

# BURGESS, UN RÊVE DE PALÉONTOLOGUE

## 2<sup>E</sup> PARTIE : LA RÉINTERPRÉTATION DE LA FAUNE DE BURGESS

Christine Auclair, membre de la SAGA.

Comme annoncé dans le précédent article, nous allons maintenant examiner la chronologie d'une transformation : celle de la vision de Walcott des espèces présentes à Burgess, c'est-à-dire une faune classée, quelquefois au chausse-pied, dans des groupes actuels, vers celle de « l'explosion du Cambrien ». Pour ce faire, nous suivrons les cinq actes de l'évolution de cette vision tels que décrits par le paléontologue américain Stephen Jay Gould (1989).

Dans cet article, on s'intéressera principalement aux arthropodes qui représentent 33 % des espèces et 59 % des spécimens présents dans la carrière Walcott (figure 1).

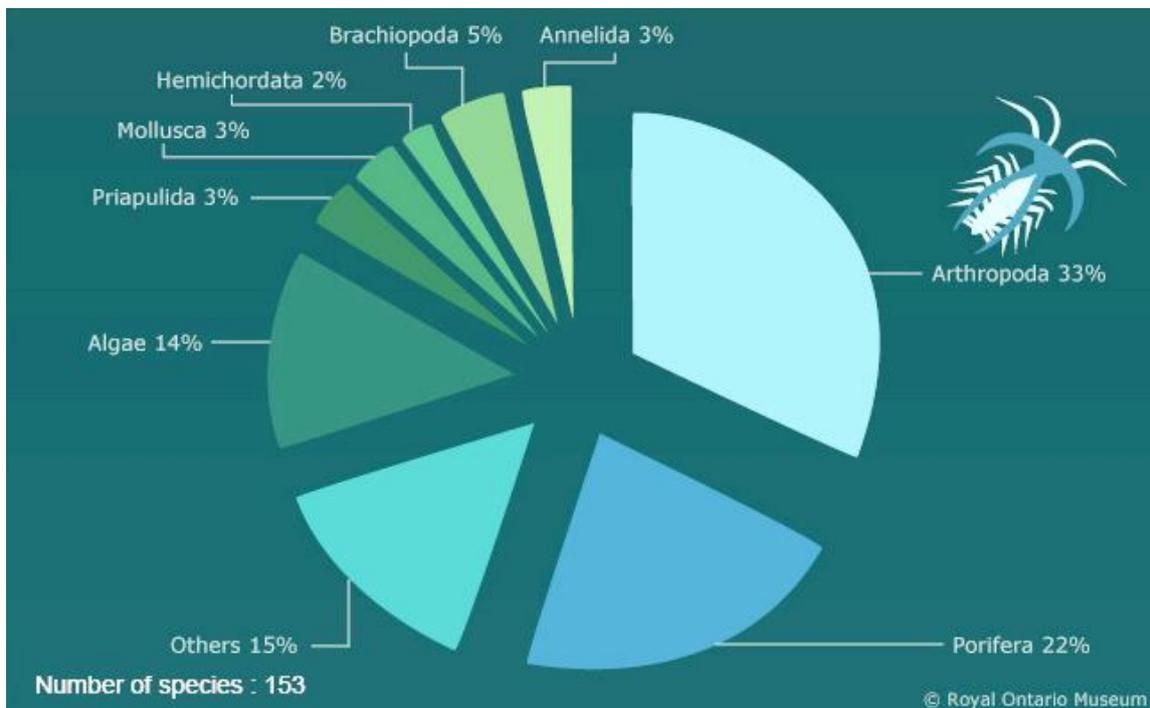


Figure 1. Abondances relatives des différentes espèces présentes dans la carrière Walcott.  
© Royal Ontario Muséum [1].

### Rappels sur les arthropodes

Avant d'entamer ce récit, nous ferons quelques rappels anatomiques et phylogéniques sur les arthropodes. Ceux-ci ont le corps constitué de segments et possèdent un squelette externe.

Quatre grands groupes peuvent être distingués :

- les **uniramés** : insectes, mille-pattes ;
- les **crustacés** : copépodes, ostracodes, décapodes, balanes ;
- les **trilobites** ;

- les **chélicérates** : araignées, acariens, scorpions, limules, euryptérides.

Stephen Jay Gould omet le groupe des myriapodes, ce que nous ferons aussi.

Dans le corps des arthropodes, il est possible de distinguer deux ou trois parties (tableau 1).

Sur chaque segment d'un arthropode, se trouve une paire d'appendices, situés de chaque côté du corps. Chacun d'eux est formé de deux branches ou rameaux : le rameau extérieur et le rameau intérieur (figure 2).

Tableau 1. Organisation de chacun des groupes d'arthropodes.

	<b>insectes</b>	<b>crustacés</b>	<b>trilobites</b>	<b>chéliçérates</b>
<b>tête</b>	tête	céphalothorax	céphalon	prosome
<b>milieu</b>	thorax	thorax	thorax	opisthosome
<b>arrière</b>	abdomen	abdomen dont telson	pygidium	

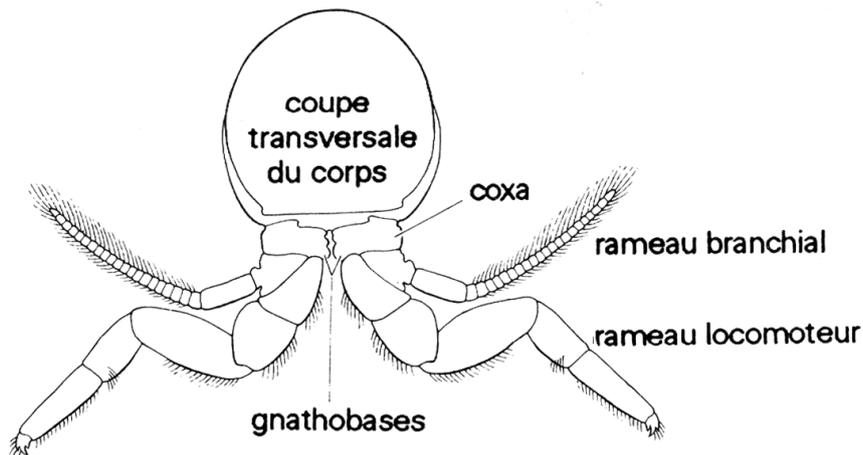


Figure 2. Section d'un segment d'arthropode. In Gould (1989).

Le **rameau extérieur**, également appelé rameau branchial (*gill branch*), porte une branchie permettant de respirer et/ou de nager.

Le **rameau intérieur**, aussi appelé jambe (*leg branch*), est utilisé pour la locomotion et aussi pour faire passer la nourriture vers la bouche. Sous le ventre, entre les jambes, il y a une sorte de rainure permettant de faire transiter la nourriture vers la bouche (*food groove*). Chacun de ces rameaux est constitué de segments. Les plus proches du corps sont qualifiés de proximaux et les plus éloignés de distaux. Le segment le plus proximal, le coxa, est équipé de dents sur son bord touchant la rainure à nourriture, aussi appelé gnathobase. Les dents aident à capturer et à bouger la nourriture.

Les quatre grands groupes d'arthropodes ont chacun leurs particularités.

Les **uniramés** ne possèdent que des appendices uniramés, avec seulement les rameaux jambes. Il n'y a pas de rameau branchial.

Sur le prosome, les **chéliçérates** ont six paires d'appendices uniramés de type « jambe ». La première paire distale, les chéliçères, est analogues à des pinces ; il n'y a pas d'antennes. La deuxième paire correspond à des pédipalpes. Les quatre dernières paires correspondent à des jambes. Sur l'opisthosome, les rameaux sont aussi uniramés, mais ils sont de type branchies.

Les **crustacés** possèdent cinq paires d'appendices sur la tête. Les deux premières paires sont des antennes, uniramées, situées devant la bouche. Les trois dernières paires sont situées derrière la bouche et servent à se nourrir. Sur le tronc, les rameaux sont biramés.

Pour les **trilobites**, les appendices sont uniramés, constitués à partir de rameaux jambes. Une paire pré-orale est spécialisée en antennes. Il existe également trois paires post-orales. Sur le reste du corps, il y a une paire biramée par segment de corps.

La phylogénie des arthropodes n'est pas figée. La figure 3 illustre plusieurs des alternatives proposées.

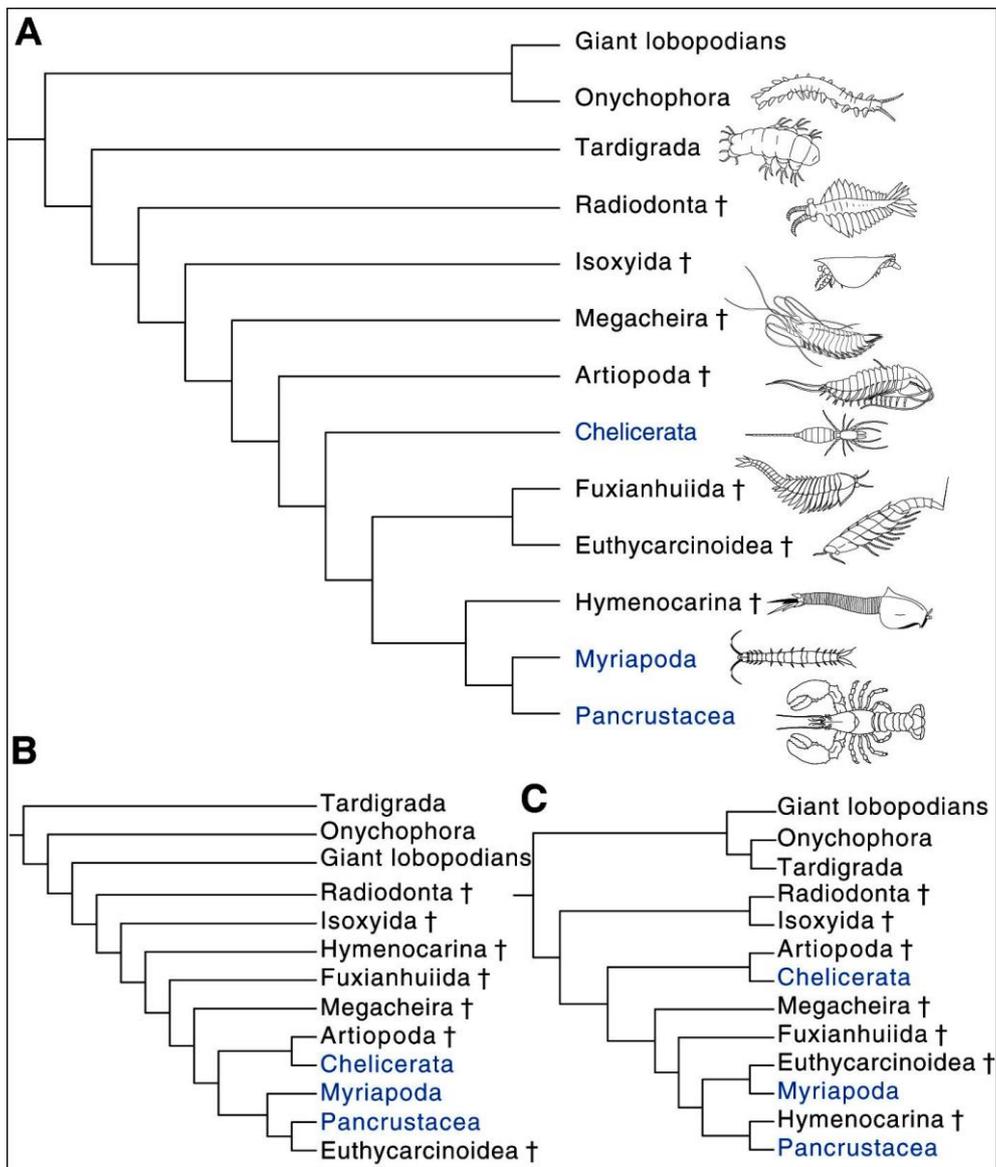


Figure 3. Fossiles et évolution des arthropodes.

A. Selon Aria et Caron, 2017. B. Selon Legg et al., 2013.

C. Selon Vannier et al., 2018. D'après Giribet et Edgecombe, 2019.

### Acte 1 de la transformation 1971-1974

Cette phase est celle de la « re-découverte », de la surprise. Avec Walcott, la faune était classée dans des groupes existant actuellement ou elle était non étudiée et laissée dans un tiroir car supposée inintéressante. Harry Whittington (figure 4), spécialiste des arthropodes, est le grand artisan de cette transformation.



► Figure 4. Harry Whittington (1916-2010).

Source : Nature.

<https://www.nature.com/articles/466706a>.

## Marrella

Whittington pensait passer un à deux ans pour décrire des arthropodes et ne s'attendait pas à des difficultés particulières. Il commença son étude, en 1966, par *Marrella splendens*, une espèce très commune dont plus de 25 000 spécimens ont été recueillis ; Walcott l'avait classé comme trilobite. Whittington l'étudia pendant quatre ans et demi et il trouva que *Marrella splendens* ne correspondait pas à l'anatomie des trilobites. Pour lui, la problématique était un choix entre la classification de Walcott de 1912 qui incluait *Marrella* dans la classe de crustacés et dans la sous-classe des trilobites et la classification de Størmer de 1959 qui le positionnait dans la classe des trilobitoïdes et la sous-classe des marrelomorphes. Whittington prit son temps pour faire l'étude en faisant personnellement la préparation, la dissection et les dessins. Il était très embêté car *Marrella* ne correspondait pas bien avec les caractéristiques des trilobites.

D'abord, la forme globale de *Marrella* ressemble peu à celle des trilobites, généralement de forme large et ovale (figure 5) contrairement à *Marrella* avec ses deux paires d'épines proéminentes, son bouclier de tête et ses segments de moins en moins larges avec un petit « bouton » à l'arrière du corps (figure 6). Mais la forme du corps n'était pas un critère d'appartenance aux trilobites.

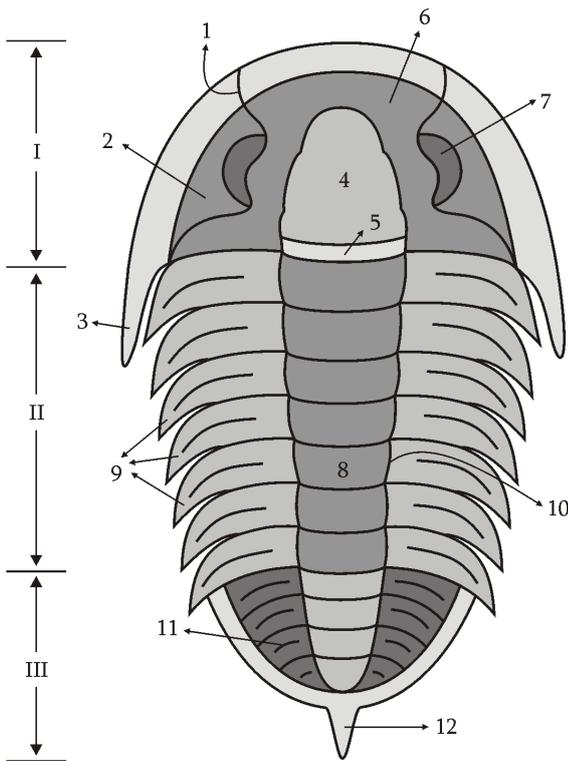


Figure 5. Schéma général d'un trilobite.  
I= céphalon (tête) ; II= thorax ; III= pygidium (queue).  
Source : Wikipédia.

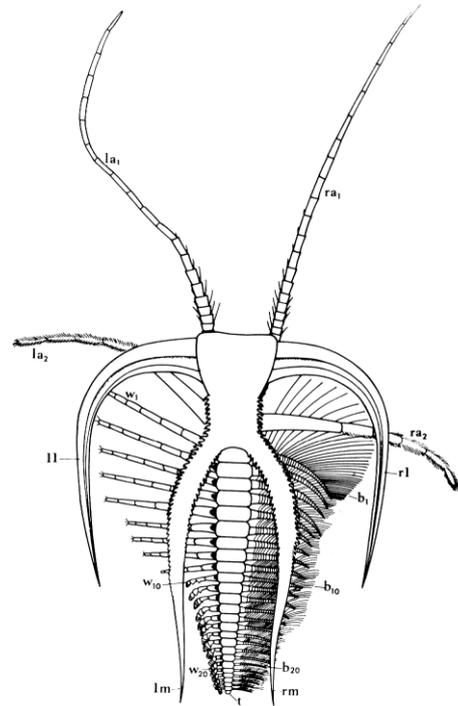


Figure 6. Vue dorsale de *Marrella splendens*.  
In Gould (1989).

Whittington étudia les appendices des segments et découvrit autre chose un peu étrange : les jambes étaient constituées d'une ou deux sections de moins que celles des trilobites classiques. Pour finir l'étude, il fallait examiner les appendices portés par la tête. Or, on ne voyait pas la naissance de ceux-ci masqués par la carapace. C'est ici que le choix de *Marrella* s'avéra judicieux. En effet, comme il y en avait 25 000 spécimens, il était tout à fait possible de « disséquer » un fossile pour aller voir ce qu'il y avait sous la carapace, ce qu'il fit (figure 7).

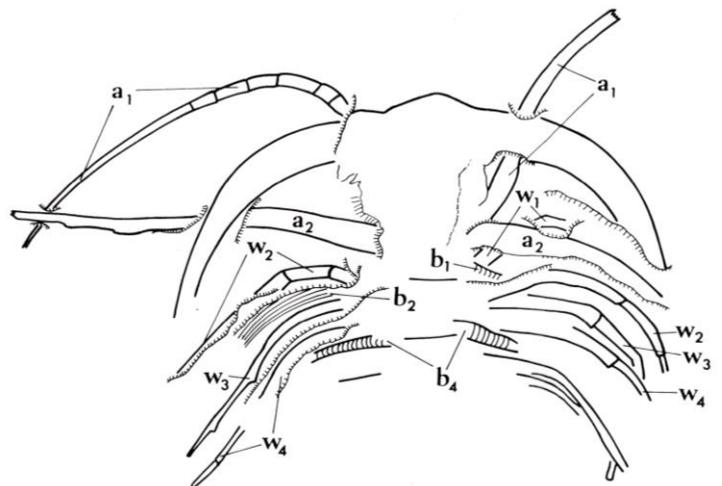


Figure 7. Vue ventrale à la chambre claire de *Marrella splendens*. In Gould (1989).

Aujourd'hui, la conclusion de cette étude eut été simple ; il s'agissait d'un nouveau groupe d'arthropodes. En 1971, Whittington opta pour une classification de trilobitoïde. C'est seulement plus tard que l'espèce fut replacée dans un groupe souche des arthropodes. Nous ajouterons que *Marrella splendens* est plutôt petit, avec une longueur maximum de 25 mm (figure 8) ; il est nectobenthique et dépositivore.

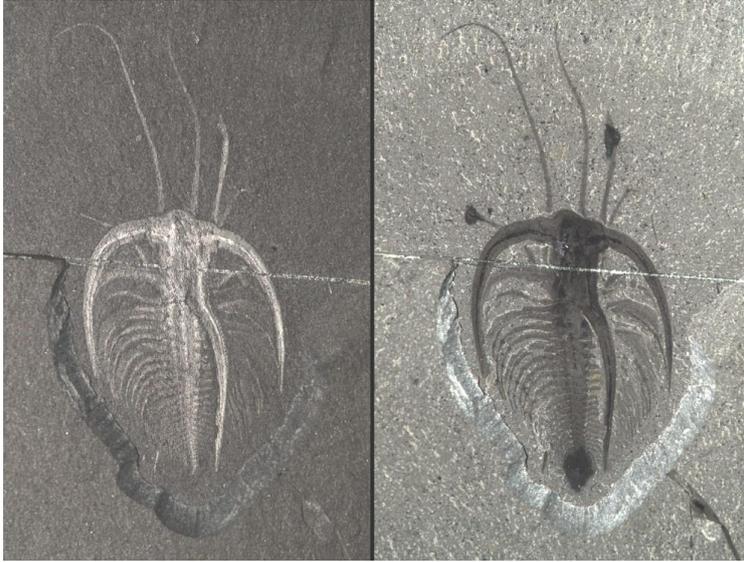


Figure 8. *Marrella splendens*.  
Longueur du spécimen : 20 mm.

© Musée royal de l'Ontario. Photo : J.-B. Caron.

### *Yohioa*

Whittington avait décidé d'étudier les arthropodes de Burgess en commençant par les plus abondants. Certains des genres qui venaient tout de suite après *Marrella*, en termes d'abondance, étant étudiés par des collègues, il s'intéressa alors à *Yohioa* dont 400 spécimens étaient connus (700 maintenant).

Pour Walcott, *Yohioa* était un branchiopode et, pour Størmer, un genre indéfini, apparenté aux trilobitoïdes ; mais, en vérité, il ne correspondait à aucun des groupes connus. Un des problèmes rencontrés était que *Yohioa* n'était pas très bien préservé. Néanmoins, Whittington établit que la tête portait probablement trois paires d'appendices de type jambe, mais aussi une paire d'appendice de type « pince » avec quatre épines au bout, quelque chose de tout à fait unique qu'il désigna sous le nom de « grand appendice » (marqué **rga** et **lga** sur la figure 9). Les dix premiers segments derrière la tête sont aussi particuliers, avec des appendices lobés couverts de soies. Les onzième à treizième segments ne portent pas d'appendice et le quatorzième et dernier forme une queue pointue (ou telson). Whittington émit l'hypothèse que *Yohioa*

*tenuis* utilisait ses appendices lobés pour nager, respirer et transporter des particules de nourriture et que le grand appendice servait à capturer et maintenir la proie. Tout cela faisait de *Yohioa* une créature très spécialisée.

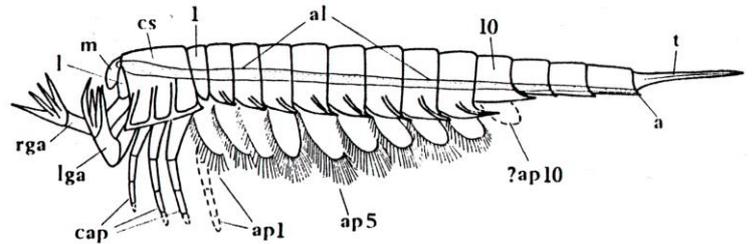


Figure 9. Reconstruction de *Yohioa* par Whittington.  
In Gould (1989).

En 1975, Whittington se résolut à placer *Yohioa* dans les trilobitoïdes, mais il écrivit « je me demande si *Yohioa* devrait être placé dans les trilobitoïdes ».

### Acte 2 « Hommage à *Opabinia* » 1975

Dans cette phase, eut lieu la confirmation des premiers résultats de Whittington. Dans un contexte où certaines espèces étaient difficiles à classer dans nos classifications actuelles, Whittington se lança dans l'étude d'*Opabinia*. Cette fois, il ne s'agissait pas d'une espèce abondante avec seulement dix spécimens en bon état connus (depuis 40 spécimens ont été répertoriés). *Opabinia* malgré son allure si particulière avec son étrange trompe (figure 10) était identifié comme un arthropode.

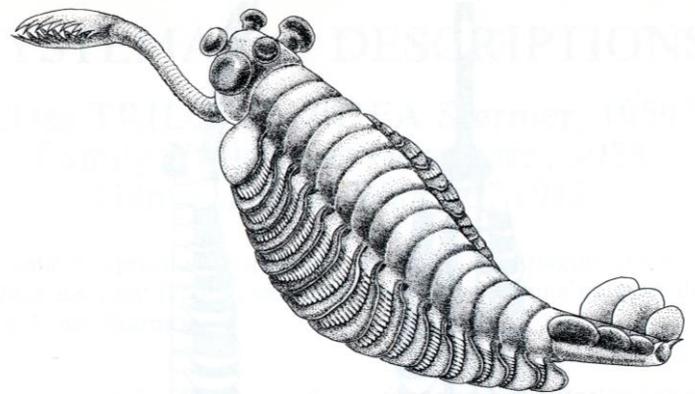


Figure 10. Dessin d'*Opabinia* par Marianne Collins.  
In Gould, 1989.

Mais personne n'avait trouvé d'appendices sur la tête. Whittington, doté de la technique appropriée, disséqua donc la tête pour trouver sous la carapace les

appendices manquants et ce fut la surprise car il n’existait pas d’appendices sous la carapace. *Opabinia* n’était donc pas un arthropode. Whittington en établit donc la reconstruction (figure 11).

*Opabinia* possède une symétrie bilatérale. Il est doté de cinq yeux (deux paires et un au milieu). Sa trompe frontale est attachée en bas de sa tête et son extrémité est divisée longitudinalement en deux moitiés avec de longues épines pointant vers l’intérieur et l’avant ; enfin, elle est flexible et assez longue pour atteindre la bouche. L’intestin s’étend tout le long du corps et, au niveau de la tête, il tourne brusquement pour aboutir à une bouche dirigée vers l’arrière. Les 15 segments du tronc portent chacun une paire de lobes latéraux qui se recouvrent et sont dirigés vers le bas et l’extérieur. Chaque lobe porte dorsalement une branchie en forme de rame, avec de fines lamelles se chevauchant. Enfin le corps se termine par une queue formée par trois paires de lames lobées dirigées vers le haut et l’extérieur.

Whittington ne classa pas *Opabinia*. Il écrivit : « *Opabinia regalis* n’est pas considéré comme un arthropode trilobitomorpe, ni comme un annélide » et encore « les schistes de Burgess contiennent d’autres animaux segmentés, non décrits, d’affinités incertaines », jetant ainsi les bases d’une nouvelle vision de cette faune si diversifiée et qui ne rentrait pas dans les cases prédéfinies (Whittington, 1975).

Depuis, *Opabinia* a été classé parmi les opabiniidés (figure 12) (Pates et al., 2021).

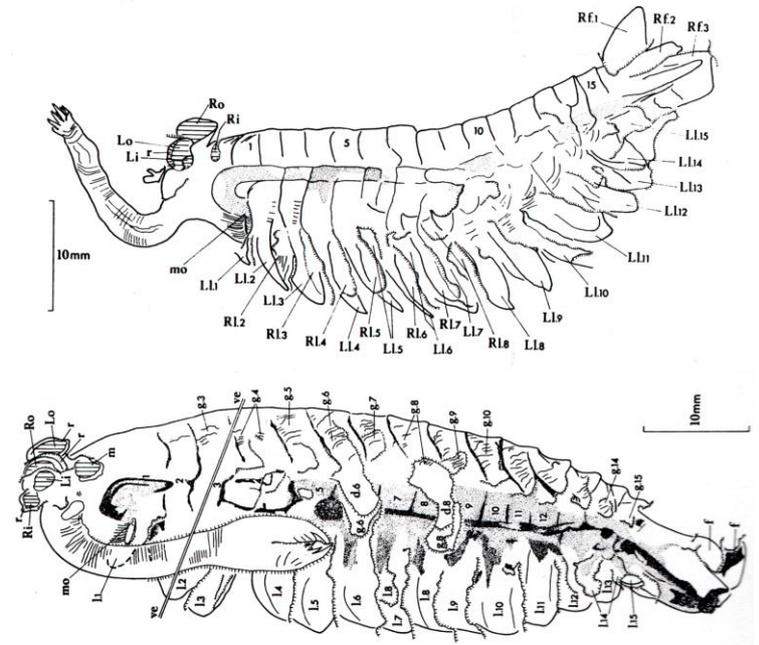


Figure 11. Dessin d’*Opabinia*, vue latérale et vue de dessus. In Gould (1989).

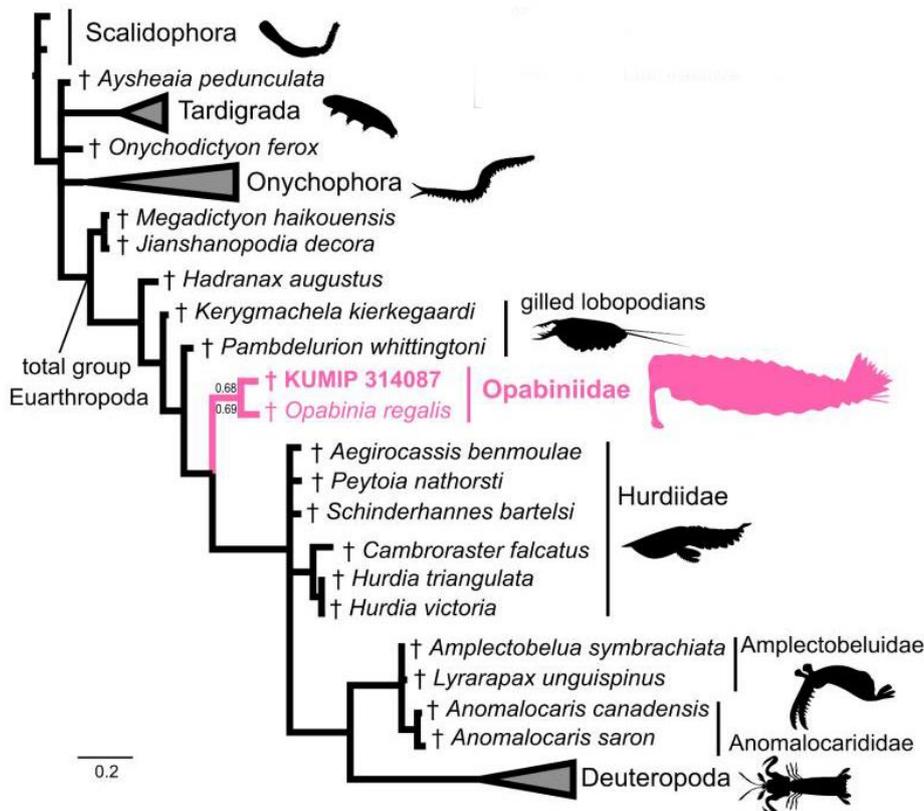


Figure 12. Relations phylogénétiques des opabiniidés avec les euarthropodes. D’après Pates et al., 2021.

### Acte 3. Le travail en équipe 1975-1978

Cette phase est celle où l'exception va devenir la règle. Après le travail en précurseur de Whittington, vint le temps du travail en équipes. Un groupe s'attaqua aux arthropodes avec des carapaces bivalves, un autre aux mérostomes et un autre aux crustacés à simple carapace. En outre, Whittington recruta deux étudiants : Derek Briggs fut chargé d'étudier les arthropodes bivalves et Simon Conway-Morris les « vers » de Walcott.

Avant d'étudier les « vers », Conway-Morris entreprit l'étude de cinq fossiles rares, des curiosités sur lesquelles il rédigea de courtes monographies. Il étudia ainsi *Nectocaris*, *Odontogriphus*, *Amiskwia*, *Dinomischus* et *Hallucigenia*. Nous ne décrivons pas ici tous ces animaux mais seulement deux d'entre eux.

#### *Dinomischus*

*Dinomischus* semble tout droit sorti d'une dystopie, jolie fleur dotée d'une bouche (figure 13).

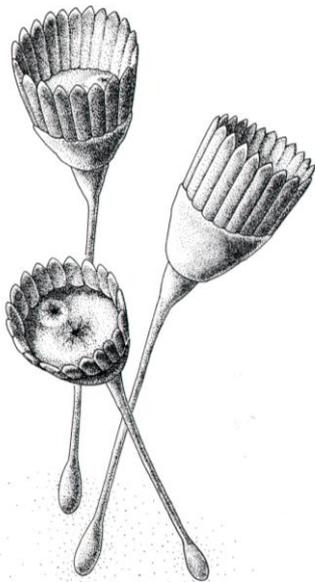


Figure 13. Dessin de *Dinomischus* par Marianne Collins. In Gould (1989).

Walcott avait découvert ce fossile, mais ne l'avait pas décrit. La description que va faire Conway-Morris est basée sur seulement trois spécimens. D'une taille maximale observée de 28 mm, *Dinomischus* est une créature sessile à symétrie radiale, susceptible de recevoir la nourriture d'où qu'elle vienne.

Le calice, attaché à une longue tige terminée à sa base par un crampon bulbeux, est bordé de 20 lames allongées, appelées bractées. La surface du calice com-

porte deux ouvertures : la bouche et l'anus (marquées **M** et **An** sur la figure 14). Un boyau, avec un estomac élargi à la base, court entre les deux ouvertures à travers l'intérieur du calice. Les filaments rayonnants de l'estomac à la surface interne du calice pourraient être des bandes musculaires. *Dinomischus* était suspensivore ; il utilisait vraisemblablement ses bractées pour capter la nourriture et la porter à la bouche.

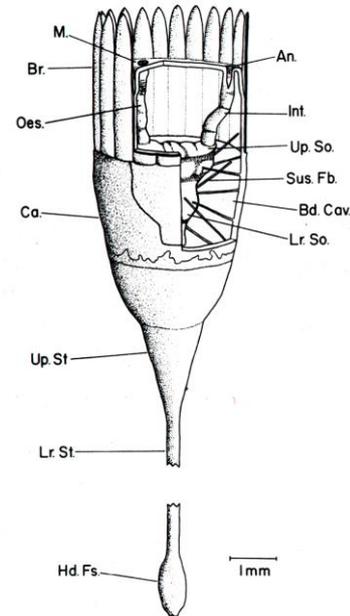


Figure 14. Reconstruction de *Dinomischus* par Conway-Morris (1977a). In Gould (1989).

*Dinomischus* a été décrit par Conway-Morris comme apparenté aux entoproctes, mais sa position phylogénétique reste incertaine.

#### *Hallucigenia*

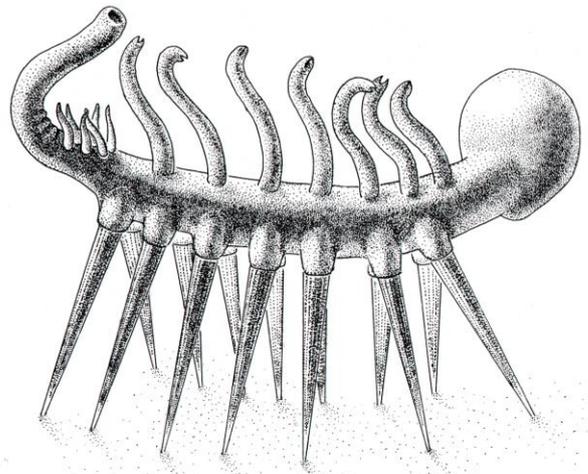


Figure 15. Dessin de *Hallucigenia* par Marianne Collins. In Gould (1989).

*Hallucigenia* a été ainsi nommé en raison de son apparence. Il avait été décrit comme un ver. Mais comment décrire un animal dont on ne savait même pas avec certitude où était l'avant et l'arrière, ni où était la tête ? L'animal, à symétrie bilatérale, fut décrit de la façon suivante : il possède un tronc dont émergent vers le bas sept paires d'épines. Sur le dos, sept tentacules avec des sortes de petites pinces au bout et, en arrière, encore six petites tentacules groupées (figure 15).

Une autre hypothèse fut que *Hallucigenia* n'était pas un animal complet mais seulement un appendice.

Ceci posait des problèmes. Comment se déplaçait *Hallucigenia* ? Conway-Morris (1977b) proposa qu'il contractait ses muscles pour avancer alternativement ses épines. Il se déplaçait donc lentement et restait probablement sur place la plupart du temps. Pour se nourrir, il disposait de tentacules mais celles-ci étaient bien trop courtes pour déposer la nourriture dans la bouche. D'ailleurs, où était la bouche ? Il envisagea que la nourriture soit déposée directement dans l'intestin ouvert sur le dos.

Depuis, des travaux ont permis de déterminer la position de la tête de *Hallucigenia* (figure 16). Il a également été découvert que les épines n'étaient pas sous le ventre mais sur le dos (figure 17). Il n'y avait pas sept tentacules, mais sept paires de membres, seulement la moitié était préservée.

Il a souvent été découvert avec des restes organiques ou des éponges, ce qui laisse penser qu'il était carnivore.

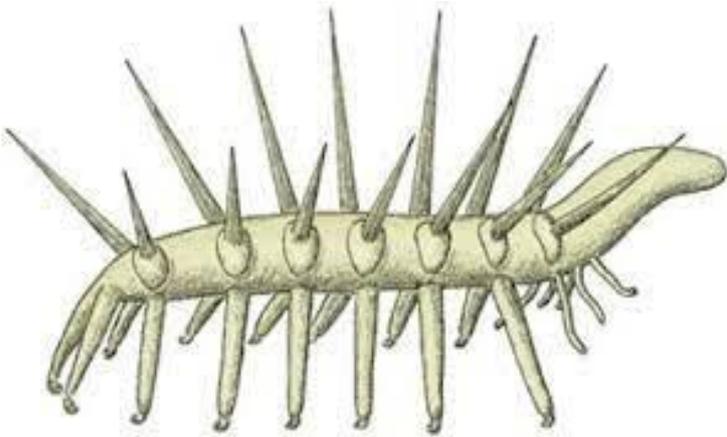


Figure 16. Dessin de *Hallucigenia*.  
In Harold L. Levin et al., 2006.

*Hallucigenia* a été classé dans l'embranchement des onychophores, mais sa position exacte n'est pas tranchée [2] et [3].



Figure 17. *Hallucigenia* au Jardin des Plantes, lors de l'exposition « L'Évolution en voie d'illumination », fin 2021 - début 2022. Photo C. Auclair.

### ***Branchiocaris***

Derek Briggs était, pour sa part, chargé des arthropodes bivalves. Il fit et décrivit deux découvertes intéressantes. Tout d'abord *Branchiocaris* : c'était un crustacé. Briggs s'attendait donc à trouver cinq paires d'appendices sur la tête (deux pré-orales sur le dessus ou sur le côté de la tête et trois post-orales sur le côté ventral). Il trouva bien les deux paires pré-orales, mais il ne trouva aucune paire post-orale. La bouche était seule. Ainsi le groupe des arthropodes bivalves qui semblait le plus cohérent cachait des disparités inattendues.

### ***Canadaspis***

*Canadaspis* est un animal très commun à Burgess. Il a une tête portant cinq paires d'appendices (deux pré-orales et trois post-orales), un thorax de huit segments et un abdomen de sept segments, plus le telson (figure 18). C'était bien un crustacé. Enfin, Briggs pouvait inscrire un animal dans un groupe moderne qui avait survécu.

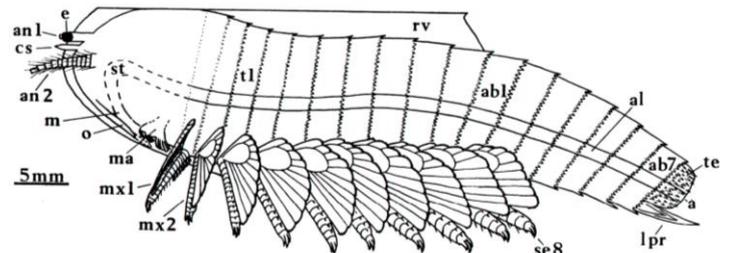


Figure 18. Reconstruction de *Canadaspis* par Briggs, 1978.  
In Gould (1989).

Mais depuis l'étude de Briggs, la classification de *Canadaspis* est moins claire et d'autres alternatives ont été présentées comme celle d'Edgecombe, dans laquelle *Canadaspis* est un euarthropode formant un clade avec d'autres arthropodes bivalves tels que *Perspicularis* [4] et [5]. On retiendra que *Canadaspis* appartient à un clade non classé du groupe souche des arthropodes.

#### Acte 4. *Naraoia* et *Aysheaia* 1977-1978

Avec l'acte 4 vint la complétion de la nouvelle vision de l'histoire et c'est avec un trilobite, la spécialité de Whittington, que se mit en place la dernière pièce.

##### *Naraoia*

*Naraoia*, décrit comme un crustacé branchiopode par Walcott, avait une carapace avec de grandes valves qui couvrait toutes les parties souples du corps, ne laissant voir que les extrémités distales des appendices. Or, ce sont les extrémités proximales qui sont importantes pour l'identification. Whittington (1977) résolut cette problématique en réalisant qu'il pouvait disséquer à travers la carapace. Ceci lui permit de découvrir que les appendices de la tête étaient bien caractéristiques de trilobites. En revanche, il ne trouva pas de thorax. Il plaça donc *Naraoia* dans un nouvel ordre des trilobites. Mais, aujourd'hui, sa position dans les arthropodes reste incertaine.

La classification de *Naraoia* montre que la disparité anatomique est présente à tous les niveaux. Elle s'applique au plus haut niveau des phyla (comme le démontra Conway-Morris avec *Nectocaris* (phylum incertain) et *Odontogriphus* (phylum éteint), au niveau des groupes d'un phylum (par exemple avec *Yohoia*, arthropode mais de position indéterminée dans ce phylum) et aussi à l'intérieur des groupes comme vu avec *Naraoia*.

##### *Aysheaia*

Après cela, la monographie de Whittington de 1978 sur *Aysheaia* (figure 19) marque un tournant, avec une préférence donnée à l'unicité taxonomique par rapport aux taxons existants. En effet, avec les mêmes données qui avaient permis à Hutchison de classer *Aysheaia* comme un onychophore, Whittington opta pour une classification comme un genre indépendant.

► Figure 20. Reconstruction de *Wiwaxia corrugata* par Marianne Collins.  
© Musée royal de l'Ontario.

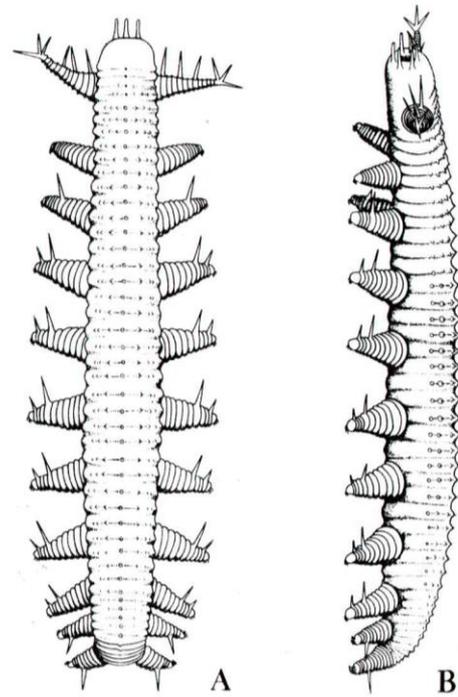


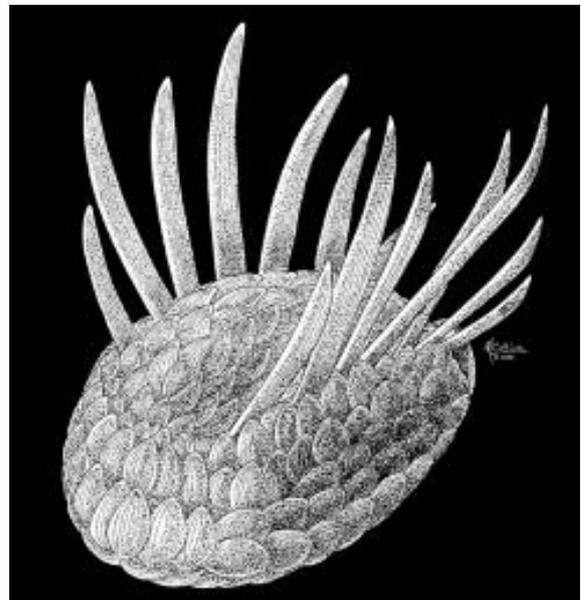
Figure 19. Reconstruction de *Aysheaia* par Whittington, 1978. In Gould (1989).

#### Acte 5. 1979 - Présent

Le dernier acte continue jusqu'à nos jours. C'est l'âge de la maturité. Ainsi de nombreuses études ont été ou sont encore menées et des espèces sont étudiées ou réétudiées. Nous ne les listerons pas toutes ici. Nous nous intéresserons à deux d'entre elles.

##### *Wiwaxia corrugata*

*Wiwaxia corrugata* pourrait être décrite comme une élégante limace à écailles et à épines (figure 20).



Elle avait été découverte par Matthew dès l'année 1899 et classifiée comme un annélide. C'est en 1985 que Conway-Morris reprend son étude, étude qui n'est pas aisée car même si le nombre de spécimens est important, ils sont tous en assez mauvais état. Les sclérites (écailles) peuvent être observés mais sont généralement très éparpillés. Néanmoins l'observation de spécimens en meilleur état de conservation va permettre de déterminer l'apparence de ces animaux. Les écailles se chevauchent sur le dos ; sur les côtés, on observe des écailles orientées vers l'arrière ou vers le haut et deux rangées d'épines sur le dos lui permettent peut-être de dissuader des prédateurs. Par ailleurs, un fossile en train de faire sa mue et l'observation de jeunes sans épines (ou avec moins d'épines) ont permis de déterminer que cet animal avait probablement une apparence un peu différente en tant que jeune et en tant qu'adulte.

Un brachiopode trouvé collé à un sclérite est une indication d'un animal qui vivait à la surface du sol et non dans le sol. Cet animal épibenthique et mobile avait des mâchoires en forme de râteau et était herbivore.

Il s'agit d'un mollusque et il a été classé, en 2007, par Conway-Morris et Caron, dans les halwaxiidés comme les genres d'halkiériidés *Orthrozanclus* et *Odontogriphus*.

### *Anomalocaris canadensis*

La découverte d'*Anomalocaris canadensis* est une longue histoire qui commence, en 1886, dans le banc à trilobites d'*Ogygopsis*. À l'époque, il est identifié comme le corps d'une crevette sans tête (*Anomalocaris* = étrange crevette).

D'autres structures découvertes par Walcott jouent un rôle dans cette histoire. D'abord, il y a un appendice - que Briggs nomma, plus tard, « appendice F » (F pour *feeding*) - et que Walcott associa à une tête de *Sidneya*, à son avis le seul animal suffisamment gros pour avoir un tel appendice. Ensuite, il y a *Laggania* que Walcott identifia comme un concombre de mer (holothurie) sur la base d'un seul spécimen en mauvais état. Enfin, il y a *Peytoia*, que Walcott identifia comme une méduse avec un trou au milieu et sans observation de tentacules, qui complète le tableau initial.

En 1978, Conway-Morris s'intéressa à *Laggania* qu'il identifia comme une éponge et qu'il associa à *Peytoia*, et il envisagea, brièvement, que les deux formaient un seul animal.

En 1979, Briggs publia une reconstitution provocatrice d'*Anomalocaris*. Pour lui, le fameux appendice F

et *Anomalocaris* étaient des appendices appartenant au même animal : le premier servant à se nourrir et le second une jambe appartenant à un arthropode très grand de plus de 90 cm, mais il n'était pas complètement convaincu de la justesse de cette reconstitution.

En 1981, Whittington décida de dégager un fossile un peu étrange qui avait été découvert des années auparavant dans la carrière Raymond. Il découvrit un spécimen d'*Anomalocaris* apparemment attaché sur le corps du fossile. Peu de temps après, Whittington et Briggs étudièrent d'autres spécimens où ils trouvèrent systématiquement le corps de *Laggania* avec *Peytoia* au-dessus. En dégageant un de ces spécimens, ils trouvèrent l'appendice F. Ils découvrirent :

- que *Laggania* était une partie du corps, écrasée et déformée ;
- que *Peytoia* n'était pas une méduse mais une bouche ;
- que l'appendice F était bien un appendice servant à se nourrir pour une espèce d'*Anomalocaris* (*Anomalocaris nathorsti*, depuis rebaptisée *Laggania cambria*) ;
- et que le fossile nommé à l'origine *Anomalocaris* était la paire d'appendices pour se nourrir d'une autre espèce d'*Anomalocaris* (*Anomalocaris canadensis*).

En 1985, Whittington et Briggs publièrent leur monographie sur *Anomalocaris*.

*Anomalocaris* est un arthropode et un anomalocaride. Les appendices pour se nourrir sont attachées sur la face ventrale et en avant ; ils peuvent apporter de la nourriture jusque dans la bouche bordée d'au moins une rangée de dents et qui reste probablement toujours ouverte (figure 21). *Anomalocaris* est nectobenthique ou nectonique et carnivore. Il était grand, le plus grand spécimen trouvé mesure 25 cm, mais des fragments isolés laissent à penser qu'il pourrait mesurer jusqu'à un mètre, faisant de lui le plus grand des animaux du Cambrien.

Pour Stephen Jay Gould, cette période du Cambrien était une période d'expérimentation avec un grand nombre de plans d'organisation pour les animaux dont beaucoup ont disparu par la suite. Depuis, des études ont montré que même si seuls certains de ces plans ont perduré jusque maintenant, le nombre de plans d'organisation actuels est aussi très important. Quant aux animaux inclassables, beaucoup ont pu être classés grâce à la découverte de nouveaux spécimens, aux progrès de la technique ou encore au classement fait par informatique, en utilisant des méthodes d'analyse de parcimonie, l'application des notions de groupe souche et de groupe couronne.

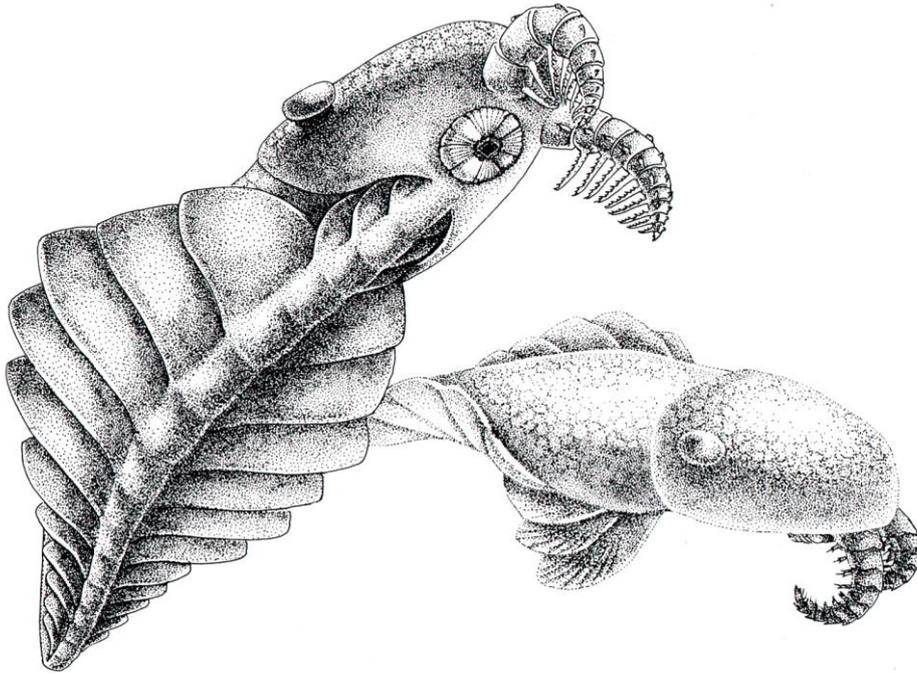


Figure 21. *Anomalocaris nathorsti* (en haut) et *Anomalocaris canadensis* (en bas) dessinés par Marianne Collins. In Gould (1989).

## Conclusion

Après ce voyage numérique dans les schistes et la faune de Burgess, si vous voulez en savoir plus, vous pouvez visiter le musée virtuel de Burgess sur le site du Musée royal de l'Ontario (ROM = Royal Ontario Museum) (tableau 2) ; 135 fossiles y sont présentés en français. Sur le site même du ROM, plus de 60 000 objets des collections sont accessibles en ligne.

Pour aller encore plus loin, vous pouvez visiter la galerie Willner Madge de l'aube de la vie du ROM, à Toronto.

Enfin, vous pouvez aussi vous joindre à des excursions organisées dans les parcs de Yoho et Kooteney où vous pourrez voir sur place les fossiles et même les toucher.

Les schistes de Burgess sont reconnus comme site du patrimoine mondial de l'UNESCO. Ils font maintenant partie du site du patrimoine mondial des parcs des montagnes Rocheuses canadiennes.

## Bibliographie

Briggs D.E.G., 1978. The morphology, mode of life, and affinities of *Canadaspis perfecta* (Crustacea: Phyllocarida), Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 281, p. 439-487.  
Conway Morris S., 1977a. A new entoproct-like organism from the Burgess Shale of British Columbia. *Paleontology*, 20, p. 833-845.

Conway Morris S., 1977b. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale, British Columbia. *Paleontology*, 20, p. 623-640.

Conway Morris S., 1985. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia corrugata* (Matthew) from the Burgess Shale and *Ogygopsis* Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 307, p. 507-582.

Conway Morris S. et Caron J.-B., 2007. Halwaxiids and the early evolution of the Lophotrochozoans. *Science*, 315(5816), p. 1255-1258.

Giribet G. et Edgecombe G.D., 2019. The phylogeny and evolutionary history of arthropods. *Current Biology*, 29, 12, p. R592-R602.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982219304865>.

Gould S.J., 1989. *Wonderful life – the Burgess Shale and the nature of history*. Norton, 352 pages.

Gould S.J., 1991. *La vie est belle. Les surprises de l'évolution*. Seuil, 242 pages. [Traduction française de l'ouvrage ci-dessus, consultable à la bibliothèque de la SAGA.]

Levin H.L., Flahive R. et Melhorn A., 2006. *The Earth through Time*. Ed. John Wiley & Sons, Inc, 8<sup>e</sup> édition, 616 pages.

Pates S., Wolfe J.M., Lerosey-Aubril R., Daley A.C. et Ortega-Hernández J., 2022. New opabiniid diversifies the weirdest wonders of the euarthropod lower stem group. *Proceedings of the Royal Society B*, 289, 11 pages.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2093>.

Størmer L., 1959. Trilobitoidea. In R.C. Moore (ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part O, Arthropoda I, p. 23-37.

Walcott C.D., 1912. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata. *Cambrian Geology and Paleontology*, II. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 57, p. 145-228.

Whittington H.B., 1971. Redescription of *Marrella splendens* (Trilobitoidea) from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 209, p. 1-24.

Whittington H.B., 1974. *Yohoia* Walcott and *Plenocaris* n. gen., arthropods from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 231, p. 1-21.

Whittington H.B., 1975. The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 271, p. 1-43.

Whittington H.B., 1977. The Middle Cambrian trilobite *Naraoia*, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 280, p. 409-443.

Whittington H.B., 1978. The lobopod animal *Aysheaia pedunculata* Walcott, Middle Cambrian, Burgess

Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 284, p. 165-197.

Whittington H.B. et Briggs D.E.G., 1985. The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 309, p. 569-609.

**Sites Internet**

[1] La page « Communauté de la carrière Walcott » sur le site du Musée royal de l'Ontario : <https://burgess-shale.rom.on.ca/fr/science/les-schistes-de-burgess/les-fossiles/la-communaute-de-la-carriere-walcott/>.

[2] La page *Hallucigenia* dans Wikipédia : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Hallucigenia>.

[3] La page *Hallucignia sparsa* sur le site du Musée royal de l'Ontario : <https://burgess-shale.rom.on.ca/fr/fossiles/hallucigenia-sparsa/>.

[4] La page *Canadaspis* dans Wikipédia (*en anglais*) : <https://en.wikipedia.org/wiki/Canadaspis>.

[5] La page *Canadaspis* sur le site du Musée royal de l'Ontario : <https://burgess-shale.rom.on.ca/fossils/canadaspis-perfecta/>.

Tableau 2. Différentes façons de découvrir les schistes de Burgess.

<b>Musée virtuel de Burgess du ROM</b>		<a href="https://burgess-shale.rom.on.ca/fr/">https://burgess-shale.rom.on.ca/fr/</a>
<b>Musée royal de l'Ontario (ROM)</b>	100, Queen's Park Toronto (Ontario)	- <a href="https://www.rom.on.ca/fr/expositions-et-galleries/galleries">https://www.rom.on.ca/fr/expositions-et-galleries/galleries</a> - <a href="https://www.rom.on.ca/fr/expositions-et-galleries/galleries/galerie-willner-madge-de-laube-de-la-vie">https://www.rom.on.ca/fr/expositions-et-galleries/galleries/galerie-willner-madge-de-laube-de-la-vie</a>
<b>Carrière Walcott dans le parc Yoho</b>	à 5 km à l'est de Field (Colombie-Britannique)	<a href="https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/walcott">https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/walcott</a>
<b>Gisements près du glacier Stanley dans le parc Kootenay</b>	15 km au sud de l'échangeur Castle Junction, le long de la route 93 Sud, dans le parc national Kootenay	<a href="https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/stanley">https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/stanley</a>
<b>Gisements de trilobites de Mount Stephen</b>	Field, en Colombie-Britannique	<a href="https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/stephen">https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/bc/yoho/activ/burgess/stephen</a>

## LA RÉINTERPRÉTATION DE LA FAUNE DE BURGESS



*Reconstitution de la vie marine au Cambrien moyen à partir de fossiles trouvés dans les schistes de Burgess. On reconnaît, en particulier, Anomalocaris et plusieurs Marrella, deux organismes emblématiques du site.*

*Dessin Marianne Collins. © Musée royal de l'Ontario.*

*<https://www.rom.on.ca/en/exhibitions-galleries/galleries/willner-madge-gallery-dawn-of-life>.*

**Saga** PARIS

**Société Amicale des Géologues Amateurs**

Muséum national d'Histoire naturelle

61 rue Buffon. 75005 Paris

Adresse postale : 43 rue Buffon. CP 48. 75005 Paris