LES OURSINS RÉGULIERS FOSSILES

ÉVOLUTION ET CLASSIFICATION

(Avec 35 figures dans le texte et 3 tableaux hors texte)

Par Maurice GIGNOUX.

PRÉFACE, par J. LAMBERT.

Il y a près de vingt ans, mon ami Thiéry avait commencé avec moi la publication de notre « Essai de Nomenclature des Echinides ». Nous nous proposions d'offrir une sorte de Manuel, où seraient résumées les principales connaissances alors acquises sur les Oursins. Mais, entraînés par la nécessité d'énumérer de nombreuses espèces (6.590), dont 74 nouvelles, décrites et figurées, forcés de donner une bibliographie comprenant 1.724 notes ou ouvrages, obligés surtout de rédiger les diagnoses de 696 genres, nous avons été conduits à négliger les développements relatifs à la physiologie, à l'embryologie, et même à l'anatomie des Echinides; car les vingt pages de nos Généralités ne sont guère qu'une explication indispensable des termes employés. M. Gignoux a pensé qu'il y avait là une lacune à combler et que pour rendre plus attrayante l'étude des Oursins, ou en faciliter la complète connaissance aux géologues et aux étudiants de nos Universités, il convenait aujourd'hui d'exposer avec plus de détails les caractères anatomiques de ces animaux, d'étudier les causes probables de leurs diversités et de rechercher les lois de leur évolution : c'est un tel programme qui a été réalisé ici.

Désormais le lecteur ne sera plus obligé de recourir à de grands Traités, souvent devenus rares, pour savoir ce que sont l'appareil masticateur, les organes de vestiture, ceux de locomotion, de préhension ou de respiration des Oursins. Il trouvera sur ces sujets tous les renseignements dans l'ouvrage de M. Gignoux. Il se fera ainsi de la vie des espèces actuelles ou fossiles une idée plus claire. La

comparaison des caractères le conduira à une probable conception des relations des formes avec celles qui les ont précédées ou suivies.

L'idée de ramener de multiples divisions à un type de groupe donne une vision plus claire de la nomenclature générique, et celle-ci moins élargie apparaîtra plus accessible aux débutants. Le Cidaris est l'objet principal de cette étude; l'auteur en recherche l'origine et examine d'abord des rameaux anciens plus ou moins aberrants (Paléchinides) pour revenir au type dont il étudie les principales variations; alors seulement il constate les différences de ce type et des Glyphostomes, dont tous les caractères et les diverses familles sont passés en revue. L'ouvrage de M. Gignoux constitue ainsi une œuvre beaucoup plus complète que les ouvrages similaires publiés en Angleterre. On ne peut le comparer qu'au Manuel si réussi de Zittel (1883). Mais, en ce qui concerne les Echinides, c'est un Zittel singulièrement étendu, mis au courant des dernières découvertes et enrichi des vues personnelles de l'auteur. Cet ouvrage ne peut qu'amener à l'Echinologie de plus nombreux adeptes, favoriser de nouvelles recherches, et contribuer ainsi dans une large mesure à de nouveaux progrès de notre Science.

J. LAMBERT.

SOMMAIRE

Introduction (p. 5).

I. — **Structure du squelette** (p. 8).

II. — **Description d'un type fondamental d'Oursin, le Cidaris** (p. 11).

1° Principales parties du squelette (p. 11).
2° La couronne en général (p. 12).
3° L'aire péristomienne et le squelette buccal (p. 14).
4° Le système apical (p. 18).
5° Le système ambulacraire (p. 20).
6° Les piquants et les tubercules (p. 22).
7° Le développement ontogénique du Cidaris (p. 25).
8° Mode de vie du Cidaris (p. 28).

III. — **Les Oursins primaires** (p. 30).

1° Le genre Bothriocidaris (p. 31).
2° Les Paléchinides (p. 33). — Principes de classification (p. 37). — Mélonitidés (p. 39). — Archaeocidaridés (p. 41). — Lépidocentridés (p. 44). — Lépidesthidés (p. 47). — Cystocidaridés (p. 48).

IV. — **Les Cidaridés** (p. 50).

1° Formes à caractères archaïques (p. 52).
2° Formes à caractères évolués (p. 55).
3° Cidaridés normaux (p. 57).
4° Annexe aux Cidaridés : Tiaréchinidés et Tétracidaridés (p. 59).

V. — **Les Glyphostomes** (p. 61).

1° Principales modifications survenant chez les Glyphostomes à partir de Cidaris (p. 61).

A) Péristome et appareil masticateur (p. 61).

a) Scissures péristomiennes : Holostomes et Glyphostomes (p. 61).
b) Plaques basicoronales et péristomiennes (p. 63).
c) Différenciations pérignathiques (p. 65).
d) La lanterne : Aulodontes, Stirodontes, Camarodontes (p. 66).

B) Système apical et périprocte (p. 67).

a) Système apical (p. 67).
b) L'aire périproctale (p. 69).

C) Plaques coronales (p. 71).

a) Structure des zones ambulacraires (p. 72).
b) Ornementation : tubercules et piquants (p. 81).

D) La symétrie bilatérale chez les Glyphostomes (p. 85).

a) Eléments de dissymétrie communs à tous les Oursins réguliers (p. 86).
b) Dissymétries particulières à certains groupes de Glyphostomes (p. 87).

E) Résumé : directions d'évolution des principaux caractères chez les Glyphostomes à partir des Cidaridés (p. 89).

2° Principes de classification des Glyphostomes (p. 91).

3° Etude des genres de Glyphostomes (p. 94).

Aspidodiadématidés (p. 94). — Diadématidés (p. 94). — Pseudodiadématidés (p. 95). — Hémicidaridés (p. 98). — Acrosalénidés (p. 100). — Pédinidés (p. 101). — Echinothuridés (p. 104). — Salénidés (p. 105). — Phymosomidés (p. 106). — Arbacidés (p. 108). — Stomopneustidés (p. 112). — Temnopleuridés (p. 113). — Echinidés (p. 117).

Index alphabétique des noms de familles, genres, sous-genres (p. 122).

INTRODUCTION

Cette étude était primitivement destinée à former l'un des chapitres d'une sorte de Traité de Paléontologie, dont j'avais conçu un moment le trop ambitieux dessein. Une telle œuvre n'a pu aboutir; mais, parmi les chapitres déjà rédigés, je me permets de publier celui relatif aux Oursins réguliers : il m'a semblé que ce groupe se prêtait particulièrement bien à cette manière de simplification, de géométrisation, qu'exige toute tentative de Traité général.

C'est en effet à des ignorants, ou, si l'on veut, à des débutants, que l'on s'adresse ici. Je n'ai donc pas cherché à y être absolument complet, mais seulement à préparer le lecteur à l'étude raisonnée des mémoires descriptifs originaux.

Quand on a à sa disposition des collections ou une bibliothèque, il est évidemment toujours possible de mettre un nom sur un fossile. Mais pour faire une détermination vraiment critique, il faut savoir apprécier la valeur et la signification des caractères génériques et spécifiques invoqués : c'est là surtout, me semble-t-il, ce qu'un Traité doit apprendre.

On trouvera donc ici, avant tout, une description des caractères servant à classer et à déterminer les Oursins fossiles, dans l'état de conservation où on les rencontre habituellement; je me suis ainsi efforcé de faire appel à des caractères toujours aisés à observer, même sur des fragments de tests.

En particulier, pour les Oursins secondaires et tertiaires autres que les Cidaridés, avec leurs multiples genres qui n'offrent au débutant qu'un fouillis inextricable, j'ai cru bon d'établir un tableau à double entrée (tableau II) facilitant les déterminations : les colonnes verticales de ce tableau font appel aux caractères des tubercules; les rangées horizontales correspon-

dent aux divers types de structure des zones porifères (les termes techniques employés sont expliqués p. 75 et illustrés par la fig. 28). On arrivera ainsi facilement à classer immédiatement un échantillon donné dans une case de ce tableau; pour faire ensuite le choix entre les divers genres d'une même case, on s'aidera d'abord du tableau III, où ces genres se retrouvent, mais cette fois groupés en familles, et avec indications des étages géologiques où ils sont connus, rares ou fréquents. Ce deuxième tableau permettra encore de restreindre les hésitations : il suffira alors de se reporter au texte, où sont décrits les divers genres, pour achever la détermination générique.

Dans un travail général comme celui-ci, il est évidemment impossible de descendre jusqu'aux espèces. Mais, pour les Oursins, nous avons l'heureuse fortune de posséder le « Catalogue » de MM. LAMBERT et THIÉRY [1], où l'on trouvera l'énumération complète, avec indication des figures originales, de toutes les espèces décrites jusqu'à présent. Je renvoie donc à ces auteurs pour toutes les questions de nomenclature et de synonymie, ainsi que pour la bibliographie; seuls certains travaux plus récents seront ici indiqués chemin faisant [2]. Bref le présent ouvrage ne doit être considéré que comme un résumé, ou si l'on veut une introduction, à l'usage des non-spécialistes, de l'œuvre monumentale de MM. LAMBERT et THIÉRY.

Il est superflu de dire que cette étude n'a pu être entreprise que grâce au « Catalogue » de ces deux éminents spécialistes, où sont rassemblés les fruits d'une érudition livresque et d'une expérience pratique poursuivies avec une patience inlassable pendant de longues années. Et c'est à eux que va d'abord ma reconnaissance : je suis en particulier très touché que M. LAM-

---

[1] J. LAMBERT et P. THIÉRY, Essai de nomenclature raisonnée des Echinides (*Librairie Ferrière, Chaumont*, 1909-1925).

[2] Mentionnons tout de suite le volume « *Echinoidea jurassica* », rédigé par W. DEECKE, dans le *Fossilium Catalogus* (I, *Animalia*, pars 39, Berlin, 1929).

BERT ait bien voulu préfacer ce modeste essai, et lui apporter ainsi une sorte d'approbation qui m'a encouragé à le publier.

J'ai beaucoup puisé aussi dans les travaux de JACKSON [3], où l'on trouve une si constante préoccupation de synthèse et une si subtile analyse des lois de l'évolution paléontologique et ontogénique des Oursins.

Enfin je tiens à rappeler que c'est à Strasbourg que cette étude a été rédigée, en ayant constamment sous les yeux les belles collections paléontologiques de l'Institut de Géologie de la rue Blessig. A tous ceux dont la persévérance avait ordonné ces magnifiques séries d'échantillons, et en particulier à la mémoire de BENECKE, je dois ainsi un souvenir reconnaissant.

---

[3] R. T. JACKSON, Phylogeny of the Echini, with a Revision of Palaeozoic species (*Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, vol. 7, 1912).

I. — STRUCTURE DU SQUELETTE

Comme tous les Echinodermes, les Oursins ont un squelette *dermique,* composé de plaquettes calcaires qui prennent naissance dans le derme; contrairement à ce que l'on pourrait croire, le squelette d'un Oursin n'est donc point extérieur à l'animal, comme l'est celui des Insectes ou des Crustacés : il est typiquement revêtu d'un épiderme, et même d'une foule d'organes qui sont d'ailleurs très petits et qu'on ne peut voir que sur l'animal frais, par exemple les *pédicellaires,* sortes de petites pinces microscopiques, de formes très caractéristiques et utilisées par les zoologistes pour distinguer des genres ou des espèces d'Oursins. Mais la fossilisation, et même la simple dessiccation, ne laissent rien subsister de ces parties molles extérieures au squelette [4].

A l'œil nu, on reconnaît facilement que le squelette de l'Oursin est formé par la juxtaposition de *plaquettes calcaires,* soudées les unes aux autres suivant des lignes de *sutures.* Cette soudure est plus ou moins accentuée : des plaques primitivement séparées arrivent parfois à se fusionner complètement et à devenir absolument impossibles à distinguer les unes des autres dans l'animal adulte [5] : ces phénomènes de soudure sont des indices d'évolution avancée, à la fois ontogénique et phylogénique, de même que chez les Vertébrés, par exemple, on voit, dans les formes évoluées, le nombre des os du crâne se réduire, par fusion de plusieurs os primitivement distincts.

---

[4] Nous citerons plus loin quelques très rares cas où l'on a pu observer des traces de pédicellaires chez des Oursins fossiles.

[5] H. L. Hawkins (*Proc. Zool. Soc. of London,* 1913, p. 169) a indiqué une technique de coloration qui permet, chez certains Oursins vivants, de faire ressortir davantage les sutures.

Chez l'Oursin récent, non fossilisé, si l'on casse ces plaques squelettiques, on obtient des *surfaces de cassure* grenues, non orientées; au contraire dans les Oursins fossiles, on constate que chaque plaque se comporte comme un cristal de calcite unique, et par conséquent se casse suivant des faces de clivage planes, à orientation bien déterminée et à aspect miroitant : c'est ce que l'on exprime en disant que le test des Oursins fossiles est « spathique » : dans un piquant, l'axe optique du cristal est dirigé parallèlement à l'allongement du piquant ; dans une plaquette, cet axe est perpendiculaire à l'aplatissement de la plaquette.

L'*étude microscopique* des tests d'Oursins vivants et fossiles va nous expliquer cette structure.

Si on suit au microscope le développement des éléments squelettiques d'un Oursin vivant, on constate que chaque élément, plaque ou piquant, dérive d'une petite sécrétion calcaire (intracellulaire ou extracellulaire, suivant les auteurs) en forme de tétraèdre; puis les pointes de ce tétraèdre s'allongent de façon à le transformer en un *spicule* à 4 pointes, analogue au spicule tétractine des Eponges siliceuses; enfin les extrémités de ce spicule se ramifient (ou bien des spicules voisins se soudent par leurs pointes), de sorte qu'on a finalement un réseau spiculaire analogue au treillis de desmes des Eponges lithistides. D'ailleurs, en même temps qu'ils se ramifient, ces spicules s'épaississent beaucoup; les intervalles restés vides, ou plutôt remplis par de la matière vivante, se réduisent; on obtient ainsi une sorte de tissu réticulé ou spongieux. Une coupe microscopique à travers une pièce squelettique d'Oursin vivant montrera donc un tissu réticulé, dit « *réseau hexagonal* », les intervalles des mailles étant remplis par de la matière organique.

Lors de la fossilisation, la matière organique est remplacée le plus souvent par de la calcite, qui s'oriente parallèlement à celle de la trame primitive, de sorte que tout l'élément squelettique devient un même individu cristallin. Mais en général la structure primitive du réseau reste discernable, à cause des

différences de couleur, des impuretés, etc., introduites lors du remplissage : de sorte que le cristal, d'apparence homogène, montre au microscope la même structure réticulée que dans l'animal non fossilisé; ce réseau est extrêmement caractéristique et permet de reconnaître avec certitude au microscope le moindre débris d'Echinoderme.

D'ailleurs la *structure du réseau* ne reste pas aussi simple et aussi régulière que nous l'avons supposé. Comme chez les Spongiaires, elle varie suivant la nature et la forme générale de la pièce squelettique : les mailles peuvent devenir plus grandes ou plus petites, s'allonger dans une direction déterminée, se disposer en files radiales, longitudinales, ou en cercles concentriques, laisser entre elles des lacunes plus ou moins vastes. CAYEUX [6] a montré comment on pouvait utiliser ces variations pour distinguer les divers groupes d'Echinodermes. HESSE [7] a étudié spécialement à ce point de vue la structure des piquants d'Oursins : il a montré que cette structure restait très constante et très caractéristique dans un même genre, parfois dans une même espèce, et qu'on pouvait l'utiliser dans les diagnoses. Sur cette question, qui ressort plus spécialement du domaine de la Paléontologie micrographique, nous renvoyons aux travaux de ces deux auteurs.

---

[6] L. CAYEUX, Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires (*Mém. Carte géol. France*, 1916).

[7] HESSE, Die Mikrostruktur der fossilen Echinoideenstacheln und deren systematische Bedeutung (*Neues Jahrb. f. Min.*, XIII, 1900).

II. — DESCRIPTION D'UN TYPE FONDAMENTAL D'OURSIN : LE CIDARIS

1° Principales parties du squelette.

A l'état frais, le corps du Cidaris est entièrement recouvert par des piquants (ou radioles) très serrés, que nous étudierons ultérieurement. Ce revêtement extérieur s'enlève très facilement par simple brossage, car les piquants ne sont reliés au reste du test que par des ligaments conjonctifs ou musculaires.

On voit alors que le squelette a la forme d'une *sphère* légèrement aplatie suivant une direction que nous appellerons l'axe de l'Oursin. Aux deux pôles déterminés par cet axe se trouvent deux ouvertures : l'une, reconnaissable à 5 petites dents pointues plus ou moins saillantes, est la *bouche;* l'autre est l'*anus,* pratiquement imperceptible. Les régions qui entourent la bouche et l'anus sont formées de petites plaquettes, non soudées entre elles, mais simplement imbriquées, ou même écartées les unes des autres et réunies seulement par une membrane conjonctive. Ces régions, que nous appellerons aire *péristomienne* et aire *périproctale* (ou simplement péristome et périprocte), sont donc flexibles dans l'Oursin vivant. Les plaquettes qui les constituent se dissocient facilement après la mort, de sorte que, sur les échantillons fossiles, l'aire péristomienne et l'aire périproctale sont le plus souvent remplacées par deux orifices, le premier étant toujours beaucoup plus grand que le second.

Le périprocte est bordé par 2 cercles concentriques de 5 plaques chacun : ce sont les plaques *apicales,* dont l'assemblage rigide constitue le système apical; l'ensemble des plaques qui s'étendent entre le système apical et le péristome prend le nom de « *couronne* ». Réunie au système apical, la couronne cons-

titue ainsi une sphère absolument rigide; la rangée de plaques coronales qui borde le péristome s'appelle « plaques basicoronales »; l'équateur se nomme l' « *ambitus* ».

La présence des plaques apicales, toujours spécialement différenciées, permet de distinguer, même dans les fossiles, le péristome et le périprocte, qui correspondent respectivement au pôle oral et au pôle apical. L'Oursin possède une symétrie radiaire du type 5 par rapport à l'axe joignant les deux pôles; dans l'animal vivant, le pôle oral est en bas et le pôle apical en haut : c'est l'orientation que nous adopterons pour les descriptions.

Etudions maintenant successivement les diverses parties du test.

2° La couronne en général.

On y distingue 5 zones radiales méridiennes, dans lesquelles le test apparaît perforé par de petits orifices ou « *pores ambulacraires* » associés par paires : ce sont les zones ou aires ambulacraires, ou plus brièvement, les *ambulacres.*

On voit aussi que la couronne tout entière est formée de plaques jointives, très régulièrement arrangées, suivant des files méridiennes et des files horizontales. A l'exemple de JACKSON, nous appellerons « *colonne* » une file méridienne de plaques et « *rangée* » une file horizontale (suivant un parallèle).

Chacune des aires ambulacraires se compose de deux colonnes contiguës de plaques dites *ambulacraires,* portant une paire de pores. Ces 5 zones ambulacraires sont séparées par 5 zones *interambulacraires* [8], dont chacune est également formée de 2 colonnes de plaques IA, reconnaissables à ce qu'elles ne sont pas perforées.

Les plaques IA ne sont d'ailleurs pas très nombreuses (de 6

---

[8] Pour abréger l'écriture, nous poserons : A = ambulacraire, IA = interambulacraire.

à 9 par colonne dans Cidaris), de sorte que l'une d'elles correspond à 8 ou 10 plaques A.

Toutes ces plaques, tant apicales que coronales, sont réunies

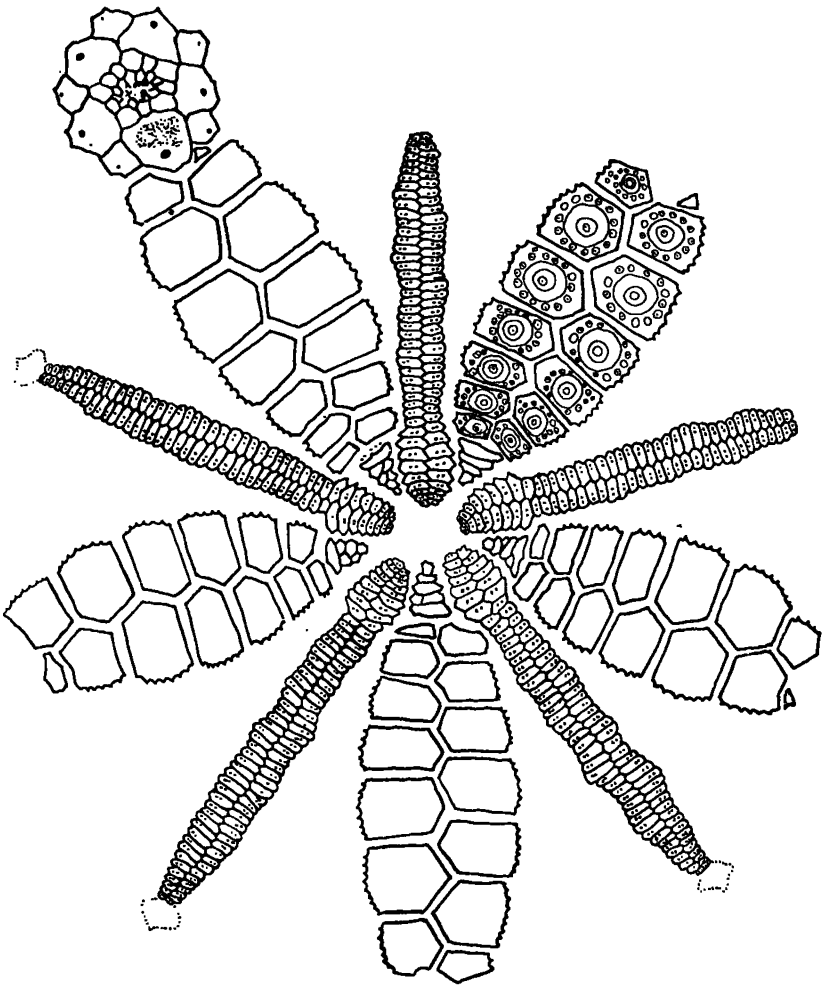

Fig. 1. — Ensemble des plaques squelettiques d'un *Cidaris* vivant (d'après Loven).

Les 10 aires A et IA sont supposées écartées les unes des autres et rabattues sur le plan péristomien par des rotations dans leurs plans méridiens. L'Oursin est ainsi vu par sa face orale. De plus, dans chaque aire IA, les plaques IA coronales ont été légèrement écartées les unes des autres; au contraire, les plaques IA de l'aire péristomienne ont été laissées jointives, comme toutes les plaques A.

A l'extrémité de l'aire IA qui aboutit à la plaque madréporique, on a figuré les plaques apicales entourant l'aire périproctale munie de ses plaquettes.

L'ornementation (tubercules) n'a été figurée que sur une seule des aires IA.

entre elles par des *sutures,* dont la disposition en zigzag assure la rigidité de l'ensemble. Dans les Cidaris, les tranches latérales des plaques, par où elles se soudent, sont rigoureusement perpendiculaires à leurs surfaces interne et externe, de manière qu'elles se soutiennent mutuellement comme des moellons dans une clef de voûte, et qu'il ne peut y avoir glissement des plaques les unes sur les autres.

3° L'aire péristomienne et le squelette buccal.

L'aire péristomienne est formée, comme nous l'avons vu, par une membrane flexible, incrustée de plaquettes calcaires : cette disposition permet la mobilité de l'appareil masticateur, que nous décrirons plus loin.

Mais, chez les Cidaris, ces *plaquettes péristomiennes* ont un arrangement très régulier, qui correspond à celui des plaques de la couronne : à chaque double colonne de plaques A (ou zone A), fait suite une double colonne de plaquettes péristomiennes portant chacune une paire de pores; et à chaque double colonne de plaques IA (ou zone IA) fait suite une colonne presque toujours unique de plaquettes péristomiennes non perforées.

Ainsi, cette disposition régulière, d'ailleurs propre aux Cidaridés, semble montrer que l'aire péristomienne de l'Oursin peut être envisagée comme une portion de la couronne où les plaques, au lieu de se souder, sont restées indépendantes et mobiles : cette mobilité est réalisée par le fait que les plaquettes péristomiennes ne s'affrontent point par leurs bords, comme les plaques coronales, mais au contraire sont imbriquées comme les tuiles d'un toit, chaque plaquette recouvrant partiellement celle qui lui fait suite du côté de la bouche.

Au centre de la membrane péristomienne apparaît la *bouche,* qui a la forme d'un pentagone dont les sommets correspondent aux aires A : chaque sommet est un peu excavé pour laisser passage à une dent.

Le *squelette buccal* proprement dit comprend deux parties, l'une fixe, l'autre mobile :

A) La lanterne d'Aristote. — C'est une partie *mobile,* rattachée au reste du test seulement par des muscles : elle se compose de 5 « *dents* » longues et aiguës, et de pièces calcaires destinées à en guider les mouvements. Car ces 5 dents peuvent se rapprocher ou s'écarter les unes des autres, comme une sorte de pince à 5 branches; et en même temps l'ensemble des dents peut rentrer dans la cavité de l'Oursin ou au contraire être projeté au dehors pour saisir une proie. Notons que chez Cidaris, ces dents sont *cannelées* en section transversale (voir fig. 3), ce qui est un caractère primitif, et non *carénées,* comme celles d'Oursins plus évolués que nous étudierons dans la suite (fig. 24).

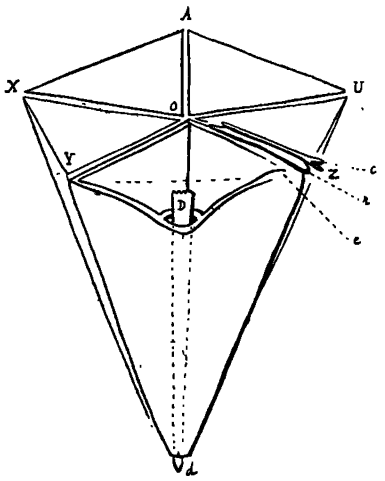

Fig. 2. — Schéma de la lanterne d'Aristote chez les Echinides, montrant les rapports géométriques des diverses pièces.

AOX, XOY, YOZ, ZOU, UOA = faces basilaires des 5 pyramides.

YO*d*, ZO*d* = faces latérales de la pyramide YOZ*d*.

YZD = fenêtre externe de cette pyramide.

D = racine de la dent; — *d* = pointe de la dent (D est dans le plan YZ*d*).

c = compas; — *r* = bras; — *e* = épiphyse.

Cet appareil masticateur, nommé « *lanterne d'Aristote* », est ainsi très compliqué : bien qu'il ne soit que rarement conservé dans les Oursins fossiles, sa structure est néanmoins intéressante à connaître, car elle fournit de précieux caractères de classification et de filiation.

Il a la forme d'une pyramide renversée à base pentagonale, dont le sommet est formé par les extrémités libres des 5 dents

(voir fig. 2). Il se compose de 5 pièces principales, appelées « *pyramides* » et réunies seulement par des « muscles interpyramidaux ». Chaque pyramide a son sommet à l'extrémité d'une dent à laquelle elle sert de soutien et de guide : sa base est triangulaire; seules deux de ses faces sont complètes, formées par une paroi squelettique continue : ce sont les faces latérales qui viennent en contact avec les pyramides voisines, par l'intermédiaire des courts muscles interpyramidaux. La face externe est très largement échancrée vers le haut : elle supporte, dans une rainure, la dent, dont la racine libre fait saillie au sommet de l'échancrure, appelée « *fenêtre externe* » (*foramen magnum* de certains auteurs). La face basilaire de la pyramide est presque entièrement vide : c'est la « *fenêtre basilaire* » [9].

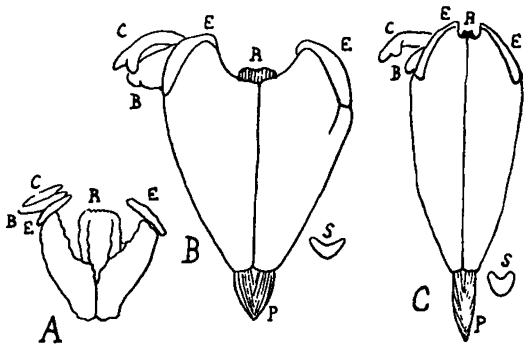

Fig. 3. — Une pyramide de la lanterne vue par la face externe.
A) *Cidaris canaliculata*, jeune : fenêtre externe assez profonde, lanterne basse et trapue.
B) *Archaeocidaris rossica* (Carbonifère) : fenêtre externe assez profonde, lanterne relativement trapue.
C) *Cidaris tribuloïdes*, adulte : fenêtre externe peu profonde, lanterne élancée.
C = compas; — B = bras; — E = épiphyse; — R = racine de la dent; — P = pointe de la dent; — S = section de la dent cannelée.
(D'après Jackson).

Au-dessus des 5 lignes suivant lesquelles les faces basilaires

---

[9] La fenêtre externe et la fenêtre basilaire ne sont pas séparées chez les Cidaris : leur distinction ne s'imposera que chez d'autres Oursins (voir plus loin, fig. 24).

des 5 pyramides arrivent au contact, se trouvent placées 5 pièces calcaires en forme de bâtonnets : chacune est logée dans une petite dépression correspondant à la jonction de deux pyramides contiguës, et joue ainsi un peu le rôle d'une charnière autour de laquelle, grâce aux muscles interpyramidaux, ces deux pyramides peuvent s'articuler de manière à ce que leurs sommets (c'est-à-dire la pointe des dents) puissent se rapprocher ou s'écarter légèrement : aussi a-t-on donné à ces pièces en bâtonnets le nom de « *rotules* » (ou « *faux* » ou « *bras* »).

Enfin, au-dessus de chaque rotule, on trouve encore une pièce calcaire en forme de bâtonnet filiforme, terminé du côté externe par une extrémité bifurquée : ce sont les « *compas* » ou « *pièces en Y* » : leur rôle est assez obscur.

Ajoutons que, de chaque côté de la rotule, les pyramides portent, du côté externe, de petites saillies ou « *épiphyses* », servant d'insertion aux muscles qui font mouvoir l'ensemble de la lanterne. Dans Cidaris, ces épiphyses sont peu saillantes, mais nous verrons que dans la plupart des Oursins récents, les 2 épiphyses d'une même pyramide se développent beaucoup et se soudent en un arc continu qui sépare la fenêtre externe de la fenêtre basilaire.

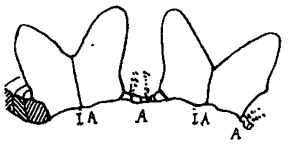

Fig. 4. — Face interne de la ceinture pérignathique dans un *Cidaris*, montrant les apophyses portées par les plaques IA basicoronales.
(D'après Jackson).

B) Les apophyses myophores. — Pour servir à l'insertion des muscles qui font mouvoir la lanterne, il se différencie, sur le bord interne des plaques basicoronales, des apophyses myophores dirigées vers l'intérieur de l'Oursin. Etant solidaires de la couronne, ces apophyses sont généralement conservées dans les fossiles; bien qu'empâtées dans la gangue qui emplit l'intérieur de l'Oursin, il est souvent possible de les dégager au moins partiellement, et elles peuvent ainsi fournir au paléontologiste des caractères de classification.

Dans les Cidaris, ces apophyses sont très simples : elles apparaissent comme de simples expansions des 10 plaques IA de la rangée basicoronale et se réduisent à 10 lames aplaties et dressées verticalement (voir fig. 4).

4° Le système apical.

Les 5 zones A et les 5 zones IA se terminent, au voisinage du périprocte, chacune par une seule plaque, dite « *plaque apicale* » : l'ensemble de ces 10 plaques, solidement reliées entre elles et à la couronne, forme le « *système apical* ».

Les 5 plaques apicales qui correspondent aux zones IA sont appelées « *plaques génitales* » (ou basales) : car elles portent chacune un « *pore génital* », facilement visible à l'œil nu, et par où vient déboucher un conduit génital permettant la sortie des œufs ou des spermatozoïdes : il y a en effet 5 glandes génitales allongées en direction méridienne et situées respectivement sous les 5 aires IA.

L'une des plaques génitales, spécialement différenciée, porte le nom de « *plaque madréporique* » ou « *madréporite* ». On y voit en effet, soit sur toute sa surface, soit sur une portion seulement, une grande quantité de petites perforations, correspondant à autant de fins canalicules qui s'enfoncent dans l'épaisseur de la plaque, s'y réunissent les uns aux autres et viennent déboucher sur sa face interne dans un orifice unique, par lequel l'eau de mer peut ainsi pénétrer dans le « système aquifère », que nous étudierons plus loin. Dans les Cidaris, les pores du madréporite ne sont visibles qu'à la loupe, et le madréporite ne se distingue pas extérieurement des autres plaques génitales; mais fréquemment les pores lui donnent un aspect granuleux qui permet de le reconnaître même à l'œil nu dans les fossiles; sa taille est aussi un peu plus grande. Le madréporite introduit ainsi dans le squelette de l'Oursin, qui possède par ailleurs une symétrie pentaradiée, un premier élément de dissymétrie, dont nous verrons plus tard la signification.

Les 5 plaques apicales qui correspondent aux zones A sont dites « *plaques ocellaires* » (ou radiales) : elles ne portent chacune qu'un seul pore très petit, généralement invisible sur les fossiles, et appelé « pore ocellaire », car on croyait autrefois qu'il contenait un organe visuel. En réalité il en sort seulement (dans le Cidaris, d'après PROUHO) un filet nerveux qui vient s'épanouir dans les tissus superficiels, extrasquelettiques, de l'Oursin.

Dans la plupart des Cidaris, l'arrangement relatif des plaques ocellaires et génitales est représenté par la fig. 5, A. Comme on le voit, seules les génitales bordent directement l'aire périproctale, les ocellaires restant extérieures à cette bordure; il en résulte que les 10 plaques apicales forment 2 rangées concentriques bien distinctes : on dit que l'apex est « *dicyclique* ». Cette disposition, qui est réalisée chez un assez grand nombre d'Oursins réguliers (mais pas chez tous, comme nous le verrons), paraît bien primitive : c'est elle qu'on observe dans les Cidaris jeunes, et aussi dans tous les Cidaris jurassiques adultes (où l'appareil apical n'est d'ailleurs que rarement conservé); dans les Cidaris plus récents adultes, on voit que, chez certaines espèces, les ocellaires s'insèrent entre les génitales, de façon à venir participer à la bordure du périprocte : on a alors la disposition « *monocyclique* », que l'on doit dès lors considérer comme secondaire (fig. 5, B).

D'ailleurs la croissance en épaisseur des plaques apicales doit s'effectuer de dedans en dehors, car certaines espèces, monocycliques sur la face externe, sont restées dicycliques sur la face interne; cette constatation s'accorde également avec le fait qu'il n'y a sur la face interne du madréporite qu'un seul pore, comme dans le jeune Oursin (voir plus loin, p. 26).

Ajoutons enfin que c'est sur le bord externe des plaques ocellaires qu'apparaissent les nouvelles plaques coronales dans le jeune Oursin : elles s'insinuent entre les plaques ocellaires et les premières plaques A ou IA, qu'elles repoussent vers l'extérieur pour prendre place, soit dans une colonne A, soit dans

une colonne IA. L'accroissement de l'Oursin résulte donc, d'une part de l'apparition de nouvelles plaques coronales, d'autre part de la croissance, par intussusception, des plaques déjà existantes.

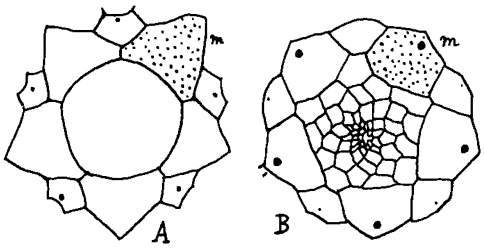

Fig. 5. — Appareils apicaux de Cidaridés.

A) Type dicyclique dans un *Diplocidaris* toarcien.

B) Type monocyclique dans un *Cidaris* vivant.

m = plaque madréporique.

L'aire périproctale. — Le périprocte, chez les Cidaris bien conservés (voir fig. 1), est garni par un pavage assez régulier de *plaquettes* disposées en rangées concentriques, et de taille décroissante à mesure qu'on se rapproche de l'anus, qui est exactement central : les plus externes de ces plaquettes débordent légèrement les plus internes, et cette imbrication, d'ailleurs plus marquée chez les autres Oursins réguliers que chez les Cidaris, laisse à la membrane périproctale une certaine flexibilité.

Au reste, ces plaquettes périproctales ne sont presque jamais conservées dans les Oursins fossiles.

5° Le système ambulacraire.

Tous les Echinodermes possèdent un ensemble de canaux et cavités remplis d'eau de mer, distincts du système circulatoire, et formant le « *système aquifère* ». Nous avons déjà vu que l'eau y pénétrait en traversant la plaque madréporique.

A la face interne de cette plaque vient s'adapter un canal rectiligne qui, suivant à peu près l'axe de l'Oursin, aboutit à un anneau entourant le tube digestif au voisinage de la bouche : c'est l' « anneau oral ». De cet anneau partent 5 canaux qui prennent une direction méridienne, et, passant sous les 5 ran-

gées de plaques A, viennent se terminer en cul-de-sac dans les pores ocellaires (dans Cidaris, d'après PROUHO) : on les appelle les « canaux radiaires » (fig. 6).

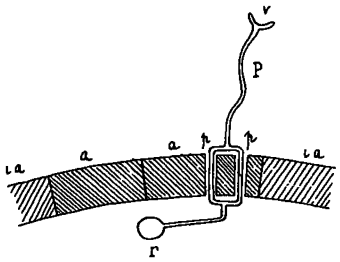

Fig. 6. — Schéma d'une coupe transversale à travers une zone ambulacraire d'Oursin.

a = plaque ambul. ; — *ia* = plaque inter ambul. ; — *r* = canal radiaire ; — *p* = pore ambul. ; — P = pied ambul. ; — *v* = ven touse du pied ambul.

Sous chaque plaque A, le canal radiaire émet un prolongement appelé « ambulacre », ou mieux « *pied ambulacraire* », qui traverse la plaque et fait saillie à l'extérieur; le canal radiaire suit à peu près le milieu de la double colonne de plaques A; et comme les plaques d'une colonne alternent avec celles de l'autre, on voit que les ambulacres vont se détacher alternativement à droite et à gauche du canal radiaire.

Dans l'Oursin très jeune, le pied A est simple, et il n'y a, dans chaque plaque A, qu'un seul pore. Mais de très bonne heure, le pied A se dédouble pour la traversée de la plaque, qui porte dès lors 2 pores géminés. Il est probable que cette disposition facilite la circulation de l'eau dans le pied A : les cils vibratiles qui garnissent la paroi interne de ces petits tubes déterminent en effet des courants qui vont en sens opposé à travers chaque pore : ainsi l'eau contenue à l'intérieur du système aquifère peut venir s'oxygéner en passant dans le pied A, puis rentre à l'intérieur de l'Oursin. Les pieds A jouent donc probablement un rôle respiratoire : en effet lorsque seuls certains d'entre eux restent adaptés à la respiration, c'est seulement chez eux que persiste le double pore, les autres n'ayant qu'un pore unique [10].

---

[10] C'est très net chez beaucoup d'Oursins irréguliers, par ex. les Scutellidés.

Dans les Cidaris adultes, à chaque pied A correspond ainsi une *paire de pores*. Les pieds A de la face orale doivent servir, outre à la respiration, à la fixation et à la locomotion de l'Oursin, car ils sont terminés par une ventouse; ils se continuent sur les plaquettes A de l'aire péristomienne, où ils forment 10 colonnes d'une dizaine chacune [11]. Au contraire, les pieds A de la face apicale (chez les Cidaridés et dans d'autres familles d'Oursins réguliers : Diadématidés, Echinothuridés, Arbacidés) n'ont pas de ventouse et doivent être principalement respiratoires.

Il n'y a naturellement pas de pieds A sur l'aire périproctale, puisque les canaux radiaires se terminent au niveau des pores ocellaires.

6° Les piquants et les tubercules.

Après la mort de l'animal, les *piquants*, qui ne sont reliés au test que par des éléments conjonctifs ou musculaires, tombent et se dispersent : de sorte que dans les fossiles, ils sont le plus souvent séparés de la couronne.

La forme des piquants est souvent très caractéristique de chaque espèce. On peut donc fonder des espèces sur des piquants isolés : malheureusement il n'est pas toujours possible de savoir à quel test appartenaient ces piquants; et, ce qui est encore plus grave, c'est que la forme des piquants, quand ils sont très différenciés, varie dans un même animal suivant la région où ils étaient insérés. De sorte que dans beaucoup de cas, des formes différentes de piquants, sur lesquelles on avait cru pouvoir fonder autant d'espèces distinctes, appartiennent en réalité toutes au même animal.

---

[11] Dans d'autres Oursins réguliers (par ex. *Echinus*), les pieds A de la région péristomienne sont plus différenciés; il n'y en a que 10, 2 par aire A, et ils restent extrêmement courts : on les nomme « ambulacres buccaux ».

Dans les Cidaris, les piquants sont remarquables par leur forte taille, leur grosseur et leur grande variabilité : aussi est-ce surtout chez les Cidaris que les auteurs ont eu l'occasion de s'en servir pour caractériser des espèces : nous y reviendrons plus loin.

Les régions des plaques coronales où s'insèrent les piquants sont fortement différenciées : ce sont les *tubercules*; leur grosseur correspond à peu près à celle du piquant qu'ils supportent, et leur étude est très importante pour la détermination des genres et des espèces.

Ainsi, dans les Cidaris (fig. 7), on voit que chaque plaque IA

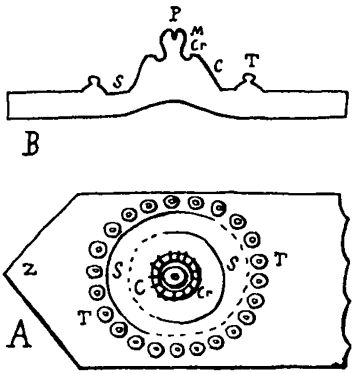

Fig. 7. — Schéma de l'ornementation d'une plaque IA de *Cidaris*.

A) vue de face; — B) coupe transversale.

M = mamelon; — P = sa perforation; — Cr = crénelures; — C = cône du tubercule; — S = scrobicule; — T = tubercules scrobiculaires; — Z = zone milliaire.

Ici le tubercule est « perforé » et « crénelé » (entaillé par des crénelures au sommet du cône). Quand la perforation et les crénelures manquent, le tubercule est dit « imperforé » et « lisse ».

porte en son milieu un gros tubercule, correspondant à un gros piquant : ce sont les tubercules « *primaires* ». Chacun d'eux est entouré d'un cercle de tubercules beaucoup plus petits, appelés « *secondaires* » ou mieux « *granules* », et portant de petits piquants aplatis en forme de feuille de sapin : à l'état vivant, ces piquants secondaires sont rabattus contre la base du gros piquant central, de manière à en protéger la région articulaire, munie de muscles moteurs.

Les plaques A portent de même des granules munis de petits piquants aplatis, qui sont situés entre les deux lignes de doubles pores A : ces piquants se rabattent par-dessus les pores, de

manière à protéger les pieds A, quand ceux-ci sont contractés, à l'état de repos.

Les gros tubercules sont toujours plus ou moins différenciés : ils se terminent par une tête articulaire sphérique, ou « *mamelon* », parfois *perforé* d'une petite cavité aveugle; le mamelon est rattaché par une région plus ou moins étranglée appelée « *col* », à la base du tubercule, dite « *cône* ». Autour du cône s'étend sur le test une zone annulaire ordinairement déprimée, qui est le « *scrobicule* ». Et c'est autour du scrobicule que se trouve le cercle des petits granules signalés plus haut, et que l'on appelle parfois le « *cercle scrobiculaire* ». Toutes ces régions du tubercule servent de surfaces d'insertion pour les fibres musculaires : les muscles qui ont pour rôle de maintenir le piquant en place s'insèrent sur le mamelon et sur le col : les muscles moteurs du piquant s'insèrent sur le cône et sur le scrobicule : la dimension du scrobicule suivant un rayon déterminé donne donc une idée de la mobilité du piquant dans le plan qui passe par ce rayon : de fait, les scrobicules sont parfois elliptiques. Quand deux scrobicules voisins viennent en contact, et que leurs cercles scrobiculaires s'interrompent dans la partie commune, de manière à effacer là la limite entre les deux scrobicules, on dit que ces derniers sont « *confluents* » (voir fig. 17).

Les *granules* sont en général moins différenciés; les plus gros, et en particulier ceux des cercles scrobiculaires, peuvent être mamelonnés; ce sont eux qu'on appelle parfois tubercules secondaires[12]; les plus petits ou « granules *miliaires* », se réduisent à une simple verrue, sans mamelon distinct. La zone qui, dans le méridien médian de l'aire IA, reste libre entre les scrobicules, est souvent couverte de très petits granules miliaires : on l'appelle la « *zone miliaire* ».

---

[12] BATHER (Bakony, p. 64) a proposé une nomenclature un peu différente.

7° Le développement ontogénique du Cidaris.

L'étude du développement des Cidaris est très intéressante, car on y trouve des traits de structure réalisés à l'état adulte dans certains Oursins primaires, et ce parallélisme entre l'ontogénie et la phylogénie permet de mieux comprendre l'évolution du groupe entier des Oursins.

Les Cidaris passent, comme tous les autres Echinodermes, par une forme larvaire spécialement adaptée à la vie pélagique, dite forme « *Pluteus* », dont l'organisation n'a aucun rapport avec celle de l'Oursin. Il est donc inutile de la décrire ici, mais il est intéressant de remarquer que ce premier stade de vie pélagique semble avoir une assez longue durée (un ou plusieurs mois) : c'est ce qui explique la vaste répartition géographique de beaucoup d'Oursins, qui, adultes, deviennent absolument incapables de franchir de longues distances.

Dans le jeune Oursin, qui bourgeonne, en quelque sorte, sur le *Pluteus,* les premières pièces squelettiques qui apparaissent sont les *plaques apicales.* Dans ces stades très jeunes (stade *Protechinus* de JACKSON) le squelette peut être schématisé,

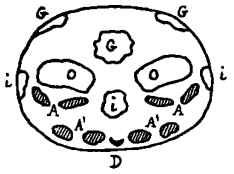

Fig. 8. — Schéma du stade *Protechinus,* vu de côté en perspective.

G = Génitales ; — O = Ocellaires ; — *i* = plaques IA primordiales ; — A = plaques A de la 2e rangée ; — A′ = plaques A primordiales ; — D = dent.

d'après JACKSON, par la fig. 8. La disposition du système apical est nettement dicyclique; les plaques A n'ont encore qu'un seul pore chacune; les premières plaques IA sont au nombre de 5 en tout, une seule par aire IA; à l'état adulte, le *Bothriocidaris,* le plus ancien des Oursins primaires, est le seul à avoir ainsi une seule colonne de plaques par interambulacre.

Puis les plaques de la couronne prennent naissance sur le

bord inférieur des ocellaires, en repoussant du côté du péristome les plaques antérieurement formées : cela est vrai, non seulement pour les A, mais aussi pour les IA : de sorte que chaque ocellaire peut être considérée comme le centre de formation d'un ambulacre, bordé de chaque côté par un demi-interambulacre.

On arrive ainsi à des stades où toutes les plaques sont jointives, et où le squelette est définitivement compact; le périprocte est très petit, rempli par une seule plaque (peut-être plusieurs) [13]; le madréporite n'a encore qu'un seul pore madréporique (les pores ocellaires et génitaux ne semblent pas encore exister ?); les plaques A sont hexagonales, presque aussi hautes que les IA, et par conséquent peu nombreuses : chacune d'elles porte deux pores qui sont superposés verticalement : ce double caractère, de la forme des plaques A et de la disposition des pores, est réalisé à l'état adulte dans le *Bothriocidaris* et dans quelques types primitifs d'Oursins primaires; d'ailleurs on le retrouve encore dans les Cidaris adultes pour les plaques les plus jeunes, au voisinage des ocellaires (voir fig. 9 et 11). A ce

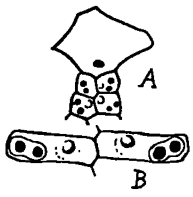

Fig. 9. — Aire ambulacraire de *Cidaris canaliculata* presque adulte (diamètre 23 mm.).

A) Sommet de l'aire contre l'ocellaire; les premières plaques A sont très hautes et ont leurs pores superposés verticalement (caractères archaïques).

B) Milieu de l'aire; les pores sont juxtaposés horizontalement et les plaques sont très basses.

(D'après Jackson).

même stade, le bord péristomien de la couronne est reconnaissable à la rangée des plaques IA *primordiales*, au nombre de 5 seulement, une par aire. L'aire péristomienne est presque totalement remplie par les 10 plaques A primordiales, qui ont ainsi glissé vers la bouche (voir fig. 10, A).

Les modifications qui nous conduisent de là à l'adulte sont

---

[13] Voir la fig. 25, A, qui représente la région apicale à ce stade chez un Glyphostome.

aisées à concevoir : la croissance se fait d'abord par augmentation des dimensions de chaque plaque : le tissu compact superficiel de chacune d'elle se résorbe partiellement et redevient réticulé vers l'intérieur, à mesure que de nouvelles couches se déposent à l'extérieur (phénomène comparé par JACKSON à celui de la croissance des os); de plus, le nombre des plaques coronales augmente par apparition de nouvelles plaques sur le bord inférieur des oculaires. Le nombre des plaques du périprocte

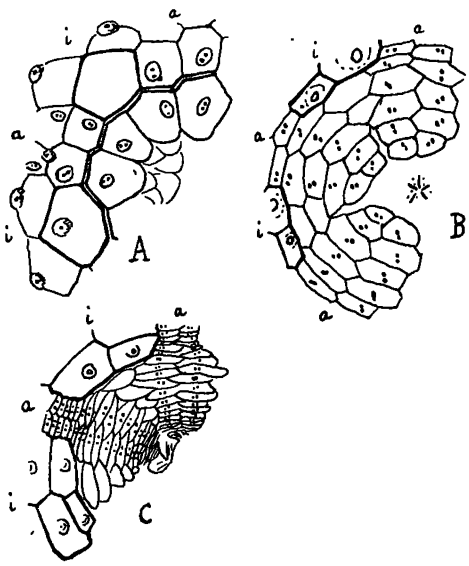

Fig. 10. — Modification ontogénique de l'aire péristomienne dans des *Cidaris* vivants.

A) *Cidaris canaliculata* très jeune (1 mm. 45 de diamètre); la plaque IA primordiale est restée dans la rangée basicoronale; seules les 10 plaques A primordiales ont glissé dans l'aire péristomienne.

B) *Cidaris tribuloïdes* jeune (diamètre 5 mm.); plusieurs rangées d'A ont glissé dans le péristome; elles sont séparées par des plaques non A; la rangée basicoronale comporte 2 IA.

C) *Cidaris tribuloïdes* adulte (diamètre 45 mm.); le nombre des rangées d'A dans le péristome a beaucoup augmenté.
(D'après Jackson).

augmente également. Le péristome s'agrandit en englobant la base de la couronne : dans l'adulte en effet, la bordure péristomienne de la couronne est formée de 10 IA aussi bien que de

10 A, de sorte que les 5 IA primordiales ont dû nécessairement glisser dans l'aire péristomienne : il est d'ailleurs difficile de dire si toutes les plaquettes péristomiennes de l'adulte ont d'abord fait partie primitivement de la couronne, ou bien si elles sont apparues sur place.

Le développement de l'appareil masticateur, qui apparaît de fort bonne heure avec toutes ses parties, n'a rien de bien particulier : nous noterons seulement que dans le jeune (voir fig. 3) la lanterne est plus trapue et a des faces latérales moins rapprochées de la verticale que dans l'adulte; en outre la fenêtre externe est plus profondément entaillée; enfin la bordure du péristome ne porte pas chez le jeune les apophyses myophores de l'adulte : les muscles moteurs de la lanterne s'insèrent sur le bord de la couronne sans que celui-ci présente de différenciations spéciales. Nous retrouverons tous ces caractères chez les Oursins primaires.

Enfin il est à remarquer que les tubercules perforés et différenciés de l'adulte apparaissent d'abord comme de simples mamelons imperforés, sans scrobicule différencié.

8° Mode de vie du Cidaris.

Le *Cidaris papillata,* espèce la plus fréquente sur nos côtes et la mieux étudiée, se rencontre à partir de 60 m. de profondeur, mais vit surtout aux environs de 100 m.; on la trouve sur les fonds coralliens ou sur les sables coquilliers grossiers.

La *locomotion* s'effectue uniquement à l'aide des radioles, qui permettent à l'animal de gravir les inégalités des fonds rocheux ou durs sur lesquels il vit : les pieds A n'interviennent pour la locomotion que dans les jeunes, où leur puissance de fixation peut contrebalancer le poids du corps. Les radioles des 3 premiers cercles de plaques A à partir de la bouche sont aplatis et servent à maintenir les proies.

L'animal est en effet *carnivore :* il se nourrit exclusivement

d'animaux, très probablement surtout d'animaux immobiles, Eponges ou Coelentérés.

Comme on le voit, le Cidaris est *incapable d'adhérer au fond* avec une grande force, en raison de la faiblesse de ses pieds A qui sont courts, souvent moins longs que les radioles, et relativement peu nombreux. Donc il ne peut vivre dans les régions tout à fait littorales, où il serait roulé par le mouvement des vagues. Telle est la raison pour laquelle, d'après PROUHO, on ne le rencontre guère au-dessus de 50 ou 60 m. de profondeur; car, en captivité, et par conséquent en eau calme, il vit fort bien sous quelques centimètres d'eau.

Les Cidaris présentent d'ailleurs une vitalité remarquable, résistant à la dessiccation et à l'eau corrompue : c'est ce qui explique leur grande longévité géologique.

III. — LES OURSINS PRIMAIRES [14]

Il est certain que notre connaissance des faunes d'Oursins primaires est fort incomplète : à côté de groupes assez bien représentés, relativement riches en genres et en espèces, nous retrouverons en effet quelques espèces isolées, qui sont pour le moment les seuls témoins d'autres groupes entièrement indépendants. Nous ne chercherons donc point à présenter un tel ensemble dans les cadres d'une classification rigide.

1° Le plus ancien Oursin connu est le genre *Bothriocidaris* de l'Ordovicien : c'est aussi le plus primitif; rien ne s'oppose à ce qu'on le considère provisoirement comme une forme vraiment ancestrale, d'où l'on peut, théoriquement au moins, faire dériver tous les autres Oursins; c'est le seul Echinide qui ne possède qu'une seule colonne d'IA par aire IA; comme il a d'autre part 2 colonnes d'A par aire A, sa « formule coronale » sera : 1 IA + 2 A.

2° La presque totalité des Oursins primaires, ceux que nous grouperons sous le nom de *Paléchinides* [15], forment un ensemble très varié, mais bien individualisé : ils se relient assez nettement au *Bothriocidaris,* dont ils descendent, mais ils s'étei-

---

[14] A la bibliographie donnée par LAMBERT et THIÉRY, il convient d'ajouter l'important mémoire suivant : R. T. JACKSON, Palaeozoic Echini of Belgium (*Mém. du Musée royal d'Hist. nat. de Belgique,* Mém. n° 38, 74 p., 10 pl., Bruxelles, 1929).

On lira aussi avec intérêt : P. THIÉRY, L'évolution des Paléchinides (*Archives de Zoologie expérimentale,* t. 64, 1925).

[15] La plupart des auteurs emploient au contraire l'appellation incommode de Périschoéchinides; car ils réservent le nom de Paléchinides à une simple famille de ces Périschoéchinides, famille pour laquelle nous adopterons le nom de Mélonitidés.

gnent au Permien sans laisser de descendance : ces Paléchinides possèdent au moins 3 colonnes d'IA par aire IA; et, dans chaque aire A, le nombre des colonnes d'A est toujours pair; de sorte que leur formule coronale sera : 2nA + (3 + n') IA [16].

3° Enfin, dès le Permien, et même, d'après JACKSON, dès le Carbonifère inférieur, on voit apparaître, représenté ici par le genre unique *Miocidaris* (avec 2 espèces), un groupe destiné à s'épanouir dans le Secondaire pour subsister jusqu'à nos jours, les *Cidaridés*. Comme tous les Oursins secondaires et récents, ils n'ont jamais que 2 colonnes de plaques par aire A ou IA, de sorte que leur formule coronale est : 2 A + 2 IA.

Nous étudierons d'abord le *Bothriocidaris* et les *Paléchinides*, qui appartiennent en propre au Primaire, et nous réserverons l'étude de *Miocidaris* pour le chapitre consacré aux Cidaridés, principalement secondaires et récents.

1° Le genre Bothriocidaris.

On rapporte à ce genre *5 individus*, dont 3 proviennent de l'Ordovicien de l'île de Dago (Baltique), 1 de l'Ordovicien de l'Esthonie et 1 du terrain erratique de Rostow (Russie). JACKSON les a répartis en 3 espèces; mais il est évident qu'avec aussi peu d'échantillons, la notion d'espèce n'a plus ici aucune signification. Nous nous contenterons de noter les caractères qui permettent de considérer cette forme comme voisine de la souche de tout le groupe des Echinides, et lui donnent par suite un grand intérêt *théorique*.

Ce sont des Oursins très réguliers, bien caractérisés, et ne montrant aucune affinité spéciale avec aucun autre groupe d'Echinodermes.

---

[16] Pour établir ces formules coronales, il faut toujours se rapporter aux rangées voisines de l'équateur; car c'est là que le nombre des colonnes atteint son maximum.

Les *aires A* ne se composent que de 2 colonnes de plaques, dont chacune est percée de 2 pores conjugués superposés verticalement, au lieu d'être juxtaposés sur une même horizontale, comme dans tous les autres Oursins adultes; mais nous savons qu'une semblable disposition se retrouve chez les Cidaris jeunes, et apparaît ainsi comme un caractère primitif (voir fig. 11).

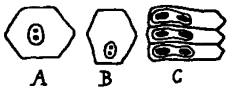

Fig. 11. — Plaques ambulacraires.
A) *Bothriocidaris* : pores superposés verticalement, plaque haute.
B) *Cidaris* jeune : mêmes caractères.
C) *Cidaris adulte* : pores juxtaposés horizontalement, plaques très basses.

Les *aires IA* ne sont formées que d'une seule colonne de plaques.

Ajoutons que toutes ces plaques, A et IA, sont sensiblement de mêmes dimensions et de forme hexagonale. Ce sont encore là des traits primitifs, puisque, chez les très jeunes Cidaris, les premières rangées de plaques qui apparaissent sont également hexagonales et disposées sur une seule colonne pour chaque aire IA.

Il n'y a pas d'*aire péristomienne* nettement différenciée : mais autour de la bouche (par laquelle on voit sortir les pointes des dents ?), on trouve 2 rangées de plaques A entre lesquelles ne s'intercalent pas encore de plaques IA : on peut les homologuer à des plaquettes péristomiennes. L'appareil masticateur n'est pas connu.

Le *système apical* se compose des 5 ocellaires et des 5 génitales, disposées, suivant les échantillons, tantôt sur 2 cercles concentriques (les ocellaires étant externes), tantôt sur un seul : on ne peut reconnaître de traces des pores génitaux, ocellaires ou madréporiques, mais cela ne prouve pas qu'ils n'aient pas existé. L'*aire périproctale* est couverte de plaques peu nombreuses et étroitement juxtaposées.

Enfin on voit des restes de *piquants* cylindriques, peu différenciés, supportés par des *tubercules* perforés, au nombre de 4 au maximum pour une même plaque.

En résumé, par rapport au Cidaris choisi comme point de comparaison, nous observons là les *caractères primitifs suivants :* une seule colonne de plaques IA par aire IA — pores A superposés — plaques coronales hexagonales et sensiblement égales entre elles — donc, nombre relativement faible de plaques A et par suite de pieds A — exiguïté et faible différenciation des aires péristomienne et périproctale. — Il est très remarquable de constater que la plupart de ces caractères se retrouvent dans les Cidaris jeunes.

Ce *Bothriocidaris,* avec ses radioles peu différenciés et ses pieds A peu nombreux, devait être un Oursin peu mobile.

2° Les Paléchinides.

On peut les définir brièvement comme des Oursins ayant *plus de 2 colonnes de plaques* dans chaque *aire IA :* ce caractère suffit à nous montrer qu'ils ne peuvent être considérés comme les ancêtres des Oursins secondaires et récents : car on n'observe jamais chez les Echinides de réduction du nombre des plaques. Les Paléchinides forment donc bien un groupe à part, sans doute issu de formes voisines des *Bothriocidaris.*

Une augmentation analogue peut aussi se montrer dans les *aires A,* où l'on observe jusqu'à 20 colonnes de plaques : il est évident que les formes à nombreuses colonnes de plaques A dérivent de celles qui n'en ont que 2. Il semble d'ailleurs que cette multiplication du nombre des A se soit produite indépendamment dans plusieurs phylums distincts, de sorte que ce caractère servira à définir des genres et des espèces plutôt que des familles. Il y a là un perfectionnement, puisqu'on aboutit ainsi à une multiplication du nombre des pieds A, c'est-à-dire à une plus grande mobilité de l'Oursin. A ce point de vue, les Paléchinides pourraient même paraître plus perfectionnés que les Oursins récents. Mais en réalité l'augmentation du nombre des pieds A est aussi réalisée chez ces derniers par un procédé

tout différent (formation de plaques A composées). De sorte qu'on a là, non pas deux types successifs, mais bien deux séries indépendantes et divergentes.

Il est d'ailleurs évident que, dans un même individu, le nombre des A et IA dans une même rangée varie suivant que la rangée considérée se trouve près de l'équateur ou près des pôles : il est naturellement maximum à l'équateur, puisque c'est là que la couronne est le plus large [17] : c'est là que nous compterons ce nombre pour caractériser les espèces et établir les « formules coronales ».

Un autre caractère très important, mais non général, est celui de l'*imbrication des plaques coronales :* dans les Oursins récents [18], les seules parties flexibles du test sont les aires périproctale et surtout péristomienne. Dans les Paléchinides, où ces aires sont très peu développées, toute la couronne peut rester flexible : peut-être ce fait est-il en relation avec le mode de vie de ces Oursins, que l'on trouve dans des dépôts argileux relativement profonds et tranquilles, et non sur des fonds rocheux ou zoogènes, comme les Oursins réguliers récents normaux; et de fait nous retrouverons une adaptation analogue, bien que réalisée d'une manière tout à fait indépendante phylogénétiquement, dans une famille d'Oursins récents, les Echinothuridés, qui vivent aussi sur les vases profondes.

Voici en quoi consiste cette imbrication (voir fig. 12) :

Les surfaces latérales des plaques coronales, au lieu d'être à peu près perpendiculaires à la surface de l'Oursin, ce qui assure la rigidité de leur assemblage, deviennent obliques à cette surface : les plaques sont dites alors « *biseautées* ». D'ailleurs quand ce « biseautage » ne se produit que sur une seule ligne

---

[17] La diminution du nombre des plaques quand on s'écarte vers les pôles répond ainsi à une nécessité géométrique : il nous paraît donc un peu excessif de vouloir, comme le fait JACKSON, y voir des stades d'évolution, juvénile près du pôle oral, sénile près du pôle apical.

[18] Sauf les Echinothuridés.

(méridien ou parallèle) du test, il ne semble pas modifier la rigidité (ainsi dans les Clypéastres la suture A-IA est oblique). Il n'y a vraiment imbrication que quand plusieurs sutures successives sont en biseau et ont leurs biseaux inclinés dans le même sens. Comme l'a montré JACKSON, cette imbrication obéit à des lois bien définies : les sutures suivant les parallèles sont toujours inclinées vers l'intérieur et vers le bas pour les plaques IA, vers l'intérieur et vers le haut pour les plaques A.

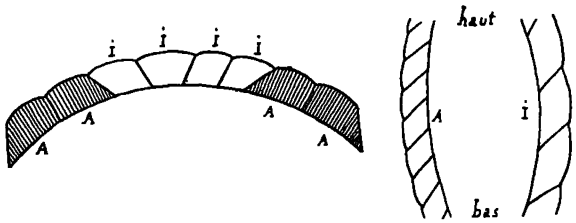

Fig. 12. — Schémas montrant l'inclinaison des sutures dans les plaques coronales imbriquées de *Lepidesthes*.
A gauche, coupe horizontale; — à droite, coupe verticale.
A = plaques ambul.; — I = plaques interambul.

Quant aux sutures méridiennes, elles sont disposées de telle sorte que chaque plaque IA chevauche toujours sur celle qui la borde vers l'extérieur de l'aire IA, et, finalement, sur les plaques A; dans les aires A, les sutures méridiennes restent perpendiculaires à la surface, et il n'y a pas de biseautage.

Les caractères tirés du nombre des colonnes dans les aires A et IA sont en général faciles à apprécier, car il suffit, pour les voir, d'avoir à sa disposition des fragments de test : il en est de même de l'ornementation, que nous ferons intervenir aussi dans la classification.

Quant aux caractères fournis par le péristome et le périprocte, ils ont naturellement une grande valeur théorique, mais ces parties du test ne sont que rarement bien conservées.

Il y a toujours (contrairement à ce qui se passe pour *Bothriocidaris*) une *aire péristomienne* bien différenciée, dans laquelle on voit des plaques plus ou moins imbriquées, qui peuvent por-

ter ou non des pores ambulacraires (comme dans Cidaris); parfois les plaques IA primordiales (uniques dans leur rangée pour chaque aire IA) sont encore conservées sur le bord de l'aire péristomienne, tandis que les A primordiales ont toujours glissé dans le péristome.

Les plaques apicales sont très rarement conservées :

Le *système apical* (voir fig. 13) est en général du type monocyclique. Les génitales sont devenues plus grandes que les ocellaires, à l'inverse de ce qui se passe dans *Bothriocidaris,* et elles se sont insérées entre celles-ci, de manière que l'on ne peut plus distinguer un cycle externe et un cycle interne : les 10 plaques apicales interviennent pour former à la fois le contour

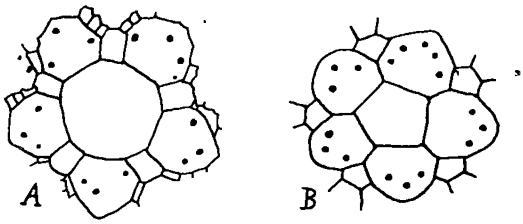

Fig. 13. — Appareil apical des Paléchinides.
A) Type monocyclique dans *Melonechinus.*
B) Type dicyclique dans *Maccoya.*
Les plaques génitales portent chacune plusieurs pores génitaux.
(D'après Jackson).

externe et le contour interne du système apical : toutes bordent le périprocte. Dans quelques rares cas, néanmoins (*Maccoya, Lepidechinus, Meekechinus*), on peut voir que quelques-unes, plusieurs, ou même toutes les ocellaires sont rejetées vers l'extérieur et n'arrivent pas en contact avec le périprocte : il y a alors persistance, accidentelle et isolée, de la disposition dicyclique que nous avons décrite dans les Cidaris et que nous trouverons réalisée chez les jeunes et la plupart des adultes des Oursins récents : certains de ces derniers nous montreront d'ailleurs, comme les Paléchinides, une évolution vers le type monocyclique.

On ne voit pas en général de pores ocellaires : les pores génitaux sont le plus souvent visibles, et il y en a en général plus d'un (jusqu'à 5) par plaque ocellaire : on n'a reconnu que très rarement une plaque madréporique.

Le *périprocte* ressemble à celui des Cidaris, c'est-à-dire qu'il est presque entièrement occupé par un revêtement de petites plaquettes.

La *lanterne d'Aristote* des Paléchinides est bien connue pour d'assez nombreux genres; elle présente partout des caractères analogues et primitifs [19] : les dents sont cannelées et non carénées; les épiphyses se réduisent à des saillies isolées, qui ne se rejoignent pas par-dessus la fenêtre externe. La lanterne ressemble ainsi à celle des Cidaridés (voir fig. 3, B). Elle n'en diffère que par sa forme bien plus ramassée, l'angle au sommet étant d'environ 90° au lieu d'être très aigu comme dans les Oursins récents. Mais ce même trait se retrouve chez les jeunes Cidaris. De sorte que la lanterne des Paléchinides nous apparaît comme le type primitif qui a pu donner naissance d'abord à la lanterne des Cidaridés, d'où sont ensuite dérivés les types plus compliqués des autres Oursins récents.

Enfin il n'y a sur le bord péristomien aucune différenciation pour servir d'insertion aux muscles de la lanterne, qui devaient s'attacher simplement au rebord des dernières plaques coronales : ce stade indifférencié se retrouve, comme nous l'avons vu, chez les Cidaris jeunes; il n'y a pas encore trace des apophyses que nous avons signalées dans les Cidaris adultes.

Principes de classification des Paléchinides.

Comme nous l'avons fait remarquer au début, il est très difficile d'établir une classification rationnelle des Paléchinides, groupe en somme homogène et dont les divers types sont très inégalement connus. Les formes primitives doivent évidemment

---

[19] Voir plus haut, p. 28.

être celles où le nombre des colonnes d'A et d'IA est minimum : mais la multiplication du nombre de ces colonnes semble s'être produite indépendamment dans plusieurs phylums distincts, de sorte que ce caractère ne peut pas être exclusivement invoqué en tête de la classification.

Au point de vue pratique, le groupement le plus commode nous paraît être le suivant :

1° Il convient d'abord de mettre à part une première famille, celle des *Mélonitidés,* où les plaques coronales ne sont pas imbriquées, tandis qu'elles le sont dans toutes les autres familles;

2° Parmi ces dernières, les *Archaeocidaridés* forment un premier ensemble bien facile à caractériser par leur ornementation (tubercules et piquants), qui ressemble étroitement à celle des Cidaridés;

3° Les formes qui restent sont malaisées à classer : JACKSON y a distingué deux familles, dont chacune comprend des types primitifs, à 2 colonnes d'A dans chaque aire A (*Diplacidés*), et dont l'une contient aussi des formes plus évoluées, caractérisées par la multiplication du nombre de ces colonnes (*Polyplacidés*). La distinction de ces deux phylums nous paraît un peu subtile, de sorte qu'au point de vue pratique, nous nous bornerons à distinguer dans cet ensemble des types primitifs diplacidés (famille des *Lépidocentridés*) et des types plus évolués polyplacidés (famille des *Lépidesthidés*);

4° Enfin nous conserverons provisoirement le nom de *Cystocidaridés* pour deux espèces mal connues, où l'on a cru reconnaître quelques caractères aberrants.

De sorte que l'ensemble des Paléchinides, avec leur formule coronale, se présentera de la façon suivante :

Paléchinides $2nA + (3 + n')IA$	plaques coronales non imbriquées			*Mélonitidés*
	— — imbriquées	ornement. cidaroïde		*Archaeocidaridés*
		— non —	$n = I$ (diplacidés)	*Lépidocentridés*
			$n > I$ (polyplacidés)	*Lépidesthidés*
	mal connus et aberrants (?)			*Cystocidaridés*

Mélonitidés.

C'est là que viennent se placer les genres les plus fréquents et les mieux connus de tous les Oursins primaires.

Les plaques coronales sont plus épaisses que dans aucun autre groupe d'Echinides, et elles ne sont pas imbriquées : on observe seulement que la suture des IA avec les A est biseautée, et de telle manière que les A chevauchent par-dessus les IA : c'est précisément l'inverse qui se produit chez les Oursins à test véritablement imbriqué, et cela montre bien qu'il ne faut pas voir dans ce biseautage des Mélonitidés un passage au type imbriqué des autres Paléchinides.

Le nombre des colonnes d'A et d'IA varie, comme nous le verrons, avec les genres et même avec les espèces.

Les plaques IA primordiales ont glissé dans le péristome ou se sont résorbées, de manière que la rangée basicoronale montre 2 IA (et non une IA) par aire IA; l'aire péristomienne contient plusieurs rangées de plaquettes A avec quelques intercalaires non porifères.

Les ocellaires ne montrent pas de pore, les génitales ont 2 à 5 pores chacune.

Enfin les tubercules sont petits, imperforés et irrégulièrement distribués.

On peut distinguer les genres d'après le nombre des colonnes d'A (voir fig. 14) : il y a à ce point de vue une série de complications progressives nettement mise en évidence par Jackson (p. 231) :

Palaechinus Scouler n'a que 2 A, avec 4 à 6 IA suivant les espèces; genre souvent cité dans le Carbonifère inférieur d'Irlande, de Dinant, de Visé, de Tournai, des Vosges méridionales, de l'Iowa.

Maccoya Pomel (fig. 13, B) n'a lui aussi que 2 A, mais qui n'atteignent pas toutes le bord de l'aire A, de manière que les couples de pores se trouvent disposés, sur chaque demi-aire A,

sur 2 colonnes méridiennes[20] : cette disposition prépare les types suivants. Il y a, suivant les espèces, 4 à 9 IA. Genre rare dans le Dinantien : Angleterre, Irlande, Ecosse, Régny (Massif central français, *M. gigas* M'Coy), Kentucky, Iowa; une espèce représentée par des fragments dans le Gothlandien inférieur d'Angleterre.

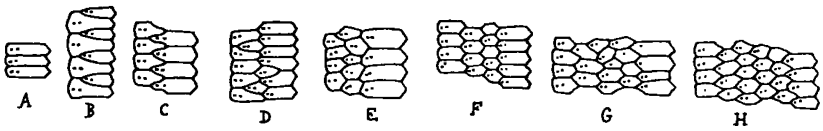

Fig. 14. — Schéma montrant l'augmentation progressive du nombre des colonnes de plaques A dans chaque demi aire A chez les Mélonitidés (comparer avec l'augmentation du nombre des colonnes de pores chez les Glyphostomes, fig. 28).

A) *Palaechinus*; — B) *Maccoya*; — C) *Lovenechinus*; — D) *Oligoporus*; — E) *Melonechinus Springeri*; — F) *M. indianensis*; — G) *M. multiporus*; — H) *M. giganteus*.

Les portions d'aires A représentées sont celles qui se trouvent à l'ambitus.

(D'après Jackson).

Dans *Lovenechinus* Jackson l'aire A a, dans la région équatoriale, 4 colonnes bien définies de plaques : dans cette région les pores sont donc « bisériés »; suivant les espèces il y a 4 à 7 colonnes de plaques IA. Dinantien : Angleterre, Irlande, Dinant, l'Ardoisière (Massif central français), Vosges méridionales, Iowa, Illinois, Missouri, Arkansas.

Oligoporus Meek et Worthen diffère du précédent en ce qu'on voit apparaître, entre les 2 colonnes normales de chaque demi-aire A, quelques plaques intercalaires isolées, premières traces d'une colonne supplémentaire qui se montrera dans le genre suivant. Il y a, suivant les espèces, 6 à 9 colonnes de IA. Carbonifère inf. du Missouri, Indiana, Kentucky, Illinois, Iowa.

Melonechinus Meek et Worthen (= *Melonites* auct.) est le genre le plus évolué (fig. 13, A) : le nombre des colonnes de A est au minimum de 6 et atteint 12 dans les espèces les plus évoluées. Dans les mêmes conditions, le nombre des colonnes de IA

---

[20] L'aire A réalise ainsi le type « bisérié » que nous décrirons longuement plus loin chez les Oursins récents.

varie de 4 à 11. Le genre doit son nom à ce que, dans les espèces américaines tout au moins, les aires A et IA sont renflées en forme de côtes de melon. De tous les Paléchinides, les *Melonechinus* sont les plus riches en espèces : le *M. giganteus,* forme terminale du genre, avec ses 12 A et ses 11 IA, est l'un des plus différenciés de tous les Oursins primaires : il atteint une très grande taille (10 cm. de diamètre) et représente visiblement une fin de série (Kentucky, Tennessee).

Dinantien de Russie, Moscovien de Moscou, Dinantien du Missouri (fréquent), Kentucky, Tennessee, Indiana, Alabama, Angleterre.

Archaeocidaridés.

Ils sont ainsi nommés parce que les plaques IA ont une certaine ressemblance avec celles des Cidaridés : au milieu de chacune d'elles s'élève un gros tubercule perforé et scrobiculé, tout à fait analogue aux tubercules primaires des Cidaris; il y a aussi, comme dans ces derniers, des tubercules secondaires bien plus petits imperforés. Les gros piquants, supportés par les tubercules primaires, sont également renflés et ornementés comme dans Cidaris.

Si l'on ajoute qu'il y a 2 colonnes de plaques A par aire A (type diplacidé), que l'aire péristomienne est garnie de plaquettes A disposées sur plusieurs rangées et séparées par des plaquettes non-ambulacraires (soit provenant réellement de plaques IA ayant glissé dans le péristome, soit ayant pris naissance sur place, indépendamment des plaques coronales), on voit que l'analogie avec le type Cidaris est assez étroite (voir fig. 15).

Mais le nombre des colonnes de plaques IA, qui varie de 4 à 8, et l'imbrication des plaques coronales montrent bien que nous ne pouvons avoir affaire ici à des formes ancestrales de Cidaridés; bien au contraire, il faut considérer ces Archaeocidaridés comme un rameau latéral détaché de fort bonne heure de Pré-

cidaridés primaires encore inconnus[21] et évoluant, par multiplication du nombre des IA et imbrication des plaques coronales, dans un sens différent de celui qui a conduit aux Cidaridés véritables.

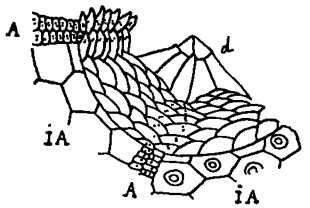

Fig. 15. — Portion de l'aire péristomienne de *Archaeocidaris Wortheni*.

A = aires ambul. ; — IA = aires inter ambul. ; — *d* = dents.
(D'après Jackson).

Le seul genre important est *Archaeocidaris* M'Coy, très abondant et bien connu : on en trouve même de très belles lanternes (fig. 3, B), où les pièces en Y sont encore en place. On y a distingué une quarantaine d'espèces : la plupart se rencontrent dans le Dinantien de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Le Carbonifère supérieur d'Amérique en renferme encore 17 espèces, et celui de l'Europe 2 (1 en Russie et 1 en Angleterre). Enfin le genre semble se continuer encore dans le Permien (Amérique du N., Inde ?, Australie).

D'ailleurs la plupart de ces espèces ne sont qu'imparfaitement connues, souvent d'après des radioles, si caractéristiques pour le genre, ou des plaques A, de sorte que la spécification n'a en général que peu d'intérêt. Les plus beaux spécimens sont ceux d'*A. rossica* von Buch du Carbonifère inf. de Miatschkowa près Moscou.

Tous les *Archaeocidaris* paraissent avoir 4 colonnes de plaques IA.

On a donc créé le genre spécial *Lepidocidaris* Meek et Worthen pour une espèce ayant l'ornementation caractéristique des *Archaeocidaris,* mais avec 6 à 8 colonnes de IA : on en connaît

---

[21] Voir plus loin, *Eocidaris*.

de belles séries provenant tous du Carbonifère inf. de l'Iowa; ce genre peut être considéré comme dérivant d'*Archaeocidaris* par multiplication des IA : il marquerait ainsi la fin de ce petit rameau des Archaeocidaridés.

Le genre *Eocidaris* Desor a été créé pour des débris de piquants et de plaques IA isolées trouvés dans le Dévonien moyen de Willmar (Allemagne) : ils ne diffèrent des mêmes éléments d'*Archaeocidaris* que parce que les mamelons perforés des tubercules primaires ne sont pas supportés par une éminence tronconique saillante comme dans ce dernier genre : c'est un caractère de moindre évolution, qui se retrouve d'ailleurs dans les plaques jeunes de la région apicale des *Archaeocidaris*. Ces restes sont très insuffisants, et rien ne s'opposerait à la rigueur à ce qu'ils se rapportent à de vrais Cidaridés : ils ont en tout cas le très grand intérêt de nous montrer que, dès le Dévonien, c'est-à-dire antérieurement aux plus anciens *Archaeocidaris* connus actuellement, il existait déjà des Oursins à ornementation cidaroïde [22].

Enfin le genre *Timorocidaris* a été établi par WANNER (1920) pour des radioles extrêmement abondants (plus de 2.000 échantillons) dans le Permien de Timor, mais sans aucun reste de plaques coronales : leur place systématique est donc tout à fait incertaine. Ce sont des radioles courts et trapus, qui devaient sans doute être juxtaposés en un pavage protecteur, comme dans les *Colobocentrotus* actuels : ils devaient être très variables sur le même individu. Certains d'entre eux, au lieu de se terminer par une surface articulaire concave, comme dans tous les Oursins connus, présentent 3 facettes articulaires planes, rappelant ainsi un mode d'articulation que l'on ne rencontre que chez les Crinoïdes, et qui ne devait permettre qu'une mobilité limitée. Ce caractère tout à fait aberrant est considéré par

---

[22] Mentionnons ici les genres mal connus : *Nortonechinus* Thomas (Dévonien de l'Iowa) créé pour des radioles ressemblant à ceux des *Colobocentrotus* actuels, et *Xenocidaris* Schultze (radioles du Dévonien d'Allemagne).

WANNER comme primitif, et l'analogie avec les Crinoïdes serait une convergence. En l'absence de toute plaque coronale, il est difficile de fonder pour ces radioles un groupe nouveau d'Oursins.

Lépidocentridés.

Ici, l'ornementation ne comporte plus de gros tubercules cidaroïdes, mais seulement de petits tubercules souvent indistincts, répartis sur les côtés des plaques IA; quand il y a des tubercules primaires perforés, ils sont toujours assez petits et placés excentriquement près du bord des plaques. Les piquants sont également très grêles.

Quand l'aire péristomienne est conservée, on reconnaît en outre qu'elle est recouverte uniquement de plaquettes A porifères : les plaques IA primordiales n'ont donc pas glissé dans le péristome, et on les retrouve, dans l'adulte, faisant partie de la rangée basicoronale.

Les plaques coronales sont minces et imbriquées.

La forme la plus primitive de la famille semble être *Koninckocidaris* Dollo et Buisseret : ici en effet, les plaques A sont restées relativement hautes (voir fig. 16); à hauteur égale, il y a

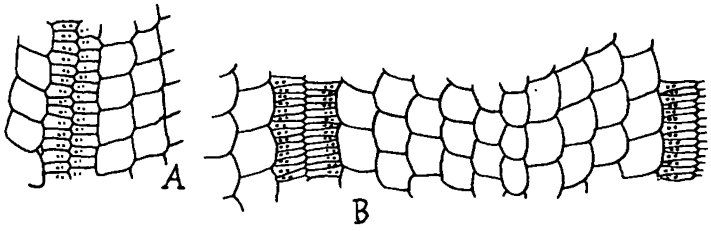

Fig. 16. — Aires A de Lépidocentridés.
A) *Koninckocidaris;* — B) *Pholidechinus.*
(D'après Jackson).

donc moins d'ambulacres dans une aire A, ce que nous pouvons considérer comme un caractère primitif : on compte 7 à 8 colonnes d'IA. Le genre a été créé pour de simples fragments du

Dinantien de Belgique. Mais plus récemment JACKSON en a décrit un superbe spécimen dans le Gothlandien (Calcaire de Niagara) : c'est le plus ancien Oursin connu en Amérique.

Lepidocentrus Müller est le genre le plus important de la famille, avec 5 espèces. Les plaques A sont basses [23]; il y a 5 à 11 colonnes d'IA; les espèces sont basées sur le nombre de ces colonnes et sur la forme des plaques. Les *Lepidocentrus* sont relativement abondants dans le Dévonien de Geroldstein (Prusse); on en connaît aussi dans le Dévonien sup. (Chemung group) du Comté de New-York, dans le Carbonifère inf. de l'Ohio et dans le Dinantien de Belgique.

Le genre *Deneechinus* Jackson, connu seulement par un échantillon du Dinantien de Belgique, se distingue de *Lepidocentrus* en ce que chaque plaque IA porte plusieurs petits tubercules perforés au lieu d'un seul; de plus, le diamètre atteint 20 centimètres.

Le genre *Tornquistellus* Berg (= *Leptechinus* Tornq.) fondé sur des plaques IA isolées, trouvées par Tornquist dans le Dinantien des Vosges, n'a aucun intérêt.

Lepidechinus Hall se caractérise principalement en ce qu'il n'a qu'un seul pore génital par plaque génitale, fait unique chez les Paléchinides : il ressemble d'ailleurs assez à *Palaechinus,* car l'imbrication des plaques coronales y est assez peu marquée. Il y a 4 à 8 colonnes d'IA suivant les espèces. Dinantien d'Irlande, de Belgique, de Savigny (Massif central français) et de l'Iowa.

Perischodomus M'Coy a des tubercules primaires perforés placés excentriquement. Dinantien d'Angleterre, d'Irlande, de Belgique et de l'Amérique du Nord.

Tous les genres précédents [24] paraissent bien voisins les uns

---

[23] Elles ressemblent à celles de *Pholidechinus* : voir fig. 16, B, p. 44.

[24] Nous laissons de côté les genres rares et mal connus *Devonocidaris* Thomas (Dévonien de l'Iowa) et *Rhoechinus* Keeping (Dinantien d'Angleterre).

des autres, et nous ne voyons pas pourquoi JACKSON en sépare les deux derniers pour les relier aux *Lepidesthes* dans sa famille des Lépidesthidés (sensu JACKSON).

Les deux genres suivants semblent correspondre à des rameaux latéraux mieux individualisés.

Pholidechinus a été créé par JACKSON pour un petit nombre d'échantillons provenant du Carbonifère inf. de Crawfordsville (Indiana); malgré leur rareté ils sont intéressants par leur bonne conservation : ils nous montrent les plus beaux spécimens connus de lanternes d'Oursins primaires. Le genre se distingue de *Lepidechinus* en ce qu'il n'a que des tubercules secondaires, non perforés. De plus les paires de pores, dans la région équatoriale, montrent une tendance à se superposer en 2 colonnes verticales au lieu d'une seule : c'est le premier indice de la disposition bigéminée, que nous décrirons plus longuement chez les Oursins récents.

Enfin le genre *Hyattechinus* Jackson est encore plus remarquable : on en connaît 3 espèces provenant du Carbonifère de Pensylvanie et une (*H. elegans* Jackson) du Tournaisien de Tournai; il y apparaît des dissymétries variables analogues à celles qui se rencontrent dans les Clypéastroïdes, mais le périprocte reste toujours au pôle apical. Dans toutes les espèces, les aires A sont différentes sur les faces orale et apicale : étroites sur la face supérieure et formées de plaques très basses et très nombreuses, elles s'élargissent sur la face orale en formant des « pétales », et les plaques sont là plus hautes et moins nombreuses : il est probable que les ambulacres de ces deux régions devaient être différenciés : peut-être avait-on, comme chez les Irréguliers actuels, des ambulacres respiratoires sur la face apicale, locomoteurs sur la face orale. Les aires IA sont formées de très nombreuses colonnes, de 11 à 14, maximum connu pour tout le groupe des Oursins. Une espèce (*H. rarispinus*) a un contour régulièrement circulaire; une autre (*H. pentagonus*) a un contour régulièrement pentagonal, les rayons étant accusés à un degré qu'on ne retrouve chez aucun Oursin endocycle.

Ce caractère se retrouve dans l'espèce belge, où de plus les aires A s'élargissent en forme de pétales sur la face orale : c'est le seul cas connu où apparaisse, dans le groupe des Oursins réguliers, cette tendance à l'allure « pétaloïde » des ambulacres.

Enfin une dernière espèce (*H. Beecheri*) est légèrement pentagonale, mais avec une symétrie bilatérale, allongée d'avant en arrière : l'Oursin, fortement aplati, ressemble tout à fait à un Clypéastre : il y a là une convergence remarquable, car, bien entendu, il n'y a aucune liaison phylétique entre ces « Irréguliers » primaires et les Clypéastroïdes récents.

Lépidesthidés.

Les caractères de l'ornementation, du péristome et du périprocte sont à peu près les mêmes que chez les Lépidocentridés, mais le nombre (2n) des colonnes de plaques A, qui varie de 4 à 16, nous fournit un critérium distinctif simple.

Perischocidaris Neumayr, avec 6 colonnes d'A par aire A, n'est connu que par un seul échantillon du Dinantien d'Irlande.

Proterocidaris De Koninck a 4 A et 11 à 13 IA; on en connaît de nombreux spécimens du Dinantien de Dinant et de Loyers (Belgique), appartenant tous à une seule espèce (*P. gigantica* De Koninck), dont le diamètre atteint 29 centimètres.

Pholidocidaris Meek et Worthen a 4 à 6 A, qui sur la face dorsale sont très hautes, et 5 à 6 IA. Dinantien des Vosges méridionales, de la Belgique, de l'Ardoisière (Massif central français), de l'Angleterre, de l'Illinois, Michigan, Indiana, Iowa.

Lepidesthes Meek et Worthen (fig. 12) est un des genres les plus fréquents : il a 8 à 16 A suivant les espèces, et 3 à 7 IA. Dinantien d'Ecosse, d'Angleterre, de Russie, du Kentucky, Alabama, Indiana, Illinois; Carbonifère productif de l'Ohio.

Fournierechinus a été établi par Jackson pour 3 spécimens

du Dinantien de Belgique, remarquables par leurs caractères d'évolution avancée, qui en font une « fin de série »; la taille (jusqu'à 30 cm. de diamètre) dépasse celle de tous les autres Oursins connus vivants ou fossiles; le nombre des colonnes de plaques IA dans chaque aire atteint 14, maximum qui soit réalisé chez les Oursins; et le nombre des colonnes de plaques A atteint 20 (chiffre auquel arrive également le genre suivant); enfin, comme dans *Hyattechinus,* le contour est polygonal, clypéastroïde.

Meekechinus Jackson, avec une espèce unique représentée par 3 échantillons du Permien du Kansas, est néanmoins très intéressant par son degré avancé d'évolution. Il y a en effet 20 colonnes d'A par aire A, ce qui représente le maximum connu dans tous les Oursins; par contre les aires IA sont très étroites, ne comprenant chacune que 3 colonnes de plaques IA. Cet Oursin représente donc le terme ultime de l'évolution des Paléchinides, chez lesquels l'augmentation du nombre des pieds ambulacraires est obtenue par la multiplication des colonnes de plaques. De plus les dents sont crénelées en dents de scie à leur extrémité. C'est encore là une fin de série; et il est remarquable de constater que c'est précisément au Permien que ce genre a été rencontré. Jackson y a remarqué des traces de pédicellaires.

Cystocidaridés.

On a créé ce nom pour quelques très médiocres empreintes trouvées en Angleterre dans l'étage de Ludlow (*Gothlandien*) et réparties entre les genres : *Palaeodiscus* Salter, *Echinocystis* W. Thomson et *Myriastiches* Sollas.

On y reconnaît avec certitude la présence d'une lanterne d'Aristote normale, d'aires A formées de 2 à 4 colonnes de plaques, séparées par 8 à 10 colonnes de plaques IA munies de petits tubercules et de petits piquants. Certains auteurs ont cru y voir un anus placé excentriquement, dans une aire IA : ce seraient donc des Oursins du type Paléchinide, mais exocycles;

d'autres auteurs y ont décrit des caractères aberrants, les rapprochant des Astéries, mais ce dernier point ne paraît pas exact.

Il est fort possible que ce soient des Paléchinides mal conservés. Nous estimons qu'il est inutile d'en tenir compte tant qu'on ne les connaîtra pas mieux.

IV. — LES CIDARIDÉS [25]

C'est un groupe très homogène et où il est fort difficile de faire des coupures. Aussi la description que nous avons donnée du genre *Cidaris* proprement dit peut-elle s'appliquer à peu de chose près à la famille tout entière.

Au point de vue pratique, c'est surtout à leur couronne que l'on reconnaîtra les Cidaridés : les aires A y sont étroites, for-

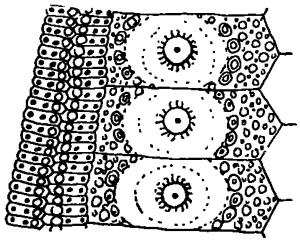

Fig. 17. — Un exemple d'ornementation de Cidaridé.

Rhabdocidaris trouvillensis Cotteau (Lusitanien) ; tubercules crénelés et perforés, zone miliaire couverte de granules, scrobicules elliptiques et confluents, tubercules scrobiculaires mamelonnés, plaquettes A toutes semblables.

(D'après Cotteau).

mées chacune de 2 colonnes de plaques très allongées horizontalement, toutes sensiblement semblables, et jamais fusionnées entre elles. Les plaques A ne portent que des granules très

---

[25] Comme ouvrages récents, signalons en particulier les suivants :

L. Cuénot et J. Lambert. — Considérations phylogéniques sur les Cidaridae, œuvre posthume de P. Thiéry (*Archives de Zoologie expérimentale*, t. 67, 1928).

A. Jeannet. — Révision des *Rhabdocidaris* du Jurassique supérieur suisse (*Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, t. 48, 1929).

J. Mercier. — Etudes sur les Echinides du Bathonien de la bordure occidentale du Bassin de Paris (*Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, nouv. série, Géologie, 2e vol., Caen, 1932).

T. Mortensen. — Monograph of the Echinoides, I, Cidaridae. London, 1928.

T. Mortensen. — New Contribution to the knowledge of the Cidarids (*Mém. Acad. royale des Sciences et Lettres de Danemark*, Copenhague, Section des Sciences, 9e série, t. 4, n° 4, 1932).

petits; par contre, les plaques IA sont très larges, et leur ornementation est très caractéristique : chaque plaque IA porte en son milieu un seul gros tubercule scrobiculé, autour duquel des granules (ou tubercules scrobiculaires) forment un cercle scrobiculaire très régulier; en dehors de cela, on ne voit sur le test que de très petits granules non mamelonnés. C'est là ce qu'on nomme « *ornementation cidaroïde* » (fig. 17).

Corrélativement, les radioles prennent un développement tout à fait caractéristique ; leur structure microscopique devient aussi très variée et compliquée, et Hesse a montré le parti qu'on pouvait en tirer pour la spécification.

La plupart de ces caractères, commodes à invoquer en pratique, n'ont pas une grande valeur théorique.

D'autres caractères très importants à ce dernier point de vue sont les suivants :

Les plaques de l'aire péristomienne sont disposées en colonnes fort régulières, qui prolongent les colonnes de la couronne. Il est apparu ici, sur le côté interne des plaques basicoronales, des apophyses destinées à l'insertion des muscles de la mâchoire, perfectionnement qui n'était réalisé chez aucun autre Oursin primaire. Mais ici ces apophyses (fig. 4) sont de simples saillies portées par les plaques IA : les plaques A ne portent pas d' « auricules », différenciations pérignathiques que nous décrirons dans des groupes plus évolués. Les dents ont une section cannelée, comme chez les Paléchinides, et non carénée, comme dans d'autres Oursins récents.

Enfin les épiphyses portées par la face supérieure des pyramides de la lanterne restent courtes et non soudées en arc (fig. 3, C) : c'est le type « aulodonte », sur lequel nous reviendrons plus loin pour l'opposer à des types plus évolués.

Ainsi les Cidaridés nous apparaissent certainement comme les plus primitifs de tous les autres Oursins récents, qui en dérivent, comme nous le verrons plus tard. D'autre part nous avons déjà dit pourquoi les Cidaridés ne peuvent descendre des Palé-

chinides : sans doute doivent-ils leur origine première à une forme voisine de *Bothriocidaris*. Mais jusqu'à présent il y a une énorme lacune entre *Bothriocidaris* et *Cidaris :* le plus ancien Cidaridé connu, qui est primaire (Carbonifère sup. et Permien), ne montre, comme nous le verrons, que peu de caractères primitifs le rapprochant de *Bothriocidaris*.

Les Cidaridés sont extrêmement riches en formes : le « Catalogue » de LAMBERT et THIÉRY en cite 838 espèces. Mais leur classification reste jusqu'à présent très confuse : des divers caractères servant à la spécification, il n'en est guère qui semblent avoir une valeur prédominante, de sorte que l'on n'aperçoit pas de méthode rationnelle pour grouper les espèces. Aussi les genres et sous-genres sont-ils éminemment subjectifs et variables avec les auteurs.

Nous mettrons d'abord à part quelques formes, peu nombreuses, qui se font remarquer par des caractères archaïques, et d'autres formes qui au contraire ont des caractères d'évolution plus avancée, conduisant ainsi aux autres Oursins réguliers récents. Cela fait, il nous restera un nombre immense d'espèces, dans lesquelles il nous sera impossible de suivre des directions d'évolution.

1° Formes à caractères archaïques.

Si nous réunissons par la pensée tous les caractères qu'on peut qualifier d'archaïques pour les Cidaridés, nous arrivons à nous représenter la forme ancestrale du groupe comme ainsi définie : un Cidaridé de petite taille, à test relativement mince, à tubercules primaires non perforés et non crénelés, à scrobicules non confluents, à plaques A et IA peu nombreuses dans chaque colonne, à aires A très étroites et droites, enfin et surtout à plaques IA imbriquées.

Ces caractères se trouvent réunis en plus ou moins grand nombre chez des Cidaridés triasiques, mais le dernier est de

beaucoup le plus intéressant : il ne se retrouve plus chez aucun Cidaridé à partir du Jurassique sup., et en outre il nous montre la persistance d'un trait de structure très répandu au Primaire. Aussi M. LAMBERT s'en sert-il pour distinguer dans l'ensemble des Cidaridés deux sous-familles, les *Streptocidaridés* à plaques imbriquées et les *Stéréocidaridés* à sutures rigides. Mais, comme nous allons le voir, il y a tous les passages entre ces deux sous-familles.

Chez les Streptocidaridés, l'imbrication n'est d'ailleurs pas aussi généralisée que dans les Oursins primaires : elle est localisée en effet à la suture des plaques A avec les IA : ces dernières sont, le long de cette suture, taillées en biseau et chevauchent par-dessus les A. Au point de vue pratique, ce caractère est très facile à apprécier : il suffit d'examiner même des plaques IA isolées (cas fréquent, car, en raison même du peu de solidité de la suture, ces Cidaridés ne se rencontrent en général qu'en fragments) : on voit alors que la face externe se termine en biseau tranchant; sur la face interne de ce biseau, on observe le plus souvent une série de petites cannelures (voir fig. 18) :

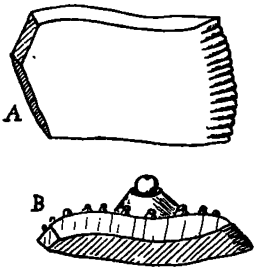

Fig. 18. — Une plaque A isolée d'un *Triadocidaris* du Trias de Saint Cassian, montrant les sutures biscautées et cannelées (type streptocidaridé).

A) face interne ; — B) vue de côté. (D'après Bather).

chacune des parties saillantes, ou denticules, de ces cannelures correspond, comme l'a montré BATHER (Bakony, p. 73) rectifiant DÖDERLEIN, à la fossette qui existe sur la suture de deux plaques A : il y a donc autant de denticules que de plaques A, ce qui permet de compter le nombre de ces dernières [26], même si

[26] Dans *Miocidaris*, il y en a seulement 4 par plaque IA, ce qui est un caractère archaïque; car les Cidaris récents en ont plus.

on ne possède que des fragments de plaques IA (il en va de même d'ailleurs chez les Stéréocidaridés). BATHER a de plus montré que l'imbrication est de moins en moins marquée à mesure qu'on se rapproche du péristome : cette disposition a évidemment pour résultat de consolider la région péristomienne, de manière à fournir un point d'appui rigide pour l'insertion des muscles masticateurs [27].

Ainsi, dans un même individu, on peut avoir le type streptocidaridé dans la région apicale et le type stéréocidaridé dans la région orale, ce qui montre que la distinction des deux sous-familles établies par LAMBERT ne correspond pas à une coupure nette. Les Streptocidaridés doivent d'ailleurs être polyphylétiques, c'est-à-dire que la consolidation du test a dû se produire progressivement dans des phylums différents.

On retrouve en effet ce caractère de l'imbrication dans des espèces très diverses :

Il se rencontre d'abord dans le seul genre de Cidaridé connu au Primaire (Carbonifère et Permien), *Miocidaris* Döderlein. Il est très fréquent au Trias, où il caractérise les genres *Miocidaris, Triadocidaris* Döderlein, *Anaulocidaris* Zittel, et quelques espèces rapportées en général à d'autres genres, par exemple *Cidaris* (*Microcidaris* pour LAMBERT et THIÉRY) *venusta* Münst. On le retrouve enfin dans des espèces isolées du Jurassique inf. et moyen : *Plegiocidaris Moorei* (Lias moyen), *Rhabdocidaris horrida* (Jurassique moyen) [28].

Quant aux autres caractères que nous avons qualifiés, théori-

---

[27] BATHER a développé de très intéressantes considérations sur les relations de cause à effet entre la rigidité du test et le développement des branchies externes (voir p. 61), considérées comme organe régulateur de la pression à l'intérieur du test de l'Oursin; mais cet exposé nous entraînerait à trop de détails anatomiques.

[28] BATHER et TORNQUIST ont signalé dans le Trias et le Lias des Oursins de type streptocidaridé qu'ils ont rapportés à des Diadématidés ou des Pédinidés; mais d'après LAMBERT ce sont des Cidaridés. — On verra aussi à ce sujet un travail récent de E. LÖRCHER, Neue Seeigelfunde aus dem Jura Württembergs (*Neues Jahrb. f. Min.*, Abt. 3, Beilage 64, 1930).

quement, d'archaïques, ils se répartissent, sans régularité absolue, parmi les Cidaridés secondaires et tertiaires : ils ne témoignent que d'une évolution d'ensemble, comme nous le verrons plus loin.

Cidaridés primaires et triasiques. — Le plus ancien Cidaridé connu est le *Miocidaris Cannoni* Jackson du Carbonifère inf. du Colorado : l'échantillon unique, à l'état de moule interne, est même, à plusieurs points de vue, mieux conservé que les spécimens permiens et triasiques du même genre.

Au Permien, le seul Cidaridé connu est *Miocidaris Keyserlingi* Geinitz (*Eotiaris* pour LAMBERT, cf. BATHER, p. 85), rare dans le « Magnesian limestone » d'Angleterre et dans le « Zechstein » d'Allemagne : c'est un Oursin streptocidaridé de très petite taille, mais les tubercules sont déjà crénelés, et les scrobicules parfois elliptiques et confluents.

Au Trias, les deux genres les mieux connus sont *Miocidaris,* à tubercules lisses, et *Triadocidaris* à tubercules crénelés : ces deux genres sont nettement streptocidarides ; *Anaulocidaris* possède encore des plaques IA à bord externe biseauté, mais dépourvues des cannelures caractéristiques des deux genres précédents : les plaques sont minces et les tubercules petits (caractère archaïque), mais en revanche les radioles, longtemps seuls connus, sont très grands et aplatis en spatules, de sorte qu'on doit avoir là un petit rameau aberrant (TORNQUIST).

Les autres Cidaridés triasiques sont connus presque uniquement par des radioles et n'ont pas d'intérêt spécial.

2° Formes à caractères évolués.

Chez certains Cidaridés, on observe des modifications qui tendent à une augmentation du nombre des pieds A et à leur meilleure utilisation. Comme l'a indiqué TORNQUIST, ces modifications peuvent se produire dans deux directions différentes (voir fig. 19) :

1° La disposition dite « *bisériée* » des pores A. Chez les Cidaridés normaux, les pores correspondants des plaques A successives sont rigoureusement superposés en colonnes verticales régulières, et ils sont dits alors « unisériés ». Mais il peut arriver que, de 2 en 2, ces pores s'écartent alternativement vers la droite et vers la gauche. Cette disposition « bisériée » caractérise le

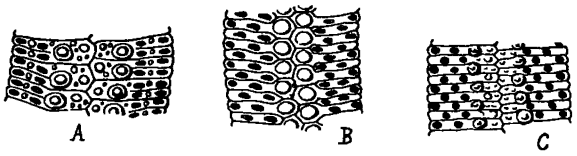

Fig. 19. — Variations de structure de l'aire A chez les Cidaridés.

A) *Paracidaris florigemma* Phillips sp. (Lusitanien) ; plaquettes A groupées deux à deux en majeures portant un gros granule mamelonné ; pores séparés par un petit granule (non conjugués).

B) *Diplocidaris miranda* Agassiz sp. (Lusitanien) ; pores conjugués, répartis en deux doubles colonnes.

C) *Diplocidaris Etalloni* De Loriol (Lusitanien) ; pores conjugués, plaquettes A non toutes semblables, mais portant de deux en deux un gros granule mamelonné.

(D'après Cotteau).

genre *Diplocidaris* Desor, et on voit qu'alors les pieds A, étant plus écartés les uns des autres, se gênent moins mutuellement [29]. *Diplocidaris* (fig. 5) est représenté par une quinzaine d'espèces qui s'échelonnent du Toarcien au Valanginien.

2° Le groupement, par 2 ou 3, de plaques A successives et dissemblables, pour former des éléments d'ordre supérieur, tous semblables, appelés « *plaques majeures* », la fusion des plaques élémentaires étant plus ou moins complètement réalisée.

Dans les Cidaridés normaux, les plaquettes A sont en effet toutes semblables, et elles ne portent que des tubercules secondaires (ou granules) non mamelonnés. Ici au contraire, certains de ces tubercules se développent et deviennent mamelonnés

---

[29] D'ailleurs, comme l'a montré TORNQUIST, la disposition bisériée n'apparaît que sur la face externe des plaques A, tandis que les pores restent encore unisériés sur la face interne. C'est là un exemple de plus (voir p. 19) du fait que les plaques du test s'accroissent et se modifient de l'intérieur vers l'extérieur.

(mais ils restent toujours imperforés) : ce développement ne se produit que de 2 en 2 ou de 3 en 3, caractère toujours très facilement appréciable. Enfin ce groupement des plaquettes A peut s'accompagner d'une soudure plus ou moins intime des plaquettes d'un même groupe, ce qui est en général plus difficile à apprécier.

D'ailleurs ces modifications ne semblent pas encore fixées d'une manière régulière : sur un même individu, on trouve des plaquettes A, tantôt toutes semblables, tantôt groupées par 2, tantôt par 3 : visiblement ce n'est là que la première indication d'un caractère que nous verrons se préciser définitivement chez les Glyphostomes et qui apparaît ici sporadiquement dans plusieurs phylums différents.

C'est d'abord le genre *Paracidaris* Pomel, dont les espèces s'échelonnent du Rhétien au Portlandien : la plus célèbre d'entre elles est le *Paracidaris florigemma* Phillips sp., dont les couronnes et les radioles sont extrêmement fréquents dans le Rauracien à faciès corallien de l'Est du Bassin de Paris.

Dans une espèce assez isolée de l'Hauterivien des Alpines (près Tarascon), dont Lambert a fait le genre *Alpicidaris*, on voit de même apparaître des soudures de plaquettes A.

Enfin dans 6 espèces groupées par Lambert dans son genre *Aulacocidaris* (Kimeridgien - Cénomanien), on voit encore les plaquettes A se grouper par 2 dans la région du péristome, c'est-à-dire là où se trouvent les plaquettes les plus anciennes et les plus évoluées.

3° Cidaridés normaux.

La grande masse des Cidaridés a jusqu'à présent résisté à toutes les tentatives de classification rationnelle : les caractères utilisés dans la spécification sont les suivants :

Allure plus ou moins sinueuse des aires A — nombre et disposition des granules qui peuvent orner les plaques IA entre les

cercles scrobiculaires — présence ou absence de crénelures sur les mamelons des tubercules primaires (tubercules dit crénelés ou non crénelés)[30] — présence ou absence de perforation au sommet du bouton de ces mêmes tubercules (dits alors perforés ou imperforés) — forme circulaire ou elliptique des cercles scrobiculaires : dans le premier cas, deux cercles contigus peuvent se joindre l'un à l'autre, en s'interrompant dans leur partie commune (scrobicules dits « confluents ») — pores d'une même paire arrondis et séparés alors le plus souvent par un granule, ou bien allongés horizontalement, et alors réunis par un sillon (pores dits « non conjugués » et « conjugués ») (voir fig. 19) — présence ou absence de dépressions ou « fossettes suturales » le long des lignes de suture des plaques coronales, — etc.

Enfin les radioles sont éminemment variables : les uns gardent une symétrie radiaire et peuvent être cylindriques allongés, ou bien renflés en massue, ou élargis en cône; d'autres acquièrent une symétrie bilatérale et prennent la forme de palettes ou de cuillères : d'après TORNQUIST, ces derniers indiqueraient une adaptation à la vie sur des fonds plus vaseux, mais en réalité cela ne semble guère se vérifier par les faits d'observation.

Actuellement donc, l'étude des Cidaridés est tout entière dans le domaine de l'empirisme, et même, peut-on dire, dans l'arbitraire subjectif. En simplifiant, et en écartant certaines formes rares, on peut s'en tenir, en première approximation, aux genres indiqués dans le tableau ci-après :

---

[30] Ce caractère, comme les autres, n'a qu'une valeur très relative, à tel point que M. LAMBERT, lui-même, vient de décrire dans une même espèce (*Cidaris pustolosa* A. Gras), à côté d'exemplaires à tubercules lisses, d'autres à tubercules plus ou moins complètement crénelés : J. LAMBERT, Considérations sur des Echinides du Valanginien de l'Yonne (*Bull. de la Soc. des Sc. hist. et nat. de l'Yonne*, année 1930, Auxerre, 1932).

CLASSIFICATION SOMMAIRE DES CIDARIDÉS.

		Formes primaires, triasiques ou liasiques, à plaques imbriquées (Streptocidaridés)	Test rigide (Stéréocidaridés) sauf rares exceptions		
			Pores unisériés		Pores bisériés
			Plaques A		
			toutes semblables	différenciées par 2 ou 3	
Tubercules lisses	Pores séparés..	*Triadocidaris*	*Cidaris*	*Alpicidaris*	
	Pores conjugués		*Leiocidaris*	*Aulacocidaris*	
Tubercules crénelés	Pores séparés..	*Miocidaris*	*Plegiocidaris*	*Paracidaris*	
	Pores conjugués		*Rhabdocidaris*		*Diplocidaris*

4° Annexe aux Cidaridés.

1° *Tiaréchinidés.* — Le type de la famille est *Tiarechinus* Neum., avec une unique espèce (*T. princeps*) rare dans le Trias de Saint-Cassien.

C'est une forme tout à fait aberrante : le test est rigide, l'ornementation et les radioles ressemblent à ceux des Cidaridés. Mais le péristome et le périprocte sont démesurément développés. De plus, les interambulacres ont une structure tout à fait particulière : on y trouve d'abord une plaque basicoronale unique, puis une unique rangée de 3 plaques, très allongées, et remplissant tout le reste de l'aire.

De la même localité provient le genre voisin *Lysechinus* Gregory; ici l'interambulacre est un peu différent : au-dessus de la plaque basicoronale unique viennent une deuxième rangée, formée de 2 plaques, puis une 3e et une 4e rangée formées chacune de 3 plaques.

Ces deux formes représentent vraisemblablement la fin de l'évolution d'un rameau tout à fait isolé. Ayant plus de 2 plaques par rangée IA, elles ne peuvent être rattachées aux Cidaridés, ni à aucun autre Oursin régulier : elles doivent dériver directement d'un ancêtre paléchinide; mais la suppression de l'imbrication des plaques et la réduction extrême du nombre des rangées d'IA témoignent d'une évolution avancée [31].

2° *Tétracidaridés.* — Ce petit groupe spécial a été créé pour 2 échantillons aberrants du Néocomien néritique des chaînes subalpines, *T. Reynesi* Cotteau et *Tetracidaris Kiliani* Savin. On peut les définir brièvement comme des Cidaridés dans lesquels il apparaît, à partir de l'équateur et au-dessous, 4 colonnes de plaques IA (au lieu de 2) par aire IA; les autres caractères sont ceux des Cidaridés normaux, sauf que les pores se disposent en 2 colonnes, comme dans *Diplocidaris*. On peut donc voir là le début avorté d'une tendance à la multiplication des plaques analogue à celle qui, au Primaire, nous avait conduits aux Paléchinides. Ce serait ainsi le réveil, chez des *Diplocidaris* crétacés, d'une tendance archaïque. Il est possible d'ailleurs que cette tendance n'ait jamais été fixée et qu'il s'agisse là simplement de monstruosités individuelles.

---

[31] LAMBERT a récemment développé des idées nouvelles fort intéressantes sur les affinités du *Tiarechinus* avec les Arbacidés; voir plus loin, p. 111, note 77.

V. — LES GLYPHOSTOMES OU OURSINS RÉGULIERS SECONDAIRES, TERTIAIRES ET ACTUELS AUTRES QUE LES CIDARIDÉS

1° Principales modifications survenant chez les Glyphostomes à partir de Cidaris.

A. — Péristome et appareil masticateur.

a) *Scissures péristomiennes : Holostomes et Glyphostomes.*

Chez tous les Oursins réguliers vivants autres que les Cidaridés, on constate l'existence de 5 paires de « *branchies externes* » : ce sont de petites houppes filamenteuses, diverticules de la cavité générale, qui, flottant dans l'eau en dehors du test de l'Oursin, permettent aux liquides internes de venir s'y oxygéner.

Pour les Paléontologistes, ces branchies externes ont une importance particulière, car leur présence se traduit sur le squelette : chaque branchie sort en effet du corps de l'Oursin en utilisant une petite fissure ménagée sur le bord du péristome, dans les plaques IA, tout près de l'endroit où celles-ci se soudent avec les plaques A. Sur le test des Oursins fossiles, on peut ainsi voir 10 de ces « *scissures* », qui entaillent le contour régulier du bord péristomien : l'Oursin est dit alors « *glyphostome* » (= bouche fissurée) (voir fig. 20).

Au contraire, dans tous les Oursins primaires et dans les Cidaridés, le bord péristomien est continu : ce sont des « *holostomes* » (= bouche entière), et on peut voir en effet que, chez

les Cidaridés vivants, il n'y a point de branchies externes. En revanche ces mêmes Cidaridés possèdent 5 organes internes spéciaux, sortes de petits sacs membraneux appelés « organes de Stewart » : comme ces organes sont très développés précisé-

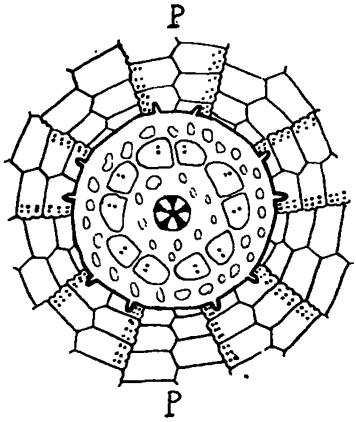

Fig. 20. — Schéma de la région péristomienne d'un Glyphostome.

Au centre, les 5 dents; dans l'aire péristomienne, 10 grandes plaques porifères (A primordiales) et de nombreuses petites plaquettes irrégulières (non A); scissures branchiales sur les plaques A basicoronales; rangée basicoronale formée par l'alternance de 2 A et de 2 IA, inégales deux à deux, le maximum de symétrie se trouvant réalisé par le « plan de Loven », PP.

ment chez les Cidaridés dépourvus de branchies externes, on les qualifie souvent de « *branchies internes* », bien que leur rôle respiratoire soit très douteux. On ne peut naturellement pas les voir dans les fossiles. Ces branchies internes manquent dans les Glyphostomes vivants, sauf dans la famille des Echinothuridés, qui peut ainsi être caractérisée par cette particularité [32].

De sorte qu'au point de vue des branchies les caractères des Echinides réguliers s'établissent de la manière suivante :

1° Holostomes (pas de branchies externes)	A) — Sûrement pas de branchies internes : Cidaridés vivants.
	B) — Probablement pas de branchies internes : Cidaridés fossiles, Palechinides, *Bothriocidaris*.
2° Glyphostomes (branchies externes)	A) — Branchies internes : Echinothuridés vivants.
	B) — Sûrement pas de branchies internes : autres Glyphostomes vivants.
	C) — Probablement pas de branchies internes : Glyphostomes fossiles (sauf Echinothuridés).

[32] LUDWIG et les SARASIN (in DUNCAN) ont aussi indiqué des organes de Stewart rudimentaires dans *Diadema* (Glyphostome vivant).

La « glyphostomie » est d'ailleurs plus ou moins marquée. Ainsi chez les Arbacidés, et en particulier chez les *Arbacia* vivants, on constate que les scissures branchiales sont à peine indiquées : le passage des branchies externes est marqué par un simple repli de la couche interne des plaques A, repli qui vient s'appliquer extérieurement comme une doublure sur la face externe de ces mêmes plaques : aussi certains tests d'Arbacidés fossiles apparaissent comme presque holostomes.

Il est évident que les Glyphostomes doivent en principe dériver des Holostomes. BATHER (1911, p. 251), qui a développé à ce sujet d'intéressantes hypothèses, rappelle que dans le jeune Oursin les branchies externes apparaissent avant les scissures péristomiennes : ainsi les Holostomes les plus évolués pouvaient déjà posséder des branchies externes et réaliser ainsi le passage aux Glyphostomes.

b) *Plaques basicoronales et péristomiennes.*

1° *Type normal.* — La presque totalité des Oursins réguliers montrent autour de la bouche une seule rangée de 10 plaques péristomiennes (voir fig. 20) portant des « ambulacres buccaux » spécialement différenciés : on peut les considérer comme étant les 10 plaques A primordiales qui ont glissé dans le péristome. Elles y sont entourées par un nombre variable de plaques non porifères, irrégulièrement distribuées : ce peuvent être, soit des plaques IA (ou A après perte de leurs pores) ayant glissé dans le péristome, soit des plaquettes surnuméraires nées sur place : pour ne rien préjuger de leur origine, nous les nommerons, avec JACKSON, « plaques non-ambulacraires ».

Cette structure est, comme on le voit, différente de celle des Cidaris. Mais, comme dans les Cidaris, la rangée basicoronale n'est plus formée par les plaques A ou IA primordiales : on y voit alterner 2 A et 2 IA.

Dans le jeune, on passe par un stade identique à celui décrit plus haut pour les jeunes Cidaris : les IA primordiales sont

encore en place à la base de la couronne, et les A primordiales sont seules à occuper l'aire péristomienne autour de la bouche.

2° *Type des Echinothuridés.* — Dans les genres vivants de cette famille (*Phormosoma* et *Asthenosoma*), l'aire péristomienne ne contient qu'un grand nombre de plaques toutes A, disposées très régulièrement en 10 colonnes (fig. 21), et de fait, dans la rangée basicoronale, on constate qu'à chaque aire IA ne correspond qu'une seule plaque IA : ces 5 plaques IA basicoronales représentent donc, comme dans les stades jeunes décrits plus haut, les 5 plaques IA primordiales, restées sur place sans avoir glissé dans le péristome. Les Echinothuridés gardent donc de ce chef un caractère primitif.

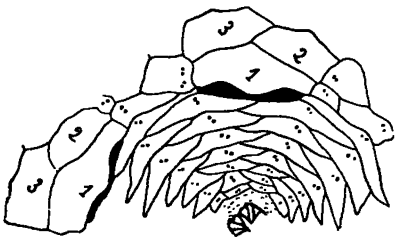

Fig. 21. — Aire péristomienne de *Phormosoma*.

Toutes les plaquettes péristomiennes sont porifères : les plaques IA primordiales (1) sont restées en place dans la rangée basicoronale; 2, 3 = plaques IA de la 2e rangée. En noir, scissures péristomiennes.

(D'après Jackson).

3° *Type des Arbacidés.* — Dans divers Arbacidés vivants (*Arbacia, Pygmaeocidaris, Habrocidaris*), on peut voir dans la bordure péristomienne 5 plaques IA impaires, qui représentent

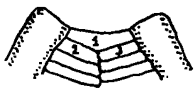

Fig. 22. — Bordure péristomienne de *Magnosia Peroni* (Bathonien) montrant la plaque IA primordiale (1) encore en place dans la rangée basicoronale, comme dans les Arbacidés actuels. (D'après Lambert et Thiéry).

sans doute les plaques IA primordiales, comme chez les Echinothuridés. L'effacement des lignes de suture rend souvent ces plaques difficiles à individualiser ; néanmoins Lambert et Thiéry (1909, p. 269, pl. VII, fig. 18) ont pu en retrouver dans un Arbacidé fossile (*Magnosia*, fig. 22) : on peut donc admettre

avec JACKSON que c'est là un caractère de cette famille. La membrane péristomienne y montre son type normal.

c) *Différenciations pérignathiques.*

Nous savons que chez les Cidaridés les différenciations pérignathiques se réduisent à des « *apophyses* » projetées vers le haut par le bord péristomien des plaques IA basicoronales.

Des apophyses analogues existent aussi chez les Glyphostomes; mais, en relation avec l'augmentation de largeur des aires A qui se manifeste dans ce groupe, on voit apparaître aussi sur les plaques A basicoronales des différenciations pérignathiques : ce sont les « *auricules* » (fig. 23). D'ailleurs ces

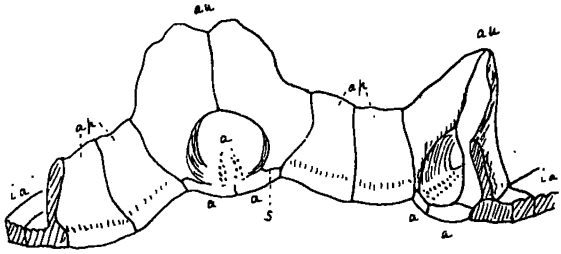

Fig. 23. — Ceinture pérignathique d'un *Diadema* vue de l'intérieur.

ap = apophyses portées par les plaques IA (*ia*) basicoronales; — *au* = auricules soudées en arc et portées par les premières plaques A (*a*) auxquelles elles se soudent par une suture (*s*).

(D'après Jackson).

auricules ne sont pas de simples excroissances des plaques A comme les apophyses l'étaient des plaques IA : ce sont des pièces soudées aux plaques A, suivant une ligne de suture visible : tantôt les auricules des deux plaques contiguës restent séparées, tantôt elles se recourbent et se rejoignent pour former un *arc* (d'où le nom d'auricule) au-dessus du milieu de l'aire A : cette soudure, ainsi que le développement relatif des apophyses (ces dernières n'étant quelquefois pas du tout marquées) paraissent ne fournir que des caractères très variables, souvent dans une même espèce. Le terme de cette évolution des

auricules semble être réalisé dans *Echinometra* (Echinidé), où les auricules soudées en arc sont extrêmement hautes.

Par contre un type spécial est montré dans la famille des Echinothuridés : dans *Phormosoma* on voit que chaque auricule se compose de deux pièces, dont la plus basse se soude à la plaque A et supporte à son tour la plus élevée.

d) *La lanterne.*

Les *dents* peuvent être *cannelées* (section transversale en V), comme chez les Cidaridés, ou *carénées* (section transversale en T, la branche impaire du T étant radiale et dirigée vers l'intérieur).

Les *épiphyses* peuvent rester basses, comme chez les Cidaridés, ou au contraire devenir très élevées et arquées, de manière à venir se souder l'une à l'autre dans le plan médian de chaque pyramide, formant ainsi un « *arc épiphysaire* », qui sépare la fenêtre externe de la fenêtre basilaire, par où sort la base de la dent (fig. 24).

Ces caractères permettent une division des Glyphostomes en 3 groupes, comme l'a proposé JACKSON :

1° *Aulodontes :* dents cannelées, épiphyses basses, non jointives;

2° *Stirodontes :* dents carénées, épiphyses basses, non jointives;

3° *Camarodontes :* dents carénées, épiphyses élevées, soudées en arc.

Ces trois groupes représentent 3 stades d'évolution progressive : de fait les Cidaridés ont les caractères des Aulodontes.

D'ailleurs les lanternes des Glyphostomes se distinguent à première vue de celles des Cidaridés par leur fenêtre externe échancrant très profondément la face externe de la pyramide, tandis que chez les Cidaridés cette échancrure est à peine indi-

quée. Comme dans les Cidaridés, la lanterne a un aspect très élancé, l'angle au sommet des pyramides étant très aigu : néanmoins les Echinothuridés (*Phormosoma*), qui ont une lanterne très trapue, très large par rapport à sa hauteur, comme dans les Paléchinides et les jeunes Cidaris (voir p. 37), ont gardé de ce chef un caractère primitif.

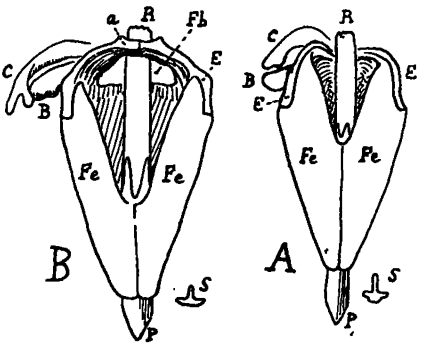

Fig. 24. — Une pyramide de la lanterne chez les Glyphostomes.

A) Type stirodonte (*Arbacia*) ; épiphyses non soudées en arc.

B) Type camarodonte (*Tripneustes*) ; épiphyses soudées en arc.

P = pointe de la dent ; — S = section (carénée) de la dent ; — R = racine de la dent ; — C = compas ; — B = bras ; — E = épiphyses soudées en B en un arc épiphysaire (*a*) ; — Fb = fenêtre basilaire limitée dans la fig. B par cet arc ; — Fe = face externe de la pyramide, profondément échancrée par la fenêtre externe, qui dans la fig. A n'est point séparée de la fenêtre basilaire.

(D'après Jackson).

B. — Système apical et périprocte.

a) *Système apical.*

Ses variations, d'ailleurs peu importantes, ne semblent point avoir un grand intérêt phylogénique. La plupart des Glyphostomes secondaires ont un système apical *dicyclique*, du type décrit plus haut chez les Cidaris. Ce caractère, qui doit être, nous le savons déjà (voir p. 19), considéré comme primitif, se retrouve en effet dans les stades jeunes de tous les Oursins (voir fig. 25, A, B). Mais quelques Glyphostomes tertiaires et actuels (par ex. les Echinothuridés et divers genres épars dans différentes familles) montrent une évolution vers le type *monocyclique*.

Jackson a fait une étude approfondie de ces variations [33], et il

[33] Voir aussi l'ouvrage de Mercier, cité plus haut (p. 50).

semble bien que ces types monocyclique et dicyclique n'aient point l'importance qu'on leur attribuait autrefois : dans un même genre on pourra trouver des espèces normalement dicycliques et d'autres monocycliques. Bien souvent, certaines ocellaires seulement s'insèrent entre les génitales pour venir border le périprocte : c'est le type « *hémiolicyclique* » (fig. 25, C, D) qui peut ainsi donner naissance au type monocyclique. Fréquemment, on trouve, dans une même espèce, des individus aberrants.

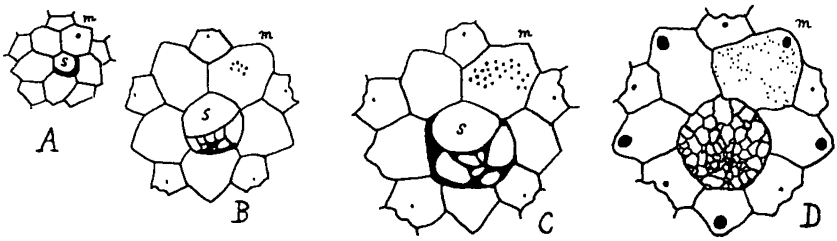

Fig. 25. — Développement ontogénique de la région apicale dans un Glyphostome, *Strongylocentrotus droebachiensis*.

Grossissement : 13 pour les fig. A, B, C; — 2 pour la fig. D.

A) Stade très jeune (oursin de 1 mm. 2 de diamètre); apex dicyclique; pas de pores génitaux ni ocellaires; un seul pore madréporique sur le madréporite (*m*); grande plaque suranale (*s*).

B) Stade de 4 mm. de diamètre; les pores ocellaires ont apparu; plusieurs pores madréporiques; plaquettes périproctales à côté de la suranale.

C) Stade de 7 mm. de diamètre; les pores madréporiques se multiplient; 2 ocellaires s'insinuent entre les génitales et touchent le périprocte; la suranale commence à perdre sa prédominance sur les autres périproctales.

D) Adulte de 66 mm.; apex du type hémiolicyclique, pores génitaux bien visibles; plaque madréporique devenue presque entièrement poreuse; suranale définitivement perdue dans les autres périproctales.

(D'après Jackson).

Les quelques anomalies que l'on observe dans le nombre et la disposition des pores génitaux ou ocellaires, dans les caractères du madréporite, dans l'ornementation des ocellaires ou des génitales, ne semblent pas avoir grand intérêt et ne donnent que des caractères génériques ou spécifiques.

En somme la considération du système apical n'est d'aucun secours pour comprendre l'évolution générale du groupe, ni pour sa classification.

b) *L'aire périproctale.*

Il en est autrement de l'aire périproctale, où nous avons à décrire des cas particuliers intéressants.

A) *Type salénidé.* — Dans la très grande majorité des Oursins, l'aire périproctale est garnie de petites plaquettes irrégulièrement disséminées. Mais dans le jeune, il apparaît d'abord, dans cette aire, une seule plaque, qui reste plus ou moins longtemps prédominante par ses dimensions : on l'appelle la plaque « *suranale* » et on a parfois voulu y voir l'homologue de la plaque centro-dorsale des Echinodermes fixés (fig. 25, A, B, C).

Or, chez certains Glyphostomes, on retrouve dans l'adulte des dispositions analogues : l'aire périproctale y est recouverte (sauf bien entendu l'orifice anal, entouré d'un reste de membrane périproctale) par une ou plusieurs plaques « *suranales* » : on a proposé de grouper ces Oursins sous le nom de Salénidés : ils sont très facilement reconnaissables à l'état fossile, car la ou les plaques suranales, soudées au système apical, sont conservées dans les fossiles (non caduques), alors que dans le type habituel les plaques péristomiennes sont toujours caduques.

Dans ces Salénidés, on peut distinguer les deux types suivants (voir fig. 26, B, C) :

1° Le type *salénien,* dans lequel la surface pentagonale laissée libre entre les 5 génitales est remplie par une grande plaque pentagonale suranale : ce qui reste du périprocte apparaît alors comme une perforation à l'emporte-pièce dans ce pavage régulier, perforation pratiquée excentriquement aux dépens de la suranale et des génitales voisines : la région apicale de l'Oursin montre alors une symétrie bilatérale très nette par rapport à un plan dont nous étudierons plus loin l'orientation (voir p. 88) : c'est le cas dans les Salénidés suivants : *Salenia, Goniophorus, Peltastes, Poropeltaris;*

2° Le type *acrosalénien*, où en général la plaque suranale se subdivise, de manière que le centre du périprocte est occupé par un pavage de plusieurs suranales rejetant encore l'anus excentriquement : genres *Acrosalenia, Pseudosalenia, Heterosalenia.*

B) *Type arbacidé.* — Il est réalisé dans la famille des Arbacidés (fig. 26, A) : ici l'anus reste central, de sorte que la structure de l'appareil apical a moins attiré l'attention : elle n'en est pas moins assez particulière : le périprocte est occupé par 4 ou 5 grandes plaques triangulaires, articulées par leur base au bord des génitales et dont les sommets convergent vers le centre : ces plaques forment donc comme une petite pyramide pen-

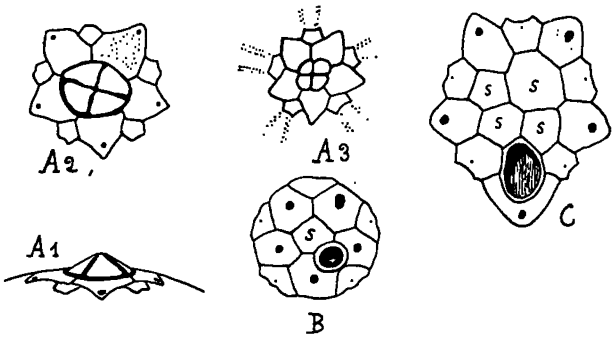

Fig. 26. — Divers types d'appareil apical chez les Glyphostomes.

A) Type des Arbacidés : A1 vu de profil en perspective dans *Arbacia;* — A2 vu de face dans *Arbacia;* — A3 dans *Goniopygus peltatus* (Crétacé du Portugal), d'après De Loriol.

B) Type des Salénidés, dans *Salenia : s* = suranale unique; anus rejeté en arrière dans le plan salénien; sur le madréporite on ne voit qu'un seul gros pore irrégulier.

C) Type des Acrosalénidés, dans *Acrosalenia : s* = suranales multiples; anus rejeté en arrière dans le plan de Loven.

tagonale, ou valvule élevée, au sommet de laquelle se trouve l'anus : malheureusement cette disposition n'est ordinairement pas visible chez les fossiles, ces plaques valvulaires étant caduques : nous y reviendrons en étudiant cette famille.

C) *Type hémicidaridé.* — Il s'écarte assez peu du type normal et semble faire passage au type acrosalénien : les plaquettes

périproctales y sont solides et articulées aux génitales : malheureusement elles ne sont que très rarement conservées : ce type a été observé dans le genre *Hemicidaris* (par ex. dans *H. langrunensis*).

En résumé, on voit que deux hypothèses sont possibles :

A) On peut considérer ces différenciations, en particulier le type salénien, comme un caractère primitif qui se serait perdu dans la grande majorité des Oursins adultes;

B) Ou au contraire, et plus vraisemblablement, on peut concevoir qu'elles sont dérivées secondairement du type normal, par des intermédiaires tels que *Hemicidaris* d'abord, le type acrosalénien ensuite : la diminution du nombre des plaques anales, leur articulation ou leur disposition en valvules serait alors un caractère d'évolution progressive.

C. — Plaques coronales.

Le caractère dominant des Cidaridés par rapport aux Glyphostomes est le peu de développement qu'y offrent les zones A par rapport aux IA; comme d'autre part les pieds A des Cidaris sont relativement courts, il en résulte que l'animal est incapable de se fixer solidement au fond : aussi vit-il seulement dans des zones assez profondes pour n'être point entraîné par le mouvement des vagues. Pour pénétrer dans des zones plus littorales, il n'a que deux moyens : — ou bien s'enfoncer dans le sable ou la vase, et c'est ce que font la plupart des Oursins irréguliers, — ou bien augmenter ses appareils de fixation, et par conséquent la grandeur, le nombre et la liberté d'action de ses pieds A : c'est dans cette dernière direction qu'ont évolué les Glyphostomes.

Les modifications qui en résultent portent sur trois points différents : la structure des zones A, celle des zones IA, celle des piquants et tubercules.

a) *Structure des zones ambulacraires.*

La donnée architecturale primitive est la suivante : 2 colonnes de petites plaquettes A, ou « *assules* », dont chacune porte une paire de pores correspondant à un seul pied A [34].

Les Cidaridés s'en tiennent à la lettre à cette donnée : pour augmenter le nombre des pieds A, le seul moyen est donc d'augmenter le nombre des assules : ces dernières en deviennent alors d'autant moins hautes, et par conséquent relativement allongées horizontalement : cet allongement ne pouvant se prolonger beaucoup sans nuire à la solidité de l'ensemble, l'aire A reste relativement étroite, trop étroite pour qu'il puisse s'y développer de véritables tubercules, porteurs de gros piquants.

Formation de plaques composées ou « majeures ». — Les Glyphostomes tournent la difficulté de la manière suivante : pour élargir les zones A et par suite augmenter le pouvoir de fixation de l'animal, il s'y produit des soudures entre assules A superposées : un certain nombre de ces « assules » dites « élémentaires » se soudent pour former une *plaque composée,* ou « *majeure* », qui porte dès lors plus de deux paires de pores : la plaque majeure; étant plus haute par rapport à sa largeur que la plaque élémentaire, pourra sans inconvénient devenir plus large : ainsi l'aire A s'élargira. Cet élargissement aura pour conséquence le développement de tubercules supportant de gros piquants, destinés à la locomotion ou à la protection de l'aire A ainsi élargie, et rétablissant ainsi l'équilibre entre les aires A et IA. *Chaque majeure portera donc un gros tubercule* au moins. Et en principe, l'ornementation de chaque majeure se répétera, identique à elle-même, sur les majeures voisines, puisque la plaque majeure est devenue la *nouvelle unité architecturale* de l'aire.

---

[34] Voir plus loin une exception dans le genre *Goniophorus* (Salénidé).

Cette dernière remarque est pratiquement fort importante. En effet il est souvent très difficile, sur les Oursins vivants et plus encore sur les fossiles, de voir les sutures des plaquettes, et par conséquent de reconstituer les contours des majeures. *En pratique* on s'appliquera à voir à combien de paires de pores correspond un tubercule (ou plus généralement un élément métamérique de l'ornementation) de l'aire A : on aura alors le nombre d'assules soudées en une majeure. Dans certains cas, il arrive que les majeures ne sont pas toutes tuberculées, ou bien que les tubercules se disposent en rangées alternantes, de sorte que l'élément métamérique de l'ornementation correspond à plus d'une majeure : on pourra alors examiner la ligne de suture qui parcourt verticalement le milieu de l'aire A : comme les majeures alternent de part et d'autre de cette suture, cette dernière décrit un trajet en zigzag, chaque indentation correspondant à une majeure : il suffira alors de voir à combien de paires de pores correspond une de ces indentations (le genre *Toxopneustes* fournirait une bonne illustration de cette méthode; voir p. 120, note 92).

On dit qu'un Oursin est « *oligopore* » quand les paires de pores sont groupées par 3 au maximum sur une même majeure, « *polypore* » quand chaque majeure porte plus de 3 paires de pores; on emploie aussi les expressions de « pores *unisociés* » quand il n'y a pas de majeures, « *bi-* ou *trisociés* » pour les Oligopores, « 4- et en général *plurisociés* » pour les Polypores.

Mode d'association des plaquettes élémentaires. — Il peut arriver que les plaquettes élémentaires gardent la disposition qu'elles avaient chez les Cidaris, c'est-à-dire qu'elles s'étendent d'un bord à l'autre de la demi-aire A : nous dirons alors que ce sont des assules « *primaires* ». Mais souvent certaines assules, comprimées les unes contre les autres, perdent en largeur : elles cessent alors de s'étendre sur toute la largeur de l'aire A et se rassemblent sur le bord externe de cette aire : on dit que ce sont des assules « *secondaires* » ou « *demi-plaques* ». Ceci posé,

ces deux types d'assules peuvent s'associer en majeures suivant l'un des types fondamentaux suivants, dénommés par DUNCAN (1885) d'après des genres dans lesquels ils sont typiquement réalisés (fig. 27) :

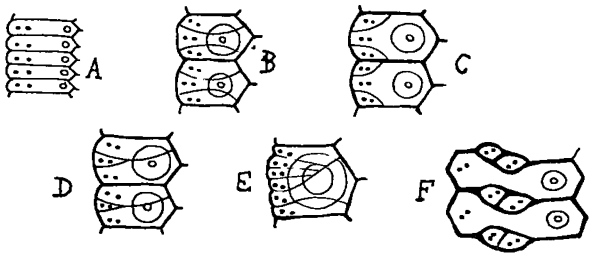

Fig. 27. — Schéma montrant les divers types d'association des plaquettes A en majeures chez les Glyphostomes.

A) type cidaroïde; — B) type diadémoïde; — C) type arbacioïde; — D) type échinoïde; — E) type phymosomoïde; — F) type échinothuroïde.

1° Type *cidaroïde :* seulement des assules primaires, non fusionnées en majeures;

2° Type *diadémoïde :* chaque majeure se compose d'assules primaires superposées : il y en a en général 3, parfois 2 seulement près du périprocte;

3° Type *arbacioïde :* chaque majeure comprend une assule primaire médiane encadrée de 2 demi-plaques;

4° Type *échinoïde :* chaque majeure est composée de 2 assules primaires, entre lesquelles s'intercale une demi-plaque;

5° Type *phymosomoïde :* chaque majeure comprend plus de 3 assules disposées en éventail, les assules supérieure et inférieure au moins étant primaires : l'Oursin est donc polypore;

6° Type *échinothuroïde :* chaque majeure possède une grande assule primaire, accompagnée, sur ses bords inférieur ou supérieur, de deux petites assules secondaires médianes, c'est-à-dire ne touchant aucune des sutures qui limitent la demi-aire A. Ce type très spécial est réalisé dans la famille des Echinothuridés : le test y est flexible et partiellement membraneux, à plaques

coronales non jointives, de sorte que les assules secondaires ne sont pas soudées aux primaires, mais simplement intercalées dans la membrane qui sépare ces dernières. On voit aussi des demi-plaques médianes dans le genre très rare *Nötlingaster* (Echinidé, Sénonien) [35].

Il y a, bien entendu, tous les passages entre ces divers types d'association : le type cidaroïde conduit ainsi au type diadémoïde, et ce dernier donne ensuite, soit le type arbacioïde, soit le type échinoïde.

De plus, souvent les complications vont encore plus loin, par suite de l'augmentation du nombre des assules composantes : et alors les divers types fondamentaux perdent de leur netteté : ainsi dans le type échinoïde il y a souvent plusieurs demi-plaques intercalaires au lieu d'une seule : on a alors des formes qui pourraient aussi bien être rapportées au type phymosomoïde.

Il ne faut donc pas trop s'illusionner sur la valeur de ces types fondamentaux et se contenter de décrire la structure caractéristique de chaque genre ou groupe. Les types diadémoïde, échinoïde, arbacioïde, sont souvent impossibles à reconnaître sur les fossiles, les sutures devenant indistinctes : toutefois, dans le type phymosomoïde, elles sont presque toujours visibles sous la forme de fines stries sur les flancs des mamelons tuberculaires.

Disposition des pores. — C'est elle qui fournit les caractères *le plus souvent utilisés,* car ils sont visibles sur des échantillons même mal conservés (voir fig. 28).

Dans le cas le plus simple, les paires de pores d'une même majeure restent disposées sur une seule colonne verticale : cette colonne étant la même pour toutes les majeures successives, il

---

[35] Voir sur ce genre deux notes récentes de G. Checchia Rispoli (*Boll. R. Uff. geol. d'Italia,* vol. 45 [1930] et 46 [1931]).

s'ensuit que les paires de pores se succèdent tout le long de l'aire A suivant un même méridien : les pores sont dits alors « *unisériés* » ou « *unigéminés* », et offrent ainsi le même aspect que chez les Cidaridés normaux.

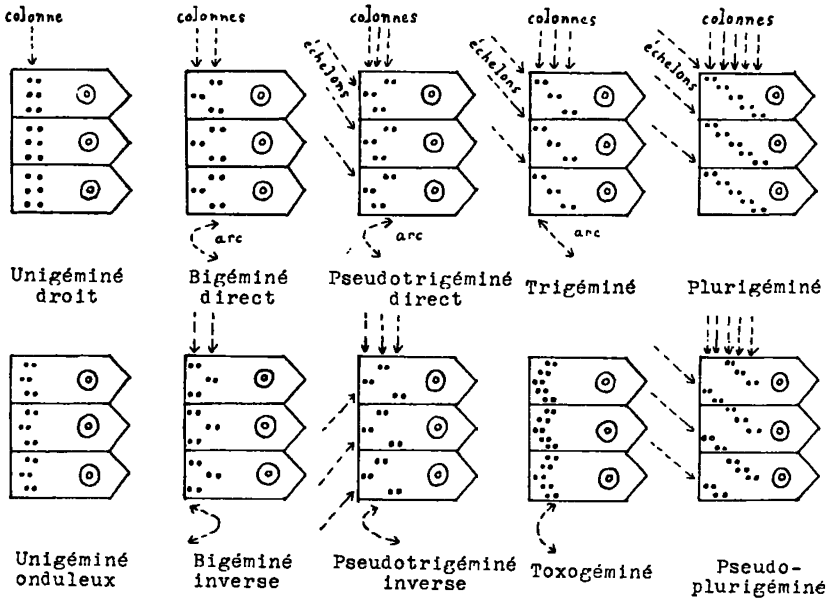

Fig. 28. — Schéma montrant les divers types de sériation des pores chez les Glyphostomes.

Parfois toutes les paires de pores restent rigoureusement en ligne droite (*Salenia, Orthopsis*). Mais souvent les paires de pores correspondant à chaque majeure se recourbent légèrement en arc autour du tubercule de ladite majeure : la zone porifère, formée de la succession de ces arcs ainsi bout à bout, devient un peu onduleuse : cette disposition, soit dit en passant, permet d'apprécier facilement le nombre d'assules associées en une majeure, car il suffit de compter le nombre de paires de pores d'un de ces arcs élémentaires. Les zones porifères, *unigéminées* dans ces deux cas, sont dites « *droites* » dans le premier, « *onduleuses* » dans le second.

Un stade ultérieur, correspondant à un élargissement de la zone porifère, se produit quand l'arc se tend : alors les couples de pores du milieu des arcs se trouvent rejetés à l'extérieur, et ils dessinent une première ligne porifère : quant à ceux des extrémités de l'arc, ils restent rarement superposés dans une même majeure et dessinent habituellement deux autres lignes plus ou moins distinctes; la zone porifère est dite alors « *pseudotrigéminée* » : on la reconnaît surtout à ce que les pores apparaissent groupés par 3 en une série d'échelons obliques : ils sont pseudotrigéminés « *directs* » quand la grande branche de l'arc est la branche supérieure, « *inverses* » dans le cas contraire, très rare (ex. *Micropedina*).

Enfin il peut arriver que l'arc se détende, de manière à ce que les 3 paires de pores d'un même échelon oblique appartiennent à la même majeure : on voit alors très nettement 3 colonnes de pores : c'est le type « *trigéminé* », qui n'est réalisé nettement que dans peu de genres (ex. *Leiopedina*).

Quand, au contraire, les pores des deux extrémités de l'arc sont exactement superposés dans une même majeure, les pores se disposeront suivant 2 colonnes seulement, l'interne étant deux fois plus fournie que l'externe : c'est le type « *bigéminé* » ordinaire ou « direct »; tandis que dans le type bigéminé « inverse », la colonne externe serait deux fois plus fournie que l'interne. Enfin, on a parfois (dans quelques rangées de plaques près du péristome chez certaines *Hemipedina*) un type « *pseudobigéminé* », où la colonne la moins fournie est constituée par les pores supérieurs (ou inférieurs) de chaque majeure [36].

Dans les Oursins polypores, les dispositions unigéminées, bigéminées, pseudotrigéminées, ou trigéminées, sont aussi réalisées. Mais bien souvent les pores sont tellement nombreux

---

[36] Chez les Glyphostomes oligopores, ces types bigéminés n'ont guère qu'une existence théorique; la disposition bigéminée ne se manifeste nettement que chez les Polypores, et alors les colonnes de pores apparaissent aussi fournies l'une que l'autre.

dans chaque arc que leur groupement en colonnes n'apparaît point : on dit alors qu'ils sont « *toxogéminés* ».

Ces divers caractères, qui ont l'avantage d'être toujours facilement visibles, jouent un rôle de premier ordre dans la définition et la détermination pratique des genres. Leur signification physiologique se conçoit aisément : en se disposant sur plusieurs colonnes, les pieds A, à nombre égal, se gênent moins mutuellement : leur champ d'action est élargi et la partie active de l'aire A s'étend.

Variations de structure le long d'une même aire A. — Les plaques coronales A et IA se formant au contact des ocellaires, on voit que dans une même aire A, les plaques seront d'autant plus jeunes qu'on se rapprochera plus du périprocte : ainsi dans la région périproctale, la structure de cette aire A gardera souvent des caractères plus primitifs : par exemple les assules n'y seront pas encore fusionnées en majeures; ou bien les types diadémoïde, oligopore, unigéminé, etc..., y précéderont respectivement les types arbacioïde ou échinoïde, polypore, pseudotrigéminé, etc...; il n'y aura que de simples granules, au lieu de vrais tubercules (exemples, fig. 29 et 30).

Inversement, au voisinage du péristome, les pores se pressent et s'entassent souvent d'une manière un peu désordonnée : la multiplication du nombre des pieds A fixateurs dans cette région a en effet une signification physiologique évidente.

Bien entendu, dans les descriptions et les diagnoses, on ne tiendra pas compte de ces variations tant qu'elles restent au voisinage immédiat du péristome ou du périprocte. Au contraire quand elles s'étendent sur une longueur notable de l'aire A, il importe de les décrire : l'ambulacre est dit alors « *hétérogène* ». Typiquement on aura une structure plus compliquée sur la face inférieure que sur la face supérieure, mais en pratique les cas les plus divers peuvent se présenter : ainsi dans les *Phymosoma* (Polypores), les pores sont bigéminés sur la face supérieure, unigéminés onduleux à l'ambitus et toxogéminés ou

plurigéminés sur la face inférieure; dans les *Hemicidaris*, toute la face supérieure ne montre que des assules primaires granu-

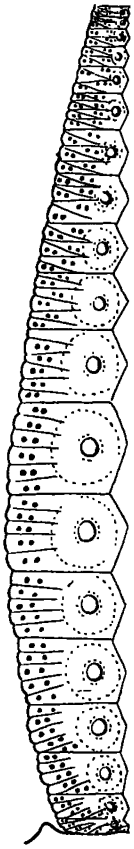

Fig. 29. — Aire ambulacraire de *Phymosoma* montrant la variation de la sériation des pores : pores bigéminés dans le haut, unigéminés onduleux à l'ambitus, plurigéminés dans le bas.

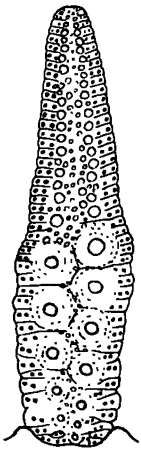

Fig. 30. — Aire ambulacraire hétérogène de *Hemicidaris*.

Dans le haut, simples primaires granulifères ; dans le bas, apparition brusque de majeures tuberculifères.

(D'après Cotteau).

lifères, tandis que sur la face inférieure on a des majeures trisociées et tuberculifères, etc...

Pratiquement, les caractères qu'on fera intervenir en pre-

mière ligne dans les diagnoses (voir le tableau II) seront ceux observés sur la face supérieure au voisinage de l'ambitus.

Remarque : interprétation mécanique de la soudure des plaquettes A. — M. L. HAWKINS (The anterior ambulacrum of *Echinocardium cordatum* and the origin of compound plates in Echinoids, *Proc. of the Zool. Soc. of London,* 1913) a développé à ce sujet des considérations théoriques très intéressantes. Pour lui cette soudure est due à la « pression de croissance ». En effet, dans les Cidaridés, les plaques A successivement formées dans la région orale peuvent glisser tout le long de l'aire A, parcourir toute cette aire, et finalement pénétrer dans l'aire péristomienne; en effet les plaques A coronales qui bordent l'aire péristomienne ne portent aucune différenciation pérignathique spéciale (il n'y a pas ici d'auricules); chacune des plaques coronales peut donc devenir, à son tour, basicoronale. Au contraire, chez les Glyphostomes, les plaques A basicoronales sont, dès le début, spécialement différenciées et non remplaçables par les autres plaques A coronales qui leur sont superposées; aussi ces dernières ne peuvent glisser dans l'aire péristomienne. Il en résulte d'abord que cette aire, dont les contours sont ainsi arrêtés dès les premiers stades du développement de l'Oursin, garde un diamètre constant, c'est-à-dire reste très petite même quand l'Oursin est devenu très grand, tandis que dans les Cidaridés cette même aire peut s'agrandir à mesure que l'Oursin grossit et peut par suite, même dans l'adulte, conserver un grand diamètre relatif (c'est là en effet un caractère des Cidaridés par rapport aux Glyphostomes). Il en résulte aussi que dans les Glyphostomes, l'aire A étant ainsi « barrée », à sa base, par les plaques basicoronales, les nouvelles plaques A qui se forment sans cesse se pressent les unes contre les autres; et on peut penser, avec HAWKINS, que c'est l'action de cette « pression de croissance » qui amène ces plaques à se souder les unes aux autres.

b) *Ornementation : tubercules et piquants* [37].

Les Cidaris, se déplaçant à l'aide de leurs radioles sur des fonds d'eau tranquille, avaient de gros piquants, en petit nombre, supportés par de forts tubercules; les pieds A étant courts et peu nombreux, ces piquants constituaient les véritables organes locomoteurs.

Au contraire les Glyphostomes littoraux, vivant en eaux agitées, se fixent et se déplacent à l'aide de leurs pieds A nombreux et très longs; les radioles, n'ayant plus à assurer la locomotion, tendent à devenir protecteurs : ils se font plus minces, pointus, et se multiplient en même temps que les tubercules, qui deviennent plus petits et plus nombreux et revêtent les aires A aussi bien que les IA. C'est ainsi que l'Oursin comestible (*Strongylocentrotus lividus*) apparaît comme une boule uniformément hérissée, dans laquelle on n'aperçoit plus extérieurement les 5 zones A qui se dessinaient si nettement sur le Cidaris vivant.

Décrivons avec plus de détails comment se font ces transformations.

Répartition des tubercules. — Les Cidaris n'avaient qu'un seul gros tubercule par plaque IA, les plaquettes A ne portant que des granules.

Chez les Glyphostomes (fig. 31), une première étape consiste dans le développement de tubercules dans les aires A, chacun d'eux correspondant à une majeure : les formes les plus simples nous montrent ainsi 10 colonnes de tubercules A et 10 colonnes de tubercules IA, ces derniers étant en général plus gros (on dit alors qu'ils sont « *contrastants* »); comme dans les Cidaris, ces tubercules sont bien développés et entourés de cer-

---

[37] Les « fossettes » qui ornent les plaques coronales chez les Temnopleuridés (et chez *Coelopleurus*, Arbacidé) seront étudiées plus loin à propos de cette famille.

cles « scrobiculaires » de granules plus ou moins réguliers. Nous dirons alors que l'ornementation est « *cidaroïde* », car chaque plaque IA ou majeure A est ornée comme une plaque IA de Cidaris (ex. *Acrocidaris*, etc.).

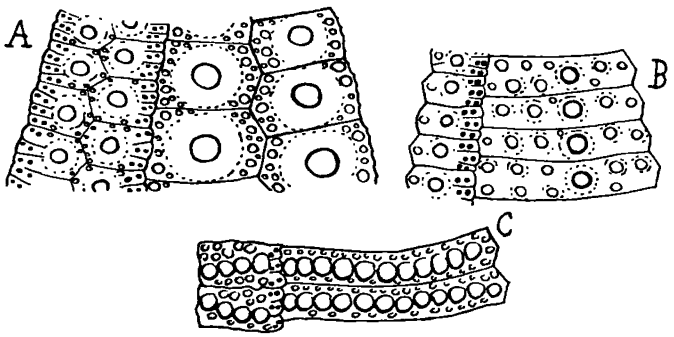

Fig. 31. — Evolution de l'ornementation chez les Glyphostomes.

A) Ornementation cidaroïde dans *Pseudodiadema Mathcyi* (Lusitanien) : chaque plaque IA ou majeure A ne porte qu'un seul gros tubercule, accompagné de granules irrégulièrement distribués : les tubercules sont « contrastants » dans les deux aires.

B) Ornementation de *Stomechinus Schlumbergeri* (Bathonien) : des colonnes de tubercules secondaires ont apparu dans les aires IA, mais ils sont contrastants, de sorte que les primaires sont encore reconnaissables.

C) Ornementation de *Cotteaudia Benettiae* (Cénomanien) : on n'a plus que de nombreux petits tubercules (ou granules) tous égaux.

(D'après Cotteau).

Dans les formes dérivées, chaque plaque coronale, à côté du tubercule primitif unique hérité de l'ancêtre cidaroïde, et dit « *primaire* », développe sur la même rangée d'autres tubercules dits « *secondaires* » : ces tubercules secondaires sont d'abord plus petits que les primaires (ou « *contrastants* »), mais souvent ils deviennent égaux aux primaires (« *non contrastants* »). D'ailleurs, typiquement, les tubercules de ces divers ordres, primaires, secondaires, etc., se distinguent des *granules*, non seulement par leur taille et leur structure plus différenciée, mais aussi par la régularité de leur répartition, en colonnes, en rangées, parfois en files obliques.

Les colonnes de tubercules secondaires sont généralement moins nombreuses dans les aires A que dans les IA, car ces dernières sont ordinairement plus larges.

Fréquemment l'ornementation n'est pas la même sur les deux faces de l'Oursin : dans ce cas, les tubercules ont naturellement une tendance à s'atténuer sur la face supérieure : quand ils y disparaissent presque entièrement, on dit que cette face est « *dénudée* » ; de même pour les granules : ainsi les zones miliaires (voir p. 24) apparaissent souvent « dénudées » au voisinage du périprocte.

Le développement relatif de ces tubercules secondaires et le nombre des colonnes qu'ils forment dans les aires A ou IA fournissent d'importants caractères génériques ou spécifiques (voir l'exemple donné fig. 32), ainsi que la répartition des granules dans les « *zones miliaires* » en particulier.

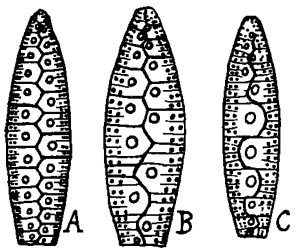

Fig. 32. — Aires ambulacraires de 3 espèces de *Glyphocyphus* montrant la réduction à 1 colonne des tubercules A.

A) Type normal dans *G. radiatus* : 2 colonnes de tub.

B) Forme intermédiaire : *G. intermedius* : les 2 colonnes tendent à se confondre dans le bas, c'est à dire dans la partie la plus évoluée de l'aire A.

C) Forme à 1 colonne : *G. rugosus*.

(D'après Cotteau).

Structure des tubercules. — Lorsque les radioles, se transformant en organes de protection passifs, deviennent plus légers et plus minces, les tubercules tendent à se réduire et à se simplifier, puisque les différenciations de leur structure sont évidemment liées au développement de la musculature du piquant qu'ils supportent.

Ainsi les tubercules deviennent d'abord plus petits et souvent plus simples : le cône se réduit, parfois même le mamelon disparaît. Le nombre des tubercules ainsi réduits a souvent une tendance à augmenter : leur répartition devient moins régulière, de sorte qu'il est parfois difficile de les distinguer des granules : on aboutit alors à certaines formes (*Magnosia, Cotteaudia, Polycyphus*) qui apparaissent revêtues d'un pavage uniforme de petits granules.

Les *crénelures* et la *perforation* des tubercules fournissent, plus encore que chez les Cidaridés (voir p. 23) des caractères pratiques importants : ces différenciations, semblant bien destinées à renforcer les insertions ligamentaires ou musculaires, tendraient donc à disparaître quand les piquants deviennent plus petits et plus légers. Nous reviendrons plus loin sur leur valeur théorique et sur leur utilisation en systématique. Mais de fait, nous pouvons le noter dès maintenant, les types de Glyphostomes qui nous apparaissent comme les plus évolués ont des tubercules petits, nombreux, imperforés et incrénelés (ou lisses).

Forme et structure des piquants. — Comme dans les Cidaridés, la forme des piquants est extrêmement variable. Dans certaines formes primitives ils sont analogues à ceux des Cidaris; mais une évolution se dessine dans le même sens que pour les tubercules et se traduit par une réduction des piquants, qui deviennent effilés et pointus. De plus, au lieu de rester nettement différenciés en radioles primaires locomoteurs et radioles secondaires aplatis, protecteurs, portés par les granules (voir p. 23), ils prennent parfois tous la forme d'épines, tous les intermédiaires existant entre les plus grands et les plus petits.

Il y a d'ailleurs de nombreuses variations secondaires : la plus remarquable se voit dans le genre *Colobocentrotus* (actuel), où les têtes élargies des radioles de la face supérieure se juxtaposent en formant un véritable pavage protecteur.

L'ornementation des radioles est parfois assez caractéristique pour que l'on puisse tenter, comme chez les Cidaris, de reconnaître des genres et de définir des espèces d'après des radioles isolés : c'est le cas surtout pour les formes primitives à gros radioles, comme les Hémicidaridés, Aspidodiadématidés, Diadématidés : dans ces deux dernières familles les piquants ont une ornementation « verticillée », en forme d'anneaux successifs, très particulière.

La *structure microscopique* des piquants a été systématique-

ment étudiée par HESSE. On y voit, autour d'un axe central, de nombreuses cloisons ou « septa » radiaires, perforées ou non, réunies par des trabécules plus ou moins réguliers ou entrelacés en un tissu spongieux. HESSE distingue à ce point de vue chez les Glyphostomes 3 types de structure :

1° Le type *Cidaris*, où l'axe du piquant est plein, rempli par un faisceau de canaux longitudinaux; les septa sont minces (« lamellaires »), réunis entre eux par des trabécules, et leurs extrémités se soudent pour former à la surface du piquant un « cortex » compact, perforé de petits canalicules. Ce type, réalisé chez les Cidaridés et Archaeocidaridés, existe aussi dans *Acrosalenia, Hemicidaris, Acrocidaris, Phymosoma,* et dans quelques *Pseudodiadema* et *Diademopsis;*

2° Le type *Echinus* diffère du précédent surtout par l'absence de cortex et par la forme en « coin » des septa, qui s'épaississent brusquement vers la périphérie : il semble être celui de la majorité des Glyphostomes;

3° Le type *Diadema* est très aisément reconnaissable, car les piquants y sont creux, munis d'un canal axial : il n'y a pas non plus de cortex. C'est ce qu'on voit dans les Diadématidés, Aspidiodadématidés et quelques Pédinidés (*Lissodiadema, Chaetodiadema*). Ce type paraît être dérivé du type Cidaris dès le Trias, où l'on voit des formes de passage, comme l'a fait remarquer BATHER (1911, p. 225, 251).

D. — LA SYMÉTRIE BILATÉRALE CHEZ LES GLYPHOSTOMES.

La symétrie pentaradiée, si frappante au premier abord chez les Oursins réguliers, n'est pourtant jamais réalisée d'une manière absolument rigoureuse : il y a donc des éléments de dissymétrie communs à tous les Oursins réguliers. De plus, des cas divers de symétrie bilatérale se présentent dans des groupes particuliers de Glyphostomes.

a) *Eléments de dissymétrie communs à tous les Oursins réguliers.*

Un premier élément de dissymétrie est fourni par la différenciation d'une des 5 plaques génitales en un « *madréporite* ». L'Oursin est alors symétrique par rapport à un plan méridien qui passe par le madréporite : chez les Holothuries, la structure entière de l'animal devient symétrique par rapport à ce plan, auquel on peut donner, avec CUÉNOT, le nom de « *plan holothurien* » (voir fig. 33).

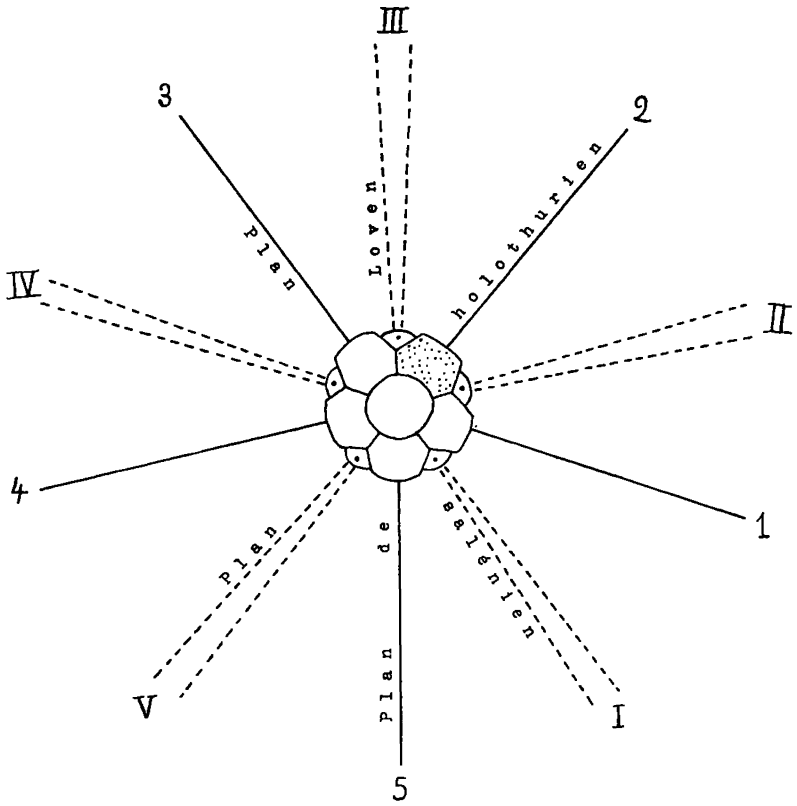

Fig. 33. — Schéma montrant l'orientation des divers plans de symétrie chez les Oursins.

Un deuxième élément de dissymétrie est fourni par les *dimensions des plaques basicoronales.* Dans chaque aire A ou IA il y a deux colonnes de plaques, alternant d'une colonne à l'autre dans une même aire : il s'ensuit que les 2 plaques basicoronales de chacune des 10 aires seront inégales : en faisant le tour du péristome, on rencontrera donc, non pas 10 plaques A égales et 10 plaques IA égales, mais des plaques alternativement plus grandes et plus petites : dans chaque aire, ce sera, tantôt la première rencontrée, tantôt la seconde, qui sera la plus grande. La symétrie pentaradiée se trouve troublée de ce chef. On remarque alors qu'il n'y a aucun plan méridien par rapport auquel les plaques coronales, ainsi inégales, soient symétriques. Mais l'un de ces plans donne un minimum de dissymétrie : c'est celui qui, lorsqu'on a retourné l'Oursin et placé le périprocte en dessus et le madréporite en avant, passe par l'aire A située immédiatement à gauche de cette plaque : on lui donne le nom de « *plan de Loven* », du nom du savant qui a le premier attiré l'attention sur son importance (voir fig. 20, p. 62).

En effet le plan de Loven ne joue pas seulement le rôle de plan de symétrie par rapport aux plaques basicoronales, ce qui serait d'un médiocre intérêt; c'est lui qui deviendra le plan de symétrie des Oursins irréguliers; aussi est-il parfois appelé « *plan spatangien* ». On l'a donc choisi comme plan d'orientation normal pour tous les Oursins : pour orienter un Oursin, on place alors le pôle apical en dessus et on dirige en avant l'aire A qui se trouve immédiatement à gauche de la plaque madréporique : partant de là, on convient alors de numéroter les aires A en chiffres romains et les aires IA en chiffres arabes, dans l'ordre indiqué sur la fig. 33.

b) *Dissymétries particulières à certains groupes de Glyphostomes.*

Structure de l'appareil apical. — Il arrive souvent que les plaques ocellaires ou génitales, le madréporite mis à part, ne

sont pas égales entre elles : ces modifications, qui se rencontrent isolément dans certains genres ou espèces, et n'ont pas d'intérêt, se produisent en général symétriquement par rapport au plan de Loven.

De même pour les Oursins hémiolycycliques (voir p. 68), JACKSON (1912, p. 92) a montré que le plan de Loven donnait le maximum de symétrie.

Dans les Salénidés et Acrosalénidés, nous avons vu que le périprocte s'écartait du centre de l'appareil apical : il détermine ainsi un plan de symétrie bilatérale : ce plan coïncide avec le plan de Loven dans les genres *Peltastes, Poropeltaris, Goniophorus, Acrosalenia, Pseudosalenia;* par contre, dans les genres *Salenia* et *Heterosalenia*, le périprocte est rejeté dans le plan I, 3, qu'on peut appeler pour cette raison, avec CUÉNOT, LAMBERT et THIÉRY, le « *plan salénien* » (voir fig. 33).

Deux autres genres nous montrent une structure très dissymétrique de l'appareil apical (fig. 34) : ce sont les *Heterodiadema* (Pseudodiadématidé) et les *Gauthieria* (Phymosomidé), où le système apical caduc échancre très profondément l'aire IA 5; ici encore le plan de symétrie coïncide avec le plan de Loven : il en est de même dans quelques espèces de *Hemipedina,* en particulier dans *H. Bonei* Wrigth, que GREGORY considère pour cela comme un ancêtre possible des Irréguliers (voir p. 102).

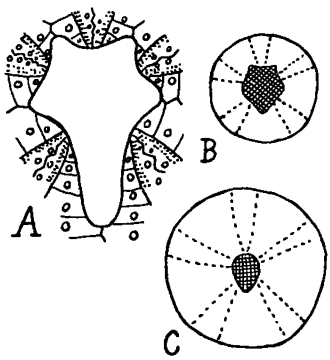

Fig. 34. — Cas de dissymétrie de l'appareil apical chez les Glyphostomes.

A) *Heterodiadema lybicum* (Cénomanien).
B) *Gauthieria radiata* (Sénonien).
C) *Hemipedina Bonei* (Bajocien).

Forme extérieure de la couronne. — La plupart des Oursins réguliers ont à l'ambitus un contour circulaire ou vaguement pentagonal, respectant ainsi la symétrie pentaradiée. Mais dans quelques genres ce contour devient elliptique : l'allongement se produit alors suivant le plan « salénien » (3, I), qui se révèle ici comme le plan antéropostérieur physiologique. C'est le cas dans la plupart des individus de *Parasalenia* (Arbacidé) et dans 3 genres d'Echinidés, *Echinometra, Heterocentrotus, Colobocentrotus,* dont on fait parfois la petite famille des Echinométridés [38].

Pas plus que les formes bilatérales de Paléchinides étudiées plus haut (p. 47), ces Glyphostomes elliptiques ne constituent un passage aux Irréguliers, puisque l'allongement se fait dans un plan différent.

E. — Résumé :

Directions d'évolution des principaux caractères chez les Glyphostomes, a partir des Cidaris.

Le tableau de la page 90 résume tout ce que nous venons de dire à ce sujet.

Les considérations qui précèdent nous montrent une *évolution* très nette, à partir du type primitif Cidaris, vers des formes différenciées telles que nous en trouverons dans la famille des Echinidés (ex. l'Oursin comestible) : il est particulièrement remarquable, en effet, de constater que cette évolution se poursuit parallèlement dans les divers organes de l'animal : ainsi, en général, un Oursin à dents carénées aura en même temps des aires A larges, composées de majeures polypores, des tubercules petits et imperforés, des radioles minces, etc.

---

[38] Un début de dissymétrie analogue se remarque aussi dans le genre *Stomopneustes.*

	Cidaridés	*Glyphostomes* *primitifs*	*évolués*
Scissures branchiales ..	absentes (holostomes) .	..... présentes (glyphostomes)	
Dents	.... cannelées	... cannelées	carénées
Epiphyses de la lanterne	..... basses	basses, non jointives.....	soudées en arc
Auricules pérignathiques	... absentes	présentes..... très développées, soudées en arc	
Aires ambulacraires....	étroites, sans tubere...	étroites, peu de tub...	très larges / plusieurs colonnes de tub.
Plaques ambulacraires.	.. pas de majeures ...	..... oligopores	polypores
Sériation des pores.....	.... unigéminés.....	unigéminés	pseudotrigéminés, bigéminés, trigéminés .. toxogéminés
Tubercules.....	forts, différenciés..... un par plaque IA.....	forts, différenciés peu nombreux	petits, peu différenciés très nombreux
Radioles	gros, locomoteurs.....	gros, locomoteurs ...	minces, pointus, protecteurs

Il faut bien remarquer, d'ailleurs, que cette évolution, qui donne au premier abord l'impression d'une « orthogénèse » tendant à la réalisation d'un type préétabli, n'est au fond qu'une *adaptation* d'ensemble : car toutes ces modifications se tiennent et dérivent, comme nous l'avons déjà dit plusieurs fois après TORNQUIST, à un changement dans le mode de vie : l'Oursin abandonne les sols résistants et profonds, sur lesquels il marchait, en quête d'une proie rare, à l'aide de ses radioles, pour pénétrer dans des zones plus superficielles, d'eaux agitées et peuplées, où il n'a plus besoin d'une si grande mobilité, mais où en revanche il doit se fixer solidement au fond pour résister au mouvement des vagues et où il a à assurer sa protection contre des ennemis plus nombreux.

Cette direction d'évolution n'est d'ailleurs pas la seule : il s'en est détaché une infinité de rameaux latéraux (ex. le retour aux profondeurs dans les Echinothuridés); de plus l'évolution ne s'est pas produite toujours parallèlement dans tous les organes.

2° Principes de classification des Glyphostomes.

Là est l'origine des difficultés que l'on a à établir une classification rationnelle des Oursins : les seules unités admises sans changements importants par la plupart des spécialistes sont les grands genres et quelques familles. Mais pour le groupement en familles, et surtout pour la hiérarchie des diverses familles, il y a à peu près autant d'opinions que d'auteurs.

Les savants qui s'occupent surtout des Oursins vivants (MORTENSEN, DÖDERLEIN) attachent avec raison une certaine importance à la structure des *pédicellaires :* ces petits organes, infiniment variés, donnent en effet de bons caractères de détermination. Mais ces caractères deviennent totalement inutilisables chez les fossiles : nous serons donc amenés à les négliger, comme l'ont fait les paléontologistes pour les microsclères des Eponges fossiles.

Par contre, les anciennes classifications des paléontologistes français (COTTEAU) mettent en première ligne des caractères faciles à voir sur des Oursins fossiles, même à l'état de fragments : *tubercules* perforés ou imperforés, crénelés ou incrénelés, allure des *zones porifères.* Et cette méthode a été suivie par LAMBERT et THIÉRY.

On a beaucoup critiqué l'importance attribuée aux crénelures et aux perforations des tubercules, et il semble en effet peu rationnel d'utiliser de si petits détails d'ornementation extérieure pour la distinction des grands groupes [39]. Il n'en est pas moins vrai que, dans la pratique, lorsqu'on a un Oursin à déter-

---

[39] C'est à peu près comme si, ayant à classer une collection de timbres-poste, on commençait par y rassembler les timbres ronds, carrés, ovales, jaunes, rouges, etc., en ne faisant intervenir qu'ensuite le pays d'origine, la valeur et la date d'émission ; mais cela n'empêche pas que, si les inscriptions des timbres sont devenues illisibles, leur forme et leur couleur pourront fournir, par comparaison, des caractères utiles pour les « déterminer ».

miner, on commence toujours par regarder ses tubercules : et il faut bien que, sous une forme ou sous une autre, notre classification en tienne compte. D'ailleurs beaucoup des groupements obtenus d'après la structure des tubercules semblent justifiés par d'autres caractères. Quant aux relations à établir entre ces groupements, il paraît naturel d'admettre que des formes à tubercules imperforés ou incrénelés ont pu dériver d'ancêtres à tubercules perforés et crénelés, par perte de ces différenciations : tandis que l'inverse nous semble peu probable, si on admet le principe de l'irréversibilité de l'évolution.

Pour toutes ces raisons, et en particulier pour plus de commodité pratique, nous disposerons donc la classification des Glyphostomes sous forme d'un tableau à triple groupement (tableau II). Les colonnes verticales seront définies par la structure des tubercules, les rangées horizontales par l'allure des zones porifères, caractères faciles à apprécier; et d'après ce que nous venons de dire, on voit que, dans l'ensemble, les formes les plus évoluées occuperont les rangées inférieures et les colonnes de droite. Quand on a ainsi distribué tous les genres de Glyphostomes dans les diverses cases de ce tableau, on s'aperçoit que beaucoup des groupements ainsi réalisés sont naturels, surtout en ce qui concerne les groupements en colonnes. Néanmoins, dans certains cas, quelques genres se trouvent relativement isolés par rapport à leurs voisins de la même colonne et se rapprochent au contraire de groupements réalisés dans d'autres colonnes[40] (ex. *Cidaropsis, Pleurodiadema, Poropeltaris, Circopeltis, Trochalosoma*). Inversement, des genres rapprochés l'un de l'autre dans ce tableau nous paraissent mériter de rester séparés, soit par leurs autres caractères, soit par leur âge géolo-

---

[40] A cause de la multiplicité des directions d'évolution dans l'allure des zones porifères, certaines cases d'une même colonne qui apparaissent éloignées sur le tableau doivent être conçues comme juxtaposées : ainsi les Pseudotrigéminés oligopores sont très voisins des Unigéminés oligopores, auxquels ils passent par l'intermédiaire des formes unigéminées onduleuses.

gique (ex. *Dermatodiadema-Aspidodiadema* d'une part, *Eodiadema-Hypodiadema* d'autre part).

Pour faire ressortir ces rapports, nous les avons exprimés par des traits qui peuvent passer d'une colonne à l'autre : de sorte que toutes les formes réunies ainsi par un même ensemble de traits constitueront finalement pour nous une famille naturelle.

Comme on le voit, ce groupement en familles naturelles, exprimé par le tableau III [41], ressort déjà très clairement du tableau II : il n'y a exception que pour l'une d'entre elles, celle des Temnopleuridés, définie, comme nous le verrons, par la présence de fossettes sur les plaques coronales : nous l'avons conservée, conformément à la tradition, pour plus de simplicité, mais elle devrait être décomposée en groupes distincts.

La distribution de ces différentes familles en groupements plus étendus n'a aucune importance pratique : il n'y a donc aucun inconvénient à faire appel pour cela à des caractères difficilement visibles, mais paraissant avoir une certaine valeur théorique. Avec JACKSON, nous aurons ici recours à la structure de l'appareil masticateur : car il semble que ces organes internes doivent être moins sujets aux différences de milieux et fournir par suite des caractères plus « statifs » ou « évolutifs » qu' « adaptatifs », pour parler le langage de H. DOUVILLÉ.

Nous grouperons donc les Glyphostomes en *Aulodontes, Stirodontes* et *Camarodontes,* d'après les structures que nous montrent les représentants vivants des familles; pour les Pseudodiadématidés et leurs dépendances (Hémicidaridés, Acrosalénidés) qui sont entièrement éteints, nous admettrons qu'ils étaient aulodontes, comme les genres actuels de Diadématidés, famille voisine.

---

[41] Le tableau III donne la nomenclature des familles admises ici. Nous ne voyons nullement la nécessité de donner de ces familles des définitions rigoureuses et absolument limitatives: ce ne sont pas des cadres *a priori* dans lesquels on fait rentrer de force les formes existantes, mais inversement la définition ne doit être faite que pour pouvoir y englober des genres voisins les uns des autres.

Le groupement ainsi réalisé concorde d'ailleurs avec la place des différentes familles dans notre tableau II, ce qui est en quelque sorte une vérification. Il n'y a exception que pour le genre *Stomopneustes,* qui par la structure de son test se rattache aux Echinidés camarodontes, mais qui est néanmoins resté aulodonte : nous en ferons, avec JACKSON, une famille spéciale.

Le tableau III nous montre que dans l'ensemble nos Aulodontes sont surtout fréquents au Lias et au Jurassique, nos Stirodontes au Jurassique et au Crétacé, nos Camarodontes au Tertiaire et actuellement : on a donc là une classification « évolutive ».

3° Etude des genres de Glyphostomes.

Aspidodiadématidés.

Cette famille a été créée pour deux genres actuels [42], habitant les grands fonds, *Aspidodiadema* A. Ag. et *Dermatodiadema* A. Ag. Par la structure de leurs aires A et par leur ornementation cidaroïde, ces Oursins rappellent un peu les *Hemicidaris;* mais l'apex y est monocyclique, et surtout, dans *Dermatodiadema,* l'aire A ne comprend que des primaires granulifères : ce genre est donc plus primitif à ce point de vue que *Hemicidaris,* et il ne se distingue de Cidaris que par ses scissures branchiales et ses plaquettes péristomiennes. Aussi peut-on supposer, avec TORNQUIST, que cette famille correspond à un phylum spécial détaché des Cidaridés peut-être à une époque récente.

Les radioles y sont verticillés comme dans la famille suivante.

Diadématidés.

Le centre en est le grand genre actuel *Diadema* Schynvoet (fig. 23), bien caractérisé par ses radioles fins et verticillés et

---

[42] Nous laissons de côté, comme trop rare, l'*Eosalenia miranda* Lambert du Jurassique de l'Ardèche, qu'on pourrait rapprocher de cette famille.

son apex monocyclique. D'après la structure des aires A, on y a distingué les genres *Centrostephanus* Peters [43] à zones porifères unigéminées, *Diadema* s. st. à pores pseudotrigéminés en dessus, *Echinothrix* Peters à pores bigéminés; *Astropyga* Gray se distingue de *Diadema* s. st. par son apex muni de longues génitales et ses zones IA à milieu dénudé près de l'apex : il a un test mince et flexible, car les plaques coronales, très minces, sont légèrement imbriquées (JACKSON, 1911, p. 74).

De ces formes vivantes on ne peut rapprocher que deux genres fossiles très rares et n'ayant qu'un intérêt théorique : *Palaeodiadema* Pomel (= *Helikodiadema* Gregory) du Sénonien, où les aires A sont unisociées en dessus (ce peut donc être un ancêtre des *Diadema* actuels), et *Heterocidaris* Cotteau du Bajocien-Oxfordien [44], qui ressemble à *Astropyga,* mais ne peut représenter qu'un rameau latéral, en raison de sa grande taille et de son ornementation : il y a en effet 6 rangées de gros tubercules IA, tandis que les aires A, très étroites, ne portent que de très petits tubercules [45].

Pseudodiadématidés.

Le genre type de cette famille, *Pseudodiadema* Desor (auquel nous réunissons les *Trochotiara* de Lambert), est un des types de Réguliers les plus répandus au Secondaire : il débute à l'Hettangien [46] et persiste jusqu'au Sénonien. Les aires A se sont élargies et les tubercules y sont souvent aussi gros que sur les aires IA. Les colonnes de tubercules secondaires peuvent être

---

[43] Qui vient d'être signalé dans le Miocène par LAMBERT.

[44] LAMBERT vient d'en signaler une espèce dans le Charmouthien et le Toarcien de Provence.

[45] COTTEAU figure dans *Heterocidaris Trigeri* un chevauchement des plaques IA sur les A qui laisserait croire à une suture en biseau, comme chez les Echinothuridés; il faudrait reprendre l'échantillon.

[46] STEFANINI (*Boll. Soc. geol. italiana*, vol. 42, 1923) vient de décrire un *Pseudodiadema* dans le Rhétien de la Toscane.

plus ou moins développées. Mais les zones porifères restent unigéminées, sauf, comme toujours, dans le voisinage immédiat du péristome. Les majeures A sont trisociées à l'ambitus, 4-sociées au-dessus (fig. 31, A).

La forme ancestrale de cette famille est vraisemblablement *Eodiadema* Duncan, qui apparaît dès le Trias et se prolonge jusque dans le Toarcien : là en effet, les aires A sont encore composées de simples primaires [47], de sorte que l'Oursin ne diffère de Cidaris que par ses scissures branchiales : il n'y a point encore de tubercules secondaires. Il est d'ailleurs possible que les *Hypodiadema* (Hémicidaridés) cités plus loin représentent une étape de transition entre les *Eodiadema* et les vrais *Pseudodiadema*, dont ils se rapprochent beaucoup [48].

De ce grand tronc principal des *Pseudodiadema*, on peut faire dériver divers rameaux latéraux [49] :

A) — L'un conduit au genre *Heterodiadema* Cotteau (Callovien [50], Néocomien, Cénomanien, Turonien, peu rare dans le Turonien de Batna, Algérie), caractérisé par son apex très allongé en arrière et entaillant profondément l'aire IA postérieure (fig. 34, A) : la disposition des plaques apicales (caduques) et du périprocte n'est d'ailleurs pas connue, de sorte que l'on ne peut dire si cette symétrie bilatérale du système apical (voir p. 88) se traduisait par un déplacement du périprocte en arrière, comme dans *Salenia*.

---

[47] Ce caractère se retrouve dans une espèce isolée du Callovien, dont De Loriol a fait le type du genre *Endeodiadema*.

[48] C'est l'hypothèse admise ici dans le tableau II, où *Hypodiadema* figure une sorte de jonction entre les deux familles des Pseudodiadématidés et des Hémicidaridés.

[49] Nous laissons de côté les genres rares, représentés chacun par une unique espèce, *Heteropedina* Michalet (Bathonien), *Glyptodiadema* Pomel (Charmouthien), *Microdiadema* Cotteau (Charmouthien), *Orthodiadema* L. et T. (Sénonien), *Trochodiadema* De Loriol (Turonien), *Colpotiara* Pomel (Oxfordien), *Tiaromma* Pomel (Cénomanien).

[50] Une espèce, appartenant au s. g. *Loriolia* Neumayr, apparaît dès le Bathonien en Normandie.

B) — Parfois les plaques A deviennent 4-sociées, de sorte qu'on a des formes polypores, ce qui est un caractère d'évolution plus avancée : le genre *Polydiadema* Lambert, ainsi défini, se poursuit du Rauracien au Cénomanien, accompagnant les vrais *Pseudodiadema;* il n'est point rare.

C) — Du type fondamental unigéminé dérive de bonne heure le genre *Diplopodia* M'Coy : les pores y sont nettement bigéminés en dessus (d'où le nom du genre), unigéminés vers l'ambitus, pseudotrigéminés au voisinage du péristome, ce qui le rend très facile à reconnaître : ces *Diplopodia,* débutant peut-être au Rhétien, se montrent abondants dès le Bajocien et persistent jusqu'au Cénomanien : les plus évolués d'entre eux, où les tubercules secondaires IA sont devenus égaux aux primaires, forment le sous-genre *Tetragramma* Agassiz, également fréquent (Séquanien-Cénomanien) [51]. On peut y rattacher le genre *Pedinopsis* Cotteau (Néocomien-Cénomanien) : la disposition régulièrement bigéminée des pores y persiste jusqu'au-dessous de l'ambitus : les majeures y sont polypores comme dans *Polydiadema;* et surtout l'Oursin est caractérisé par une très forte réduction des tubercules primaires et secondaires sur sa face supérieure, qui apparaît ainsi dénudée : il ressemble par là aux Pédinidés, d'où son nom [52].

D) — Enfin on peut rattacher aux Pseudodiadèmes secondaires quelques espèces éocènes assez rares, groupées dans le genre *Echinopsis* Agassiz (= *Hebertia* Cotteau non Michelin) : elles sont unigéminées, n'ayant que de très petits tubercules primaires, séparés par des granules serrés. Il est probable que les *Hebertia* Michelin (= *Echinopsis* Cotteau non Agassiz), qu'on trouve dans le même étage et qui n'en diffèrent que par l'absence

---

[51] Voir pour ces formes : J. LAMBERT, Révision des Echinides fossiles de la Catalogne (*Mem. Museo Ciencias nat. de Barcelona,* serie Geol., vol. I, n° 1, 1927).

[52] Le genre rare *Leptarbacia* Clark (Cénomanien du Texas) ressemble à *Pedinopsis*; mais ses pores sont restés unigéminés.

de crénelures (d'ailleurs très faibles chez *Echinopsis*) sur les tubercules, doivent s'y relier.

Hémicidaridés.

Le genre le plus important est *Hemicidaris* Agassiz, très fréquent dans les faciès coralliens, et dont les espèces se succèdent du Bajocien [53] au Cénomanien : c'est une forme très nettement caractérisée : la face supérieure a tout à fait l'aspect d'un Cidaris, avec des zones A étroites, unisociées, parfois onduleuses : l'allure des tubercules est aussi celle des Cidaris; mais sur la face inférieure on voit les aires A s'élargir brusquement : les plaques se soudent en majeures oligopores et il y apparaît ainsi tout d'un coup des tubercules qui restent toujours plus petits que ceux des aires IA (fig. 30). Les radioles ressemblent aussi à ceux des Cidaris : l'animal devait avoir le même mode de vie que les Cidaris, mais le développement des zones A à la partie inférieure indique que le rôle de locomotion et de fixation des pieds A devait augmenter. — *Gymnocidaris* Agassiz, *Spherotiaris* L. et T. (= *Tiaris* Quenstedt), *Asterocidaris* Cotteau, *Pseudocidaris* Etallon peuvent être considérés comme de simples sous-genres [54]. — *Cidaropsis* Cotteau (Bathonien, peu rare) ne se distingue d'*Hemicidaris* (*Pseudocidaris*) que par ses tubercules incrénelés : il semble impossible de ne pas l'y relier, étant donné que les types crénelés et incrénelés existent dans les mêmes gisements [55]. — Enfin le genre *Pleurodiadema* De Loriol (Callovien-Oxfordien) peut être aussi rattaché aux Hémicidaridés : l'aire A y a la structure typique de cette famille; les

---

[53] Quelques rares représentants de ce genre ont été cités dès le Charmouthien, par ex. au Maroc; et on le mentionne encore dans le Nummulitique.

[54] Nous laissons de côté *Tiaridia* Pomel, représenté par une unique espèce très rare.

[55] Voir à ce sujet J. Mercier (*C. R. S. de la Soc. géol. de France*, 1931, p. 182).

tubercules y sont crénelés et imperforés, mais néanmoins il occuperait, dans le groupe des Oursins à tubercules analogues, une place tout à fait isolée (voir le tableau II) : on peut donc le considérer comme un Hémicidaridé ayant perdu ses perforations et acquis un aspect tout à fait particulier par l'arrangement de ses granules, qui sur la face inférieure se soudent en dessinant des rides horizontales sur les bords des aires IA, ce qui permet de le reconnaître très facilement : ce caractère de spécialisation empêche d'y voir une forme ancestrale de Phymosomidé.

La forme souche des Hémicidaridés devait être plus ou moins voisine des *Hypodiadema* Desor, genre connu dès le Charmouthien, persistant jusqu'au Valanginien, et qui a précédé ainsi les vrais *Hemicidaris* [56], car ces *Hypodiadema* se distinguent précisément de *Hemicidaris* par des caractères qui les rapprochent des *Pseudodiadema :* les aires A y sont presque homogènes, les petits tubercules de la base s'atténuant progressivement à mesure qu'on remonte l'aire A : aussi les espèces avaient-elles été rattachées soit aux *Hemicidaris,* soit aux *Pseudodiadema.* Mais, comme me l'a fait remarquer M. LAMBERT, on connaît déjà dès le Charmouthien des *Hemicidaris* typiques (*H. Termieri* Lambert, du Maroc) qui se montrent ainsi aussi anciens que les premiers *Hypodiadema* connus.

Des *Hemicidaris* semblent dériver les *Acrocidaris* Agassiz, Oursins à ornementation vigoureuse, également adaptés aux faciès coralliens : ils représentent un stade d'évolution notablement plus avancé : l'aire A s'élargit même dans le haut : elle est composée de majeures 3-6-sociées et tuberculées; les tubercules A et IA sont très forts et non accompagnés de secondaires, ce qui garde à l'Oursin un aspect cidaroïde. D'après LAMBERT,

---

[56] Comme l'a fait remarquer TORNQUIST, on ne peut tenir compte en effet de *Hemicidaris florida* décrit par MERIAN dans l'Hettangien (?) du Stockhorn (Suisse).

les radioles très épais devaient constituer une sorte de cuirasse protectrice analogue à celle des *Colobocentrotus* actuels.

Acrosalénidés.

Cette petite famille comprend quelques genres à périprocte rendu excentrique par la présence de plaques suranales, comme chez les Salénidés (voir p. 70 et 88); mais ils sont très probablement indépendants de cette dernière famille, et se rattachent aux Hémicidaridés, dont ils ne peuvent se distinguer quand l'apex n'est pas conservé.

Les autres caractères sont en effet ceux des Hémicidaridés : les aires A sont formées sur la face supérieure d'assules primaires et granulifères de 3 en 3, tandis qu'à la face inférieure on a des majeures trisociées portant de petits tubercules. Les tubercules IA sont relativement gros, et il n'y a pas de tubercules secondaires, de sorte que l'Oursin a un aspect cidaroïde.

Ce groupe à caractères ainsi primitifs apparaît en effet de bonne heure.

Le genre *Acrosalenia* Agassiz (fig. 26) débute peut-être dans l'Hettangien; il devient très abondant dans le Bajocien et le Bathonien à faciès coralliens, et persiste dans ces faciès jusque dans le Néocomien.

Le genre voisin *Pseudosalenia* Cotteau n'en diffère guère que par ses aires A très étroites et onduleuses : il se réduit à deux espèces peu rares dans le Jurassique supérieur et trois espèces rares au Cénomanien : on a là évidemment des variations issues de *Acrosalenia.*

Tandis que l'anus était rejeté exactement en arrière (voir p. 88) dans les deux genres précédents, il est dévié vers la droite dans *Heterosalenia* Cotteau, très rare (Rauracien, Aptien, Sénonien) [57].

---

[57] Ce genre vient d'être révisé par HAWKINS, qui a développé à ce propos d'intéressantes considérations sur les rapports mutuels et la phylogénie des Salénidés et des Hétérosalénidés. Cf. H. L. HAWKINS, Some cretaceous Echinoidea from Jamaica (*Geol. Magaz.*, LX, n° 707, London, 1923).

Pédinidés.

Cette famille est en quelque sorte parallèle, comme l'a fait remarquer LAMBERT, à celle des Pseudodiadématidés, dont elle diffère par ses tubercules incrénelés et, corrélativement, moins développés en général [58]. Il est donc très possible que la coupure établie entre les deux familles soit arbitraire, dans un même ensemble de formes qui auraient évolué simultanément : en tout cas, au point de vue pratique, leur distinction facilitera la détermination et le groupement des genres.

Le tronc central des Pédinidés est formé par le genre *Hemipedina* Wrigth, peu différencié et très persistant, puisqu'on le voit débuter au Rhétien et qu'on y rapporte deux espèces actuelles (appelées parfois *Coenopedina* A. Agassiz) : ce sont des Oursins à ornementation faible, à pores unigéminés, à plaques A encore simples près de l'apex, puis s'associant assez rapidement en majeures oligopores. Les tubercules secondaires ne sont pas développés dans les formes typiques, tandis qu'ils apparaissent nettement à la face inférieure dans le sous-genre *Diademopsis* Desor (Rhétien - Kimeridgien). Les *Diademopsis* sont surtout abondants au Lias, tandis que le maximum de développement des *Hemipedina* s. st. semble avoir eu lieu au Bajocien-Bathonien.

La forme ancestrale du groupe paraît bien être *Mesodiadema* Neumayr, représenté par de rares espèces au Trias (BATHER, 1911) [59] et au Charmouthien : les aires A n'y sont composées que de primaires granulifères, de sorte que ce genre est très voisin de son contemporain *Eodiadema;* comme dans toutes les formes primitives, il n'y a pas de tubercules secondaires.

---

[58] Nous venons de voir que *Pedinopsis* (Pseudodiadématidé) établissait à ce point de vue un passage entre les deux familles.

[59] C'est dans ces *Mesodiadema* (?) triasiques que BATHER a décrit des sutures biseautées; voir plus haut, p. 54, note 28.

Du tronc principal des Hémipédines, on peut faire dériver divers rameaux [60] :

A) — Les *Orthopsis* Cotteau gardent des caractères encore primitifs, car l'aire A y est formée en dessus de primaires granulifères de 3 en 3, groupées en majeures trisociées seulement sur la face inférieure; les zones porifères restent parfaitement rectilignes (d'où le nom du genre) unigéminées, jusqu'au voisinage du péristome; par contre les tubercules secondaires sont bien développés, et l'apex est devenu plus ou moins complètement monocyclique : ces *Orthopsis*, dérivant sans doute de *Mesodiadema* ou de *Diademopsis* primitifs, débuteraient dès le Rhétien ; ils deviennent abondants au Bajocien et persistent jusqu'au Sénonien : ce sont des formes fréquentes, aisément reconnaissables à la régularité de leurs lignes porifères toujours très apparentes et à leurs tubercules assez petits, surtout à la face supérieure.

B) — Un petit rameau spécial intéressant est représenté par une Hémipédine bajocienne, *H. Bonei* Wrigth, dont l'apex montre une symétrie bilatérale (voir fig. 34), le périprocte étant rejeté en arrière par une suranale : BATHER voit dans cette forme [61] un ancêtre des *Pygaster*, et par là des Oursins irréguliers.

C) — D'autres formes, tout en restant oligopores et unigéminées, développent beaucoup leurs tubercules secondaires : ainsi on peut grouper sous le nom de *Phymopedina* Pomel trois espèces (Bathonien, Rauracien, Portlandien), où il y a 8 colonnes de tubercules secondaires égaux : ces formes ne sont que des différenciations momentanément issues de *Diademopsis*. — *Lis-*

---

[60] Nous laisserons de côté les genres *Loriolella* Fucini, *Orthocidaris* Cotteau, *Gymnodiadema* De Loriol, *Stereopedina* De Loriol, *Engelia* Tornquist, *Brochechinus* L. et T., *Leptocidaris* Qu., *Scaptodiadema* De Loriol, représentés chacun par une unique espèce très rare.

[61] LAMBERT attribue cette espèce à son genre *Palaeopedina*, lequel comprendrait en outre 3 espèces hettangiennes.

sodiadema Mortensen, représenté par une unique espèce vivante, est également oligopore et unigéminé avec nombreux tubercules secondaires sur la face inférieure : si l'on ne tenait compte de l'absence des crénelures et de ses piquants lisses, cette forme pourrait aussi être rapprochée des Diadématidés vivants.

D) — D'autres phylums nous montrent une évolution manifestée par l'écartement des pores, qui perdent la disposition unigéminée : le plus important de beaucoup est celui des *Pedina* Agassiz (= *Propedina* L. et T.), qui commencent dès le Charmouthien, sont très fréquents au Bathonien et au Jurassique supérieur et se continuent jusqu'au Néocomien : les pores sont ici pseudotrigéminés; les tubercules secondaires restent très petits et l'ornementation est peu développée, de sorte qu'ils rappellent les *Hemipedina* auxquels ils se relient étroitement. — De très bonne heure, le genre *Pseudopedina* Cotteau (Bajocien-Rauracien) [62] nous montre une autre direction d'évolution, puisque les zones porifères restent unigéminées en dessus, deviennent bigéminées à l'ambitus, puis trigéminées [63]. — Cette dernière disposition est réalisée sur toute la longueur de l'aire A dans *Leiopedina* Cotteau (Eocène), où les pores groupés par 3 en échelons presque horizontaux, dessinent 3 lignes bien nettes : cette particularité rare rend ce genre très facile à reconnaître : sa grande taille nous montre en effet qu'il s'agit bien là d'une fin de série. — Au contraire la disposition bigéminée apparaît dans *Dumblea* Cragin (très rare au Sénonien) et dans *Micropyga* A. Agassiz (actuel). — Comme ces deux derniers genres, *Chaetodiadema* Mortensen possède de très nombreux petits tubercules, mais les pores y sont pseudotrigéminés en dessus, unigéminés en dessous.

---

[62] LAMBERT vient d'en citer un individu dans le Lias du Maroc.

[63] C'est là que viendrait se placer le genre *Micropedina* Cotteau, très rare (2 espèces du Cénomanien, 1 du Sénonien), remarquable par la disposition pseudotrigéminée inverse de ses pores (voir p. 77).

Echinothuridés.

Cette famille, dont les seuls représentants bien typiques sont vivants, mérite par plusieurs caractères une place à part dans l'ensemble des Glyphostomes.

1° Les plaques basicoronales et péristomiennes y ont la disposition spéciale décrite plus haut (p. 64) sous le nom de type échinothuroïde.

2° Les majeures A ont également une structure spéciale (p. 74).

3° Le test est flexible, car les plaques coronales ne sont pas jointives, mais séparées par du tissu conjonctif membraneux : leurs bords ne sont d'ailleurs pas perpendiculaires à la surface de la couronne, mais bien coupés en biseau, de sorte que nous retrouvons ici la structure « imbriquée » décrite chez les Paléchinides.

Beaucoup d'auteurs, se basant sur ce dernier caractère, ont voulu voir dans les Echinothuridés des descendants attardés des Paléchinides : c'est impossible pour beaucoup de raisons (voir p. 34) : il est plus probable qu'on a là une simple convergence et que la flexibilité du test est apparue ici par suite d'une adaptation à la vie dans les grands fonds. Cela n'a rien de surprenant, car un début d'évolution analogue est indiqué dans certains Diadématidés récents, comme *Astropyga,* où le test devient flexible.

Il est donc fort possible que ces Echinothuridés descendent des Diadématidés [64] ou des Pédinidés.

On rapporte à cette famille deux genres fossiles, dont le plus

---

[64] GREGORY a indiqué comme terme de passage son genre *Pedinothuria* (Diadématidé, Jurassique sup.) ne s'appliquant d'ailleurs qu'à 2 échantillons, et où la disposition des demi plaques de l'aire A semble annoncer le type échinothuroïde. Voir aussi ce que nous disons plus loin du genre *Heterocidaris.*

ancien, *Pelanechinus* Keeping (Lusitanien anglais) est fort incomplètement connu. *Echinothuria* Woodward (Sénonien anglais, très rare) montre très nettement des aires A de type échinothuroïde et des plaques coronales imbriquées. Les principaux genres actuels sont *Asthenosoma* Grube et *Phormosoma* W. Thomson (fig. 21), des grands fonds, accompagnés d'un grand nombre d'autres genres surtout définis par les pédicellaires et qu'il est inutile de nommer ici.

Salénidés.

Par leur système apical de type spécial (voir p. 69), les Salénidés se distinguent, non seulement des autres Glyphostomes à tubercules imperforés, mais encore de la plupart des Acrosalénidés. Les aires A ont gardé une structure très primitive : elles sont très étroites, formées de primaires simples ou bisociées, ne portant que très rarement (dans certaines formes vivantes, s. g. *Salenocidaris*) de petits tubercules à la face inférieure. Les aires IA ne montrent que 2 colonnes de gros tubercules primaires, sans secondaires, de sorte que l'ornementation reste cidaroïde.

Malgré ces caractères primitifs, le groupe n'apparaît qu'assez tard, au Lusitanien, sans qu'on puisse préciser ses origines.

Les *Pellastes* Agassiz [65], débutant au Lusitanien, deviennent fréquents dans le Crétacé inférieur et moyen et s'éteignent au Sénonien; les *Poropeltaris* Quenstedt, très rares dans le Jurassique supérieur corallien, n'en diffèrent que par l'absence de crénelures aux tubercules.

Les *Goniophorus* Agassiz, peu rares (Albien, Cénomanien), ont sur leurs plaques apicales des côtes saillantes qui y dessinent des triangles réguliers (d'où le nom); de plus, certaines

---

[65] Nous laissons de côté le genre *Idiocidaris* De Loriol, représenté par un unique échantillon du Cénomanien de Syrie.

assules A de la face inférieure portent 2 paires de pores, caractère tout à fait unique chez les Oursins.

Dans ces trois genres, l'anus était en arrière : il est à droite dans *Salenia* Gray (fig. 26), très abondant depuis le Néocomien jusqu'à l'époque actuelle, et auquel on peut rattacher à titre de sous-genre les *Salenocidaris* Agassiz actuels, qui semblent, comme on l'a vu, les plus évolués de la famille par la structure de leurs aires A.

Phymosomidés.

Le tronc principal de cette famille est formé par les *Phymosoma* Haime (= *Cyphosoma* Agassiz) [66] : ils apparaissent à l'Oxfordien, deviennent fréquents au Crétacé inférieur, et prennent au Crétacé supérieur un développement exubérant : à côté des Salénies, ce sont les Oursins réguliers les plus fréquents dans la Craie : ils viennent s'étendre dans l'Eocène. Ils présentent d'ailleurs des caractères d'évolution assez avancée : les zones porifères sont nettement bigéminées sur une plus ou moins grande longueur à partir de l'apex jusqu'au voisinage de l'ambitus, après quoi elles deviennent toxogéminées (fig. 29); ils sont polypores et les majeures A montrent le type phymosomoïde (p. 74); les tubercules crénelés et imperforés sont relativement bien développés, parfois accompagnés, dans les aires IA, de secondaires plus petits : l'apex est grand et monocyclique.

A côté de ces formes à pores bisériés, on peut suivre un autre phylum, où les zones A, également polypores, montrent sur la face supérieure des zones porifères unigéminées, onduleuses, indiquant ainsi un passage à la disposition toxogéminée; l'ornementation reste vigoureuse, analogue à celle des Phymosomes :

---

[66] Nous y réunissons les *Heteractechinus* (= *Heteractis*) Lambert et nous laissons de côté les genres rares et mal connus *Actinophyma* Peron et Gauthier et *Eurypneustes* Duncan et Sladen.

ce sont les *Rachiosoma* Pomel, fréquents dans le Crétacé inférieur et surtout supérieur, et auxquels on peut rattacher à titre de sous-genre les *Porosoma* Cotteau (= *Coptosoma* auct.) qui en diffèrent uniquement par leur apex étroit et dicyclique : apparus au Crétacé [67], ils sont surtout fréquents à l'Eocène, et représentés encore par une espèce vivante (g. *Glyptocidaris* Agassiz); les *Micropsis* Cotteau (Cénomanien - Eocène) forment aussi à peine un sous-genre de *Rachiosoma,* dont ils se distinguent par leur apex étroit, mais encore monocyclique.

Enfin les *Gauthieria* Lambert (Turonien, Sénonien [68], peu fréquents) représentent un rameau latéral curieux : voisins des *Rachiosoma* ils en diffèrent par leur apex très grand et à symétrie bilatérale, échancrant l'aire IA postérieure (fig. 34) : LAMBERT a pu y voir des plaques suranales rejetant l'anus en arrière : on a donc là une sorte de tendance au type exocycle, peut-être analogue à celles que nous avons signalées dans *Heterodiadema* et dans *Hemipedina Bonei* (voir p. 88).

Nous rattacherons aux *Phymosoma* et non aux Echinidés trois genres à tubercules lisses, qui correspondent en partie à l'ancien genre *Leiosoma,* que Cotteau avait séparé le premier des *Phymosoma;* comme le montre notre tableau II, ces genres occupent en effet dans la colonne des Oursins à tubercules imperforés et lisses une place tout à fait isolée : ils ne peuvent d'autre part être les ancêtres des plus primitifs des Echinidés (*Diplechinus,* Charmouthien; *Phymechinus,* Bajocien), puisqu'ils apparaissent seulement au Turonien.

Ce sont d'abord les genres *Trochalosoma* A. Agassiz (réduit à *T. rugosum* Ag. sp., très rare dans le Sénonien) et *Gomphechinus* Pomel (*G. selim* Peron et Gauthier, peu rare dans le Sénonien d'Algérie, et une espèce éocène). Par leurs zones porifères bigéminées (partout dans *Gomphechinus,* en dessus seulement

---

[67] Le *R. Biseti* Cotteau sp., du Rauracien, est trop mal connu.
[68] Récemment signalés par LAMBERT dans le Miocène de Cuba.

dans *Trochalosoma*) et par leur ornementation, ces genres rappellent tout à fait les *Phymosoma* qui leur sont associés dans les mêmes terrains et dont ils ne diffèrent que par l'effacement des crénelures sur les tubercules. — Enfin les *Circopeltis* Pomel, à pores unigéminés, ressemblent énormément aux *Rachiosoma*, dont ils sont contemporains : représentés par un échantillon unique dans le Turonien, ils sont relativement abondants dans l'Eocène (*C. Baicheri* Cotteau sp. de l'Aude).

Les ancêtres de ces Phymosomidés polypores, unigéminés ou bigéminés, ne peuvent être indiqués avec précision [69]. On connaît en effet des Phymosomidés oligopores, mais ils ne sont pas plus anciens que les autres : ce sont les *Thylechinus* [70] Pomel, unigéminés et trisociés, apparaissant au Cénomanien, surtout abondants dans le Sénonien et l'Eocène [71], et connus encore à l'Oligocène. Il est donc possible qu'on ait là un troisième phylum, parallèle à ceux des *Phymosoma* et des *Rachiosoma*, mais ayant gardé des caractères plus primitifs dans les aires A.

Arbacidés [72].

Nous appellerons ainsi les Glyphostomes à tubercules lisses et imperforés, qui n'ont pas de fossettes (voir p. 113) (sauf *Coelo-*

---

[69] LAMBERT rattache aux Phymosomidés son genre *Prototiara*, connu seulement par des individus isolés du Charmouthien, du Bajocien et du Bathonien : c'est une forme très primitive, où les zones A sont encore formées de simples primaires ; les tubercules sont imperforés et lisses. Dans l'article cité dans la note 72, je l'avais à tort rapproché des Arbacidés, sans autre argument d'ailleurs que la structure des tubercules, lisses et imperforés.

[70] Nous y réunissons les *Hemithylus* Arnaud (une espèce sénonienne), qui deviennent déjà polypores à la face inférieure et constituent ainsi un terme de passage.

[71] Quelques grandes espèces de cette époque sont réunies par LAMBERT et THIÉRY dans le genre *Triplacidia* Bittner ; par leur taille et par le développement des tubercules, ces formes apparaissent comme relativement évoluées ; mais les pores restent encore unigéminés ; il y a seulement une légère tendance au type pseudotrigéminé, qu'on peut juger insuffisante pour motiver une coupure générique.

[72] Voir M. GIGNOUX et G. POPOVITCH. Sur le plus ancien représentant du genre *Goniopygus* et sur la phylogénie des Arbacidés (*Bull. Soc. géol. de France*, 4e série, t. 24, 1924).

pleurus), et dont les pores sont restés unigéminés; ils sont tous oligopores (sauf *Tetrapygus*). Ces derniers caractères indiquent une évolution peu avancée, une origine ancienne.

Et de fait les représentants vivants de cette famille se montrent relativement isolés : ils sont Stirodontes, ont des entailles péristomiennes peu marquées, un périprocte garni de 4 ou 5 grandes plaques valvulaires (type *Arbacia*, p. 70); les plaques A primordiales subsistent encore dans la rangée basicoronale de l'adulte, bordant le péristome : ce dernier caractère a été vérifié dans *Arbacia* et *Pygmaeocidaris*, et retrouvé par LAMBERT et THIÉRY dans un *Magnosia* fossile (fig. 22); enfin les majeures A sont construites suivant le type arbacioïde (voir p. 74).

Par contre les formes fossiles que nous y rapportons ont des affinités plus douteuses, car on ne peut d'ordinaire y déceler les traits caractéristiques des Arbacidés vivants; de sorte que ce groupement est provisoire.

Le genre *Magnosia* Michelin [73] débute au Bajocien (où il n'est point rare, non plus qu'au Jurassique supérieur) et se poursuit jusqu'au Cénomanien ; la structure de l'aire A y garde des caractères primitifs : la fusion des plaquettes porifères en majeures n'y est encore qu'incomplètement réalisée. Par contre l'ornementation est très spécialisée : il y a de nombreux petits tubercules serrés, donnant au test un aspect uniformément granulé, interrompu seulement par les 10 zones porifères et par 5 sillons dénudés qui occupent le milieu des aires IA : ces petits Oursins sont ainsi très faciles à reconnaître.

On peut provisoirement rapprocher des *Magnosia*, à titre de rameau latéral, les genres *Cotteaudia* et *Codiopsis* :

Cotteaudia [74] (= *Cottaldia* auct.) Desor, réduit à deux espèces

---

[73] Nous y réunissons le genre *Eucosmechinus* L. et T. (= *Eucosmus* Ag. non Hübner).

[74] Au sujet du rattachement de ce genre à la famille des Arbacidés, voir LAMBERT, Note sur quelques Echinides crétacés d'Espagne (*Bol. R. Soc. Hist. nat. España*, t. 28, Madrid, 1928).

cénomaniennes point rares, ressemble à *Magnosia* par son ornementation (fig. 31); il s'en distingue par son péristome plus petit, plus circulaire et moins enfoncé.

Codiopsis Agassiz est très curieusement différencié : les tubercules sont limités à la face inférieure, et la face supérieure apparaît entièrement dénudée : on y voit seulement de fines stries donnant aux plaques coronales un aspect chagriné et des cicatrices arrondies laissées par des sortes de « mamelons radioliformes » (COTTEAU) caducs, que l'on retrouve parfois en place et qui remplaçaient peut-être les radioles : LAMBERT les qualifie de « tubercules caducs ». Débutant au Séquanien, ces curieuses formes sont particulièrement abondantes au Cénomanien et au Sénonien, et on en retrouve les derniers représentants dans l'Eocène des Corbières.

Nous placerions également ici le curieux rameau latéral des *Glypticus* Agassiz [75] qui apparaissent au Callovien, deviennent extrêmement abondants dans les faciès coralliens (glypticiens) du Lusitanien, et viennent s'éteindre dans le Portlandien. Ici aussi on observe une curieuse différenciation des deux faces de l'Oursin : les gros tubercules IA de la face inférieure y sont remplacés sur la face supérieure par des granules anastomosés simulant des caractères hiéroglyphiques.

Une différenciation analogue est réalisée dans le genre *Coelopleurus* Agassiz : on a là des « fossettes suturales » (voir p. 113) dans les aires A, mais seulement sur la face inférieure; néanmoins les représentants vivants de ce genre ont montré qu'on ne devait point les classer au voisinage des Temnopleuridés, mais bien au voisinage des *Arbacia*. Pratiquement les *Coelopleurus* sont bien caractérisés par leur ornementation :

---

[75] LAMBERT et THIÉRY placent ici le genre *Acrosaster* Lambert, représenté par 2 échantillons du Bathonien du Var. Mentionnons aussi le genre très rare *Panglyptus* L. et T. (= *Hologlyptus* Pomel non Lacordaire) (Rauracien-Kimeridgien), qui est un *Glypticus* muni de fossettes, et pouvant par suite être rattaché au groupe des Temnopleuridés.

les gros tubercules des aires IA ne s'élèvent pas au-dessus de l'ambitus, de sorte que les zones IA apparaissent sur la face supérieure comme 5 aires dénudées séparées par les zones A qui sont au contraire saillantes et tuberculées jusqu'au voisinage de l'apex, autour duquel elles dessinent ainsi une étoile à 5 branches. Ce genre apparaît dans l'Eocène [76], où il est relativement abondant : on le connaît aussi dans l'Oligocène et le Miocène, et cinq espèces le représentent dans les mers actuelles. — Les *Baueria* Noetling (très rares dans l'Eocène) n'en forment guère qu'un sous-genre caractérisé en ce que les tubercules A s'arrêtent eux aussi au-dessous de l'ambitus, de sorte que la face supérieure est entièrement dénudée.

Ce caractère se retrouve dans les genres actuels rares : *Arbaciella* Mortensen, *Pygmaeocidaris* Döderlein [77], *Habrocidaris* Agassiz et Clark, *Podocidaris* A. Agassiz.

Un groupe qu'on pourrait qualifier de normal comprend les genres *Acropeltis, Goniopygus, Parasalenia.* — Ce sont de petits Oursins, qui possèdent d'abord les caractères définissant notre famille des Arbacidés, soit tubercules imperforés et incrénelés, pores unigéminés; et ils se distinguent des genres que nous venons d'étudier en ce que leur ornementation est homogène, normale : dans chaque aire A et IA, il y a deux rangées de tubercules primaires qui s'étendent d'un bout à l'autre de l'aire, en devenant plus gros au voisinage de l'ambitus. — *Acropeltis* Agassiz est abondamment représenté dans le Jurassique supérieur corallien par l'*A. aequituberculata* Ag.; chacune des géni-

---

[76] Néanmoins, il a été signalé par QUAAS dans le Crétacé sup. du Désert lybique.

[77] Par son ornementation et par la présence d'une plaque IA impaire en bordure du péristome, *Pygmaeocidaris* se rapproche de *Tiarechinus*; de fait LAMBERT et THIÉRY rattachent *Tiarechinus* aux Arbacidés, en supposant qu'il avait des branchies externes qu'on n'a pas su reconnaître. Ce rapprochement entre *Tiarechinus* du Trias et les petits Arbacidés actuels est évidemment très intéressant; mais, à l'exemple de BATHER, nous avons continué à classer ce genre dans les Holostomes, en annexe aux Cidaridés; la question reste difficile à trancher; voir les très ingénieuses idées nouvelles développées à ce sujet par LAMBERT dans sa Note citée p. 109, note 74.

tales porte un gros tubercule mamelonné qui prolonge la série des tubercules coronaux. — *Goniopygus* Agassiz a des plaques apicales dépourvues de tubercules, mais les pores génitaux y débouchent en dessous des plaques génitales, dont l'extrémité surplombe ainsi un peu le sommet des aires IA (voir COTTEAU) : ces pores sont donc généralement invisibles. Débutant dans le Portlandien corallien, ce genre est fréquent dans le Crétacé et persiste encore à l'Eocène [78]. DE LORIOL y a décrit, dans le Crétacé du Portugal, un échantillon [79] dont le périprocte est muni de 4 plaques valvulaires identiques à celles des *Arbacia* vivants (fig. 26). Enfin *Parasalenia* A. Agassiz, qui débute à l'Eocène (très rare) et donne deux espèces miocènes et deux vivantes, est aisément reconnaissable à la forme elliptique du test; par l'existence de plaques valvulaires anales, il se classe auprès des *Arbacia* [80]; dans certaines espèces il se développe des tubercules secondaires, ce qui forme transition avec ce dernier genre.

Les *Arbacia* Gray (fig. 24 et 26) portent en effet sur les aires IA de multiples colonnes de tubercules homogènes, égaux entre eux : il n'y a que des espèces pliocènes, quaternaires ou actuelles, parmi lesquelles les *Agarites* Agassiz formeraient un simple sous-genre. Dans une forme vivante, les majeures deviennent polypores : on peut en faire le genre voisin *Tetrapygus* Agassiz.

Stomopneustidés.

A l'exemple de JACKSON et de la plupart des zoologistes (DÖDERLEIN), nous laisserons dans une famille spéciale l'espèce

---

[78] Mentionnons ici le genre *Atopechinus* Thiéry, établi pour un échantillon unique du Bathonien de l'Ardèche; par ses caractères primitifs (ambulacres encore composés partiellement de primaires), aussi bien que par son âge géologique, cette forme représente un ancêtre des *Goniopygus* et *Acropeltis*, comme l'ont dit LAMBERT et COLLIGNON (*Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, fasc. 13, mém. 2, 1928).

[79] Mon attention a été attirée sur cette figure par M. LAMBERT.

[80] Au contraire, MORTENSEN (in DELAGE et HÉROUARD) rapproche les *Parasalenia* des *Strongylocentrotus* (Echinidé).

unique *Stomopneustes* (Agassiz) *variolaris* Imk. sp. C'est un très bel Oursin, vivant dans l'Océan Indien; ses zones A, formées de majeures 3-12-sociées, à pores toxogéminés, ses nombreux tubercules secondaires IA, en font une forme très évoluée, voisine des Echinidés. Mais il est Stirodonte, et ses pédicellaires l'éloignent aussi des Echinidés : on ne peut dire de quelle forme ancienne il dérive.

Temnopleuridés.

La plupart des auteurs modernes (JACKSON, DÖDERLEIN, etc...) groupent dans cette famille les genres dans lesquels les plaques coronales montrent une ornementation spéciale, consistant en fossettes ou sillons.

Ce sont des Oursins de petite taille, à test rotulaire; ils apparaissent au Crétacé et leurs représentants vivants sont tous Camarodontes, ce qui les rapproche des Echinidés : GREGORY (in RAY LANKESTER, 1900) y voit même, à tort probablement, l'origine de ces Echinidés. Entre les tubercules, le test est couvert de petits granules serrés, qui interviennent parfois, comme nous le verrons, dans l'ornementation particulière du groupe.

Il est probable que cette famille n'est pas naturelle : elle montre des relations, soit avec les Pseudodiadématidés ou Phymosomidés primitifs, soit avec les Echinidés ou les Diadématidés. Sa classification est fort difficile : outre les caractères habituels, tirés des tubercules (perforés, crénelés, ou non) et des zones porifères (unigéminées, pseudotrigéminées, oligopores, polypores) on peut faire intervenir la disposition des *fossettes* ou sillons qui définissent le groupe, et dont LAMBERT et THIÉRY ont précisé la nomenclature : avec eux nous distinguerons (fig. 35) :

1° Les fossettes *sutürales,* qui se trouvent le long des sutures des plaques IA; elles peuvent être sulciformes, c'est-à-dire constituées par des sillons qui accompagnent le trajet de la

suture, ou punctiformes, réduites alors à des dépressions circulaires;

2° Les fossettes *angulaires*, ou dépressions plus ou moins circulaires qui se trouvent à l'angle des plaques;

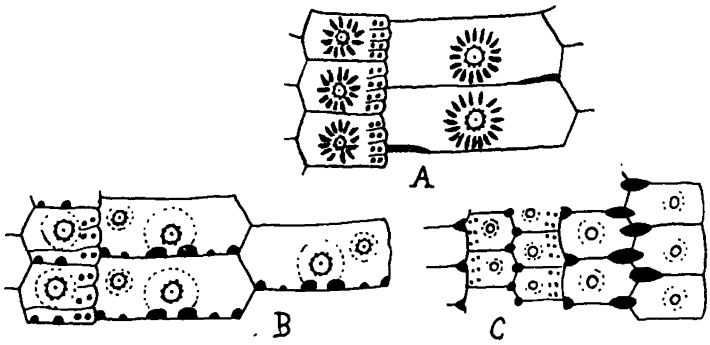

Fig. 35. — Divers types de fossettes chez les Temnopleuridés.

A) *Radiocyphus* : fossettes assulaires rayonnantes sur les cônes des tubercules; fossettes suturales sulciformes.

B) *Glyphocyphus* : fossettes suturales punctiformes.

C) *Temnechinus* : seulement des fossettes angulaires.

3° Les fossettes *assulaires* qui entaillent les plaques coronales en dehors de leurs sutures et ont un tracé indépendant de ces sutures : parfois elles rayonnent autour des tubercules et sont surtout visibles sur le cône ou le scrobicule (fossettes *scrobiculaires*);

4° Les *pseudo-fossettes* : ce sont des espaces nus laissés par les granules qui s'écartent et se soudent parfois en simulant des côtes qui séparent ainsi des dépressions : mais ces dépressions n'entaillent pas réellement le test.

Nous ne ferons intervenir ces caractères qu'en dernier lieu, après ceux tirés des tubercules et des zones porifères [81].

---

[81] Beaucoup de genres vivants ne peuvent être reconnus que par des caractères tirés des pédicellaires ou de la membrane péristomienne; nous ne les citerons point ici.

A) — Genres à tubercules *perforés* (et crénelés); les zones porifères y sont toujours unigéminées. Le seul genre important est *Glyphocyphus* Haime [82], qui apparaissant dans le Crétacé inférieur, persiste jusque dans l'Eocène : c'est une forme oligopore [83], à majeures trisociées. A l'Eocène il s'y rattache des formes polypores, d'ailleurs très rares, *Radiocyphus* Cotteau, munies de fossettes assulaires sur les cônes des tubercules (fig. 35).

B) — Genres à tubercules *imperforés* et *crénelés;* les zones porifères y sont encore unigéminées. Parmi les formes anciennes, la plus importante est *Echinocyphus* Cotteau, souvent difficile à distinguer de *Glyphocyphus,* auquel il ressemble beaucoup (Cénomanien - Sénonien) : les *Zeuglopleurus* Gray n'en constituent qu'un sous-genre. Les *Glyptocyphus* du Cénomanien sont les seuls polypores de ce groupe. — Les formes récentes se distinguent par le grand nombre de leurs tubercules secondaires, devenus égaux aux primaires : ce sont les *Salmacis* Agassiz (Pliocène, actuel) à fossettes angulaires et les *Temnopleurus* Agassiz (actuel, mais cité aussi dans l'Eocène et le Miocène) avec de profondes fossettes suturales qui donnent au test un aspect sculpté très particulier [84].

C) — Genres à tubercules *imperforés* et *incrénelés;* il n'y a là que des formes tertiaires et actuelles [85], qu'on peut classer d'après l'allure de leurs zones porifères :

---

[82] Nous y réunirons à titre de sous-genre les *Hemidiadema* Agassiz, qui ne s'en distinguent que par des particularités dans la répartition des fossettes et des tubercules A. Nous laisserons de côté les genres *Dictyopleurus* et *Arachniopleurus* Duncan et Sladen, très rares dans le Nummulitique de l'Inde et du Sinaï.

[83] D'après LAMBERT et THIÉRY ; mais les figures de COTTEAU montrent dans certaines espèces des majeures 4 sociées (voir fig. 32 et 35).

[84] Nous laissons de côté le genre *Trumechinus,* établi par LAMBERT et THIÉRY pour une forme du Miocène de l'Inde.

[85] En laissant de côté les *Leiocyphus* Cotteau, réduits à une espèce extrêmement rare dans le Cénomanien.

1° *Unigéminés.* — Les *Paradoxechinus* Laube (= *Coptechinus* Cotteau) (Eocène, Miocène) ne montrent guère que des pseudofossettes. Dans *Arbacina* Pomel, genre très répandu au Miocène et au Pliocène, les fossettes sont très petites, et il devient souvent difficile de distinguer ce genre des *Prionechinus,* auxquels ils ressemblent beaucoup. Les affinités de ce genre *Prionechinus* Agassiz, abondant au Miocène, moins fréquent actuellement, sont en effet un peu douteuses, car il n'a point de véritables fossettes (voir à ce sujet Döderlein, 1906, p. 187); d'autre part ses représentants vivants ne montrent aucun caractère d'Arbacidé, et ses zones porifères unigéminées l'éloignent des Echinidés; de sorte que sa grande ressemblance avec *Arbacina* conduit à le relier aux Temnopleuridés. Dans les *Opechinus* Desor (Eocène, Miocène, actuel) il y a au contraire 3 à 8 fossettes suturales punctiformes bien distinctes. *Dicoptella* Lambert (= *Pleurechinus* auct.) (Eocène, actuel) ressemble à *Temnopleurus :* il a des fossettes suturales allongées. *Temnechinus* Forbes (Pliocène) n'a plus que des fossettes angulaires (fig. 35).

2° *Pseudotrigéminés.* — Nous mettrons d'abord à part deux genres néocomiens [86], où les fossettes sont fort peu marquées, suturales dans *Glyptechinus* De Loriol, angulaires dans *Codechinus* Desor : leurs affinités sont très douteuses. Cela fait, il ne reste plus que deux genres vivants : *Mespilia* Desor, où les pores tendent à prendre une disposition pseudobigéminée, et *Amblypneustes* Agassiz, caractérisé par sa forme ovoïde élevée.

3° *Toxogéminés.* — Dans le genre vivant *Holopneustes* Agassiz, la disposition des pores mériterait plutôt d'être qualifiée de plurigéminée que de toxogéminée : car les aires A, devenues

---

[86] Nous laissons de côté le genre mal connu et très rare *Grammechinus* Duncan et Sladen, du Miocène de l'Inde.

extrêmement larges et formées de majeures 9-sociées, montrent de nombreuses colonnes de pores; les tubercules sont également très nombreux, formant 6 colonnes A et 12-14 IA : la taille est plus forte que dans les autres Temnopleuridés : c'est donc une forme très évoluée, une fin de série; comme les fossettes, angulaires, sont très peu marquées, on pourrait peut-être rattacher ce genre aux Echinidés.

Echinidés.

Nous rangerons dans cette famille tous les Glyphostomes à tubercules imperforés et incrénelés, dépourvus de fossettes et à zones porifères non unigéminées, en excluant les genres *Trochalosoma, Gomphechinus* et *Stomopneustes,* rattachés à d'autres familles, comme on l'a vu. Les représentants vivants de ce groupe sont tous camarodontes.

Cette famille contient des types très évolués : la plupart des genres sont tertiaires et actuels; trois seulement apparaissent dans le Jurassique.

Les formes les plus anciennes sont assez voisines des Pédinidés, dont les Echinidés dérivent probablement par simple perte des crénelures sur les tubercules; il est en effet difficile de leur trouver des ancêtres unigéminés dans les formes à tubercules imperforés et incrénelés, puisque ces derniers, qui appartiennent à notre groupe des Arbacidés, sont plus récents (sauf *Magnosia,* très spécialisé par son ornementation, et ne pouvant entrer en ligne de compte ici) et ont évolué, comme nous l'avons vu, vers des types actuels tout différents. Il semble également assez peu rationnel de placer à l'origine du groupe, comme le fait Gregory (in Ray Lankester), les Temnopleuridés, formes à fossettes.

Les relations des Echinidés avec les Pédinidés sont d'ailleurs tellement étroites que, si on ne fait pas appel, pour les séparer, à la structure perforée ou imperforée des tubercules, on est amené à classer les plus anciens Echinidés, comme *Stomechinus,* parmi les Pédinidés : c'est ce que fait Gregory.

Les Echinidés se partagent assez naturellement en deux groupes, qui représentent deux stades d'évolution : les plus primitifs sont les Oligopores, où les aires A sont composées de majeures trisociées, à pores pseudotrigéminés ou trigéminés; les plus évolués sont les Polypores, où il y a des types pseudotrigéminés, bigéminés, toxogéminés. Ces deux groupes, faciles à distinguer en pratique, ne sont certainement pas uniphylétiques, c'est-à-dire que le passage des types oligopores aux types polypores a dû se faire dans plusieurs phylums différents. Et de fait, si on utilise, dans la définition des genres actuels, les caractères tirés des pédicellaires, on arrive à des groupements tout différents (cf. MORTENSEN in DELAGE et HÉROUARD, et DÖDERLEIN, 1906); bien entendu, nous ne pouvons tenir compte ici que des genres définis d'une manière qui permet de les reconnaître à l'état fossile : nous suivrons donc la nomenclature de LAMBERT et THIÉRY.

Oligopores. — Leur classement, fort difficile et variable suivant les auteurs, peut être basé sur la grandeur du péristome, sur la profondeur des scissures branchiales et sur le développement des tubercules secondaires [87].

Le genre le plus ancien est *Stomechinus* Desor, déjà très abondant au Bajocien-Bathonien [88], et persistant jusque dans le Néocomien : le péristome est large, avec profondes scissures; les tubercules primaires restent constamment, même sur la face inférieure, plus grands que les secondaires (fig. 31), lesquels s'atténuent beaucoup en dessus; les majeures, trisociées,

---

[87] Nous laissons de côté les genres *Echinotiara* Pomel et *Pseudarbacia* Lambert, représentés chacun par un ou deux échantillons.

[88] LAMBERT (Echinides du Lias du Moyen Atlas Marocain, *Service des Mines et de la Carte géologique du Maroc, Notes et Mémoires*, n° 17, 1931) vient de créer le genre *Diplechinus* pour une forme du Charmouthien ressemblant beaucoup à *Stomechinus*, mais en différant par ses pores bigéminés en dessus, unigéminés à l'ambitus, caractère primitif : c'est évidemment l'ancêtre du groupe.

portent alternativement un tubercule et un granule; ce genre atteint une assez grande taille. Nous y rattacherons, à titre de sous-genre, les *Psephechinus* Pomel, ayant même répartition stratigraphique [89], et qui s'en distinguent en ce que toutes les majeures sont tuberculifères; les tubercules secondaires sont un peu plus développés. Ce dernier caractère nous conduit au genre *Polycyphus* Agassiz (Bathonien-Callovien), formant un petit rameau latéral : ce sont de petits Oursins à ornementation très élégante, uniformément recouverts de nombreux petits tubercules, tous égaux, ce qui les fait ressembler à des *Magnosia* ou à des *Cotteaudia :* ils sont assez fréquents dans le Bajocien-Bathonien.

Les *Psammechinus* Agassiz [90] apparaissent dès le Néocomien, coexistant ainsi avec les derniers *Stomechinus,* dont ils sont d'ailleurs assez difficiles à distinguer : ce sont des formes de petite taille, à péristome grand, mais scissures branchiales peu profondes : les tubercules secondaires sont relativement peu développés : très rares au Crétacé, ils deviennent extrêmement abondants au Tertiaire et particulièrement au Néogène; il y a actuellement de nombreuses espèces, dont deux vivent sur les côtes de France, l'une (*P. microtuberculatus* De Blainv.) dans la Méditerranée, l'autre (*P. miliaris* Klein) dans la Manche et l'Atlantique.

C'est sans doute de ces *Psammechinus* que dérivent les *Echinus* Linné, Oursins de grande taille, à test élevé, globuleux, à scissures encore faibles, mais péristome relativement petit; les tubercules sont peu développés. Débutant au Pliocène, ce genre

---

[89] Un *Psephechinus* vient d'être cité dans le Toarcien de Corfou par JEANNET (*Eclogae geol. Helvetiae,* vol. 21, p. 462, 1928).

[90] Nous laissons de côté les genres voisins *Raphidechinus* L. et T. (1 espèce vivante), *Isechinus* Lambert (1 espèce vivante), *Gajechinus* L. et T. (1 espèce, Miocène de l'Inde), *Thierychinus* Lambert (1 échantillon du Bathonien), *Nötlingaster* Vredenburg (très rare dans le Sénonien; voir plus haut, p. 75), *Stirechinus* Desor (2 espèces, Miocène, Pliocène), *Oligophyma* Pomel (2 espèces, Miocène).

est très florissant actuellement : il est représenté sur les côtes de France par trois espèces (*E. melo* Lmk., *E. acutus* Lmk., *E. esculentus* L.), vivant dans des zones plus profondes que les *Psammechinus*.

C'est également des *Psammechinus* que doivent dériver les *Lytechinus* Agassiz (= *Anapesus, Schizechinus* auct.) (Miocène, actuel), différents des précédents par leurs scissures branchiales allongées et étroites : on y a des formes d'assez grande taille; les tubercules secondaires y sont devenus égaux aux primaires.

Enfin les genres *Toxopneustes* Agassiz (vivant) [91] et *Tripneustes* Agassiz (Miocène, actuel) (fig. 24) sont très facilement reconnaissables à leurs pores nettement trigéminés : ce sont des formes de grande taille, à nombreux tubercules secondaires, des fins de série [92].

Polypores. — Les *Phymechinus* Desor [93] représentent un type fort ancien, car ils apparaissent dès le Bajocien pour devenir fréquents au Jurassique (*P. mirabilis* Desor) : ce sont de beaux Oursins, à ornementation bien développée, à test hémisphérique. Leurs affinités sont très difficiles à établir : ils ressemblent un peu aux premiers *Stomechinus*, leurs contemporains, mais ils en diffèrent naturellement par leurs majeures polypores et leurs pores bigéminés. On peut aussi penser qu'ils dérivent, par perte des crénelures et des perforations, des Pseudodiadématidés du Lias, famille dans laquelle le genre *Diplopodia* nous a déjà montré la disposition bigéminée.

---

[91] Ce genre paraît déjà représenté dans l'Oligocène du Vicentin.

[92] Dans ces deux genres, les majeures sont alternativement tuberculifères et granulifères, de sorte qu'en comptant le nombre des pores qui correspondent à un tubercule A, on croirait avoir affaire à un Oursin 6-socié; en examinant au contraire la suture du milieu de l'aire A, on se rend compte qu'à chaque indentation de cette suture, c'est-à-dire à chaque majeure, ne correspondent bien que 3 paires de pores.

[93] Nous laissons de côté les genres voisins, crétacés et éocènes, *Plesiopeltis* Lambert, *Phymotaxis* L. et T., *Diplotagma* Schlüter, *Cretacechinus* L. et T., représentés par des échantillons isolés.

Les autres genres de Polypores sont tous vivants[94]; les pores y sont toxogéminés. *Sphaerechinus* Desor a un test de grande taille, hémisphérique : une espèce (*S. granularis* Lmk.) vit sur les côtes françaises, dans la zone littorale. *Pseudoboletia* est un genre exotique voisin. *Strongylocentrotus* Agassiz (= *Toxocidaris, Paracentrotus,* etc., auct.) est représenté par de nombreuses espèces vivantes (fig. 25) (parmi lesquelles le *S. lividus* L. est l'Oursin comestible de nos côtes), réparties d'après la forme de leurs pédicellaires en de nombreux genres, de sorte que cette nomenclature devient absolument impossible à utiliser pour les géologues : on en connaît en effet des espèces fossiles depuis le Miocène. *Echinostrephus* A. Agassiz et *Heliocidaris* Des Moulins sont des genres exotiques voisins.

Enfin viennent trois genres[95] qu'on groupe parfois dans la petite famille des Echinométridés; car, avec *Parasalenia* (Arbacidé), ce sont les seuls Glyphostomes à test elliptique (voir p. 89). *Echinometra* Gray (= *Ellipsechinus* Lütken), connu dès le Miocène, a quitté nos mers au Pliocène et ne vit plus que dans les récifs coralliens des mers chaudes : ses majeures sont 4-8-sociées. *Heterocentrotus* Brandt (actuel exotique) a des majeures 15-17-sociées dans des aires A très larges. *Colobocentrotus* Brandt (actuel exotique) possède de gros radioles curieusement adaptés : ceux de la face inférieure ressemblent à ceux de certains Cidaris et ont sans doute un rôle locomoteur; ceux de la face supérieure juxtaposent étroitement leurs extrémités qui forment ainsi un pavage régulier, sorte de cuirasse protectrice : cette adaptation ne se retrouve, peut-être, que chez certains Cidaridés triasiques (*Anaulocidaris*) et dans *Acrocidaris* (d'après LAMBERT).

---

[94] Nous laissons de côté *Rhabdechinus* Lambert, représenté par un échantillon unique de l'Auversien du Bassin de Paris.

[95] Ici encore, l'étude des pédicellaires a conduit les zoologistes à fonder beaucoup d'autres genres vivants que nous ne pouvons citer.

Index alphabétique des noms de familles, genres, sous-genres.

Les chiffres en *italiques* renvoient aux pages où les familles, genres, sous-genres, sont définis.

Acrocidaris, 82, 85, *99*, 121.
Acropeltis, *111*.
Acrosalenia, 70, 85, 88, *100*.
Acrosalénidés, 70, 88, *100*.
Acrosaster, *110*.
Actinophyma, *106*.
Agarites, *112*.
Alpicidaris, *57*, *59*.
Amblypneustes, *116*.
Anapesus, *120*.
Anaulocidaris, 54, *55*, 121.
Arachniopleurus, *115*.
Arbacia, 63, 64, 67, 70, 109, *112*.
Arbacidés, 22, 60, 63, 64, 70, 85, *108*.
Arbaciella, *111*.
Arbacina, *116*.
Archaeocidaridés, 38, *41*.
Archaeocidaris, 16, *42*.
Aspidodiadema, *94*.
Aspidodiadématidés, 84, 85, *94*.
Asterocidaris, *98*.
Asthenosoma, 64, *105*.
Astropyga, *95*, 104.
Atopechinus, *112*.
Aulacocidaris, *57*, *59*.
Aulodontes, *66*.

Baueria, *111*.
Bothriocidaris, 25, 26, 30, *31*, 62.
Brochechinus, *102*.

Camarodontes, *66*.
Centrostephanus, *95*.
Chaetodiadema, 85, *103*.
Cidaridés, *50*, 62, 85.
Cidaris, *11*, *59*, 85.
Cidaropsis, *98*.
Circopeltis, *108*.
Codechinus, *116*.
Codiopsis, *110*.
Coelopleurus, 81, *110*.
Coenopedina, *101*.
Colobocentrotus, 43, 84, 89, *121*.
Colpotiara, *96*.
Coptechinus, *116*.
Coptosoma, *107*.
Cottaldia, *109*.
Cotteaudia, 82, 83, *109*.
Cretacechinus, *120*.
Cyphosoma, *106*.
Cystocidaridés, 38, *48*.

Deneechinus, *45*.
Dermatodiadema, *94*.
Devonocidaris, *45*.
Diadema, 62, 65, 85, *94*, *95*.
Diadématidés, 22, 54, 84, 85, *94*.
Diademopsis, 85, *101*.
Dicoptella, *116*.
Dictyopleurus, *115*.
Diplacidés, *38*.
Diplechinus, *118*.
Diplocidaris, 20, *56*, *59*, 60.
Diplopodia, *97*.
Diplotagma, *120*.
Dumblea, *103*.
Echinidés, *117*.
Echinocyphus, *115*.

Echinocystis, *48*.
Echinometra, 66, 89, *121*.
Echinométridés, *121*.

Echinopsis, *97*.
Echinostrephus, *121*.
Echinothrix, *95*.
Echinothuria, *105*.
Echinothuridés, 22, 34, 62, 64, 66, 67, 74, *104*.
Echinotiara, *118*.
Echinus, 22, 85, *119*.
Ellipsechinus, *121*.
Endeodiadema, *96*.
Engelia, *102*.
Eocidaris, 42, *43*.
Eodiadema, *96*, 101.
Eosalenia, *94*.
Eotiaris, *55*.
Eucosmechinus, *109*.
Eucosmus, *109*.
Eurypneustes, *106*.

Fournierechinus, *47*.

Gajechinus, *119*.
Gauthieria, 88, *107*.
Glyphocyphus, 83, 114, *115*.
Glyphostomes, *61*.
Glyphechinus, *116*.
Glypticus, *110*.
Glyptocidaris, *107*.
Glyptocyphus, *115*.
Glyptodiadema, *96*.
Gomphechinus, *107*.
Goniophorus, 69, 72, 88, *105*.
Goniopygus, 70, 108, *112*.
Grammechinus, *116*.
Gymnocidaris, *98*.
Gymnodiadema, *102*.

Habrocidaris, 64, *111*.
Hebertia, *97*.
Helikodiadema, *95*.
Heliocidaris, *121*.
Hemicidaridés, 70, 84, *98*.
Hemicidaris, 71, 79, 85, *98*, 99.
Hemidiadema, *115*.
Hemipedina, 77, 88, *101*, 102.
Hemithylus, *108*.
Heteractechinus, *106*.
Heteractis, *106*.
Heterocidaris, *95*.
Heterocentrotus, 89, *121*.
Heterodiadema, 88, *96*.
Heteropedina, *96*.
Heterosalenia, 70, 88, *100*.
Hologlyptus, *110*.
Holopneustes, *116*.
Holostomes, *61*.
Hyattechinus, *46*.
Hypodiadema, 96, *99*.

Idiocidaris, *105*.
Isechinus, *119*.

Koninckocidaris, *44*.

Leiocidaris, *59*.
Leiocyphus, *115*.
Leiopedina, 77, *103*.
Leiosoma, *107*.
Lepidechinus, 36, *45*.
Lépidesthidés, 38, *47*.
Lepidesthes, 35, *47*.
Lépidocentridés, 38, *44*.
Lepidocentrus, *45*.
Lepidocidaris, *42*, *102*.
Leptarbacia, *97*.
Leptechinus, *45*.
Leptocidaris, *102*.
Lissodiadema, 85, *102*.
Loriolella, *102*.
Loriolia, *96*.
Lovenechinus, *40*.
Lysechinus, *59*.
Lytechinus, *120*.
Maccoya, 36, *39*.

Magnosia, 64, 83, *109*.
Meekechinus, 36, *48*.
Melonechinus, 36, *40*.
Melonites, *40*.
Mélonitidés, 30, 38, *39*.
Mesodiadema, *101*.
Mespilia, *116*.
Microcidaris, 54.
Microdiadema, *96*.
Micropedina, 77, *103*.
Micropsis, *107*.
Micropyga, *103*.
Miocidaris, 31, 53, 54, *55*, *59*.
Myriastiches, *48*.

Noetlingaster, 75, *119*.
Nortonechinus, *43*.

Oligophyma, *119*.
Oligoporus, *40*.
Opechinus, *116*.
Orthocidaris, *102*.
Orthodiadema, *96*.
Orthopsis, 76, *102*.

Palaechinus, *39*.
Paléchinidés, 30, *33*, 62.
Palaeodiadema, *95*.
Palaeodiscus, *48*.
Palaeopedina, *102*.
Panglyptus, *110*.
Paracentrotus, *121*.
Paracidaris, 56, *57*, *59*.
Paradoxechinus, *116*.
Parasalenia, 89, *112*, *121*.
Pedina, *103*.
Pédinidés, 54, 85, *101*.
Pedinopsis, *97*, 101.
Pedinothuria, *104*.
Pelanechinus, *105*.
Peltastes, 69, 88, *105*.
Perischocidaris, *47*.
Perischodomus, *45*.
Périschoéchinides, *36*.
Pholidechinus, 44, *46*.
Pholidocidaris, *47*.
Phormosoma, 64, 66, 67, *105*.
Phymechinus, *120*.
Phymopedina, *102*.
Phymosoma, 78, 79, 85, *106*.
Phymosomidés, *106*.
Phymotaxis, *120*.
Plegiocidaris, 54, *59*.
Plesiopeltis, *120*.
Pleurechinus, *116*.
Pleurodiadema, *98*.
Podocidaris, *111*.
Polycyphus, 83, *119*.
Polydiadema, *97*.
Polyplacidés, *38*.
Poropeltaris, 69, 88, *105*.
Porosoma, *107*.
Prionechinus, *116*.
Propedina, *103*.
Proterocidaris, *47*.
Prototiara, *108*.
Psammechinus, *119*.
Psephechinus, *119*.
Pseudarbacia, *118*.
Pseudoboletia, *121*.
Pseudocidaris, *98*.
Pseudodiadema, 82, 85, *95*.
Pseudodiadématidés, *95*.
Pseudopedina, *103*.
Pseudosalenia, 70, 88, *100*.
Pygmaeocidaris, 64, 109, *111*.

Rachiosoma, *107*.
Radiocyphus, 114, *115*.
Raphidechinus, *119*.
Rhabdechinus, *121*.
Rhabdocidaris, 54, *59*.
Rhoechinus, *45*.

Salenia, 69, 70, 76, 88, *106*.
Salénidés, 69, 70, 72, 88, 100, *105*.
Salenocidaris, 105, *106*.
Salmacis, *115*.
Scaptodiadema, *102*.
Schizechinus, *120*.
Sphaerechinus, *121*.
Sphaerotiaris, *98*.
Stéréocidaridés, *53*.
Stereopedina, *102*.
Stirechinus, *119*.
Stirodontes, *66*.
Stomechinus, 82, *118*.
Stomopneustes, 89, 94, *113*.
Stomopneustidés, *112*.
Streptocidaridés, *53*.
Strongylocentrotus, 68, 81, *121*.

Temnechinus, 114, *116*.
Temnopleuridés, *113*.
Temnopleurus, *115*.
Tétracidaridés, *60*.
Tetracidaris, *60*.
Tetragramma, *97*.
Tetrapygus, *112*.
Thiérychinus, *119*.
Thylechinus, *108*.
Tiarechinus, *59*, 111.
Tiaréchinidés, *59*.
Tiaridia, *98*.
Tiaris, *98*.

Tiaromma, *96*.
Timorocidaris, *43*.
Tornquistellus, *45*.
Toxocidaris, *121*.
Toxopneustes, 73, *120*.
Triadocidaris, 53, 54, *55*, *59*.
Triplacidia, *108*.
Tripneustes, 67, *120*.
Trochalosoma, *107*.
Trochodiadema, *96*.
Trochotiara, *95*.
Trumechinus, *115*.

Xenocidaris, *43*.

Zeuglopleurus, *115*.