

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Herausgeber:</b>	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Band:</b>	82 (1992-1993)
<b>Heft:</b>	4
<b>Artikel:</b>	Simplification géométriques liées au stress écologique chez certains protistes
<b>Autor:</b>	Guex, Jean
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-280185">https://doi.org/10.5169/seals-280185</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Simplifications géométriques liées au stress écologique chez certains protistes

par

Jean GUEX<sup>1</sup>



*Abstract.*-GUEX J., 1993. Geometrical simplifications generated by ecological stress in some protists. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.4: 357-368.

The evolution of Silicoflagellates (Chrysophytes) is characterized by two main trends:

1.-progressive complexification of the skeleton and

2.-elongation of the skeleton with development of a bilateral symmetry and concomitant simplification of some skeletal elements (loss of the lateral radial spines).

Silicoflagellates are extremely sensitive to environmental instabilities. During phases of ecological stress, the skeleton frequently shows drastic geometrical simplifications (loss of the basal ring or of the apical system), and a loss of the symmetry.

The evolution of this group corroborates some hypotheses proposed in a recent paper devoted to the reversal of some evolutionary trends induced by ecological stress (GUEX 1992). A similar case of evolutionary reversal observed in radiolarians is briefly discussed.

*Résumé.*-GUEX J., 1993. Simplifications géométriques liées au stress écologique chez certains protistes. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.4: 357-368.

L'évolution des silicoflagellidés (Chrysophytes) est caractérisée par deux tendances principales:

1.-complexification progressive de la géométrie du squelette et

2.-allongement du squelette avec développement d'une symétrie bilatérale et simplification concomitante de certains éléments squelettaux (perte des cornes radiales latérales).

<sup>1</sup>Institut de Géologie, Université de Lausanne, BFSH-2, CH-1015 Lausanne

Ce groupe s'avère extrêmement sensible aux instabilités environnementales. Lors des phases de stress écologique, le squelette montre fréquemment des simplifications géométriques assez drastiques (perte de l'anneau basal ou de l'appareil apical), ainsi qu'une perte de la symétrie.

L'évolution des silicoflagellidés corrobore certaines hypothèses que nous avons avancées dans une note récente consacrée au renversement de certaines tendances évolutives sous l'effet du stress écologique (GUEX 1992). Un cas d'évolution comparable chez les radiolaires est également discuté.

## INTRODUCTION

La présente note fait suite à un travail récent (GUEX 1992) dans lequel nous avons étudié les relations entre les inversions brutales de tendances évolutives observées chez certaines ammonites (apparition de groupes ataviques) et les augmentations du stress écologique (régressions marines, épisodes anoxiques, changements climatiques etc.). Outre les ammonites, les cas analysés dans cette étude concernaient également certains groupes de brachiopodes et de foraminifères benthiques et planctoniques.

Nous présentons ici deux nouveaux exemples qui tendent à corroborer les principales hypothèses avancées dans le travail sus-mentionné. Ces exemples concernent l'évolution des silicoflagellidés (Chrysophytes) et celle de certains radiolaires.

Les silicoflagellidés sont réputés pour leur très grande variabilité (FRENGUELLI 1935, DEFLANDRE 1932, 1950, VAN VALKENBURG et NORRIS 1970) et pour leur sensibilité aux variations de température et de salinité (DUMITRICA 1972, MC CARTNEY et WISE 1990). Le problème qui nous intéresse particulièrement ici est celui des relations entre les tendances évolutives majeures observées dans ce groupe et les simplifications géométriques des squelettes observées lors d'épisodes écologiques défavorables.

## EVOLUTION DES SILICOFLAGELLIDÉS

Malgré certaines incertitudes (voir remarque 1 ci-dessous), les spécialistes s'accordent aujourd'hui à penser que les plus anciens représentants des silicoflagellidés apparaissent au Crétacé inférieur (MC CARTNEY *et al.* 1990, voir également LING 1972, BUKRY 1981 et PERCH-NIELSEN 1985).

Les résultats récents sur la distribution stratigraphique de ce groupe permettent de se faire une idée assez précise des grandes lignes des transformations morphologiques qui caractérisent son évolution à partir du Crétacé.

Une synthèse simplifiée de la phylogénèse des principaux genres de silicoflagellidés est illustrée dans la figure 1. Seuls les groupes directement utiles à notre discussion y sont représentés. Ce tableau est essentiellement basé sur les interprétations (souvent contradictoires: voir remarques 2 et 3) de DEFLANDRE (1950), DUMITRICA (1967, 1972, 1978), JERKOVIC (1963, 1965), LIPPS (1970) et MC CARTNEY *et al.* (1990). Les principaux termes morphologiques utilisés pour décrire les squelettes de silicoflagellidés sont donnés dans la figure 2.

MC CARTNEY *et al.* (1990) ont montré que les silicoflagellidés du Crétacé inférieur étaient représentés par trois groupes distincts: *Vallacerta*, *Lyramula* et un groupe primitif, anciennement assigné au genre «*Cornua*» («C». *aculei-*

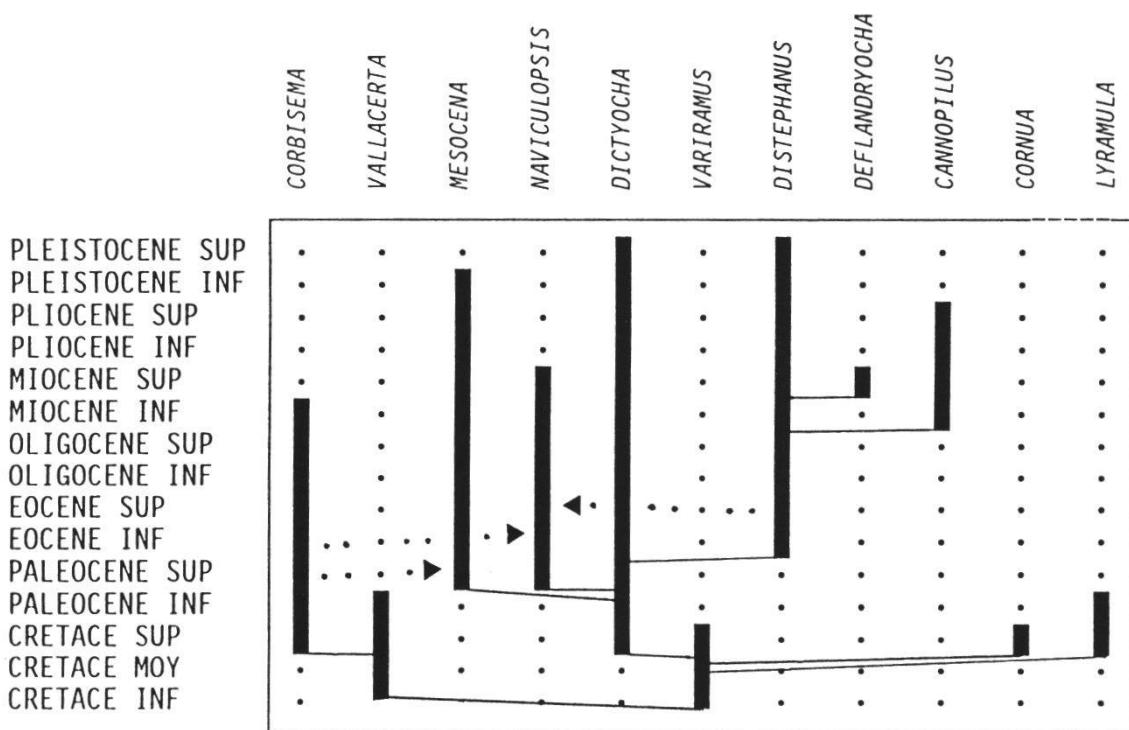


Figure 1.—Phylogénèse des principaux genres de silicoflagellidés.

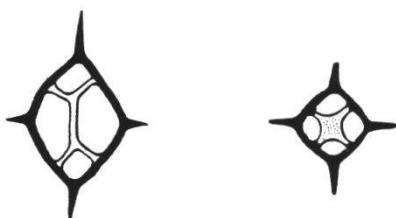


Figure 2.—Terminologie morphologique des squelettes de silicoflagellidés (simplifié). En noir: anneau basal. En blanc: appareil apical. En pointillé: dôme apical. Les épines externes sont appelées *cornes radiales*.

*fera*) et classé maintenant dans le genre *Variramus* (fig. 3A). Ces formes primitives ont un squelette branchu et épineux dont les baguettes principales sont disposées de façon relativement irrégulière et sont le plus souvent bi- ou trifurquées à leur extrémité.

Orientation des branches mise à part, plusieurs *Variramus* illustrés par McCARTNEY *et al.* (1990) s'avèrent très semblables à l'appareil apical de certains *Dictyocha*.

L'évolution de la lignée des *Dictyocha* est schématiquement illustrée dans la figure 4. Ce schéma montre de quelle façon s'effectue la complexification de ce groupe:

- 1.—Acquisition d'un anneau basal chez *Dictyocha*.
- 2.—Développement d'un anneau apical chez *Distephanus*.
- 3.—Complexification de cet anneau chez *Cannopilus*.

L'évolution de cette lignée paraît banale sans l'éclairage d'une expérience de culture monoclonale de *Dictyocha fibula* conduite par VAN VALKENBURG et NORRIS en 1970.

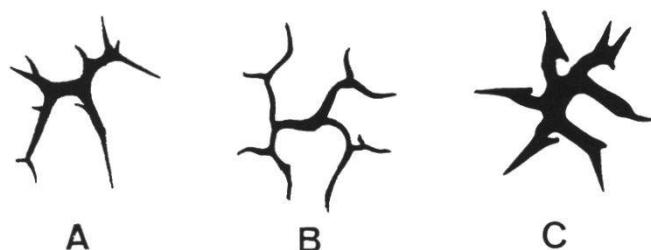


Figure 3.—A, *Variramus aculeifera* (d'après DEFLANDRE 1950). B, *Dictyocha fibula* sans anneau basal (d'après FRENGUELLI 1935). C, *Distephanus speculum* sans anneau basal (d'après DUMITRICA 1972).

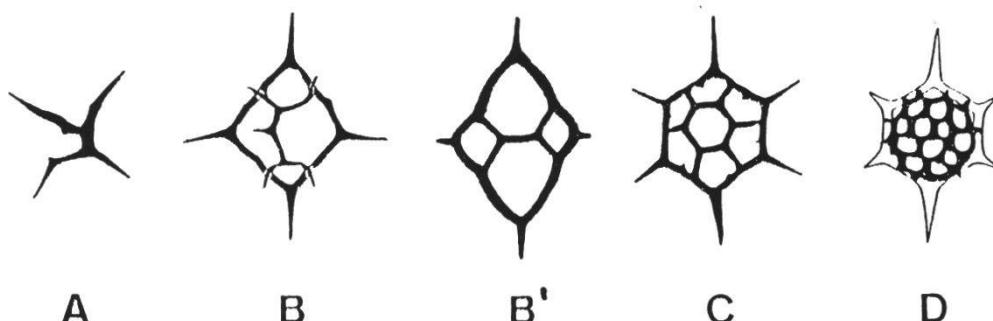


Figure 4.—A, *Variramus*; B, B', *Dictyocha*; C, *Distephanus*; D, *Cannopilus*

Partant d'une souche unique de *D. fibula*, VAN VALKENBURG et NORRIS (1970) ont étudié le développement de cette algue unicellulaire dans divers contextes de culture (nutriment, salinité, température variables). Au total, ces auteurs ont choisi au hasard et examiné environ 200 squelettes générés dans leurs cultures. Dans cette collection ils ont reconnu, outre *Dictyocha fibula*, une grande variété de formes assignables aux morphogenres *Distephanus* et «*Cornua*» (individus dépourvus d'anneau basal: fig. 3B-C, ainsi que de nombreuses formes ayant perdu toute symétrie (voir remarques 4 et 5).

La variabilité des populations obtenues au cours de cette expérience est voisine de celle que FRENGUELLI (1935) a décrite chez *Dictyocha fibula* dans le golfe de San Matias en Patagonie.

Dans le cas de cultures sursaturées en individus, ces chercheurs ont en outre constaté que de nombreuses cellules perdaient leur squelette (voir également les travaux récents de JOCHÉM et BABENERD 1989, ainsi que MOESTRUP et THOMSEN 1990).

Cette expérience extrêmement intéressante montre qu'une population monoclonale de protistes à squelette simple, cultivés dans un contexte que nous interprétons ici comme un *stress écologique artificiel*, est susceptible de développer une variabilité très importante dans laquelle sont représentés les principaux types structuraux ayant existé au cours de l'évolution du groupe.

Une autre lignée importante de siliconflagellidés est représentée par la série *Variramus* → *Vallacerta* → *Corbisema* (fig. 5). A ses débuts, cette lignée est

également caractérisée par une complexification croissante du squelette.

1.–Tendance au développement d'une aire apicale par élargissement du tronc spiculaire chez *Variramus loperi* (MCCARTNEY *et al.* 1990).

2.–Développement important de l'aire apicale chez *Vallacerta hannai* (voir remarque 3).

3.–Augmentation de la symétrie chez *Vallacerta hortoni* et *V. quadrata* avec développement de formes à 5 et 4 cornes.

4.–Apparition d'un anneau basal chez les formes quadrangulaires de *Corbisema geometrica* (voir remarque 2).

Dès le Paléocène, *Corbisema* génère des formes à symétrie bilatérale (fig. 5H, d'après DEFLANDRE 1950). Certaines formes épineuses comme *Corbisema hastata* pourraient avoir donné naissance à des formes classées dans le morphogenre polyphylétique *Naviculopsis* par élongation du squelette et réduction du système apical.

La lignée des *Dictyocha* produit également des formes de type *Naviculopsis* par augmentation de l'élongation du squelette et simplification concomitante du système apical (fig. 6A, d'après DEFLANDRE 1950).

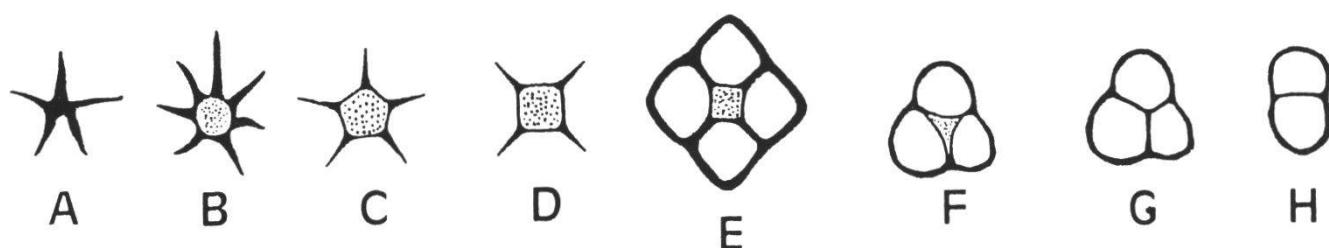


Figure 5.– A, *Variramus loperi*; B, *Vallacerta hannai*; C, *Vallacerta hortoni*; D. idem f. *quadrata*; E, F, *Corbisema geometrica*; G, H, *Corbisema inermis* (sensu DEFLANDRE 1950, p. 103). D'après DEFLANDRE 1950 et MCCARTNEY *et al.* 1990.

Dans ces deux cas, nous pensons que les formes à géométrie naviculaire représentent des fins de lignées évolutives et non pas des morphotypes globalement simplifiés: la simplification du système apical résulte de l'élongation du squelette et non pas l'inverse. Des transformations géométriques comparables s'observent également dans de nombreux groupes de radiolaires (voir par exemple RIEDEL et SANFILIPPO 1981).

Dans le même ordre d'idées on notera encore que DUMITRICA (1967) a montré, dans la lignée *Distephanus crux* → *D. stauracantha* → *D. bachmanni*, qu'après une phase de complexification de l'anneau basal (passage de 4 cornes radiales chez *D. crux* à 8 cornes radiales chez *D. stauracantha*), le nombre des cornes radiales latérales diminuait chez le groupe résultant (*D. bachmanni* avec 6 ou 2 cornes radiales): cette réduction du nombre des cornes radiales est également liée à un allongement du squelette et à une accentuation concomitante de la symétrie bilatérale (fig. 6B d'après DUMITRICA 1967).

Une évolution comparable s'observe dans la lignée des *Deflandryocha* décrite par JERKOVIC (1963, 1965) dans le Miocène supérieur de la région de Zagreb (fig. 6C).

Le genre *Deflandryocha* est caractérisé par une modification drastique des cornes radiales qui deviennent spatulées. L'allongement du squelette s'accompagne également d'une disparition des cornes radiales latérales mais la trans-

formation concomitante du système apical est originale car elle consiste en une perte des deux barres axiales de l'anneau, les barres transversales étant préservées.

Les populations successives étudiées par JERKOVIC (*loc. cit.*) montrent une très grande variabilité morphologique et présentent de nombreux variants dysymétriques, incluant des formes mésocenoïdes (fig. 6D). Selon Paulian Dumitrica (comm. pers.), ces formes sarmatiennes de la Paratethys centrale ont vécu dans un environnement très défavorable caractérisé par un refroidissement et un adoucissement des eaux (voir remarque 6).

Dans le cas présent, on observe une interférence entre la tendance normale à l'allongement du squelette et l'apparition de formes dissymétriques ou simplifiées (formes mésocenoïdes: voir ci-dessous). Cette interférence entre l'influence «simplificatrice» du stress externe et une tendance évolutive fondamentale est comparable à celle que nous avons relevée dans la lignée des Orbitolines publiée par HOFKER en 1963 (détails *in* GUEX 1992 p.136).

Un dernier type structural important de silicoflagellidés est représenté par des formes ayant perdu leur système apical (squelette constitué uniquement

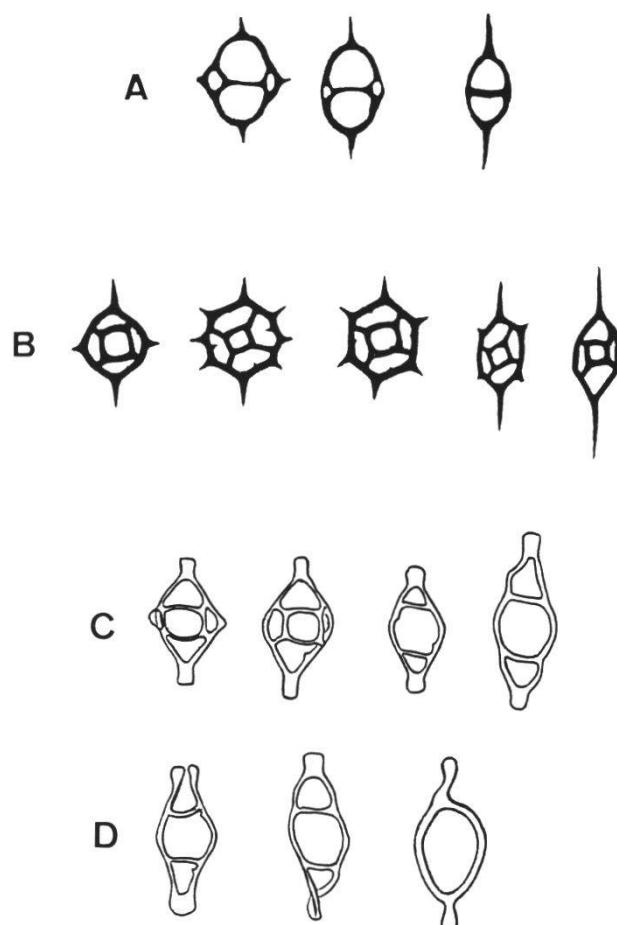


Figure 6.—A, Genèse de la forme naviculaire chez *Dictyocha ausonia* (DEFLANDRE 1950); B, Genèse de la forme naviculaire dans la lignée *Distephanus crux* → *D. stauracanthus* → *D. bachmanni* (DUMITRICA 1967); C, Genèse de la forme naviculaire dans la lignée *Deflandryocha spathulata* → *D. naviculoidea* → *D. intercalaris* → *D. cymbiformis* (JERKOVIC 1963, 1965); D, Formes non symétriques et forme mésocénoïde de *D. cymbiformis* (JERKOVIC 1963, 1965).

d'un anneau basal). Ces formes sont classées dans le morphogenre *Mesocena*. L'origine de certains morphotypes mésocenoïdes chez *Dictyocha* et *Distephanus* par perte du système apical a été démontrée par DEFLANDRE (1932, 1950), FRENGUELLI (1935) et DUMITRICA (1972) (fig. 7, d'après DEFLANDRE 1932). D'autres pourraient dériver de *Corbisema*. Il est possible que les formes mésocenoïdes ne soient que des variants écophénotypiques de *Dictyocha*, *Distephanus* ou *Corbisema* (MCCARTNEY 1993). Certaines populations de *Mesocena elliptica* montrent en effet une variabilité intrinsèque identique à celle des populations normales de *Dictyocha* (continuum parfait entre les formes quadrangulaires et les formes elliptiques: DEFLANDRE 1932, DUMITRICA 1972).

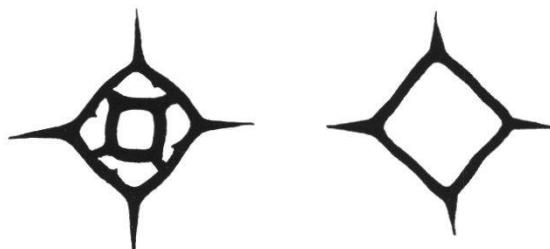


Figure 7.—Genèse d'une forme mesocenoïde chez *Distephanus crux* (DEFLANDRE 1932, p. 502).

En résumé, il semble que les transformations morphologiques du groupe discuté ici répondent à deux tendances de premier ordre:

1.—Complexification du squelette dans les lignées *Variramus* → *Dictyocha* → *Distephanus* → *Cannopilus* et *Variramus* → *Vallacerta* → *Corbisema* avec acquisition de l'anneau basal.

2.—Tendance au développement d'une symétrie bilatérale par élongation progressive du squelette avec pour conséquence une réduction concomitante du système apical et/ou une disparition des cornes radiales latérales dans ces mêmes lignées: cette tendance aboutit au développement de certaines formes naviculaires.

La perte de l'anneau basal chez les *Dictyocha* de type «*Cornua*» (= type *Variramus*) ainsi que l'apparition de formes dissymétriques observées par VAN VALKENBURG et NORRIS (1970) dans leur culture monoclonale est clairement liée au contexte de stress écologique artificiel dans lequel l'expérience a été effectuée (voir plus haut). Il est probable que la perte du système apical chez les formes mésocenoides soit également liée à des épisodes écologiques défavorables. Ces formes sont de toute évidence polyphylétiques et on connaît malheureusement assez mal, à l'heure actuelle, les conditions paléo-écologiques dans lesquelles elles sont apparues.

#### *Remarques*

1.—Dans un travail totalement ignoré par les spécialistes d'aujourd'hui, HANZLIKOVÁ et BOSÁK (1977) affirment avoir trouvé des silicoflagellidés dans des dépôts oxfordiens datés par ammonites. Cette observation n'est confirmée ni par des illustrations, ni par la justification d'une absence de contamination. Si elle était confirmée, elle remetttrait évidemment en cause plusieurs points considérés comme acquis relatifs à l'évolution des silicoflagellidés.

2.–DEFLANDRE (1950) a avancé des arguments morphologiques convaincants permettant de soupçonner l'existence d'une relation phylétique entre *Vallacerta* et *Corbisema*. De leur côté, McCARTNEY *et al.* (1990) proposent de chercher l'origine de *Corbisema* chez *Cornua trifurcata* (=*Cornua stricto sensu*). Cette hypothèse très plausible n'entre pas réellement en conflit avec celle de Deflandre: le morphogenre *Corbisema*, comme d'autres groupes de silicoflagellidés, pourrait fort bien être polyphylétique. On notera que dans les deux cas, le mécanisme évolutif de base reste le même: augmentation de la symétrie chez le groupe ancestral et développement subséquent de l'anneau basal.

3.–MCCARTNEY (1993) interprète les *Vallacerta* comme des «*basal rings that have apical domes without portals...*» Cette interprétation récente est en contradiction avec celle de DEFLANDRE (1950) dont la justesse nous paraît évidente: *Vallacerta* est un système apical et non pas un anneau basal.

4.–MOESTRUP et THOMSEN (1990) ont récemment mis le doigt sur un problème d'homonymie dont on se serait volontiers passé compte-tenu du caractère assez chaotique de la taxonomie des silicoflagellidés: selon ces auteurs, *Distephanus* Stöhr 1880 est pré-occupé par *Distephanus* Cassini 1817... Dans ce cas particulier, on peut se demander s'il ne serait pas judicieux d'invoquer la clause du *nomen oblitum* pour l'homonyme prioritaire afin de préserver la stabilité de la taxonomie usuelle des silicoflagellidés. Le nom de Stöhr apparaît en effet 320 fois dans le Zoological Record (septembre 1993) alors que celui de Cassini n'y apparaît jamais.

5.–Les formes dissymétriques ou dépourvues d'anneau basal sont systématiquement qualifiées de tératologiques dans la littérature relative aux silicoflagellidés. Nous pensons au contraire que la désorganisation géométrique de ces formes représente un état normal dans les conditions de stress écologique. Dans les cas extrêmes, la simplification structurale se traduit par une absence de squelette (VAN VALKENBURG et NORRIS 1970, JOCHEM et BABENERD 1989, MOESTRUP et THOMSEN 1990). Il est probable que, dans des conditions identiques, d'autres groupes de protistes perdent également leur squelette. On notera en passant que certains protistes semblent développer des squelettes de façon épisodique au cours du temps, sans qu'il soit possible d'invoquer des causes écologiques précises à ces phases particulières. A titre d'exemple, on peut mentionner le cas des organismes tintinnomorphes découverts par Henri Masson dans le Dogger des Préalpes Médianes du Chablais (MASSON et WEIDMANN 1969), sans toutefois pouvoir exclure (de l'avis même des auteurs) un éventuel remaniement *per descensum* de ces microfossiles.

6.–DUMITRICA (1972, p. 908) attribuait déjà l'extrême variabilité observée dans certaines populations de *Distephanus speculum* à des conditions environnementales instables, en particulier la salinité. Dans un article fort intéressant sur la variabilité de cette espèce, McCARTNEY et WISE (1990) arrivent à la même conclusion. THOMAS *et al.* (1980) ont d'autre part montré que cette espèce développait des squelettes distordus ou incomplets lorsqu'elle était cultivée dans une solution contenant des métaux lourds. Plus récemment JOCHEM et BABENERD (1989) ont montré, dans la Mer Baltique, que les conditions d'eutrophisation et la pollution étaient telles que *D. speculum* ne développait souvent pas de squelette.

### EVOLUTION DES SATURNALIDES ET DES AXOPRUNINAE (RADIOLAIRES)

Les travaux fondamentaux de DUMITRICA sur l'évolution des Oertlispongides (1982) et des Saturnalidés (1985) permettent également d'illustrer un phénomène intéressant de complexification géométrique de longue durée qui est marqué, au Paléocène inférieur, par l'apparition d'un groupe simplifié très particulier: les *Axopruninae*.

A l'origine, les Oertlispongides du Trias moyen (ancêtres des Saturnalidés) sont représentés par une coque spongieuse munie de 2 épines. En 1982 DUMITRICA a montré comment l'épine supérieure de ces radiolaires se transformait en un arc à géométrie de plus en plus complexe (fig. 8), suggérant en même temps une affinité de ce groupe avec les Saturnalidés. En 1985, il a en outre montré que, dès le Jurassique inférieur, l'évolution des Saturnalidés était caractérisée par une transformation de la coque spongieuse en une imbrication concentrique de deux coques médullaires treillissées et d'une coque externe.

KOZUR et MOSTLER (1983, 1990) ont extrapolé les découvertes de Dumitrica et déduit que les saturnalidés dérivaient des Oertlispongides par une complexification analogue de l'épine inférieure, suivie d'une fusion latérale des deux arcs, cette jonction aboutissant à la genèse des saturnalidés typiques (fig. 8).

DUMITRICA (1985) a récemment démontré que plusieurs genres cénozoïques à coquille corticale simple, subsphérique et munie de deux épines axiales (*Axoprunum*, *Xyphosphaera* etc.) dérivaient en fait des Saturnalidés usuels par perte de l'anneau équatorial caractéristique de cette grande famille (fig. 8). Cette simplification géométrique drastique d'un groupe de Saturnalidés est comparable à celle que subissent les silicoflagellidés qui perdent leur anneau basal lors d'épisodes de stress écologique artificiel ou naturel (voir plus haut).

Elle survient soudainement au Paléocène inférieur et il est possible qu'elle soit une conséquence de la crise majeure qu'ont subie les êtres vivants à la limite Crétacé-Tertiaire.

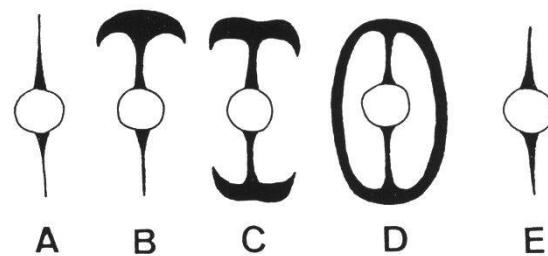


Figure 8.- Illustration schématique de la genèse des saturnalidés (D-E) à partir des oertlispongides (A-C) avec perte de l'anneau équatorial chez les Axopruninae (E). Note: les saturnalidés de type D, de même que les Axopruninae de type E, persistent dans l'actuel.

### CONCLUSIONS

Les exemples étudiés ici corroborent les principales hypothèses que nous avons avancées dans deux travaux récents (GUEX 1981, 1992) sur les simplifications structurales liées au stress environnemental et sur l'origine des inversions de tendances évolutives que l'on observe souvent chez les ammonites.

1.–Les épisodes de stress écologique induisent parfois une augmentation de la variabilité phénotypique des groupes qui y sont soumis. Ces épisodes de stress tendent à polariser la variabilité dans le sens d'une simplification des formes (apparition de variants ataviques, perte de symétrie etc.). (NB: lors de phases environnementales stables, la variabilité est en général faible ou polarisée dans le sens d'une complexité géométrique croissante). Chez les ammonites ce phénomène se manifeste essentiellement par une tendance à la déspiralisation des coquilles. Chez les Phylloceratidés du Trias terminal, par exemple, on observe une importante augmentation de la diversité de ce groupe avec, entre autre, l'apparition des formes serpenticônes du genre *Psiloceras* (détails *in* GUEX 1982). De nombreux représentants de ce groupe montrent également une perte de la symétrie suturale, un caractère qui persiste chez ses descendants directs (les Discamphiceratinæ: voir GUEX et RAKUS 1991). Ceci prouve l'héritabilité à long terme d'un caractère important, souvent considéré à tort comme «anormal». Il est d'autre part banal de rappeler que chez les hétéromorphes classiques du Trias et du Crétacé, de nombreux genres perdent également leur symétrie bilatérale (formes tochospiralées et formes à enroulement en pelote).

2.–Dans les cas extrêmes, le stress écologique peut induire une disjonction morphologique entre les formes ancestrales évoluées (aboutissement des tendances) et les formes d'aspect primitif qu'elles engendrent (GUEX 1981). C'est notamment le cas dans les lignées *Sympolyptychus* → *Rhabdoceras* et *Strenoceras* → *Spiroceras*.

3.–On notera également que les épisodes de stress environnemental induisant des simplifications morphologiques ou une perte de symétrie interfèrent avec les tendances évolutives majeures (complexification géométrique et ornementale croissante, souvent accompagnée d'une augmentation de la symétrie). Ces phases d'instabilité *n'interrompent pas nécessairement* le développement de ces tendances, comme on l'a vu dans le cas des *Deflandryocha* évoqué plus haut et dans celui des Orbitolines de Hofker que nous avons analysé en 1992. L'exemple des Axopruninae discuté ci-dessus illustre en outre bien le fait que l'apparition de groupes simplifiés n'implique nullement l'extinction du groupe «évolué» qui lui donne naissance. La survie «post-stress» de groupes souches ayant atteint un degré de complexité géométrique élevé s'observe également dans de nombreuses lignées d'ammonites. C'est notamment le cas chez les Phylloceratida qui traversent la limite Trias-Jurassique après avoir donné naissance aux Psiloceratida dont les premiers représentants ont une géométrie et une ornementation des plus simples.

4.–On notera finalement que des répétitions de tendances évolutives aboutissant à des homéomorphies hétérochrones ne sont pas documentées de façon précise dans la littérature relative aux silicoflagellidés. Les discontinuités dans la répartition temporelle des morphotypes naviculaires (apparaissant dans les fins de lignées évolutives) suggèrent toutefois fortement que de telles répétitions ont dû se produire.

## REMERCIEMENTS

J'exprime ma reconnaissance à mon ami Paulian Dumitrica qui m'a orienté vers les principales publications relatives à l'évolution des silicoflagellidés et des radiolaires discutés ici, ainsi que pour les précieux commentaires dont il m'a fait bénéficier lors d'une revue critique de la présente note.

Ma gratitude s'adresse également à Spela Gorican et Luis O'Dogherty pour l'aide amicale qu'ils m'ont apportée dans la recherche de certains documents bibliographiques indispensables à la rédaction du présent travail.

Ce travail est publié dans le cadre du projet 20.37.327.93 du Fonds national suisse pour la recherche scientifique.

## BIBLIOGRAPHIE

- BUKRY D., 1981. Synthesis of Silicoflagellate stratigraphy for Maastrichtian to Quaternary marine sediment. *Soc. Econ. Paleont. Miner. Spec. Publ.* 32: 433-444.
- DEFLANDRE G., 1932. Sur la systématique des Silicoflagellés. *Bull. Soc. Bot. France*, 79: 494-506.
- DEFLANDRE G., 1950. Contribution à l'étude des Silicoflagellidés actuels et fossiles. *Microscopie* 2: 1-82.
- DUMITRICA P., 1967. Dictyocha bachmanni n. sp. et considérations sur la lignée phylogénétique Dictyocha crux-D.stauracantha-D.bachmanni. *Cahiers Micropal.* I/4: 1-8.
- DUMITRICA P., 1972. Miocene and Quaternary Silicoflagellates in sediments from the Mediterranean Sea. *Init. Rep. D.S.D.P.* XIII: 902-933.
- DUMITRICA P., 1973. Paleocene, Late Oligocene and Post-Oligocene Silicoflagellates in southwestern Pacific sediments cored on D.S.D.P. leg 21. *Init. Rep. D.S.D.P.* XXI: 837-883.
- DUMITRICA P., 1978. Badenian Silicoflagellates. In Chronostratigraphie und Neostratotypen, Miozän der Zentralen Paratethys. BRESTENSKA (éd.), Bratislava. VI: 207-230.
- DUMITRICA P., 1982. Triassic Oertlisponginae (Radiolaria) from eastern Carpathians and southern Alps. *Dari Seama Inst. Geol. Geof.* 67/3: 57-74.
- DUMITRICA P., 1985. Internal morphology of the Saturnalidae (Radiolaria): systematic and phylogenetic consequences. *Rev. Micropal.* 28/3: 181-196.
- FRENGUELLI J., 1935. Variaciones de Dictyocha fibula en el Golfo de San Matias. *Anales Museo Argentino Ciencias Naturales*, 38: 265-281.
- GUEX J., 1981. Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles: un exemple intéressant. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 361 et *Bull. Géol. Lausanne* 255: 179-197.
- GUEX J., 1982. Relation entre le genre Psiloceras et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias-Jurassique. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 361 et *Bull. Géol. Lausanne*, 260: 47-51
- GUEX J., 1984. Estimations numériques de la qualité de l'enregistrement fossile des espèces. *Bull. Soc. Vaud. Sc.* 365 et *Bull. Géol. Lausanne* 274: 79-89.
- GUEX J., 1992. Origine des sauts évolutifs chez les ammonites. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 82/2 et *Bull. Géol. Lausanne* 316: 117-144.
- GUEX J. et RAKUS M., 1991. Les Discamphiceratinæ (Psiloceratidae), une nouvelle sous-famille d'ammonites du Jurassique inférieur. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 80/3 et *Bull. Géol. Lausanne*, 311: 299-307.
- HANZLIKOVÁ E. et BOSAK P., 1977. Microfossils and microfacies of Jurassic relict near Olomucany (Blansko District). *Vestn. Ustredn. ustav. geol.* 53: 73-79.

- JERKOVIC L., 1963. Sur un nouveau type de Silicoflagellidé fossile, Deflandryocha nov.gen., à cornes radiales spatulées. *C. R. Acad. Sc.*, 256: 2202-2204.
- JERKOVIC L., 1967. Sur quelques Silicoflagellidés de Yougoslavie. *Lab. Micropal. Museum. Hist. Nat. Paris*: 1-12.
- JOCHEN F. et BABENERD B., 1989. Naked Dictyocha speculum –a new type of phytoplankton bloom in the Western Baltic. *Mar. Biol.* 103: 373-379.
- KOZUR H. et MOSTLER H., 1983. The polyphyletic origin and the classification of the Mesozoic saturnalids (Radiolaria). *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, 13/1: 1-47
- KOZUR H. et MOSTLER H., 1990. Saturnaliacea Deflandre and some other stratigraphically important Radiolaria from the Hettangian of Lenggries/Isar (Bavaria, northern Calcareous Alps). *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, 17: 179-248.
- LING H.Y., 1972. Upper Cretaceous and Cenozoic Silicoflagellates and ebridians. *Bull. Amer. Pal.*, 62: 135-229
- LIPPS J., 1970. Ecology and evolution of Silicoflagellates. *Proc. N. Am. Paleontol. Conv., Chicago* 2: 965-993
- MASSON H. et WEIDMANN M., 1969. Découverte d'organismes «tintinnomorphes» dans le Dogger des Préalpes Médianes du Chablais. In Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils (BRÖNNIMANN P. et RENZ H.H. éds), Vol.II: 405-412.
- MCCARTNEY K., 1993. Silicoflagellates. In LIPPS J. (éd.): Microfossils. Blackwell Scientific Publication: 143-154.
- MCCARTNEY K. et WISE S.W., 1990. Cenozoic Silicoflagellates and Ebridians from ODP leg 113: Biostratigraphy and notes on morphologic variability. *Proc. O.D.P.. Sc. Res.*, 113: 729-760
- MCCARTNEY K., WISE S.W., HARWOOD D.M., GERSONDE R., 1990. Enigmatic Lower Albian Silicoflagellates from ODP site 693: Progenitors of the order Silicoflagellata? *Proc. O.D.P. Sc. Res.*, 113: 427-442
- MOESTRUP O. et THOMSEN H.A., 1990. Dictyocha speculum (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biol. Skrift.* 37: 1-56
- PERCH-NIELSEN K., 1985. Silicoflagellates. In BOLLI H., SAUNDERS J., PERCH-NIELSEN K. éds. Plankton Stratigraphy. Cambridge Univ. Press: 811-846
- RIEDEL W. et SANFILIPPO A., 1981. Evolution and Diversity of Form in Radiolaria. In Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems (SIMPSON T.L. et VOLCANI B.E., éds), Springer Verlag: 324-346.
- THOMAS W.H., HOLLIBAUGH J.T. et SEIBERT D.L., 1980. Effects of heavy metals on the morphology of some marine phytoplankton. *Phycologia* 19/3: 202-209.
- VAN VALKENBURG S.D. et NORRIS R.E., 1970. The growth and morphology of the Silicoflagellate Dictyocha fibula Ehrenberg in culture. *J. Phycol.* 6: 48-54.

Manuscrit reçu le 5 octobre 1993