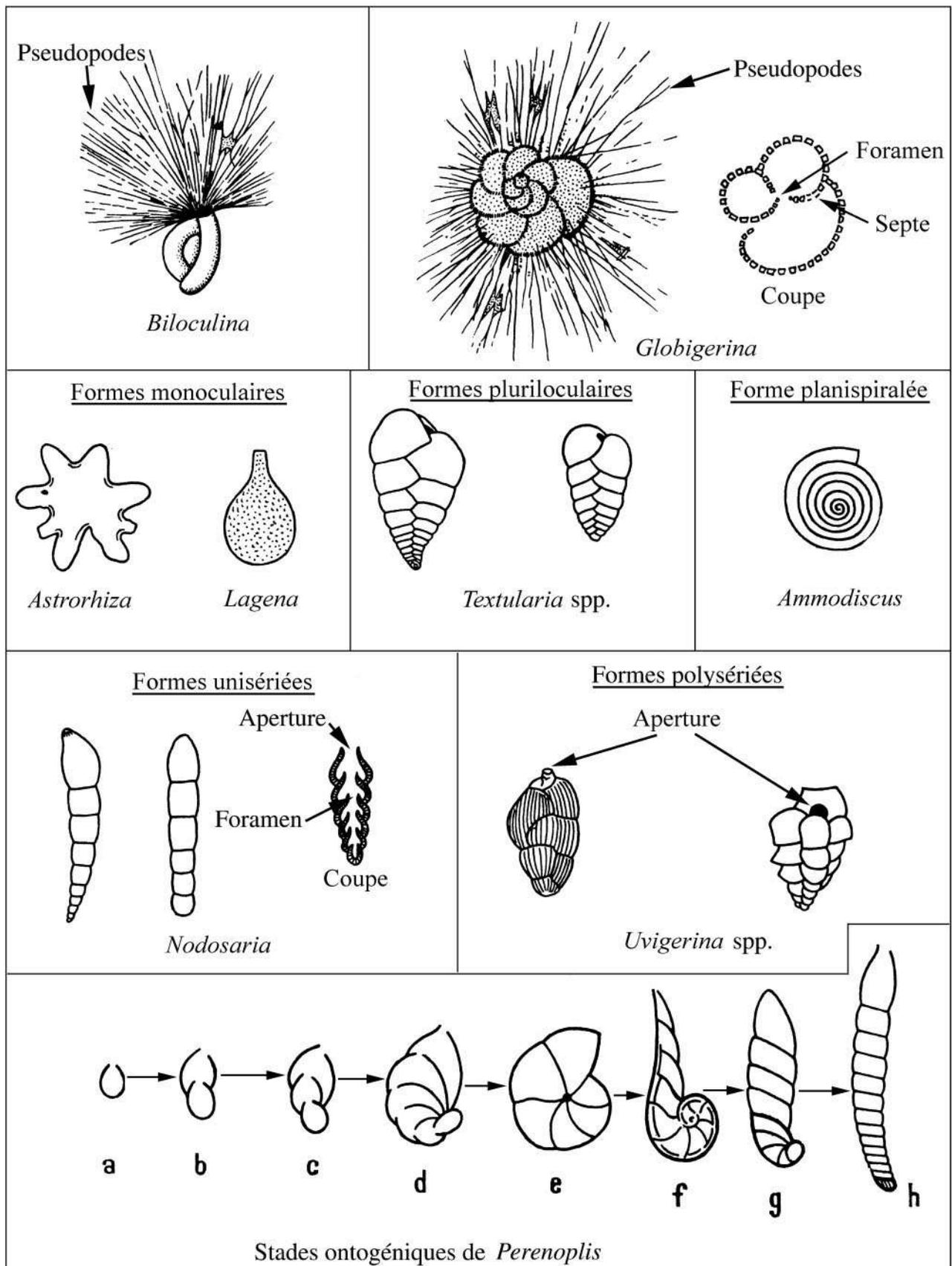


ACRITARCHES

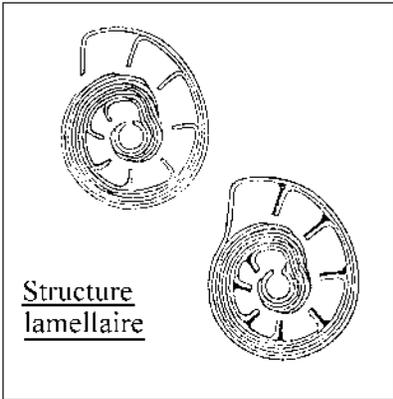
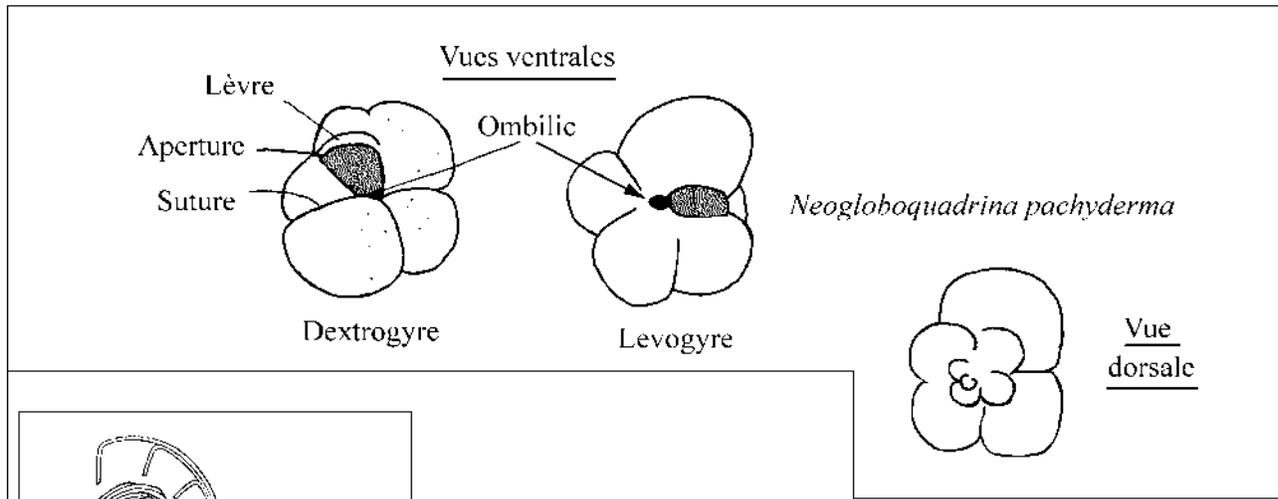
(incluant des formes dont les affinités biologiques sont connues, soit des Prasinophyceae)



FORAMINIFÈRES - Planche I



FORAMINIFÈRES - Planche II : Globigerinaceae (Formes planctoniques)



(Tiré de Haq, B. et Boersma, A., 1978, p.28)

Structure de la paroi du test

Globorotalia *Globigerinoides* *Globigerina*

A. B. C.

Pore Pustule gennale Épine

Structure de la paroi du test des trois principaux groupes de foraminifères planctoniques.

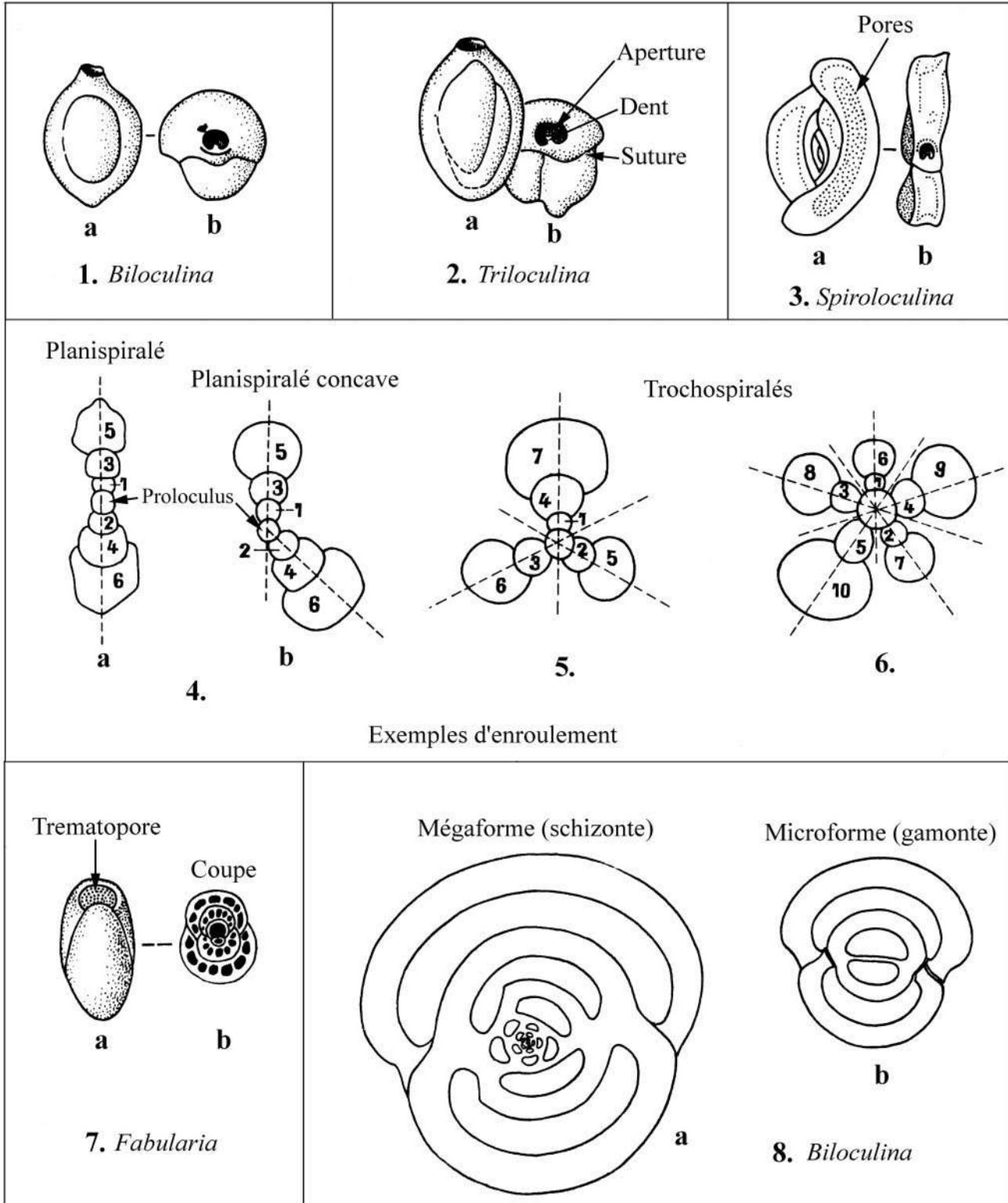
A. *Globorotalia*, paroi lisse et très résistante à la dissolution.

B. *Globigerinoides*, paroi criblée de perforations qui semble plus susceptible de dissolution; les espèces ayant cette structure sont les premières à disparaître sous l'effet de la dissolution du carbonate de calcium.

C. *Globigerina* et les formes associées à cette structure et qui sont bien préservées dans les sédiments peuvent développer des épines allongées. Ces formes montrent une résistance modérée à la dissolution.

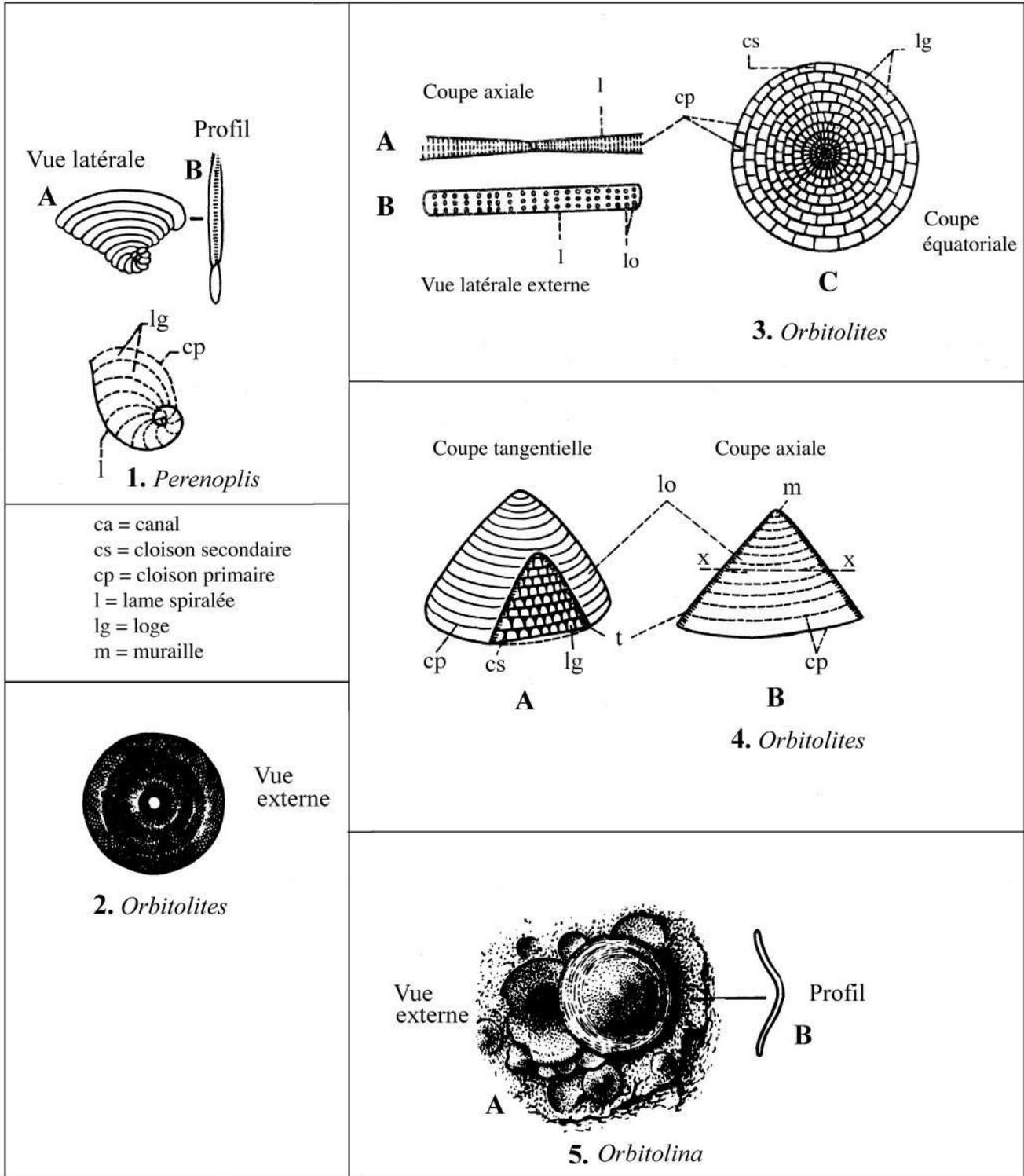
(Tiré de Haq, B. et Boersma, A., 1978, p.28)

FORAMINIFÈRES - Planche III : *Miliolides*



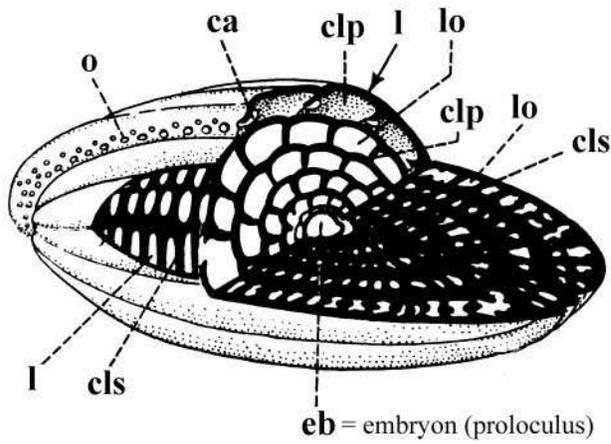
N.B.: a=vues latérales et b=vues frontales.

FORAMINIFÈRES - Planche IV - : *Orbitolitides/ Miliolaceae*
(surtout au Crétacé)

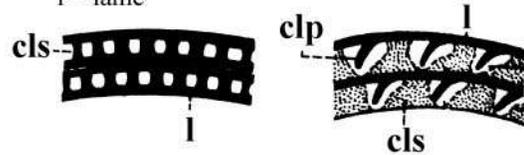


FORAMINIFÈRES - Planche V

Alvéolinides (Crétacé-Cénozoïque)



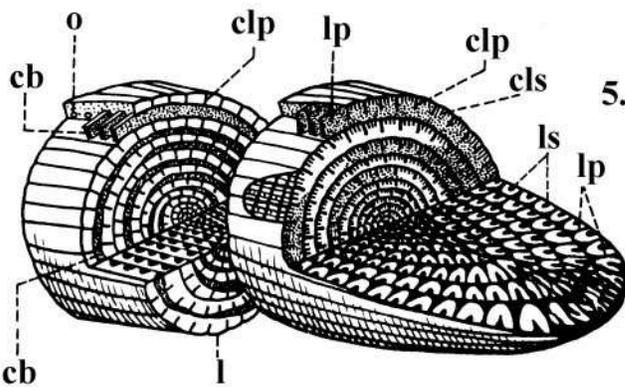
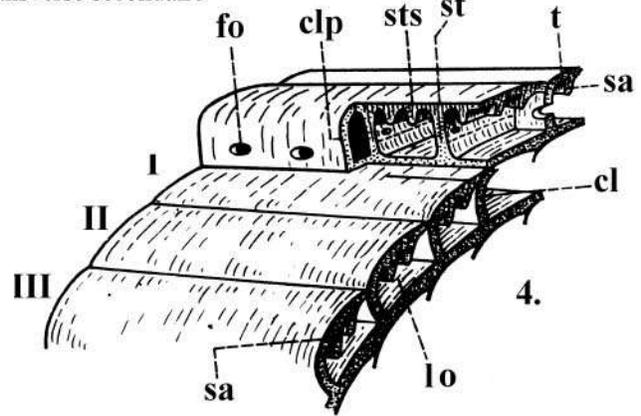
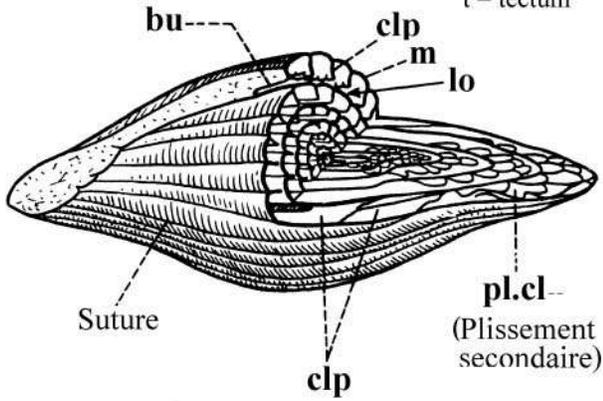
ca = canal
o = ouverture
clp = cloison primaire
cls = cloison secondaire
lo = loge
l = lame



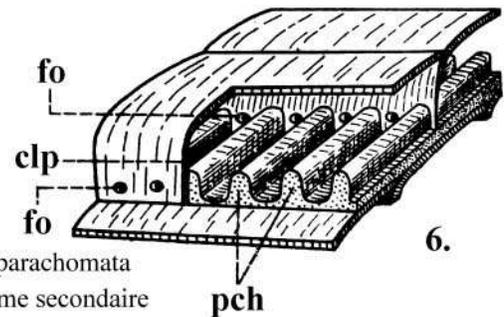
Fusulinides (Carbonifère-Permien)

bu = ouverture bucale
fo = foramen
m = muraille

sa = septula axial
st = septula transverse
sts = septula transverse secondaire
t = tectum

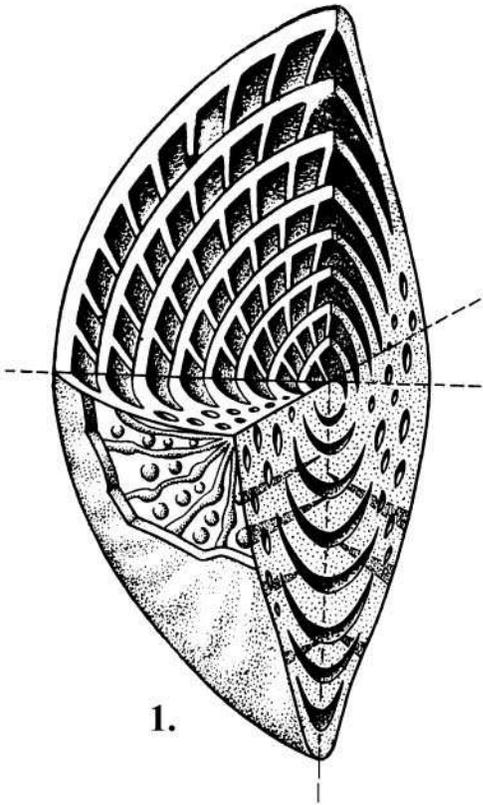


pch = parachomata
ls = lame secondaire
lp = lame principale
cb = cordon basal



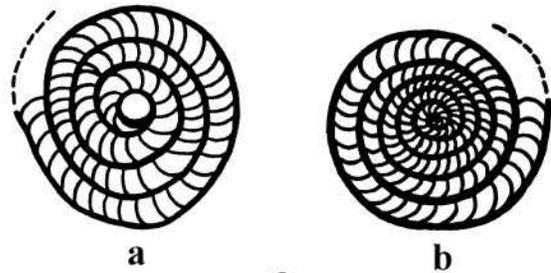
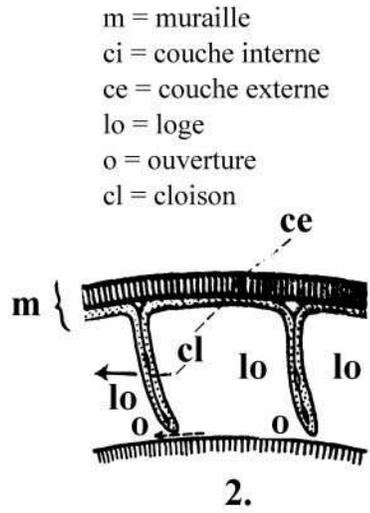
FORAMINIFÈRES - Planche VI

Nummulitides (Éocène-Oligocène)



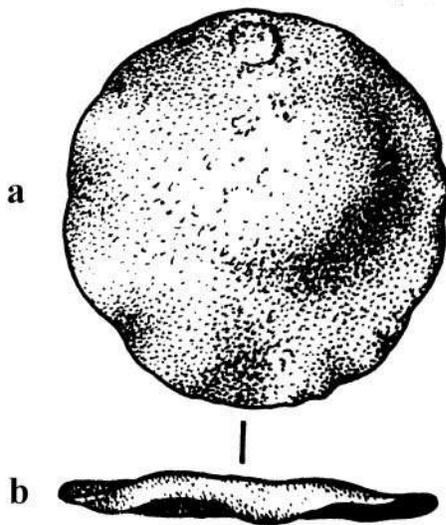
1.

Nummulites complatus

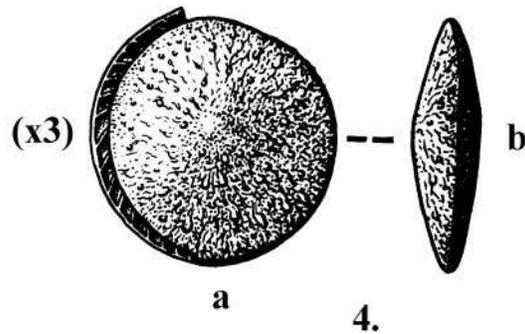


3.

Nummulites laevigatus



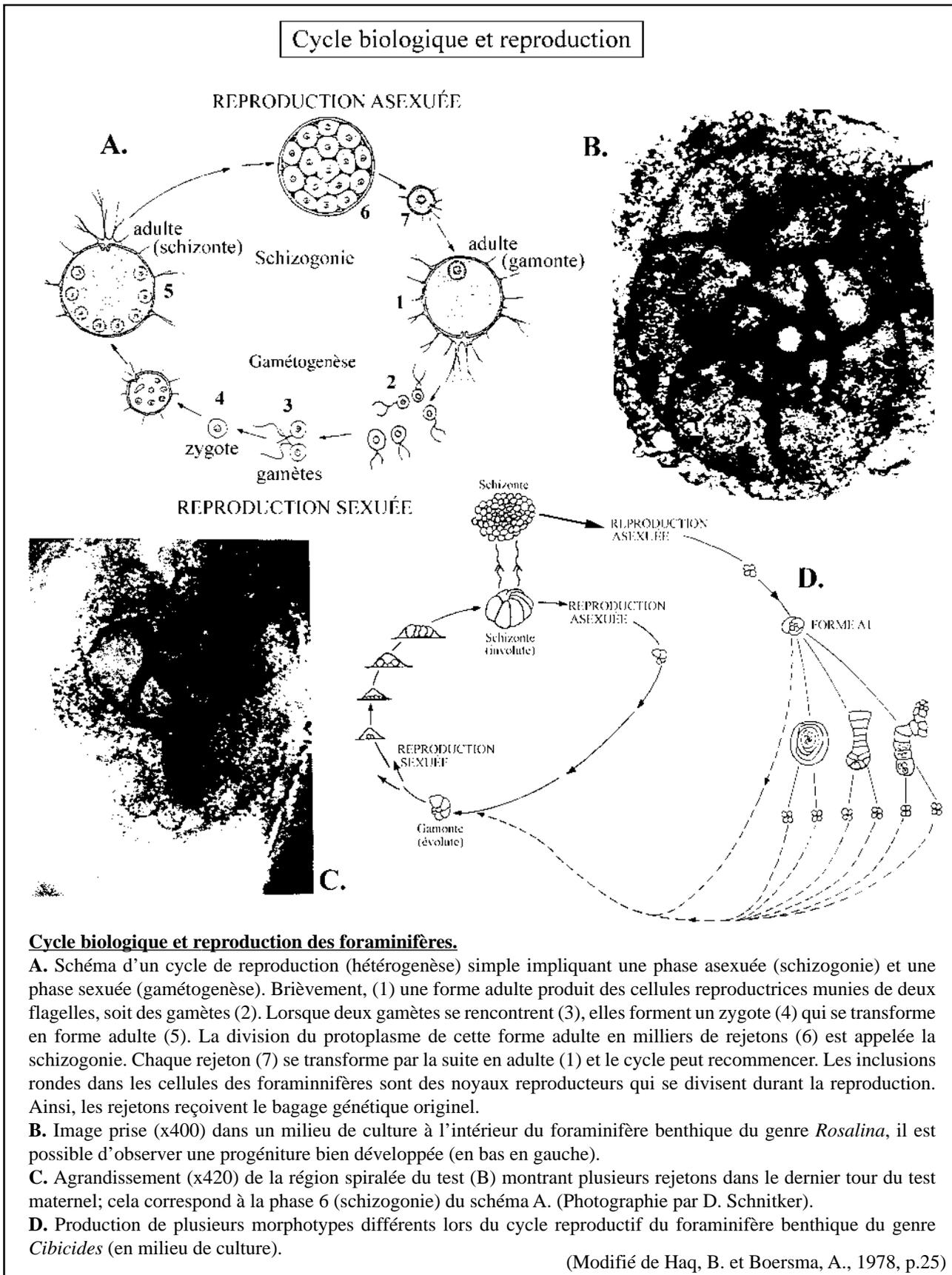
5.

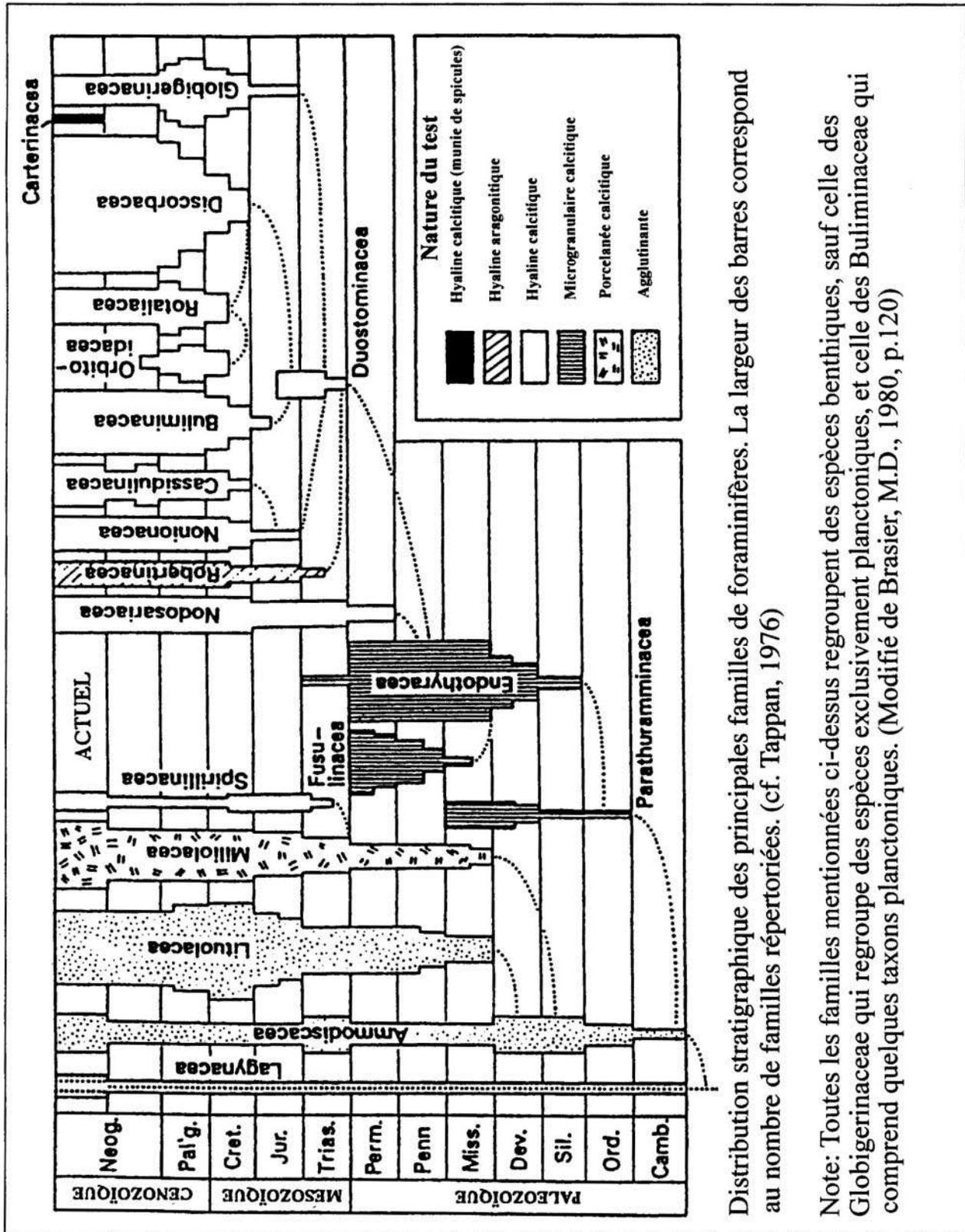


4.

N.B.: 3-4-5 sont des exemples de Lutécien du Bassin de Paris.

FORAMINIFÈRES - Planche VII





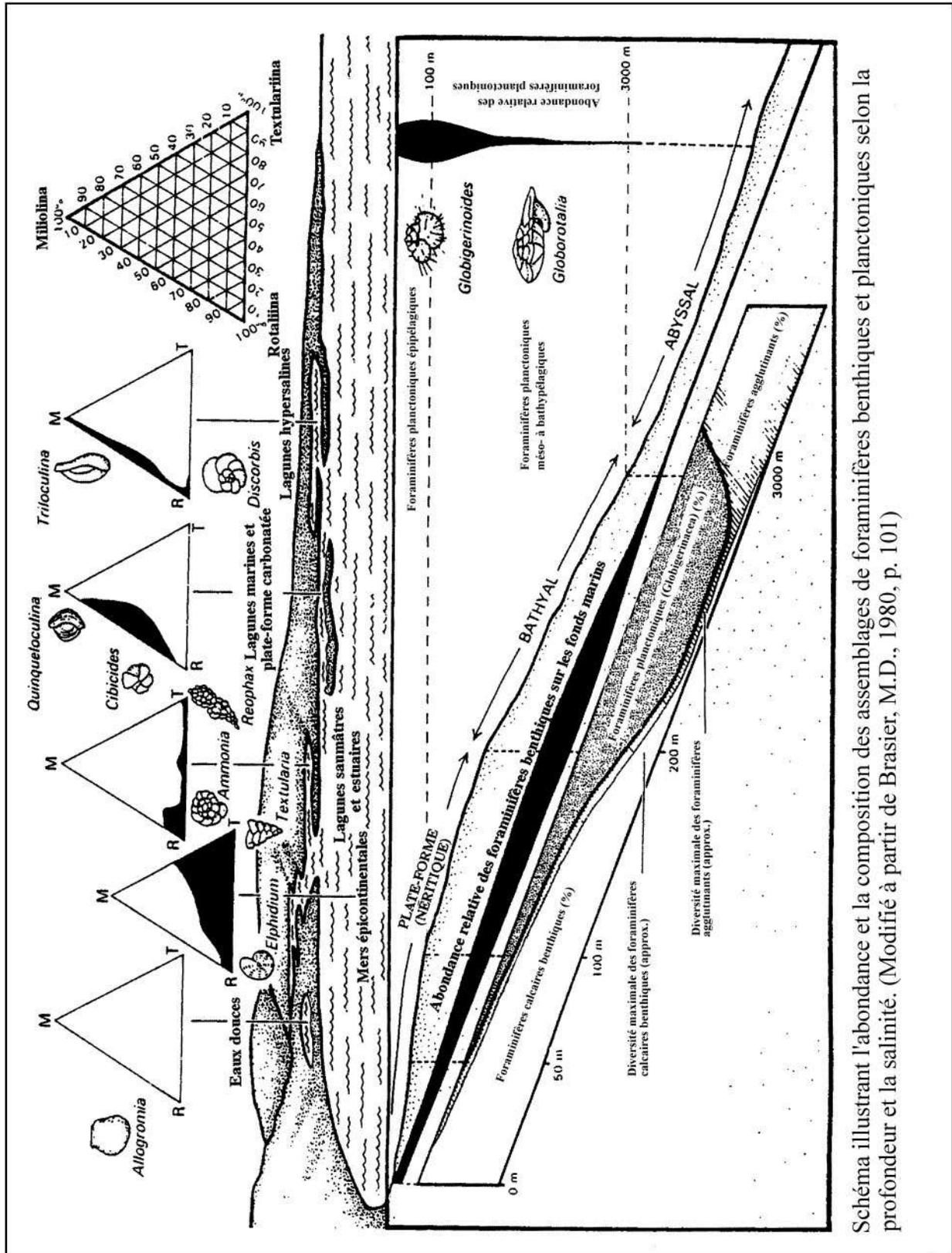


Schéma illustrant l'abondance et la composition des assemblages de foraminifères benthiques et planctoniques selon la profondeur et la salinité. (Modifié à partir de Brasier, M.D., 1980, p. 101)

Abrégé de la classification des foraminifères d'après Loeblich et Tappan (1964)

Sous-ordre ALLOGROMIINA

1. Super-famille LAGYNACEA Uniloculaire; forme tubulaire, sphérique ou évasée; test chitinoïde, matériel agglutinant pour certains genres; Paléozoïque-Actuel; benthique sessile et vagile. (ex.: *Allogromia*)

Sous-ordre TEXTULARIINA

2. Super-famille AMMODISCACEA Pluriloculaire; absence de septe ou présence de protoseptes; arrangement sérié ou planispiralé; quelques formes arborescentes; test chitinoïde qui peut comprendre une paroi externe agglutinante; Paléozoïque-Actuel; benthique sessile et vagile. (ex.: *Ammodiscus*)

3. Super-famille LITUOLACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement sérié ou spirale; une ou plusieurs ouvertures et pour quelques groupes une ou plusieurs plaques aperturales; test microgranulaire calcitique avec ou sans matériel agglutinant; peut avoir des pseudopores; paroi simple, mais généralement double; intérieurs complexes; Paléozoïque-Actuel; benthique vagile, quelques genres sessiles. (ex.: *Haplophragmoides*, *Ammobaculites*, *Textularia*, *Vulvulina*, *Clavulina*, *Kurnubia*, *Orbitolina*, *Lituola*, *Cuneolina*, *Choffatella*, *Cyclammina*)

Sous-ordre FUSULININA

4. Super-famille ENDOTHYRACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement sérié ou spirale; une ou plusieurs ouvertures; test calcitique microgranulaire; généralement à paroi double; quelques genres sont faits de matériel agglutinant; Paléozoïque-Trias; benthique sessile ou vagile. (ex.: *Endothyra*, *Climacammina*)

5. Super-famille FUSULINACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement planispiralé; fusiforme; plusieurs ouvertures; test calcitique microgranulaire; essentiellement à paroi multiple; Carbonifère-Permien; benthique vagile. (ex.: *Fusulina*, *Neoschwagerina*, *Triticites*)

Sous-ordre MILIOLINA

6. Super-famille MILIOLACEA Pluriloculaire; la plupart ont des septes, mais certains genres n'ont que des protoseptes; arrangement spirale ou cyclique; avec ou sans cloisons internes; une ou plusieurs ouvertures; test calcitique porcelané; double paroi; matériel agglutinant; Trias-Actuel; forme benthique vagile. (ex.: *Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Pyrgo*, *Perenoplis*, *Archaias*, *Orbitolites*, *Marginopora*, *Alveolina*)

Sous-ordre ROTALIINA

7. Super-famille NODOSARIACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement sérié ou spiralé; ouverture simple et terminal; arrangement sérié ou spiralé; test calcitique, radial; lamellaire; Paléozoïque supérieur ?/ Trias-Actuel; (ex.: *Nodosaria*, *Lenticulina*)
8. Super-famille BULIMINACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé; ouverture en forme de virgule ou ouverture terminale; présence d'une plaque aperturale; test calcitique, radial; lamellaire; Jurassique-Actuel; benthique vagile, seulement un petit groupe planctonique; (ex.: *Bulimina*, *Uvigerina*, *Bolivina*)
9. Super-famille CASSIDULINACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé; ouverture en forme de virgule et présence d'une plaque aperturale; test calcitique dont l'apparence est granulaire; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Cassidulina*, *Gyroidina*, *Oridorsalis*)
10. Super-famille NONIONACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement planispiralé ou trochospiralé; ouverture intério-marginale; absence de plaque aperturale; test calcitique dont l'apparence est granulaire; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Nonion*, *Alabamina*)
11. Super-famille DISCORBACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé; ouverture intério-marginale; avec ou sans plaque aperturale; test calcitique dont l'apparence est radiale; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Discorbis*, *Asterigerina*)
12. Super-famille ANOMALINACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé; ouverture intério-marginale; avec ou sans ouvertures supplémentaires; test calcitique dont l'apparence est granulaire; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Gavelinella*, *Stensioeina*, *Anomalina*)
13. Super-famille ORBITOIDACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé, cyclique ou annulaire; ouverture simple (rarement avec une plaque aperturale) ou multiple; avec ou sans loges latérales; et avec ou sans loges secondaires; test calcitique, radial; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile ou sessile; (ex.: *Cibicides*, *Planulina*, *Discocyclina*, *Lepidocyclina*, *Amphistegina*)
14. Super-famille GLOBIGERINACEA Pluriloculaire; présence de septes; arrangement spiralé et/ou cyclique; ouverture intério-marginale; avec ou sans ouvertures accessoires supplémentaires; test calcitique, radial; lamellaire;

Jurassique-Actuel; planctonique; (ex.: *Globigerina*,
Globigerinoides, *Hedbergella*, *Rugoglobigerina*, *Globotruncana*,
Globorotalia, *Orbulina*, *Heterohelix*)

15. Super-famille ROTOLIACEA

Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé,
planispiralé ou cyclique; une ou plusieurs ouvertures avec plaque
aperturale; présence de canaux, cannelures et fissures; avec ou sans
loges latérales; avec ou sans loges secondaires; test calcitique,
radial; lamellaire; Crétacé-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Ammonia*,
Operculina, *Nummulites*, *Miogypsina*, *Elphidium*)

16. Super-famille SPIRILLINACEA

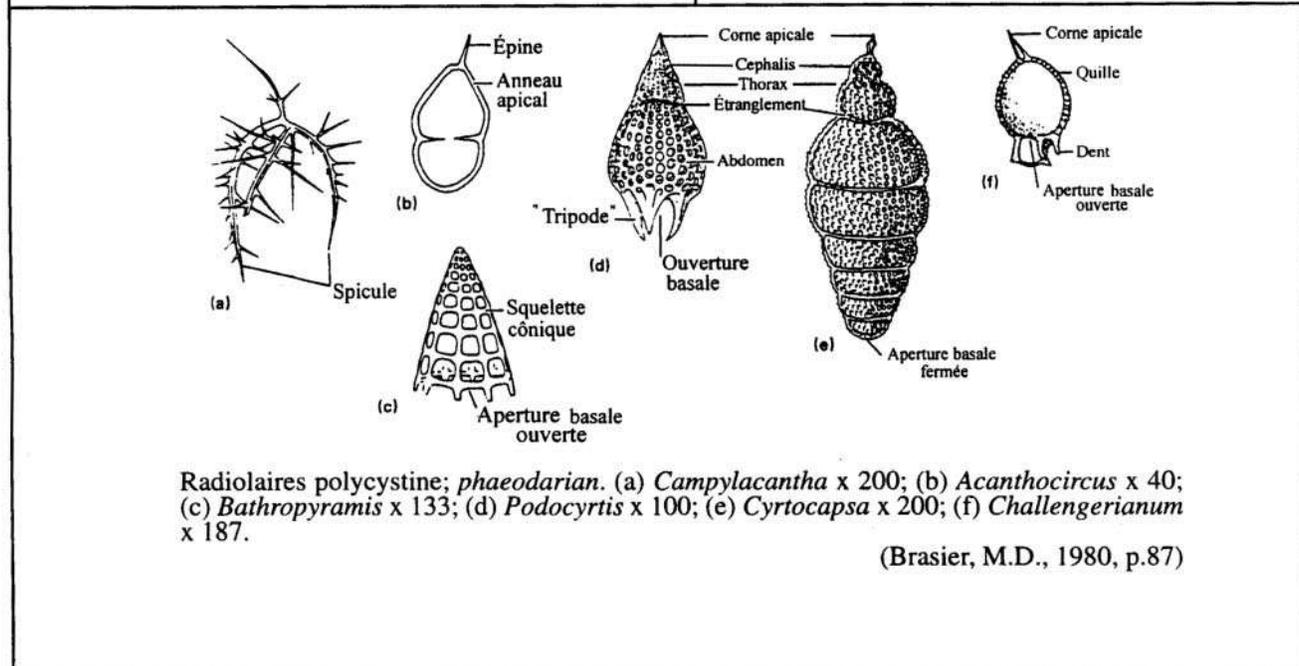
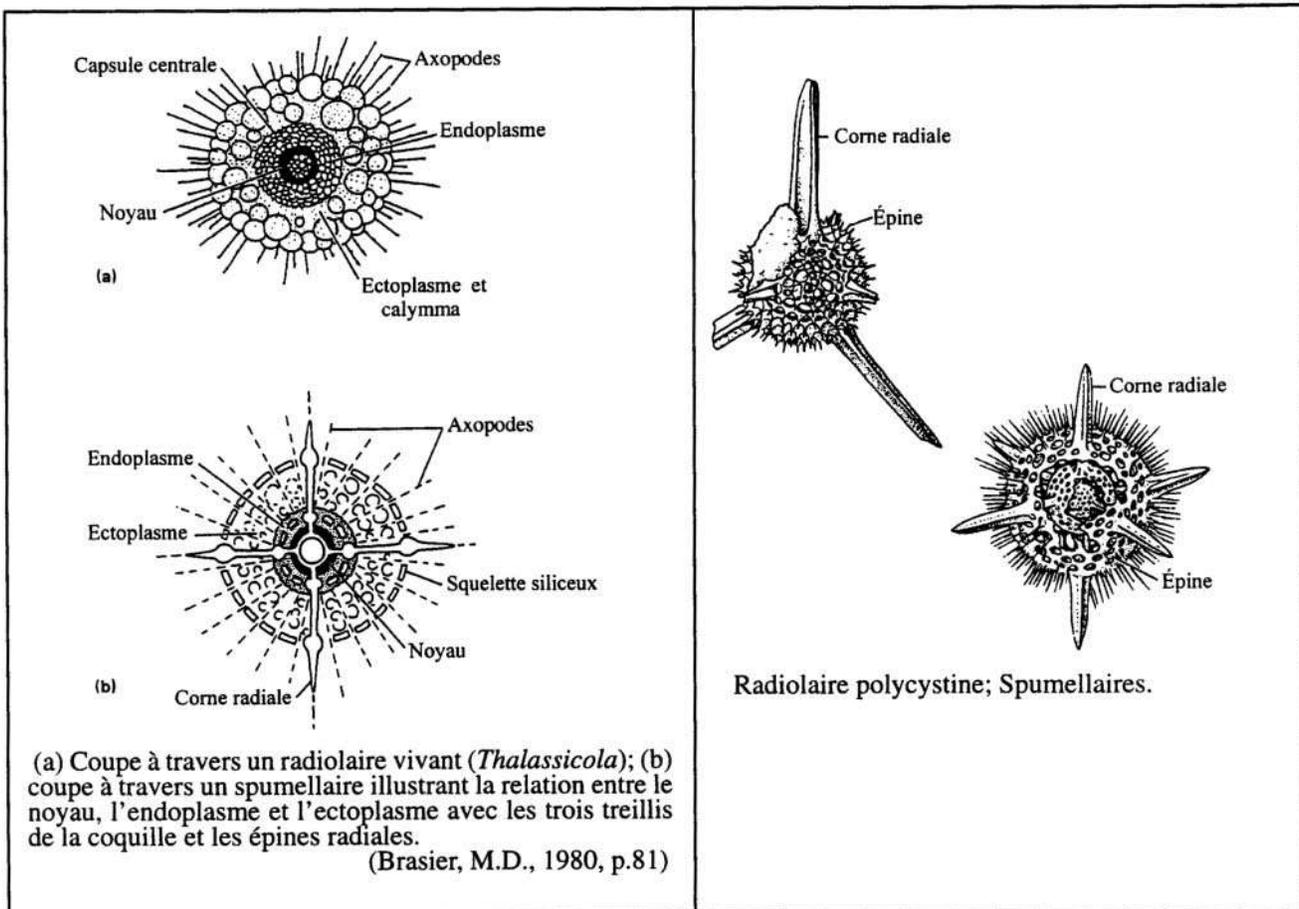
Pluriloculaire; présence de protoseptes; arrangement spiralé; test
calcitique, radial; Trias-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Spirillina*)

17. Super-famille ROBERTINACEA

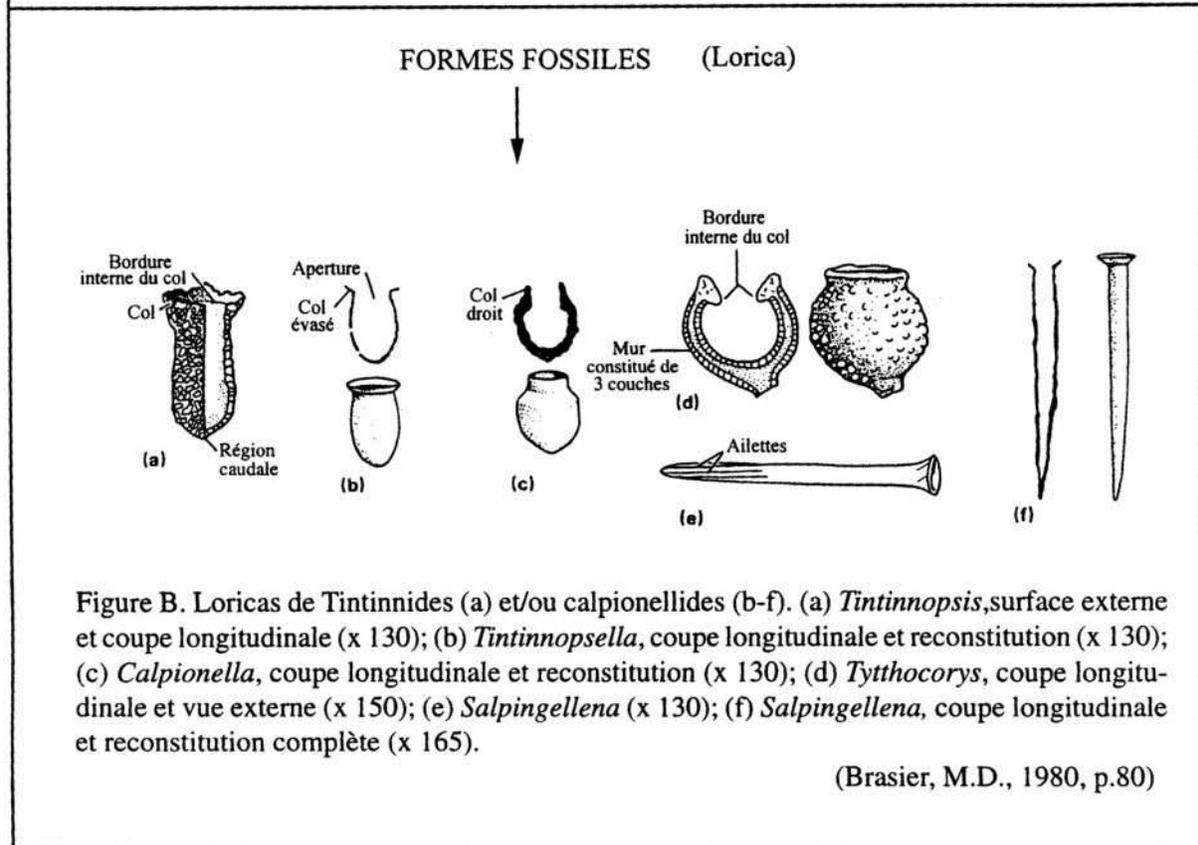
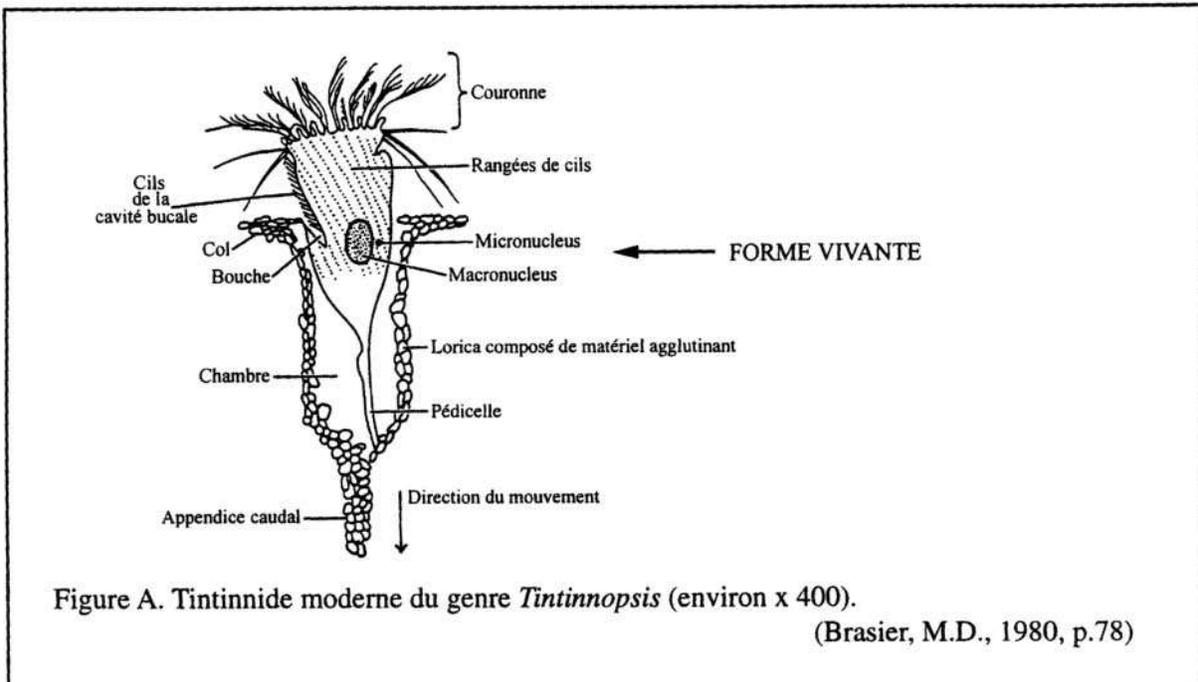
Pluriloculaire; présence de septes; arrangement trochospiralé;
ouverture simple; présence d'une plaque aperturale; test aragonitique;
lamellaire; Trias-Actuel; benthique vagile; (ex.: *Ceratobulimina*,
Lamarckina)

(Classification tirée de Haq et Boersma, 1978, p.34-35)

RADIOLAIRES



TINTINNIDES



CHITINOZOAIRES

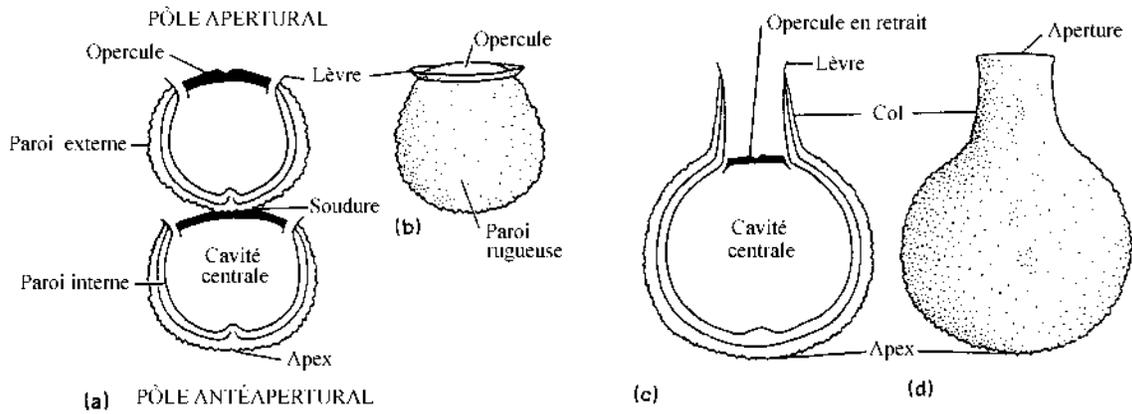


Figure A. Illustration schématique de chitinozoaires à simple opercule. (a) *Desmochitina*, coupe longitudinale à travers deux vésicules jointes; (b) *Desmochitina*, vue externe; (c) *Lagenochitina*, coupe longitudinale; (d) *Lagenochitina*, vue externe.

(Brasier, M.D., 1980, p.148)

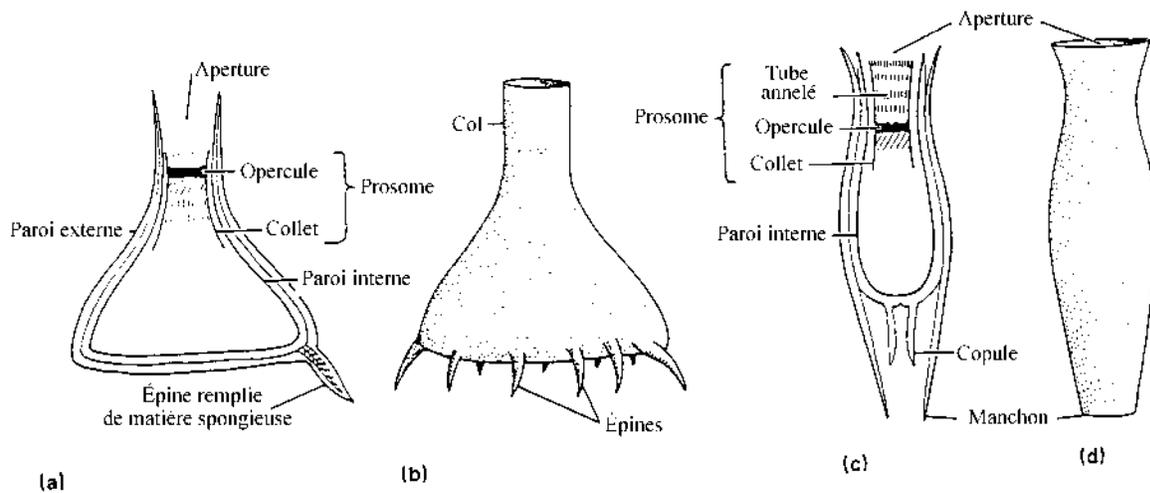


Figure B. Illustration schématique de chitinozoaires à opercule complexe. (a) *Ancyrochitina*, coupe longitudinale; (b) *Ancyrochitina*, vue externe; (c) *Velatachitina*, coupe longitudinale; (d) *Velatachitina*, vue externe.

(Brasier, M.D., 1980, p.148)

CHAPITRE 5 – LES MÉTAZOAIRES PEU ÉVOLUÉS

5.1. Les Porifères ou Spongiaires

Anatomie des éponges

Les éponges sont constituées de trois principaux types de cellules:

- les **pinacocytes**, cellules épithéliales applaties;
- les **choanocytes** qui forment le revêtement interne et sont munies de flagelles, permettant la circulation de l'eau.
- les cellules de type amiboïde dans une matrice lâche, la **mésoglée** ou le **parenchyme**, ayant des fonctions reproductrices ou digestives, ou encore, fabriquant des **sclères** (spicules siliceux ou calcaires).

Les éponges forment des corps mous autour d'une cavité gastrique, l'**atrium**; elles sont percées de **pores** pour l'entrée de l'eau et d'une large ouverture, l'**oscule**, pour la sortie d'eau. Les choanocytes, tapissant la cavité interne, jouent un rôle déterminant sur la circulation de l'eau, la filtration et l'ingestion d'éléments nutritifs.

Selon leur complexité architecturale, différents types structuraux d'éponges sont distingués:

- Type **Ascon**, consistant en une simple chambre vibratile tapissée de choanocytes;
- Type **Sycon**, caractérisé par des corbeilles vibratiles donnant sur l'atrium;
- Type **Leucon**, caractérisé par des corbeilles vibratiles insérées dans la matrice et débouchant sur des canaux se jetant dans l'atrium.

Le corps mou des éponges (dimensions centimétriques à décimétriques) est soutenu par un squelette de fibres ou de spicules. Le squelette est constitué soit de **spongine** (type de collagène ou matière cornée), soit de silice, soit de carbonate de calcium. Les spicules siliceux ou carbonatés sont fossilisables. Les éléments du squelette forment des **mégasclères** (spicules de .1 à 1mm de long) ou des **microsclères** (spicules de .01 à .1 mm de long).

Morphologie

La partie fossilisable des spongiaires consiste surtout en spicules (microsclères et mégasclères). Les spicules peuvent être isolés ou former un réseau. Les spicules siliceux (opale) sont fréquentes dans les séquences cénozoïques et se fossilisent particulièrement bien. Elles ont une forme d'aiguille et présentent souvent un canal axial. L'identification des spicules fossiles se fait à partir du nombre d'axe (1 = monaxone; 3 = triaxone; 4 = tetraxone) et la morphologie de la terminaison des branches axiales.

Classification et distribution stratigraphique des spongiaires fossiles

Règne: animal

Phylum: spongiaires (Porifera ou Spongiata)

Les spongiaires sont des **métazoaires** (animaux constitués de plusieurs cellules qui ont des différenciations fonctionnelles) dont l'organisation est très simple. On les qualifie de diploblastiques parce qu'ils sont constitués à partir de deux feuillettes, l'ectoderme et l'endoderme, contrairement aux métazoaires triblastiques plus évolués qui possèdent un feuillet intermédiaire, le mésoderme. La mésogléa qui reste peu organisée constitue, chez les éponges, un mésoderme primitif.

Trois classes principales regroupant différents ordres sont distinguées sur des bases morphologiques, sinon géométriques:

Classe **Demospongea** ('éponges communes') ou des **Silicisponges**: éponges formées de spongine, avec ou sans spicules siliceux - connue du Cambrien à l'Actuel;

- **Lithistides** (éponges de pierre) caractérisées par un dense réseau de spicules siliceux cimentés; Cambrien -actuel (groupe dominant les enregistrements fossiles)
- **Monactinellides**: spicules monaxones; Dévonien-actuel (groupe dominant à l'actuel);
- **Hexactinellides** ou **hyalosponges**: spicules triaxones; Cambrien-actuel (sont considérés comme une classe séparée dans beaucoup de classifications);
- **Tétractinellides**: spicules tétraxones; Paléozoïque-actuel, mais formes fossiles mal connues.

Classe **Calcispongia** ou des **Calcisponges** caractérisées par des spicules de carbonate de calcium) - connue du Cambrien à l'actuel; fossiles rares au Paléozoïque mais très abondants dans les séries du Mésozoïque.

- **Pharétrones** (type leucone, i.e. squelette formant un tissu fibreux dense)
- **Sphinctozoaires** (type sycone, avec squelette à parois minces et poreuses)

Classe **Sclerospongea**, dont le squelette serait formé de fibres organiques et de spicules siliceux et aragonitiques. Ce groupe essentiellement actuel est associé aux récifs coralliens. Il aurait des représentants au Paléozoïque (ordre des Stromatoporoida et des Chaetetida).

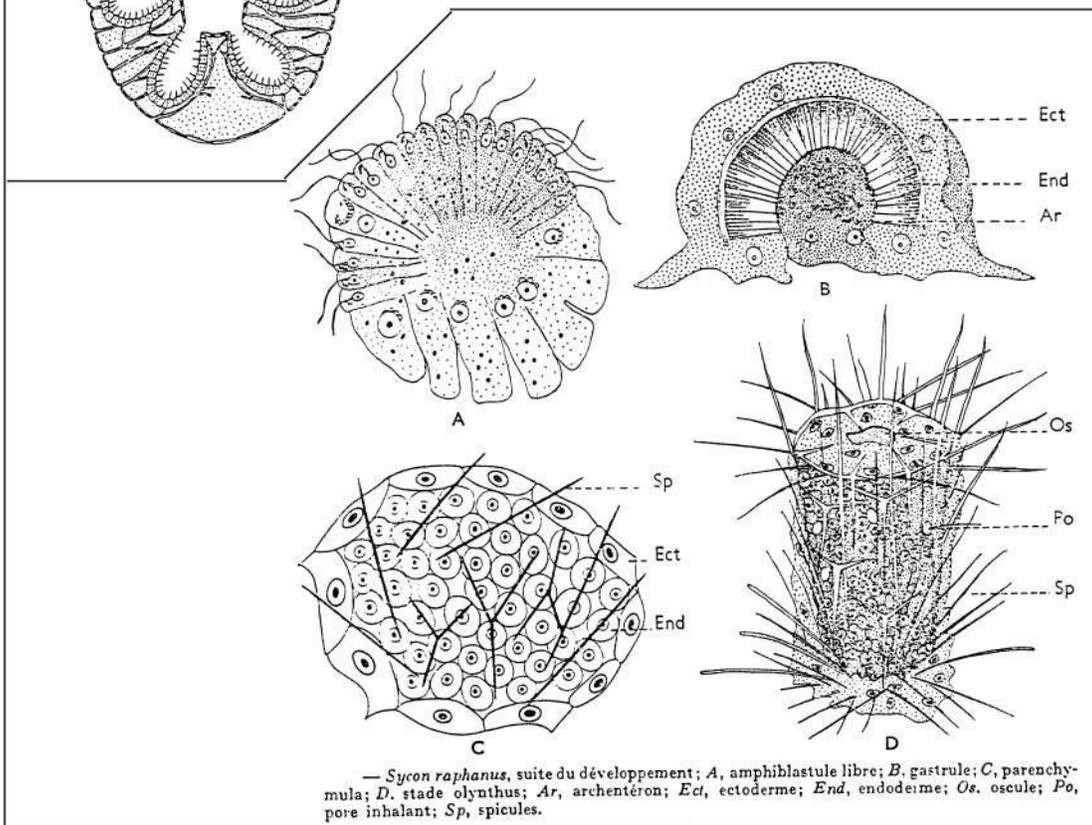
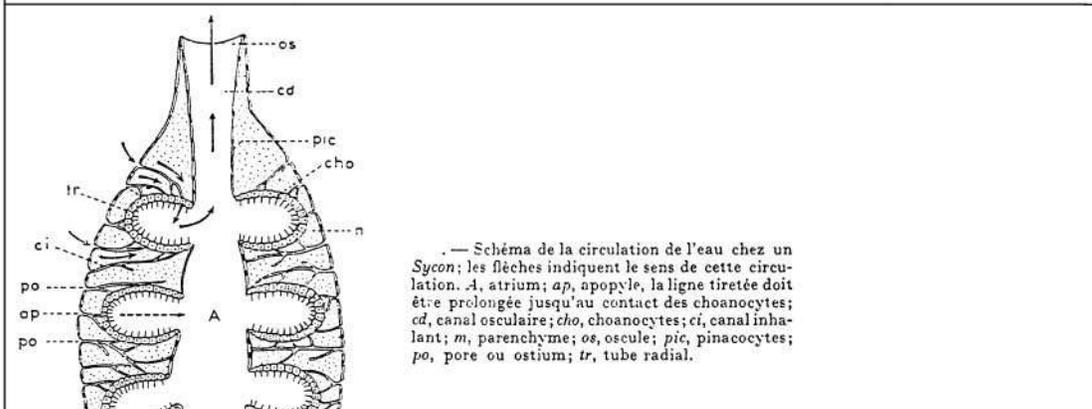
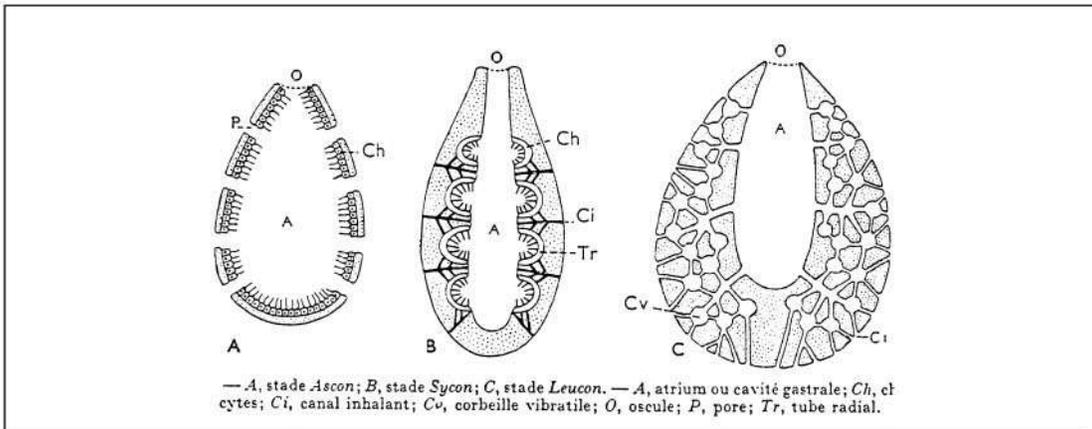
Écologie

- Les éponges sont grégaires et occupent des habitats épibenthiques marins, à l'exception de quelques formes d'eau douce.
- Le mode de nutrition des éponges est mal connu. Certaines espèces, occupant des milieux peu profonds, vivaient en symbiose avec des algues. En milieu profond, l'alimentation des éponges dépendrait des bactéries ou de la filtration de détritiques.
- La reproduction est à la fois sexuée et asexuée, par bourgeonnement ou par régénération après fractionnement mécanique;
- Les éponges calcaires occuperaient des eaux peu profondes (<100 m), dans les environnements chauds, sinon subtropicaux.
- Les éponges siliceuses vivent généralement dans les zones néritiques, mais peuvent aussi coloniser des eaux plus profondes. Les Monactinellides occuperaient surtout une zone litto-

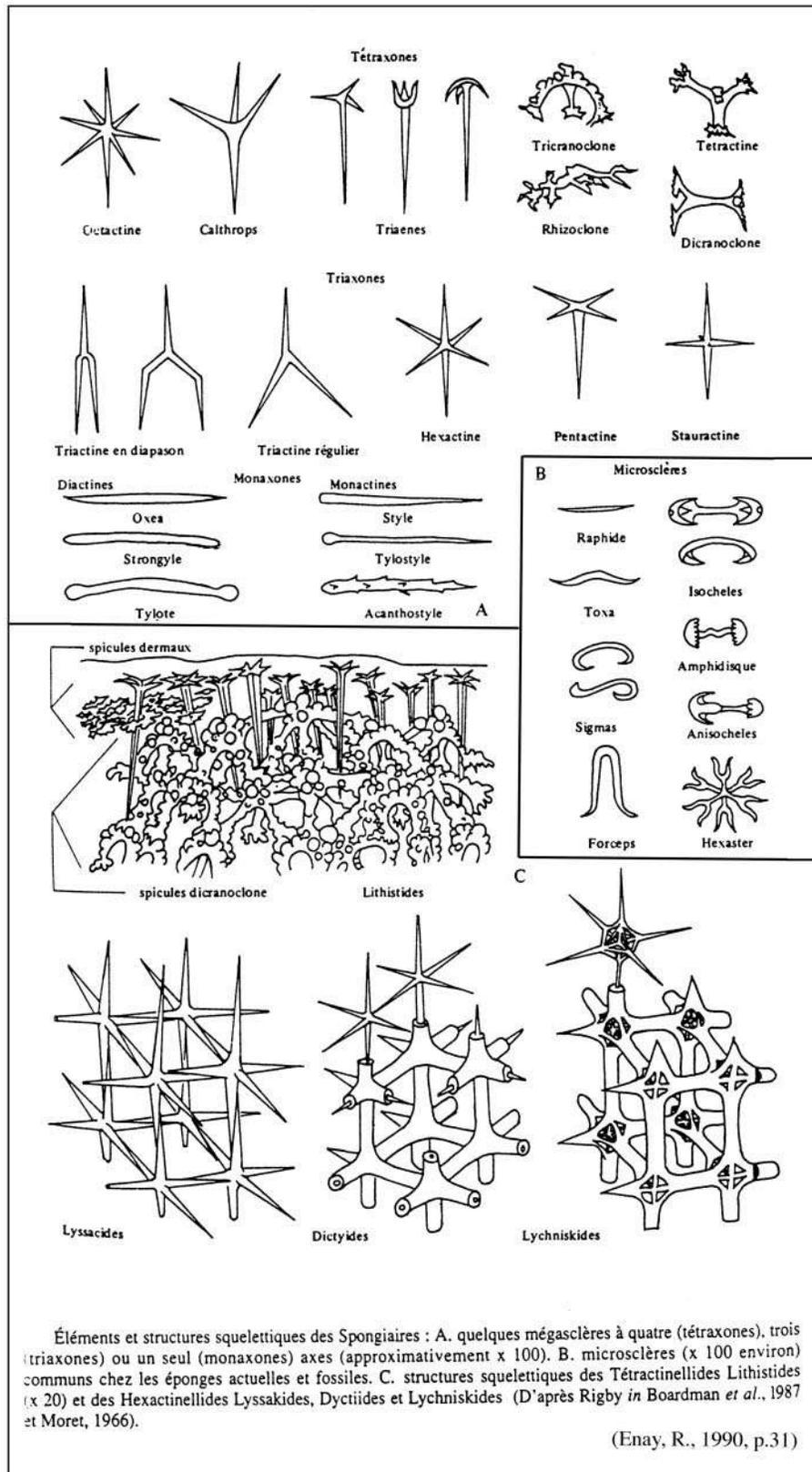
rare; les Tetractinellides et Lithistides seraient confinées à des bathymétries de 100 à 500 m; les Hexatinellides ont une distribution plus ubiquiste et bien que vivant préférentiellement au-delà de 500 m de profondeur, peuvent occuper des zones profondes jusqu'à 6000 m.

- Les spicules de silice peuvent être très abondants dans certains types de sédiments riches en silice biogénique, par exemple, autour de l'Antarctique où les diatomées constituent l'élément dominant de la productivité primaire.

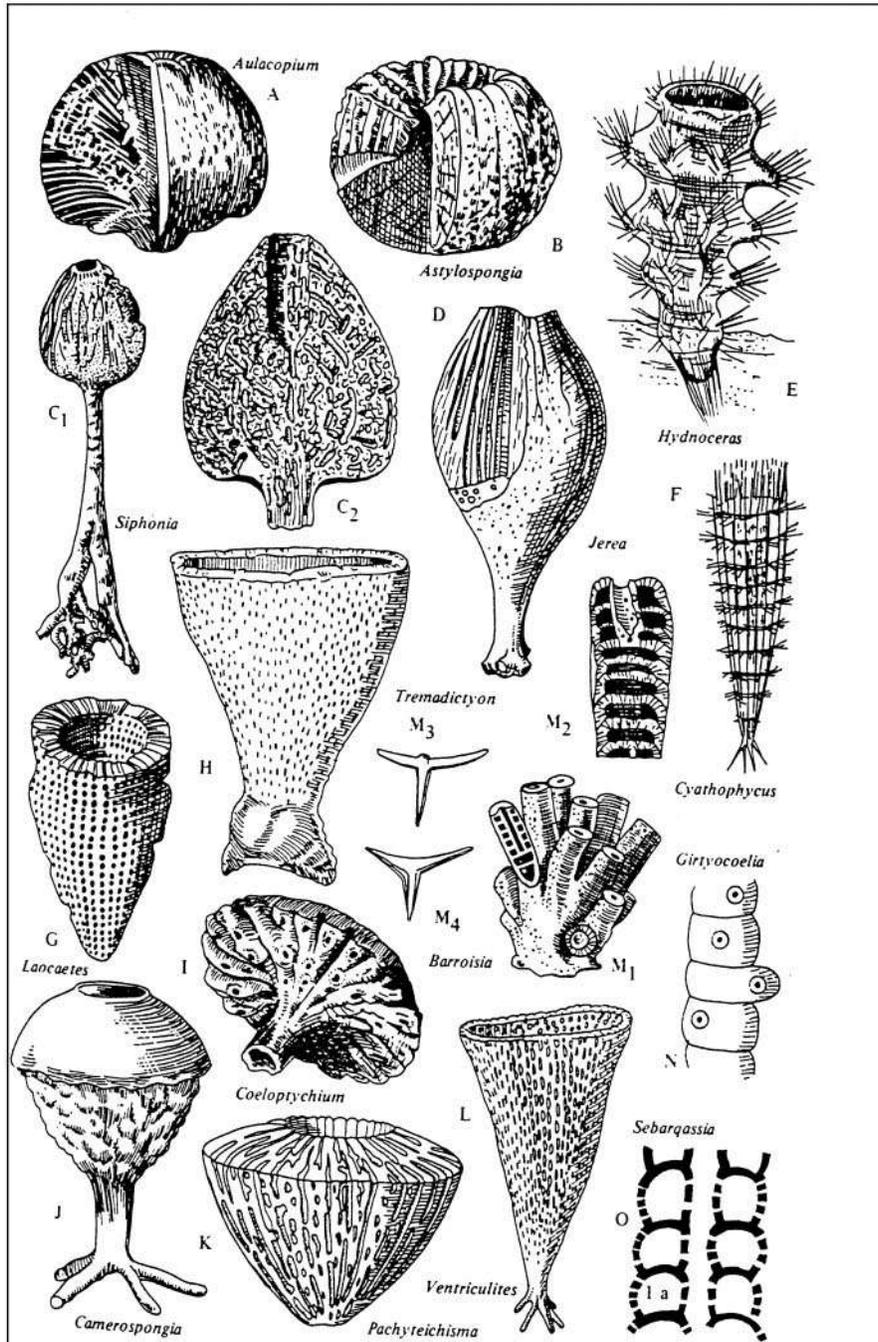
SPONGIAIRES - Planche I



SPONGIAIRES - Planche II



SPONGIAIRES - Planche III



Quelques représentants fossiles des Lithistides : A. *Aulacopium* (Ordovicien-Silurien) (x 0,5); B. *Astylospongia* (Ordovicien-Silurien) (x 1); C 1-2. *Siphonia* (Crétacé moyen à Tertiaire) (x 0,5); D. *Jerea* (Crétacé) (x 0,5); des Lyssakides : E. *Hydnoceras* (Dévonien supérieur-Carbonifère) (x 0,3); F. *Cyathophycus* (Ordovicien) (x 0,8); des Dictyides : G. *Laocaetes* (Jurassique-Tertiaire) (x 0,3); H. *Tremadictyon* (Jurassique supérieur) (x 0,3); des Lichnyskides : I. *Coeloptychium* Crétacé supérieur); J. *Camerospongia* (Crétacé-Tertiaire) (x 1); K. *Pachyteichisma* (Jurassique supérieur) (x 0,5); L. *Ventriculites* (Crétacé moyen-supérieur) (x 0,5); des Sphinctozoaires : M.1-4. *Barroisia* (Crétacé inférieur) (M.1., x 1; M.2., x 2,5; M.3., x 36; M.4., x 72); N. *Girtyocoelia* (Pennsylvannien) (x 2); O. *Sebargassia* (Carbonifère) (x 1) (D'après de Laubenfels in Moore, 1955 sauf fig. E et J, d'après Moret, 1966).

(Enay, R., 1990, p.35)

5.2. Les Archéocyathes

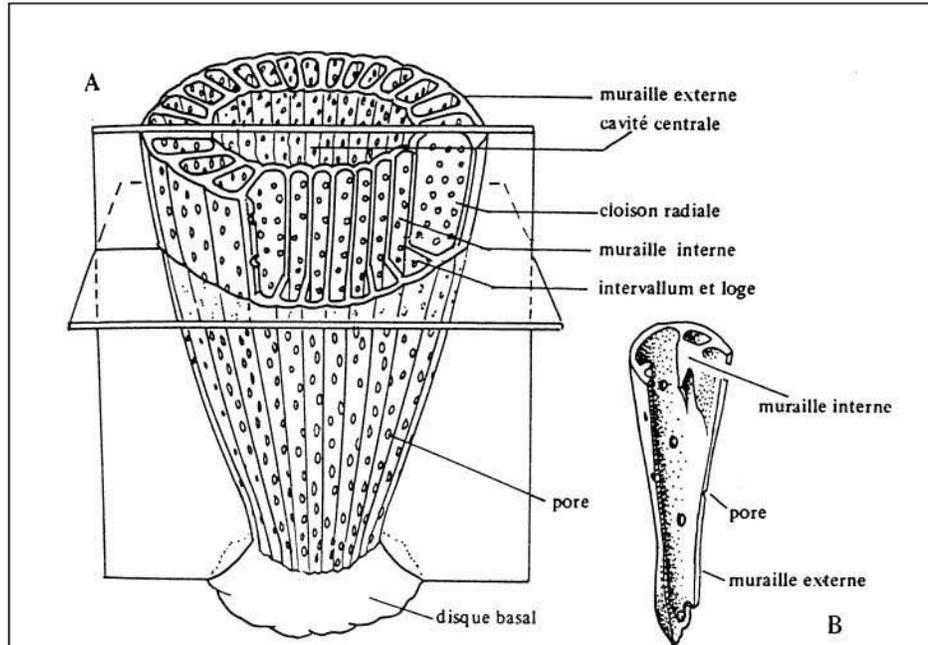
Les Archéocyathes constituent un phylum (Archaeocyata) regroupant des animaux dont la distribution stratigraphique est restreinte au Cambrien inférieur et moyen. Morphologiquement, ils sont intermédiaires entre les Porifères et les Cnidaires. Leur squelette calcaire (dimensions centimétriques à décimétriques) a une forme conique reposant souvent sur un disque basal. Le squelette est généralement muni de murailles externe et interne, autour d'une cavité centrale. À l'intérieur des murailles, des cloisons radiales et des septes délimitent des intervallums et des loges. Les murailles sont perforées de pores (dont le rôle était sans doute le même que chez les porifères; les archéocyathes sont souvent regroupés avec les spongiaires).

Deux classes principales sont distinguées:

- Regulares, soit des formes à morphologie radiale régulière;
- Irregulares, soit les formes à morphologie irrégulière.

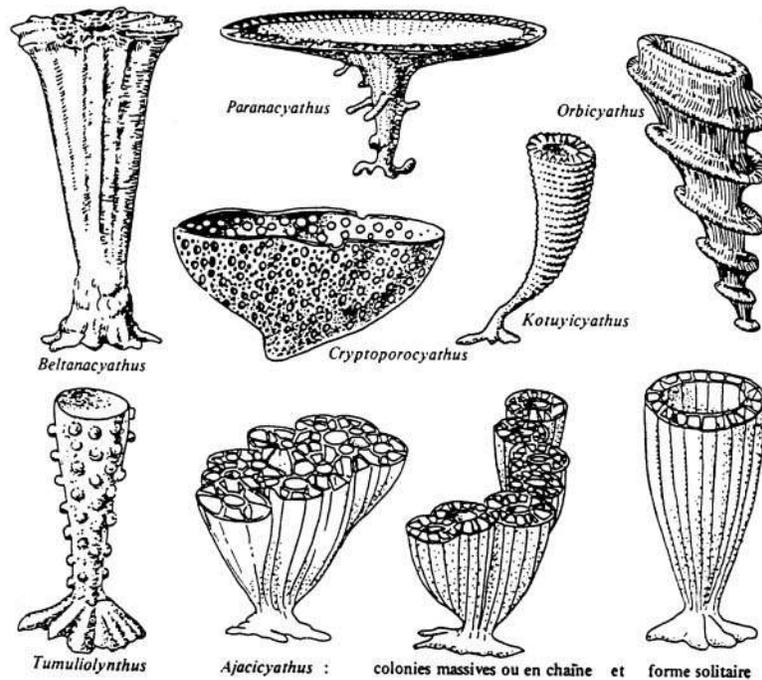
Les archéocyathes occupaient les plate-formes carbonatées et les environnements récifaux. Ils étaient des organismes benthiques marins, sessiles, occupant des milieux peu profonds de 20 à 100 m de profondeur (optimum à 30 m). L'étude de certains récifs indique qu'ils vivaient sous la zone de battement des vagues. Ils ont parfois formé des colonies, constituant des biohermes.

ARCHÉOCYATHES



Archéocyathes. A. Schéma d'organisation et nomenclature des éléments squelettiques d'une forme à deux parois (modifié à partir de Rigby et Gangloff in Boardman *et al.*, 1987, fig. 9.3). B. Reconstitution (à partir de sections sériées) de la partie juvénile de *Ajacicyathus nevadensis* montrant l'absence de muraille interne au début du développement (D'après Okulitch in Moore, 1955).

(Enay, R., 1990, p.41)



Formes extérieures de quelques Archéocyathes solitaires et coloniaux (D'après Hill in Teichert, 1972 sauf *Ajacicyathus* d'après Rigby et Gangloff in Boardman *et al.*, 1987).

(Enay, R., 1990, p.43)

5.3. Les Cnidaires

Généralités

Les Cnidaires, autrefois désignés sous l'appellation de Coelentérés, constituent un phylum important parmi les métazoaires primitifs. Les Cnidaires sont abondants dans la formation d'Ediacara (Protérozoïque) et sont représentés de la fin du Précambrien à l'actuel. Comme les Porifères, les Cnidaires sont diploblastiques: il se caractérisent par un ectoderme, un endoderme et souvent, une mésogée. Les Cnidaires incluent des formes solitaires ou coloniales, formant parfois des récifs ou biohermes (cf. récifs coralliens). Ils se distinguent par une structure à symétrie radiale.

Les Cnidaires se singularisent par l'alternance de deux stades, **polype** et **méduse**. Le polype est une forme sédentaire, fixée au substrat, qui se développe à partir d'une larve. La méduse, nageant librement, constitue une gonade (organe qui produit les gamètes). La méduse qui assure la dissémination est ainsi le stade sexué, et le polype, le stade asexué. Le polype et la méduse sont organisés de la même façon: un corps formé d'un ectoderme et d'un endoderme autour de la mésogée et muni d'une cavité digestive et d'un orifice buccal bordé de tentacules. Les tentacules portent des cellules dites **nematocytes** et **cnidoblastes**, ayant souvent des structures piquantes ou urticantes (rôle important pour la défense et la capture de proies). Chez les méduses, l'orifice buccal est orienté vers le bas, contrairement aux polypes. La forme méduse, essentiellement gélatineuse, n'est fossilisée que rarement, dans des conditions particulières. Le polype produit souvent un squelette carbonaté fossilisable, le **polypier**.

Trois grandes classes de Cnidaires sont distinguées: Les **Hydrozoaires**, les **Scyphozoaires** et les **Anthozoaires**. Les Anthozoaires constituent la plus importante classe actuelle et fossile. Elle est subdivisée en deux sous-classes fossiles: **Octacoralliaires** et **Zoanthaires**. Les Zoanthaires sont particulièrement bien représentés et par trois ordres: **Tabulata**, **Rugosa** et **Scleractinia**. Les principaux attributs des représentants fossiles de ces catégories sont brièvement résumés ci-dessous.

Les Hydrozoaires

- Polypes **polymorphes** (c'est-à-dire ayant différentes morphologies);
- stade méduse seulement, chez certains taxons, mais alternance des stades méduse et polype pour la plupart;
- certains taxons forment un squelette calcaire fossilisable;
- représentés dans les faunes d'Édiacara;
- les principaux ordres d'Hydrozoaires fossiles (Milleporina et Stylasterina) sont particulièrement communs dans les formations récifales du Crétacé et du Cénozoïque.

Les Scyphozoaires

- Polypes de taille réduite et stade méduse accentué;
- quelques représentants fossiles des méduses (e.g. Scyphomedusae) et polypes (e.g. Conulata)

dès la fin du Précambrien;

- les polypes de Conulata fossiles (surtout Paléozoïque) se distinguent par une forme conique à symétrie tétraradiée.

Les Anthozoaires

- Stade méduse réduit et polypes bien développés;

- les plus abondants cnidaires fossiles;

- polypes solitaires ou coloniaux;

- se caractérisent par le développement de cloisons ou mésentéries qui divisent, de façon radiale, la cavité gastrique;

- la symétrie des mésentéries (d'ordre 4, 8 ou 6) constitue l'un des principaux critères diagnostiques;

- deux sous-classes (sur trois) sécrètent des squelettes calcaires: les Octocorallaires et les Zoanthaires;

Les Octocorallaires

- la plupart des Octocorallaires (symétrie d'ordre 8, i.e. huit mésentéries principales) produisent des spicules calcifiés;

- constituent sans doute les Anthozoaires les plus anciens (Proterozoïque supérieur);

- formes coloniales constituées de nombreux polypes de petites taille.

Les Zoanthaires

- comptent le plus grand nombre d'Anthozoaires récents ou fossiles;

- se caractérisent par des mésentéries paires;

- parmi les huit ordres actuellement connus, 3 sécrètent des squelettes de carbonate de calcium: Tabulata, Rugosa (= Tétracorallaires) et Scleractinia (= Hexacorallaires);

Les Tabulés

- caractérisés par des planchers divisant les colonies horizontalement;

- formes coloniales massives, étroitement accolées;

- groupe éteint du Paléozoïque.

Les Rugueux

- squelette calcaire ou polypier généralement simple, de forme souvent conique;

- polypes solitaires ou coloniaux;

- muraille ou épithèque ridée annulairement (d'où le nom de rugueux);

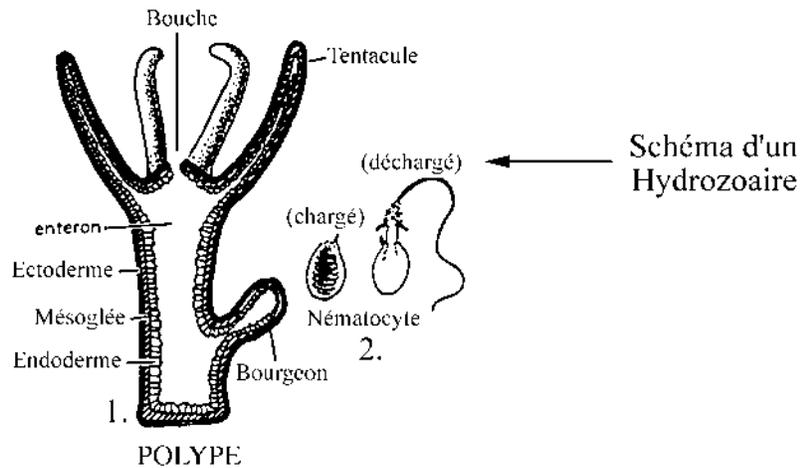
- arrangement tétramère visible surtout chez les spécimens juvéniles;

- apparition au Cambrien (?) sinon à l'Ordovicien, acmé au Silurien et Dévonien et disparition au Permien.

Les Scléactinaires

- caractérisés par une symétrie d'ordre 6 (cavité gastrique divisée par des cloisons ou septes organisés par groupe de 6);
- polypes isolés, ou formant des colonies coalescentes;
- apparition au Trias moyen et abondamment représentés jusqu'à l'actuel;
- comprennent des formes **hermatypiques** (formes constructrices qui renferment des algues symbiotiques) qui contribuent à l'édification de récifs coralliens;
- raison probable du succès des Scléactinaires: squelette poreux à croissance rapide et association symbiotique avec des **Zooxantelles** (ordre de dinoflagellés photosynthétiques vivant en symbiose dans des organismes tels les coraux, radiolaires ou certains mollusques).

CNIDAIRES - Planche I

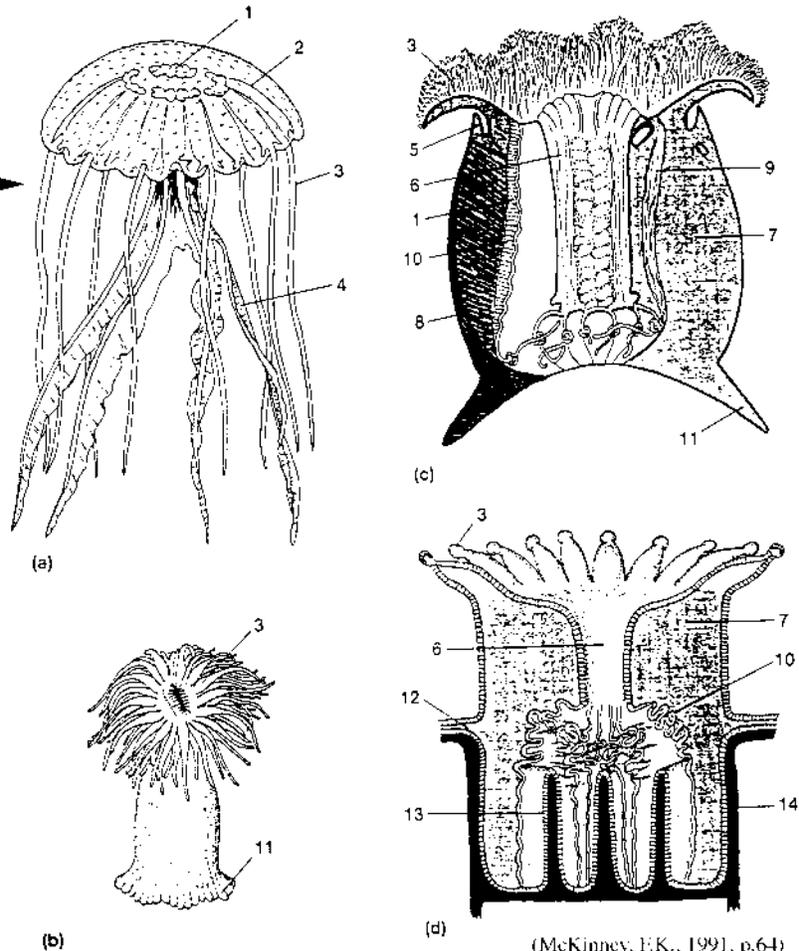


Polype d'hydrozoaire simple. (1) Hydre et (2) détail d'un nématocyte.

(Tiré de Moore, R.C., 1952, p.100)

Représentant moderne
des Scyphozoaires

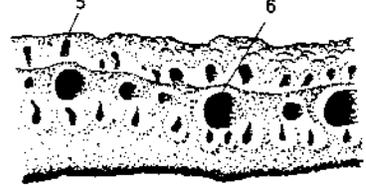
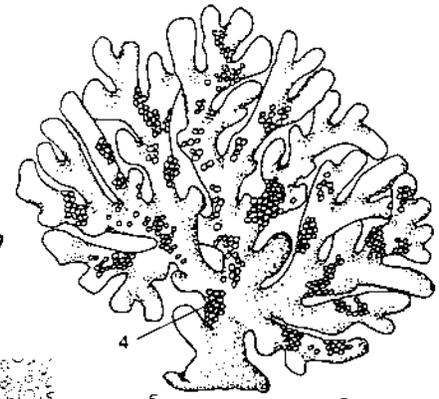
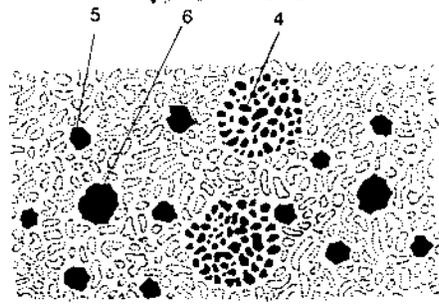
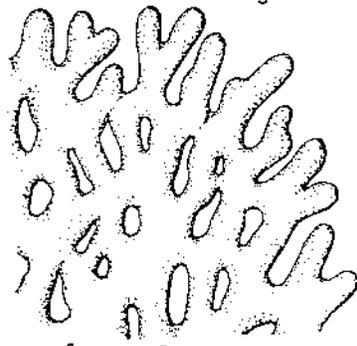
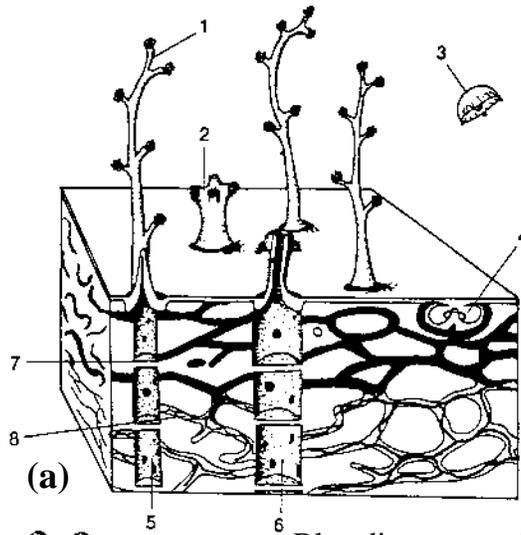
Formes différentes de cnidaires.
(a) Méduse, (b-c) anémones
constituants des polypes et (d)
corail ou polype à support
calcitique. (1) gonade, (2) canal
radial, (3) tentacule, (4) bras
oral, (5) col, (6) pharynx, (7)
septe, (8) membrane pariétale,
(9) muscle rétracteur, (10) fila-
ment, (11) disque basal, (12)
membrane jointive, (13) septe
calcitique, (14) squelette
calcitique.



CNIDAIRES - Planche II

HYDROZOAIRES

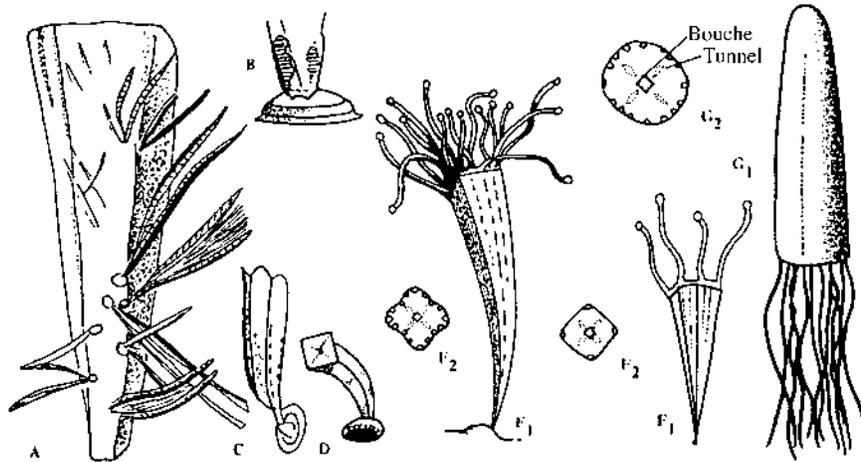
Hydrozoaires à squelettes calcifiés. (a-b) *Millepora* et (c) *Distichopora*. (1) Dactylozoïde, (2) gastrozoïde, (3) méduse, (4) ampoule, (5) dactylopore, (6) gastropore, (7) tabula et (8) canal.



(modifié de McKinney, F.K., 1991, p.65)

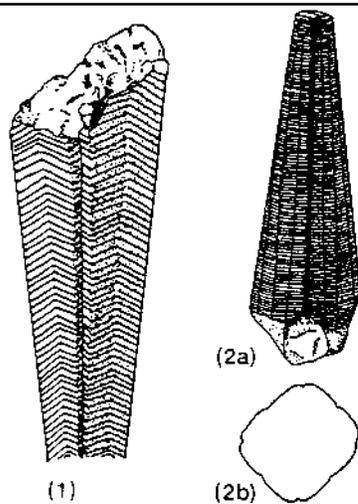
CNIDAIRES - Planche III

SCYPHOZOAIRE



Les conulaires. A. Adulte avec plusieurs individus jeunes fixés sur son périderme montrant le disque de fixation et/ou les épaissements aux angles du périderme (x1.5). B-D. Jeunes individus avec disque de fixation (x8) et les pièces "operculaires" quadrangulaires dans le prolongement des faces latérales (C) ou fermant l'ouverture (D) (x6). E1, 2 et F1, 2. Reconstitutions de conulaires en position fixée, les épaissements localisés du bord apertural du périderme étant interprétés comme les insertions des muscles des tentacules (x0.6 et x0.4). G1, 2. Conulaire au stade médusoïde libre, l'extrémité apicale obturée par une cloison "en verre de montre" (diaphragme) (x0.4).

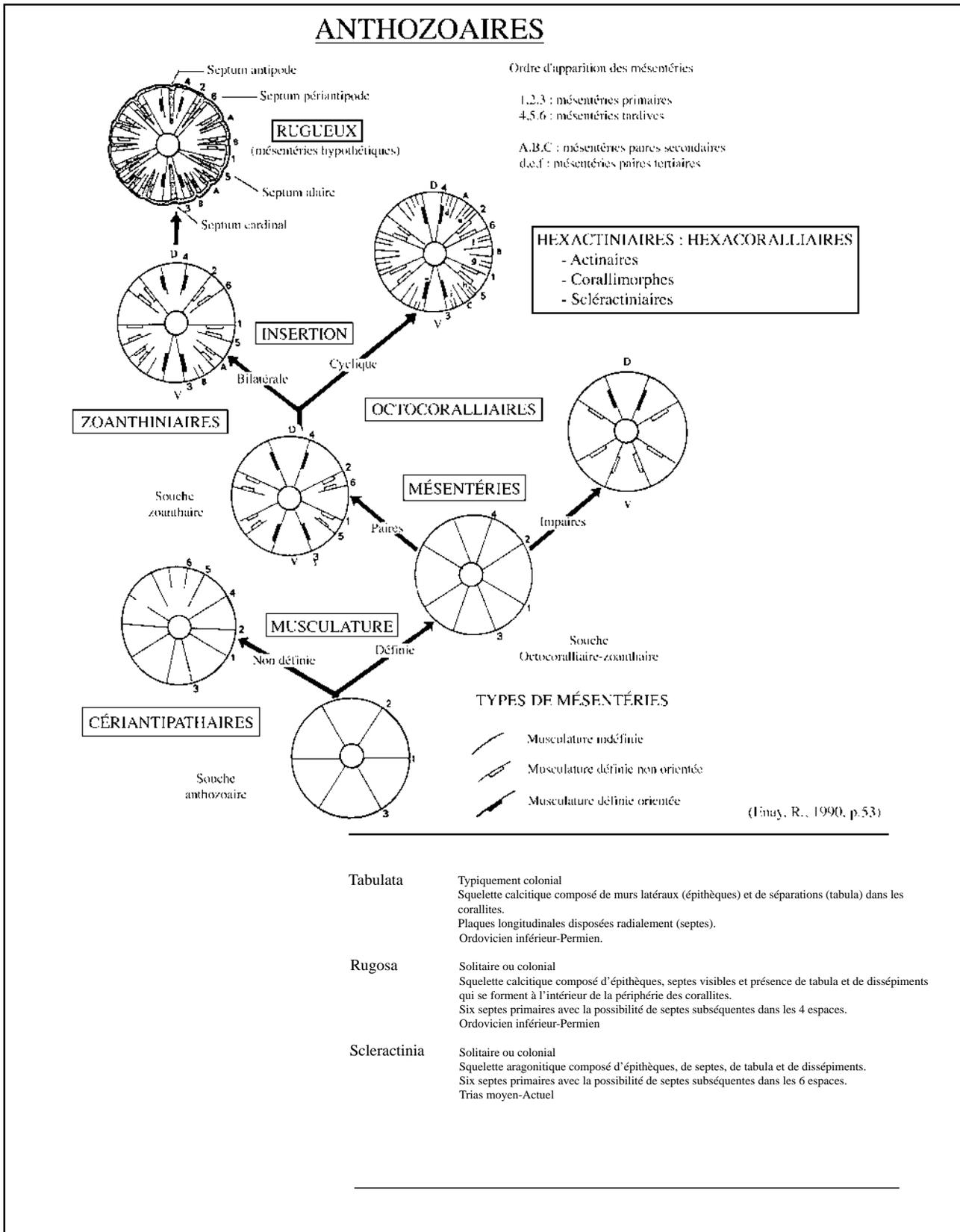
(tiré de Enay, R., 1990, p.53)



Conulaires. (1) Paraconularia, (2) Archaeoconularia; (2a) vue externe, (2b) coupe.

(tiré de McKinney, F.K., 1991, p.66)

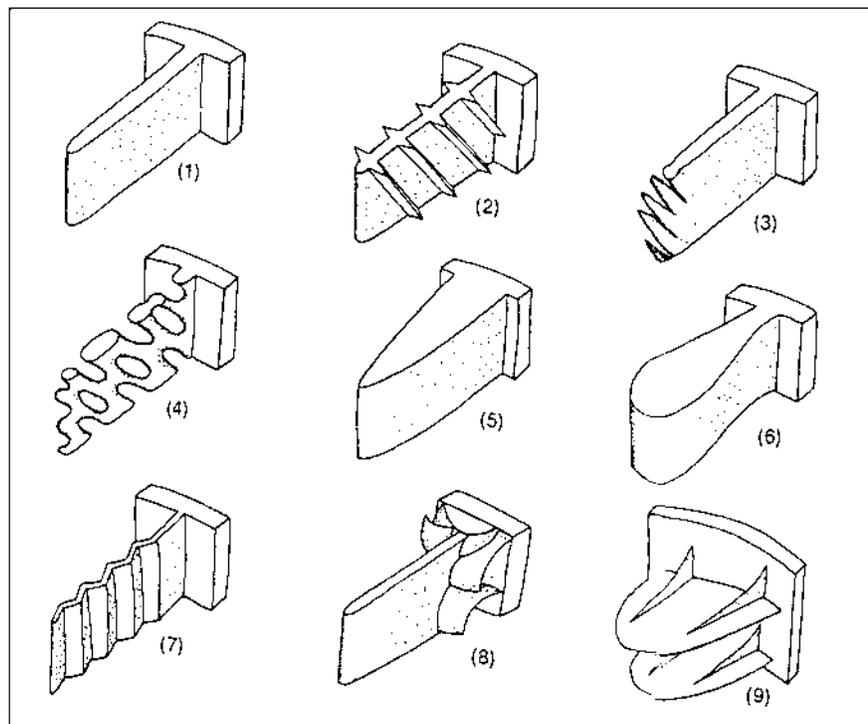
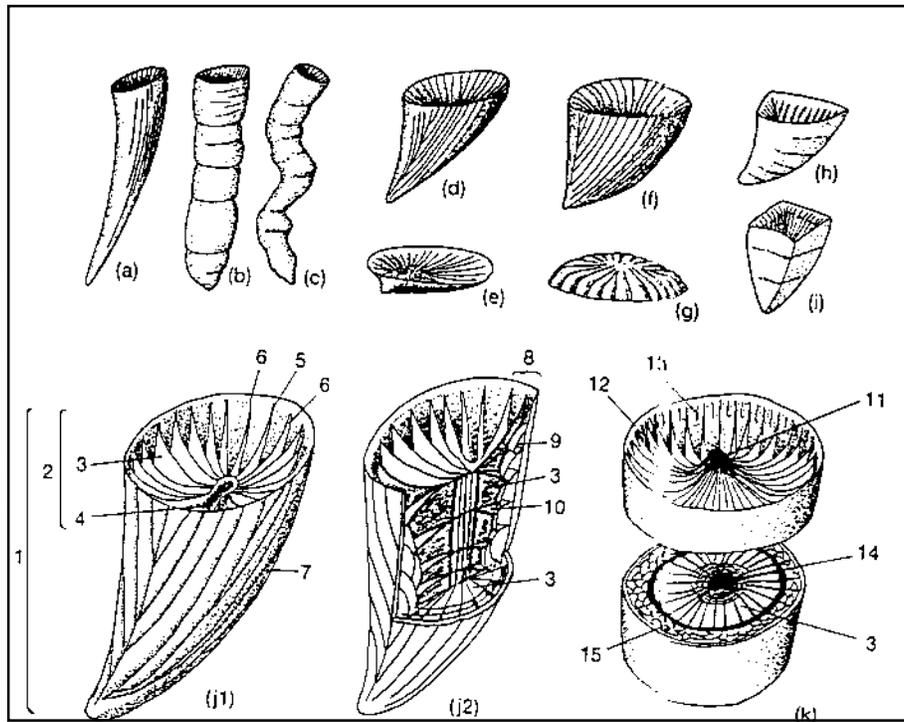
CNIDAIRES - Planche IV



CNIDAIRES - Planche V

ANTHOZOAIRES - ZOANTHAIRES - RUGOSA

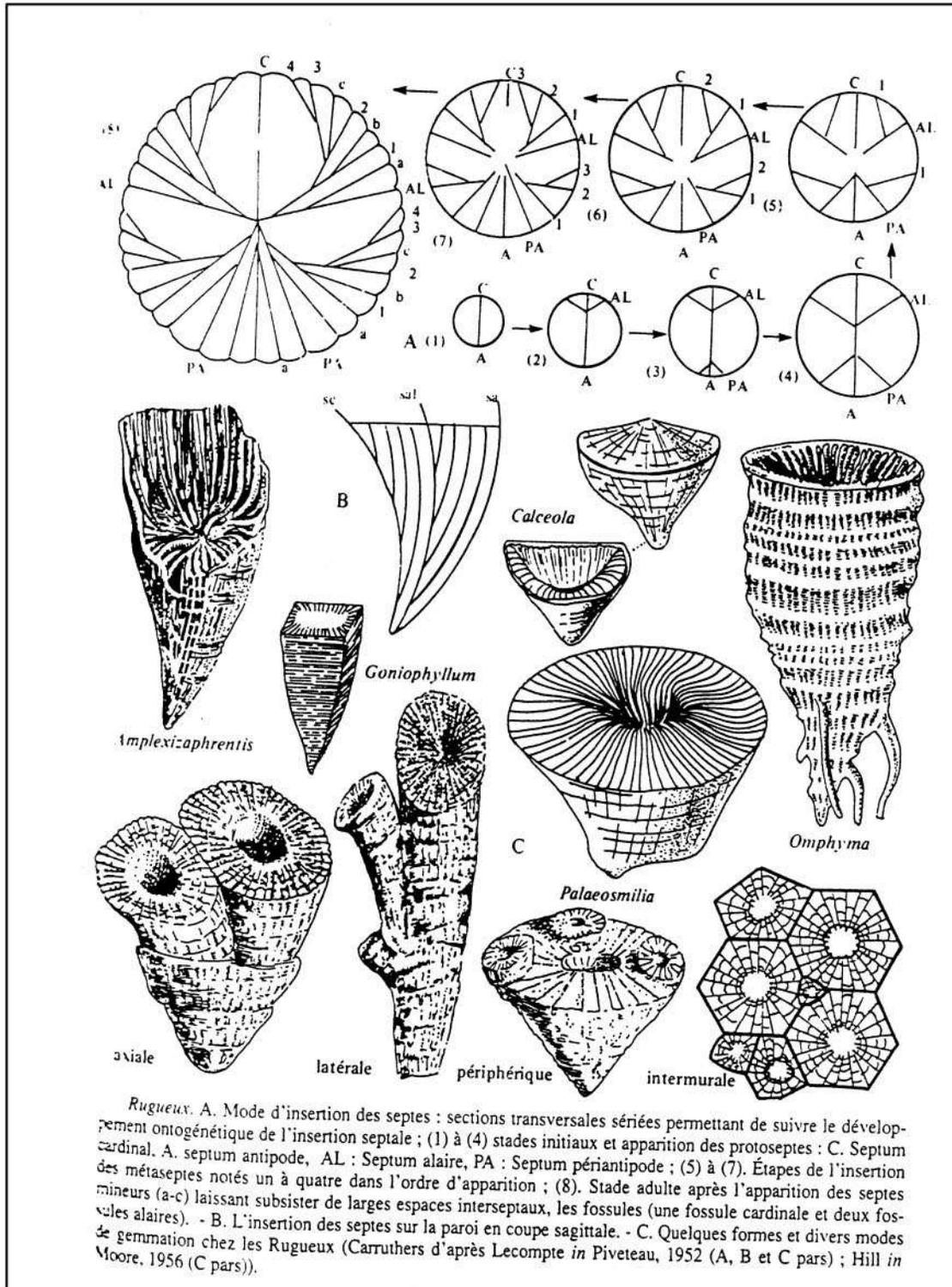
Quelques morphologies de coraux solitaires, particulièrement des Rugueux. De (a) à (i): différentes formes de corallites: (a) cératoïde, (b) cylindrique, (c) scolécoïde, (d) trochoïde, (e) patellé, (f) turbiné, (g) discoïde, (h) calcéoïde, (i) pyramidal, (j) et (k) sont des diagrammes des types de morphologies des corallites. (1) corallite, (2) calyx, (3) septe, (4) fosse cardinale, (5) septe contraire, (6) septe contraire latérale, (7) épithèque, (8) dissépimentarium, (9) dissépiment, (10) tabulation, (11) moyeu axial, (12) septe majeure, (13) septe mineure, (14) columelle, (15) stéréozone. (L) Types de septes: (1) continue, (2) carinée, (3) en forme de feuille d'acanthé, (4) perforée, (5) dilatée, (6) rhopaloïde, (7) en zigzag, (8) lonsdaléoïde et (9) amplexoïde.



(Figure tirée de McKinney, F., 1991, p.67)

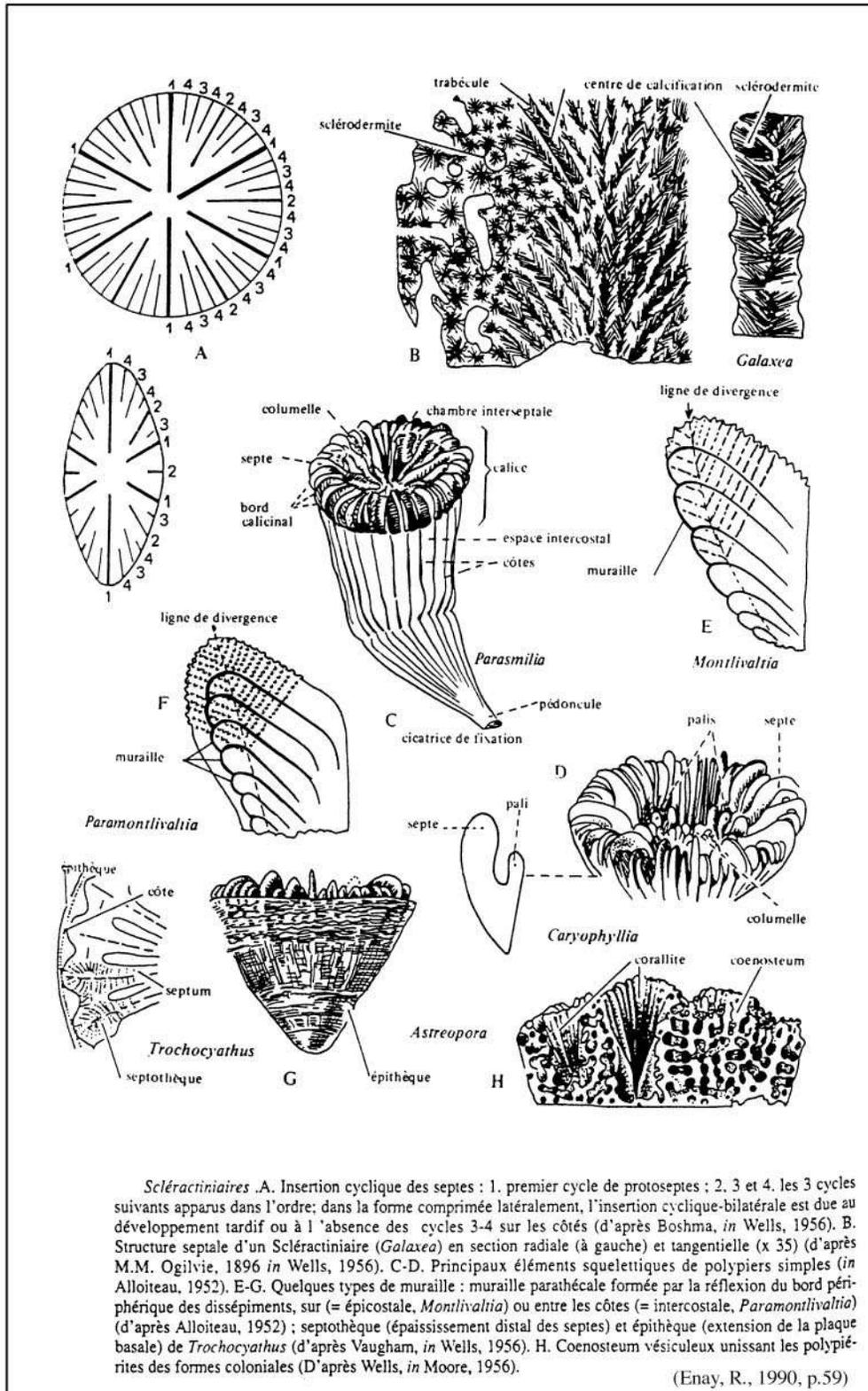
CNIDAIRES - Planche VI

RUGOSA



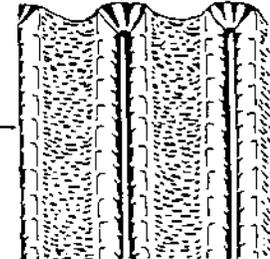
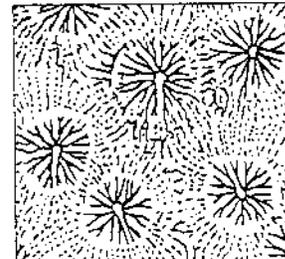
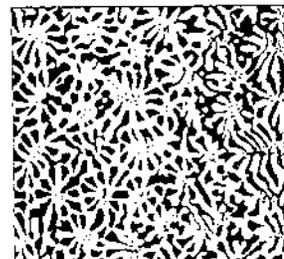
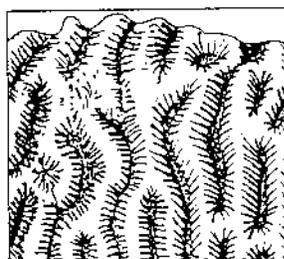
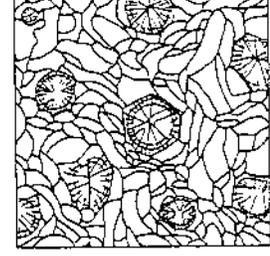
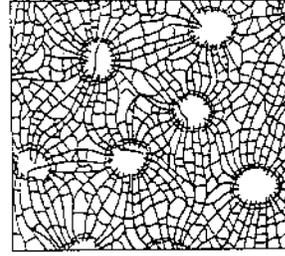
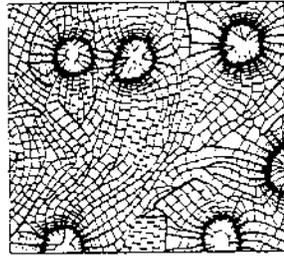
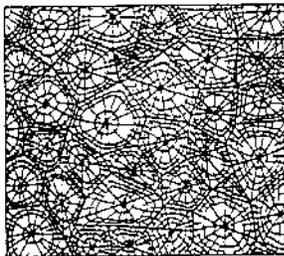
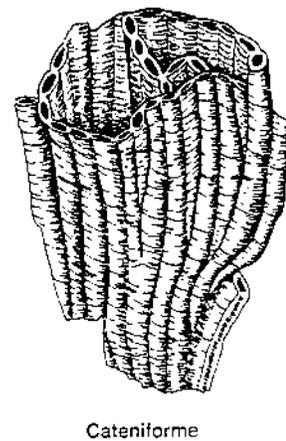
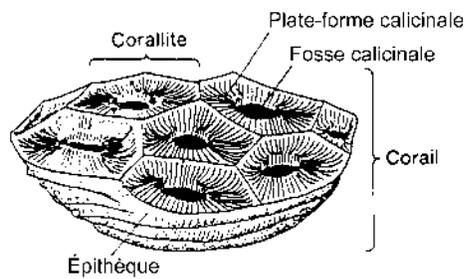
CNIDAIRES - Planche VII

Scléractinaires



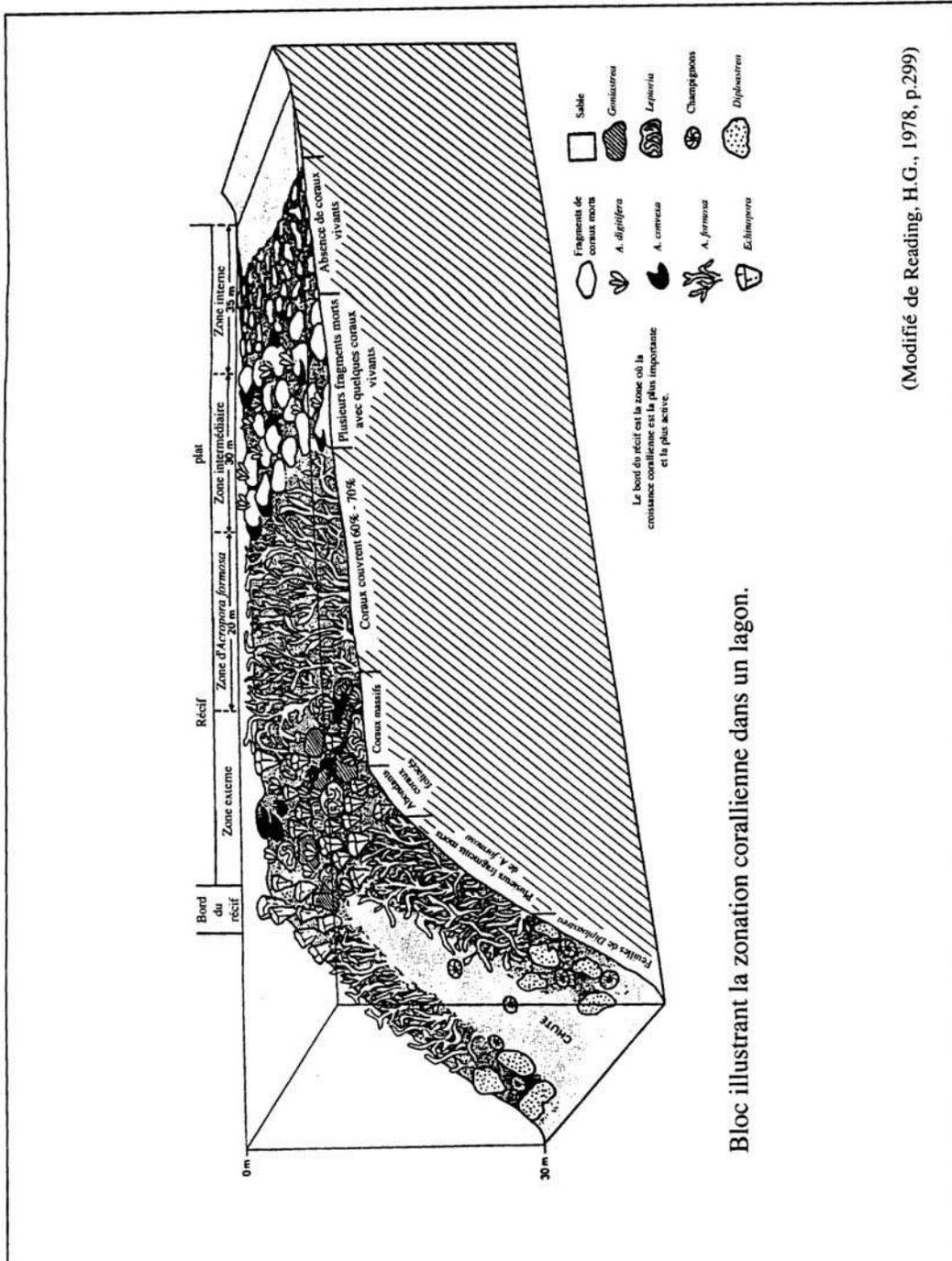
CNIDAIRES - Planche VIII

Zoanthaires coloniaux



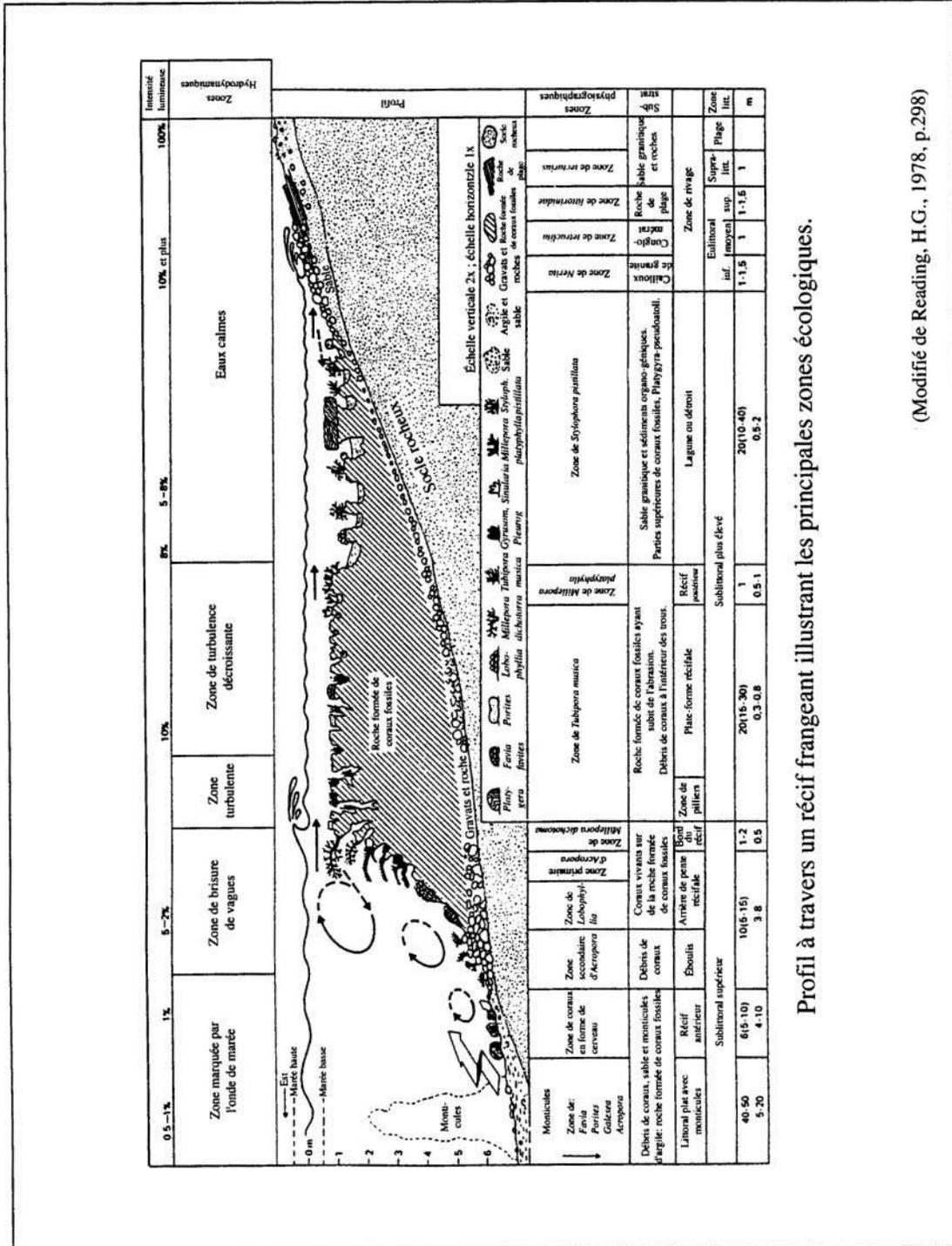
Morphologies de coraux coloniaux. (en haut) Vues latérales et (les 2 rangées inférieures) vue en plan.

(tiré de McKinney, F.K., 1991, p.68)



Bloc illustrant la zonation corallienne dans un lagon.

(Modifié de Reading, H.G., 1978, p.299)



Profil à travers un récif frangeant illustrant les principales zones écologiques.

(Modifié de Reading, H.G., 1978, p.298)

CHAPITRES 6 & 7 – LES MOLLUSQUES

Introduction

Les mollusques constituent un phylum **panchronique**, Cambrien à actuel, très diversifié et **ubiquiste** (milieux marin, lacustre, terrestre), de première importance en paléontologie.

Les mollusques sont des métazoaires **triploblastiques** (c'est-à-dire possédant un mésoderme, contrairement aux diploblastiques). Ils se caractérisent par un **coelome** (cavité mésodermique ou cavité interne) peu segmenté et sont classés ainsi en marge des **coelomates**. Ils se caractérisent également par une symétrie bilatérale (toujours présente chez le stade larvaire ou au cours du développement embryonnaire) qui peut toutefois disparaître, chez l'adulte, par torsion ou enroulement.

Les mollusques sont, par définition, des organismes à corps mou; ils sont généralement entourés d'une coquille de carbonate de calcium secrétée par le **manteau** (tissu externe).

Le corps des mollusques comprend 4 parties principales:

- la **tête** munie d'une bouche antéro-ventrale et d'une cavité buccale contenant la **radula** (sorte de langue avec tubercules ou dents cornées); la tête porte souvent des **tentacules** (organes sensoriel, tactile ou préhensile) et des yeux;
- le **piéd** rassemblant une musculature ventrale servant à la reptation, et à la base duquel on distingue la **sole**;
- la **masse viscérale** dans laquelle sont rassemblés les organes internes (tube digestif, systèmes nerveux, circulatoire et reproducteur);
- le **manteau** (ou **pallium**) fixé dorsalement à la masse viscérale qu'il enveloppe; on y distingue une **cavité palléale** postérieure renfermant les branchies; l'anus, les organes excréteurs et reproducteurs débouchent sur la cavité palléale.

Aperçu de la classification

Cinq classes principales sont distinguées parmi les mollusques (les classes les plus importantes en paléontologie et qui seront davantage traitées dans le cours sont marquées d'un astérisque).

Les Amphineures

- mollusques marins à caractère primitif (sans doute proche de l'archétype)
- coquille remplacée par des plaques ou spicules dans le manteau
- Cambrien à actuel
- les Amphineures se subdivisent en différents groupes:

Les Monoplacophores (coquille ou plaque univalve, conique, aplatie; jalon possible entre annélides et mollusques; apparition au Cambrien inférieur; genre actuel *Neopilina* observé en milieu abyssal)

Les Polyplacophores ou chitons (corps couvert dorsalement par huit plaques et reposant sur une large sole se fixant sur les rochers; présents dans les milieux littoraux de haute

énergie; fossiles rares)

Les Aplacophores (corps d'aspect vermiculé; forme enveloppée dans un manteau incrusté de spicules aragonitiques; peu connu à l'état fossile)

Les Scaphopodes

- mollusques marins fouisseurs
- coquille de forme conique (en cornet) légèrement courbe ouverte aux deux extrémités
- tête rudimentaire munie de tentacules
- apparition discutée au Cambrien; Ordovicien à actuel

Les Lamellibranches ou Bivalves ou Pélécytopodes*

- mollusques aquatiques, marins ou lacustres
- coquille bivalve
- tête indistincte et absence de radula
- pied en forme de hache
- Cambrien inférieur à récent

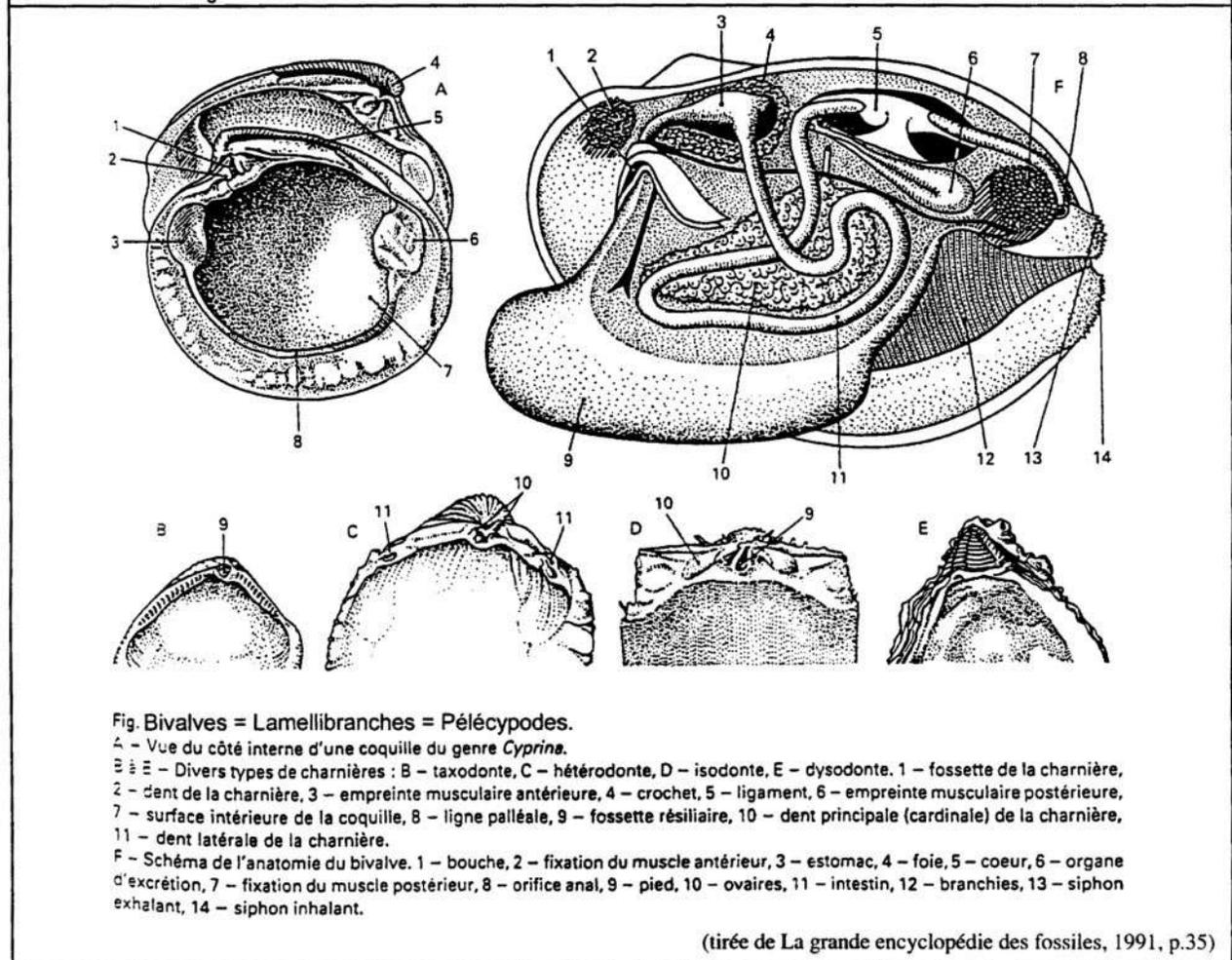
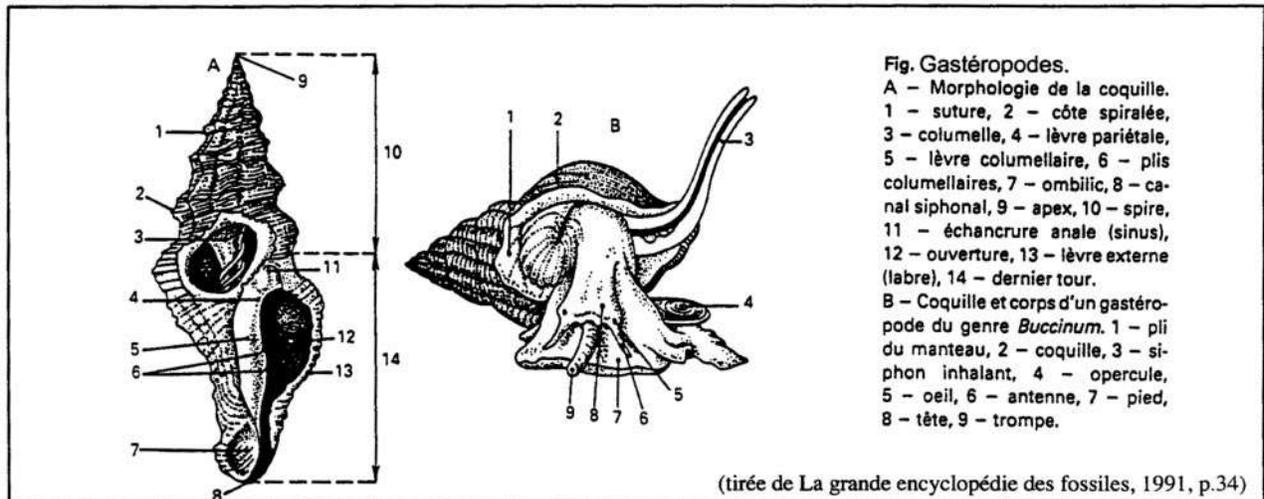
Les Gastéropodes*

- mollusques aquatiques, marins, dulcicoles, ou terrestres (cf. pulmonés)
- pied aplati et sole ventrale
- masse viscérale spiralée dans la coquille
- présence d'un muscle collumellaire permettant à la tête et au pied de se rétracter dans la coquille
- coquille spiralée dont l'ouverture peut être fermée par un opercule
- pas de symétrie; coquille univalve (torsions de 180°)
- Cambrien inférieur à récent

Les Céphalopodes*

- mollusques marins, nectoniques et carnassiers
- symétrie bilatérale
- tête distincte, munie de 2 yeux et de bec à deux mandibules
- pied entourant la tête et muni de tentacules (8 ou 10)
- présence d'une coquille externe univalve (e.g. nautilus), ou interne (e.g. seiche), sinon absente (e.g. pieuvre)
- Cambrien supérieur à récent

Mollusques



Les lamellibranches (= Bivalves = Pélécypodes)

Généralités

Les bivalves se distinguent par leur symétrie bilatérale avec valves droite et gauche, une tête peu différenciée, l'absence de tentacules et yeux.

L'ouverture des valves est passive (ligament de la charnière élastique), mais la fermeture est active (muscles adducteurs).

La reproduction est sexuée (individus mâles et femelles portant des gonades). La fécondation est libre (pélagique). Le stade larvaire est généralement mobile et pélagique contrairement au stade adulte, le plus souvent sédentaire.

Les lamellibranches **épibiontes** se fixent au substrat par le byssus qui secrète une substance adhérente (généralement la valve la plus grosse est fixée au substrat). Les formes **endobiontes** sont munies d'un **siphon** pour la filtration de l'eau. Les endobiontes fouisseurs occupent pour la plupart des environnements sableux ou silteux. Il existe aussi des espèces appartenant aux **lithophages** qui creusent leur terrier dans des substrats solides.

Les bivalves se nourrissent surtout par filtration de l'eau et ingestion du plancton (protistes). Ils occupent principalement des habitats littoraux. Certaines espèces occupent cependant des milieux abyssaux particuliers (e.g., sources hydrothermales).

La coquille des bivalves porte souvent des stries de croissance et des cernes annuels. La **sclérochronologie** (étude des cernes annuels) est utilisée en paléoécologie (démographie, vitesse de croissance en relation avec les changements environnementaux...). Au vu de leurs affinités écologiques (substrat, température, salinité, bathymétrie...), les bivalves sont beaucoup utilisés en paléoécologie et à des fins de reconstitution paléoenvironnementale.

Éléments de morphologie de la coquille

La coquille des bivalves consiste en **deux valves** (droite et gauche) dont l'orientation fait référence à une partie antérieure (bouche), une partie postérieure (anus, siphon), un côté ventral (pied) et un côté dorsal (charnière). Chez les formes **équivalves**, les deux valves sont identiques; chez les formes **inéquivalves**, la morphologie des deux valves est différente. La distinction entre valve droite et valve gauche est donc importante à des fins d'identification.

La **charnière** (côté dorsal) permet l'articulation des deux valves. Elle se caractérise par un **crochet** plus ou moins bien développé, orienté le plus souvent vers l'avant (**prosogyre**), parfois vers l'arrière (**opistogyre**). La charnière porte une **area ligamentaire** ainsi qu'un **plateau cardinal** muni de **dents** et parfois de **fossettes**. Le nombre, l'orientation et la forme des dents constituent des caractères diagnostiques importants.

L'**empreinte** du ou des muscles adducteurs est généralement visible sur la face interne de la coquille. On distingue les **monomyaires** (1 muscle) des **dimyaires** (muscles antérieurs et postérieurs). Les dimyaires se regroupent en **isomyaires** (= homomyaires: empreintes des muscles antérieur et postérieur identiques) et **anisomyaires** (= hétéromyaires: empreintes différentes). Chez les formes anisomyaires, l'empreinte du muscle postérieur est toujours la plus grosse.

La bordure du manteau définit une **ligne palléale** sur la face interne des coquilles. La ligne palléale peut être continue (**intégripalliée**) ou échancrée dans la partie postérieure par un **sinus** (**sinupalliée**) correspondant à l'insertion du muscle rétracteur du siphon.

L'ornementation externe de la coquille est également un critère diagnostique.

La structure de la coquille comprend 3 couches principales: le **péριοstracum** (formé de matière cornée, il ne se fossilise pas); une couche externe prismatique et une couche interne lamellaire (nacre). Les variations sont toutefois nombreuses (e.g., couche intermédiaire fibreuse). La coquille consiste en aragonite, parfois en calcite, parfois les deux.

Éléments de classification

Les lamellibranches constituent une classe très importante renfermant environ 11.000 espèces actuelles et près de 15.000 espèces fossiles.

La classification des zoologistes est fondée sur la morphologie des parties molles. La classification des paléontologues repose essentiellement sur la morphologie de la coquille: charnière et dents, empreintes musculaires, crochet, etc. Différents schémas de classification des bivalves existent. Celui qui est résumé ci-dessous fait appel au développement de la charnière.

Taxodontes: charnière faite de dents multiples et semblables

Cténodontes: dents convergentes vers le centre de la valve; Cambrien-actuel

Actinodontes: dents orientées de façon radiales; Silurien-actuel

Pseudocténodontes: dents ~ parallèles; Dévonien-actuel

Dysodontes: charnière réduite à dents peu distinctes; Dévonien actuel

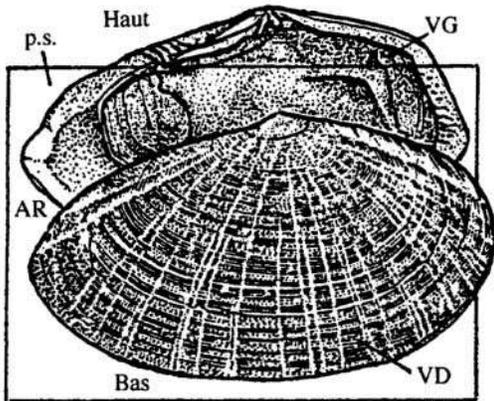
Préhétérodontes: charnière pourvue d'un nombre de dents limité, en position cardinale; Dévonien-actuel

Hétérodontes: charnière pourvue d'un nombre de dents limité, en positions cardinale et latérale

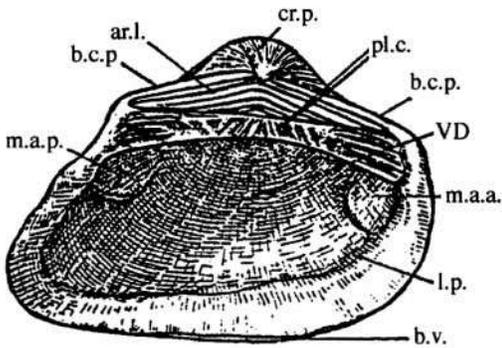
Types lucinoïdes (2 dents) et Cyrénoïdes (3 dents); Carbonifère-actuel

Hippuritoidea (ou Pachyodontes ou rudistes); Jurassique supérieur-Crétacé

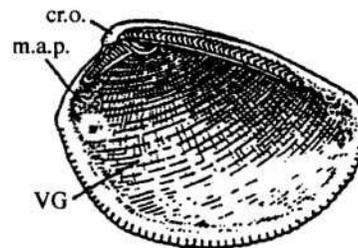
Morphologie des PÉLÉCYPODES



- ar.l area ligamentaire
- AR arrière
- AV avant
- b.c.a bord cardinal antérieur
- b.c.p bord cardinal postérieur
- b.v bord ventral
- ch.r charnière réduite
- cr.o crochet opistogyre
- cr.p crochet prosogyre
- d dents
- f fossettes
- l ligaments
- l.p ligne palléale
- m.a.a muscle adducteur antérieur
- m.a.p muscle adducteur postérieur
- m.p.d muscle postérieur déjeté
- p.s plan de symétrie
- pl.c plateau cardinal
- s sinus (postérieur)
- VD valve droite
- VG valve gauche

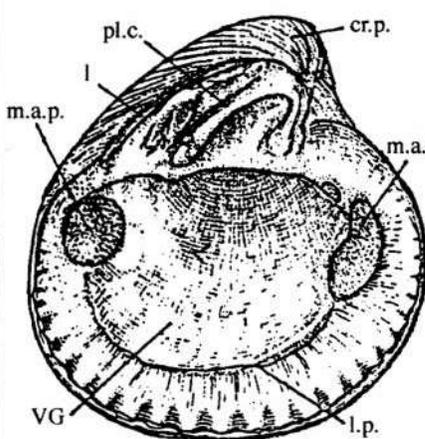


Taxodonte pseudocténodonte
Homomyaire intégripallié

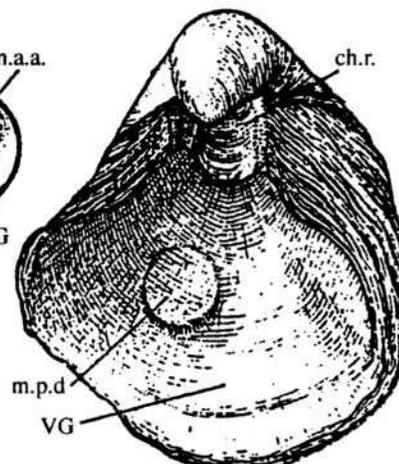
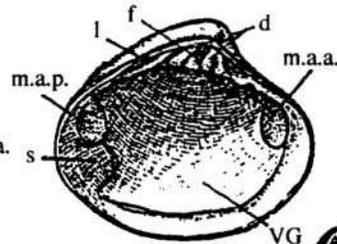


Nucula Taxodonte cténodonte

Cytherea Hétérodonte
Homomyaire
sinupallié

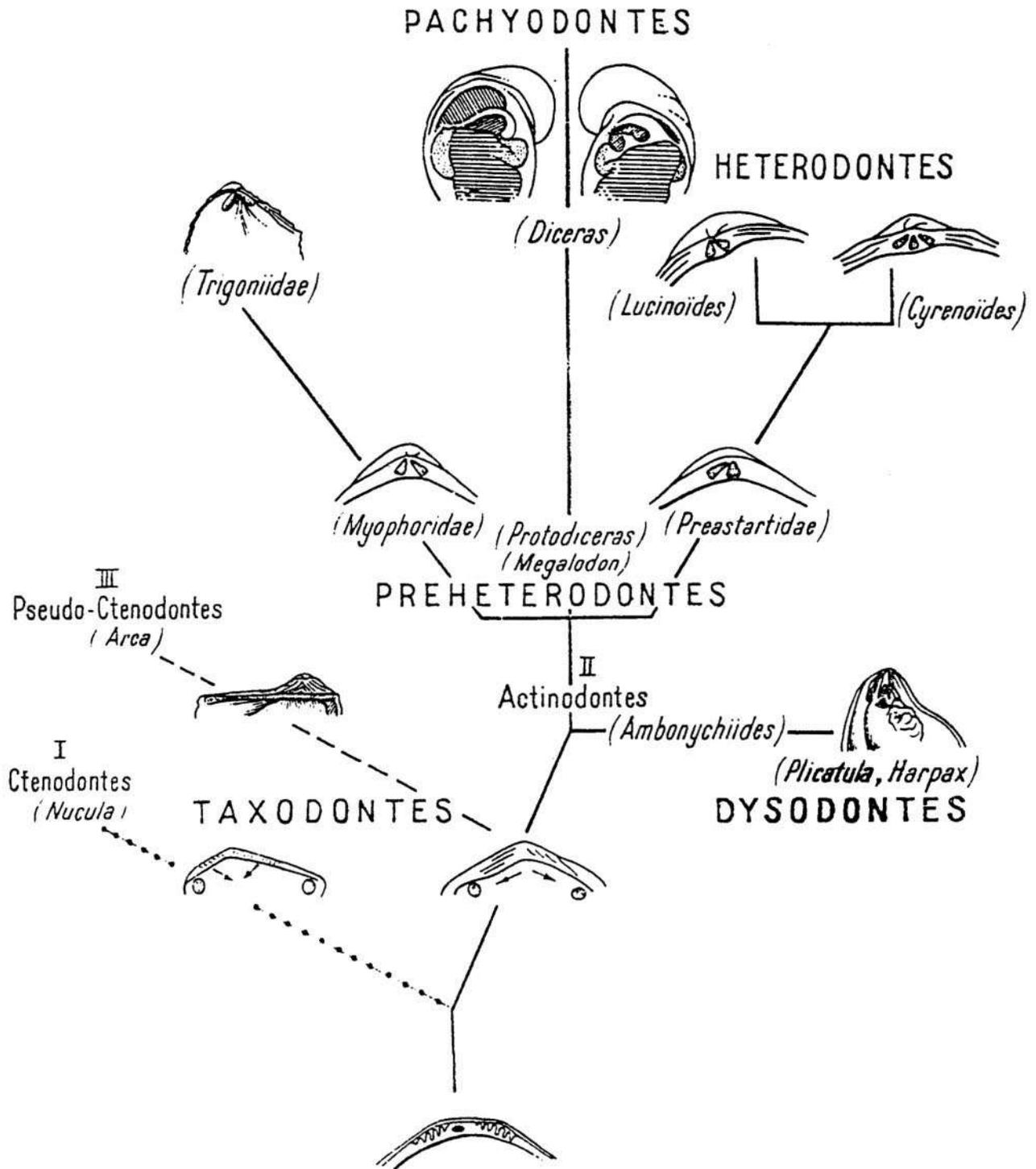


Venericardia Hétérodonte
Hétéromyaire



Liogryphea Dysodonte
Monomyaire

PÉLÉCYPODES: évolution de la charnière



Les Gastéropodes

Généralités

Les Gastéropodes se singularisent par leur assymétrie et la torsion de leur masse viscérale. Ils se distinguent également par la localisation de l'oesophage dans le pied (d'où leur dénomination).

Les Gastéropodes possèdent une tête distincte, munie d'une bouche, d'une ou deux paires de tentacules et des yeux. Leur pied leur permet la reptation; il est parfois adapté à la nage. La présence d'un siphon favorise chez plusieurs taxons la respiration sur des substrats boueux.

La reproduction des Gastéropodes est sexuée, soit par fertilisation externe, soit par fertilisation interne (permettant la reproduction à la fois en milieu aquatique et aérien). Les Gastéropodes sont bisexués ou hermaphrodites, certaines espèces se caractérisant même par la succession de stades mâle puis femelle.

Les gastéropodes possèdent une radula qui leur permet de déchiqeter les aliments. Ils sont soit végétariens, soit carnivores ou omnivores. La radula abrasive de certaines espèces permet la perforation des coquilles d'autres mollusques à des fins prédatrices.

Les Gastéropodes sont particulièrement ubiquistes puisqu'ils colonisent des milieux aquatiques marins (pélagiques ou benthiques, littoraux à océaniques), dulcicoles et terrestres. En milieu aquatique, ils occupent généralement des eaux peu profondes. Quelques espèces sont toutefois présentes à des profondeurs atteignant 5000 ou 6000 m. Les Gastéropodes constituent de bons indicateurs paléoécologiques.

Éléments de morphologie de la coquille

La coquille des Gastéropodes est univalve, le plus souvent spiralée et dextrogyre. Elle est généralement composée d'aragonite et recouverte d'un périostracum. En coupe, la structure de la coquille présente deux couches, lamellaire et prismatique; une couche intermédiaire est parfois distinguée.

La coquille se présente souvent sous forme de tube conique enroulé de façon hélicoïdale autour d'un axe passant par l'**apex** (sommet pointu). L'axe d'enroulement est matérialisé par une **columelle**, pleine ou creuse, donnant sur un **ombilic** dans la partie basale. La coquille est fermée à son apex, et ouverte sur l'**aperture** (= péristome) dans la partie basale. L'aperture est soit continue (**holostome**), soit échancrée à l'avant pour le passage du siphon (**siphonostome**), parfois prolongée par une expansion dite canal siphonal.

La coquille larvaire ou première gyre est dite **protoconque**. Les tours successifs au-dessus du dernier tour sont désignés par le terme de **spire**. La limite entre les tours est marquée par des **sutures**. Le dernier tour donne sur l'aperture. Celle-ci peut être ornée d'un **labre** (lèvre). Un **opercule** pouvant s'emboîter dans l'aperture est souvent présent permettant une fermeture hermétique.

La majorité des Gastéropodes sont **conspiralés** ou **trochospiralés**; certains sont **planispiralés**. Les coquilles peuvent être **involutés** (dernier tour recouvrant les autres) ou

évolutes (tours distincts).

L'ornementation de la surface de la coquille (lisse ou échinulée), la présence de stries de croissance, la structure interne (e.g. plis columellaires) et l'empreinte des muscles peuvent constituer des critères diagnostiques.

Éléments de classification

Les Gastéropodes constituent sans doute la classe la plus importante parmi les mollusques; elle comprend plus de 100.000 espèces actuelles. Leur classification est fondée essentiellement sur la radula, la disposition des organes, et la forme de la coquille. La systématique des Gastéropodes est complexe puisqu'elle repose en partie sur des parties molles ne se fossilisant pas.

Trois principaux groupes de Gastéropodes sont distingués:

Les Prosobranches

- Gastéropodes marins primitifs et bisexués
- branchies situées à l'avant
- coquille presque toujours operculée
- Cambrien inférieur-actuel

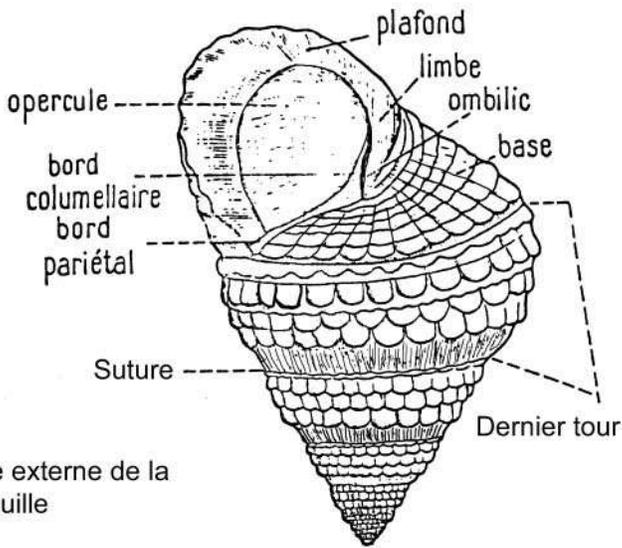
Les Opisthobranches

- Gastéropodes marins hermaphrodites
- branchies situées à l'arrière
- détorsion secondaire
- coquille réduite ou absente
- Carbonifère inférieur-actuel

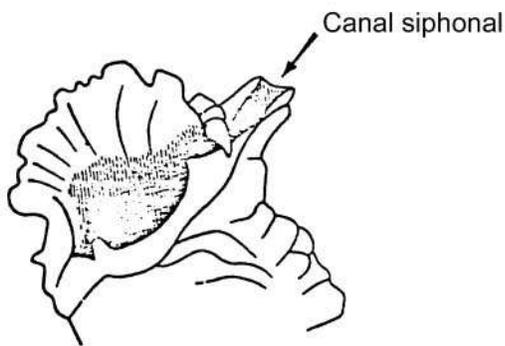
Les Pulmonés

- Gastéropodes terrestres ou dulcicoles hermaphrodites
- absence de branchies et cavité palléale transformée en poche respiratoire ('poumon')
- coquille interne rudimentaire (e.g. limace) ou coquille hélicoïdale non operculée (e.g. escargot)
- apparition au Carbonifère mais développement surtout au Tertiaire.

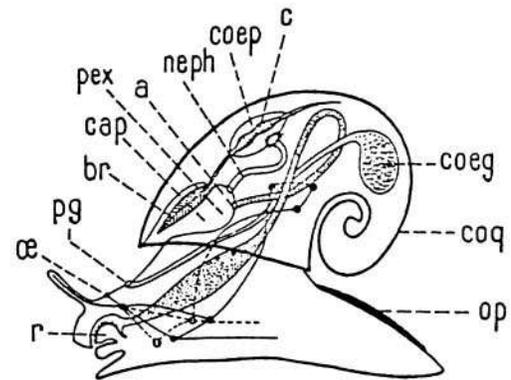
GASTÉROPODES



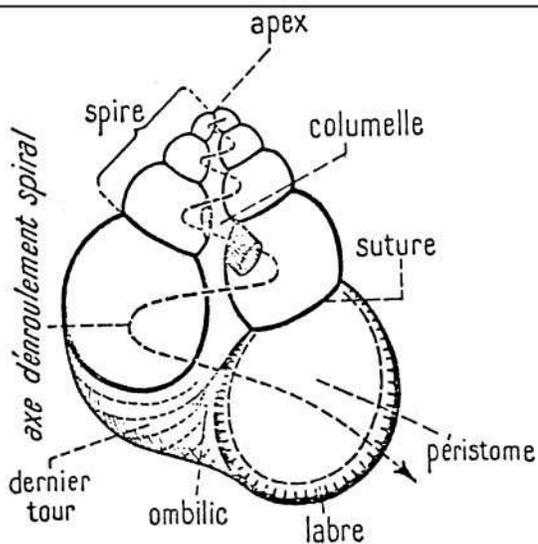
1. Vue externe de la coquille



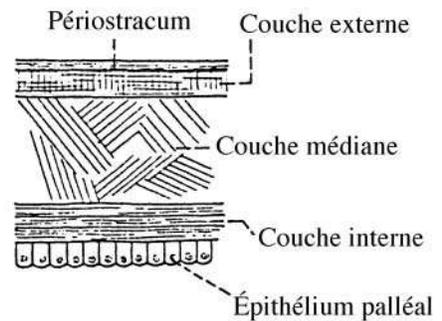
2. Exemple de péristome



3. Illustration schématique de l'anatomie d'un gastéropode



4. Coupe dans une coquille de gastéropode



5. Structure de la coquille d'un gastéropode

Les Céphalopodes

Généralités

Les Céphalopodes constituent une classe de mollusques exclusivement marins. Leur nom dérive de la position du pied, entourant la tête. Ils se distinguent des autres mollusques par une tête bien développée, pourvue de deux gros yeux, de mâchoires cornées formant un bec à deux mandibules (dite bec de perroquet). Leur coquille univalve se caractérise par une symétrie bilatérale et par un cloisonnement interne. Les cloisons internes séparent les loges jouant un rôle de 'ballast' pour équilibrer la pression hydrostatique et favoriser la flottabilité. Les Céphalopodes sont des organismes benthiques vagiles et/ou nectoniques; leur mobilité, leurs organes préhensiles et leur appareil mandibulaire en font des prédateurs redoutables. Ce sont des animaux souvent grégaires.

Dans les enregistrements fossiles, les Céphalopodes sont présents du Cambrien à l'actuel; ils sont particulièrement bien représentés par leur coquille (externe ou interne) de l'Ordovicien au Crétacé. Cependant, les Céphalopodes ne produisent pas tous une coquille fossilisable: seuls deux genres actuels secrètent une coquille externe. Au cours de l'histoire géologique, l'évolution des céphalopodes a été marquée par de grandes radiations et des extinctions. Les Céphalopodes constituent de bons marqueurs stratigraphiques, en particulier les Ammonoïdes qui ont servi de base pour l'établissement d'une biozonation couvrant du Dévonien à la fin du Crétacé.

Caractéristiques anatomiques et fonctionnelles

Les Céphalopodes sont considérés comme des mollusques très évolués en raison du développement de leurs organes sensoriels, de leur mobilité et de leur taille parfois exceptionnelle (jusqu'à 22 m de longueur)

La tête est pourvue de deux yeux volumineux, d'un système nerveux complexe (ganglions cérébroïdes, pédieux et viscéraux condensés dans une capsule cartilagineuse céphalique), d'une bouche, de deux mandibules cornées (bec de perroquet) et d'une radula. Les pièces fossiles du bec de perroquet sont dites rhyncholites. La radula est parfois munie d'une glande salivaire au produit venimeux.

Le pied musculueux est constitué de bras entourant l'ouverture buccale. Les bras (ou tentacules) portent des ventouses qui sont parfois garnies de dents ou de crochets cornés. Les bras et ventouses servent à la capture de proies, parfois à l'accouplement ou à la reptation.

La cavité palléale des Céphalopodes abritant les branchies est munie d'un **entonnoir** (ou **hyponome**) par lequel l'eau est éjectée. Cela permet à l'animal de nager à reculons par propulsion.

Beaucoup de Céphalopodes (Nautiloïdes et Ammonoïdes) se singularisent par une coquille externe. Celle-ci est formée de plusieurs loges séparées par des cloisons ou septes. La partie cloisonnée est dite **phragmocône** et la loge terminale constitue la loge d'habitation de l'animal. Le corps de l'animal reste néanmoins attaché à la loge initiale (**protoconque**) par un **siphon**. Les cloisons séparant les loges du phragmocône sont percées d'un **foramen** permettant

au siphon de lier la loge initiale à la loge terminale. L'animal peut se rétracter dans son habitacle et s'isoler grâce à un capuchon.

La coquille constitue non seulement une structure de protection mais aussi un organe hydrodynamique. Les échanges d'air et d'eau permettent d'ajuster la pression et assurent la flottabilité. Des **dépôts camériques** (précipitation de carbonate de calcium à l'intérieur des loges) contribuent à l'équilibre de la coquille et à définir un centre de gravité, favorisant ainsi les activités natatoires.

Les formes plus évoluées (ou plus récentes) de Céphalopodes (Belemnitoïdes, Sépioïdes, Teutoïdes) se caractérisent par une coquille réduite, interne. La réduction de la coquille est sans doute liée à un développement favorisant la mobilité et la célérité plutôt que la protection.

Éléments de classification et principaux attributs des Céphalopodes fossiles

Plus de 10.000 espèces fossiles et environ 4000 espèces actuelles ont été décrites.

Les zoologistes classent les Céphalopodes en deux grands groupes:

- Les **Dibranchiaux** qui se caractérisent par une paire de branchies, l'absence de coquille ou une coquille interne (= **Endocochlia**), et qui regroupent les **décapodes** (pied muni de 10 bras; e.g la sèche, le calmar) et les **octopodes** (pied muni de 8 bras; e.g., la pieuvre).
- Les **Tétrabranchiaux** qui se caractérisent par deux paires de branchies et une coquille externe (= **Ectocochlia**). Le Nautilé (*Nautilus*) en est le principal représentant actuel.

Les paléontologues utilisent une classification largement basée sur la morphologie de la coquille. Trois principaux groupes de Céphalopodes fossiles sont distingués:

Les Nautiloïdes:

- Formes avec coquille externes (= ectocochlia) caractérisées par des sutures simples.
- La coquille aragonitique est droite, courbe ou spiralée.
- Les formes spiralées ont une coquille de type involute (les tours se recouvrent) ou évolutive, planispiralée ou trochospiralée; le siphon a une position centrale; la paroi externe de la coquille est lisse ou ornementée (carène, épine...).
- Les formes droites ou arquées, possèdent un goulot siphonal en position centrale ou marginale
- Habitat nectonique (0-600 m) et alimentation carnivore
- Coquille flottante à la mort de l'animal (nécroplancton) et transport post-mortem de longue distance par les courants.
- Distribution: Cambrien moyen à actuel; acmé au paléozoïque et survie de cinq espèces du genre *Nautilus* dans les océans Indien et Pacifique.

Les Ammonoïdes

- Formes avec coquille aragonitique externe (= ectocochlia) caractérisées par des cloisons (ou septes ou sutures) complexes, dites sinueuses. Le degré de complexité des sutures (lobes et selles) constitue l'un des principaux caractères diagnostiques.
- Mode de vie sans doute semblable à celui des Nautiloïdes.

- Dimorphisme sexuel chez certaines espèces.
- Distribution: Dévonien à Crétacé.

Les Ammonoïdes se subdivisent en différents groupes à valeur stratigraphique: Les **Clyménies** (Dévonien supérieur exclusivement) se singularisent par un siphon en position interne (=dorsal); formes évolutives, plus ou moins ornementées, caractérisées par des sutures relativement simples.

Les **Goniatites** (Dévonien-Permien) possèdent un siphon externe (=ventral); formes variables et généralement peu ornementées, caractérisées par des sutures peu complexes (selle double et lobe simple) ;

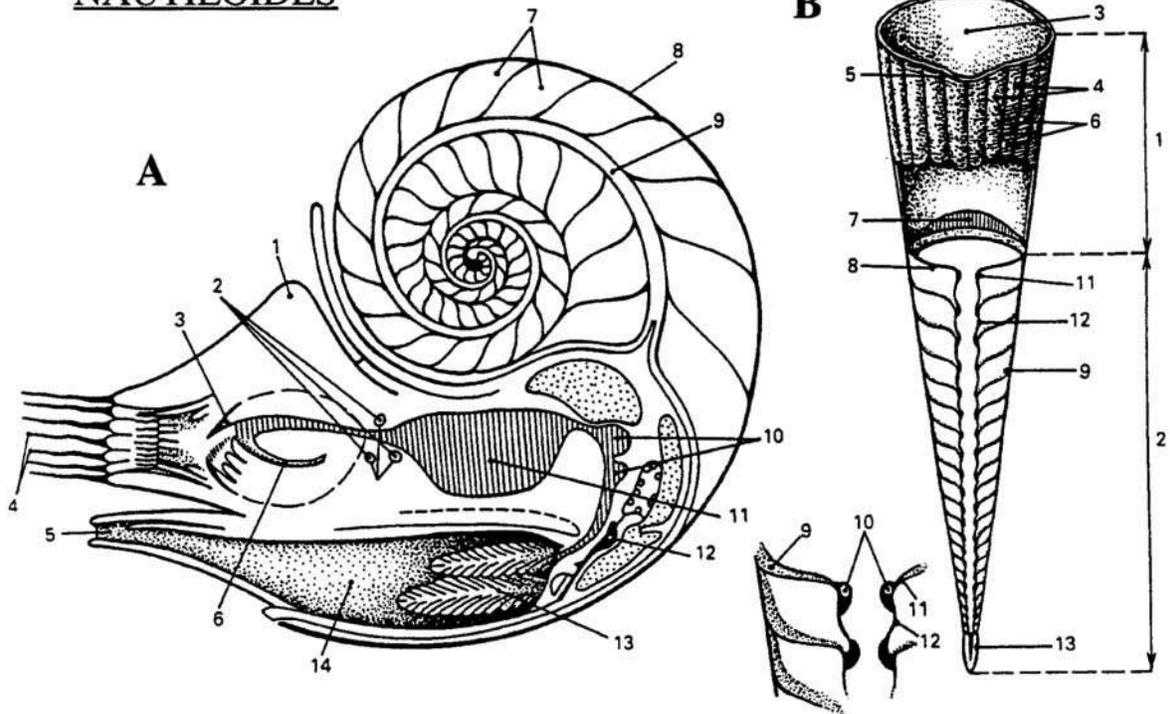
Les **Ammonites** (Permien-Crétacé) possèdent un siphon externe(=ventral); formes variables souvent ornementées; caractérisées par des sutures complexes. Le degré de complexité des sutures permet de distinguer quatre groupes principaux:

- les Ceratitina (Permien-Trias): lobes dentelés et selles simples
- les Phylloceratina (Jurassique-Crétacé): selles agrémentées de folioles
- les Ammonitina (Trias-Crétacé): sutures complexes dites 'persillées', ornementation souvent bien développée
- les Lytoceratina (Jurassique-Crétacé): sutures complexes, dites 'dentelées', lobes et selles bifides, formes parfois déroulées.

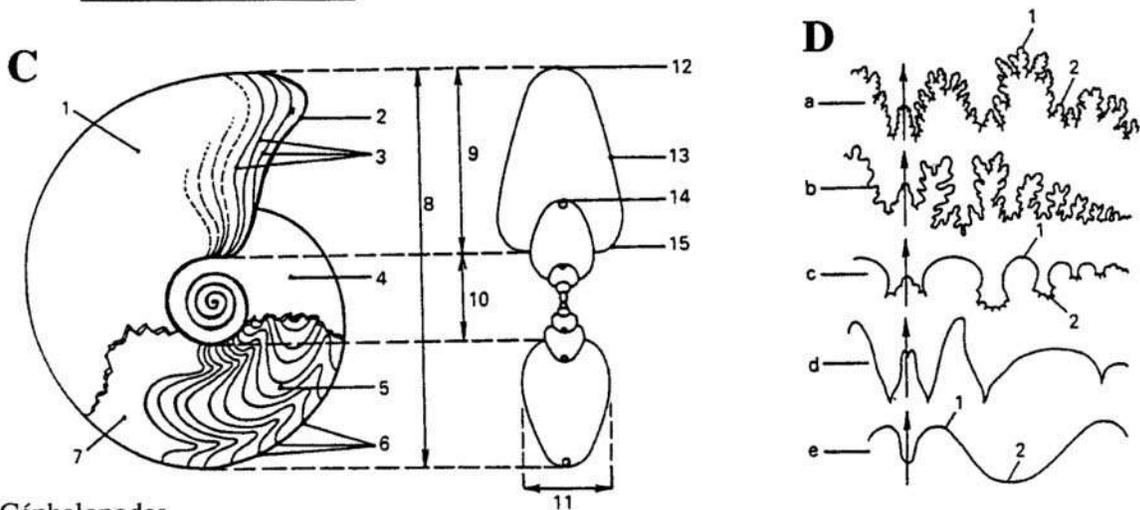
Les Bélemnitoïdes (ou **Coleoïdes**)

- Formes avec coquilles internes (= endocochlia) plus ou moins réduites.
- La coquille constituerait un héritage et contribue sans doute au centre de gravité de l'organisme.
- La coquille des Bélemnites comporte généralement plusieurs parties: le phragmocône (partie cloisonnée en forme de cône droit ou arqué) qui possède parfois une extension distale, dite **proostracum** (partie externe délicate rarement conservée) ; un **rostre** en forme de cigare enveloppant le phragmocône et composé de calcite fibreuse; parfois, un épirostre enveloppant le rostre.
- Le mode de vie des Bélemnites était sans doute semblable à celui des dibranchiaux actuels, qui sont grégaires et prédateurs.
- Les Bélemnites couvrent du Carbonifères à l'Eocène. Elles ont servi à établir des biozonations du Crétacé.

NAUTILOÏDES



AMMONOÏDES



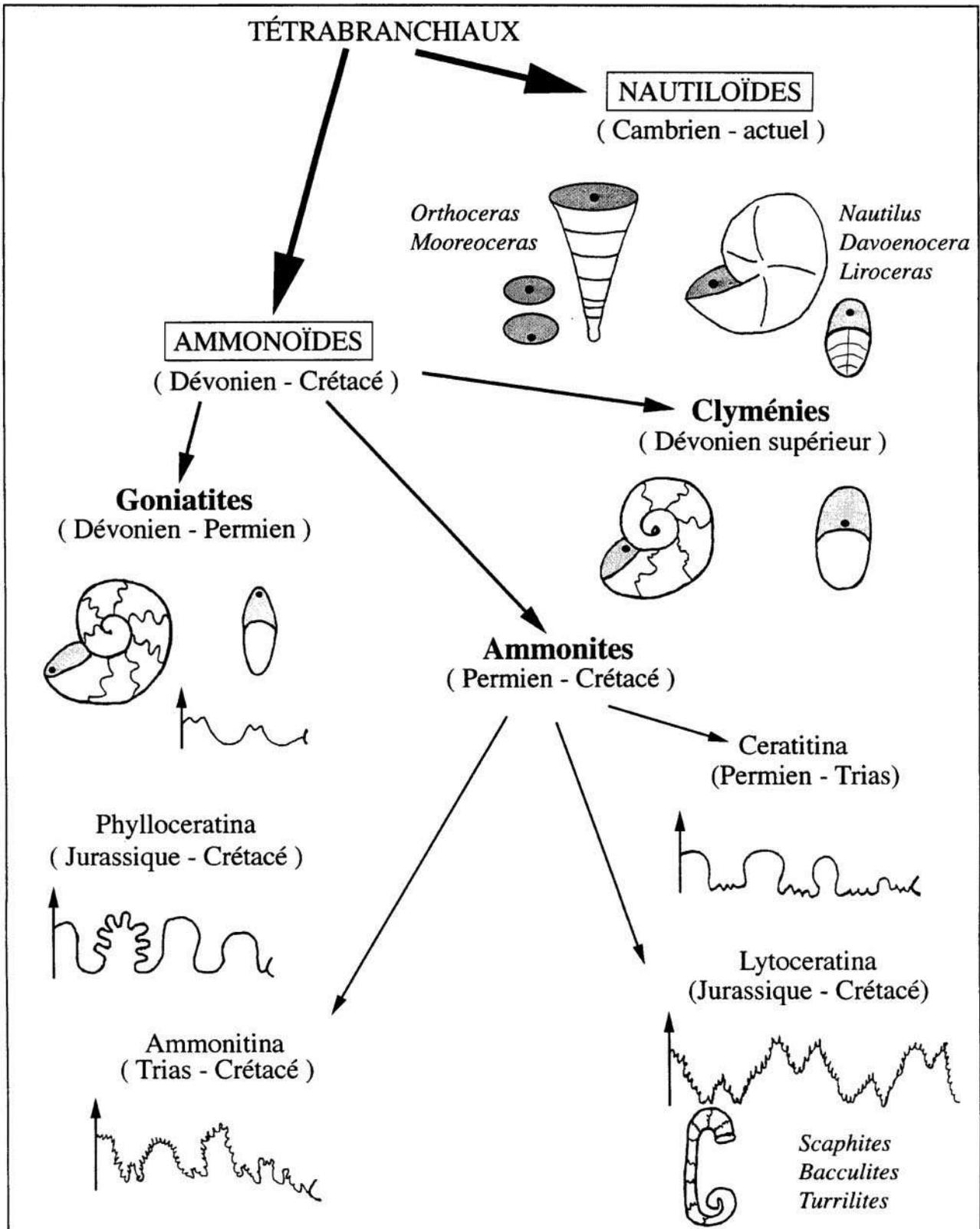
Céphalopodes

A - Coupe longitudinale d'un nautilus actuel. 1. capuchon, 2. ganglions, 3. mâchoire, 4. tentacules, 5. hyponome, 6. radula, 7. chambres, 8. paroi externe de la coquille, 9. siphon, 10. intestin, 11. estomac, 12. cœur, 13. branchies, 14. cavité branchiale.

B - Morphologie de la coquille d'un céphalopode nautiloïde. 1 - chambre d'habitation, 2 - phragmocône, 3 - ouverture de la coquille, 4 - côtes longitudinales, 5 - sinus de l'hyponome, 6 - stries d'accroissement, 7 - empreinte musculaire, 8 - septum, 9 - dépôts calcaires à l'intérieur de la loge, 10 - dépôt annulaires à l'intérieur du siphon, 11 - courbure siphonale, 12 - anneau connectif, 13 - protoconque.

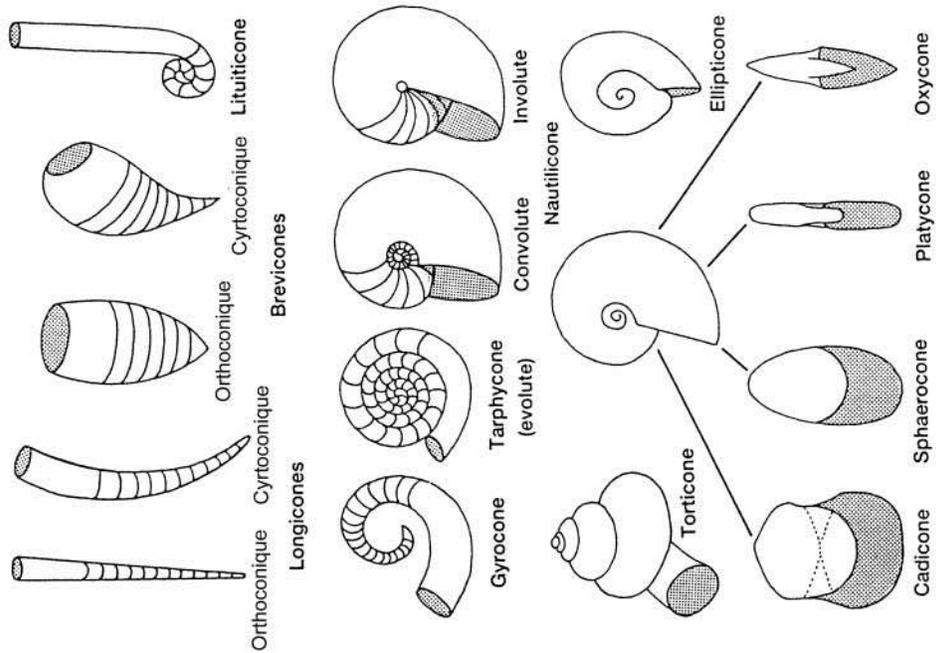
C - Schéma de la coquille d'une ammonite vue de côté et en coupe transversale. 1 - coquille au-dessus de la chambre d'habitation, 2 - ouverture, 3 - stries d'accroissement, 4 - coquille au-dessus du phragmocône, 5 - phragmocône, 6 - sutures, 7 - noyau (moulage minéral de la coquille), 8 - diamètre de la coquille, 9 - hauteur du tour, 10 - dimension de l'ombilic, 11 - largeur du tour, 12 - côté externe (ventral) du tour, 13 - flancs, 14 - siphon, 15 - bord de l'ombilic.

D - Divers types de suture chez les Ammonoïdes. a - suture d'ammonite, b - suture de phyllocératite, c - suture de cératite, d - suture de goniatite, e - suture d'agoniatite ; 1. selle, 2. lobe (La flèche située au milieu de la face ventrale pointe vers l'ouverture de la coquille).

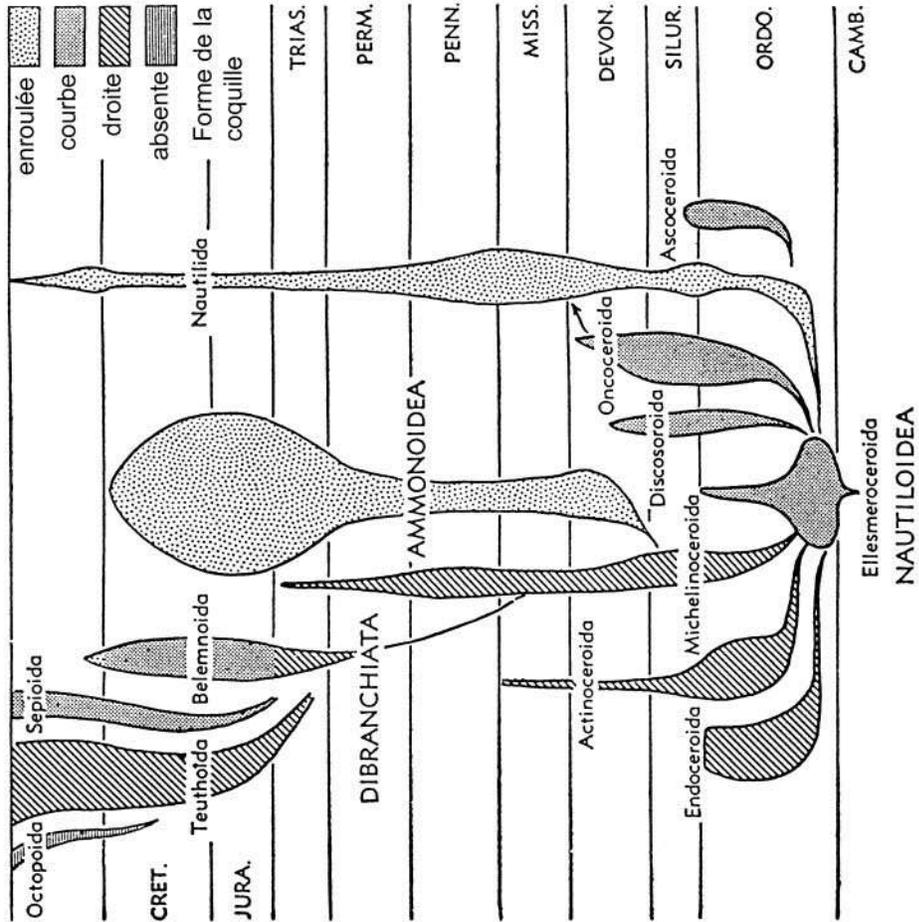


CÉPHALOPODES

Morphologie de la coquille

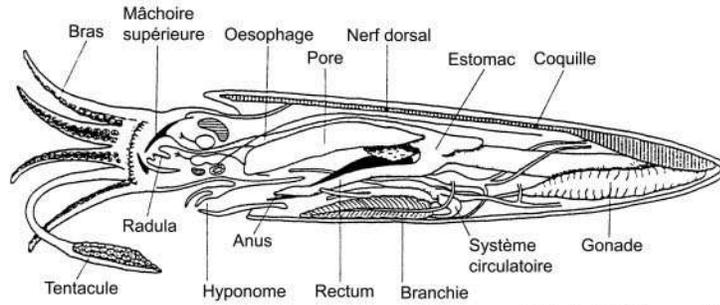


Stratigraphie



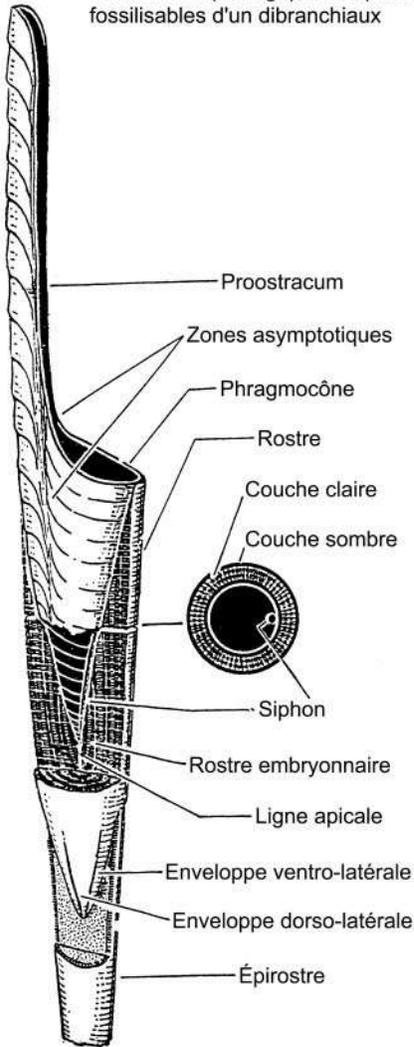
DIBRANCHIAUX : BÉLEMNITOÏDES

1. Schéma anatomique du calmar



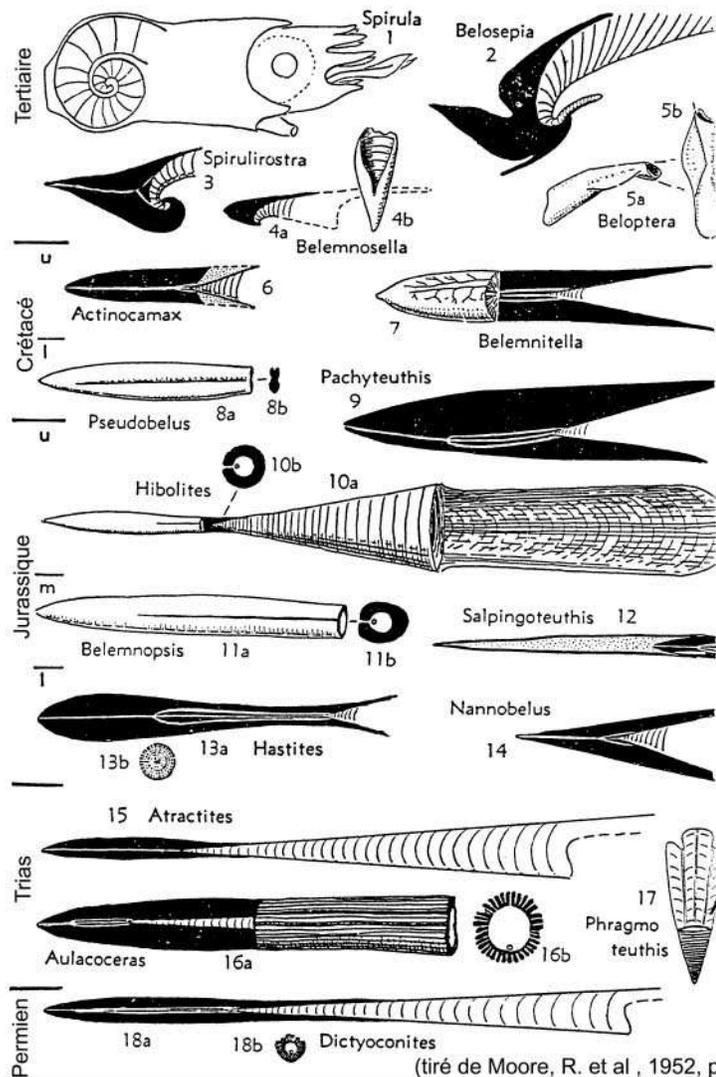
(tiré de McKinney, F., 1991, p.141)

2. Schéma morphologique des parties fossilisables d'un dibranchiaux



(tiré de Moore, R. et al, 1952, p.387)

3. Exemple de bélemnitoïdes fossiles. (Le rostre est illustré en noir).



(tiré de Moore, R. et al, 1952, p.390)

CHAPITRE 8 – LES LOPHOPHORIENS

8.1. Les Bryozoaires

Notes sur l'appartenance des Bryozoaires aux Lophophoriens

Les Lophophoriens constituent un groupe important (embranchement ou super-phylum) dans la classification des zoologistes. Ce sont des métazoaires triploblastiques dont le coelome est trisegmenté (cavité mésodermique divisée en segments). Ils se singularisent par la présence d'un **lophophore**, soit un appareil corné entourant la bouche et portant une couronne de cils ou de filaments. Le lophophore a pour fonction d'entretenir un courant d'eau et d'amener ainsi les particules alimentaires vers la bouche.

Les Lophophoriens sont microphages. Ils sont pour la plupart marins et sont généralement sessiles.

Les Lophophoriens regroupent plusieurs phylums: les Ectoproctes (ou Bryozoaires ou Polyzoaires), les Endoproctes (= Entoproctes), les Phoronidiens et les Brachiopodes. Deux de ces phylums sont importants en paléontologie: les **Brachiopodes** et les **Bryozoaires**. D'un point de vue anatomique, ces deux phylums ont des points communs, notamment la présence d'un lophophore. Toutefois, d'un point de vue paléontologique, leurs fossiles sont très différents. Ils peuvent donc être traités indépendamment.

Généralités

Les Bryozoaires sont des animaux aquatiques microscopiques constituant des colonies, dites **zoariums**. Celles-ci sont formées de nombreux individus ou **zooïdes** dont la taille est inférieure à 1 mm. Les colonies peuvent avoir des formes diverses: étalée, encroutante, ramifiée, etc. Elles prennent souvent l'aspect de mousse (= *bryon* en grec), d'où le nom de Bryozoaires. Les Bryozoaires sont aussi parfois désignés sous le nom de Polyzoaires.

Les zoariums réunissent souvent des zooïdes génétiquement identiques formés par bourgeonnement asexué sur un **stolon** à partir de l'**ancestrula**. Les zooïdes sont tous semblables dans les colonies les plus simples; ils peuvent avoir des aspects variés (hétérozoécies) selon leur fonctions (par exemple, muni d'**aviculaires** pour la défense, d'un **ovicelle** pour l'incubation des oeufs). Les zoariums renferment des individus mâles et femelles. Les zooïdes de certaines espèces peuvent être hermaphrodites.

Les Bryozoaires constituent un groupe abondant et diversifié dans les environnements marins de l'Ordovicien à l'actuel. On compte environ 4000 espèces modernes et plus de 15,000 espèces fossiles.

Les Bryozoaires sont des animaux pour la plupart marins coloniaux et sessiles. Ils sont observés à différentes profondeurs, intertidales à abyssales. Ils sont toutefois abondants surtout dans les milieux peu profonds des plates-formes continentales et autour de récifs coralliens. La plupart des Bryozoaires seraient sténohalins et auraient une préférence pour les environnements peu turbulents. Quelques rares formes dulcicoles sont recensées.

Éléments de morphologie

Chaque zooïde est composé de deux éléments principaux.

- Le **polypide** comprend les parties molles fonctionnelles, soit le lophophore, une anse digestive, des ganglions nerveux, des muscles rétracteurs, des gonades mâles et/ou femelles, un anus... Chez les Bryozoaires ou Ectoproctes, l'anus est, par définition, situé à l'extérieur de la couronne de tentacules (note: la position de l'anus constitue la principale différence anatomique entre les ectoproctes et entoproctes. Ces derniers possèdent en effet un anus situé à l'intérieur de la couronne de tentacules. Les entoproctes ne produisent par ailleurs que de très rares formes fossilisables et ont un intérêt limité en paléontologie).

- le **cystide** (= **zoécie**) est une logette formée par une sécrétion cuticulaire de l'ectoderme rigide. Le cystide forme ainsi un exosquelette qui est chitineux, et souvent renforcé par une calcification. La structure chitineuse et/ou calcaire des zoariums est fossilisable.

Les zoécies possèdent une ouverture ou **orifice** de forme variable. l'orifice peut être orné d'un rebord surélevé dit **péristome**, partiellement couvert de projections dites **lunarium**, ou posséder un **opercule** amovible.

La morphologie des zoariums (encroutante, buissonnante...), leur architecture ou géométrie, la forme des zoécies, de leur orifice et leur ornementation constituent des critères diagnostiques. Au vu de la petite taille des zoécies et de leurs ornements, l'étude systématique des Bryozoaires relève surtout de la micropaléontologie.

Aperçu de classification et de la distribution stratigraphique

Trois principales classes de Bryozoaires sont distinguées:

Les **Phylactolèmes** regroupent des formes d'eaux douces actuelles qui sont peu nombreuses et peu connues à l'état fossile (sinon par des empreintes dans des sédiments tertiaires et quaternaires). Les Phylactolèmes ne secrètent pas de squelette calcaire. Les zooïdes sont cylindriques et caractérisés par un lophophore en forme de fer à cheval.

Les **Stenolèmes** regroupent des taxons exclusivement marins dont les zoécies calcifiées ont une forme cylindrique ou tubulaire. Les sténolèmes constituent souvent des colonies réticulées ou ramifiées. Ils comprennent 4 ordres principaux:

Cyclostomata (zoécies de forme tubulaire munies de pores muraux; Ordovicien-récent).

Cystoporata (zoécies de forme tubulaire allongée entourées de cytopores, soit des loges séparées par des septes transverses calcaires; Ordovicien-Permien)

Trepostomata (zoariums massifs, encroutants ou buissonnants formés de zoécies tubulaires et allongées à orifices polygonaux et démunies de pores muraux; Ordovicien-Permien)

Cryptostomata (zoariums buissonnants, réticulés ou tubulaires formés de zoécies tubulaires relativement courtes; Ordovicien-Permien)

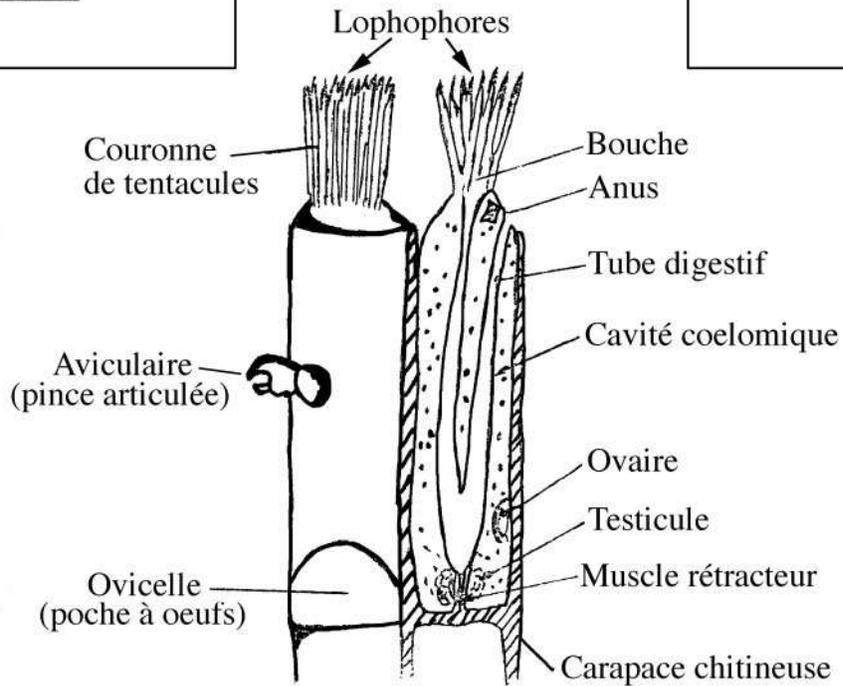
Les **Gymnolèmes** regroupent surtout des taxons marins constitués de zoécies en forme de boîte ou de cylindre aplati et qui se caractérisent souvent par un polymorphisme prononcé. Ils regroupent deux ordres principaux:

Cténostomata (zoécies cylindriques chitineuses non-calcifiées, souvent reliées par des stolons; Ordovicien-récent)

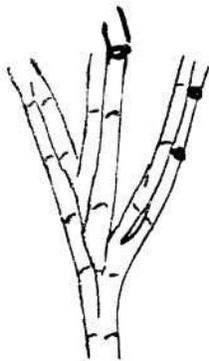
Cheilostomata (ordre très diversifié caractérisé par des zoécies polygonales à parois calcifiées; Jurassique-récent).

BRYOZOAIRES

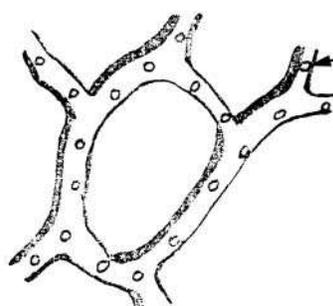
Schéma anatomique



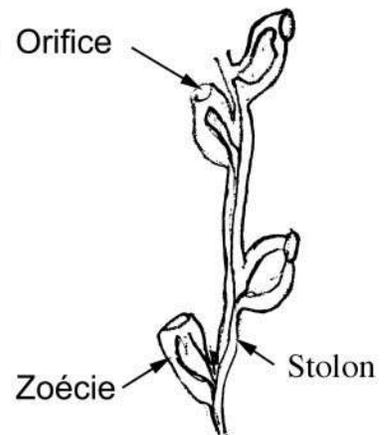
Bugula avicularia



Zoarium = colonie

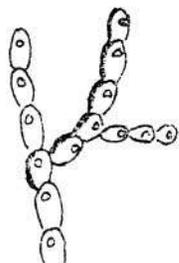


Stromatopora

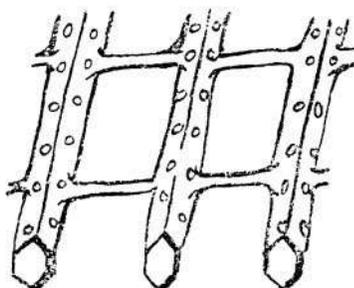


Zoécie

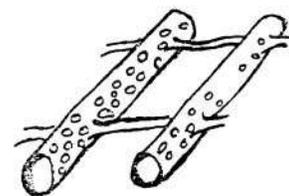
Stolon



Corynotrophus



Fenestrella



Polypora

Exemples de colonies ou zoarium

8.2. Les Brachiopodes

Généralités

Les Brachiopodes sont des animaux exclusivement marins et sessiles qui secrètent une coquille calcaire ou chitino-phosphatée. La coquille est composée de deux valves différentes, ventrale et dorsale, mais chacune caractérisée par une symétrie bilatérale.

Les Brachiopodes constituent un phylum d'importance mineure aujourd'hui mais ont été très bien représentés au Paléozoïque et au Mésozoïque. À titre d'exemple, on compte environ 70 genres actuels pour quelques milliers de genres fossiles. Ce sont de bons marqueurs biostratigraphiques de la fin du Précambrien à l'actuel.

Les Brachiopodes vivent le plus souvent attachés au substrat par un pédoncule. Ils sont donc benthiques et peuvent avoir un mode de vie épibionte et/ou endobionte. Ils occupent les milieux équatoriaux à polaires des mers actuelles. Ils colonisent des profondeurs variables mais sont plus abondants dans la zone littorale et le domaine néritique. Dans les formations paléozoïques, ils sont souvent associés à des shales.

Les gonades mâles et femelles sont portées par des individus différents. La reproduction est réalisée par émissions de gamètes dans l'eau. Dans de rares cas, les oeufs sont protégés dans la cavité du manteau. Un stade pélagique caractérise les formes larvaires.

Anatomie

Le corps des Brachiopodes est constitué de plusieurs parties:

- le manteau divisé en 2 lobes et dont l'épithélium secrète la coquille;
- le sac viscéral qui contient le canal alimentaire et une bouche, l'intestin; l'hépatopancréas, des muscles, le coeur, l'estomac, un système vasculaire...;
- deux bras flexibles constituant les **lophophores** ciliés (d'où leur appartenance au Lophophoriens), souvent soutenus par une structure dite **brachidium**;
- une tige musculaire, le **pédoncule**, qui est couvert d'une cuticule et sert à la fixation. Le pédoncule sort de la **valve pédonculaire** par une ouverture dite **foramen** du côté postérieur de la coquille.

L'ouverture et la fermeture des valves sont réalisées de façon active par des muscles paires (rétracteurs ou diducteurs pour l'ouverture et adducteurs pour la fermeture).

Éléments de morphologie de la coquille

Les deux valves de la coquille des Brachiopodes se singularisent par un plan de symétrie traversant les valves de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure (contrairement aux Lamellibranches dont le plan de symétrie est localisé entre les deux valves). La **commissure** entre les deux valves du côté antérieur n'est jamais plane, mais toujours ondulée.

La coquille se caractérise par deux valves morphologiquement distinctes:

- la **valve pédonculaire** (ou ventrale) qui porte le foramen pour la sortie du pédoncule;

- la **valve brachiale** (ou dorsale) qui porte le brachidium.

Deux principaux types d'ouverture pédonculaire et de charnière entre les deux valves ont permis de diviser les Brachiopodes en deux grandes classes:

- Les **Inarticulés** dont l'ouverture pédonculaire est simple, le pédoncule passant entre les deux valves.;

- Les **Articulés** possédant une ouverture pédonculaire complexe et variable constituée de deux échancrures sur la valve pédonculaire, le **delthyrium**. Le delthyrium peut être ouvert ou être obturé par des **plaques deltidiales** autour du foramen. La charnière peut être structurée: elle est munie de **dents** sur la valve pédonculaires, de **fossettes** et d'un **processus cardinal** sur la valve brachiale.

La valve brachiale porte souvent un **brachidium** (support calcaire du lophophore), dont la présence et la forme sont utilisées comme caractère diagnostique. Le brachidium est constitué de deux **cruras**, soit des processus brachiaux situés sous la charnière. L'appareil brachial peut aussi être caractérisé par la présence d'un **jugum** liant les cruras ou d'une **spiralia** qui consiste en un ruban spiralé occupant une grande surface interne de la valve brachiale.

La forme des valves en vue dorsale ou ventrale est un élément diagnostique. Les valves peuvent en effet être circulaires, ovoïdes, polygonales, triangulaires, bi-lobées...

La forme des deux valves en coupe (convexe et/ou concave) sert également de critère diagnostique.

La structure de la coquille et sa composition sont utilisées à des fins de classification. Les inarticulés possèdent généralement une coquille chitino-phosphatée (alternance de couche de chitine et de phosphate de calcium). La coquille de la majorité des articulés est composée de carbonate de calcium. Elle consiste en couches lamellaires interne et externe de calcite, recouvertes d'un périostracum. La présence ou l'absence de micro-perforations tubulaires permet de distinguer trois groupes:

- les **imponctués**, sans perforation;

- les **pseudo-ponctués**, sans perforation mais avec de petites baguettes de CaCO₃ non lamellaires qui traversent la couche interne et constituent un simulacre de ponctuation;

- les **ponctués** ou **endoponctués** se singularisant par de petits tubes creux traversant les couches lamellaires interne et externe et la coquille.

Aperçu de la classification et de la distribution stratigraphique

Plusieurs éléments morphologiques sont utilisés pour la classification des Brachiopodes, notamment la structure de la coquille, les variations de l'ouverture pédonculaire et de la charnière, la forme de l'appareil brachial, la forme des valves et de la coquille, l'ornementation, etc. La classification des Brachiopodes est complexe. Quelques éléments essentiels sont résumés ci-dessous.

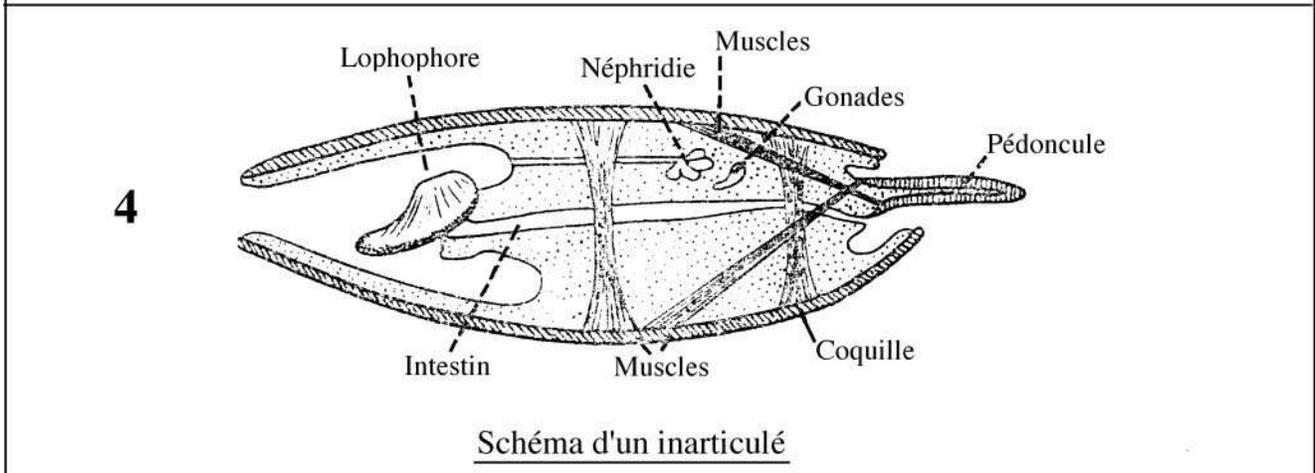
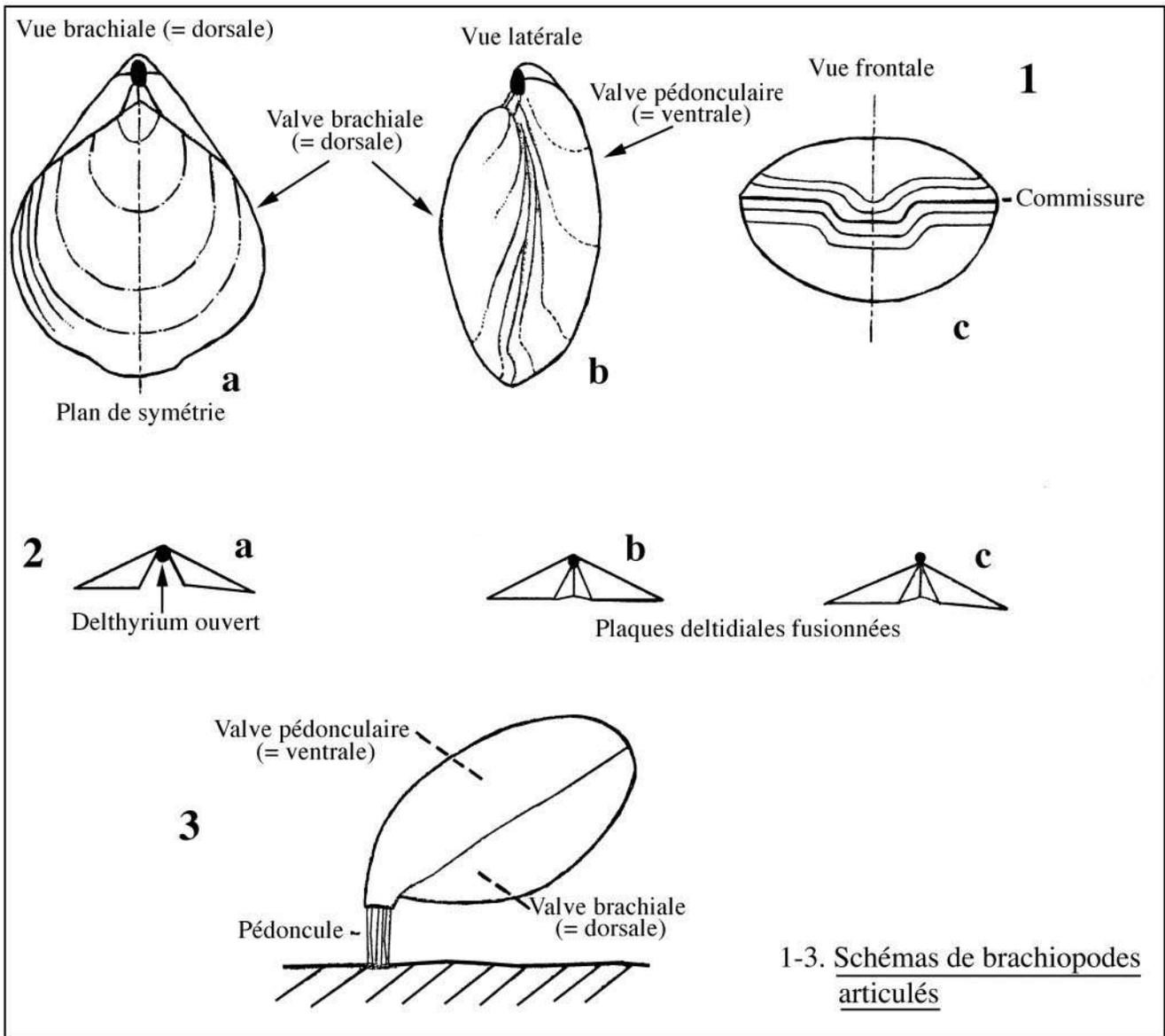
Classe Inarticulata: absence de charnière et d'appareil brachial

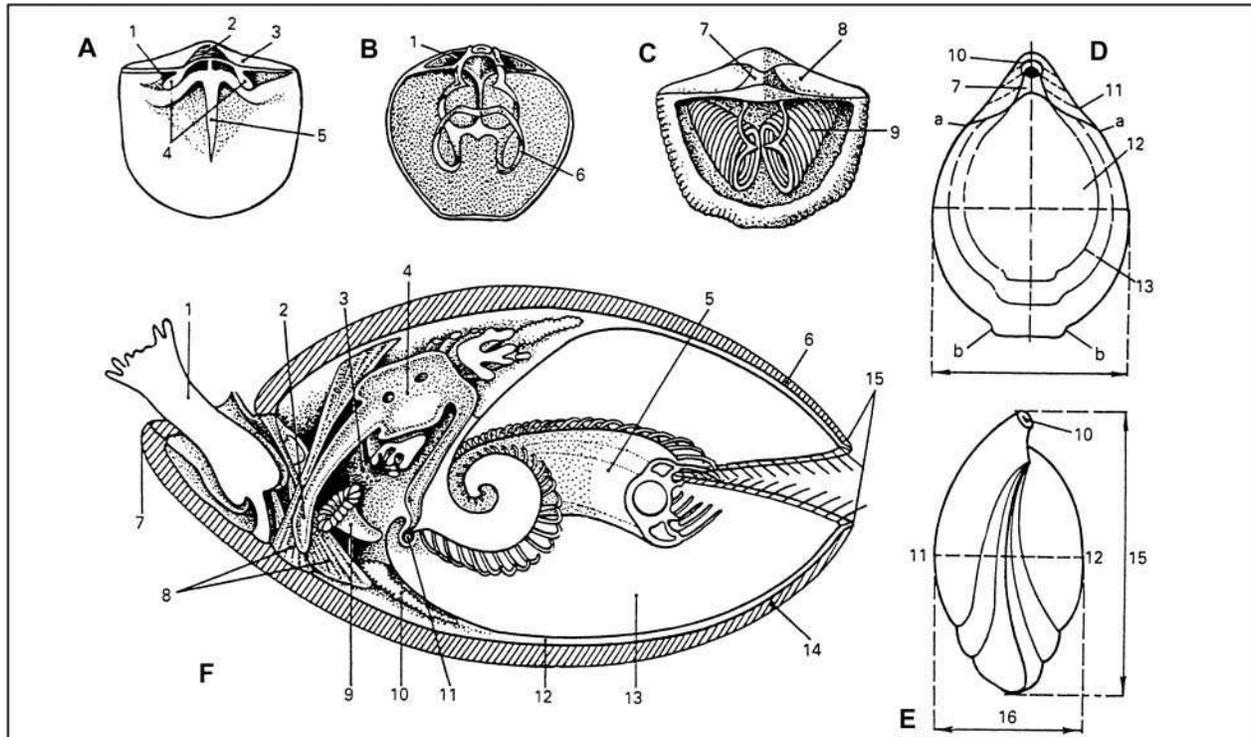
Quatre ordres principaux (incluant *Lingulida*); fin du Précambrien à actuel; acmé à l'Ordovicien.

Classe Articulata: charnière et appareil brachial plus ou moins bien développés

- Ordre Strophomenida: coquille pseudopunctuée, forme semi-circulaire, plano- à concavo-convexe ou biconvexe; delthyrium fermé; Ordovicien-Jurassique.
- Ordre Orthida: coquille semi-circulaire, biconvexe; delthyrium ouvert; Cambrien-Permien
- Ordre Pentamerida: coquille impunctuée; forme ovoïde, circulaire ou triangulaire, biconvexe; sillon marquant souvent le plan de symétrie sur la face ventrale; Cambrien-Dévonien.
- Ordre Rhynchonellida: coquille impunctuée; forme triangulaire à circulaire, biconvexe; commissure frontale dentelée; delthyrium partiellement clos, présence de cruras; Ordovicien-récent
- Ordre Spiriferida: forme alate à semi-circulaire, biconvexe; brachidium spiralé; Ordovicien-Jurassique.
- Ordre Terebratulida: coquille punctuée; circulaire à ovoïde, sinon triangulaire, biconvexe; présence de cruras et jugum; Dévonien-actuel.

BRACHIOPODES





Brachiopodes articulés.

A à C – Divers types de brachidium chez les orthacés, les térébratulacés et les spiriféracés.

D et E – Morphologie de coquille de brachiopode du genre *Magellania*, vue de face (D) et de côté (E). 1 – fossette, 2 – aire centrale fermée de la valve dorsale (chilidium), 3 – interarea de la face dorsale, 4 – brachiophores, 5 – septum médian, 6 – brachidium en boucle, 7 – ouverture triangulaire libre (delthyrium) ou obturée (deltidium), 8 – interarea de la valve ventrale, 9 – brachidium spiralés, 10 – foramen pédonculaire, 11 – valve ventrale, 12 – valves dorsale, 13 – lignes de croissance, 14 – largeur de la coquille, 15 – longueur de la coquille, 16 – épaisseur de la coquille. a-a secteur arrière de la commissure, a-b secteur latéral de la commissure, b-b secteur avant de la commissure.

F – schéma de l'anatomie d'un brachiopode du genre *Terebratulina* en coupe longitudinale. 1 – pédoncule, 2 – intestin aveugle, 3 – cavité viscérale, 4 – estomac, 5 – lophophore, 6 – valve dorsale, 7 – bord postérieur de la coquille, 8 – muscles d'ouverture (diducteurs) et de fermeture (adducteurs), 9 – néphridies, 10 – organes sexuels (gonades), 11 – bouche, 12 – manteau, 13 – cavité brachiale, 14 – valve ventrale, 15 – bord antérieur de la coquille.

(tiré de La grande encyclopédie des fossiles, 1991, p.32)

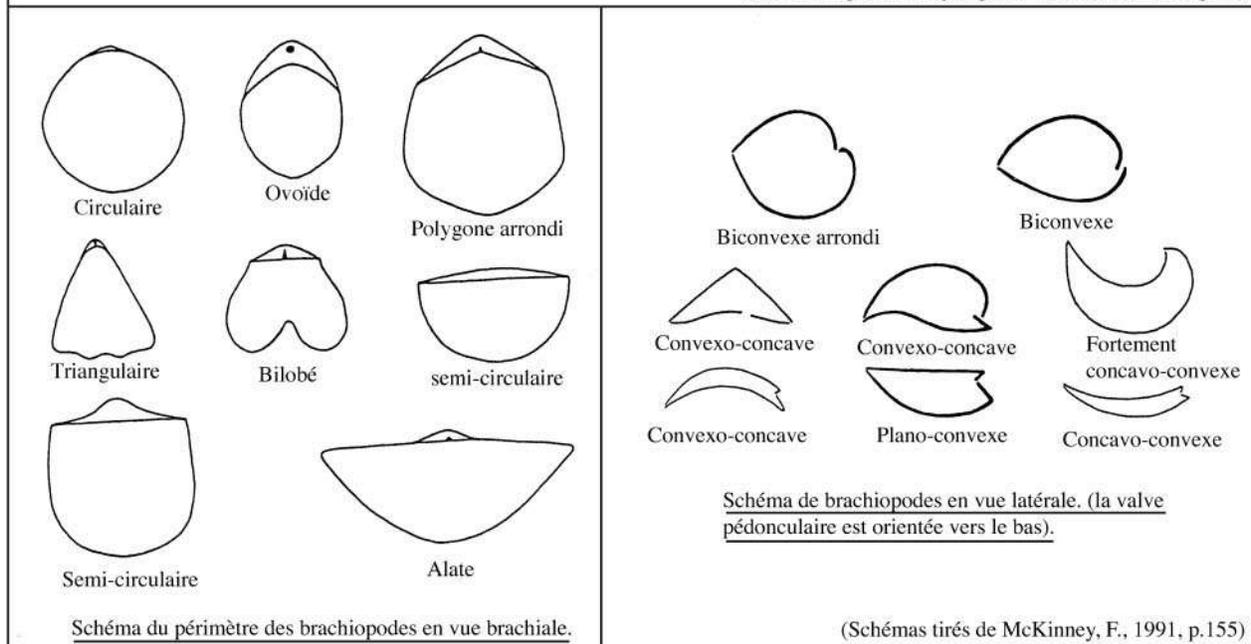
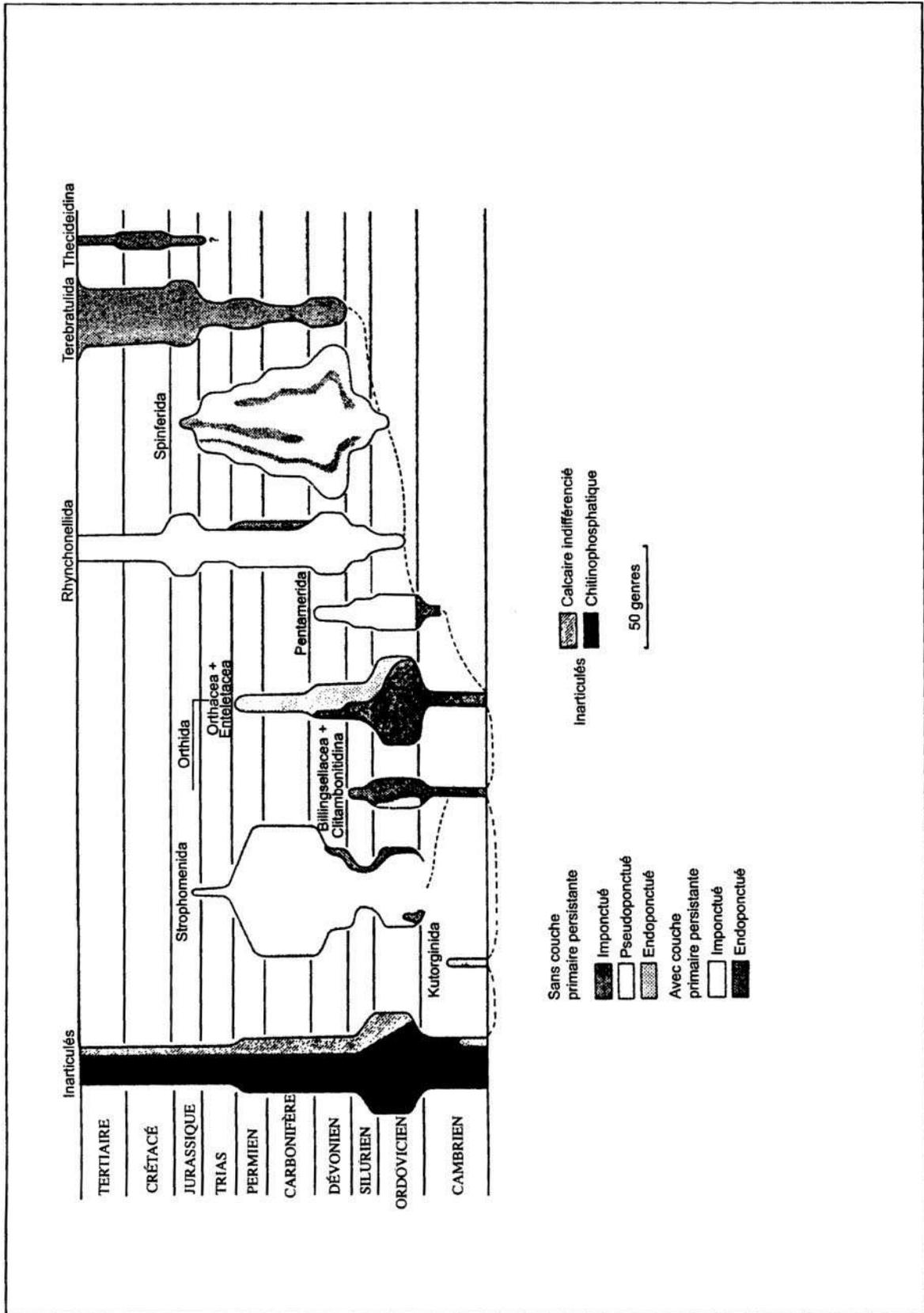


Schéma de brachiopodes en vue latérale. (la valve pédonculaire est orientée vers le bas).

(Schémas tirés de McKinney, F., 1991, p.155)

Schéma biostratigraphique des principaux groupes de brachiopodes



CHAPITRE 9 – LES ARTHROPODES

Généralités

Les Arthropodes font partie des métazoaires triploblastiques coelomates (cavité interne segmentée). Ce sont des invertébrés caractérisés par des pièces articulées (en grec, arthro = articulation). Les Arthropodes comprennent plusieurs grands sous-phylums, notamment les **Trilobitomorphes**, les **Chelicerates**, les **Crustacés**, les **Insectes**, et les **Myriapodes**. Ils constituent le phylum le plus diversifié du règne animal et regroupent plus de 75% des espèces modernes, soit près d'un million d'espèces. Leur distribution stratigraphique couvre de la fin du Protérozoïque à l'actuel.

Les Arthropodes se singularisent par un corps, divisé en segments nombreux, recouvert d'une carapace externe rigide, le plus souvent chitineuse. Ils sont munis d'appendices articulés en nombre pair et respectant une symétrie bilatérale. Les appendices peuvent être adaptés à différentes fonctions: perception, préhension, défense, mobilité (marche, nage et/ou vol).

Les arthropodes ont colonisé tous les environnements, aériens, terrestres, lacustres, marins benthiques et pélagiques. On connaît même des Arthropodes associés aux environnements aquatiques souterrains. Les Arthropodes sont pour la plupart microphages. Certains sont détritivores, d'autres parasites.

Parmi les Arthropodes, quelques classes livrent des fossiles abondants et relativement ubiquistes qui occupent une place privilégiée en paléontologie. La classe des **Trilobites** (sous-phylum des Trilobitomorphes), en particulier, est beaucoup utilisée en biostratigraphie et paléogéographie du Paléozoïque (surtout Cambrien et Ordovicien). Les **Ostracodes** (classe du sous-phylum des Crustacés) sont d'excellents marqueurs paléoécologiques et biostratigraphiques de l'Ordovicien à l'actuel. Les **Cirripèdes** (classe parmi les Crustacés) peuvent également être abondamment représentés par leurs fossiles.

Les Arthropodes se sont sans doute développés à partir d'ancêtres communs à ceux des annélides modernes qui, eux aussi, se singularisent par une segmentation. Des empreintes d'animaux segmentés associés aux ancêtres des Arthropodes caractérisent les faunes d'Édiacara (Protérozoïque supérieur). Le développement des Arthropodes est spectaculaire dès le Cambrien avec les Trilobites, les autres sous-phylum apparaissant au cours du Paléozoïque.

Aperçu de l'anatomie des Arthropodes

Tous les Arthropodes possèdent une segmentation antéro-postérieure. Le nombre de segments (= **somites** ou **métamères**) est variable. Tous les segments portent une paire d'appendices. La fonction de la plupart des appendices est locomotrice. Les appendices des segments antérieurs peuvent également avoir des fonctions masticatrices (appendices incluant maxillaires et patte-machoières). Le premier segment antérieur (tête) est en outre muni d'organes sensoriels, soit une paire d'antennes et une paire d'yeux (ocelles et/ou yeux à facettes).

Le corps des Arthropodes est généralement subdivisé en trois parties distinctes.

- Dans la partie antérieure, une fusion de plusieurs segments est parfois réalisée. Cette fusion est partielle ou totale. Elle donne lieu au **céphalon** (e.g. chez les Trilobites) ou au **céphalothorax** (e.g., chez certains Crustacés tel le homard). Les segments antérieurs constituent la tête qui porte les organes sensoriels, les pièces masticatrices et la bouche.

- Dans la partie médiane (thorax et/ou abdomen), les segments du tronc portent des appendices à fonction locomotrice. Deux principaux types d'appendice existent. Le **type biramé** s'observe surtout chez les Arthropodes aquatiques: il comprend deux branches, l'une interne (**endopodite**), l'autre externe (**exopodite**) s'insérant à l'origine dans un **sympodite**. L'endopodite est articulé; il porte parfois des griffes et sert à la locomotion. L'exopodite est constitué de multiple segments munis de branchies; il a une fonction respiratoire. Les appendices de type **uniramé** sont observés surtout chez les formes terrestres; il ne possède qu'une branche correspondant à l'endopodite. Les appendices des Arthropodes jouent donc un rôle dans la respiration. L'oxygénation des tissus est réalisée par un système de circulation gazeux (e.g., trachées chez Insectes ou Arachnides).

- Dans la partie postérieure une fusion partielle, mais rarement totale, des segments peut être observée. Les segments postérieurs forment alors le **pygidium** (= **telson**). Chez les Insectes et Chelicerates, le pygidium est généralement réduit. Les segments postérieurs portent généralement les organes reproducteurs. De nombreuses stratégies de reproduction existent chez les Arthropodes; elles excluent une fécondation libre des oeufs. Ceux-ci sont généralement protégés par des poches d'incubation caractérisant les individus femelles. Un dimorphisme sexuel est donc souvent visible.

L'une des particularités importante des Arthropodes est la carapace chitineuse qui recouvre les segments. Dans certains cas, la partie externe de la carapace est renforcée par la précipitation de carbonate de calcium ou de phosphate de calcium. La carapace est divisée en pièces dorsales rigides (= **tergites**) et pièces ventrales souvent plus souples (= **sternite**). Le rôle protecteur de la carapace est assuré principalement par les pièces dorsales. La cuticule de la carapace est mince et souple à la charnière entre les segments, sur les pièces ventrales, et à l'origine des appendices, afin de permettre une articulation des segments et des appendices.

Du stade larvaire au stade adulte, la croissance des Arthropodes s'accompagne de mues successives (cuticule chitineuse ou carapace abandonnée = **exuvie**). Chaque individu ayant fait l'expérience de plusieurs mues peut ainsi laisser plusieurs exuvies fossilisables.

Aperçu de la classification des Arthropodes

Sous-phylum des Trilobitomorphes

(note: dans certaines classifications = Proarthropodes; terme discutable puisque les Trilobites constituent une radiation éteinte)

- Les Trilobites constituent de loin la classe la plus importante comprenant 1300 genres décrits.
- Corps divisé en trois lobes (pleurals droit et gauche et rachis); céphalon formé de la fusion de 4 à 5 segments et portant une paire d'antennes simples; thorax formé de 2 à 44 segments articulés et portant des appendices de type biramé; pygidium formé de la fusion de plusieurs segments.
- Habitat marin, benthique ou planctonique.
- Cambrien-Permien (acmé: Cambrien -Dévonien)

Sous-phylum des Chelicerates

- Partie antérieure caractérisée par un **prosoma** (= céphalothorax) constitué de la fusion de six segments porteurs de six paires d'appendices; partie postérieure pouvant se terminer par une queue en épine (le telson); la tête ne possède pas d'antennes mais des petites pinces en position pré-buccale dites **chélicères**.
- Classes principales: Merostomes (e.g. crabe géant; habitat aquatique); Arachnides (e.g. scorpion, araignée, mite; habitat terrestre).
- Cambrien-Actuel

Sous-phylum des Crustacés

- Groupe très diversifié d'un point de vue morphologique, caractérisé par deux paires d'antennes et trois paires d'appendices masticatoires sur la tête, les autres appendices étant du type biramé.
- Habitat aquatique, dulcicole ou marin, pélagique, planctonique ou benthique.
- Classes principales: Malacostracés (e.g. homard); Cirripèdes (e.g. barnacle ou balane); Copepodes; Ostracodes; Branchiopodes.
- Les Cirripèdes, Ostracodes et Branchiopodes ont une carapace calcaire fossilisable.
- Cambrien-Actuel.

Sous-phylum des Insectes (= Hexapodes)

- Corps divisé en tête, thorax et abdomen; thorax constitué de trois segments munis de trois paires de pattes et, chez certains, de deux paires d'ailes (sur les deuxièmes et troisièmes segments)
- Enregistrement fossile rare: préservation des parties molles dans l'ambre; empreintes de formes géantes; préservation des élytres (= carapace protégeant les ailes) de coléoptères dans

les tourbes

- Dévonien-actuel (acmé au Cénozoïque)

Sous-phylum des Myriapodes

- Formes terrestres à corps allongé, segments nombreux et appendices de type uniramé
- Fossiles rares sauf dans les houilles et charbons
- Silurien-actuel.

Les Trilobites

Généralités

Les Trilobites constituent un groupe important du Paléozoïque comprenant environ 1300 genres. Leur fossiles sont de tailles variables de quelques millimètres à quelques décimètres. Ils sont très abondants dans les shales. On peut supposer que le milieu sédimentaire réducteur des shales a été favorable à la préservation de leur carapace chitinoïde. Dans certains environnements sédimentaires, ils sont suffisamment abondants pour avoir induit une pyritisation. Des moulages de trilobites sont aussi fréquents dans les dépôts calcaires, bien que moins abondants que dans les shales. Ils sont rarement associés aux plates-formes carbonatés.

Les Trilobites occupaient des milieux marins variés. La plupart étaient benthiques, comme en témoignent leurs appendices et des traces de piste (cf. ichnologie). Certains étaient pélagiques (voir morphologie du céphalon). Les Trilobites étaient microphages ou détritivores; ils ne possédaient pas de pièces masticatrices.

Les Trilobites ont connu une diversification et une expansion spectaculaire au Cambrien, puis un déclin progressif à partir de l'Ordovicien qui a conduit à leur disparition à la fin du Permien. Le développement de la carapace a constitué une stratégie de défense efficace au Cambrien. Toutefois, elle fut probablement insuffisante pour contrer les attaques de prédateurs tels les Nautiloïdes qui se sont diversifiés à l'Ordovicien. L'apparition et le développement des Nautiloïdes (munis de leur redoutable bec de perroquet) est sans doute à l'origine du déclin des Trilobites. Chez les Trilobites, on reconnaît différentes tendances morpho-évolutives que l'on attribue à une stratégie adaptative de protection contre les prédateurs: par exemple, l'enroulement de la carapace afin de protéger la face ventrale plus vulnérable ou le gigantisme de la carapace (e.g. *Isotellus gigas* dans les formations ordoviciennes des basses-terres du Saint-Laurent). Outre le développement des Céphalopodes, les grandes régressions marines de la transition permo-triassique ont très probablement contribué à des changements environnementaux auxquels n'ont pu s'adapter les Trilobites qui disparurent alors.

Les Trilobites ont fait l'objet d'une attention soutenue par les paléontologues et sont très bien connus. Au vu de leur abondance et de leur évolution (apparitions + extinctions) au Paléozoïque, ils ont beaucoup été utilisés à des fins paléogéographiques et biostratigraphiques. Par ailleurs, une bonne préservation, non seulement de moulages complets dans les shales, mais aussi des exuvies, a permis des études anatomiques détaillées et la reconstitution des différents stades ontogéniques.

Éléments de morphologie

La carapace dorsale des Trilobites se divise longitudinalement en trois lobes (d'où le nom de Trilobites): on distingue un **lobe médian** (= **rachis**) entouré de lobes latéraux (= **plèvres**) soit d'un **lobe pleural gauche** et d'un **lobe pleural droit**.

Le corps des Trilobites comprend trois parties antéro-postérieures:

- **Le céphalon**, formé de la fusion de quelques segments, constitue un bouclier dorsal rigide et généralement arrondi vers l'avant. La forme, la dimension relative et la convexité du céphalon sont variables. Le céphalon se caractérise par une partie médiane saillante dite **glabelle**, sur laquelle les traces de segmentation originelles peuvent être visibles. La glabelle est limitée par un **sillon préglabellaire** dans la partie antérieure et par un **sillon occipital** dans sa partie postérieure. La région extraglabellaire du céphalon, dite aussi **région génale** représente les plèvres des segments fusionnés. La région génale se caractérise par des **crêtes oculaires**, parfois par une bosse frontale et/ou par une ornementation plus ou moins bien développée. Les marges du céphalon sont délimitées par le **bourrelet péricéphalique** qui se prolonge parfois par des **pointes génales** vers l'arrière. L'**angle général** que définit ces pointes par rapport à la partie postérieure du céphalon constitue un caractère morphologique important. La région génale du céphalon se caractérise par une **suture faciale** qui sépare le **cranidium** (glabelle et **joues fixes** à l'intérieur) de la partie externe de la région extraglabellaire, comprenant les **joues libres** et, lorsque présentes, les pointes génales. La suture faciale est une structure très importante puisqu'elle permet l'ouverture de la carapace et son abandon lors de la mue. La suture faciale peut avoir différentes formes: les angles ω et α que définissent respectivement l'extrémité intraglabellaire et la partie externe de la suture faciale constituent des critères diagnostiques. Il est à noter que la suture faciale contourne toujours les yeux de façon à ce que l'animal conserve ses organes oculaires lors de la mue.

- **Le thorax** est constitué de segments articulés dont le nombre variable (2 à 44) est un critère diagnostique. On distingue un **rachis thoracique** formé d'**anneaux axiaux** qui correspondent au lobe médian. Il est séparé des plèvres par un **sillon dorsal**. Les segments pleuraux sont individualisés par des **sillons pleuraux** et se singularisent parfois par des **pointes pleurales** aux extrémités distales.

- **Le pygidium** peut être formé d'un seul segment; dans la plupart des cas, il est constitué de la fusion plus ou moins partielle de segments dont le nombre varie de 2 à 30. Le pygidium peut avoir une forme arrondie, ou porter une épine pygidiale et/ou des épines pleurales. Des sillons plus ou moins bien définis permettent de distinguer des anneaux axiaux formant le rachis pygidial, les plèvres et une **bordure** (sillon bordier).

Les appendices pairs de la face ventrale ont pu être décrits par des moulages. Les Trilobites possédaient une paire d'antennes articulées et un nombre variable d'appendices de type

biramé (généralement 4 correspondant au céphalon) destinés à plusieurs fonctions: locomotion, nage, respiration, nutrition. Sur la face ventrale du céphalon, on distingue les traces d'insertion des appendices ainsi qu'un **hypostome**, soit une petite plaque protégeant la bouche.

Les exuvies fossiles de formes juvéniles ont permis de distinguer les principaux stades ontogéniques des Trilobites:

- le stade **protapsis** initial se caractérise par un céphalon bien développé et un bourgeon thoracique;
- le stade **merapsis**, intermédiaire, se singularise par une différenciation des segments thoraciques;
- enfin, le stade **holapsis** correspond à une phase de segmentation complète (adulte microscopique)

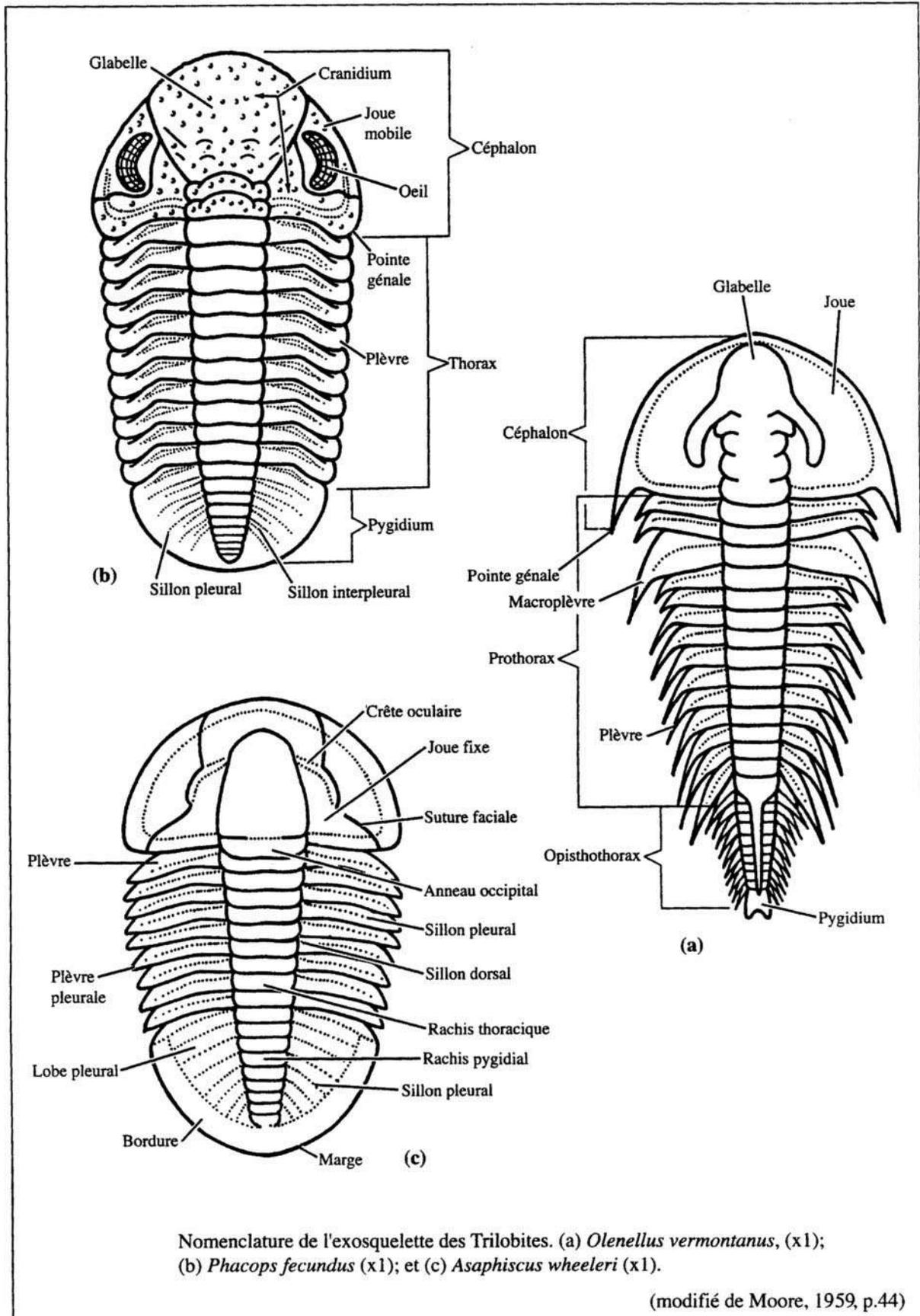
Éléments de classification

La systématique des Trilobites est complexe et repose sur de nombreux critères diagnostiques. Il existe plusieurs classifications. L'une est basée principalement sur le nombre de segments thoraciques et le degré de complexité du céphalon et pygidium. Elle permet de distinguer deux ordres principaux comme suit:

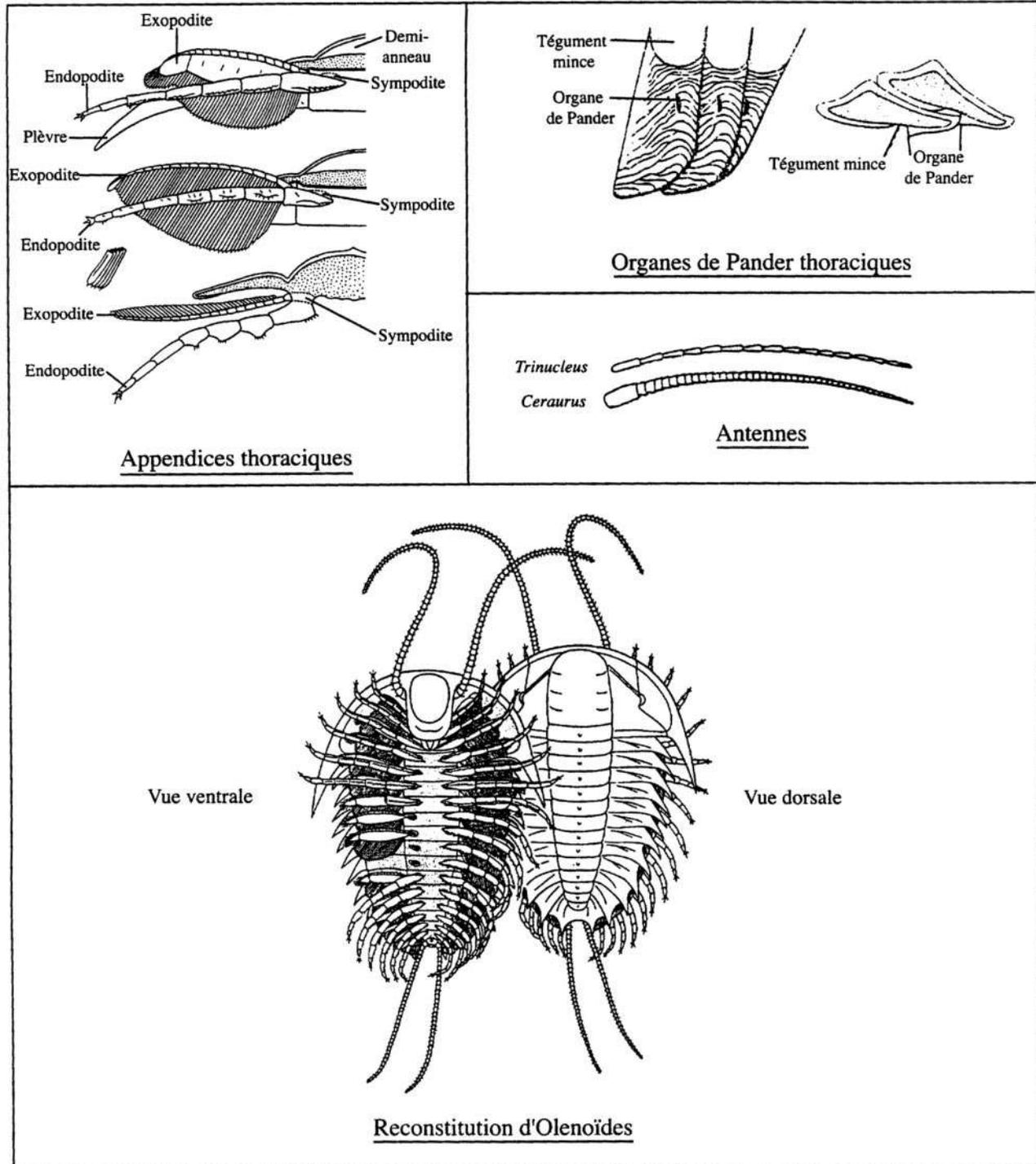
- l'ordre des **Miomera** (~ Agnostida): formes petites caractérisées par 2 à 4 segments thoraciques, l'absence de suture faciale et yeux, un pygidium non-segmenté; Cambrien-Ordovicien
- l'ordre des **Polymera**: segments thoraciques au nombre de 5 ou plus, céphalon muni d'yeux et de sutures faciales; Cambrien-Permien.

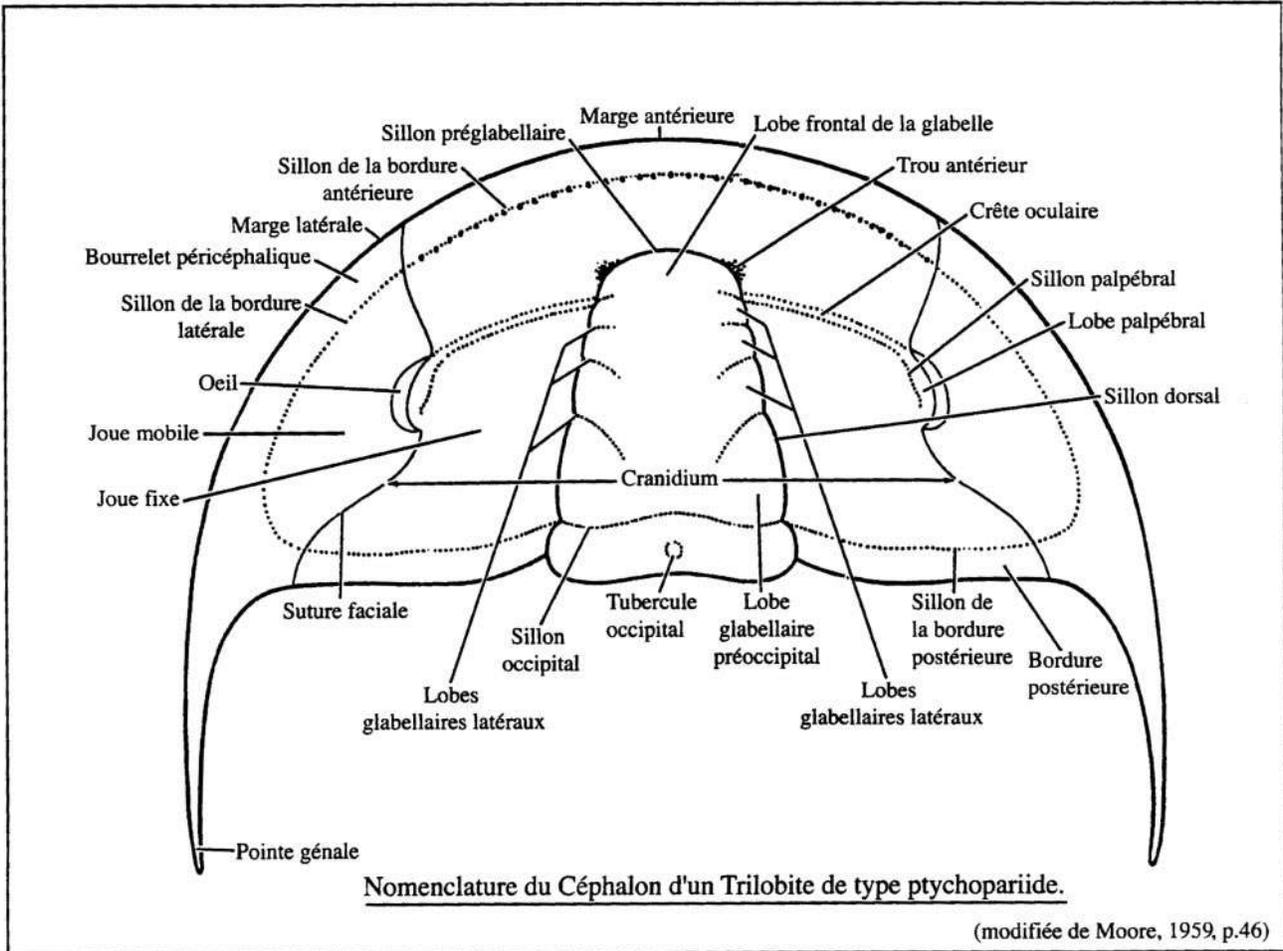
Les autres classifications font référence à plusieurs ordres (voir tableau joint). Elles font appel au nombre de segments thoraciques, aux proportions respectives du céphalon et du pygidium, à la structure du céphalon, à celle du pygidium, à la forme des yeux, à l'ornementation, externe, etc.

Il est à noter que certaines formes planctoniques présentent des caractères particuliers, le céphalon étant très développé et muni de pointes génales démesurées alors que le thorax et le pygidium sont réduits.

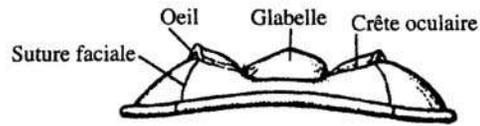


TRILOBITES : Appendices

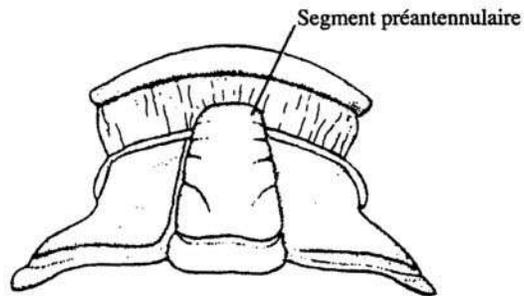




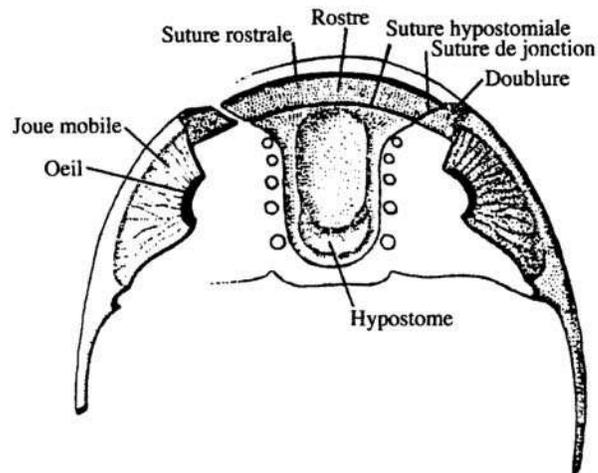
TRILOBITES : Ptychoparia



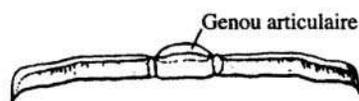
Céphalon vu de face



Cranidium

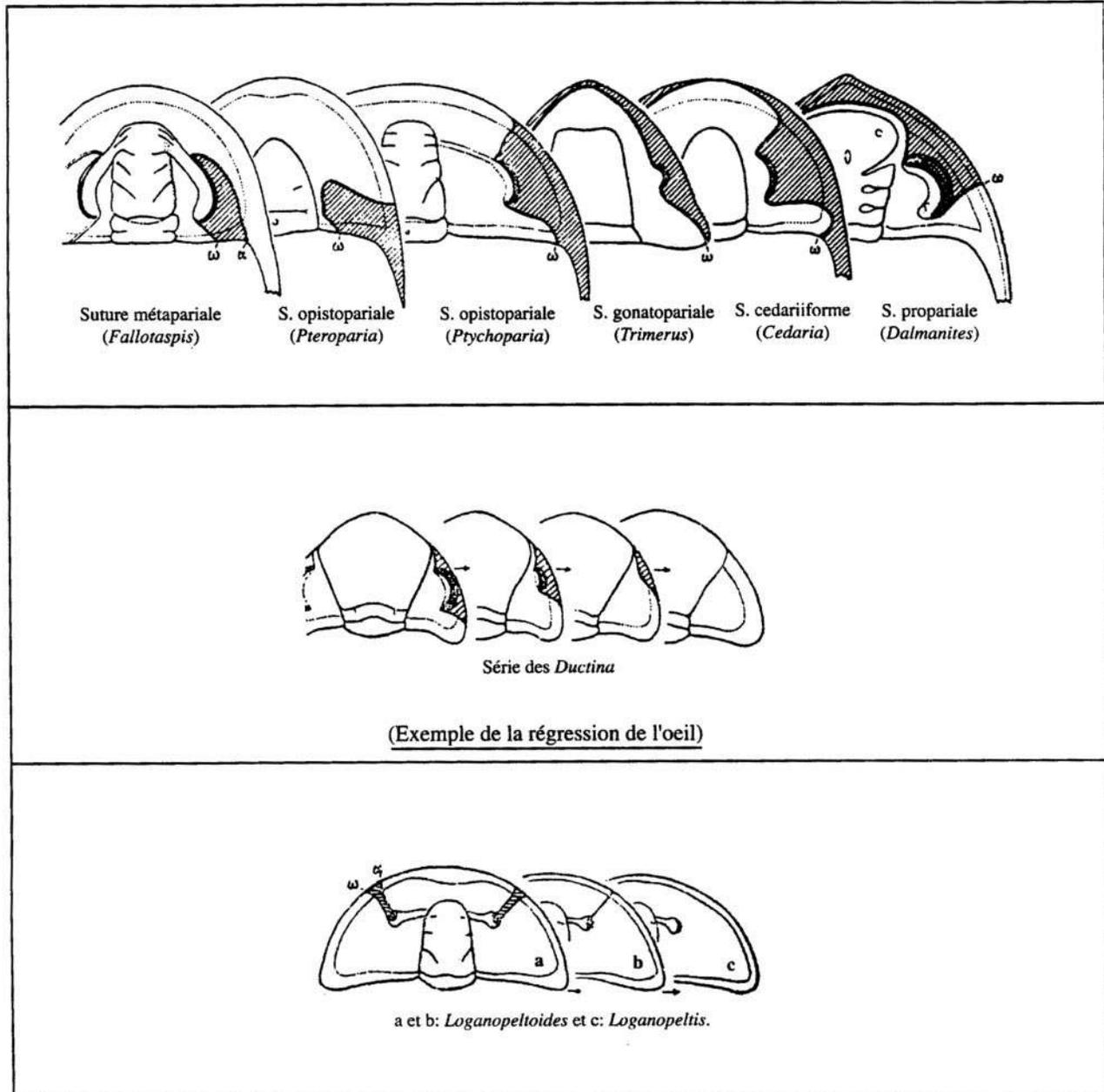


Céphalon, moins le cranidium



Segment thoracique (moule interne)

TRILOBITES : Suture faciale



Ordres des Trilobites et leurs caractéristiques

AGNOSTIDA	Petit, avec un céphalon et un pygidium de même taille. 2 ou 3 segments thoraciques. Petit hypostome, avec des ailes en forme de ruban. Généralement les yeux et les sutures sont absents. Cambrien inférieur - Cambrien supérieur
REDLICHIIIDA	Large céphalon semi-circulaire, avec d'imposantes pointes généales. Plusieurs segments thoraciques, qui se prolongent le long des pointes sur les marges latérales. Petit pygidium. Cambrien inférieur - Cambrien moyen
CORYNEXOCHIDA	Glabelle généralement parallèle aux côtés antérieurs. Sutures céphaliques opistopariales, avec des branches antérieures subparallèles. Plaque rostrale fusionnée avec l'hypostome. 7 ou 8 segments thoraciques. Quelques espèces ont un large pygidium. Cambrien inférieur - Cambrien supérieur
PTYCHOPARIIDA	Céphalon de taille moyenne à large. Glabelle généralement simple, effilée vers l'avant tout en étant gonflée. Elle ne rejoint pas le lobe frontal. Sillons droits et simples ou développés et courbés. Présence ou non de bourrelet péricéphalique et les angles généales peuvent être prononcés. Petits yeux simples à énormes et à plusieurs facettes. Sutures opistopariales ou marginales. 6 segments thoraciques ou plus. Petit pygidium de forme primitive à évoluée. Subdivisé en 5 sous-ordres. Cambrien inférieur - Dévonien supérieur
PROETIDA	Large glabelle voûtée et bien définie. Céphalon opistoparial, généralement avec des pointes généales. Grands yeux. Plaque rostrale étroite et effilée vers l'arrière, long hypostome.

8 à 10 segments thoraciques.
Pygidium ridé, non pas épineux.
Ordovicien - Permien.

PHACOPIDA

Glabelle étroite formée de 4 ou 5 sillons glabellaires.
Généralement des sutures propariales ou gonatopariales.
Plaque rostrale présente ou absente
8 à 19 segments thoraciques.
Généralement, le pygidium est plus petit que le céphalon. Il est arrondi, subtriangulaire ou lobé et épineux.
Subdivisé en 3 sous-ordres importants.
Ordovicien inférieur - Dévonien supérieur

LICHIDA

Glabelle très large, généralement fusionnée avec les lobes latéraux.
Sutures opistopariales.
Pygidium de taille moyenne à grande, avec 3 paires de plèvres pleurales en forme de lames.
Fortement tuberculé.
Habituellement rare, mais très distinct.
Ordovicien inférieur - Dévonien supérieur

ODONTOPLEURIDA

Glabelle avec 3 paires de lobes latéraux, avec une crête oculaire séparée sur les joues fixes.
Sutures opistopariales.
Plaque rostrale courte mais large, petit hypostome.
8 à 10 segments thoraciques, épineux.
Petit pygidium épineux.
Généralement couvert d'épines.
Cambrien supérieur ?, Ordovicien inférieur - Dévonien supérieur.

(modifiée de McKinney, 1991, p.97)

Les Ostracodes

Généralités

La classe des Ostracodes regroupe environ 1000 genres et 10,000 espèces; elle couvre du Cambrien à l'actuel. Les Ostracodes sont connus à l'état fossile par leurs valves de petites dimensions (0.1 à 10 mm) composées de carbonate de calcium. Le corps segmenté de l'animal est en effet protégé par deux valves articulées.

Les Ostracodes sont mobiles et peuvent occuper des habitats benthiques ou pélagiques dans tous les environnements aquatiques (lacs, rivières, sols, marais, lagunes, estuaires, océans...). La distribution des Ostracodes dépend de plusieurs paramètres: salinité, température, nature du substrat, courants, turbulence, bathymétrie. À l'état fossile, les Ostracodes sont d'excellents indicateurs environnementaux des points de vue synécologique (composition taxonomique des assemblages et analyse des populations) et autoécologique (l'ornementation chez une même espèce peut varier selon la nature de l'environnement). Ils autorisent également des analyses isotopiques car les valves portent l'empreinte géochimique du milieu aqueux dans lequel ils se sont développés. Des valves d'Ostracodes sont généralement présentes dans la plupart des sédiments lacustres ou marins (sauf s'il y a dissolution) mais ne sont que rarement très abondantes. Des quantités relativement importantes de sédiments sont donc nécessaires à l'analyse des populations.

La reproduction des Ostracodes se fait par fécondation d'oeufs et incubation interne. Les femelles sont généralement plus abondantes que les mâles; elles se distinguent par des poches à oeufs. La croissance dont la durée est de l'ordre de plusieurs semaines se fait par mues successives. La durée de vie des ostracodes est variable, pouvant atteindre quelques années. L'alimentation des Ostracodes est diversifiée (plantes, débris organiques, algues...). Quelques uns sont parasites.

Éléments de morphologie

La carapace des Ostracodes consiste en deux **valves** allongées en forme de 'haricot' dont la longueur est de l'ordre de 100 micromètres à quelques millimètres. Chez les ostracodes vivants, les valves sont formées d'une lamelle externe calcifiée et d'une lamelle interne chitineuse, parfois calcifiée vers la périphérie. Les valves externes et la partie calcifiée des valves internes sont fossilisables. Les valves gauche et droite sont souvent dissymétriques; elles sont articulées dorsalement par une **charnière**.

Les caractères morphologiques diagnostiques des Ostracodes fossiles sont nombreux: contour des valves (rectiligne ou convexe; lisse, ornementé d'épine, ou prolongée par une frange dite **velum**); structure de la charnière (adonte, mérodonte ou amphidonte, i.e. sillon simple ou muni de dents et alvéoles); l'ornementation de la surface externe (lisse, ponctuée, réticulée, munie de tubercules, de côtes, d'épines ou d'expansions aliformes); l'ornementation de la face interne (empreintes musculaires, pores marginaux, présence de lamelle interne et vestibule...) etc.

Un dimorphisme sexuel est fréquent. En particulier, les valves d'individus femelles peuvent présenter un renflement postérieur qui est l'empreinte de la poche d'incubation.

Aperçu de la distribution stratigraphique

Les Ostracodes couvrent du Cambrien à l'actuel et constituent d'excellents marqueurs biostratigraphiques. La distribution stratigraphique des principaux ordres est la suivante:

- Archaecopida: Cambrien (+Ordovicien ?)
- Leperditicopida: Ordovicien à Devonien
- Myodocopida: Ordovicien à récent
- Beyrichicopida: principalement Paléozoïque; rares représentants mésozoïques et cénozoïques
- Podocopida Ordovicien à récent (acmé à l'actuel)

La majorité des Ostracodes cénozoïques et actuels appartiennent à l'ordre des Podocopida et au sous-ordre des Podocopina. A l'intérieur de ce sous-ordre, la super-famille des Cytheracés domine en milieu marin, et la super-famille des Cypridacés domine en milieu dulcicole et saumâtre.

De façon générale les Cytheracés qui sont représentés par de nombreuses familles regroupent des taxons dont les formes et structures sont très diversifiées; leur caractéristique commune est l'organisation des muscles qui résulte en un alignement vertical de 4 à 5 empreintes à l'intérieur des valves. Les Cypridacés constituent une super-famille moins diversifiée, le plus souvent caractérisée par une mince carapace et des valves lisses et peu ornementées.

Ostracodes - Planche I

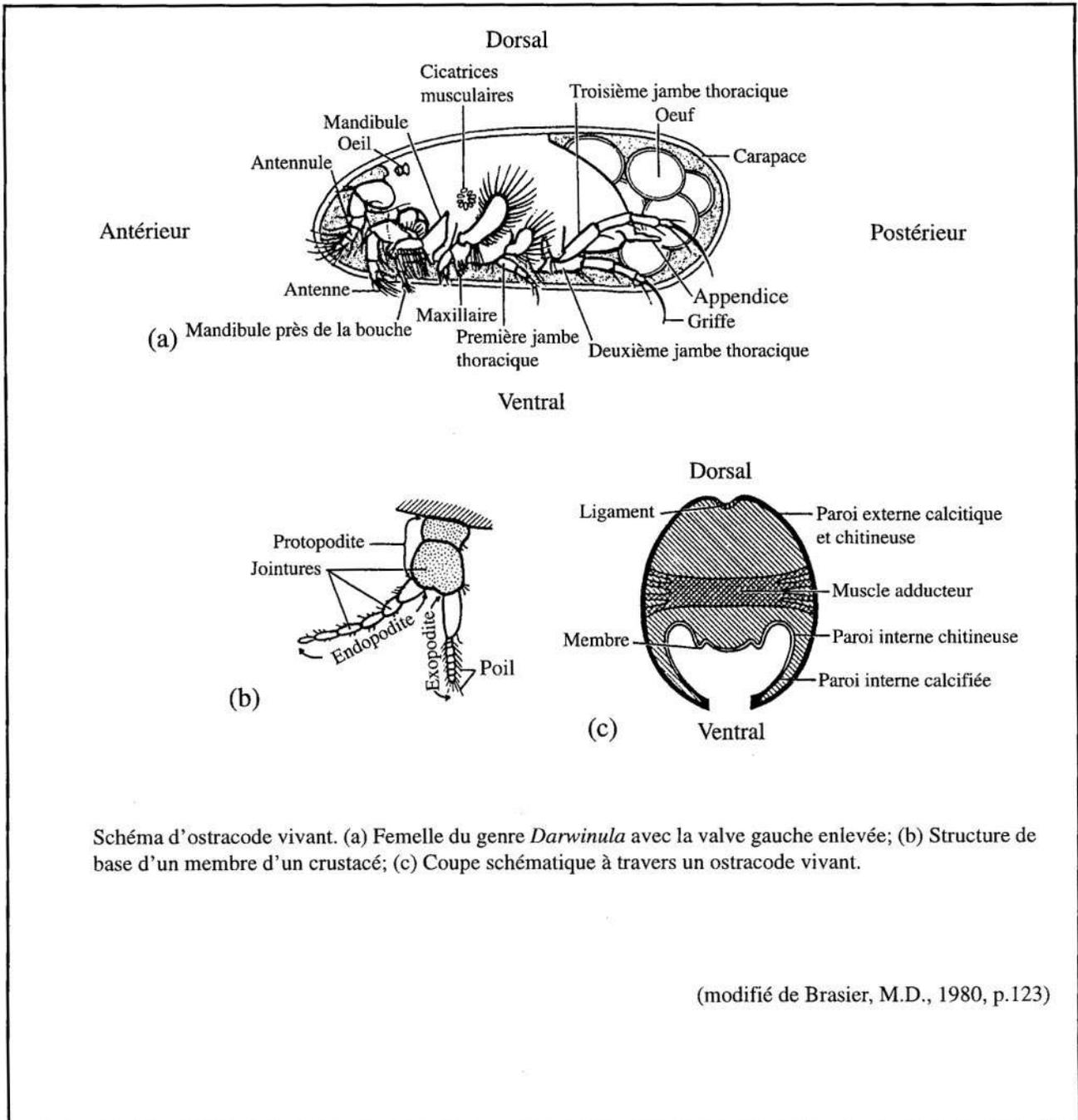
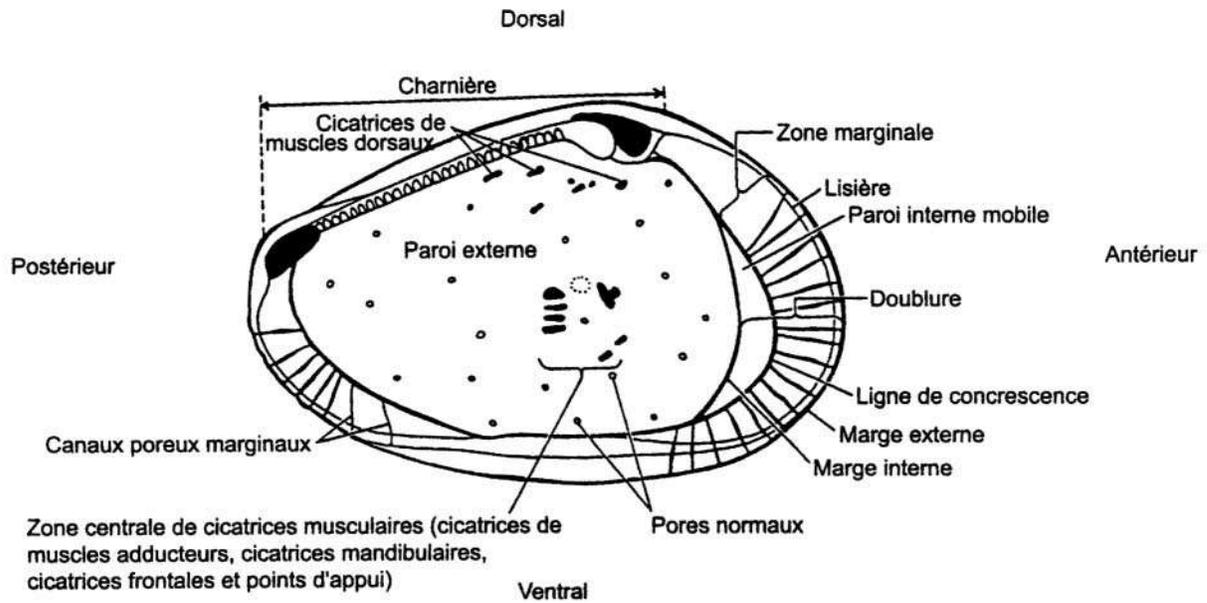


Schéma d'ostracode vivant. (a) Femelle du genre *Darwinula* avec la valve gauche enlevée; (b) Structure de base d'un membre d'un crustacé; (c) Coupe schématique à travers un ostracode vivant.

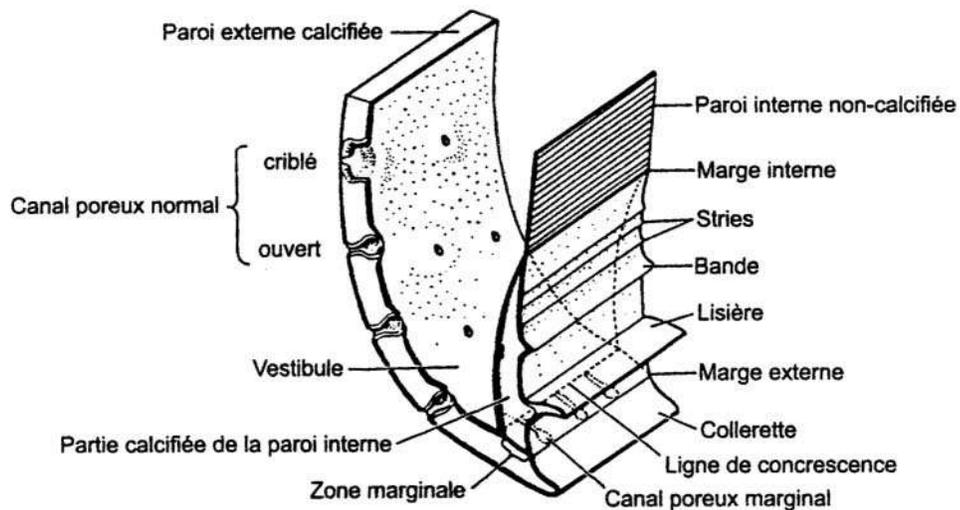
(modifié de Brasier, M.D., 1980, p.123)

OSTRACODES - Planche II



Les principales caractéristiques internes d'une carapace d'un podocopide (valve gauche).

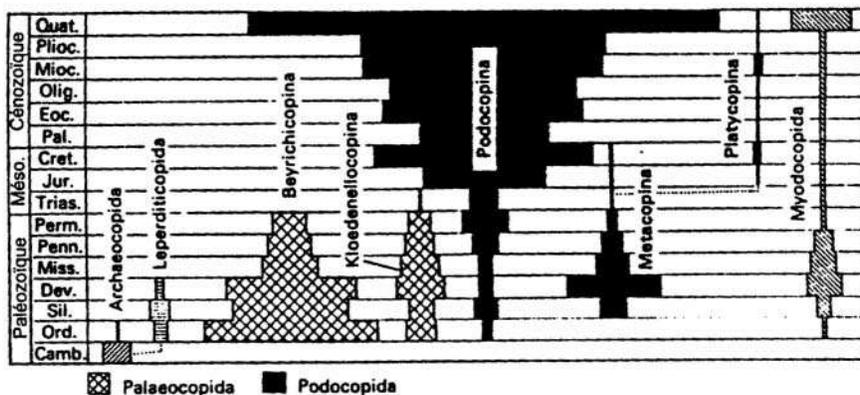
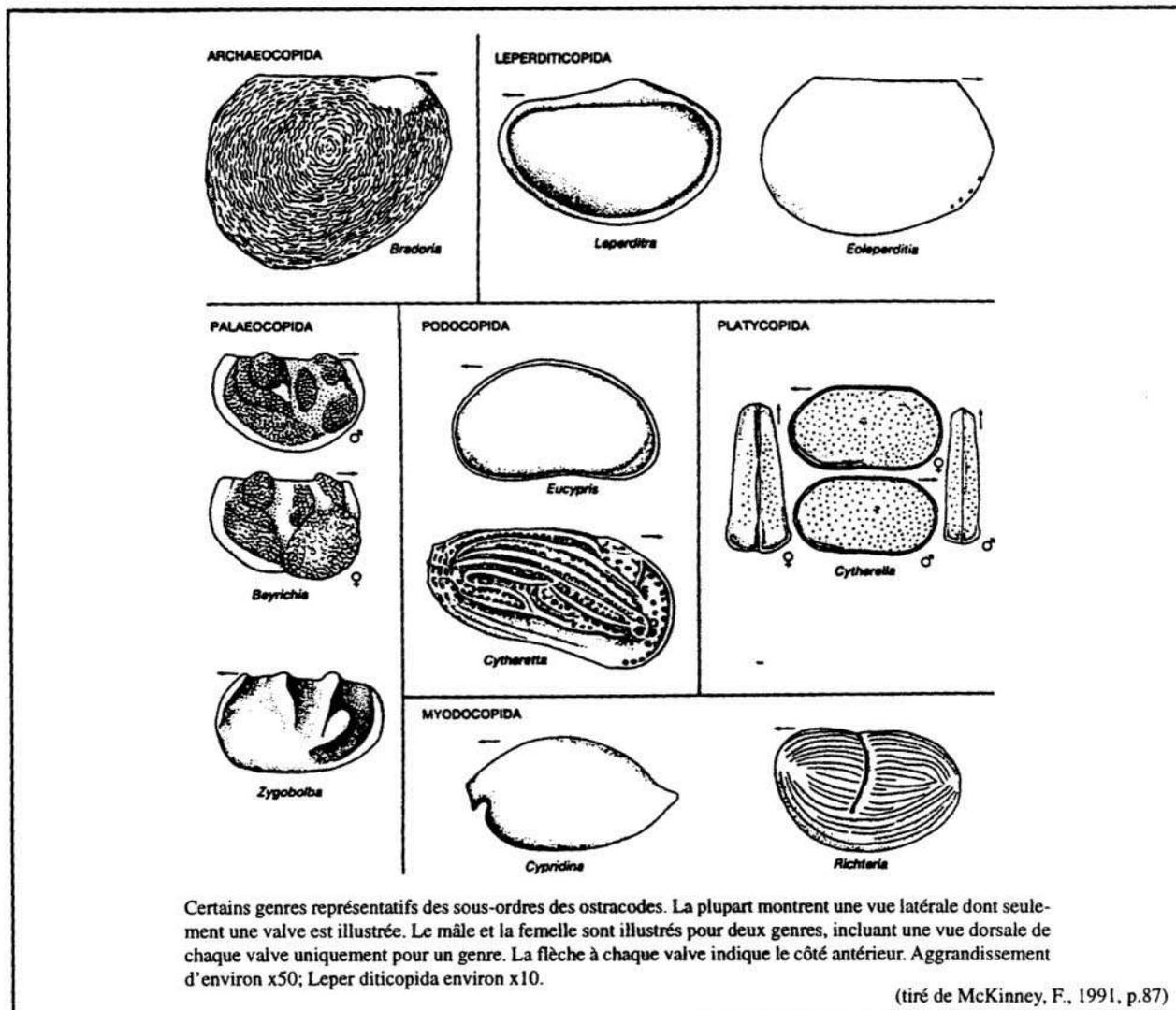
(tiré de Brasier, M.D., 1980, p.125)



Coupe schématisée de la partie périphérique d'une valve d'ostracode (podocopide).

(tiré de Brasier, M.D., 1980, p. 125)

OSTRACODES - Planche III



Les Cirripèdes

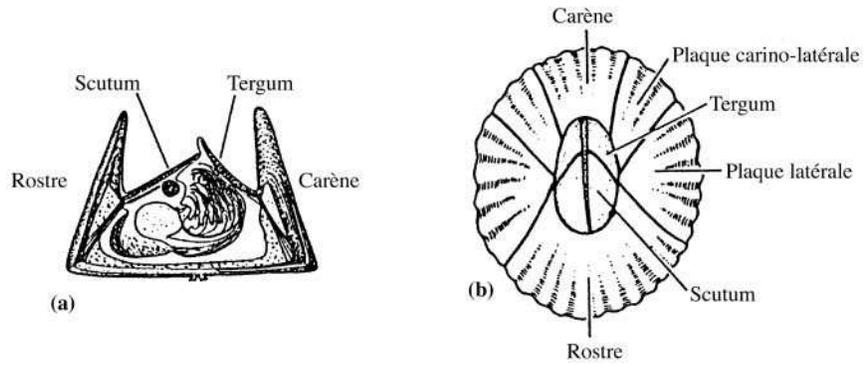
Les Cirripèdes constituent une classe parmi les crustacés qui se singularise par un mode vie sessile. Ils sont exclusivement marins et occupent principalement les habitats littoraux, voire intertidaux, où ils vivent fixés sur (ou dans) un substrat (par ex. rocher, coquille, coque de navire). Ils sont fixés au substrat par la partie céphalique et enveloppés d'un manteau. Les appendices thoraciques (= cirres) forment un réseau destinés à capter la nourriture et à la respiration. Les cirripèdes sont généralement microphages, parfois parasites.

Deux ordres principaux sont distingués parmi les Cirripèdes:

- Les **Acrothoracica** qui forent leur terrier dans un substrat calcaire ou dans des coquilles mais ne secrètent pas de carapace calcaire; fossiles rares; Carbonifère-actuel.
- Les **Thoracica** dont le manteau est renforcé par des plaques calcaires fossilisables; fossiles abondants; Silurien-actuel.

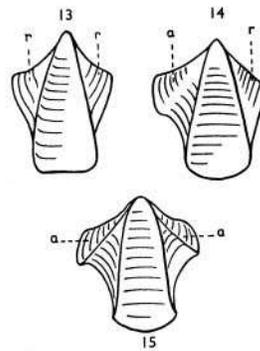
Les Cirripèdes sont abondamment représentés par des fossiles de **balanes** ou barnacles (genre *Balanus*; famille des Hexaméridés) dont la distribution stratigraphique couvre de l'Oligocène à l'actuel. La carapace calcaire des balanes a une forme conique tronquée qui est constituée de six pièces emboîtées les unes dans les autres. Chacune des pièces a une position particulière par rapport à l'orientation de l'animal et porte un nom (plaque antérieure = rostre; plaque postérieure = carène; plaques latérales dites carino-latérale ou latérales).

CIRRIPÈDES



Classe Cirripedia : *Balanus*. (a) Coupe schématique de l'organisation interne, (b) schéma de l'arrangement des plaques.

(Modifié de Lehmann, U. et Hillmer, G, 1983, p.213)



Pièces de *Balanus*. (13) Rostre; (14) carino-latérale ou rostro-latérale; (15) carène. a = aile et r = rayon.

(Tiré de Piveteau, J., 1953, p.305)

CHAPITRE 10A – LES ÉCHINODERMES

Généralités

Les Échinodermes sont des métazoaires triploblastiques coelomates. Ils constituent un phylum d'invertébrés exclusivement marins. Leur nom dérive du grec (*ekhinós* = épine et *derma* = peau).

Les Échinodermes se singularisent par une symétrie radiale, généralement pentamère ou **pentaradiée** (c'est-à-dire, d'ordre 5). Ils se caractérisent également par un exosquelette dermique discontinu, formé de plaques calcitiques. Celles-ci peuvent être petites et isolées, parfois soudées pour former un réseau; elles peuvent former des plaques solides constituant une carapace ou un test. Les plaques juxtaposées portent souvent des épines calcitiques articulées (d'où leur nom). Une autre particularité des Échinodermes est leur **système ambulacraire** ou aquifère, soit un système interne de canaux remplis d'eau de mer et servant à certaines fonctions, notamment locomotrices.

Les Échinodermes sont mobiles (sous-phylum des **Éleuthérozoaires**) ou sessiles (sous-phylum des **Pelmatozoaires**). La plupart sont benthiques. Ils occupent des habitats variables, littoraux à abyssaux. La reproduction des Échinodermes est libre, la fertilisation des oeufs étant réalisée dans l'eau. Le stade larvaire se caractérise par une symétrie bilatérale, la symétrie radiale étant développée de façon secondaire.

Les Échinodermes livrent de nombreux fossiles (structure calcitique de la carapace, des plaques ou des échinules) et sont représentés par plusieurs classes du Cambrien à l'actuel. Les principales classes modernes sont celles des **Holoturoïdes** (concombre de mer), **Ophiuroïdes**, **Astéroïdes** (étoiles de mer), **Échinoïdes** (oursins) et **Crinoïdes** (lis de mer). Deux classes sont très importantes en paléontologie: les Crinoïdes, surtout pour ce qui concerne la biostratigraphie du Paléozoïque, et les Échinoïdes qui apparaissent à l'Ordovicien mais se développent surtout à partir du Mésozoïque.

Les Pelmaozoaires: Crinoïdes et Blastoïdes

Les Crinoïdes et les Blastoïdes constituent des classes du sous-phylum des Pelmatozoaires. Les Blastoïdes se sont développés de l'Ordovicien au Permien; les Crinoïdes apparaissent à l'Ordovicien et ont quelques représentants modernes. Certaines formes actuelles sont libres, sans pédoncule et occupent les milieux marins peu profonds. Toutefois, la plupart des Crinoïdes et l'ensemble des Pelmatozoaires fossiles sont sessiles, vivant fixées et pédonculées. Les formes fixées actuelles s'observent souvent en milieu abyssal. Toutefois, les Pelmatozoaires fossiles sont le plus souvent associées à des faciès littoraux. Les Pelmatozoaires sont des microphages suspensivores.

Éléments de morphologie du squelette

Les Pelmatozoaires ont une architecture pentaradiée. Ils sont constitués d'un long **pédoncule**, et d'une **couronne** formée d'un calice contenant le tube digestif et de bras plus ou moins

souples et plus ou moins nombreux.

Le pédoncule repose sur une partie radicaire (**crampons**) assurant la fixation au substrat. Il comprend également une **tige** dont la hauteur est généralement de l'ordre du décimètre, mais peut atteindre 20 mètres. La tige et les crampons sont composés de petites plaques (= **entroques**) ayant une forme pentagonale, ou discoïdale. Les plaques sont superposées et perforées par un canal axial. La tige est flexible. Certaines plaques peuvent porter des appendices.

Le **calice** des Crinoïdes se compose de la capsule et du tegmen. La **capsule**, de forme plus ou moins évasée, est constituée de séries de cinq plaques juxtaposées: les **plaques basales**, et parfois **infra-basales**, les plaques **radiales** et les plaques **brachiales**. L'absence ou la présence de plaques infrabasales permet de distinguer les formes **monocycliques** des formes **bicycliques**. Le **tegmen** est une sorte d'opercule consistant en une membrane chitinoïde, nue, granuleuse ou couverte de plaques calcaires, recouvrant la partie orale de la capsule. Le calice des Blastoïdes est relativement simple et ne possède pas de tegmen.

Chez les Crinoïdes, les **bras** sont au nombre de cinq; ils sont unisériés, bisériés, simples ou ramifiés de façon dichotomique (binaire). Le nombre de bras est ainsi un multiple de 5 et de 2. Les bras sont mobiles et articulés par rapport au calice. Ils comportent de multiples petites plaques sur lesquelles peuvent être insérés des **pinnules**. La face interne des bras porte un **sillon ambulacraire** et une **gouttière nourricière** conduisant vers la bouche. Les bras s'orientant face au courant ont pour rôle de piéger et d'entraîner les particules alimentaires vers la bouche. Chez les Blastoïdes, cinq sillons ambulacraires sont distingués; ceux-ci portent des **brachioles** le long de leurs marges.

Éléments de stratigraphie

Les Pelmatozoaires sont représentés du Cambrien à l'actuel et leur acmé couvre de l'Ordovicien supérieur au Permien, période pendant laquelle les Crinoïdes ont atteint leur apogée et pendant laquelle les Blastoïdes se sont également développés. Au cours du Paléozoïques, les Pelmatozoaires se sont caractérisés par une très grande diversité taxonomique: plusieurs classes dont la distribution stratigraphique est exclusive à cette période ont été érigées (Paracrinoïdes, Éocrinoïdes, Diploporites, Rhombifères) en sus des Blastoïdes et Crinoïdes.

L'ensemble des Pelmatozoaires disparurent presque totalement à la fin du Permien, à l'exception de quelques représentants des Crinoïdes. Dans les sédiments paléozoïques, les Pelmatozoaires sont parfois très abondants et constituent des calcaires à Crinoïdes (= **encrines**). Certains dépôts du Jurassique inférieur se singularisent par le genre *Pentacrines*, comprenant des formes géantes (couronne de 1 mètre de diamètre; tige de 20 mètres de hauteur; squelette formé d'environ 2.5 millions de pièces ou plaques). L'accumulation spectaculaire des plaques ou entroques à l'origine de certains dépôts a donné lieu à l'expression "calcaires à entroques".

Les Crinoïdes fossiles étaient des animaux grégaires, typiquement associés à des milieux marins peu profonds, sinon littoraux.

Les Éleuthérozoaires ou Échinozoaires (les Échinoïdes)

Les Échinoïdes constituent une classe relativement diversifiée à l'actuel (quelques 800 espèces sont connues). Ils se caractérisent par un test calcaire (= **corona**), originellement sphérique, formé de plaquettes juxtaposées et plus ou moins soudées. Le test est couvert de **radioles** souvent polymorphes.

Les Échinoïdes sont de petits animaux grégaires, vagiles, épibenthiques ou endobiontes. Les Échinoïdes occupent le plus souvent des milieux peu profonds, souvent littoraux, mais peuvent néanmoins se développer en milieu abyssal. Leur diversité maximale est atteinte dans les environnements littoraux tropicaux à sub-tropicaux.

Il existe une certaine relation entre la forme des Échinoïdes et leur habitat. De façon générale, les formes arrondies, sphériques ou hémisphériques, sont épibenthiques (e.g. l'oursin); elles utilisent leurs pieds ambulacraires (ou **podia**) et radioles pour la locomotion. Les formes irrégulières et plus ou moins aplaties vivent couvertes, partiellement ou entièrement, par une mince couche de sédiment (e.g., "dollar des sables"). Les formes irrégulières dont le test a une forme de coeur vivent généralement dans des terriers aménagés dans les sédiments meubles.

Les Échinoïdes sont munis de dents et ont un comportement trophique variable, herbivore, omnivore, carnivore ou détritivore.

Les Échinoïdes peuvent avoir différents mécanismes de défense. La carapace, les radioles, souvent en forme d'épines, constituent une protection. Par ailleurs, certains possèdent des **pédicelles** munis de poches à venin.

Éléments de morphologie

Le squelette des Échinoïdes a une forme plus ou moins arrondie, sphérique, hémisphérique, conique ou discoïdale. Le test est formé de multiples plaquettes organisées selon une symétrie pentaradiée. Les plaquettes portant des **podia** ou **tentacules ambulacraires** constituent des **aires radiales ambulacraires** (n= 5). Entre ces aires, on distingue des aires radiales **interambulacraires** (n = 5) portant des **radioles**, ou échinules, ainsi que des **pédicelles** qui sont de petites pinces. Les podia constituent des organes de locomotion, liés au système ambulacraire qui consiste en un système hydraulique de canaux internes.

Le sommet ou l'**apex** du test se caractérise par des plaques (multiples de 5) ou zones à fonctions variées. Cinq d'entre elles portent des **pores génitaux**; l'une constitue la **madréporite** qui est une plaque génitale perforée à travers laquelle le système vasculaire échange avec l'eau de mer. Au centre de l'appareil apical, une membrane dite **périprocte** ou membrane périproctale entoure l'anus. Au centre de la partie antapicale ou basale, l'ouverture est dite **péristome**. Chez de nombreuses formes, les plaques circonscrivant la bouche portent des arceaux dont la structure est appelée "**lanterne d'Aristote**" et sert à l'insertion des dents.

Beaucoup d'éléments morphologiques sont exploités à des fins systématiques: la forme du test, sa régularité, la dimension des plaques et l'ornementation des zones ambulacraires et interambulacraires, l'organisation de l'appareil apical, celle du péristome, etc. L'un des éléments importants de l'évolution et de la classification des Échinoïdes est la position de l'anus, qui a migré, chez certains, d'une position **supère** (apicale, coronale et supramarginale) à **infère** (marginale, inframarginale, basale). La migration de l'anus en position basale est accompagnée

d'un déplacement latéral du péristome. La migration de l'anus a donné lieu au développement de formes irrégulières ou en coeur, ainsi qu'à l'établissement d'une symétrie bilatérale secondaire.

Éléments de stratigraphie

Les Échinoïdes apparaissent à la fin de l'Ordovicien, mais restent peu diversifiés et peu abondants au Paléozoïque. Au Trias, une radiation adaptative s'accompagne d'une augmentation considérable de la diversité, incluant le développement des formes irrégulières. Dans les formations mésozoïques, les Échinoïdes peuvent être abondants et constituer de bons marqueurs stratigraphiques (par exemple, les genres *Clypeus* et *Micraster*; voir planches).

Les Échinoïdes peuvent être fréquents dans les roches carbonatées mais sont généralement rares dans les dépôts argileux.

ÉCHINOÏDES

Coupe à travers un échinoïde

1a.

Plan d'un échinoïde en vue apicale

1b.

2. Schéma d'une podia
(tiré de La grande encyclopédie des fossiles, 1991, p.43)

C.H.= canal hydropore
C.R.= canal radiaire

3. Schéma d'une radiole et de son système de soutien.

Positions supères

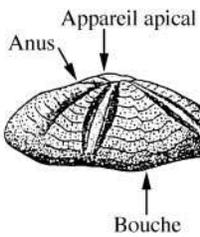
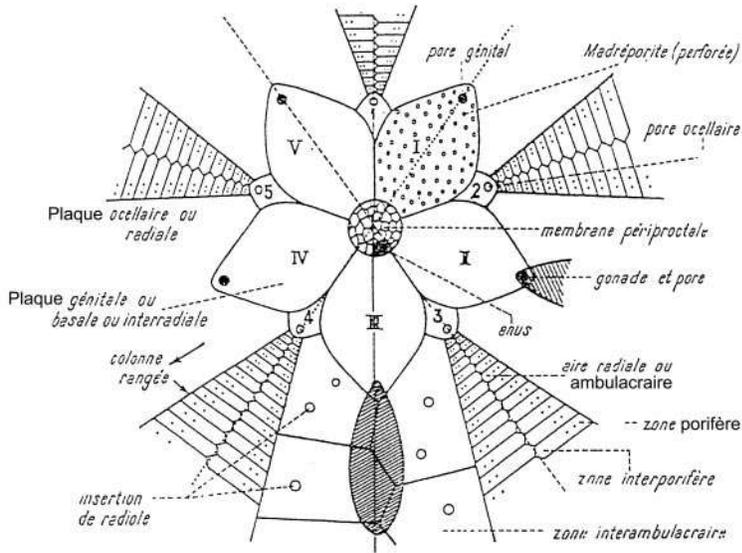
Positions infères

4. Illustration de la migration de l'anus et de ses différentes positions; p = péristome.

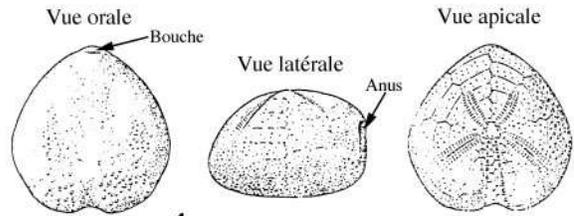
5. Schéma de la lanterne d'Aristote (soutien de dents mobiles).

ÉCHINOÏDES

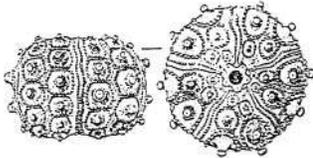
Détails de l'Apex



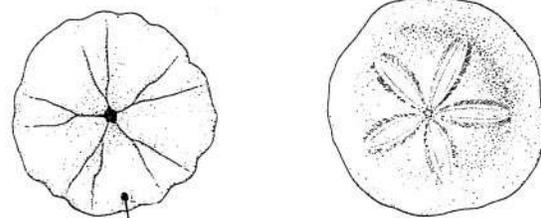
1. *Clypeus* (Jurassique moyen et supérieur)



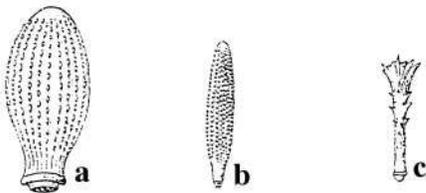
4. *Micaster* (Crétacé supérieur - Paléocène)



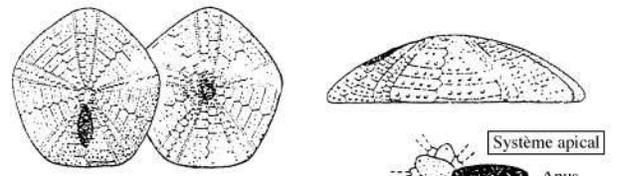
2. *Ciclaris* (Trias - Actuel)



5. *Scutella* (Tertiaire)

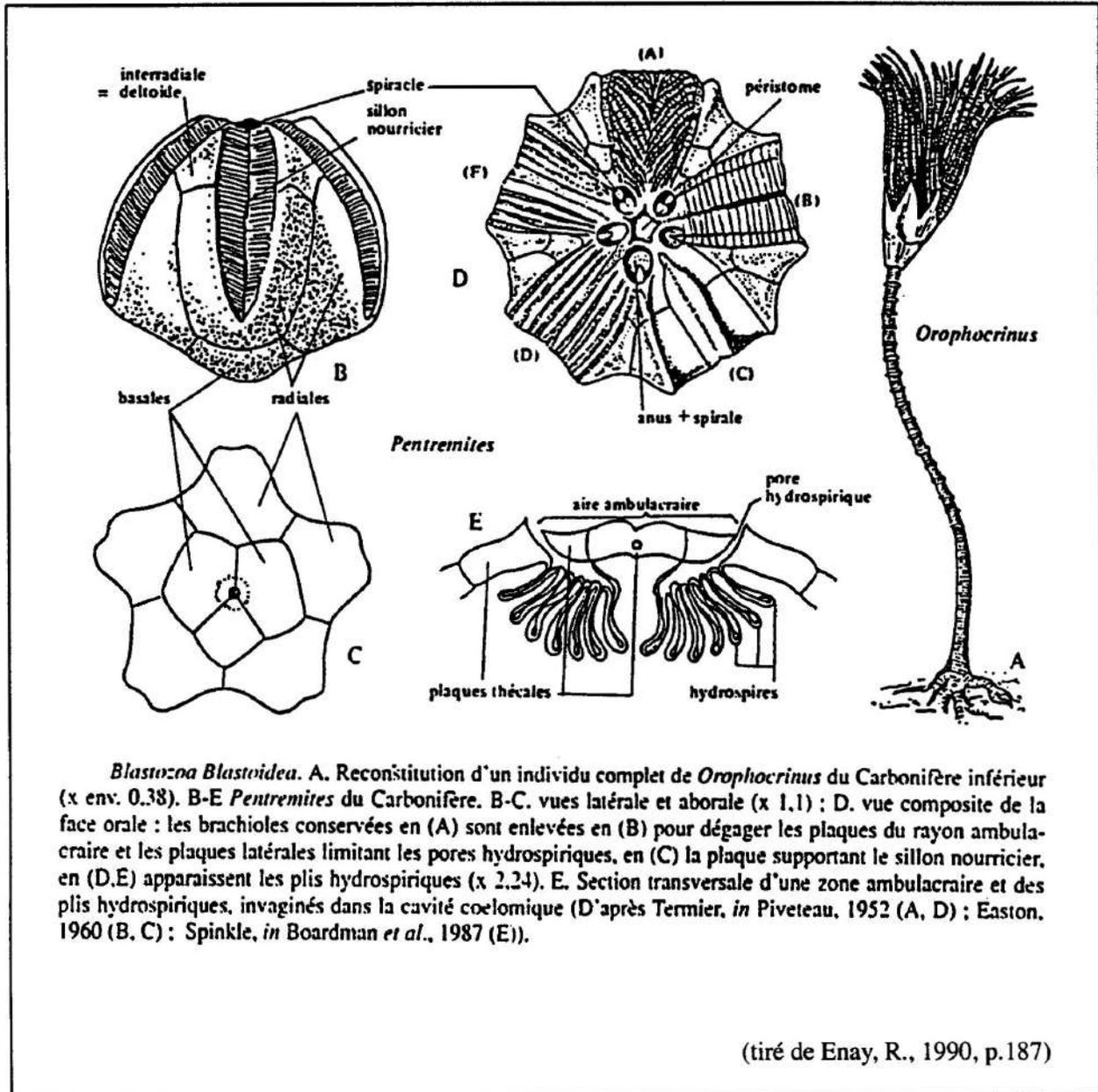


3. Différents types de radioles

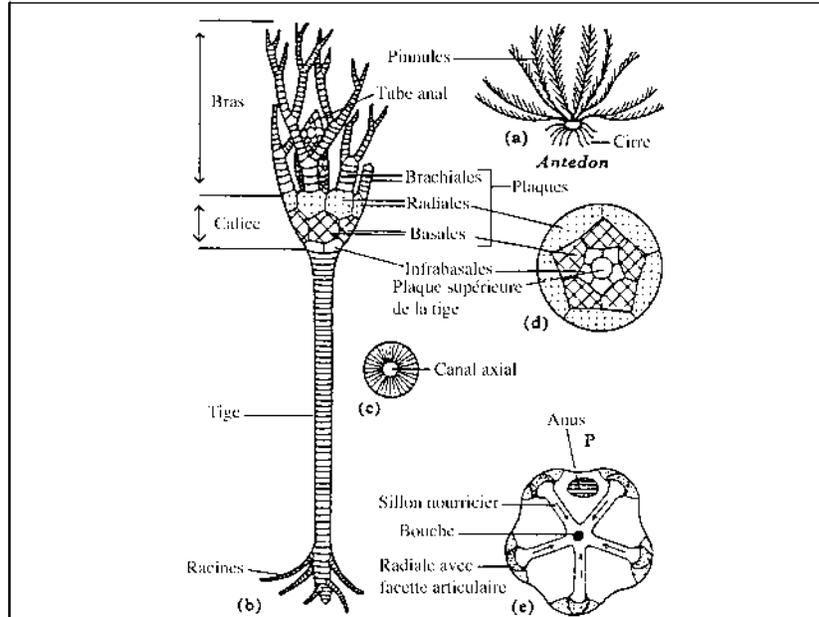


6. *Pygaster* (Jurassique moyen - Crétacé)

PELMATOZOAIRES



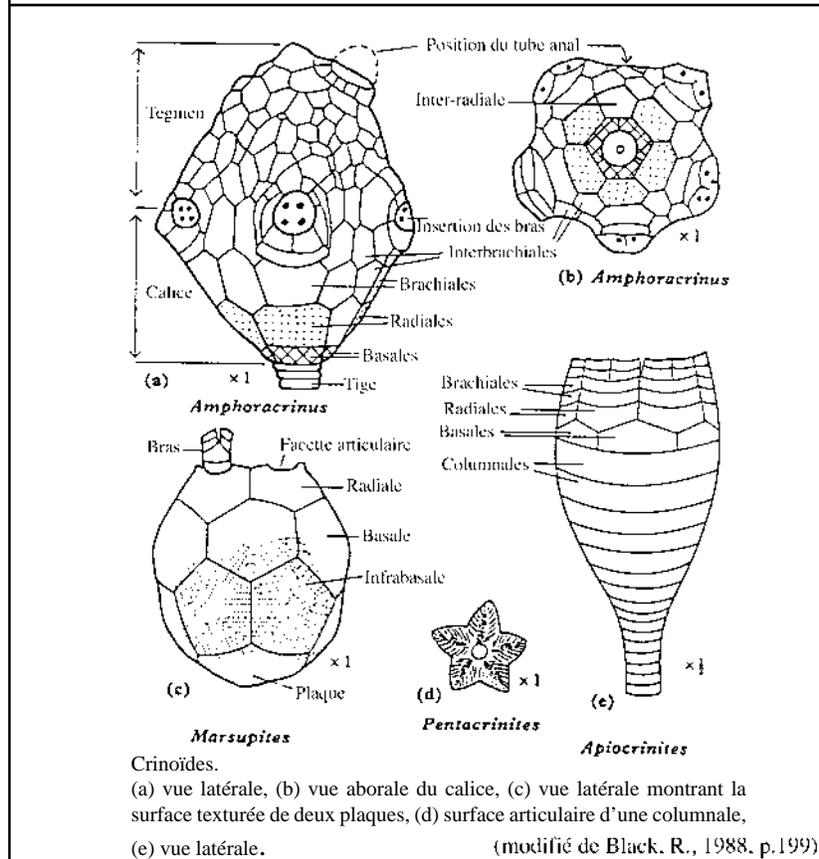
CRINOÏDES



Morphologie des crinoïdes.

(a) crinoïde pélagique, (b) crinoïde attaché montrant la disposition des différentes parties anatomiques, (c) surface articulée d'une columnale, (d) vue aborale du côté dorsal, (e) vue orale d'un calice montrant les sillons nourriciers se rendant à la bouche.

(modifié de Black, R., 1988, p.198)



Crinoïdes.

(a) vue latérale, (b) vue aborale du calice, (c) vue latérale montrant la surface texturée de deux plaques, (d) surface articulée d'une columnale, (e) vue latérale.

(modifié de Black, R., 1988, p.199)

CHAPITRE 10B – LES GRAPTOLITES

Généralités

Les Graptolites sont des restes d'animaux coloniaux du Paléozoïque conservés sous forme d'empreintes. Leur nom dérive du grec (*graptos* = gravé et *lithos* = pierre). La position systématique des Graptolites est incertaine et a longtemps été discutée. On les considère proches des Ptérobanches actuels avec lesquels ils ont en commun une structure fusellaire (**fusellus** = demi-anneau joint par des sutures et formant des tubes). Les Ptérobanches ont ainsi servi de modèle à l'interprétation morpho-fonctionnelle des Graptolites qui sont maintenant considérés comme une classe du phylum des **Hémicordés**.

Plusieurs ordres ont fait l'objet de descriptions systématiques. Deux d'entre eux ont une importance biostratigraphique: les **Dendroïdes** qui couvrent du Cambrien supérieur au Carbonifère (acmé à l'Ordovicien inférieur) et les **Graptoloïdes** représentés de l'Ordovicien au Dévonien (acmé à l'Ordovicien supérieur). Leurs fossiles peuvent être abondants dans les schistes noirs; ils sont parfois observés dans les grès.

Les graptolites étaient des animaux coloniaux sécrétant un exosquelette organique constitué de matériel chitinoïde (scléroprotéine). Les colonies (dites aussi **rhabdosomes**) sont issues du bourgeonnement d'un individu ou zooïde initial (**sicula**) résultant d'une reproduction sexuée. Les rhabdosomes peuvent atteindre des dimensions métriques; ils constituent parfois des **synrhabdosomes** (colonies de colonies).

Les Dendroïdes

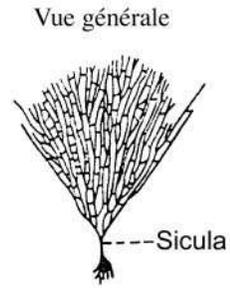
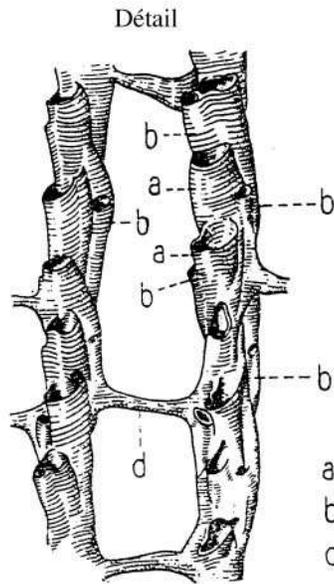
Les Dendroïdes sont relativement peu communs. Ils se singularisent par des ramifications dichotomiques et par la présence de **dissépiments** liant les rangées de **thèques** formant les rhabdosomes. Leur croissance est de type stolonifère, le **stolon** portant des **thèques** adjacentes polymorphes dites **autothèques** et **bithèques**. Les thèques sont l'équivalent de zoécies abritant les zooïdes.

La majorité des Dendroïdes étaient sessiles, bien que certains aient été planctoniques (e.g. *Dictyonema*). Ils sont souvent observés en association avec des faunes benthiques (e.g., Brachiopodes, Trilobites) dans les sédiments correspondant à des faciès marins peu profonds.

Les Graptoloïdes

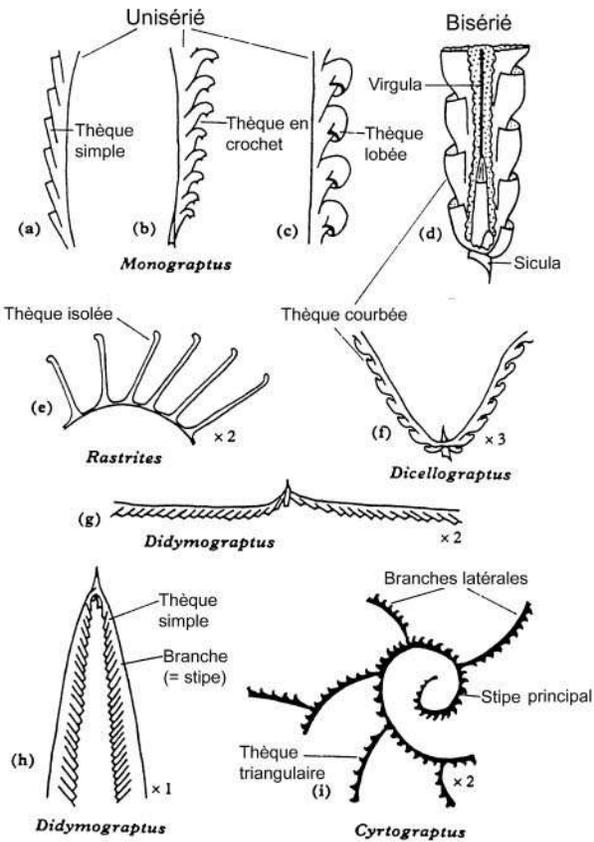
Les Graptoloïdes se distinguent par des rhabdosomes formés d'un seul type de thèque s'alignant le long d'une **virgula**, l'absence de dissépiments ou de ramifications. Il peut y avoir une, deux ou quatre rangées de thèques le long de la même virgula (formes unisériées, bisériées ou tétrasériées). Les Graptoloïdes forment souvent des synrhabdosomes.

L'habitat des Graptoloïdes était généralement planctonique. Ils sont associés à des environnements marins peu turbulents.

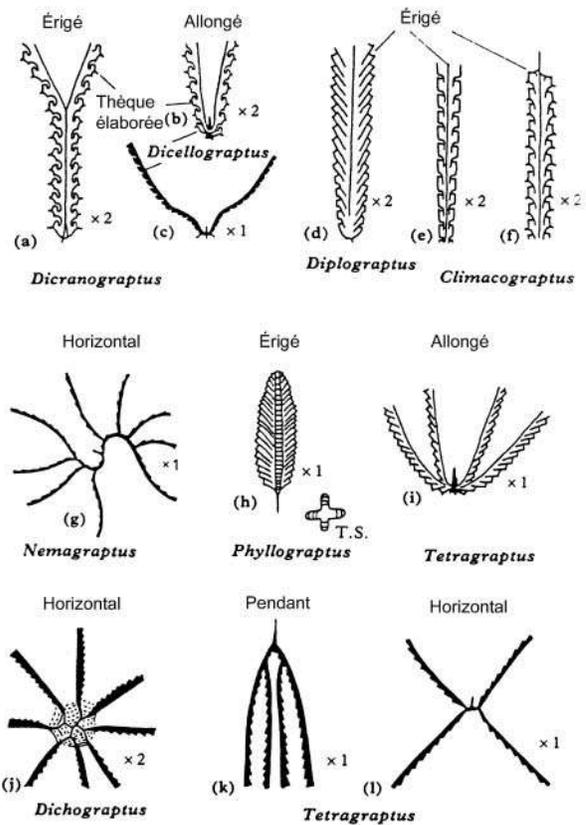


Dendroïdes
(*Dictyonema flabelliforme*)

Graptoloïdes

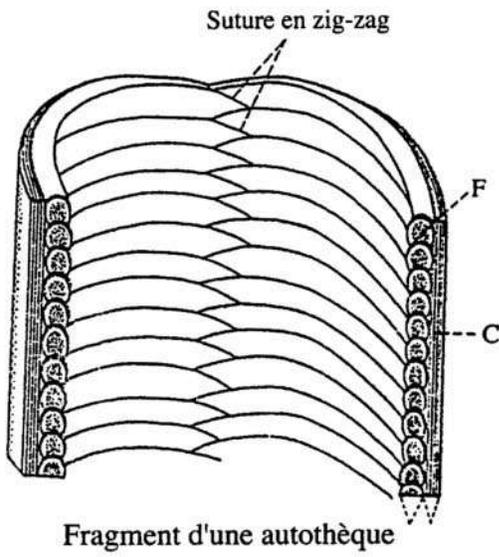
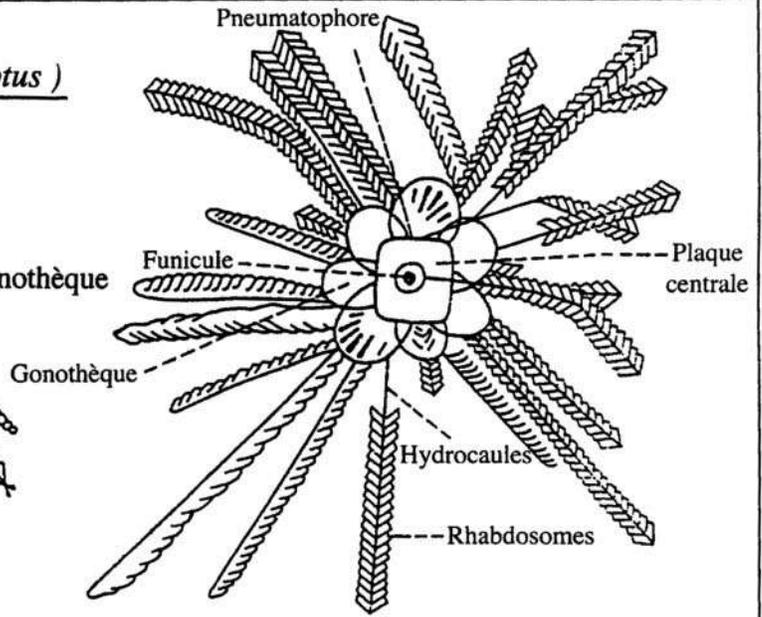
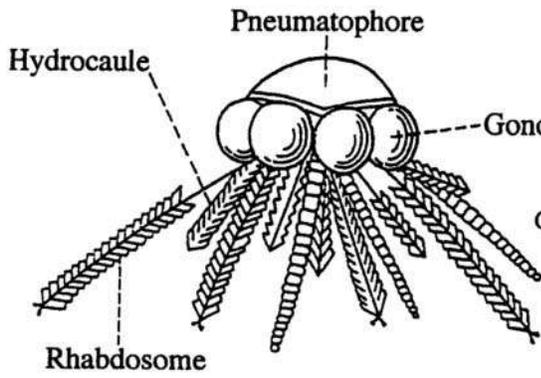


(modifié de Black, R.M., 1988, p.211)

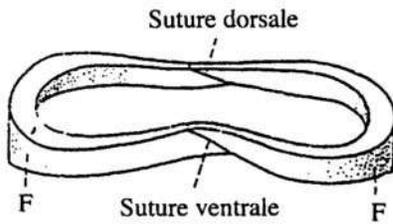


(modifié de Black, R.M., 1988, p.214)

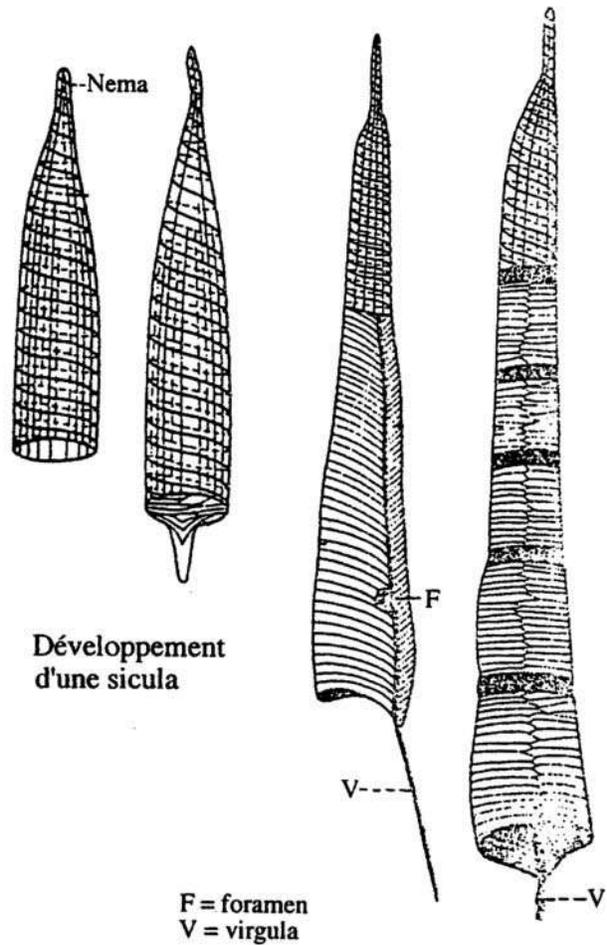
Synrhabdosome (*Glossograptus*)



Fragment d'une autothèque



C = tissu cortical
F = fusellus



Développement d'une sicle

F = foramen
V = virgula

CHAPITRE 11 – LE RÈGNE VÉGÉTAL

Généralités

Le règne végétal regroupe les organismes pluricellulaires possédant un pigment, la **chlorophylle**, qui permet de synthétiser des carbohydrates (amidon, sucre) à partir de CO₂ et de H₂O en exploitant la lumière solaire (cf. **photosynthèse**). Les cellules végétales, utilisant les nutriments inorganiques des sols, ont la capacité de transformer les carbohydrates en substances plus complexes (protéines, lipides) à partir desquelles le protoplasme et les tissus se développent. Le composé de base de la membrane cellulaire est la cellulose, un polysaccharide.

Les végétaux sont pour la plupart terrestres et sessiles; quelques uns occupent toutefois des habitats aquatiques.

Les végétaux ont évolué à partir d'ancêtres algaires et apparaissent à la fin du Silurien. Depuis lors, le règne végétal a connu une expansion et une diversification spectaculaire. Le règne végétal constitue un élément majeur de l'environnement qui a certainement joué un rôle primordial sur l'évolution de la vie sur terre. La végétation représente la part la plus importante de la biomasse biosphérique. Elle a par ailleurs un effet déterminant sur la lithosphère (e.g., ressources en hydrocarbures), la pédosphère (litière-humus-humification...), la morphologie de surface (fixation des sols) la biosphère (e.g., base de la chaîne trophique, habitat de certains animaux), l'atmosphère (e.g., O₂, ozone) et le climat (e.g., évapotranspiration, albédo...).

Éléments de classification du règne végétal

Le règne végétal fait l'objet d'une classification par les botanistes. La classification est basée sur la structure fondamentale des organismes végétaux et leur mode de reproduction. Deux grandes divisions sont distinguées, les **Bryophytes** et les **Trachéophytes**.

Les Bryophytes (= plantes non-vasculaires ~ Arhizophytes), qui regroupent notamment les mousses et hépatiques, sont des plantes dont l'organisation est simple. Elles sont en effet dépourvues de racine et de système vasculaire. Elles sont également dépourvues de **lignine**, substance complexe qui avec la cellulose constitue des cellules ligneuses cimentées entre-elles. De façon générale, les Bryophytes ont une croissance lente et leur dimension est petite, de l'ordre du millimètre au décimètre.

Les Bryophytes se caractérisent, comme les algues, par l'alternance de phases sexuée (**gamétophyte**) et asexuée (**sporophyte**). La reproduction sexuée, ou fusion des gamètes produites par le gamétophyte, dépend d'un médium aqueux (spermatozoïdes flagellés et nageant pour fertiliser les oeufs). À partir des zygotes ainsi formés se développe un sporophyte portant une capsule, le **sporange**, renfermant les **spores**. Celles-ci sont dispersées par le vent et leur germination donne lieu à un gamétophyte. Les spores de Bryophytes sont protégées d'une membrane organique extrêmement résistante que l'on appelle **sporo-pollinine**. Les spores sont fossilisables à l'état de **palynomorphes**.

Les Bryophytes sont typiquement **hydrophiles** et occupent généralement des habitats humides,

marécageux ou tourbeux. Leur enregistrement biostratigraphique couvre du Dévonien à l'actuel.

Les Trachéophytes (= plantes vasculaires ~ Rhyzophytes) sont des plantes possédant des racines pour l'absorption de l'eau et des nutriments, rejets, tiges et feuilles munies de chlorophylle. L'eau et les nutriments sont véhiculés à travers des tissus vasculaires de deux types: le **xylème** qui est un faisceau interne conduisant eau et sels nutritifs des racines vers les feuilles et le **phloème** qui est un faisceau externe acheminant les produits d'assimilation des feuilles vers les racines. Le xylème est soutenu de cellules ligneuses constituant ainsi un support de croissance (~bois). Le réseau vasculaire et la structure ligneuse des Trachéophytes favorisent une croissance rapide et permet le développement d'individus de grande dimension (jusqu'à des dizaines de mètres)

Les Trachéophytes sont regroupés en deux grandes sous-divisions selon le mode de reproduction.

La sous-division des **Ptéridophytes** (= Cryptogames vasculaires) désigne les plantes vasculaires caractérisées par un mode de reproduction semblable à celui des Bryophytes. Les Ptéridophytes se caractérisent donc par l'alternance de deux phases (gamétophyte et sporophyte) et produisent des spores fossilisables. Les Ptéridophytes regroupent plusieurs classes, les plus importantes étant celles des Filicinées (fougères), Lycopidinées et Équisétinées notamment. La biostratigraphie des Ptéridophytes couvre de la fin du Silurien à l'actuel et leur diversité et abondance maximales (acmé) furent atteintes au Carbonifère.

La sous-division des **Spermatophytes** (= Phanérogames ~ plantes à fleurs) désigne les plantes se reproduisant par graines, issues de la fertilisation de l'ovule par les **grains de pollen** qui constituent les corps reproducteurs mâles. Les grains de pollen sont véhiculés soit par le vent (plantes **anémogames**), soit par les insectes (plantes **entomogames**). La reproduction est donc réalisée à l'air libre et ne requiert pas un milieu aqueux à l'instar des Ptéridophytes ou Bryophytes. Les Spermatophytes ont donc colonisé des habitats diversifiés, de désertiques (xérophiles) à aquatiques (hydrophiles). Comme les spores, les grains de pollen sont constitués d'une membrane organique résistante fossilisable.

Parmi les Spermatophytes, on distingue deux grands groupes: les **Gymnospermes** dont les graines sont nues et les **Angiospermes** dont les graines sont protégées par une enveloppe formant un fruit. Les Gymnospermes, représentés par plusieurs classes (nomment Ptéridospermaphytes, Gynkyophytes, Cycadophytes et Conifères) se sont développés à partir du Carbonifère; leur acmé se situe au Mésozoïque. Les Angiospermes qui apparaissent au Crétacé ont connu un grand succès, sans doute lié à leur stratégie de reproduction (protection de la graine et meilleure capacité de dispersion). Ils constituent les principaux représentants du règne végétal, en terme de biomasse et de diversité depuis le début du Tertiaire.

Nature des fossiles représentant le règne végétal

La totalité, ou différentes parties des plantes sont occasionnellement préservées à l'état d'empreintes dans des dépôts fins. Les parties lignifiées et les graines peuvent également être bien préservées dans certains milieux sédimentaires anaérobies (e.g., tourbières) ou à la faveur

d'une sédimentation rapide soustrayant les membranes celluloses de l'oxydation. Les plantes sont toutefois principalement représentées dans le sédiment par leurs grains de pollen et leurs spores. Ceux-ci sont constitués d'une membrane chitineuse extrêmement résistante, dite **sporoderme** (spores) ou **exine** (grain de pollen), ayant pour rôle de protéger les corps reproducteurs du cytoplasme. Pollen et spores sont fossilisables dans presque tous les environnements sédimentaires. Les champignons (Mycophytes) produisent également des spores fossilisables.

Éléments de morphologie des spores et des grains de pollen (voir figures)

La dimension des grains de pollen et des spores est de l'ordre de 5 à 150 micromètres.

Les spores de Bryophytes et de Ptéridophytes s'identifient sur la base de leur forme (ronde, triangulaire, ellipsoïde...), de leur ouverture, absente (alète), simple (fente monolète) ou triaxiale (fente trilète), de la présence éventuelle d'une perine, et de l'ornementation du sporoderme (strié, baculé, réticulé...).

Les grains de pollen de gymnospermes sont généralement inaperturés. Ils sont distingués sur la base de leur forme, avec ou sans papille, de la présence de vésicules ou ballonnets, de l'épaisseur et de l'ornementation de l'exine (gémée, granulée) et de la réticulation des ballonnets.

Les grains de pollen d'angiospermes présentent une grande diversité morphologique. Ils sont identifiés sur la base de leur géométrie axiale (sphérique, oblée, prolée), du type d'ouverture (pores, colpi) et de leur répartition, de la structure de l'exine (endexine, ectexine, columelle, tectum...) et de son ornementation (lisse, scabre, échinulée, réticulée...).

De nombreuses clés d'identification du pollen et des spores existent.

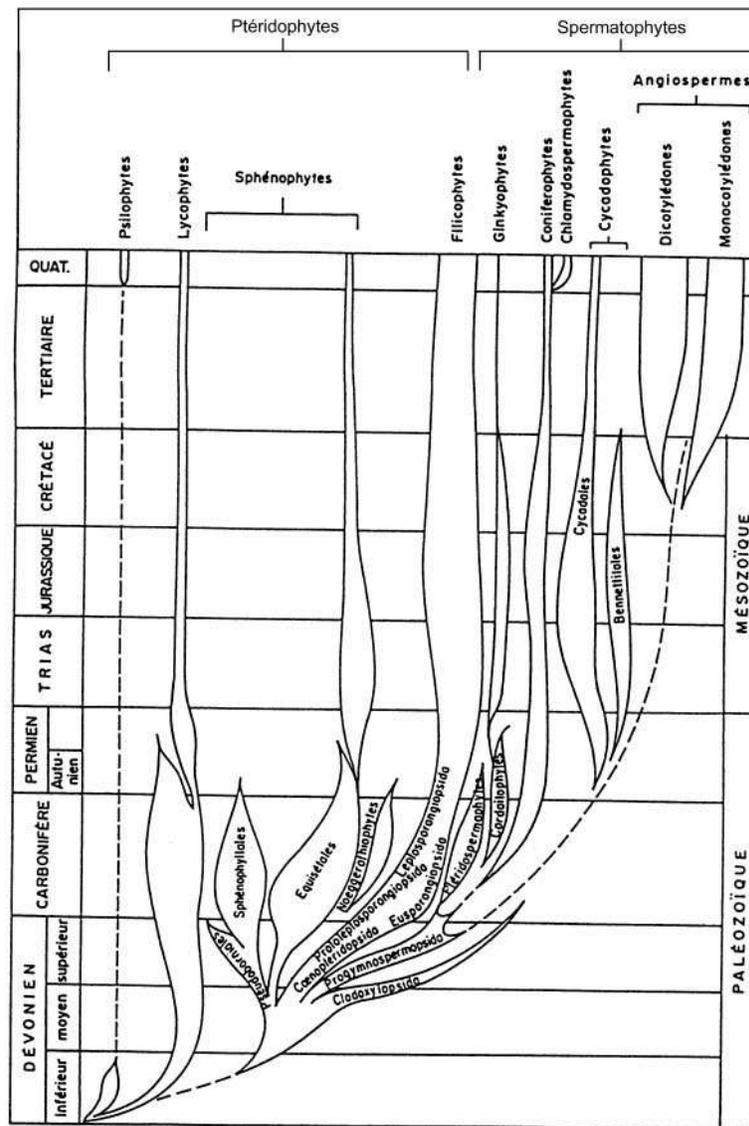
Écologie-Paléoécologie

La distribution des associations végétales dépend étroitement des conditions hydro-climatiques (insolation, température, précipitation, saisonnalité) et édaphiques. De façon générale, une plus grande diversité et productivité sont observées dans les environnements chauds et humides que dans les environnements froids ou secs. L'étude de la végétation du passé a permis de retracer l'évolution des climats à la surface de la planète, et de développer des modèles paléogéographiques.

Le pollen et les spores sont généralement bien fossilisés et leur abondance permet des analyses de populations. Leur étude constitue une discipline majeure en paléontologie: la **paly-nologie**. En paléoécologie, la palynologie est devenue un outil privilégié de reconstitution des paléo-environnements et des paléoclimats. Cependant la transcription d'un assemblage pollinique en termes de végétation n'est pas directe; elle requiert la prise en compte d'une production variable selon les espèces ainsi que des processus taphonomiques (dispersion et sédimentation).

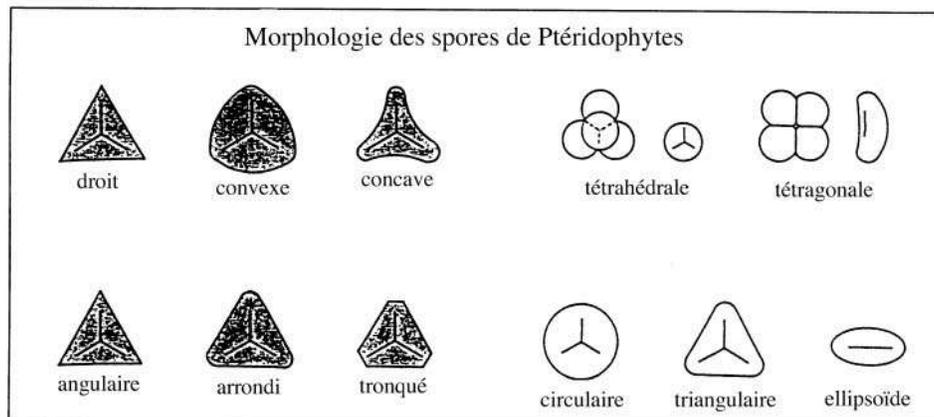
Certains restes végétaux font également l'objet d'études particulières en paléoécologie. Les restes de feuilles, de graines, de bois, lorsqu'ils sont fossilisés, peuvent être identifiés à l'espèce et fournir des indications sur la végétation. L'étude des cernes de croissance du bois, la

dendrochronologie, est utilisée à des fins paléoclimatiques ou chronologiques. La morphologie des empreintes de feuilles et la densité des stomates sont exploitées aux fins de reconstitution des concentrations de CO₂ atmosphéri-



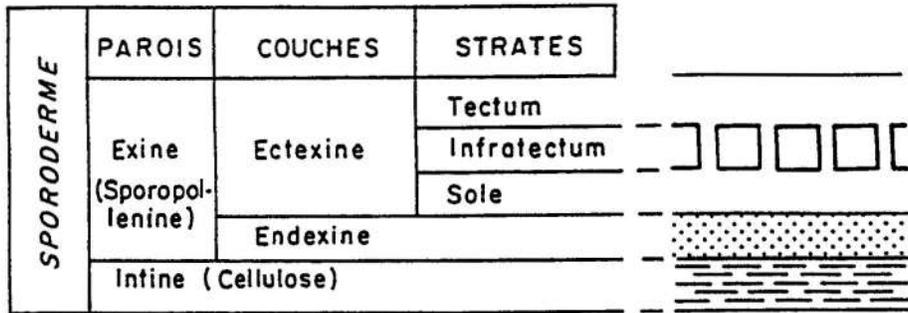
Biostratigraphie des plantes vasculaires ou Trachéophytes

(tiré de Renault-Miskovsky, J. et Petzold, M., 1985, p.31)

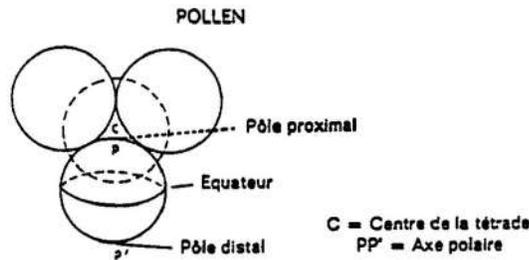


(tiré de Renault-Miskovsky, J. et Petzold, M., 1985, p.83)

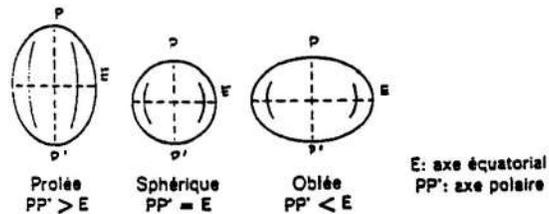
Structure du pollen



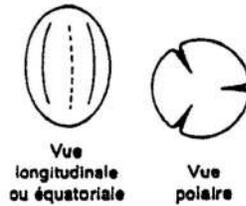
Coupe théorique à travers le sporoderme d'un grain de pollen.
(D'après K. Fægri - APLF, 1975).



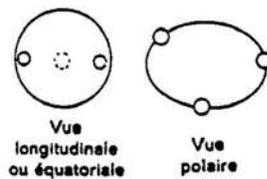
Orientation du grain de pollen dans la tétrade. (D'après Bui-Thi-Mai, 1974).



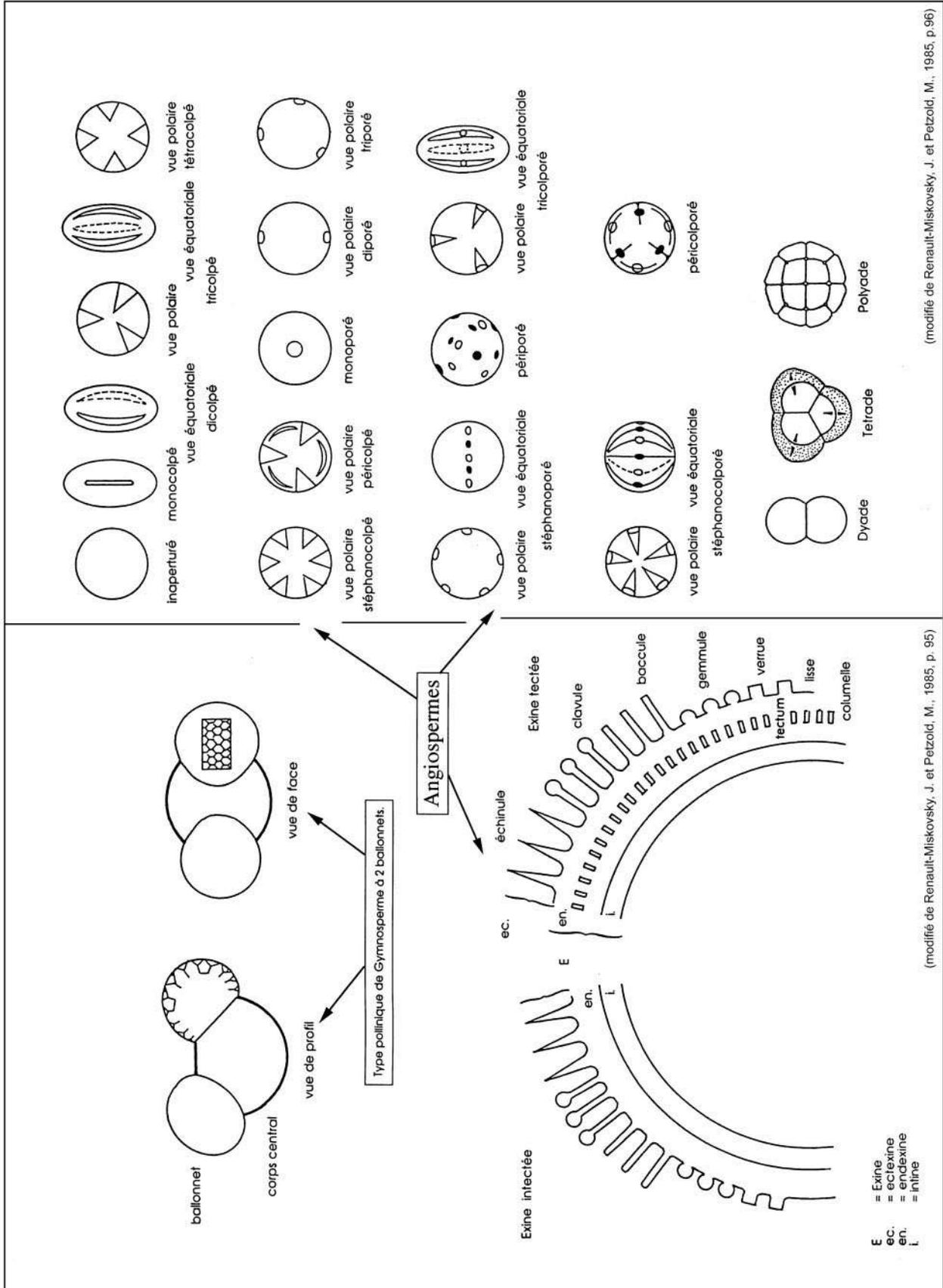
Les trois classes de formes des grains de pollen. (D'après Bui-Thi-Mai, 1974).



Vues fondamentales d'un grain de pollen tricolpé (à trois sillons).

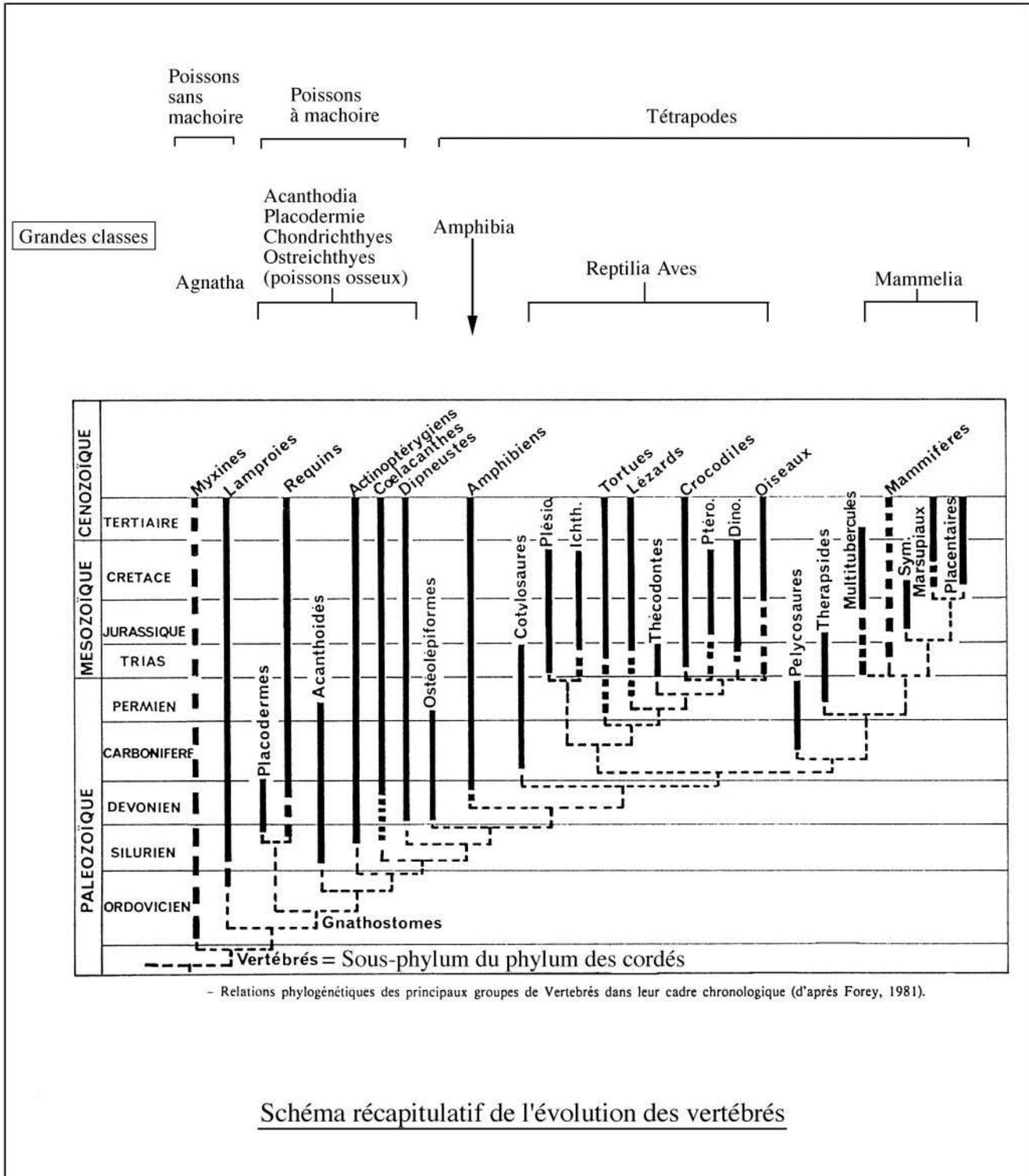


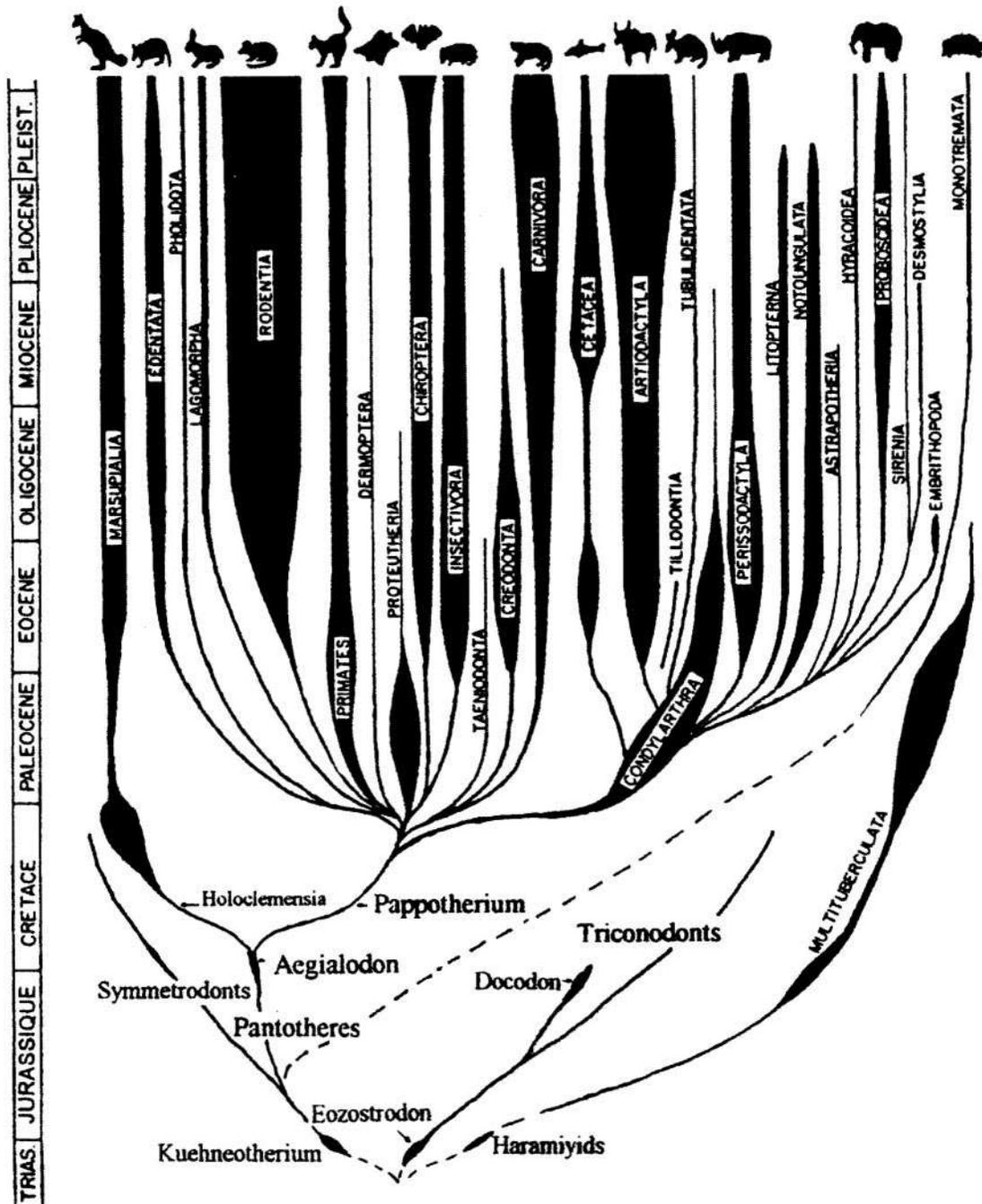
Vues fondamentales d'un grain de pollen triporé (à trois pores).



CHAPITRE 12 – LES VERTÉBRÉS

Voir schémas joints

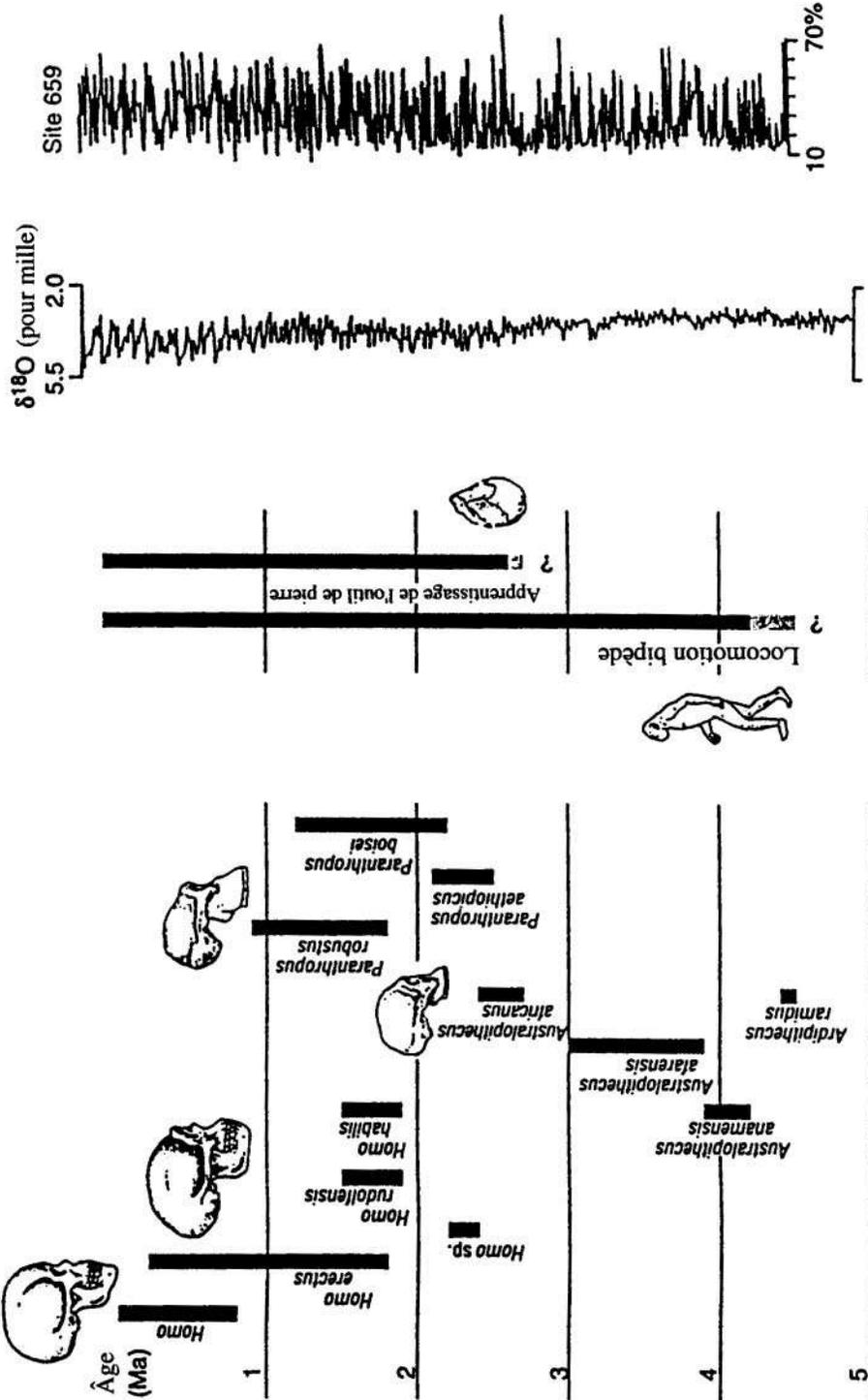




Radiation évolutive des mammifères. D'après P. D. Gingerich in A. Hallam (1977), légèrement modifié d'après E. Gheerbrant (1995, *Pour la Science*, 213).

(Tiré de Lethiers, F., 1998, p.112)

Corrélations entre l'évolution des Hominidés et les changements climatiques globaux. À gauche, une classification commune des différents taxons d'Hominidés, avec des indications chronologiques sur la locomotion bipède et l'apprentissage des outils de pierre. À droite, des enregistrements isotopiques (^{18}O) et un exemple d'enregistrement de poussières terrigènes.



ANNEXE 1

Recommandations pour la préparation des rapports de travaux pratiques

Recommandations pour la préparation des rapports de travaux pratiques
Paléontologie-SCT2210)

Une liste de recommandations a été préparée à partir des erreurs les plus fréquemment rencontrées dans les TP des années passées. Cette liste n'est pas exhaustive.

- Faire des dessins ou croquis représentatifs de tous les échantillons soumis à votre observation. Ces croquis doivent être suffisamment grands et détaillés pour que l'on y distingue les principaux éléments diagnostiques (pas besoin d'être un artiste, cependant).
- Indiquer sur les croquis les éléments diagnostiques et préparer une légende aussi précise (et exacte) que possible. Les éléments peuvent être pointés par des flèches (en principe, tout ce qui est dessiné porte un nom). Surtout: ne jamais laisser de dessin sans légende !
- Indiquer le nom de l'objet fossile (et/ou un numéro d'échantillon si on ne connaît pas le nom).
- Accompagner le croquis de toutes les informations dont on dispose et qui peuvent s'avérer pertinentes: origine (géographique), âge, étage géologique, type de roche encaissante, etc.
- Mettre une échelle en marge du croquis, de préférence sous la forme d'une barre graduée.
- Préciser l'orientation du specimen ou du croquis, s'il y a lieu (par exemple, vue ventrale, dorsale, postérieure, antérieure, apicale, etc.), ainsi que le plan d'observation (par exemple, coupe ou surface)
- Accompagner le schéma d'une brève description faisant état des principaux caractères diagnostiques, et s'il y a lieu, des principaux attributs écologiques et/ou stratigraphiques.
- Répondre à toutes les questions posées dans le cadre des travaux pratiques.
- Éviter les fautes d'orthographe.
- Ne pas hésiter à faire des agrandissements ("zooms") de parties renfermant de nombreux éléments diagnostiques.
- Essayer de faire une présentation propre et organisée.
- Ne pas hésiter à poser des questions lorsque quelque chose n'est pas clair (pendant ou après les cours).

TP X - Echantillon Y

• Identification de l'échantillon :

Objet fossile : Kyste de dinoflagellé du genre *Spiniferites*

Age : Quaternaire

Roche encaissante : Boue hémipélagique marine

Provenance : Mer du Labrador (Site W)

• Nature de l'objet fossile :

Membrane organique (spore/pollinique) des kystes ou hypozygotes

• Éléments morphologiques (Description sommaire) :

Sphérique à subsphérique,

Dissymétrie dorso-ventrale et apicale-antapicale

Critères diagnostiques : forme (cavate ou proximale), archéopyle, paratabulation (suture ou septes), processus...

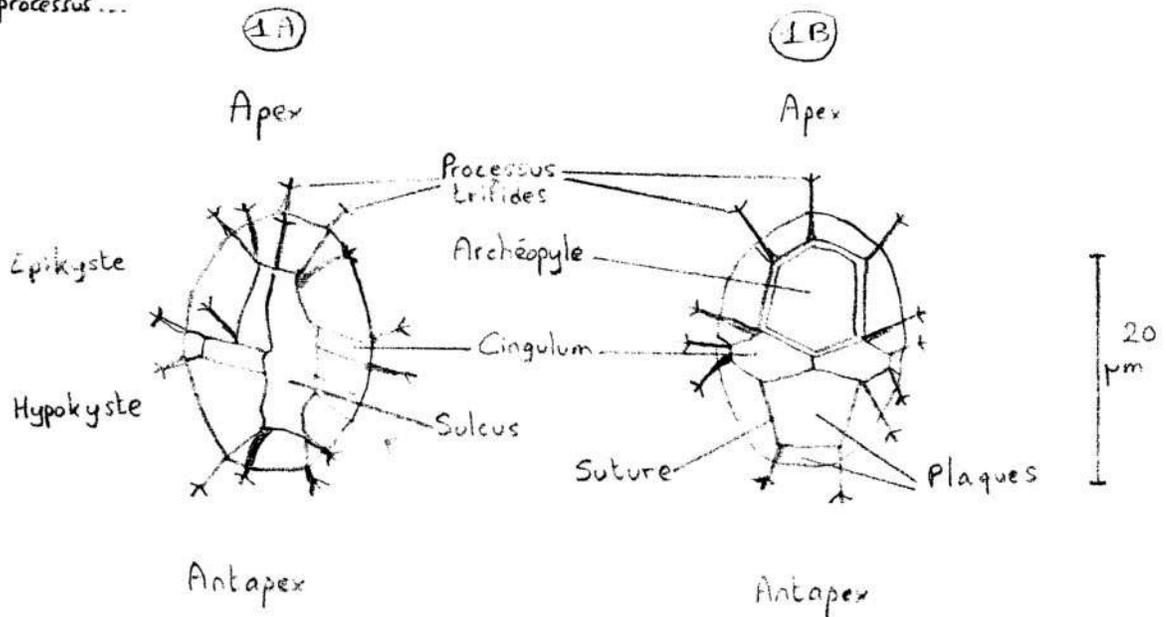


Fig 1 - Illustration schématique d'un kyste de dinoflagellé en vue ventrale (A) et dorsale (B)

Liste de références

- Allègre et Schneider (1996) La formation de la Terre, Pour la science, numéro de Juin.
- Black, Rhona M. (1988) The elements of Paleontology. Cambridge University Press. Second edition. 404 pages.
- Brasier, M.D. (1980) Microfossils. George Allen & Unwin Publishers. 193 pages.
- Caron, J.M., Gauthier, A., Schaaf, A. et Wozniak, J. (1992) Comprendre et enseigner la planète Terre, nouvelle édition, Editions Ophrys, 271 pages.
- Casanova, J. (1986) Les stromatolites continentaux: Paléoécologie, Paléohydrologie, Paléoclimatologie. Applications au rift Gregory. Thèse de doctorat. Université d'Aix-Marseille II, 2 volumes.
- Enay, Raymond (1990) Paléontologie des invertébrés. Collection géosciences. Édition Dunod. 233 pages.
- Haq, Bilal U. et Boersma, Anne (1978) Introduction to marine Micropaleontology. Elsevier, New York. 376 pages.
- La grande encyclopédie des fossiles (1991) Librairie Gründ. Quatrième tirage, Paris. 520 pages.
- Landry, B et Mercier, M. (1992) Notions de géologie, 3e édition, Editions Modulo, 565 pages.
- Lehmann, U et Hillmer, G. (1983) Fossil Invertebrates. Cambridge University Press, 350 pages.
- Lethiers, Francis (1998) Évolution de la biosphère et événements géologiques. Gordon and Breach Science Publishers. 321 pages.
- McKinney, Frank K. (1991) Exercises in invertebrate paleontology. Blackwell scientific Publications. 272 pages.
- Moore, Raymond C. (1959) Treatise on Invertebrate Paleontology. Part (0) Arthropoda 1. Geological Society of America and University of Kansas Press. 560 pages.
- Moore, Raymond M., Lalicker, Cecil G. et Fisher, Alfred G. (1952) Invertebrate fossils. McGraw-Hill Book Company, Inc. 766 pages.
- Piveteau, Jean (1953) Traité de Paléontologie, Tome III (Onychophores, arthropodes, échinodermes et stomocordés), 1063 pages.
- Reading, H.G. (1978) Sedimentary environments and Facies, 2e édition, Blackwell scientific Publications, 615 pages.
- Renault-Miskovsky, Josette et Petzold, Michel (1985) Spores et Pollen. Editions La Duraulié. 360 pages.

Bon courage



LIENS UTILES 🙌

Visiter :

1. <https://biologie-maroc.com>

- Télécharger des cours, TD, TP et examens résolus (PDF Gratuit)

2. <https://biologie-maroc.com/shop/>

- Acheter des cahiers personnalisés + Lexiques et notions.
- Trouver des cadeaux et accessoires pour biologistes et géologues.
- Trouver des bourses et des écoles privées

3. <https://biologie-maroc.com/emploi/>

- Télécharger des exemples des CV, lettres de motivation, demandes de ...
- Trouver des offres d'emploi et de stage

