

UNIVERSITÉ DE NANCY
U.E.R. S.T.M.C.M.
LABORATOIRE DE SÉDIMENTOLOGIE
D.E.A. DE GÉOLOGIE
1974 - 1975

LES CONODONTES
CARACTÉRISTIQUES ET INTÉRÊT GÉOLOGIQUE
Étude bibliographique

par

NGUYEN - THI - NGOC - THANH

CHAPITRE I

INTRODUCTION

RAPPEL HISTORIQUE

D'après les différents auteurs , l'histoire des conodontes peut être divisé en trois périodes :

a - De 1853 à 1856 : Période de la découverte des conodontes

Le mot "Conodonte" a été attribué entre 1853 à 1856 à des fragments collectés dans différents faciès (sable , calcaire.) Ils ont été mentionnés pour la première fois dans un sable glauconieux de l'Ordovicien inférieur en Russie (1853 par Christian Heinrich Pander) . Puis après , la discussion entre les différents auteurs a montré que certains fragments appartenaient à des dents de poissons , que d'autres n'étaient que des mâchoires d'Annelides et de Cordés . Néanmoins , l'origine restait inconnue dans la plupart des cas . C'est seulement en 1856 que les caractéristiques des conodontes ont été données sur des bases précises .

b - Entre 1856 et 1926 :

Peu après la découverte des conodontes , des recherches ont été entreprises dans plusieurs pays : Suisse et Angleterre (1861) , Amérique (1873) , Allemagne (1877) etc , , , , , .

En 1912 , les conodontes ont été classés comme appartenant aux Annelides dans le "Zoological Record" (Zittel et Rohm) . 1928 , le premier index bibliographique sur les conodontes est publié avec les figures de la plupart des espèces décrites jusqu'à ce jour (Grace Hohm)

c - De 1926 jusqu'à présent :

Pendant cette période , de nombreux chercheurs ont travaillé sur les conodontes . Parmi eux , il faut citer Edwin B. Branson et Maurice G. Mehl de l'université de Missouri . Ce sont les deux premiers paléontologistes qui ont utilisé les photographies stéréoscopiques dans leurs recherches . Leurs articles sur la classifications , la technique et la stratigraphie ont établi une base solide pour les recherches ultérieures . Par exemple : "Conodont studies n° I" (1933) et "Conodonts"

(1944) . Une autre référence très utile est "Conodont as Paléozoïc guide fossils" de Samuel P. Ellison Jr (1946) , qui en 1937 , avait déjà publié un article d'intérêt général sur la composition , l'écologie et la stratigraphie de ces fossiles dans l'Ordovicien et le Pennsylvanien

En 1952 , un des chercheurs le plus actif est Walter Youngquist dont ses articles la plupart sur les conodontes de l'Illinois , sont des modèles pour les étudiants en Paléontologie . Appartenant aussi à l'université d'Illinois , Harold W. Scott (1931) a suggéré , dans un de ses articles , que les conodontes sont des débris de vers.

Le premier article général sur la structure lamellaire des conodontes a été écrit par Wilbert H. Hass (1931) . En 1934 , John W. Huddle a publié sa thèse de doctorat que l'on peut considérer comme un glossaire et la clé des conodontes du Dévonien supérieur jusqu'à Mississipien inférieur .

Enfin , les recherches actuelles tendent à :

- Perfectionner l'utilisation des conodontes en tant que bons marqueurs stratigraphiques .
- Développer de plus en plus les connaissances sur leur répartition stratigraphique et géographique .
- Décrire les nouvelles formes .
- Etudier d'autres aspects comme l'écologie , la composition , la morphologie et autres problèmes .

En général , la direction est vers le raffinement des méthodes .



CHAPITRE II

CARACTERES GENERAUX DES CONODONTES

A - FORMES ET ASPECTS DES CONODONTES

Les conodontes sont des microfossiles avec des formes variables . Ils peuvent avoir des formes simples en cônes ou en plaques ou des formes plus compliquées avec des hampes , des lames portant des ornements variés (denticules , nodules)

Ils sont homogènes dans leur constitution , sans différenciation , comme il en existe par exemple dans les dents en dentine ou en émail . Leur taille varie de 4mm à 0,14mm ou moins .

Ils existent depuis l'Ordovicien inférieur et disparaissent au Trias supérieur .

Normalement ; les conodontes sont transparents à translucides , de couleur ambrée à brune . Quand ils sont altérés , quelques uns deviennent friables et ont une couleur gris-clair . Ils ne sont jamais noirs comme les scolécodontes avec lesquels ils sont souvent confondus (les scolécodontes sont des mâchoires des vers Polychètes , noirs , fragiles , silico-chitineux et insolubles dans l'acide Chlorhydrique)

TERMINOLOGIE UTILISEE POUR L'ETUDE DES CONODONTES

Les termes morphologiques suivants sont extraits et traduits d'un article de W.H.Hass , publié en 1962 . La plupart des termes sont figurés dans les illustrations ci-jointes et ils sont classés en ordre alphabétique :

- ABORAL : vers le bas de conodonte .
- ABORAL ATTACHMENT SCAR : synonyme de cavité pulpaire , mais c'est une cavité pulpaire développée . Il est utilisé aussi pour désigner la partie du côté aboral où la plaque basale est attachée .
- AILE POSTERIEURE (posterior wing) : côté postérieur , élargée chez les Distacodontides ; il peut être denticulé .
- ALVEOLES (cells) : cavités minuscules , tubulaires ou sphériques à l'intérieur du conodonte ; dans quelques espèces , ils sont tellement concentrés qu'ils effacent la structure lamellaire formant ainsi une structure dite oblitérée (cancellate structure) .
- ANGLE DES CRETES (keel angle) : angle ouvert vers l'arrière .

entre la crête principale et une crête secondaire .

- ANGLE DES CRETES SECONDAIRES (secondary keel angle) : angle s'ouvrant vers l'arrière entre les crêtes secondaires .
- ANTERIEUR (antérieur) : vers l'extrémité frontale du conodonte
- ANTICUSP : partie opposée à la dent principale , généralement denticulée . (voir fig.2b)
- APPRESSED DENTICLES : ensemble des denticules très serrés dont chacun est réuni partiellement ou entièrement aux denticules adjacents . (fig 1c)
- ARC (arch) : structure à symétrie plus ou moins bilatérale qui comprend une dent et deux lames , hampes ou limbes , chacun d'eux étant attaché à la base de la dent et portant généralement des denticules . (fig.2c)
- ARC ANTERIEUR (anterior arch) : arc se trouvant à l'extrémité antérieure d'un conodonte composé . (voir fig 2c)
- ARETE ABORALE (aboral edge) : crête vive le long de la ligne médiane du côté aboral .
- AXE (axis) : structures localisées le long de la ligne médiane antéro-postérieure des conodontes en plaque .
- AXE DE CROISSANCE (growth axis) : direction de la croissance active qui est indiquée par une séparation des lamelles le long d'une ligne ou d'un plan .
- BASE : région adjacente au côté aborale (voir fig. 1a)
- CARENE (carina) : rang des nodules ou de petits denticules qui est sur le côté oral des conodontes en plaque . (voir fig.3 et 4)
- CARENE LATERAL (lateral carina) : côte qui s'étend des environs de la base jusqu'à proximité du sommet de la dent sur sa face latérale
- CARENE PRINCIPALE (main carina) : partie de l'axe antérieure à la cavité pulpaire .
- CARENE SECONDAIRE (secondary carina) : structure denticulée ou noduleuse sur le côté oral des conodontes en plaque , allant de l'axe jusqu'au bord libre de la plate-forme . (voir fig.3c)
- CAVITE ABORALE (aboral groove) : creux qui est le long de la ligne médiane du côté aboral du conodonte .
- CAVITE CONIQUE (cone cavity) : cavité du cône basal ouverte aboralement./
- CAVITE PULPAIRE (pulp cavity) : trou ouvert , autour lequel le conodonte s'est construit par accroissement des lamelles . Ce trou est ouvert sur le côté aboral et présent dans tout les vrais conodontes (voir Figs. 1,2,3.)
- CAVITE PULPAIRE DEVELOPPEE (expanded pulp cavity) :

cavité pulpaire développée grandement , le côté aboral du conodonte étant ouvert partiellement ou entièrement jusqu'à devenu concave .(voir figs.4 a,b,d)

- CENTRE DE CROISSANCE (growth center) : point à partir duquel le conodonte se développe , il est au sommet de la cavité pulpaire

- CONE BASAL (basal cone) : plaque basale cônica, creusé dont le sommet s'ajuste à la cavité pulpaire .

- CONODONTE COMPOSÉ (compound conodont) / conodontes en lames ou en hampes portant des denticules .

- CONODONTE EN PLAQUE (platelike conodont) : spécimens ayant des plate-forme et/ou une cavité pulpaire grandement étendue .

- CÔTE (costa) : zone en relief , longue , étroite , en forme de crête .

- CÔTÉ (a side) : synonyme de côté antérieur , ce terme est utilisé aussi pour différencier au côté postérieur des conodontes en forme de plaque (platelike conodont)

- CÔTÉ ABORAL (aboral side) : côté où s'ouvre la cavité pulpaire région sous-superficielle où s'attache la plaque basale .

- CÔTÉ ANTERIEUR (anterior side) : côté frontal du conodonte
a- Dans les Distacodontides , c'est le côté convexe de la dent . (voir fig. 1a)

b- Dans les conodontes composés , c'est le côté convexe de la dent et des denticules . (voir fig. 2b)

c- Dans les conodontes en plaque , c'est l'extrémité distale de la carène .

- CÔTÉ EXTÉRIEUR (outer side) : partie du conodonte sur le côté convexe de la ligne médiane antéro-postérieure (non applicable pour les conodontes à symétrie bilatérale) (voir fig. 3a ; 4d)

- CÔTÉ INTÉRIEUR : partie de conodonte qui est sur le côté concave de la ligne médiane antéro-postérieure . (inner side) (voir fig. 3a,b)

- CÔTÉ LATÉRAL (lateral side) : partie du conodonte entre côté antérieur et postérieur .

- CÔTÉ ORAL (oral side) : surface supérieure ou côté opposé au côté sur lequel la cavité pulpaire est ouverte .

- CÔTÉ POSTÉRIEUR (posterior side) : partie du conodonte située vers l'arrière .

a- Dans les Distacodontides , c'est le côté concave de la dent .

b- Dans les conodontes composés , c'est le côté concave de la dent et des denticules et dans les espèces dont les denticules ne sont pas courbés , c'est l'extrémité la plus éloignée de la cavité pulpaire (voir fig. 2b2)

c- Dans les conodontes en plaque , c'est l'extrémité distale de la lame .

- COUPE (cup) : cavité pulpaire de grande dimension qui est au-dessous la moitié antérieure de quelques conodontes . (voir fig.4c)

- CRÊTE (keel) : côte située du côté aboral des conodontes en plaque ; désigne aussi la côte des Distacodontides . (voir fig.3a et b)

- CRÊTE PRINCIPALE (main keel) : crête qui est le long de la ligne médiane , antéro-postérieure des conodontes en plaque .

- DENT (cusp) : structure en forme d'épave , de croc ou de cône qui se trouve au-dessus de la cavité pulpaire .

a- Dans les Distacodontides , cette structure forme la totalité du conodonte (voir fig. 1a)

b- Dans la plupart des conodontes composés et chez certains conodontes en plaque , cette structure correspond généralement à la dent principale , le denticule apical et le nodule central étant des sortes spéciales de dent . (voir figs.1b et 3c)

- DENTICULE (denticle) : structure en forme d'épave , d'aiguille ou de dent de scie . Elle est semblable à une dent mais généralement plus petite . (voir figs.1 et 2)

- DENTICULE ANTERIEUR (anterior denticle) : denticule de la lame , hampe ou limbe antérieurs .

- DENTICULE APICAL (apical denticle) ; dent de certains conodontes en lame (bladelike conodont) par ex. Ozarkodina , il est généralement plus grand que les denticules adjacents . (voir fig.1b)

- DENTICULES DE 1^{er} ORDRE (first-order denticles) : ensemble des denticules plus larges sur les hampes , lames et limbes .

- DENTICULES DE 2^e ORDRE (second-order denticles) : ensemble des denticules plus petits sur les hampes , lames ou limbes .

- DENTICULEX SUPERO-ANTERIEUR (superior-anterior denticle) grand denticule qui est près l'extrémité antérieure de la lame postérieure de Phragmodus .

- "DISCRETE DENTICLES" : denticules qui ne sont pas trop serrés. L'un est séparé de l'autre par un espace net . (voir fig.2b)

- DISTACODONTIDE : type de conodonte formé d'une dent en forme de croc . (voir fig.1a)

- DOUBLE CRETE (double keel) : crête dédoublée par un creux net le long de sa ligne médiane .

- ECUSSON (escutcheon) : synonyme de cavité pulpaire .

- EPERON (spur) : hampe , lame ou limbe courts .

- FACE INTERNE (inner face) : face latérale des denticules ou de la dent sur le côté interne du conodonte . (voir figs.3 et 4)

- FACE LATÉRALE (lateral side) : partie des denticules ou de la dent qui est sur le côté latéral du conodonte .
- GAINÉ (sheath) : partie basale développée de la dent ou partie adjacente de la lame , de la hampe ou du limbe .
- HAMPE (bar) : tige d'un conodonte composé , portant des denticules . (voir figs. I et 2)
- HAMPE LATÉRALE , INTERNE (inner lateral bar) : hampe latérale sur le côté interne d'un conodonte asymétrique .
- HAMPE LIBRE (free bar) : partie de la hampe qui n'est pas flanquée de plate-formes .
- HAMPE POSTÉRIEURE (posterior bar) : hampe localisée le long de la ligne médiane antéro-postérieure et en arrière de la cavité pulpaire (voir figs. 2a et b)
- HAUTEUR (high) : mesure dans la direction orale -aborale
- LAME (blade) : structure comprimée latéralement
 - a- Dans les conodontes composés , on distingue les lames antérieures et postérieures selon leur position par rapport à la cavité pulpaire ; tous les deux portent des denticules . (voir figs. I et 2)
 - b- Dans les conodontes en plaque , c'est la parité de l'axe qui se trouve en arrière de la cavité pulpaire , elle est généralement comprimée et porte des denticules . (voir figs. 3 et 4)
- LAME POSTÉRIEURE (posterior blade) : lame qui est dans la même position que la hampe postérieure . (voir figs. I et 2)
- LAMELLE APICALE (apical lamellae) : petite expansion ou lèvre sur le bord antérieur des dents principales d'Apatognathus .
- LARGEUR (width) : mesure faisant angle droit par rapport à la hauteur et à la longueur du conodonte .
- LEVRE (lip) : petite expansion latérale flanquant la cavité pulpaire . (voir fig. Ib)
- LIGNE DE CROISSANCE (growth line) : traces des lamelles dans les sections .
- LIMBE (limb) : terme utilisé d'une façon interchangeable avec hampe ou lame pour les conodontes composés . Spécialement utilisé pour spécimens pour lesquels la cavité pulpaire est plus ou moins équidistante des extrémités antérieures et postérieures .
- LOBE : apophyse aplatie .
 - a- Dans les conodontes composés , elle se dirige vers l'extérieur à partir de la ligne médiane , est plus massive que la lame et peut supporter des denticules et des nodules .
 - b- Dans les conodontes en plaque , elle se trouve généralement autour d'une carène secondaire comme dans Palmatolepis et peut

être bifurquée comme dans Amorphognathus et Balognathus .

- JOBE ACCESSOIRE (accessory lobes) : apophyse noduleuse sur la partie postérieure de la plate-forme et qui se trouve entre les crêtes transversales et la lame .

- LONGEUR (length) : mesure dans la direction antéro-postérieure .

- MARGE ABORALE (aboral margin) : trace du côté aboral en vue latérale .

- NODULES (nodes) : bosses , protubérances ; quelques denticules , spécialement ceux de la carène , ressemblent à des nodules . (voir fig. 4c)

- NODULE CENTRALE (azygous node) : nodule se trouve directement au-dessus de la cavité pulpaire de Palmatolepis et Panderodella . Une sorte spéciale de dent principale . (voir fig. 3c)

- ORAL : vers le côté supérieur du conodonte .

- PARAPET : structure ressemblant à un mur sur la plate-forme des conodontes en plaque .

- PLAQUE (plate) : structure formée de plate-formes internes et externes et des parties adjacentes de l'axe .

- PLAQUE BASALE (basal plate) : substance organique lamellaire attachée au côté aboral du conodonte .

- PLATE-FORME (platform) : structure élargée latéralement ou aplatie .

- PLATE-FORME EXTERNE (outer platform) : structure aplatie sur le côté convexe de l'axe des conodontes en plaque , flanquant souvent la carène ; mais elle peut aussi bien flanquer partiellement ou entièrement la lame du conodontes . (voir figs. 3c et 4b)

- PLATE-FORME INTERNE (inner platform) : comme plate-forme externe mais se trouve sur le côté concave de l'axe des conodontes en plaque (voir figs. 3c et 4b)

- POINTE (tip) : extrémité distale de la dent ou d'un denticule . (voir fig. 1a)

- PUSTULE : petite élévation circonscrite .

- REPLISSAGE CONIQUE (cone filling) : partie de la plaque basale de quelques conodontes . Elle est rouge-brunâtre à noir-brunâtre , opaque à transparente , grossièrement lamellaire et remplit la cavité conique .

- RIDE (ridge) : zone en relief , longue et étroite (ou côte) (voir figs. 1c , 3 et 4)

- RIDE LATÉRAL (lateral ridge) : ride se dirigeant dans la

direction antéro-postérieure selon du côté interne et externe de la lame, hampe ou limbe .(voir fig. 3a)

- RIDE LONGITUDINALE (longitudinal ridge) : ride parallèle à l'axe sur la face oral de la plate-forme .

- RIDE TRANSVERSALE (transverse ridge) : ride sur la surface orale de la plate-forme des conodontes en plaque et qui est approximativement orientée perpendiculaire à l'axe du conodonte . (voir figs. 4a , b' et c)

- "ROSTRAL RIDGE": ride se dirigeant antéro-postérieurement , adjacente à la cavité pulpaire , sur le côté oral d'une plate-forme interne ou externe . (voir fig. 3a)

- "RUGAE": fortes rides transversales .

- SECTION HORIZONTALE (horizontal section) : section parallèle au côté oral .

- SECTION LONGITUDINALE (longitudinal section) : section perpendiculaire au côté oral et parallèle à la direction antéro-postérieure .

- SECTION LONGITUDINALE, MEDIANE (median longitudinal section) section longitudinale passant par la ligne médiane .

- SECTION TRANSVERSALE (transverse section) : section perpendiculaire au côté oral et à la direction antéro-postérieure . Aussi utilisé pour nommer les sections perpendiculaires à la direction de la croissance active . (voir fig. 4)

- SILLON (furrow) : creux qui est le long de la ligne médiane orale , antéro-postérieure du conodonte .

- "SINUS": indentation à la bordure de la plaque.

- STRIES (striae) : bord des lamelle qui apparaissent sur le côté aboral ou latéral du conodonte comme des lignes parallèles légèrement marquées et arrangées autour de la cavité pulpaire comme un point commun .

- STRUCTURE OBLITEREE (cancellated structure) : concentration des alvéoles effaçant la structure lamellaire du conodonte .

- "SULCUS" : creux en auge se trouvant immédiatement adjacent à la carène ou partie de la lame qui est flanquée par plate-forme .

- "SUPPRESSED DENTICLES" : dentidules avortés ; germes de denticules .

- TROU (pit) : cavité pulpaire de petite taille .

- "TROUGH" : sillon sur le côté oral des conodontes en plaque .

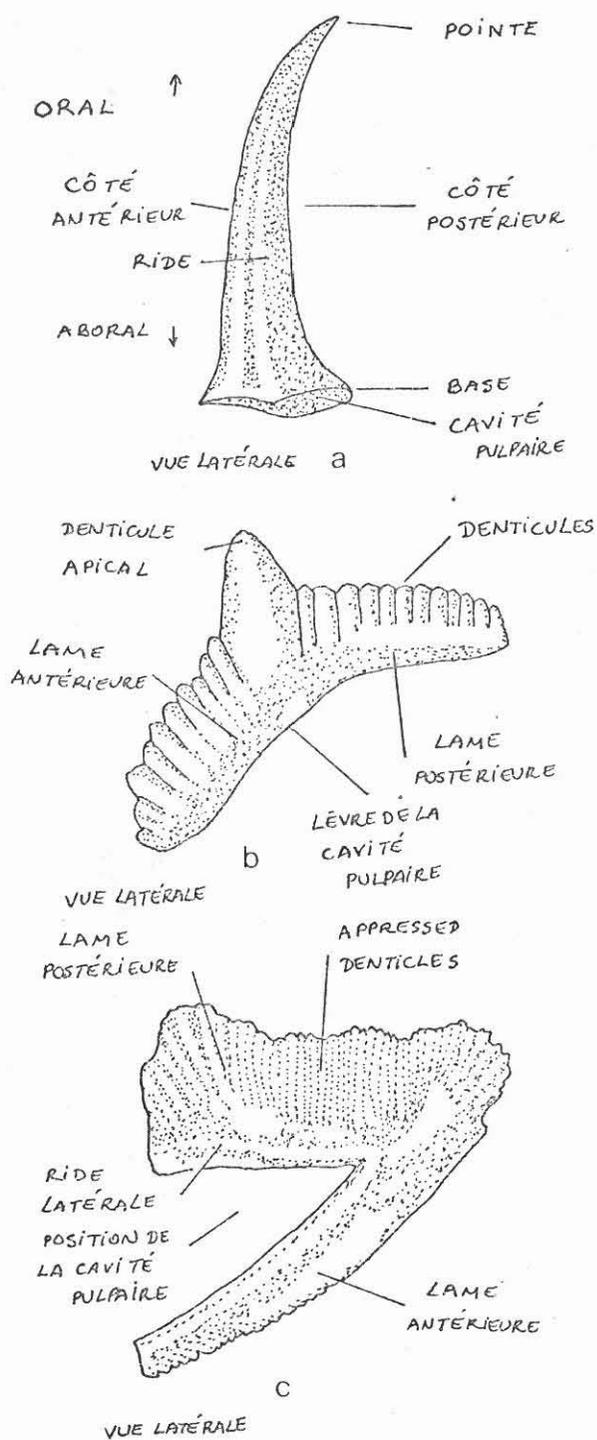


Fig. I : Distacodontides et conodontes composés ressemblant des lames
 a - Distacodus incurvus (Pander)
 b - Ozarkodina typica (Branson & Mehl)
 c - Dinodus fragosus (E.R. Branson)

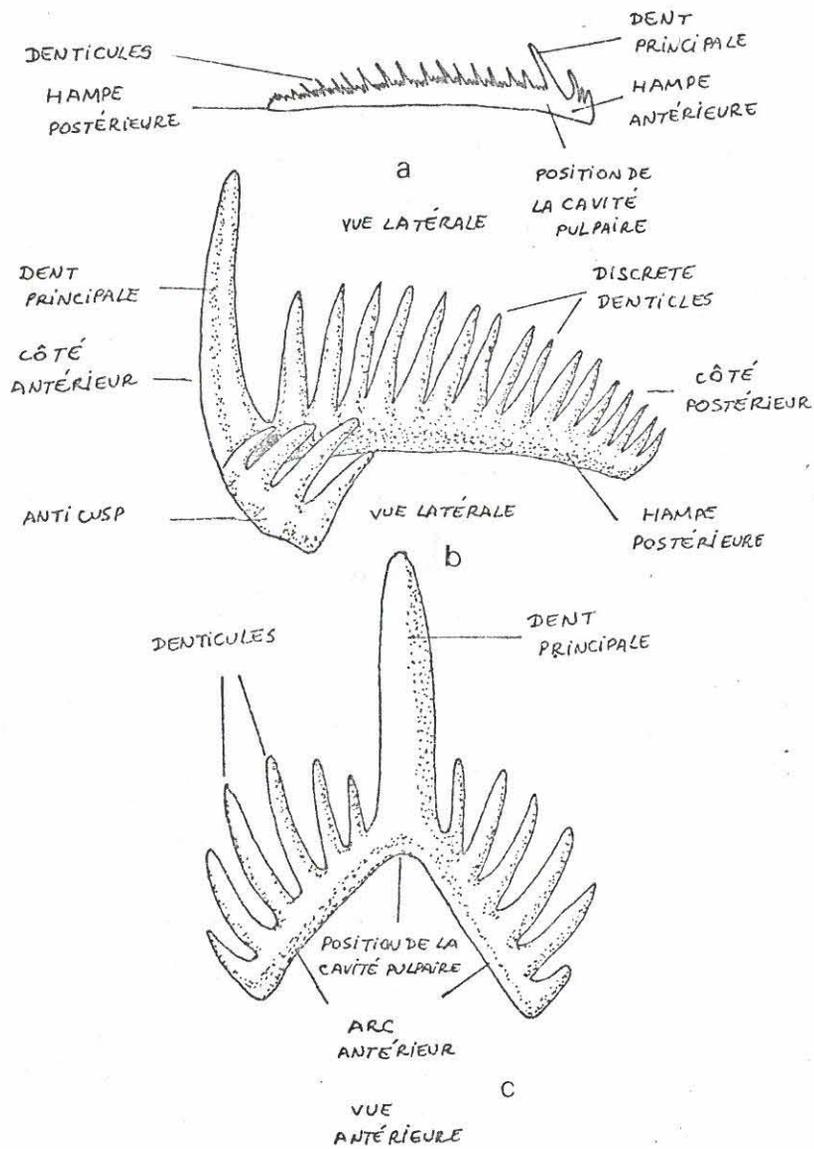


Fig. 2 : Conodontes composés ressemblant des hampes :

a - *Hindeodella subtilis* (Bassler)

b - *Ligonodina pectinata* (Bassler)

c - *Hibbardella angulata* (Hinde)

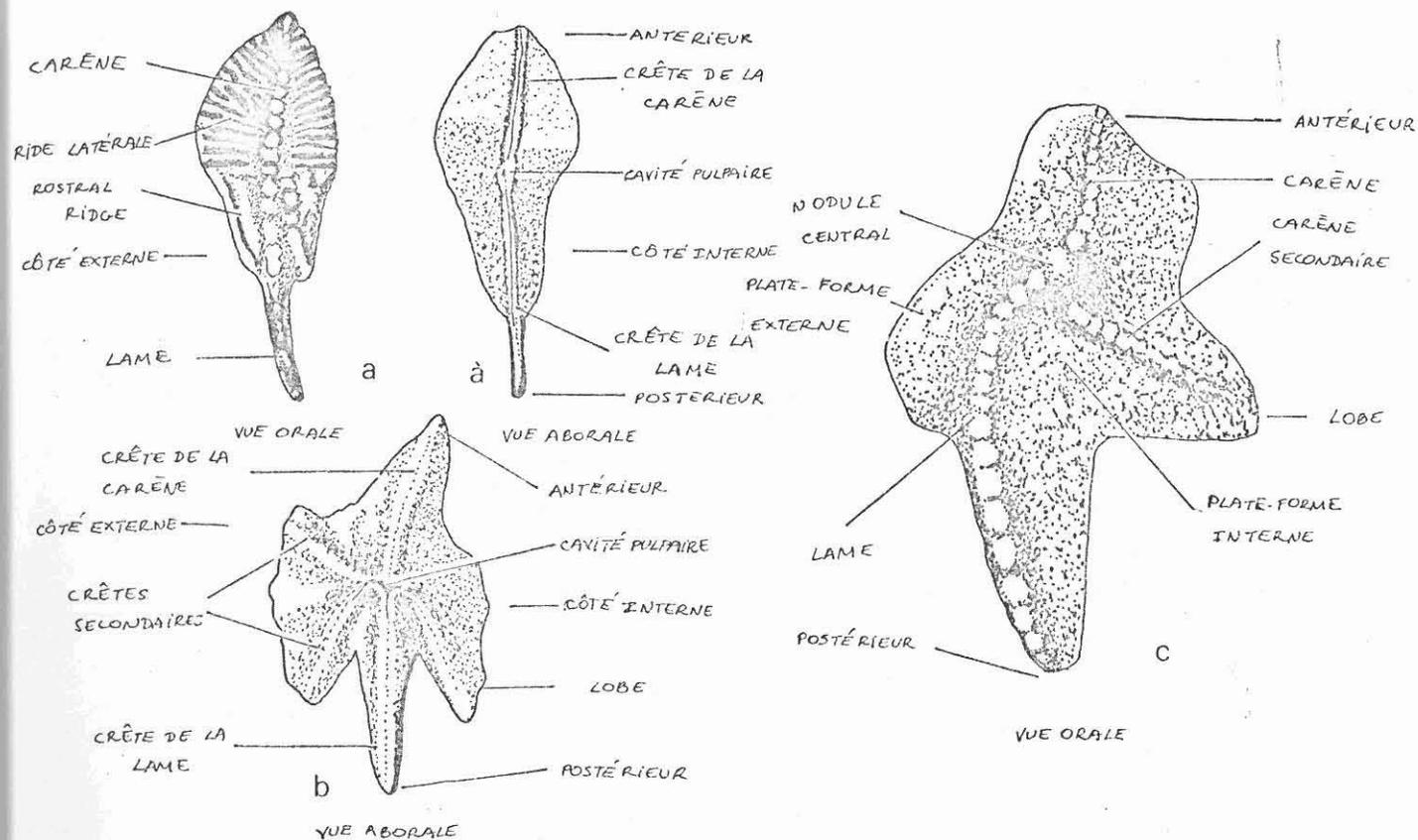


Fig. 3 : Les conodontes en plaque avec les plates-formes latérales :

a & a' : *Siphonodella duplicata* (Branson & Mehl)

b : *Ancyrodella* sp. (Hass)

c : *Palmatolepis perlobata*(Ulrich & Bassler)

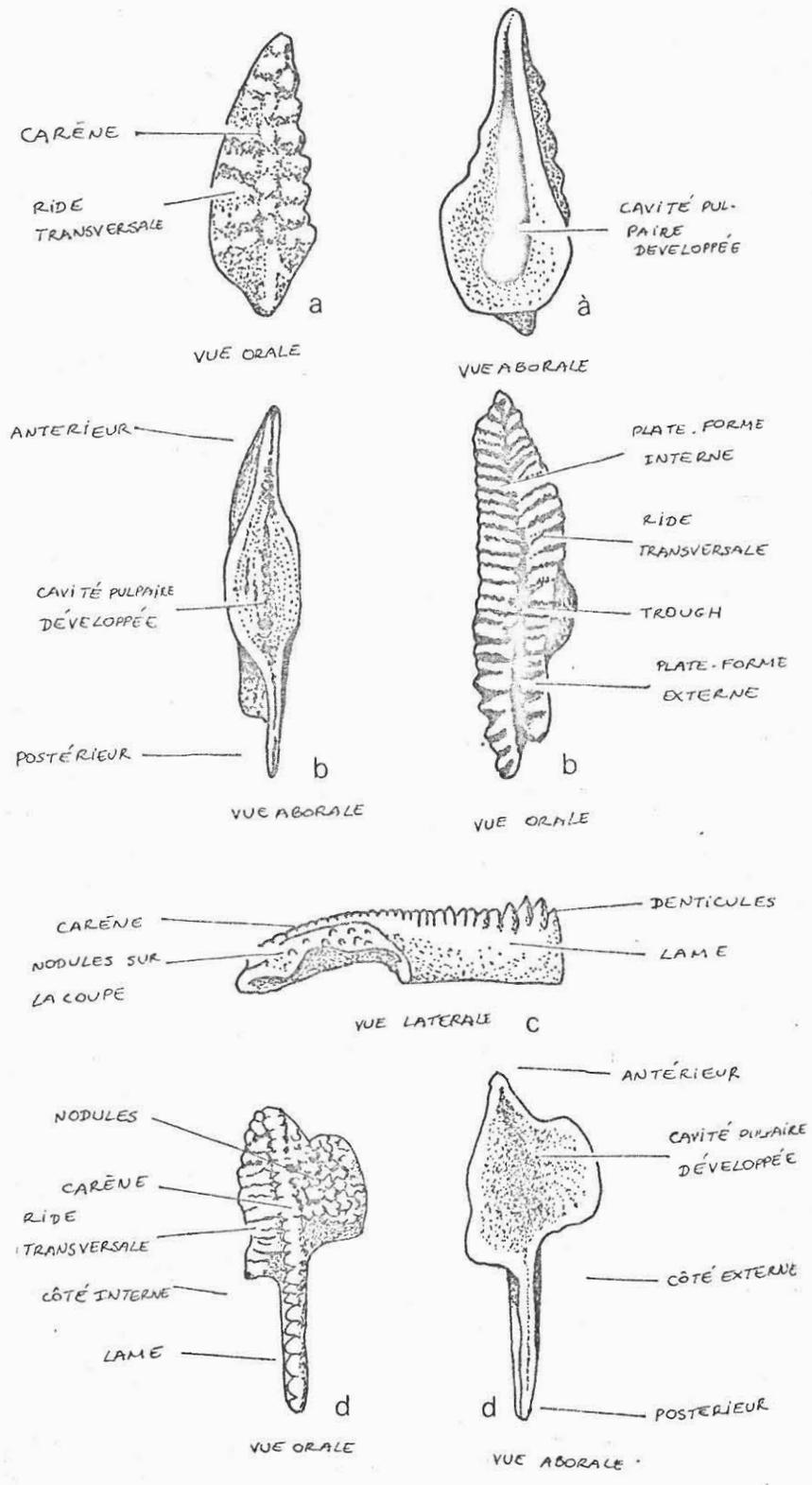


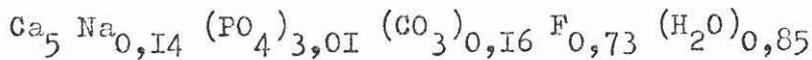
Fig. 4 : Les conodontes en plaque avec la cavité pulpaire développée
 a et a' : *Icriodus expansus* (Branson & Mehl)
 b et b' : *Cavusgnathus cristata* (Branson & Mehl)
 c - d' : *Gnathodus pustulosus* (Branson & Mehl)

B - CARACTERISTIQUES PHYSIQUES

- COULEUR : brun foncé , brun-roux clair , ambre clair .
- DURETE : 3 à 5 d'après l'échelle de Mohs .
- DENSITE : 2,84 à 3,10
- FUSIBILITE : fusible avec difficulté .
- INDICES DE REFRACTION : 1,595 à 1,612 .
- BIREFRINGENCE : nulle à faible : 0,000 à 0,003 .

C - COMPOSITION CHIMIQUE ET MINERALOGIQUE

D'après Pietznen et al (1968) , la matière phosphatée de conodonte a la formule suivante :



Minéralogiquement , les conodontes sont formés d'apatite carbonatée, de francólite et de matières organiques . Les informations sur les matières organiques restent incomplètes mais Armstrong et Tarbo (1966) ont parlé d'alanine-phényl , de lysine et de leucine . Dans les conodontes dévoniens , il y a des traces d'alanine , de proline et d'acide glutamique .

a - Propriétés chimiques quantitatives :

(moyenne de deux échantillons)

CaO	48,05%
P ₂ O ₅	34,96%
Insolubles	3,96%
Restes ⁺	<u>13,03%</u>
Total	100%

+ probablement CO₂ , H₂O , F₂ , Fe₂O₃ , la matière organique et les autres matières .

b - Propriétés chimiques qualitatives :

- + Eau : apparaît en gouttes dans les tubes chauffés et fermés .
- + Matière organique : devient gris-foncé dans les tubes chauffés et fermés .
- + Les conodontes sont solubles dans l'acide chlorhydrique , l'acide sulfurique et l'acide nitrique.
- + Les conodontes sont insolubles dans l'acide acétique et l'acide citrique .
- + Fer , Fluor : test positif .
- + Sulfure , chlorure , manganèse : test négatif .

c - Propriétés spectrographiques :

Les conodontes consistent surtout en phosphate de calcium avec

fer , magnésium , sodium et fluor en traces .

d - Propriétés aux Rayons X

D'après Ellison , les diagrammes de diffraction aux Rayons X sur les conodontes sont très proches de ceux de la fluor-apatite , de la dahllite et de l'os . Ellison a conclu que les conodontes étaient composés de la même matière minérale que celle des os récents et des dents . Cette matière minérale est semblable aux minéraux du groupe de l'apatite . Donc les conodontes sont composés de minéraux du groupe de l'apatite qui appartiennent à la série isomorphe dahllite-francólite . Dans le cas où la matière minérale du conodonte contient environ 1 % de fluor , elle est identifiée comme dahllite fluorée . Chaque lamelle de la structure du conodonte contient de cristallites de dahllite innombrables . Ils sont éteints seulement quand l'axe de croissance du conodonte est aligné parallèlement au plan de vibration de l'analyseur ou du polariseur . Les unités cristallines de chaque lamelle sont donc orientées en conformité avec la direction dans laquelle le conodonte s'accroît .

Les 4 figures suivantes présentent l'ondulation de l'extinction de la plate-forme de Siphonodella duplicata .

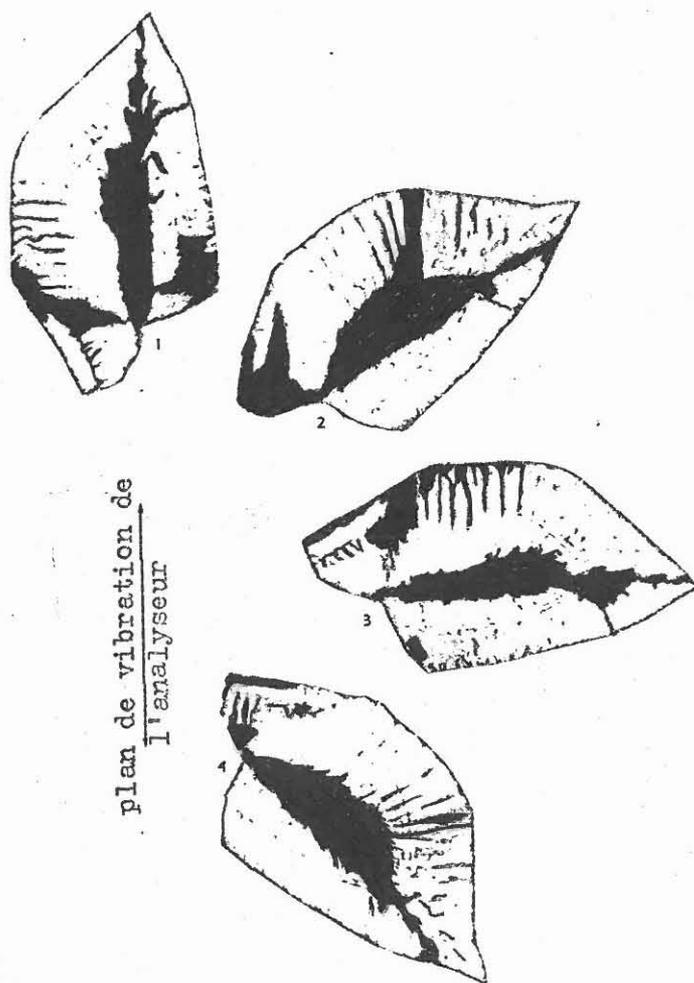


FIG. 4

Figs 4)1 et 4)3 sont semblables : deux positions de l'extinction du même groupe de cristaux .

Figs 4)2 et 4)4 : elles se ressemblent par la même raison .

Figs 4)1 et 4)4 : extinction tous les 45° .

D - STRUCTURE MICROSCOPIQUE

a - Structure interne :

Les conodontes se composent des lamelles minces de phosphate de calcium . L'épaisseur des lamelles est variable de 1 à 5 μ . Dans tous les conodontes examinés , la structure lamellaire est toujours continue du côté denticulé . A la base , à l'extrémité des lamelles , chez les conodontes bien conservés , on peut trouver un corps phosphaté appelé "basal filling" (Gross 1957 , 1960 ; Lindstrom 1964 ; Pietzner et les autres 1968)

Le "basal filling" (matière de remplissage basale) se détache facilement après la mort de l'animal . Pourtant dans les espèces où il est bien conservé , il est composé d'une matière lamellaire avec une structure nettement différente de celle des conodontes eux-mêmes . Tous les conodontes comportant le "basal filling" ont dû être entourés par le tissu cellulaire sécrété . Malgré les études minutieuses au microscope électronique à balayage sur plusieurs conodontes et "basal filling" , aucun vaisseau sanguin , aucun ostéoblaste et aucune structure suggérant une parenté avec les os de Vertébrés n'ont été trouvés .

Il est évident que les cavités irrégulières dans le conodonte et "basal filling" soient le résultat d'une résorption durant la vie . Dans les conodontes cette résorption accompagnée d'une recristallisation , mène à la formation d'un tissu opaque appelé "matière blanche" (white matter) .

La matière blanche n'existe pas dans tous les taxa de conodontes . Elle est absente , généralement , dans les formes fibreuses que l'on appelle "hyalins" . Les autres , pourvues de matière blanche sont appelés "Albides" .

Les Albides ont la matière blanche dans les axes de croissances rapides tels que les dents et les denticules . La résorption de la matière minérale durant la vie de conodonte paraît ne pas être tellement importante quant au problème des affinités de conodonte , puisque la résorption de la matière squelettique se trouve dans différentes sortes d'organismes . Pourtant on peut affirmer que la résorption et la recristallisation mènent à la formation des plans de clivage bien définis dans les parties soumises à des contraintes externes . On peut penser que les denticules majeurs , spécialement les dents ne sont pas soumis à contraintes importantes , leur fonction consiste à tenir le tissu bien tendu , ils peuvent cependant être cassés . De nombreux preuves plaident en faveur d'une régénération des dents

cassées .

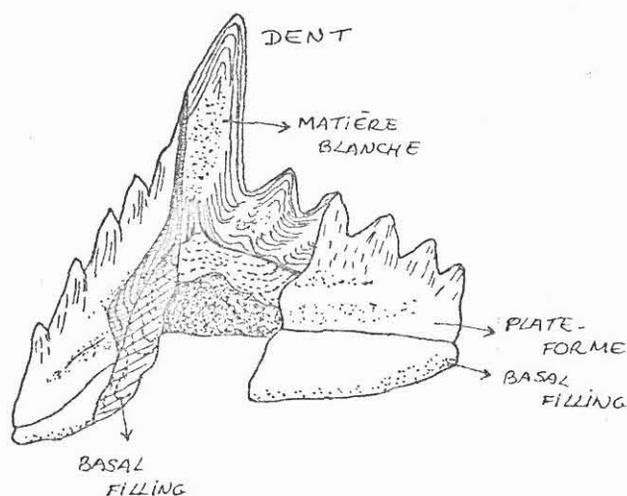


Fig. 5 : le dessin montre les lamelles de croissance d'un conodonte et la lamination moins distincte du remplissage basal . La cavité basale initiale est à la base de la dent . Le direction nommé conventionnellement postérieur est vers la droite .

b - Texture :

La texture est l'orientation et l'arrangement des cristallites dans les conodontes . Elle est déterminée par la sécrétion minéralogique des cellules et par la distribution des cellules sécrétrices .

c - Les caractéristiques structurales

I - Structure lamellaire :

Les vrais conodontes de Pander ont une structure lamellaire , elle résulte de l'accroissement de lamelles au sommet de la cavité pulpaire . Dans chaque conodonte , ces lamelles sont ouvertes vers le côté aboral (vers le bas) du conodonte et sont séparées l'une de l'autre par un ou plusieurs axes de croissance . Les premiers stades de croissance de tous les conodontes sont similaires . Ils sont présentés par des séries de lamelles cône-in-cône qui coiffent le sommet de la cavité pulpaire . Les derniers stades de croissance , pourtant , ne sont pas les mêmes dans toutes les espèces , ces lamelles ont plusieurs formes différentes :

Le critère de forme permet de classer les conodontes en trois groupes :

- Les distacodontides .

- Les conodontes ressemblant à des lames ou des hampes .
- Les conodontes ressemblant à des plaques .

Les distacodontides présentent une racine à la base , à partir de laquelle les lamelles sont enfilées suivant un seul axe .

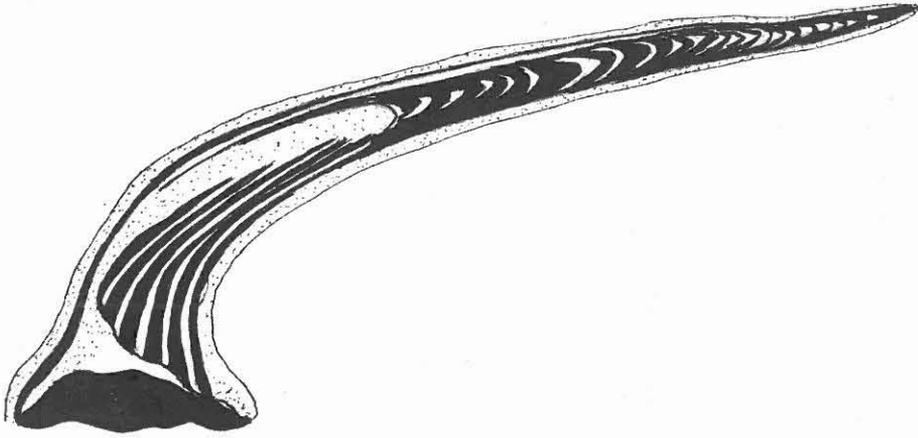
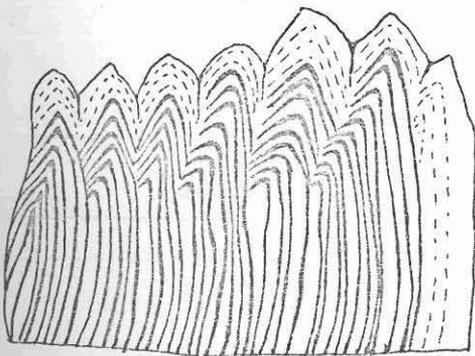


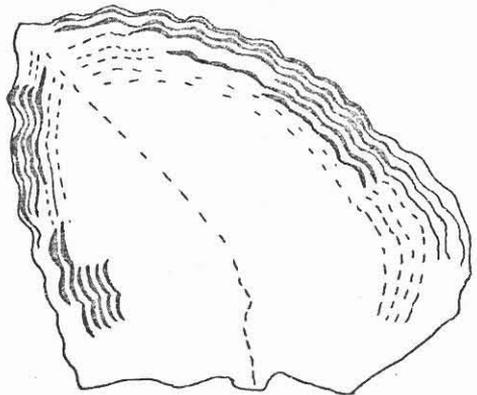
Fig 6 : *Oistodus Lancéolatus* Pander , section longitudinale montre la mode de croissance des lamelles dans un conodonte distacodontide .

Les conodontes ressemblant à des plaques ont des formes plus variées que les distacodontides . Dans leur développement , la croissance prend place simultanément dans plusieurs directions le long de plusieurs axes de croissance en formant des lames denticulées , des hampes , des plateformes , des cavités pulpaires étendues .

Les caractéristiques des zones interlamellaires des conodontes sont illustrées par la section longitudinale d'une lame de *Gnathodus Texanus* Roundy et par la section horizontale d'une plaque de *Siphonodella* sp.



7a



7b

Fig.7 : 7a - Structure lamellaire de *Gnathodus Texanus* dans une sec-

tion longitudinale .

7b - Structure lamellaire de Siphonodella dans une section horizontale .

Ces sections indiquent que les zones interlamellaires , dans les directions de croissance les plus actives , sont larges et mêmes déprimées ou nettement remplies par du matériel structural . Tandis que dans les directions/ ^{de croissance} moins actives (le dernier stade et le long de n'importe quel axe de croissance) les zones interlamellaires sont très étroites ou absentes . Ces zones ressemblent plus ou moins à des tubes dans les lames, hampes , platè-formes et les plaques de conodontes .

Plusieurs espèces ont été trouvées avec la plaque basale fixée au côté aboral (vers le bas) . Les plaques basales sont des formes variées mais constantes chez une espèce . D'après Steward et Sweet (1956) , la plaque basale est le résultat d'une transformation d'un tissu original à collophane durant le processus de la fossilisation . Lindstrom a étudié quelques conodontes Ordoviciens de la Suède (1954) , il a trouvé deux sortes de plaques basales :

- une sorte paraissant être composée de la même matière que le conodonte auquel elle est attachée . Elle est dense , homogène , cartilagineuse et soluble dans HCl .

- l'autre paraît être chitineuse . Elle n'est pas soluble dans HCl et peut avoir une forme cônique comme le conodonte auquel elle est attachée .

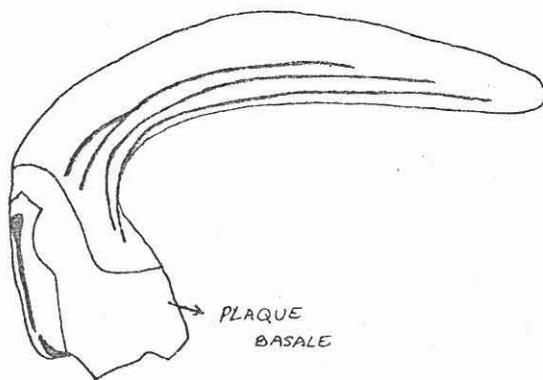


Fig. 8 : Plaque basale d'un conodonte distacodontide : Scolopodus

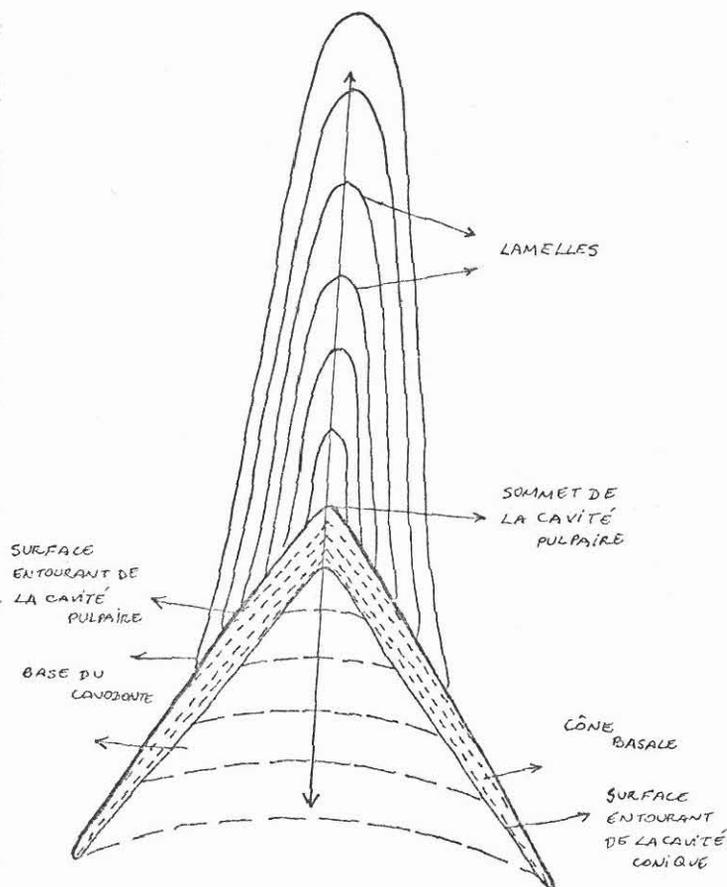


Fig. 9 : Section montrant les caractères morphologiques et la direction de croissance du conodonte et sa plaque basale .

Rhodes affirmé (1954) que la composition chimique de la plaque basale est semblable à celle du conodonte . Sa conclusion était basée sur les analyses aux Rayons X de Roy Phillips . D'après Gross (1957) , la plaque basale est aussi lamellaire et dans quelques conodontes de Silurien , elle est composée de deux parties :

- un cône basal (basistrichter) : Il s'étend loin au-dessous du conodonte , ajusté à la cavité pulpaire . Ce cône est ouvert vers le bas du conodonte et peut être profondément creusé . Cette couverture et excavation ^{sont} ~~est~~ appelées cavité conique pour la distinguer de la cavité pulpaire . Cette cavité conique est remplie par une matière lamellaire grossière, opaque à translucide , brune-rougeâtre à brunefoncé .

- la matière de remplissage du cône: (trichter-füllung) s'étend largement et facilement à partir de la surface intérieure du cône basal . Quelques fois le cône basal est transparent et formé d'une série de lamelles minces , emboîtées les unes dans les autres .

Pour indiquer que les conodontes sont des supports du tissu couvrant , Rhodes affirmé (1952) que la structure du conodonte peut avoir une régénération des parties cassées plutôt qu'un tricotage ou un regroupement des débris . Dans cet opinion , la régénération peut probablement intervenir après que la structure ait commencé à fonctionner comme des pièces buccales .

Dans ces conditions , les débris sont séparés en permanence les uns des autres . D'après Beckmann (1949) , les canaux secondaires s'étendant à la surface de conodontes peuvent avoir une influence sur la régénération des parties cassées .

Les lamelles des conodontes sont plus ou moins transparentes et ont une teinte claire brunâtre ou grisâtre . Maintenant la plupart des espèces est due à d'autres causes . Par exemple : quelques zones interlamellaires sont ouvertes le long du côté aboral du fossile , dans ces conditions les substances voisines peuvent les teindre ou réagir chimiquement à l'extérieur de l'espèce . Les espèces ainsi modifiées deviennent friables et gris-clair . Dans quelques conodontes la structure lamellaire est obscurcie de nombreux cavités sphériques ou tubulaires appelées alvéoles . A cause de la réflexion à partir de la surface des alvéoles , les rayons de la lumière ne peuvent pas traverser les zones alvéolaires , il en résulte que la même espèce apparaît différemment en lumière transmise et en lumière réfléchie :

- en lumière transmise , la zone alvéolaire est gris-brunâtre ou gris-foncé tandis que :

- en lumière réfléchie , les denticules avec les zones alvéolaires apparaissent comme des piquets et cette caractéristique a été interprétée comme montrant que ces denticules sont enfoncés dans les lames et les hampes comme des dents authentiques dans la mâchoire . Actuellement , cet apparence n'est qu'un effet de la réflexion de la lumière sur la structure alvéolaire .

La structure lamellaire de quelques conodontes peut être obscurcie par une série de bandes claires et foncées alternant qui s'étendent à l'extérieur à partir de l'axe de croissance de la dent principale ou denticule ou à partir de la ligne médiane de l'espèce . Pander désigné ces espèces "conodontes en couches obliques" . Il a pensé que les bandes foncées sont composées d'alvéoles tandis que les bandes claires sont composées des substances transparentes et homogènes (1856) . Beckmann (1949) pensait que les bandes foncées représentent des tubules de dentine .

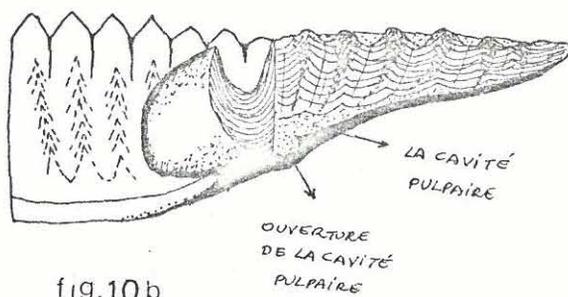
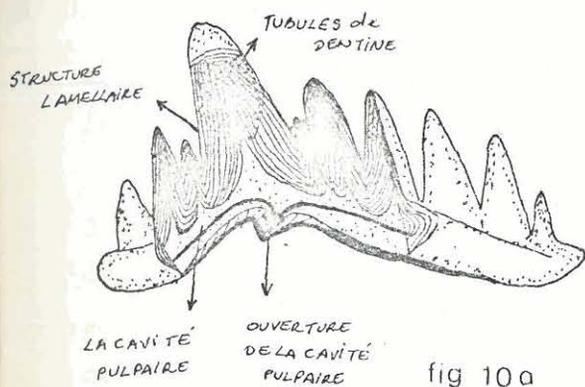


Fig. 10 : Caractéristiques morphologiques des conodontes d'après Beckmann .

a - Bryantodus delicatus de Branson & Mehl , reconstruction avec une partie d'échantillon découpée, X 90

b - Polygnathus pennata de Hinde , reconstruction avec une partie d'échantillon découpée , X 90

D'après Pander (1856) les conodontes ont des compositions chimiques très différentes mais sont pour la plupart composés de carbonates de calcium . Les différentes substances des conodontes peuvent être divisées en 3 classes . Ces trois classes sont basées sur l'apparence externe et plus ou moins semblable avec celle interne .

- Substance blanche comme la neige, opaque avec des bords translucides .

- Substance jaune , entièrement translucide , ressemblant de la corne .

- Substance compacte , blanc-rougeâtre et entièrement opaque .

La seconde substance est la plus jeune parce-que la matière mentionnée en 1^{ère} est jaunâtre et transparente durant les premiers stades de leur ontogénie et devient blanc-neige puis opaque lors de la maturité . Ce point de vue doit être abandonné car non seulement les formes matures appartiennent le plus souvent au second groupe mais différent également de celle du 1^{er} groupe par une longue base creusée .

La structure des dents a été considérée comme indicatives de leur caractère ichthyologique , c'est cependant une raison pour ne pas les considérer comme des dents de poisson .

La base du conodonte est creusée et remplie par la pulpe . A partir de la surface de cette pulpe , la substance du mur et les pointes des dents sont formées par des lamelles qui sont déposées les unes après les autres . Les lamelles formées subséquemment sont placées contre les murs intérieurs de celle qui sont formées précédemment . De ces cônes , de formes différentes , emboîtés les uns dans les autres , d'où découle le terme de "conodonte"

on peut avoir une bonne représentation de la surface de la pulpe durant la formation de chaque lamelle .

La formation successive des lamelles est visible dans les dents jaunâtres , transparentes , flexibles , cornées particulièrement quand leur deux surfaces sont légèrement polies . Il est beaucoup plus difficile d'observer la formation lamellaire dans les dents blanches , opaques , qui se cassent facilement à cause de leur fragilité . Le grossissement à 100 fois est suffisant pour distinguer les lamelles concentriques dans les deux types . Dans les dents opaques , compactes et blanc-rougeâtre , la structure n'est pas claire et elle est décrite comme elle apparaît à l'observateur . Il paraît que leur gènèse de la surface de la pulpe obéisse à d'autres lois . Avec un faible grossissement et si on enlève par frottement les deux surfaces , on peut trouver un plan central avec des zones de bandes croisées claires ou foncées , alternant , colorées différemment , traversant des dents de part en part .

Au microscope , on reconnaît trois sortes de dents différentes dans la nature de leur croissance . Les trois sortes originellement lamellaires ont commencé leur croissance régulièrement à la pointe . Mais cette croissance a été interrompue plus ou moins tôt . Les premiers stades sont restés clairs et transparents tandis que les parties plus basses de dent , qui sont formées subséquemment , sont avancées vers la base et sont devenues entièrement cellulaires .

Pander a établi (1856) deux classes principales de conodontes à partir de la structure interne :

- Première classe :

Les dents sont lamellaires , composées des cônes rangés en couche , emboîtées et presque parallèles aux bords externes des dents . Cette classe correspond aux terrains anciens .

- Deuxième classe :

Les dents sont formées de couches obliques , composées d'une structure lamellaire invisible . Ces dents sont plus denses et consistent des couches cellulaires et non-cellulaires alternant obliquement les unes avec les autres .

Toutes les deux sortes de dents simples et composées sont trouvées dans deux classes . Mais les dents simples ont été trouvées seulement dans les formations de Silurien inférieur et les dents composées ont été trouvées à partir du Silurien supérieur jusqu'au Carbonifère inférieur.

D'après Beckmann (1949) les premières lamelles étaient secrétées par la pulpe de la cavité pulpaire . Cette cavité dans les conodontes composées et en plaque , était considérée comme des fentes qui

se trouvent le long de l'axe .

On croyait que les lamelles primaires ont été cassées par les pores . Quand elles sont bien formées , elles sont couvertes par un tissu en maille . Ce tissu est collé à la pulpe par un système de canaux et fournit un milieu dans lequel les matériaux sécrétés ont été transportés de la pulpe vers l'extérieur de la surface de la structure croissante de conodontes , où les fluides solidifiés ont formé les lamelles . De cette façon , la lamelle secondaire est sécrétée sur la surface extérieure de la lamelle primaire , la troisième sur la surface extérieure de la seconde et ainsi de suite .

Beckmann a affirmé ainsi que les lamelles sont plus épaisses dans les lieux où les canaux sont plus abondants et que durant l'ontogénie , la cavité pulpaire est graduellement fermée à partir du côté aboral de conodonte , de sorte que dans un ensemble mature ou dans un type en plaque l'ouverture est réduite . A cause de la nature de la cavité pulpaire et du système de canaux , de lamelles Beckmann a conclu que les lamelles déposées dernièrement n'étaient pas beaucoup plus jeunes que les lamelles primaires . D'après lui , ces caractéristiques ont montré que les conodontes ont une structure dentaire .

2 - Structure fibreuse :

Branson & Mehl ont été les premiers à décrire la structure fibreuse des fossiles ressemblant à des dents dans le grès Harding de Colorado (1933) . D'après eux , les fossiles qui ont été trouvés communément à l'état presque cassés sont des conodontes dont les structures sont composées des faisceaux de fibres . Des conodontes fibreux sont apparus , d'ailleurs , comme des espèces ressemblant à la structure lamellaire originale qui a été obscurcie pendant l'altération . Rhodes et Wingard ont suggéré (1957) que de telles espèces , dont la composition chimique est voisine du métaphosphate de calcium $\text{Ca}(\text{PO}_3)_2$ représentent une groupe de vertébrés primaires distingués des conodontes lamellaires . On a trouvé dans le grès des débris de lamelles de quelques espèces fibreuses .

Les conodontes fibreux supposés et figurés par Branson & Mehl sont :

- Stéréoconus robustus .
- Néocoléodus spicatus .
- Chirognathus varians .
- Chirognathus revasa .
- Chirognathus tridens .

D'autres espèces ont été identifiées comme des conodontes fibreux par Branson & Mehl appartiennent à plusieurs genres et espèces . D'après quelques auteurs , jadis , ils possédaient originellement une structure lamellaire . Il semble que le sous-ordre de Branson & Mehl : les neurodon-

tiformes (conodontes avec une structure plus fibreuse que lamellaire) n'ont pas de place dans la taxonomie de conodonte et que le groupe de conodontiforme (conodontes à structure lamellaire) n'est pas nécessaire étant donné que l'ordre des conodontophorida inclut tous les vrais conodontes

E - ULTRA -STRUCTURE

L'ultra-structure des conodontes a été étudié jusqu'à présent par un groupe de chercheur sur les conodontes ordoviciens (C.R.Barnes , D.B. Sass & E.A.Monroe) Cette étude peut nous donner cependant quelques idées générales sur l'ultra-structure des conodontes .

D'après eux , les conodontes ordoviciens sont divisés en trois groupes selon leurs ultra-structures :

+ Les neurodentes (conodontes fibreux)

Ce sont des conodontes solides , ils ont une excavation basale, longue et peu profonde , des denticules ronds et n'ont pas de matière blanche . Ils sont transparents et clairs . En cassant , ils donnent des cassures en longueur et exposant une apparence fibreuse .

+ Les conodontes oblitérés

Ce sont des conodontes lamellaires avec la matière blanche Ils étaient nommés "oblitérés" pour montrer le caractère poreux de la matière blanche .

+ Les hyalins

Ce sont des conodontes qui ressemblent à des neurodentes à cause de l'absence de matière blanche . Pourtant ils ont une structure lamellaire et n'ont pas la structure septum des neurodentes .

Par l'étude ultra-structure , on a classifié les neurodentes comme un sub-groupe de hyalins .

I - Ultrastructure de neurodentes

Les éléments de neurodentes sont construits par des lamelles cône-in-cône , qui se sont liées mais ne^{se} sont pas trop serrées . Le septum est la structure unique des neurodentes et ressemblant à un feuillet traversant le conodonte de l'avant vers l'arrière formant ainsi un plan médian

a - Les lamelles :

Les lamelles des neurodentes examinées ont une épaisseur moyenne d'environ 2 ou 3 μ m et relativement constante . Elle sont délimitées par des espaces interlamellaires distinctes de 0,5 à 1 μ m de largeur . Les espaces interlamellaires contiennent des cristaux de lamelles minuscules . Ainsi les lamelles ne se sont pas bien liées . Puisque les neurodentes ne sont pas comprimés latéralement , les sections transversales des denticules (Figs.II , I2 , I3) ou de la base (Figs.I4 , I5) révèlent que les la-

melles sont concentriques . L'épaisseur des lamelles est variable . Souvent les lamelles intérieures sont plus épaisses que les lamelles extérieures parce-qu'il y a des lamelles minces , interrompues latéralement qui sont ajoutées au cours de la croissance maximum des lamelles intérieures . Ces caractères peuvent suggérer rapidement une minéralisation durant les étapes précoces de la croissance pour établir la forme des éléments qui est suivi par une croissance plus lente . (FIG. A₄ - A₇)

b - Cristallites

Chaque lamelle est composée de cristallites qui paraissent , eux mêmes , formés de cristallites plus petits .

Les deux morphologies fondamentales évidentes dans les neurodentes sont :

+ L'ensemble de longs cristallites ressemblent à des aiguilles ((needle like crystallites) (voir fig. B₁, page 29a, Fig. A₁₅, page 28)

Ces cristallites ont des longs axes parallèles aux espaces interlamellaires avec un diamètre moyen de 0,5 μ . Il est difficile de mesurer exactement leur taille au sein d'une telle structure fine . On pense qu'ils ont une longueur dix fois plus importante que leur diamètre .

+ Les formes granulaires et en blocs ont un diamètre moyen de 0,5 μ (voir fig. B₃, page 29a) ^{ss}

Ces formes paraissent avoir une orientation vers l'extérieur de chaque lamelle et elles ne se sont pas étendues généralement jusqu'à l'espace interlamellaire . Elles sont trouvées seulement dans les parties inférieures des éléments près de l'excavation basale ou de la cavité .

c - Structures

Il y a trois structures principales :

+ Les canaux de croissance :

Les axes de croissance peuvent être observés optiquement dans plusieurs conodontes . Ils sont présentés par un système de canaux de croissance , occupent la position centrale et s'allongent suivant la longueur de chaque denticule . Ils sont scellés aux bout des denticules et dans la dent principale ils se terminent en une pointe basale , observable sur la plupart des neurodentes (fig. A₁, page 28a) Leur diamètre moyen est de 5 μ .

La matière squelettique entourant ces canaux est présentée par une zone , généralement de 5 à 10 μ de largeur formant un mur massif, à l'intérieur de ces zones , les cristallites individuels ne sont pas longs et sont développés comme des feuillets plats , irréguliers . Ces feuillets forment un centre résistant en relief après une attaque à l'acide .



fig 11

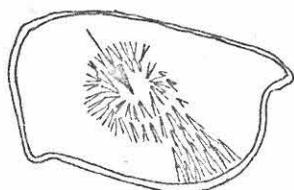


fig 12

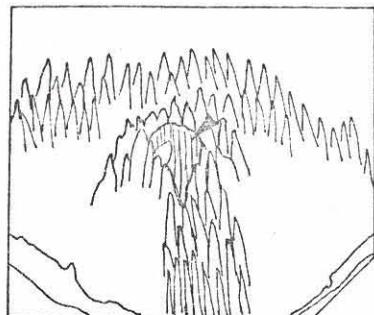


fig 13



4

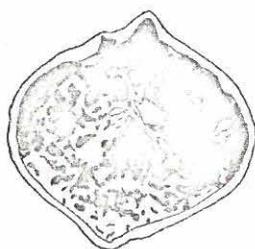


fig 15

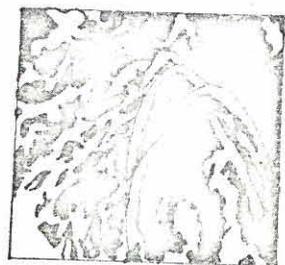


fig 16

Fig. 11 : Chirognathus delicatula . Vue latérale . La ligne noire indiquent les sections transversales des figures 12 et 13 .

Fig. 12 : Schema d'une section transversale de la dent montrant les lamelles concentriques autour du trou de canal de croissance centrale (la flèche) en formant un mur de canal .

Fig. 13 : détail de fig. 12 , montrant les cristallites dont les axes sont parallèles à la direction de croissance des denticules .

Fig. 14 : Polyscaulodus bidentatus . Vue latérale montrant les lamelles concentriques autour du point basal (flèche)

Fig. 15 : Section transversale montrant la grande résistance des lamelles entourant le canal de croissance central .

Fig. 16 : détail de la partie centrale de la figure 15 .

+ Le septum :

Ce terme est introduit ici pour désigner un feuillet plat qui divise en deux parties égales les éléments suivant leurs longueurs . Il est trouvé dans tous les denticules et les bases entières de conodontes . Intérieurement , le septum est connu clairement dans tous les sections examinées (Figs. A_{11} , A_{12} , A_{13} , A_{14}) et $B_8 \rightarrow B_{12}$) et il a une largeur moyenne de 5 à 7 μ . Dans Polyscaulodus il est construit par une matière cristalline grossière , probablement de l'apatite (d'après Barnes et Al .) Dans Ptiloconus (figs. $B_8 \rightarrow B_{12}$) le septum est construit vaguement de cristallites mal-définis , arrangés d'une façon transversale . Chez les

autres (Cardiodella $A_2 \rightarrow A_4$) il est moins bien-défini et apparaît être non-minéralisé primitivement . Quand il est minéralisé , il ne s'étend pas jusqu'au canal de croissance ouvert . Ce système de canal de croissance et le septum ^{paraissent} ~~paraissent~~ être reliés intimement .

+ Les sphères :

Ce sont des structures les plus petites , décrites par Barnes et al. (1970) Ils sont comme des dômes minuscules , de 0,5 à 1 μ de diamètre et sont arrangés le long du cristallite.

Fig. A₁ : Cardiodella diminutiva , montrant les lamelles concentriques autour du point basal .

Figs. A₂ - A₉ : Sections transversales à travers la base .

+ Figs. A₂ et A₃ : détails d'une partie du canal de croissance minéralisé (flèche) , voir aussi dans les figures A₄-A₇ .

+ Figs. A₄ - A₆ : les accroissements progressifs pour montrer les détails des lamelles et des cristallites . Les lamelles sont plus épaisses au centre (fig. A₄) avec des espaces interlamellaires bien-définis . Les cristallites (étant proches à la base) sont en formes granulaires . La flèche dans la figure A₄ marque le bord du région dans la figure A₅ et A₆ .

+ Figs. A₇ - A₉ : elles sont pareilles comme les figures A₄ à A₆ mais sont tournées 180° . Dans la figure A₉ , les cristallites dans les lamelles intérieures , plus épaisses qui sont observées dans la moitié basse et ceux dans les lamelles extérieures , plus minces qui sont observées dans la moitié supérieure ont ^{la} même taille et la même forme .

Figz. A₁₀ : Erismodus asymmetricus montrant les sections transversales dans les figures A₁₁ et A₁₂ et les sections transversales à travers la dent dans les figures A₁₃ - A₁₅ . Vue postérieure .

Figs. A₁₁ et A₁₂ : les sections transversales près la base . La structure lamellaire et le septum (flèche) construits par des feuillets minéralisés .

Figs. A₁₃ - A₁₅ : sections transversales de la dent . Les modèles concentriques des lamelles qui sont autour de canal de croissance central avec les espaces interlamellaires distinctes ; Le septum traverse d'un bout à l'autre bout le denticule en courbant autour le canal de croissance central . Fig. A₁₅ illustre les caractères ressemblant des longues aiguilles des cristallites qui sont arrangés parallèlement pour distinguer les espaces interlamellaires .

Les échelles mesurées sont 10 μ excepté pour les figures A₁ et A₁₀ (x 50) et A₁₅ (1 μ) .

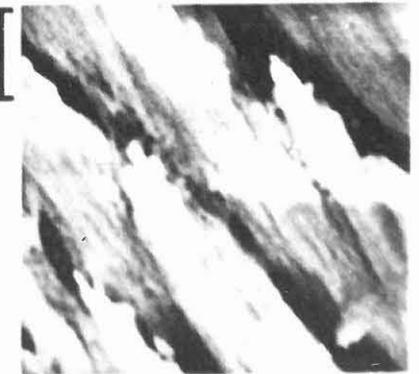
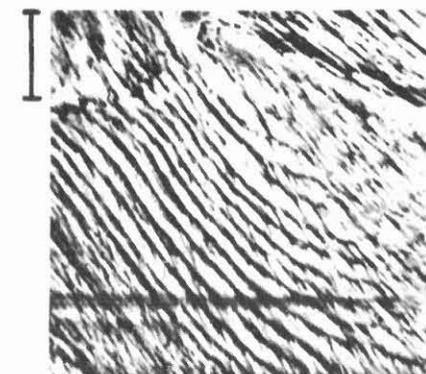
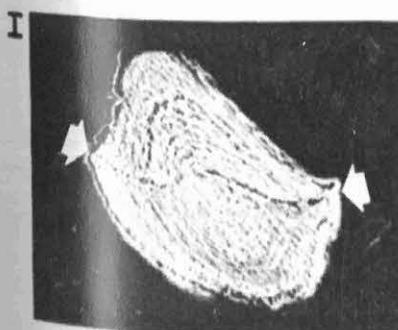
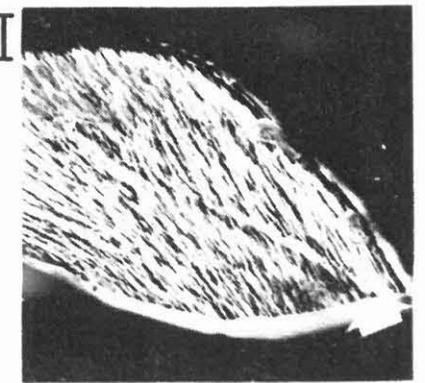
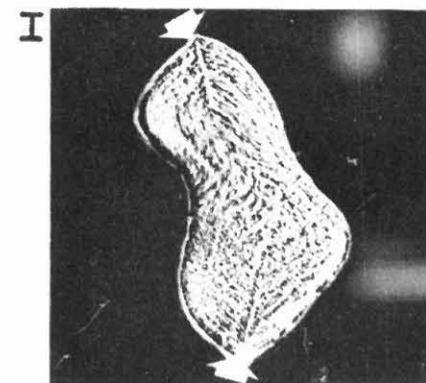
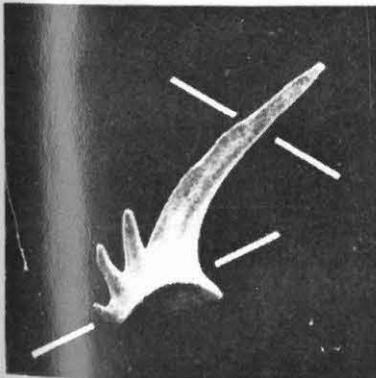
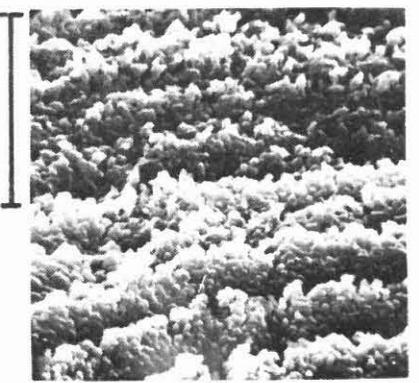
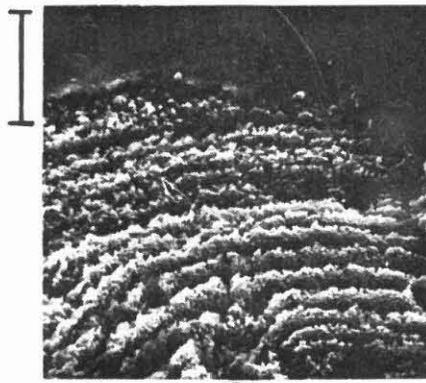
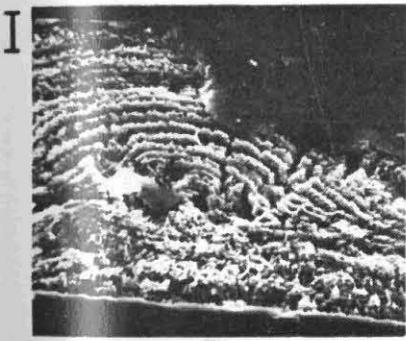
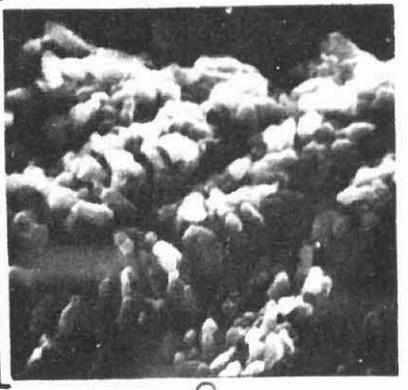
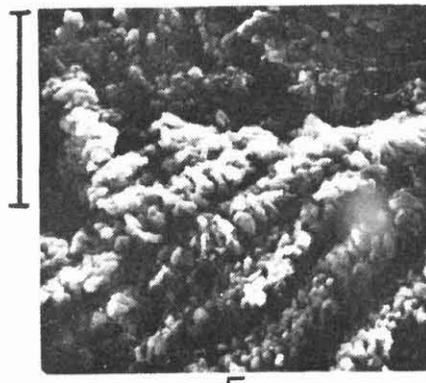
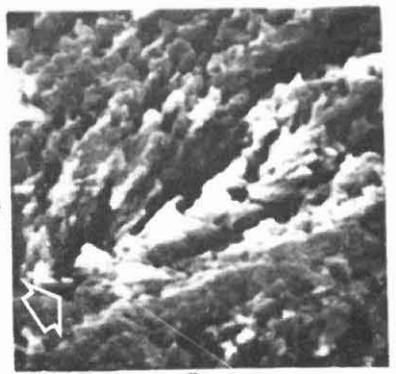
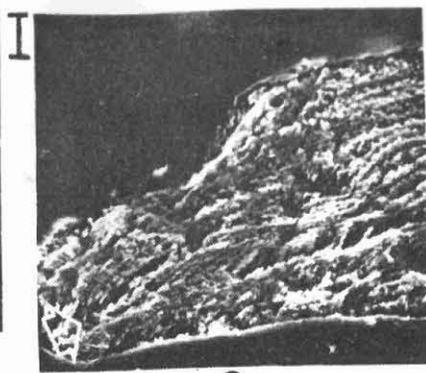
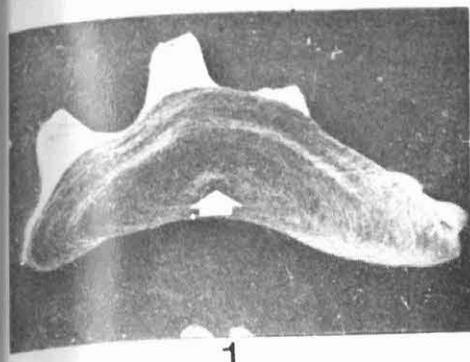


Fig A

Fig. B : L'ultra-structure des neurodentes Ptiloconus gracilis (Branson & Mehl) Les échelles mesurées sont 10 μ excepté pour les figures B₂ , B₄ et B₇ (X 66)

Fig. B_I : détails des cristallites longs , ressemblant des aiguilles qui sont dans une région de la dent principale (la flèche supérieure dans la figure B₂)

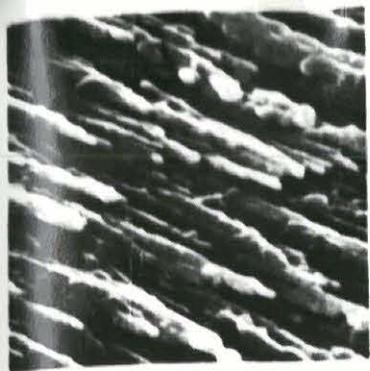
Fig. B₂ : section longitudinale avec la structure lamellaire . Les flèches inférieures et supérieures marquent les régions qui sont illustrées dans les figures I et 3 .

Fig. B₃ : lamelles près de la cavité basale (flèche inférieure dans figure B₂) Les espaces interlamellaires sont distinctes et séparent les cristallites d'une lamelle à l'autre . Les cristallites sont en forme granulaire plutôt que long , certains en forme d'aiguille appartiennent à la dent .

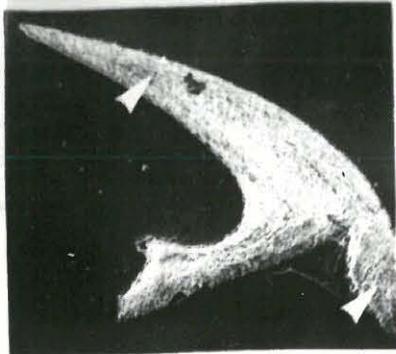
Figs. B₄ - B₆ : caractères des cristallites longs , ressemblant des aiguilles , formant la dent principale . Figs. B₅ et B₆ : la région indiquée par la flèche dans la figure B₄ . Les cristallites sont orientés parallèlement à l'axe de croissance de la dent et ne se sont ~~liés~~ que très peu liés .

Fig. B₇ : Ptiloconus gracilis : la ligne blanche , oblique montre la section dans les figures B₈ à B_{I2} . Vue latérale intérieurement .

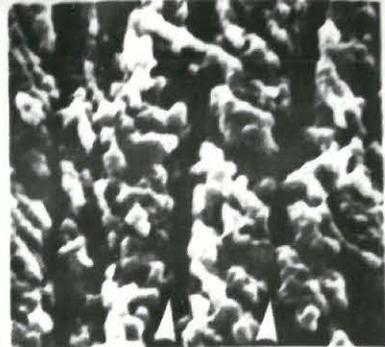
Figs. B₈ - B_{I2} : sections obliques à travers la dent de Ptiloconus gracilis . La figure B₈ montre un agrandissement de la figure B_{I1} pour montrer les détails du septum (flèche) . Figure B₉ montre le septum minéralisé partiellement avec les cristallites ressemblant à des baguettes qui sont orientés transversalement , par contraste avec les cristallites des lamelles adjacentes . Figure B_{I0} montre la vue générale de la section transversale à travers la dent . Figures B_{I1} et B_{I2} montrent où le septum divise l'élément et relie un bord à l'autre .



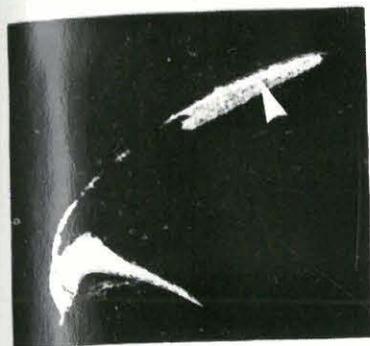
1



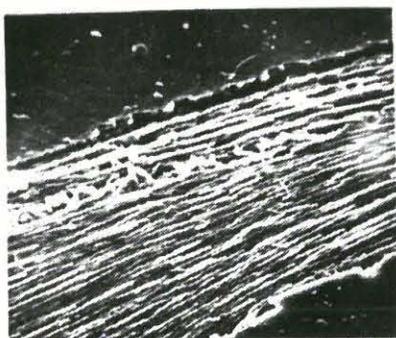
2



3



4



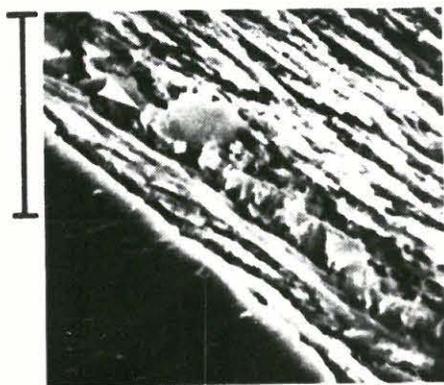
5



6



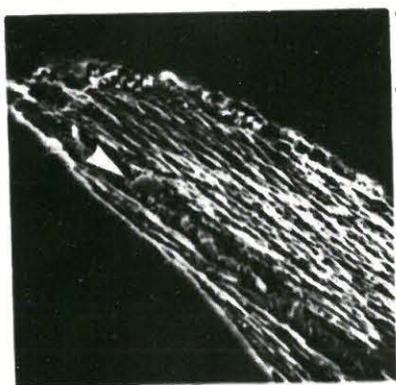
7



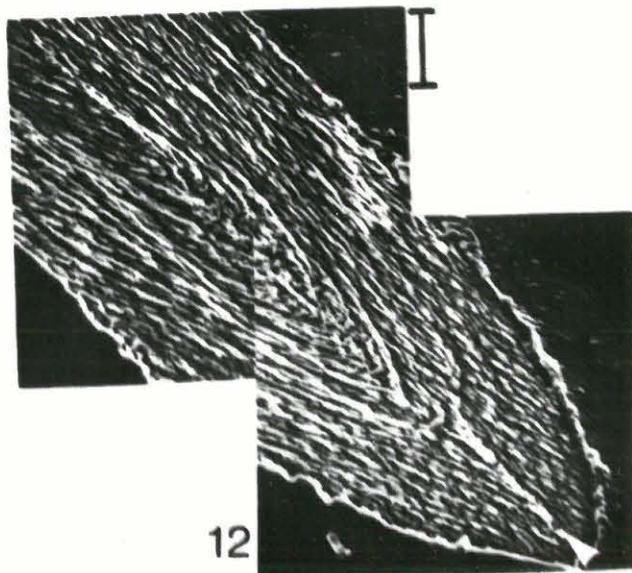
8



9



11



12



10

II - Ultra-structure des hyalins

Ces conodontes sont composés entièrement de la matière lamellaire qui a des mêmes caractéristiques essentielles que les parties lamellaires des "conodontes oblitérés" .

+ Les éléments sont construits par des lamelles "cone in cone" et se réunissent partiellement en faisant des espaces irréguliers.

+ Les cristallites qui sont longs ,étroits et irréguliers paraissent être réunis partiellement . une faible quantité de

+ Dans plusieurs hyalins / La matière blanche est développée le long des canaux de croissance . Comme dans les échantillons de Drépanodus de l'Ordovicien moyen , on a trouvé la matière blanche dans la portion centrale des dents et dans les parties restant lamellaires (figs. D₈ et D₉)

Ni septum , ni sphère ne se trouvent pas dans les cristallites de ce conodonte .

III + Ultra-structure des conodontes oblitérés

Le terme " oblitéré" est traduit d'un terme anglais "cancellate" et ce terme est inventé par Hass (1941) . Il est utilisé ici pour désigner les conodontes lamellaires qui contiennent une quantité remarquable de matière blanche notablement dans les denticules . Dans cette présente étude , onze formes de conodontes oblitérés sont examinés et répertoriés dans le tableau I .

TABLE I. CONODONT FORM-SPECIES INVESTIGATED

Hyaline Conodonts	
Neurodont subgroup	
	<i>Cardiodella diminutiva</i> (Branson and Mehl)
	<i>Chirognathus delicatula</i> Stauffer
	<i>Cartognathus peculiaris</i> Branson and Mehl
	<i>Erismodus asymmetricus</i> (Branson and Mehl)
	<i>E. sp. cf. E. typus</i> (Branson and Mehl)
	<i>E. unicornis</i> (Branson and Mehl)
	<i>E. n. sp.</i>
	<i>Polycaulodus bidentatus</i> (Branson and Mehl)
	<i>Ptiloconus gracilis</i> (Branson and Mehl)
	<i>Trucherognathus sp.</i>
Hyaline subgroup	
	<i>Drepanodus homocurvatus</i> Lindström
	<i>D. sp. cf. D. homocurvatus</i> Lindström
	<i>Oistodus inclinatus</i> Branson and Mehl
Cancellate Conodonts	
	<i>Ambalodus lindstroemi</i> Hamar
	<i>Belodina compressa</i> (Branson and Mehl)
	<i>Cordylodus delicatus</i> Branson and Mehl
	<i>Dichognathus brevis</i> Branson and Mehl
	<i>Oulodus sp.</i>
	<i>Ozarkodina tenuis</i> Branson and Mehl
	<i>Panderodus gracilis</i> (Branson and Mehl)
	<i>P. sp. cf. P. unicostatus</i> (Branson and Mehl)
	<i>Prionodina robusta</i> (Stauffer)
	<i>Trichonodella recurva</i> (Branson and Mehl)
	<i>Zygonathus illustris</i> (Stauffer)

a - Les lamelles

Les lamelles dans les conodontes oblitérés ressemblent plutôt aux lamelles des hyalins , c'est à dire qu'elles sont mal-définies à cause de

leur groupement partiel en faisant les espaces interlamellaires incomplets et irréguliers (fig. E_{I3}) Elles ont une épaisseur moyenne d'environ de 2 à 4 μ. (Plus épaisse que les ~~neurodentes~~ neurodentes)

La section à travers la base d'Ozarkodina (Figs. C₅ et C₇) illustre les changements dans les lamelles le long d'un axe de croissance maximum . Les quatre procédés employés pour augmenter la croissance axiale des éléments relativement marginaux sont :

- L'écartement des espaces interlamellaires .
- L'épaississement des lamelles .
- L'épaississement dans les cristallites qui sont reorientés jusqu'à devenir plus transversaux que parallèles aux espaces interlamellaires limitants .
- L'addition des extra-lamelles , souvent minces , sur le crête de la région axiale , nettement courbées .

b - Les cristallites

Ils sont longs et étroits en forme mais sont irréguliers et partiellement réunis les uns aux autres et quelques uns peuvent présenter des cristallites groupés . La plupart des cristallites ont un diamètre de 0,5 à 1 μ .

c - La matière blanche

La matière blanche ne contient pas de lamelles , elle est composée des cristallites d'apatites fins , de la matière organique et les carbonates dans les régions plus basses que les régions lamellaires . Elle contient aussi les petits trous circulaires , non-liés , arrangés en rangs perpendiculaires . Elle représente une minéralisation primaire rapide , suivie par un accroissement plus lent , durant lequel les lamelles sont formées .

Optiquement , il existe une limite nette entre la matière blanche et la matière lamellaire . La matière blanche est plus résistante à l'attaque à l'acide que la matière lamellaire (fig. F_{II}) Elle contient une multitude de petits trous (Figs. C_I , C₂ , E_I , E₂ , E₃) Leurs tailles sont variées de 0,5 à 1 μ de diamètre . Ces petits trous sont associés souvent avec des cavités longues , étroites , irrégulières et entaillées. (Figs. E₂ , E₆ et G_{IO}) .

Une structure supplémentaire est observée dans la matière blanche ce sont des petites sphères de 0,1 à 0,7 μ de diamètre (Figs. G_{II} à G_{I3}) donnant une surface mamelonnée .

La matière blanche est plus résistante à l'attaque à l'acide que la matière lamellaire , elle n'est pas pénétrée par la pyritisation , qui a affecté la partie lamellaire et elle paraît être imperméable aux colorants solubles dans l'eau .

Comme la matière blanche est trouvée primitivement dans les sommets

de denticules et forme généralement une partie minuscule de l'élément entier comme elle est normalement absente dans les hyalins, comme la matière blanche est ajoutée sur la surface intérieure des denticules avec la matière lamellaire extérieure et comme les parties antérieures ontogéniques des éléments sont lamellaires, on peut assumer que la matière blanche est un dépôt secondaire. La matière lamellaire est probablement la première à être sécrétée et transformée en matière blanche dans certaine partie centrale de l'élément.

Dans la matière blanche, on a distingué la matière blanche primaire et la matière blanche propre extérieure. Dans les sections transversales des denticules, par exemple dans les figures $D_4 - D_7$, la matière blanche primaire, dans les zones marginales, est orientée radialement. La matière blanche primaire est aussi poreuse que la matière lamellaire, elle est développée comme des parties apparemment isolées (Figs. C_4, C_7) or elle n'est pas uniquement au-dessous de la matière blanche des denticules. Il paraît possible que durant la croissance de quelques formes (par ex. Belodina) la matière blanche est redevenue en matière lamellaire en réduisant progressivement la matière blanche croissante à partir du sommet des denticules.

D'après Lindström (1964) la matière blanche est formée fréquemment à travers la résorption de toutes autres matières de conodontes. Eventuellement, l'autre matière est formée sur place et déplacée ailleurs.

d - Structures

La seule structure du conodonte oblitéré n'étant pas mentionnée préalablement est le système de canaux de croissance. Ces canaux peuvent être observés à partir de la partie supérieure de la dent et des denticules jusqu'à leur origine dans la cavité basale (Figs. $C_2, C_4, E_5, E_9 - E_{12}, F_{II}$) Ces canaux sont circulaires dans les sections perpendiculaires et relativement constants en diamètre. Tous ces canaux finalement paraissent liés à la cavité basale ou au creux. Les changements dans l'ultra-structure intérieure (de la matière lamellaire à la matière blanche) peuvent être contrôlés par ce système.

e - Conclusion

D'après ce qu'on vient de montrer, la matière blanche est un élément important pour le développement des denticules et des dents dans la plupart des conodontes. Sa présence est probablement une adaptation fonctionnelle qui peut présenter un nouveau aperçu de la fonction actuelle des éléments de conodontes. Pour donner plus de considérations et envisager des nouvelles de recherche sur la fonction de la matière blanche, 3 théories ont été proposées quant à l'origine et l'utilité de la matière blanche dans les conodontes à travers leur évolution précoce :

- La présence de la matière blanche peut renforcer les autres matières et réduire le poids des éléments squelettiques .

- Elle peut donner une spécificité et une efficacité très grande aux fonctions de mastification et de filtration .

- Les canaux de croissance sont détruits par la formation de la matière blanche , probablement résultant de l'éruption des denticules , et des dents à travers les tissus entourés qui sécrètent les lamelles .

Fig. C : L'ultra-structure des conodontes oblitérés Oulodus sp (Figs. C₁ - C₄) et Ozarkodina tenuis Branson & Mehl (Figs. C₅ - C₇) . Les échelles mesurés sont 10 μ , excepté pour les C₃ et C₅ (X 500) .

Figs. C₁ et C₂ : détails de la matière blanche et la matière blanche primaire dans la dent (fig. C₄) La nature compacte de la matière blanche est percée par des trous circulaires et des cavités transversales en ligne . En bas , c'est la zone de transition de la matière blanche primaire avec des cavités plus grandes . La matière lamellaire (colorée plus foncée) est au-dessous la matière blanche primaire , entourant le canal de croissance et contenant quelques parties petites , isolées de la matière blanche primaire

Fig. C₃ : Oulodus sp la ligne blanche marque la section transversale qui est illustrée dans les figures D₁ à D₇ . Vue latérale intérieurement .

Fig. C₄ : Vue générale de la section longitudinale , remarquez que la matière blanche (en couleur blanche) est réduite largement jusqu'aux denticules et n'est pas pénétrante par les canaux de croissance (les flèches)

Figs. C₅ - C₇ : Ozarkodina tenuis (horizontal) Les sections transversales à travers la base . Fig. C₅ est la vue générale de la section . Fig. C₆ et C₇ sont des agrandissements progressifs des zones lamellaires au centre de la région postérieure (flèches) Fig. C₆ montre les détails des lamelles Remarquez que les espaces interlamellaires et les lamelles extra-minces ajoutées sont au centre du l'élément . La flèche dans cette figure montre la région dans la zone lamellaire se trouvant dans la figure C₇ : les détails des lamelles montrant les longs cristallites qui sont arrangés perpendiculaires aux espaces interlamellaires dans cette région centrale du l'élément (c'est à dire le long du l'axe de croissance le plus rapide) Les flèches montrent les espaces interlamellaires .

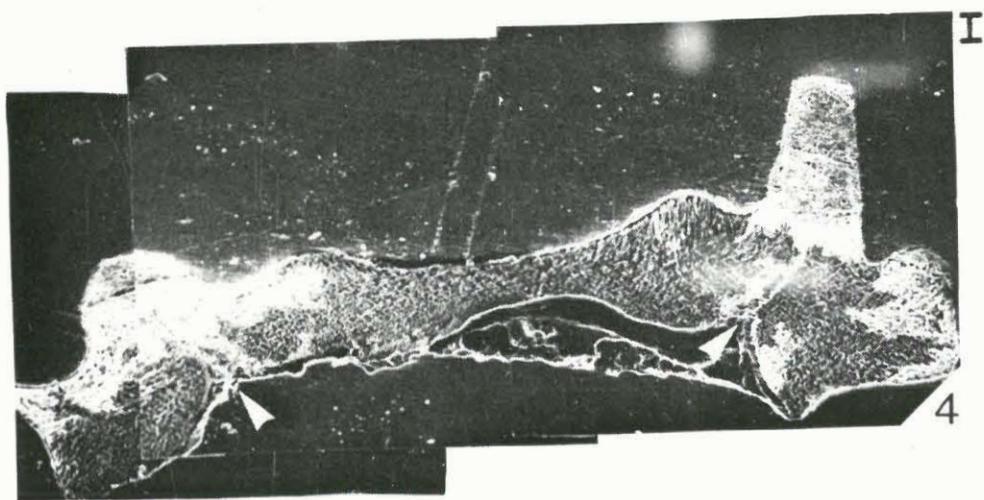
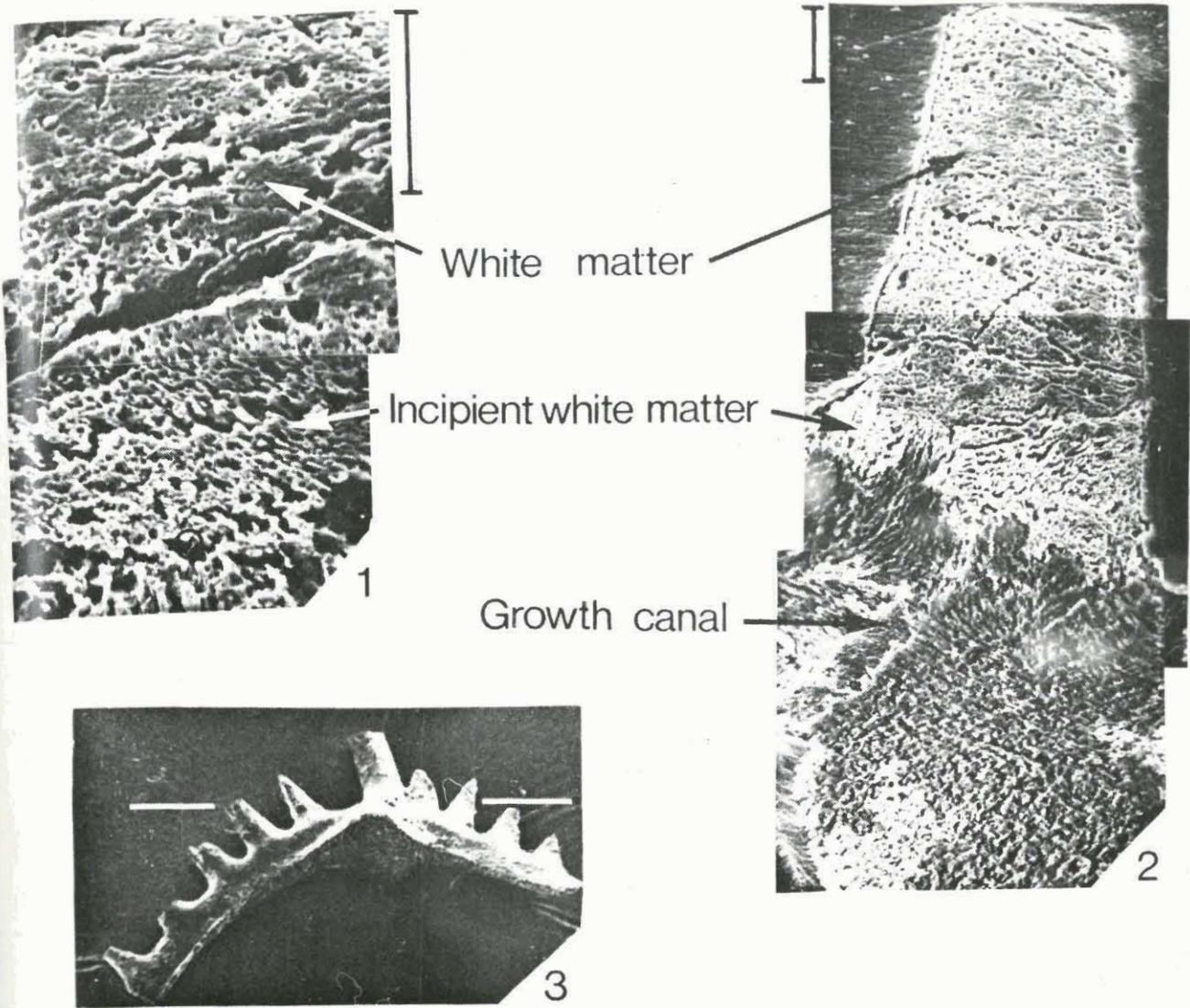


Fig C

Fig. D : L'ultra-structure du conodonte oblitéré Oulodus sp (figs. $D_I - D_7$) et Drepanodus sp cf D Homocurvatus Lindström (figs. $D_8 - D_9$) Les échelles mesurés sont 10μ excepté pour les figures D_I et D_8 ($\times 105$)

Fig. D_I : Vue générale . Section transversale , horizontale . La ligne de la section montrant par la ligne blanche dans la figure C_3

Fig. D_2 : Détail de la figure D_I : La matière lamellaire de la région centrale est traversée par le canal de croissance (comparez avec la figure D_3) , marquée par les flèches blanches . La matière blanche dans les denticules se trouve à la fin de chacun .

Fig. D_3 : Vue oblique de la section lamellaire centrale . L'espace interlamellaire est marqué par les flèches blanches à droite . Le canal de croissance central est marqué par la flèche vide à la base , le long du canal la matière blanche primaire est dans une étape précoce du développement (la flèche noire et vide au sommet)

Fig. D_4 et D_5 : La matière blanche primaire des denticules au côté de la dent (tournée 180° en comparant avec la figure D_2) Remarquez comment la matière est arrangée en blocs alignés qui sont séparés par des cavités ^{et} qui sont perpendiculaires au bord (flèche) Les détails sont montrés dans la figure 5 , remarquez que la matière blanche est dans l'étape précoce du développement , au centre des denticules , avec des trous circulaires

Figs. D_6 et D_7 : Matière blanche d'autre denticule à côté (tournée 180° en comparant avec la figure D_2) Les détails dans la figure D_7 montre un modèle radial dans la matière blanche primaire , marginale (la flèche blanche au sommet) Comparez celle-ci avec les espaces circulaires quelconque qui se trouvent dans les blocs les plus larges de la matière blanche au centre de denticule (la flèche vide en bas)

Fig. D_8 : Section longitudinale montrant la structure lamellaire qui existe partout sauf quelques taches de la matière blanche (flèche vide au sommet) dans la région axiale . La flèche blanche à droite montre la localisation de la figure D_9 .

Fig. D_9 : Détails de la structure lamellaire dans la région marginale .

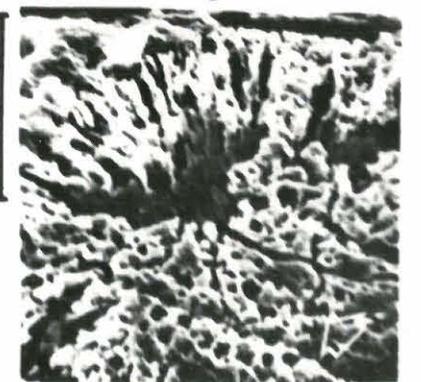
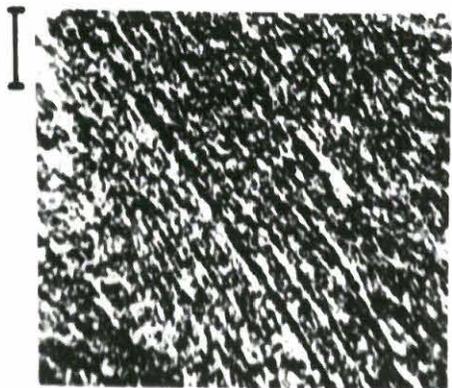
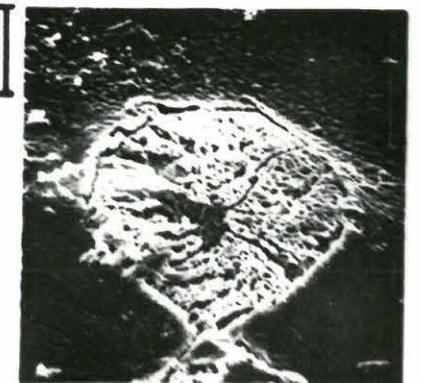
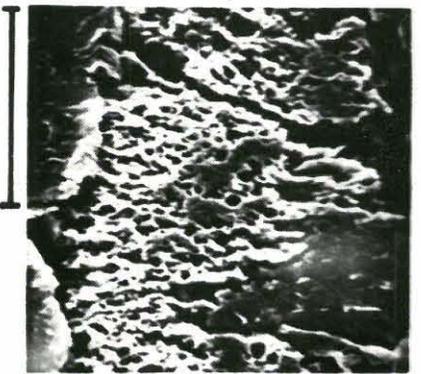
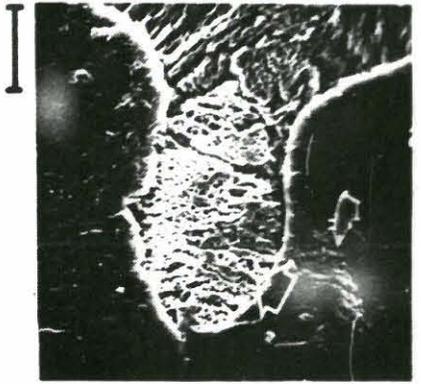
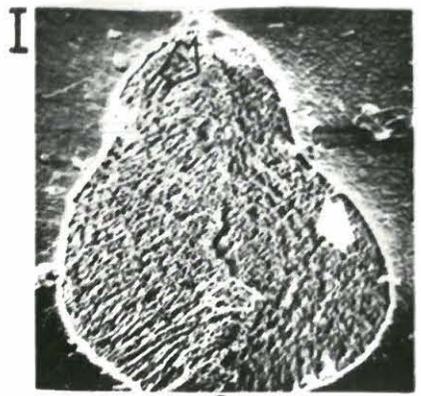
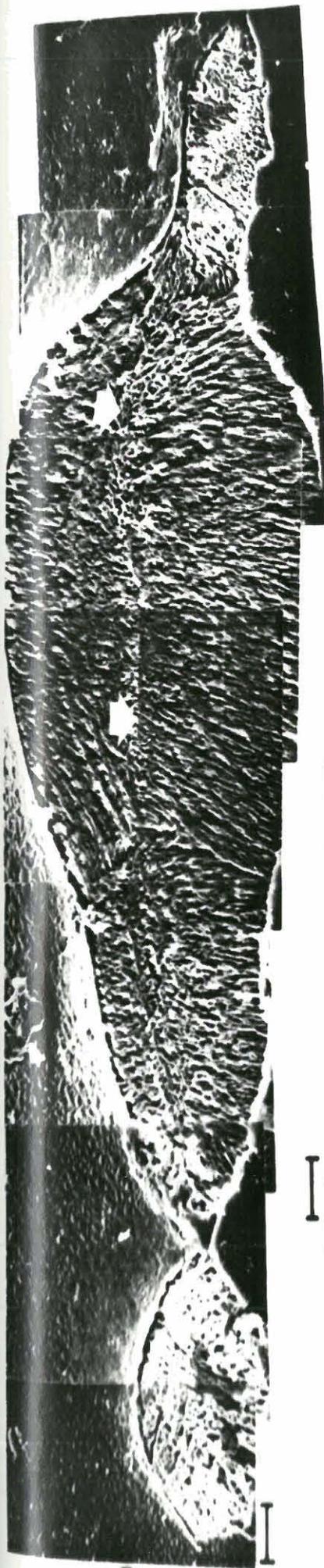


Fig D

Fig. E : L'ultra-structure du conodonte oblitéré Cordylodus delicatus Branson & Mehl (Figs. E_I - E₆) et Dichognathus brevis Branson & Mehl (Figs. E₇ - E₁₃) Les échelle mesurés sont 10^μ sauf pour la figure E₄ (X 80) E₇ (X 100) et E₈ (X 105)

Fig. E_I : Section transversale à travers la dent . La matière blanche est pénétrée par les trous circulaires et les espaces linnaires . La flèche noire marque la localisation dans la figure E₂ .

Fig. E₂ : Détail de la figure E_I . Remarquez la surface trouée finement de la matière blanche à cause de la présence des sphères .

Fig. E₃ : Vue détaillée de la matière blanche qui ressemble à la figure E₂ mais de l'autre échantillon . Remarquez la nature circulaire de la plupart des trous (flèches) et leur diamètre varié . La surface trouée est produite probablement par des sphères .

Fig. E₄ : Section longitudinale : vue générale montrant la dent avec la matière blanche et la zone lamellaire plus basse , entourant la cavité basale .

Fig. E₅ : Détails de la zone lamellaire basale , vue dans la figure E₄ , remarquez que le canal de croissance s'étend depuis la cavité basale (flèche) jusqu'à la zone étroite de la matière blanche au sommet du petit denticule cassé .

Fig. E₆ : Détails de la limite irrégulière (marquée par les flèches) entre la matière blanche et la région lamellaire avec la zone de transition limitée . Remarquez que la matière blanche s'étend beaucoup plus en bas de la marge antérieure et donne une limite oblique qui coupe à travers les lamelles . Les espaces transversaux sont nombreux dans la matière blanche .

Fig. E₇ : Dichognathus brevis : la ligne noire marque la ligne de la section (elle coupe la dent et le 1^{er} denticule du processus antérieur) vu dans les figures E₈ à E₁₃ . Vue latérale interne .

Fig. E₈ : Vue générale de la section longitudinale , oblique

Fig. E₉ : Détails de la dent :

- la région lamellaire dans la partie basse avec le canal de croissance central (flèche)
- la zone de transition de la matière blanche primaire dans la partie centrale s'étend plus bas le long du canal de croissance et avec x des espaces transversaux .
- La matière blanche dans la partie au-dessus (la région sombre) avec des trous circulaires .

Fig. E₁₀ : Détail de la figure E₉ , montre que le canal de croissance ne peut pas traverser la matière blanche .

Fig. E₁₁ : Vue générale du petit denticule sur le processus

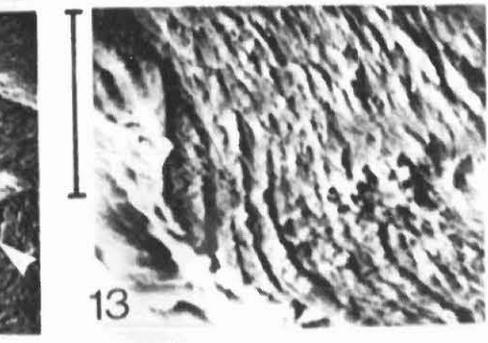
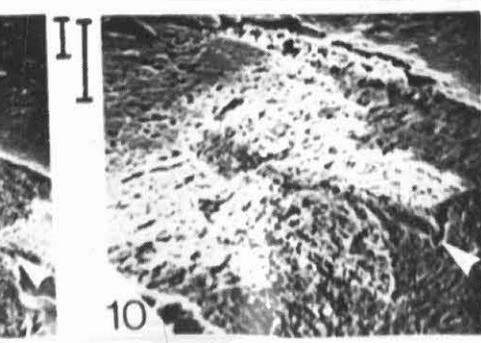
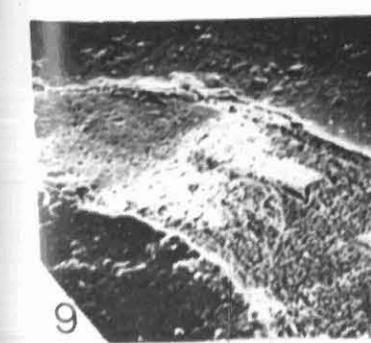
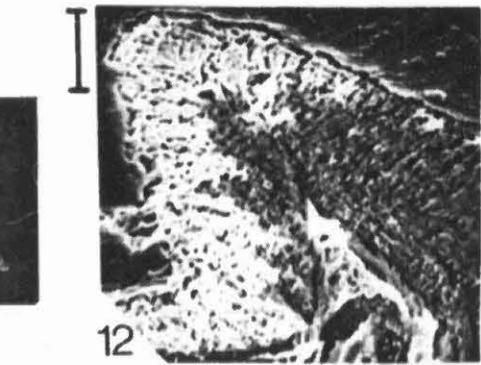
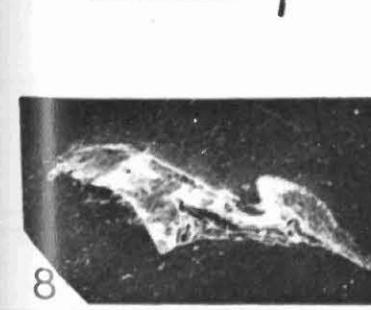
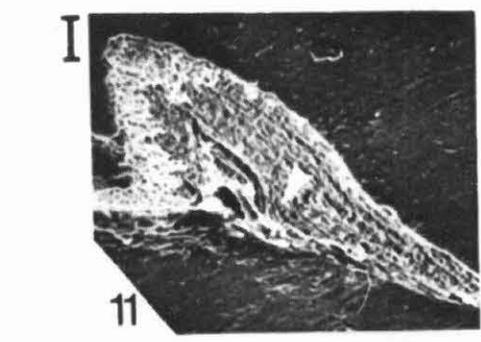
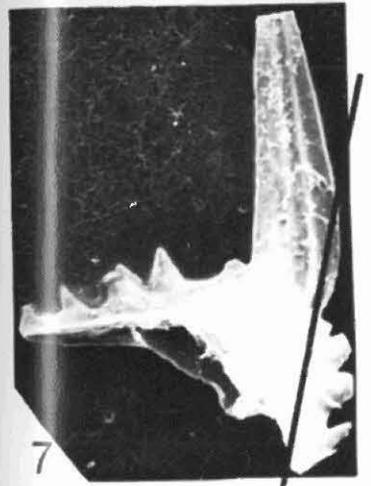
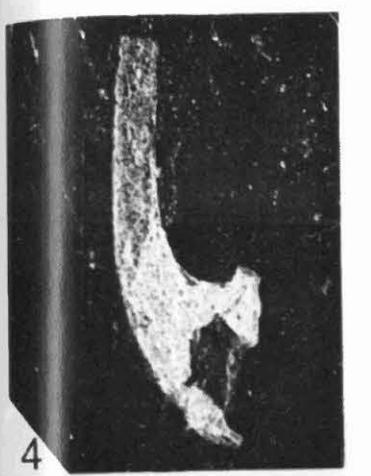
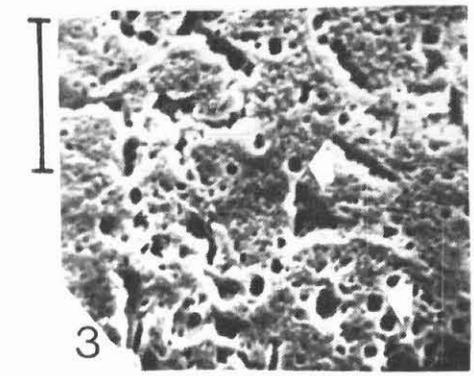
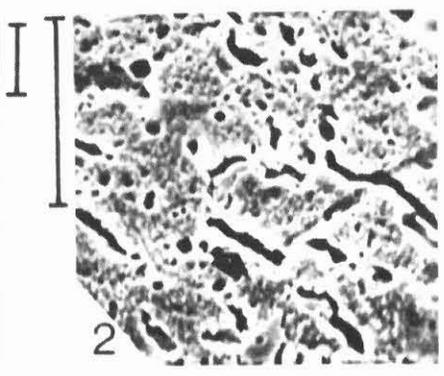
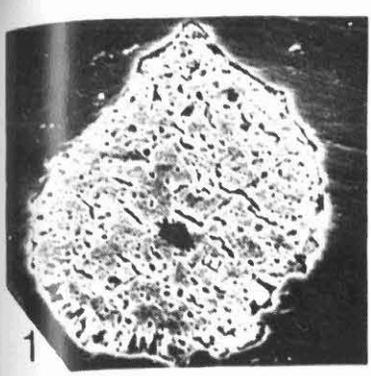


Fig E

antérieur . La flèche montre la localisation dans la figure E_{I3} .

Fig. E_{I2} : Détail de la figure E_{II} . Le canal de croissance central (marqué par la flèche) est entouré par des lamelles . La matière blanche primaire a développé le long de la marge postérieure (à gauche) et dans le sommet du denticule . Remarquez que les espaces dans ce canal sont alignés perpendiculairement aux espaces interlamellaires . La matière blanche primaire s'étend partiellement en bas du canal de croissance et sa limite avec la région lamellaire est irrégulière .

Fig. E_{I3} : Détail des lamelles près la base de l'élément (voir la flèche dans E_{II}) , on note que les espaces interlamellaires varient en largeur le long de leur longueur à travers la fusion partielle des lamelles adjacentes .

Fig. F : Ultra-structure du conodonte oblitéré Prioniodina robusta (Figs. F_I - F₅) Trichonodella recurva (Figs. F₆ - F₉) et zygognathus illustris (Figs. F₁₀ à F₁₃) Les échelles mesurés sont 10 μ sauf pour les figures F_I (x 60) , F₆ (x 8) , F₇ (x 120) , F₁₀ (x 60) et F_{II} (x 100)

Fig. F_I : Prioniodina robusta : la ligne blanche marque la ligne de la section de la figure F₂ . Vue latérale , intérieure .

Fig. F₂ : Section transversale traverse le processus antérieur (voir la ligne dans la figure F_I) Remarquez que le canal de croissance vertical (flèche) s'étend depuis la creux basale jusqu'à la matière blanche au sommet .

Figs F₃ à F₅ : Agrandissements progressifs des longs cristallites dans la région lamellaire centrale de la dent (flèche dans la fig. F₃) Remarquez que beaucoup cristallites se sont réunis en faisceaux .

Fig. F₆ : Trichonodella recurva : vue postérieure

Fig. F₇ : Section longitudinale montrant la matière basale , mince , courbée et la région lamellaire avec la matière blanche au sommet de deux denticules .

Fig. F₈ : Détail d'un processus qui a été montré dans la figure F₇ . Remarquez le canal de croissance (flèche) qui s'étend le long et intérieurement le processus au-dessus la cavité basale (comparez avec la fig. 9)

Fig. F₉ : Section longitudinale le long d'un processus . Remarquez que le canal de croissance (flèche) qui s'allonge à la longueur du processus est au dessus de la cavité basale .

Fig. F₁₀ : Zygognathus illustris : vue postérieure .

Fig. F_{II} : Vue générale de la section longitudinale exposant la matière blanche (région sombre) au sommet des denticules , la matière

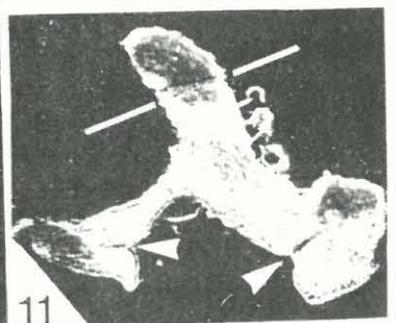
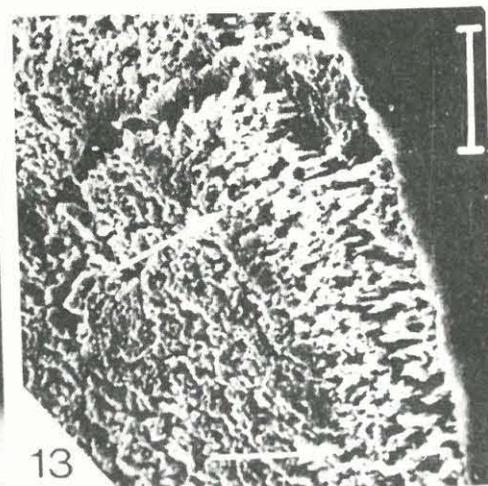
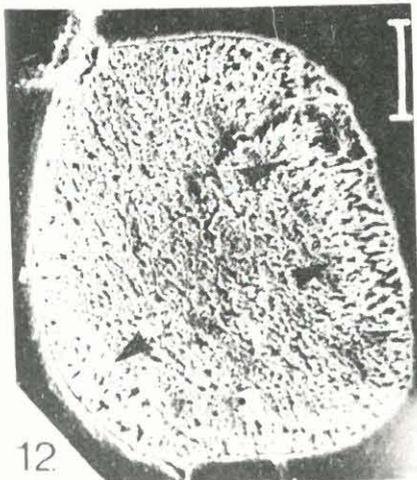
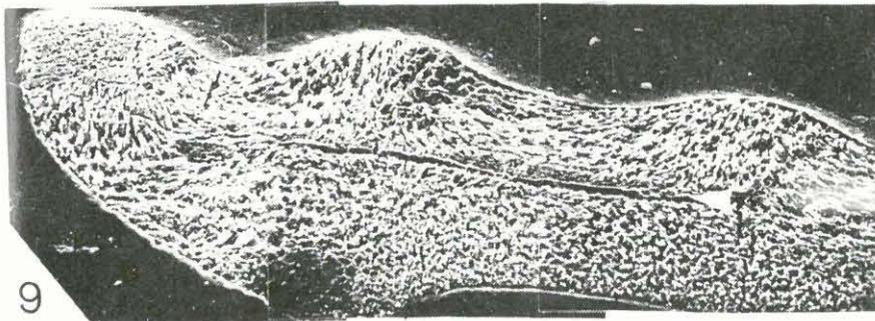
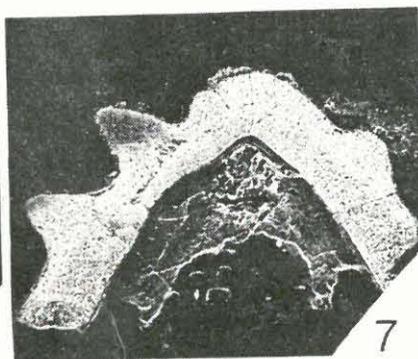
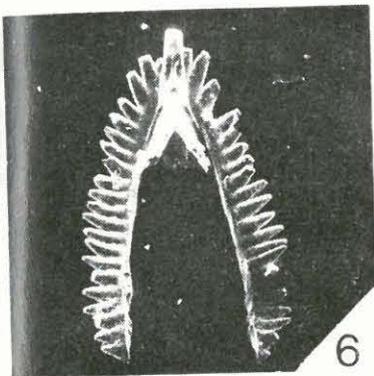
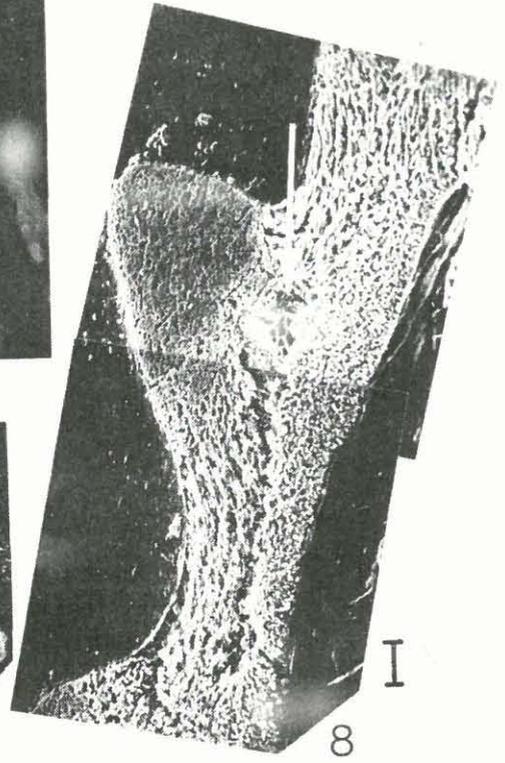
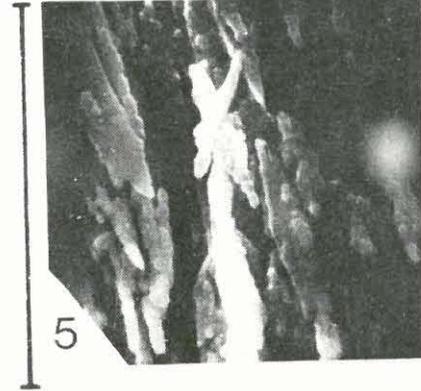
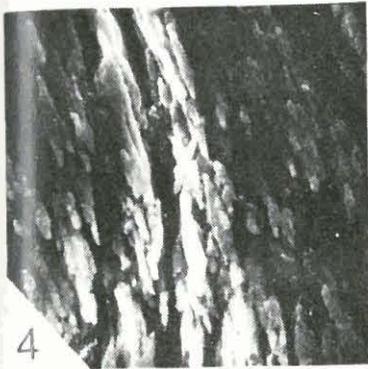
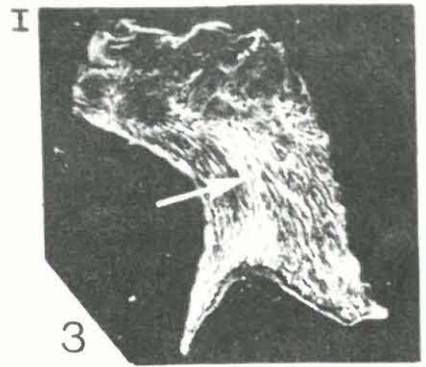
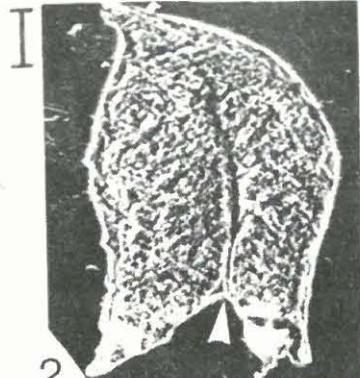
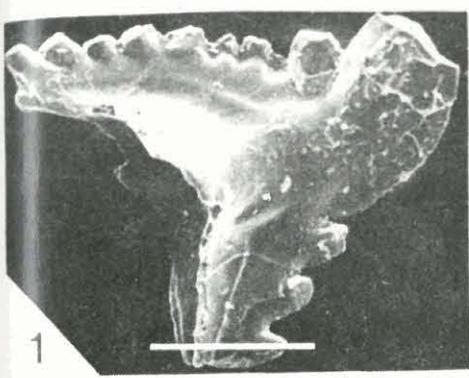


Fig F

lamellaire et les canaux de croissance sont indiqués par les flèches .

Fig. F_{I2} : Section transversale à travers la dent (indiquée par la ligne blanche dans la figure F_{II}) Le centre de la matière blanche est entouré par un cercle marginal de la matière blanche primaire (la limite est marquée par les flèches)

Fig. F_{I3} : Détail de la figure F_{I2} . Remarquez que la matière blanche primaire est développée en orientation radial (la limite avec la matière blanche est marquée par les flèches)

Fig. G : Ultra-structure du conodonte oblitéré Ambalodus lins-troemi . Les échelles mesurés sont 10 μ sauf pour les figures G₂ et G₆ (x 180) G₈ (x 32) et G₉ (x 66)

Figs. G_I - G₅ : Section transversale , verticale à travers le processus antérieur (la ligne supérieure dans la figure G₈)

Figs. G_I et G₃ : Détails du sommets latéraux des processus des régions qui sont marquées par les deux flèches extérieures dans la figure G₂ . Remarquez la bande lamellaire qui est vaguement présentée dans la figure G_I où la plupart de la matière est transformée en matière blanche primaire . C'est le contraste de la figure G₃ , une étape plus avancée , où la matière blanche est développée partiellement . La flèche dans la figure G_I marque le canal latéral , irrégulier (voir fig. G₂)

Fig. G₂ : Vue générale de la section transversale , verticale , montre les denticules au-dessus de la cavité basale et deux extensions latérales de la plate-forme . Presque tout l'élément est en matière blanche primaire , les taches noires sont des restants lamellaires . Remarquez les systèmes de canaux de croissance latéraux et verticaux . Les flèches marquent les localisations des figures G_I , G₃ et G₄ .

Fig. G₄ : Détail du sommet de la cavité basale , montrant le canal de croissance vertical avec les murs irréguliers , entouré par la matière blanche primaire .

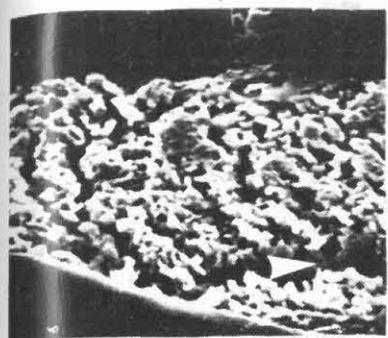
Fig. G₅ : Détail de la figure G₃ illustre la reorientation de la matière (compare avec fig. G_I) en blocs compacts avec les cavités circulaires et le développement de la surface finement trouée due aux petits sphères (flèche vide)

Figs. G₆ et G₇ : Section transversale , verticale à travers le processus latéral (la ligne en bas de la figure G₈) Fig. G₆ illustre le centre étroit de la matière blanche (flèche blanche dans la figure G₇) qui est entouré au-dessus par la matière lamellaire (couleur noire) et par la matière blanche primaire qui s'étend à la moitié basse , dans le bord latéral , plat . Les détails dans la figure G₇ montre la matière blanche primaire dans la marge du denticule (marquée par la flèche vide , à

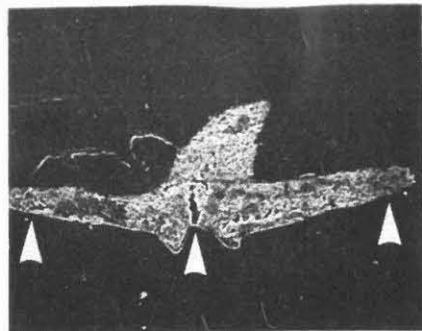
droite) avec les cavités caractéristiques orientées perpendiculairement au bord .

Fig. G₈ : Ambalodus linstroemi Vue super-postérieure .

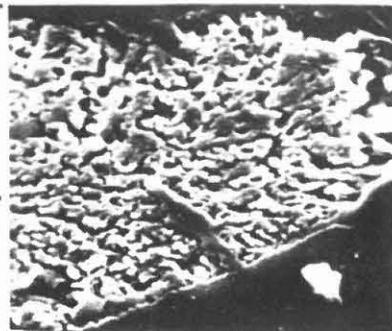
Figs. G₉ - G₁₃ : Section transversale , horizontale à travers la base des denticules (comparez avec la figure G₈) Fig. G₉ montre le centre sombre de la matière blanche le long de la ligne des denticules , chacun est entouré par la matière blanche primaire de couleur plus claire . Figs G₁₀ G₁₁ sont des agrandissements progressifs . Figs G₁₂ et G₁₃ illustrent les détails de la matière blanche dans le centre des denticules . Remarquez le caractère troué de la surface à cause de la présence abondante des sphères (par ex. une sphère dans le trou marquée par la flèche) Les sphères ont des tailles variables . Remarquez aussi les trous circulaires typiques et les cavités linnaires .



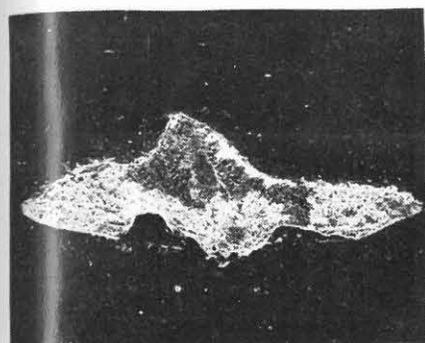
1



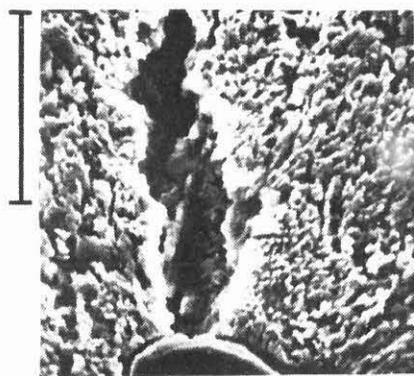
2



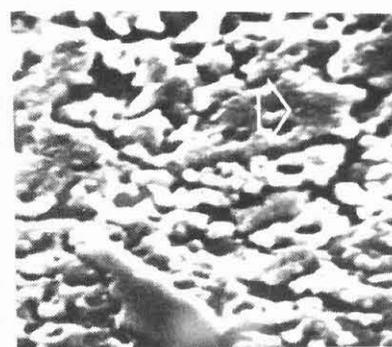
3



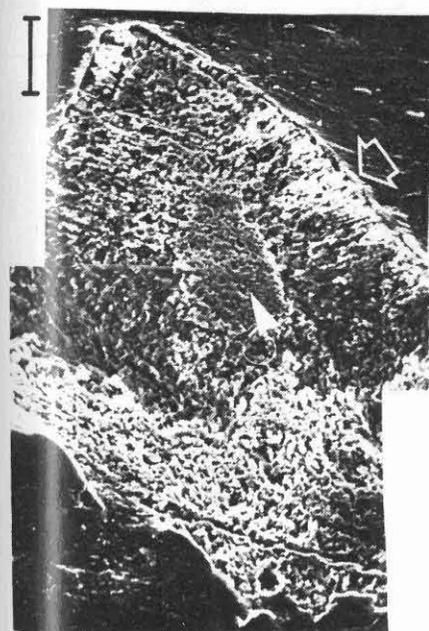
6



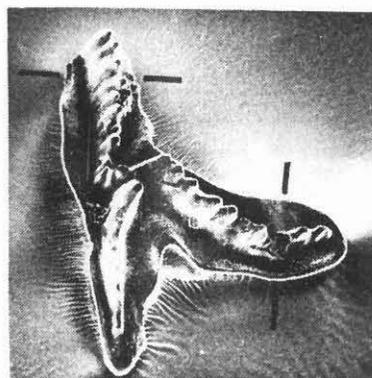
4



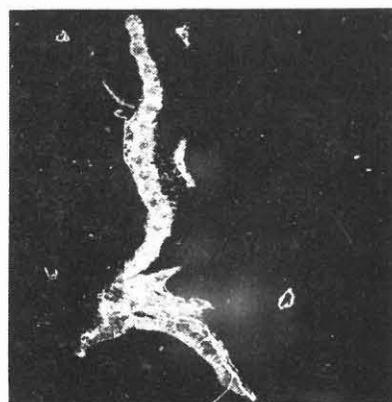
5



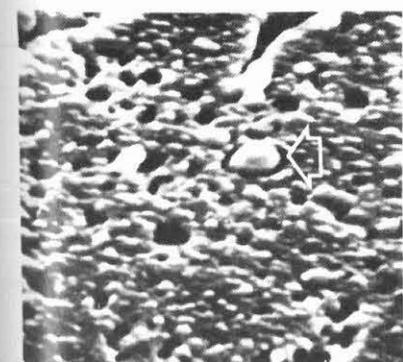
7



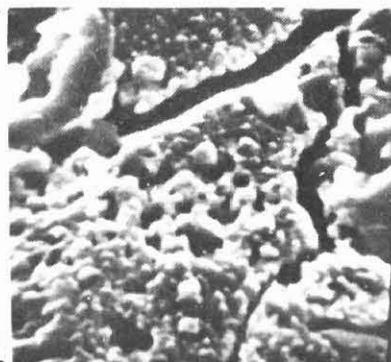
8



9



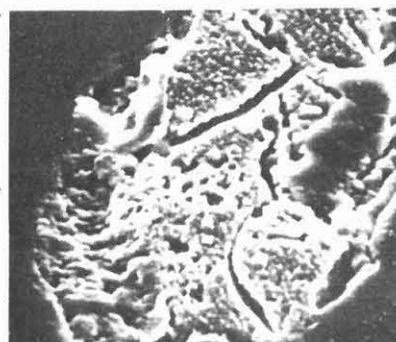
13



12



10



11

Fig G

F - ORIGINE ET FONCTION DES CONODONTES

Plusieurs hypothèses existent aujourd'hui quant à l'origine des conodontes qui reste cependant un problème majeur pour tous les travailleurs dans ce domaine .

Nous allons donner seulement les hypothèses basées sur la morphologie des conodontes .

a - Molluques

Certains spécialistes ont suggéré que les conodontes sont des épines , des dents de Mollusque comme les Gastropodes et Cephalopodes . Bien- que les conodontes illustrés par Loomis (fig. I7) sont pareils en taille et en forme aux denticules de Gastropodes , plusieurs autres conodontes sont très dissemblables par leur taille et leur forme . D'ailleurs , les vrais conodontes de Pander ne sont pas chitineux et cornés comme Loomis l'a indiqué mais sont composés de phosphate de calcium . Pilsbry a affirmé (1937) que quelques conodontes ressemblent à certaines dents de Céphalopodes mais il n'a pas donné une explication favorable .

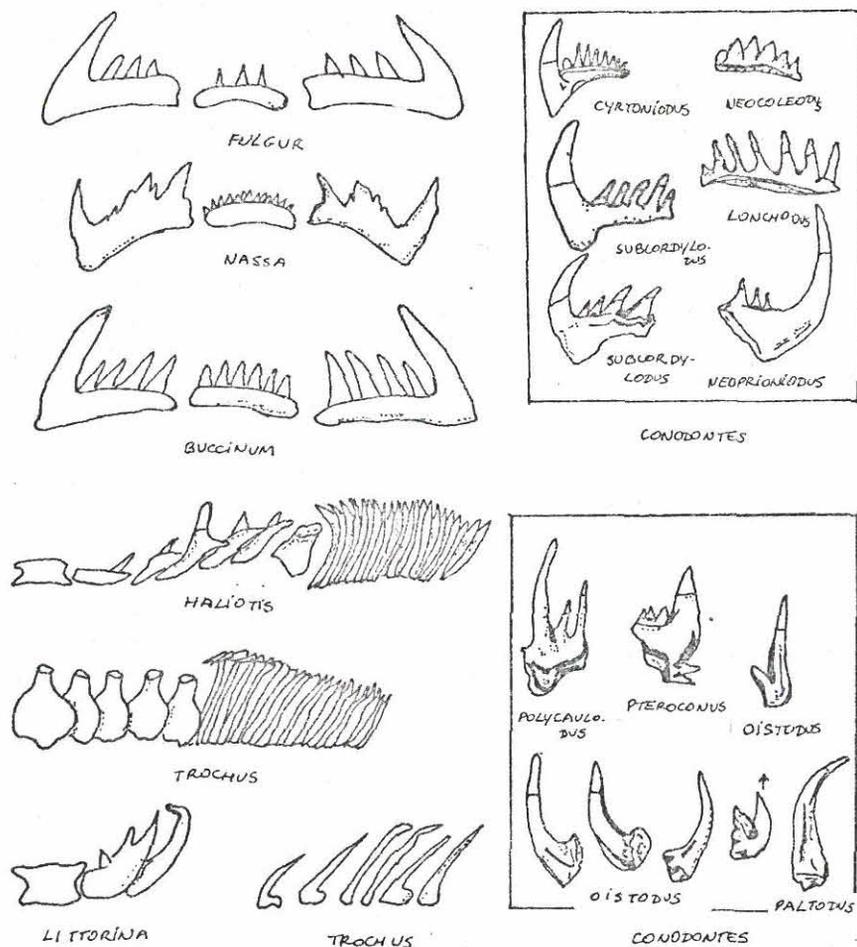


Fig. I7 : Comparaison des dents de Gastropodes avec les conodontes
Les dents à gauche indiquent les genres de Gastropodes modernes . Celles

à droite sont des conodontes .

b - Annelides

Quelques investigateurs ont considéré que les conodontes ressemblant plutôt aux denticules des vers . Zittel & Rohon (1886) , par ex. , ont conclu que les conodontes sont des dents d'Annelides ou de Gephyrea mais , comme Beckmann dans son article publié en 1949 , leur investigation était limitée et ne pouvait pas être acceptée comme des interprètes correctes pour la nature des conodontes .

Les spécialistes modernes qui proposent cette hypothèse sont Scott (1934 - 1942) Dubois (1943) et Rhodes (1952 - 1954) . Ils ont affirmé que les assemblages naturels des conodontes qui ont été trouvés semblent être reliés la plus aux mâchoires d'Annelides . Probablement parce que les conodontes sont composés de phosphate de calcium tandis que les scolecodontes sont chitineux . Scott a écrit que probablement une famille d'Annelides Paléozoïques possédait une mâchoire composée des dents qui sont les conodontes tandis que la seconde famille possédait des dents connues comme scolécodontes . Des conodontes dans les argiles noires de Pennsylvanien d'Illinois paraissent avoir une structure pharyngienne et buccale (Dubois)

D'après Benham (1944) les conodontes sont des structures pour la copulation de quelques groupes de Vers éteints . Ces structures sont restées intérieurement du corps de Vers excepté durant la copulation quand elles sont expulsées et assistées au procès de la fertilisation et s'il y a une partie de conodonte est cassée ou perdue , elle peut être reconstituée plus tard à l'intérieur du corps du Vers .

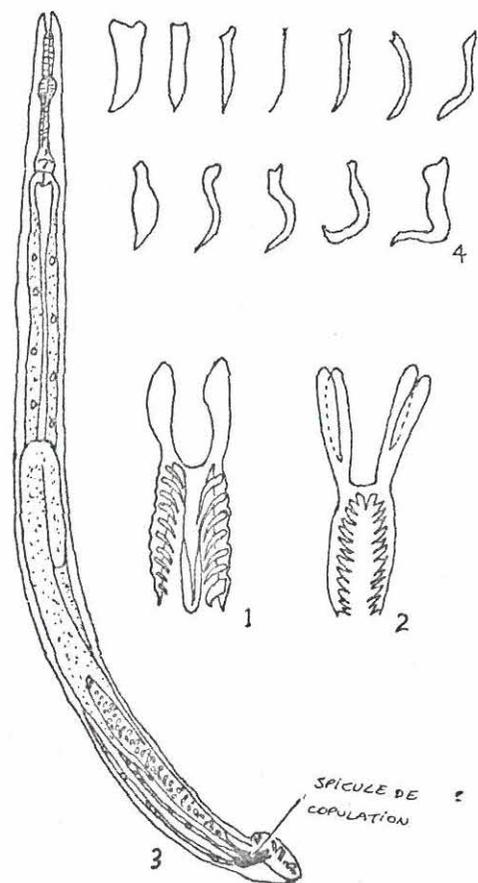


Fig. 18 : Structures des organes de la copulation de quelques Vers .

1 - Structure chitineuse de Dalyellia rossi , x 285

2 - Structure pareille de Dalyellia viridis , x 285

3 - Structure pareille de Rhabditis , x 200

4 - Quelques spicules de Nématodes variés .

c - Arthropodes

Quelques investigateurs ont relié les conodontes aux Arthropodes. Ils ont suggéré que les conodontes sont des parties de l'exosquelette des Trilobites, quelques uns peuvent être des pinces de Crustacés ou des mâchoires.

d - Cordés

Plusieurs hypothèses ont été émises : ou bien ils sont des parties compliquées du poisson comme des structures internes supportant le poisson (Youngquist, 1952) ou bien des dents, des épines, des plaques des groupes d'animaux primitifs qui ressemblent les poissons et qui sont déjà éteints.

+ Hypothèse que les conodontes sont des dents de poisson :

Pourtant plusieurs chercheurs ont considéré les conodontes comme des dents de poisson, il y a beaucoup de questions sur leur position systématique parce-qu'il n'avait pas beaucoup d'informations sur l'animal portant conodontes. On ne savait pas si les conodontes étaient dans la mâchoire, le palais ou la langue. D'ailleurs, on ne pouvait pas se décider si chaque sorte de conodontes représente une espèce biologique distincte ou si plusieurs sortes étaient présentes dans un même animal.

+ Hypothèse que les conodontes sont des plaques de poisson :

Dans le grès Harding de Colorado, on a trouvé des conodontes avec des plaques de poisson. Ces plaques sont généralement rattachées avec les débris de l'Ostracoderme (Kirk, 1929) Et la composition de ces plaques est identique avec celle des conodontes. Pourtant Kirk a affirmé que cette preuve n'était pas suffisante pour donner une généralisation sur la nature de tous les conodontes.

+ Les autres hypothèses :

- Huddle et al. (1934) ont considéré les conodontes comme des dents de Cyclostomata parce-que cette classe se comporte les vertébrés les plus primitifs qui ont une structure de dent similaire (Les représentants vivants de cette classe ont des dents cornées)

- Schmidt (1934 - 1950) a étudié les conodontes carboniférés en Allemagne. Il les a identifiés comme des débris de Placodermes et a cru que les structures de conodontes étaient présents dans chaque Gnathostome. Quelques uns étant mandibules comme Polygnathus, Ancyrodella, Icriodus (Beckmann, 1949) les autres étant des dents sur l'arc hyoïde comme Bryantodus et les restes comme Lingonodina, Neoprioniodus ont fonctionné comme les parties de la voûte de la branchie.

- Gross (1954 - 1957) a donné une autre hypothèse tout à faire différente avec celles qu'on a cité au-dessus :

D'après lui, les conodontes sont probablement une seule partie

de l'animal appartenant à une souche distincte des Cordés ou des Vertébrés manquent les mâchoires . Il a basé sur les raisons suivantes :

1 - Les conodontes ne sont pas formés par une cuticule comme c'est le cas des squelettes d'Arthropodes et des mâchoires d'Annelides . Ces organes sont sécrétés couche par couche de cellules épidermes et deviennent de plus en plus épais vers la base .

2 - Les conodontes ne sont ni des dents de la bouche , ni des écailles de la peau des Vertébrés . Ils ne sont pas composée de dentine, ni de pulpe , ni de chenaux dentines et sont capables à régénérer les denticules perdus aussi bien que supprimer les autres par la formation des germes de denticules .

3 - Ils ne sont pas non plus une partie de l'endosquelette des Vertébrés parce-que si c'est le cas , ils doivent pouvoir former une ossification autour un point cartilagineux comme l'Agnatha Paléozoïque ou des poissons et d'ailleurs comme un fossile ~~il peut~~ ^{il peut} entourer une cavité et compléter avec les sédiments . Autrement , ils peuvent avoir une texture spongieuse du tissu cartilagineux , mais tel n'est pas le cas .

e - Des animaux non-classés

Quelques investigateurs ont considéré les conodontes comme des parties internes du corps de quelques groupes animaux qui ont relié génétiquement aux animaux marins (Hass , 1941 - 1959)

Cet animal qui porte conodonte était , probablement , mou , bilatéralement symétrique , marin et pelagique . Ces opinions sont supportés par des raisons suivantes :

1 - Les conodontes et les plaques basales auxquels ils y sont attachés sont des parties difficilement reconnaissables .

2 - Plusieurs sortes de conodontes contiennent des espèces paires L'arrangement des espèces dans l'assemblage a indiqué aussi que cet animal est un type symétrique .

3 - Les conodontes ont une distribution partout et sont associés avec les fossiles marines dans toutes sortes de roches sédimentaires .

Ainsi , d'après ces hypothèses on peut supposer une fonction large pour tous les conodontes comme des dents , des supports squelettiques , des mâchoires ou des organes quelconques .

Mais d'après les investigateurs modernes , on ne peut pas considérer les espèces prioniodiformes comme des dents et des mâchoires parce-que si les conodontes sont utilisés pour mâcher et écraser les aliments , seulement quelques denticules peuvent être effectifs . La plupart des conodontes ont une succession rythmique d'une dent et quelques denticules . Tandis que pour mâcher et écraser les dents de même taille sont plus efficaces

Un conodonte simple , en principe , a une proportion de longueur sur largeur plus grande que celle des dents (les dents sont longues et minces) Les axes de sommet des denticules font avec les axes de cône basal un angle de 90° (plus grand que celui des dents)

D'après la forme extérieure des conodontes simples et les arrangements des dents dans les conodontes composés on peut penser que les conodontes ont donné une rigidité suffisante au tissu mou donc ce tissu doit être étendu . Une telle fonction peut être trouvée dans un membre de Vertébré . Ainsi les tissus peuvent être étendus par les squelettes organiques Les squelettes minéralisés sont utilisés comme une protection externe ou une ossature mécanique pour les muscles .

Lindström (1964) a supposé que la morphologie extérieure des conodontes a reflété , en général et une façon directe , la morphologie des organes supportées . D'après la forme externe, l'organe de conodonte était utilisé pour serrer plutôt que pour attraper ou mâcher les nourritures , on pense qu'il peut être un tentacule . Quant aux plate-formes , plusieurs auteurs ont les considéré comme des dents pour écraser ou broyer pourtant que ces espèces ont la même structure comme celles qui ne peuvent pas être des dents . Comme l'évolution a montré qu'ils sont construits de mêmes éléments , seulement une partie de la surface de plateforme peut fonctionner efficacement comme un instrument à écraser . Les autres parties peuvent porter des denticules en vain . Et la raison la plus importante est que la micromorphologie du conodonte ne peut pas supporter cette supposition . Ainsi les plate-formes ne peuvent pas avoir une surface pour mâcher .

D'après Williams et Wright (1970) les trous dans les plate-formes ressemblent aux endroits d'attachements des muscles de Crania amomala . Les plis profonds exceptionnellement sur les surfaces côniques des conodontes simples peuvent avoir la même fonction . Ces muscles relient certains éléments du conodonte avec les autres éléments . Une autre supposition très possible est que ces muscles sont utilisés à agir ou contracter les tentacules .

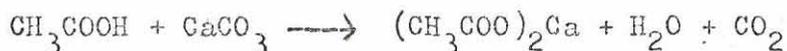
CHAPITRE III

METHODES DE PREPARATION DES CONODONTES

Puisque les conodontés se trouvent dans toutes sortes de roches sédimentaires marines, la méthode utilisée pour les isoler dépend non seulement la nature des conodontes mais aussi de la nature de la matrice. La méthode consiste à attaquer par un réactif approprié la matrice sans que les conodontes soient atteints par la réaction. Dans une matrice carbonatée les réactifs suivants sont utilisés :

1 - Une solution à 10 jusqu'à 15% d'acide acétique CH_3COOH

La méthode n'est pas chère mais c'est un travail très lent de plusieurs semaines pour obtenir les conodontes dans un échantillon de 4 à 10kg. La réaction est suivante :



On doit renouveler de temps en temps l'acide acétique consommé pendant la réaction en formant de l'acétate de calcium.

2 - Une solution d'acide formique (HCOOH) à 10 jusqu'à 15%

Avec cet acide les roches calcaires sont désagrégées plus rapidement mais il altère quelques espèces de conodontes en un blanc crayeux.

3 - Acide monochloroacétique (CH_2ClCOOH)

Plusieurs auteurs préfèrent utiliser cet acide dont le sel de calcium est soluble dans l'eau. Il doit être utilisé très attentivement car il irrite la peau à son contact.

4 - Acide citrique

5 - Acide tartarique

Les conodontes dans les roches non-calcaires et indurées sont rarement obtenus dans de bonnes conditions quand on attaque chimiquement la matrice entourant. Casser la roche en morceaux peut libérer quelques spécimens entiers mais la plupart d'entre eux sont alors à l'état des fragments.

Dans le grès ou le grès silteux, ils peuvent être désagrégés à l'ultrasonde ou avec une solution de 10 à 15% eau oxygénée H_2O_2 .

La plupart des conodontes traversent le tamis de 1,19mm et sont retenus sur le tamis de 88μ (I) Comme leur densité se situe entre 2,84 à 3,10 (Ellison, 1944) les espèces dégagées peuvent être séparées des grains de Quartz (2,65 - 2,66), de calcite (2,72) et de plusieurs autres constituants des roches sédimentaires par une séparation au liqueur dense

La liqueur dense utilisée est un mélange de Bromoforme et d'Acétone . La densité de cette solution doit être entre celle de la calcite (2,72) et celle du plus léger des conodontes (2,84) Cet optimum peut être obtenu facilement en plaçant un fragment de calcite dans l'acétone et en ajoutant du Bromoforme jusqu'à ce que le fragment de calcite flotte . Les conodontes dégagés peuvent être aussi concentrés avec un séparateur isodynamique . Cet appareil électromagnétique est capable de séparer les minéraux ayant une différence très légère de susceptibilité magnétique et peut être utilisé davantage pour les échantillons contenant des grains de sulfure de fer . Avec cet appareil , Wilbert H. Hass a été capable d'extraire 0,5g de conodontes concentrés dans un échantillon de 225g de minéraux lourds .

La plupart des conodontes des argilites noires ne peuvent pas en être dégagés dans des bonnes conditions . Quelques fois pour enlever les espèces , on peut écailler les matrices avec une aiguille pointue .

(I) L'échelle standard américaine :

Maille I6	-----	d= 1,19mm	
"	I40	-----	d= 0,105mm
"	I70	-----	d= 0,088mm
Tamis Tyler :			
Maille I6	-----	d= 991 μ	
"	I50	-----	d= 150 μ

+ METHODE POUR EXAMINER L'ULTRA STRUCTURE DU CONODONTE :

Pour examiner la micromorphologie de la surface des conodontes , on doit enfoncer les conodontes dans une solution bioplastique jusqu'au niveau désiré pour pouvoir obtenir des sections longitudinales , horizontales et verticales . Ils sont ensuite polis avec de l'oxyde d'aluminium à 0,05 μ (en poudre) et attaqués à l'acide chlorhydrique 2N (souvent durant 35 secondes) La surface gravée est métallisée à l'or-Palladium ou à l'aluminium et examinée ensuite au microscope électronique à balayage . D'autres chercheurs ont utilisé le microscope électronique à transmission , plus utile aux forts grossissements . Les conodontes peuvent être étudiés au M.E.B. sans aucune métallisation si le voltage est bas (5kv)

Pour fixer les conodontes au support , une méthode satisfaisante est utilisée par les biologistes de l'Université de Waterloo . Elle consiste à faire dissoudre une bande de cellulose dans le chloroforme (le rapport de 5cm d'un ruban 1/2 inch pour 100ml de chloroforme est convenable) . Quelques gouttes de cette solution , quand elles sont appliquées sur la surface du support , peuvent donner une bonne adhérence , en outre elles ne s'évaporent pas rapidement . Il ne faut pas que la solution soit trop épaisse car on risque d'obtenir un fond cassé ou plissé .

CHAPITRE IV

LA CLASSIFICATION DES CONODONTES

Comme on a mentionné auparavant , les conodontes sont divisés d'après leur structure en trois groupes :

- Les neurodontes
- Les hyalins
- Les conodontes oblitérés

Ou bien en deux groupes en considérant les neurodontes comme sous-groupe des hyalins .

D'après la forme , ils sont divisés aussi en 4 types principaux :

1 - Le premier type est représenté par les Distacodontacea. Il contient des espèces de formes appelées Drepanodiforme et Cistodiforme .

2 - Le deuxième type est représenté par les Prioniodontacea et Polygnathacea . Ils ont des espèces à plate-formes et ramifiées .

La faune ordovicienne en Australie présente une transition de type 1 au type 2 .

3 - Le troisième type est représenté par les Prioniodinacea et Chirognathacea . Ce sont des espèces de forme rameuse et développées de 2^e type de l'Ordovicien moyen .

4 - Le quatrième type est représenté par les espèces sans dents (Panderodontacea , par exemple) Dans l'Ordovicien inférieur , cette super-famille s'approche du 1^{er} type .

Mais tous ces types ont des relations très proches au point de vue de composition minéralogique et une dérivation morphologique à partir d'un modèle simple du Cambrien supérieur et Ordovicien inférieur . Donc on peut croire que ces types ont partagé une base et ont généralisé une fonction .

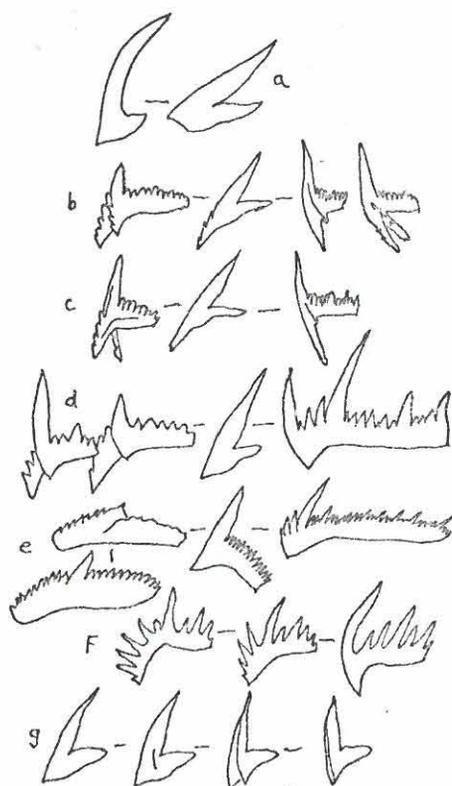


Fig. 19 : Les conodontes :

- a - Les Brepanoistodus de l'Ordovicien moyen inférieur .
- b - Les Baltoniodus de l'Ordovicien moyen inférieur .
- c - Les Prioniodus de l'Ordovicien inférieur .
- d - Les Phragmodus de l'Ordovicien moyen .
- e - Les Cavusgnathus de Missisipien .
- f - Les Oulodus de l'Ordovicien moyen .
- g - Les Oistodus de l'Ordovicien inférieur .

CHAPITRE V

REPARTITION STRATIGRAPHIQUE

Les conodontes sont trouvés depuis l'Ordovicien inférieur jusqu'au Trias supérieur . Mais des travaux récents indiquent qu'ils pourraient exister depuis le Cambrien supérieur jusqu'au Crétacé supérieur .

Les conodontes du Cambrien inférieur ont été trouvés au Danemark . Ils ont été décrits comme *Hertzina danica* par Poulsen . Ils ont été signalés ensuite en Amérique (Nevada)

80% des conodontes ordoviciens ont été trouvés en Amérique et en Europe dont un tiers est connu dans la faune européenne . Les 20% restant sont cosmopolites . Ils sont cependant signalés en Europe et en Amérique . La plupart des conodontes de Devonien sont coniques . Ces conodontes sont beaucoup moins abondants dans le Devonien moyen . Leur teneur varie entre fréquent et absent .

Les faunes de Permien sont moins connues . La reconnaissance des faunes du Trias est extrêmement difficile car il y a beaucoup des facteurs qui affectent la distribution des éléments .

LES CONODONTES DU TRIASI - Associations des conodontes triassiques en Amérique et en Europe

(L. Cameron Mosher 1973)

L'association des faunes à l'échelle stratigraphique et géographique et le développement ontogénétique permettent de reconnaître 3 groupes de conodontes dans le Trias moyen et supérieur (du point de vue différence phylogénétique)

1^{er} groupe : Les gladigondolellides ont été rapportée seulement à l'Alpine Tethys et ont été reconnus dans la région Méditerranéenne , l'Himalaya et le Sud Asie oriental . Ce groupe contient des gladigondolellides à plate-formes et sans plate-formes . Il est intéressant de noter que ces formes n'ont pas été trouvés au Sud de l'Allemagne . Ils représentent tout le Trias moyen et une partie du Trias supérieur .

2^e groupe : Contrairement au 1^{er} groupe , il est connu dans une étendue plus large et à une échelle stratigraphique plus longue . Il contient plusieurs types sans-plateformes associés avec les conodontes à

plate-formes variés . Les espèces rattachés à ce groupe ont été rapportés aussi bien à des terrains anciens (Permien) que de terrains beaucoup plus récents (Trias supérieur) . Les espèces à plate-formes les plus fréquentes sont Gondolella .

- 3^e groupe : Il contient les formes simples représentés par les espèces monoélémentaires. Il se peut qu'ils soient utilisés pour augmenter la grandeur d'un organisme ou pour remplacer les éléments qui ont été usés ou inutilisés .

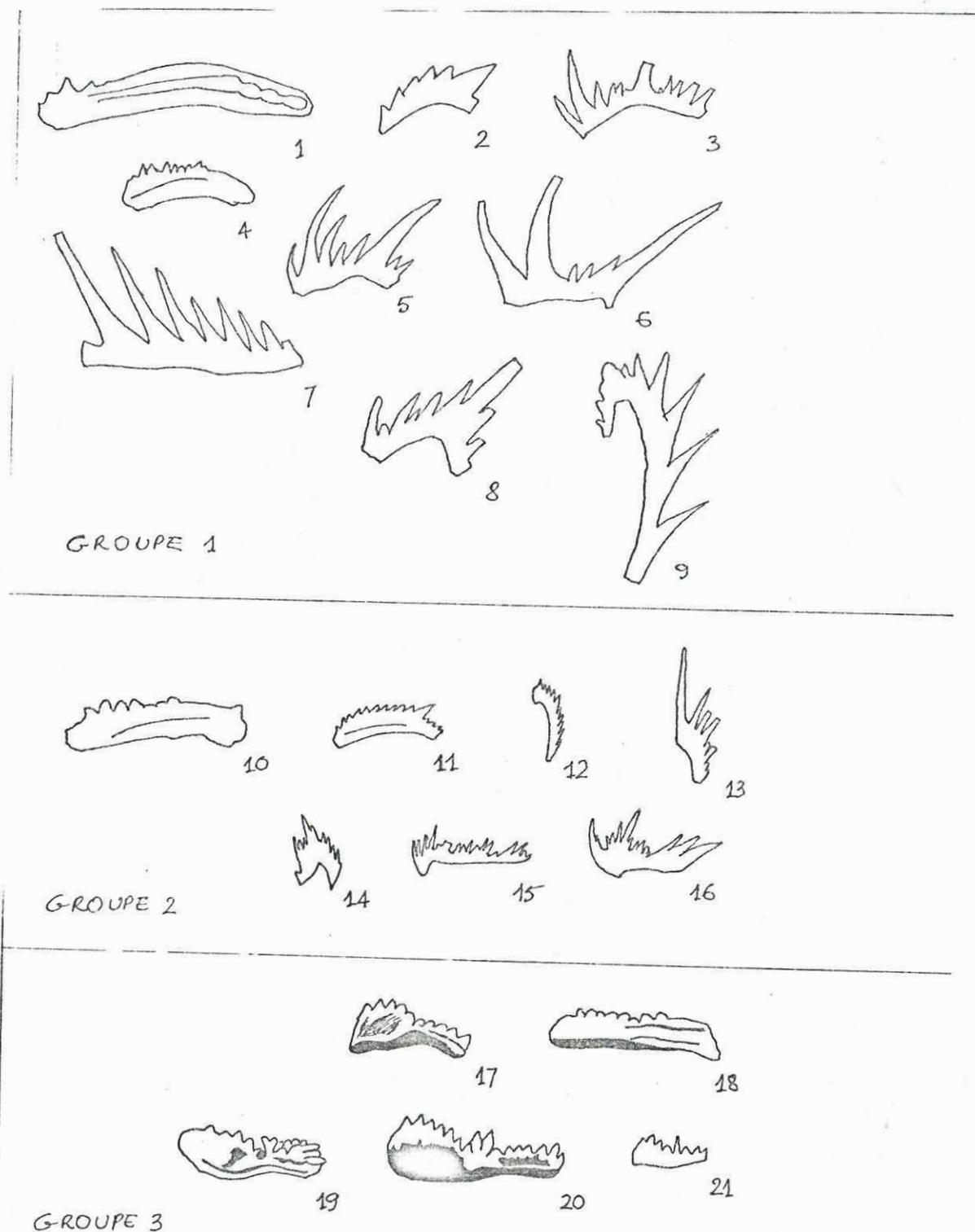


Fig. 20 : Les espèces de conodontes triassiques .

Toutes les figures x 33 /

Groupe I :

- 1 - Gladigondolella tethydis
- 2 - Cratognathodus posterognathus
- 3 - Hindeodella multihamata
- 4 - Metapolygnathus excelsa
- 5 - Prioniodina libita
- 6 - Prioniodina petrae-viridis
- 7 - Prioniodella pectiniformis
- 8 - Cypriodella spengleri
- 9 - Cypriodella venusta

Groupe 2 :

- 10 - Neogondolella navicula hallstattensis
- 11 - Ozarkodina tortilis
- 12 - Cypriodella conflexa
- 13 - Enantiognathus ziegléri
- 14 - Diplododella magnidentata
- 15 - Hindeodella suevica
- 16 - Hindeodella triassica

Groupe 3 :

- 17 - Metapolygnathus polygnathiformis
- 18 - Epigondolella primitia
- 19 - " abneptis
- 20 - " multidentata
- 21 - " bidentata

2 - Les principaux conodontes du Trias de la France et des régions limitrophes (M. Lys et A. Mauvier 1963)

20 genres sont connus au Trias : 18 persistent depuis le Paléozoïque , 2 seulement sont triassiques (+) dans l'état actuel des connaissances (d'après un article de M. Lys et A. Mauvier publié en 1963)

Parmi ces genres , 68 espèces ont été déterminées avec précision et décrites .

- 2 espèces sont connues du Paléozoïque

- 66 espèces sont des espèces nouvelles propres au Trias .

Pour information , on trouvera ci-après la liste alphabétique des genres connus du Trias avec le nombre d'espèces signalées s'y rapportant .

Angulodus	I espèce	Lonchodus	I espèce
Apatognathus	2 espèces	Metalonchodina	4 espèces
Ctenognathus	2 "	Neoprioniodus	3 "
Ellisonia	2 "	Ozarkodina	4 "
+ Furnishius	I espèce	+ Parachirognathus	2 "
Gondolella	10 espèces	Polygnathus	2 "

Hibbardella	I espèce	Prioniodella	4 espèces
Hindeodella	7 espèces	Roundya	4 "
Ligonodina	I espèce	Prioniodina	7 "
Lonchodina	8 "	Spathognathodus	2 "

Répartition stratigraphique des genres

Quelques commentaires peuvent être tirés de ce tableau /

A - La plupart des genres (18) se rattachent à des formes du Paléozoïque .

3 de l'Ordovicien

3 du Silurien

10 du Devonien (dont 2 du Devonien supérieur)

2 du Carbonifère

B - Deux genres apparaissent au Trias et semblent s'éteindre aussitôt , limités au Trias inférieur des U.S.A. ; ils n'ont d'ailleurs , jusqu'à présent , que de rares espèces signalées (1 et 2)

C - Un Hiatus a été marqué à la base du Trias , en raison du manque d'investigation de ces formations de base .

D - *Ellisonia* , connu aux U.S.A. dans le Trias inférieur avec 2 espèces , est , selon Müller , connu depuis de l'Ordovicien .

E - On retrouve la majorité des espèces parmi les genres classiques du Devonien et leur longivité est maximum , car ils s'éteignent au Trias supérieur (base du Norien?) dans le Trias méditerranéen .

F - Le genre *Gondolella* , bien connu au Carbonifère , est représenté à lui seul par 9 espèces tant en Allemagne que dans le Trias méditerranéen ou aux U.S.A. Il a donc une extension géographique très large et il se répartit principalement au Trias inférieur , aux U.S.A. (6 espèces) au Trias moyen et supérieur en Grèce et au Trias alpin en Allemagne (3 espèces)

REPARTITION ET ORIGINE DES GENRES DE CONODONTES AU TRIAS

	ordovicien	silurien	dévonien	carbonifère	permien	infér. werfenien	trias		
							virgorien	moyen ladinien	super. cornien norien
Lonchodus						---			
Neoprioniodus						---			
Ozarkodina						---			
Ligonodina		---				---			
Spathognathodus		---				---			
Ctenognathus		---				---			
Hibbardella			---			---			
Ellisonia			---	?	?	---			
Angulodus			---			---			
Hindeodella			---			---			
Lonchodina			---			---			
Polygnathus			---			---			
Prioniodella			---			---			
Prioniodina			---			---			
Apatognathus			---			---			
Roundya			---			---			
Metalonchodina				---		---			
Gondolella				---		---			
Furnishius ⁺						---			
Parachirognathus ⁺						---			

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I

Introduction	page I
--------------	--------

CHAPITRE II

Caractères généraux des conodontes

A - Forme et aspect des conodontes	page 3
B - Caractéristiques physiques	page 14
C - Composition chimique et minéralogique	page 14
D - Structure microscopique	
a - Structure interne	page 16
b - Texture	page 17
c - Les caractéristiques structurales	page 17
E - Ultra-structure	
I - Ultra-structure des neurodontes	page 25
II - Ultra-structure des hyalins	page 30
III - Ultra structure des conodontes oblitérés	page 30
F - Origine et fonction des conodontes	
a - Mollusques	page 39
b - Annelides	page 40
c - Arthropodes	page 41
d - Cordés	page 42
e - Des animaux non-classés	page 42

CHAPITRE III

Methodes de préparation des conodontes	page 44
--	---------

CHAPITRE IV

Classification des conodontes	page 46
-------------------------------	---------

CHAPITRE V

Répartition stratigraphique	page 48
-----------------------------	---------

Les conodontes du Trias	page 48
-------------------------	---------

I - Associations des conodontes triassiques en Amérique et en Europe	
II - Les principaux conodontes du Trias de la France et des régions limitrophes .	

BIBLIOGRAPHIE

1 - Barnes C. R. , Sass D. B. , Monroe E. A. , 1973

Ultra-structure of some Ordovician conodonts .

Pp 1-30 in " Conodont Paleozoology " , Rhodes (editor) , Geol. Soc. Am. special paper 141 .

2 - Lindström M. , 1973

On the affinities of conodonts .

Pp 85 - 102 in " Conodont Paleozoology " , Rhodes (editor) , Geol. Soc. Am. special paper 141 .

3 - Mosher L. C. 1973

Evolutionary , ecologic and geographic observations on conodonts during their decline and extinction .

Pp 143 - 152 in " Conodont Paleozoology " , Rhodes (editor) , Geol. Soc. Am. special paper 141 .

4 - Hass W. H. 1962

Conodonts .

Pp 3-69 in " Treatise on Invertebrata Paleontology " , part W Miscellaneous Moore R. C. (editor) , Geol. Soc. Am. special paper 141 .
