

Paronychoceras gen. n., un nouveau genre d'ammonites (Cephalopoda) du Lias supérieur

Autor(en): **Guex, Jean**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **87 (2000-2001)**

Heft 2

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-281396>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

***Paronychoceras* gen. n., un nouveau genre d'ammonites (*Cephalopoda*) du Lias supérieur¹**

par

Jean GUEX²

Abstract.—GUEX J., 2000. *Paronychoceras* gen. n., a new ammonite genus (*Cephalopoda*) from the Upper Lias. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.2: 115-124.

We describe a new microconch genus and two new species of *Phymatoceratinae*, *Paronychoceras* gen. n. *pseudoplanum* sp. n. and *P. costatum* sp. n. These new forms are homeomorphic of *Onychoceras*, which is the microconch of the Upper Toarcian genus *Hammatoceras*. The *Hammatoceratinae* are deriving from the *Phymatoceratinae* during an episode of high environmental stress (the Variabilis-Thouarsense NW-european marine regression) which is responsible for the extinction of four main Middle Toarcian ammonites families and subfamilies (*Mercaticeratinae*, *Dactylioceratidae*, *Hildoceratinae*, *Phymatoceratinae*). This is a new example demonstrating that major evolutionary jumps in ammonoids occur during severe extinction events, and are characterized by the sudden appearance of simple, primitive-looking forms which are atavistic with respect to their more complex immediate ancestors (proteromorphosis).

Keywords: evolutionary jumps, ammonites, environmental stress

Résumé.—GUEX J., 2000. *Paronychoceras* gen. n., un nouveau genre d'ammonites (*Cephalopoda*) du Lias supérieur. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.2: 115-124.

Dans la présente note nous décrivons un nouveau genre d'ammonites, *Paronychoceras* gen. n. et deux nouvelles espèces, *P. pseudoplanum* sp. n. et *P. costatum* sp. n. Ces formes sont les homologues microconques des *Phymatoceras* du Toarcien moyen. Elles présentent la particularité d'être homéomorphes des *Onychoceras* du Toarcien supérieur (microconques des *Hammatoceras*; GUEX 1967) qui apparaissent au cours d'un épisode de stress environnemental majeur, la régression des zones à Variabilis-Thouarsense, qui affectent la totalité de la province NW-européenne. Cet épisode régressif est responsable d'une extinction importante qui affecte les principaux groupes d'ammonites du Toarcien moyen (*Mercaticeratinae*, *Dactylioceratidae*, *Hildoceratinae*, *Phymatoceratinae*).

Mots-clés: sauts évolutifs, ammonites, stress environnemental

¹Travail publié dans le cadre du projet 2.055220.98 du Fonds national suisse pour la recherche scientifique

²Institut de Géologie et de Paléontologie, BFSH-2, 1015 Lausanne

INTRODUCTION

L'objet de la présente note est de décrire un nouveau genre de *Phymatoceratinae* (*Ammonoidea*, *Cephalopoda*), *Paronychoceras*, caractéristique de la zone à Bifrons (Toarcien moyen).

Ce genre regroupe des homéomorphes des *Hammatoceratidae* microconques du Toarcien supérieur classés dans le genre *Onychoceras* (GUEX 1967).

L'évolution de ce groupe est particulièrement intéressante car elle permet d'illustrer un cas très spectaculaire de retour atavique (protéromorphose) induit par un stress environnemental majeur. Ceci sera discuté dans la deuxième partie de cette note.

Paronychoceras gen. n.

Espèce-type: *Paronychoceras pseudoplanum* sp. n.

Derivatio nominis

Nom choisi en raison de la quasi-homéomorphie entre les espèces de ce groupe nouveau et les *Onychoceras* du Toarcien supérieur.

Diagnose: Coquille de petite taille, évolutive, à tours arrondis, non carénés, lisses chez les formes les plus anciennes et ornées de côtes crescentiques chez les formes plus récentes. Aire ventrale lisse.

Rapports et différences: *Paronychoceras* gen. n. diffère des *Brodieia* (*sensu* GABILLY 1975) de la zone à Variabilis par l'absence de carène. Il se distingue des *Onychoceras* du Toarcien supérieur par sa forme plus évolutive.

Remarque: *Paronychoceras* regroupe les *Phymatoceras* microconques non carénés de la zone à Bifrons.

Paronychoceras pseudoplanum sp. n.

fig. 1A

1971a *Paronychoceras* gen. n. *pseudoplanum* sp. n. GUEX (1971a, thèse non publiée)

1975 *Onychoceras* ? GABILLY p. 12, fig. 5; p. 37.

Holotype: fig. 1A. Provenance: Le Clavier niv. 8 (in GUEX 1972). Diamètre 11,1 mm.

Diagnose: Coquille de petite taille, évolutive et complètement lisse. Flancs sub-parallèles et plats. Aire ventrale arrondie. Bande ombilicale plane, abrupte et étroite. Tracé sutural simple (voir fig. 1A).

Rapports et différences: *P. pseudoplanum* sp. n. se distingue de *Onychoceras planum* RENZ par son enroulement plus évolutive et et par sa taille légèrement plus grande.

Paronyhoceras costatum sp. n.

fig. 1B

Holotype: fig. 1B. Provenance: Le Clavier niv. 21 (in GUEX 1972). Diamètre 14,5 mm.

Diagnose: Coquille évolutive ornée de côtes crescentiques. Section des tours approximativement arrondie. Tracé sutural simple (voir fig. 1B).

Rapports et différences: *P. costatum* sp. n. se distingue de *Onychoceras differens* WUNST. par son enroulement plus évolutive et par sa taille légèrement plus grande. Il diffère des *Brodieia* (*sensu* GABILLY 1975) qui en dérivent directement par l'absence de carène ventrale et par la costulation plus simple.

DISCUSSION

La séquence évolutive *Paronyhoceras pseudoplanum* → *Paronyhoceras costatum* → *Brodieia lehmanni* → *Brodieia* sp. ind. (microconques des *Phymatoceratinae* du Toarcien moyen) est illustrée dans la figure 1(A-D). Cette séquence est caractérisée par une augmentation drastique de la complexité ornementale, du degré d'involution et de la taille. Dans le Toarcien supérieur, elle est relayée par la lignée *Onychoceras planum* → *Onychoceras tenue* → *Onychoceras differens*, (microconques d'*Hammatoceratinae*) qui est quasiment homéomorphe de celle des *Paronyhoceras* (fig.1A, B).

Dans la province NW-européenne, l'apparition des *Hammatoceratinae* survient dans la zone à Variabilis (sous-zone à Illustris) où ils sont rarissimes. Leurs plus anciens homologues microconques, les *Onychoceras* du groupe *planum* (les plus primitifs), sont maintenant connus dans la zone à Thouarsense, immédiatement sus-jacente. Toutefois, nous ne les avons pas encore trouvés dans la partie supérieure de la zone à Variabilis qui avait livré un spécimen unique d'*Hammatoceras costatum*. Notons que l'origine précise des *Hammatoceras* ne peut pas être établie avec certitude à l'aide de notre matériel. Ce groupe dérive sans doute des *Phymatoceratinae* du Toarcien moyen, mais on ne sait pas encore si il s'enracine chez les *Haugia* ou chez les *Phymatoceras s.s.* méditerranéens.

Il est d'autre part nécessaire de rappeler ici que les formes microconques ont toujours une distribution biogéographique beaucoup plus restreinte que celle de leurs homologues macroconques. On les trouve le plus souvent dans des sédiments franchement bassiniaux et plus rarement sur des zones de hauts fonds balayés par des courants. Pour ces raisons, il n'est pas surprenant que l'on n'ait pas encore trouvé d'*Onychoceras* dans les niveaux à *H. illustris - vitiosa* car ceux-ci sont très clairement régressifs et lacunaires dans toute la province NW-européenne.

C'est d'ailleurs cette régression régionale majeure qui est à l'origine de la très importante extinction que l'on observe chez les ammonites au passage Toarcien moyen à T. supérieur. Selon le modèle théorique que nous avons développé de longue date dans le présent Bulletin, ce sont ces épisodes de stress environnemental majeur, sources d'extinctions massives, qui sont responsables des retours ataviques que l'on observe dans de nombreuses lignées d'ammonites survivant aux périodes d'extinction. Une schématisation du passage «catastrophique» (au sens de René Thom) des *Phymatoceratinae* aux *Hammatoceratinae* au voisinage de la limite Toarcien moyen – supérieur est donnée dans la figure 2.

CONCLUSIONS

Le cas de la lignée évolutive étudiée ici est une bonne illustration du modèle théorique que nous avons esquissé et diffusé au début des années 70 (GUEx 1971b, 1973a, b; voir remarque ci-dessous) et que nous avons développé plus en détail ultérieurement (GUEx 1981, 1992, 1993).

On constate en effet que la complexification ornementale et géométrique des coquilles d'ammonites se manifeste essentiellement au cours des épisodes écologiquement stables. Les simplifications drastiques de la géométrie des coquilles (apparition de formes serpenticônes lisses comme les premiers

Figure 1.–A) *Paronychoceras* gen.n. *pseudoplanum* sp.n. Holotype. Diamètre 11,1 mm. Provenance: Le Clapier niv.8 (GUEx 1972)

B) *Paronychoceras* gen.n. *costatum* sp. n. Holotype. Diamètre 14,5 mm. Provenance: Le Clapier niv. 21 (GUEx 1972)

C) *Brodieia lehmanni* (GUEx). Diamètre 19,5 mm. Provenance: Le Clapier niv. 40 (GUEx 1972)

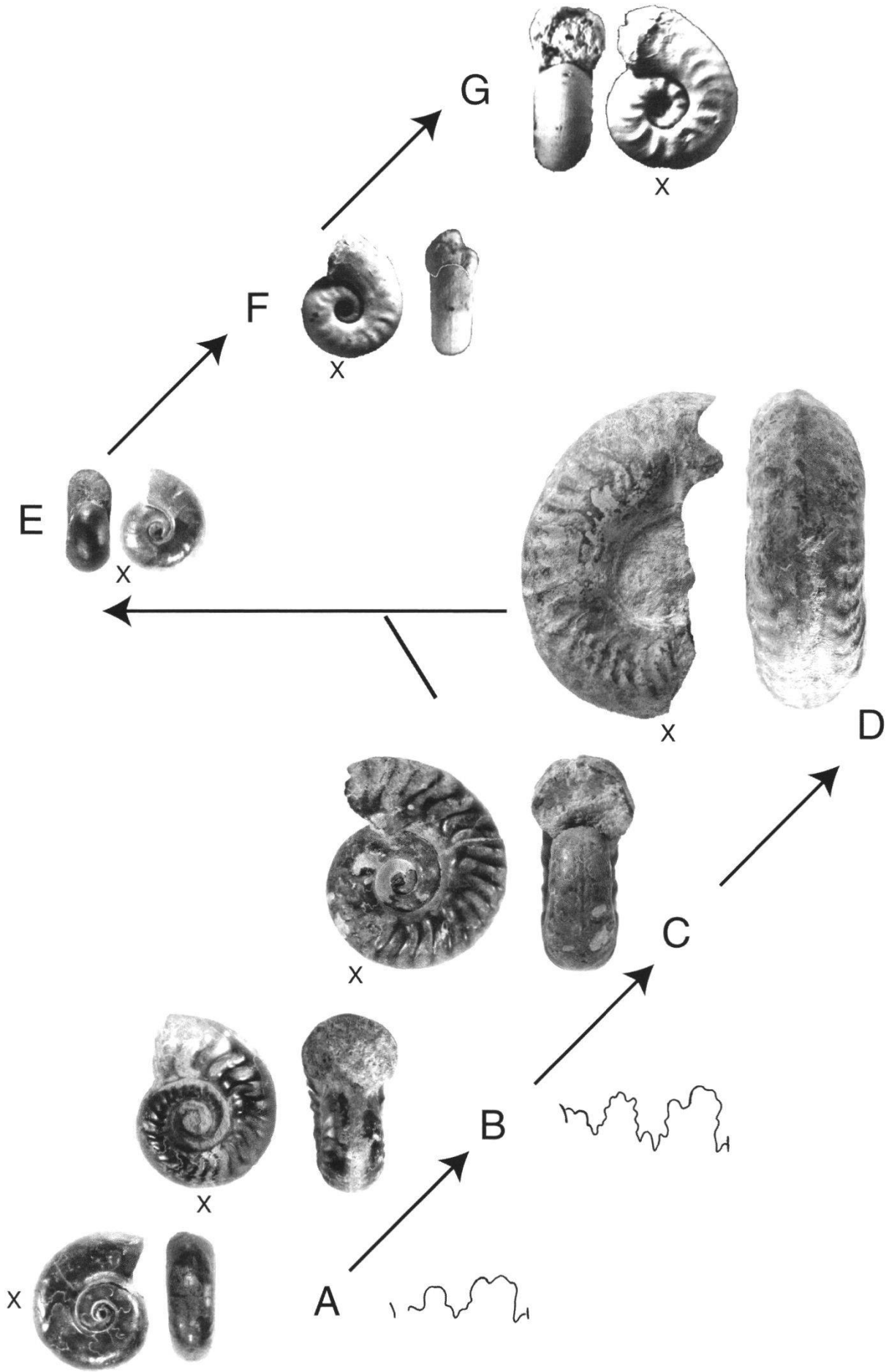
D) *Brodieia* sp.ind. Diamètre 29 mm. Provenance: Le Clapier niv. 52 (GUEx 1975). L'apophyse jugales est mieux préservées sur l'autre face.

E) *Onychoceras planum* RENZ. Diamètre 9,3 mm. Provenance: Le Clapier niv. 61 (GUEx 1975).

F) *Onychoceras tenue* (MONESTIER). Diamètre 12,6 mm. Provenance: Antignes niv. 40 (GUEx 1975).

G) *Onychoceras differens* WUNST. Diamètre 17.2 mm. Provenance Antignes niv. 46 (GUEx 1975).





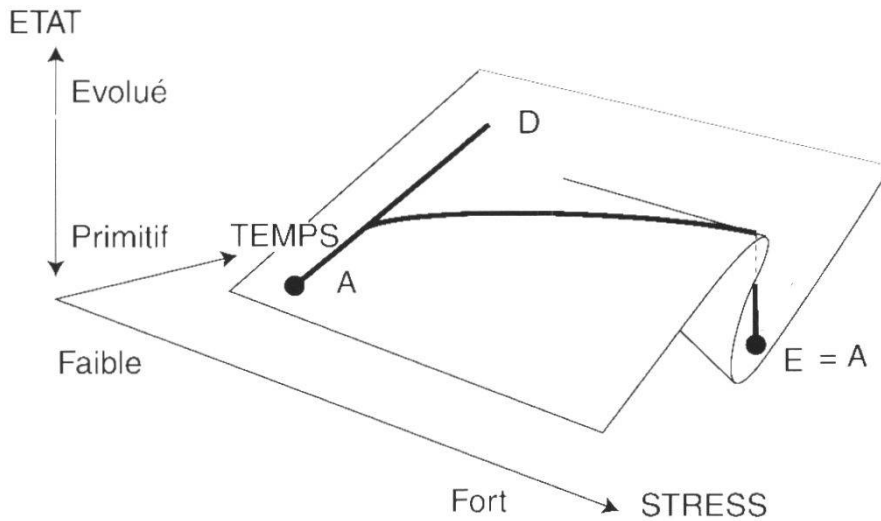


Figure 2.—Schéma illustrant le passage catastrophique des *Phymatoceratinae* microconques aux *Hammatoceratinae* microconques. Les codes A à G sont ceux utilisés dans la figure 1.

Psiloceras ou apparition des hétéromorphes comme *Rhabdoceras* ou *Spiroceras*) surviennent lors de périodes de stress environnemental important. Ces renversements de tendance ne sont donc pas attribuables à des mutations spontanées inverses survenant dans des conditions de faible pression de sélection (WIEDEMANN 1969, DELANOY et MAGNIN 1994). On notera en passant qu'une fois apparus, les hétéromorphes de toutes tendances s'avèrent être des organismes particulièrement résistants aux variations environnementales. On notera également que, contrairement à une croyance assez répandue, les représentants précoces d'une espèce nouvelle engendrée dans des conditions de stress environnemental ne sont ni des paedomorphes progénétiques (MCKINNEY et MCNAMARA 1991) ni des petits opportunistes résistants r-sélectionnés (MCKINNEY 1990, HALLAM 1998).

D'une façon générale, nos observations tendent à prouver qu'au sein d'une lignée évolutive donnée, les programmes de développement ancestraux sont entièrement préservés chez les formes évoluées. En d'autres termes, des espèces «évoluées» à morphologie complexe redonnent facilement naissance à des formes d'aspect primitif. De telles formes ataviques sont morphologiquement semblables aux ancêtres éloignés de leurs progéniteurs immédiats, plus complexes (voir par exemple l'homéomorphie entre *Palaeophyllites*, premier représentant des *Phylloceratina*, et les *Psiloceras* de la base du Jurassique).

Grâce aux travaux de WADDINGTON (1953, 1956), on sait que l'application d'un stress thermique ou chimique à un stade précoce du développement des drosophiles produit des anomalies qui sont héréditaires (apparition de formes tétraptères et de formes à structure alaire simplifiée). Plus récemment

RUTHERFORD et LINDQUIST (1998) ont montré que de tels stress provoquaient une anomalie de la protéine Hsp90 qui contrôle le bon fonctionnement de certains gènes du développement, entraînant l'apparition d'une multitude d'anomalies qui pouvaient également être transmises aux descendants des individus soumis à ces stress artificiels. Il est intéressant de noter que les deux anomalies principales mises en évidence par WADDINGTON et redécouvertes par RUTHERFORD et LINDQUIST représentent en fait des résurgences de caractères primitifs.

Le problème actuellement non résolu est de savoir si une partie des informations génétiques accumulées au cours de l'évolution d'une lignée ancestrale peut être perdue ou inhibée au cours des épisodes de stress subléthal ou si l'apparition de formes ataviques peut simplement résulter d'une altération des protéines de type Hsp tel qu'il est décrit par RUTHERFORD et LINDQUIST (1998). On sait en tous les cas aujourd'hui que des réductions de la taille du génome sont possibles (RAFF 1996, VELLAI *et al.* 1999). On sait également que, parmi les invertébrés fossiles, le stress environnemental extrême induit fréquemment des dissymétries héritables mais il ne génère pas de monstruosité héritables comparables à celles qui sont décrites par RUTHERFORD et LINDQUIST.

Quelle que soit la cause (biochimique ou génétique) des renversements de tendance décrits ici et dans nos travaux antérieurs (GUEX 1981, 1992, 1993), on voit qu'il est très facile d'inhiber le développement d'innovations évolutives accumulées au cours des millions d'années (p. ex. augmentation de la complexité géométrique, ornementale et suturale des ammonites). Dans tous les cas, il est parfaitement clair que c'est grâce à cette capacité de recréer des formes ataviques que les ammonites ont pu survivre à de multiples périodes d'extinctions massives comme celle du Permien supérieur ou celle du Trias supérieur (qui sont par définition des épisodes de stress environnemental majeur), et ont pu, durant leur évolution ultérieure, recréer une immense diversité.

On notera finalement que la simplification la plus extrême qui puisse affecter un squelette est sa propre disparition. Ce phénomène est en particulier connu chez les Silicoflagellidés (VAN VALKENBURG et NORRIS 1970, MOESTRUP et THOMSEN 1990). De telles disparitions squelettales ont probablement affecté les coraux lors de l'extinction du Permien supérieur et il est possible qu'elles aient également affecté les petits organismes de type myxine appelés conodontes au cours de la crise tardi-triasique. En ce qui concerne l'extinction des conodontes, H. Kozur (com. pers.) est arrivé à une conclusion similaire. On peut également s'attendre à ce qu'un tel phénomène ait également affecté les radiolaires chez lesquels on observe à de multiples reprises, dans la colonne stratigraphique, l'apparition de formes spiculaires cryptogéniques. Ces observations suggèrent ultimement que les biologistes pourraient produire expérimentalement des formes ataviques en appliquant un stress subléthal à

certaines organismes au cours de leur développement précoce. On assisterait ainsi à la naissance d'un nouveau domaine, la paléontologie expérimentale.

REMARQUES

1.—Il y a une vingtaine d'années, nous avons identifié des *Onychoceras* du groupe *planum* associés à des *Sphaerocoeloceras* dans les collections d'ammonites liasiques du Service Géologique du Canada déposées chez le regretté Hans Frebald. Ces formes sont associées à une faune typique du Toarcien supérieur. Le fait que *Sphaerocoeloceras* forme un couple micro-macroconque avec des *Onychoceras* de type *planum* est extrêmement intéressant car il confirme, si besoin est, que ce genre est bien un *Hammatoceratinae* dont l'ornementation est simplifiée par perte de la carène.

2.—Un modèle évolutif des ammonites publié par HALLAM en 1978 rappelle superficiellement celui que nous avons esquissé dans notre discussion des homéomorphes d'*Onychoceras* (GUEX 1971b) et qui fut largement diffusé au début des années 70. Ce modèle de HALLAM a été détaillé en 1990 et nous le reproduisons dans la figure 3. Dans son texte explicatif HALLAM écrit ceci: «*The younger ammonite has evolved from the older by means of paedomorphosis, with costae that only occur in the juvenile of the ancestor but throughout the life history of the descendant*». Dans tous les cas bien documentés concernant la genèse de formes d'apparence primitive qui sont à l'origine d'une lignée évolutive nouvelle, on constate que c'est l'inverse qui se produit: ces lignées nouvelles s'enracinent chez des variants simplifiés et ataviques vis à vis de leur ancêtre immédiat et la complexification ornementale juvénile survient ultérieurement. On notera aussi que le modèle de HALLAM a été publié dans le cadre d'articles concernant l'évolution des bivalves. Dans ces articles, HALLAM ne cite pas ses sources et il ne donne malheureusement pas d'exemples pour étayer son modèle.

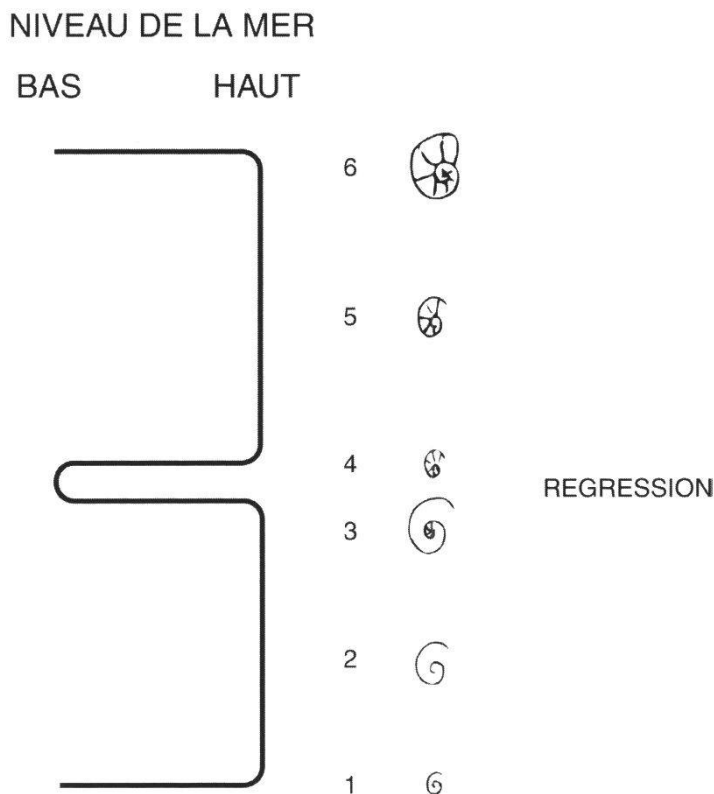


Figure 3.—Modèle évolutif de HALLAM discuté dans le texte.

BIBLIOGRAPHIE

- DELANOY G. et MAGNIN A., 1994. Evolution des ammonites hétéromorphes avec les événements marins. *C. R. Acad. Sci. Paris* 318: 843-848.
- GABILLY J., 1975. Evolution et systématique des Phymatoceratinae et des Grammocerotinae (Hildocerataceae, Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. *Mém. Soc. Géol. France LIV/124*: 1-123.
- GUÉX J., 1967. Dimorphisme sexuel d'un groupe d'Hammatoceras et position systématique du genre Onychoceras. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 69.9: 423-434.
- GUÉX J., 1971a. Les Dactylioceratidae de la bordure sud des Causses: révision et biostratigraphie. Thèse non publiée, Univ. Lausanne.
- GUÉX J., 1971b. Sur la classification des Dactylioceratidae (Ammonoidea) du Toarcien. *Eclog. geol. Helv.* 64/2: 225-243.
- GUÉX J., 1972. Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (France) et révision des ammonites décrites et figurées par MONESTIER (1931). *Eclogae geol. Helv.* 65/3: 611-645.
- GUÉX J., 1973a. Observations sur la répartition des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 71.9: 463-476.
- GUÉX J., 1973 b. Dimorphisme des Dactylioceratidae du Toarcien. *Eclogae geol. Helv.* 66/3: 545-588.
- GUÉX J., 1975. Description biostratigraphique du Toarcien supérieur de la bordure sud des Causses (France). *Eclogae geol. Helv.* 68/1: 97-129.
- GUÉX J., 1981. Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles: un exemple intéressant. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 73.3: 179-197.
- GUÉX J. 1992. Origine des sauts évolutifs chez les ammonites. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.2: 117-144.
- GUÉX J., 1993. Simplifications géométriques liées au stress écologique chez certains protistes. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.4: 357-368.
- HALLAM A., 1978. How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiol.* 4: 16-25.
- HALLAM A., 1990. Biotic and abiotic factors in the evolution of early Mesozoic marine mollusks. In: *Causes of evolution; a paleontological perspective*. ROSS R. and ALLMON W. (Eds), Univ. Chicago Press. Chicago, p. 249-269.
- HALLAM A., 1998. Speciation patterns and trends in the fossil record. *Geobios* 30: 921-930.
- McKINNEY M.L. and McNAMARA K.J., 1991. Heterochrony. The Evolution of Ontogeny. Plenum Press, New York.
- McKINNEY M.L., 1990. Trends in body-size evolution. In: *Evolutionary trends* (McNAMARA K.J. ed.) Belhaven Press, London. p. 75-118.
- MOESTRUP O. and THOMSEN H.A., 1990. *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biol. Skrift.* 3: 1-56.
- RAFF R.A., 1996. The Shape of Life. University of Chicago Press, Chicago.
- RUTHERFORD S.L. and LINDQUIST S., 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336-342.
- Van VALKENBURG S.D. and NORRIS R.E., 1970. The growth and morphology of the Silicoflagellate *Dictyocha fibula* Ehrenberg in culture. *J. Phycol.* 6: 48-54.
- VELLAI T., KOVACS A.L., KOVACS G., ORTUTAY C. and VIDA G., 1999. Genome economization and a new approach to the species concept in bacteria. *Proc. Roy. Soc. London B* 266: 1953-1958.
- WADDINGTON C.H., 1953. The genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*: 118-126.

- WADDINGTON C.H., 1956. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution* 10: 1-13.
- WIEDEMANN J., 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biol. Rev.* 44: 563-602.

Manuscrit reçu le 5 décembre 2000