

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 87 (2000-2001)  
**Heft:** 4

**Artikel:** Involution croissante et Règle de Cope  
**Autor:** Guex, Jean  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-281408>

### **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:** 15.04.2026

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

## Involution croissante et Règle de Cope<sup>1</sup>

par

Jean GUEX<sup>2</sup>

*Abstract.*—GUEX J., 2001. Increasing involution and Cope's Rule. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.4: 373-379.

In this paper, we demonstrate that Cope's rule merely describes the particular case where volume increase is strictly coupled with the linear dimension of the organisms. Allometries which are frequently observed in the evolution of the organisms' morphology mean that their size, volume and surface can vary independently. The consequences of this can be summarized as follows. Volume increase not coupled with an increase of the linear dimension of the organisms generates increasing involution and/or elongation in shelly cephalopods, forams and radiolarians. Increasing of the biomineralizing surface not coupled with volume increase generates increasing complexity in the sutures and growth lines in ammonites and an increase in the complexity and number of chambers in forams.

*Keywords:* Cope's Rule, increasing involution, ammonites, radiolarians, foraminifera.

*Résumé.*—GUEX J., 2001. Involution croissante et Règle de Cope. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.4: 373-379.

Nous montrons ici que la fameuse «Règle de Cope» décrit uniquement les cas particuliers où l'accroissement phylétique de la taille des organismes est strictement couplé à un accroissement concomitant de leur dimension linéaire. Les allométries que l'on observe souvent dans l'évolution de la forme des organismes montrent que leur taille, volume et surface peuvent varier de façon indépendante. Les conséquences de ceci sont les suivantes. Un accroissement du volume qui n'est pas couplé avec un accroissement de la dimension linéaire des organismes induit un accroissement de l'involution et/ou de l'élongation chez les céphalopodes à coquille externe, chez les foraminifères et chez les radiolaires. Un accroissement de la surface biominéralisante non couplé avec un accroissement concomitant du volume induit une augmentation de

<sup>1</sup>Travail publié dans le cadre du projet 2.055220.98 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

<sup>2</sup>Institut de Géologie et Paléontologie, BFSH2, 1015 Lausanne, Suisse.

E-mail: Jean.Guex@igp.unil.ch

la complexité des lignes de sutures et de la trajectoire des stries de croissance chez les ammonites et un accroissement dans le nombre et la complexité des chambres chez les foraminifères.

*Mots clés:* Règle de Cope, involution croissante, ammonites, foraminifères, radiolaires.

## INTRODUCTION

La tendance évolutive la mieux documentée dans l'inventaire paléontologique est la fameuse «règle» de l'accroissement de taille, également connue sous le nom de «règle de Cope», du nom du vertébriste américain qui l'a décrite pour la première fois au 19<sup>e</sup> siècle (COPE 1896; voir STANLEY 1973).

Lorsqu'elle se manifeste, cette tendance à l'accroissement de taille affecte surtout les débuts de lignées évolutives et beaucoup moins souvent les fins de lignées. Celles-ci restent stables ou montrent des fluctuations de taille orientées aussi bien vers l'augmentation que vers la diminution, au gré des variations environnementales. La méconnaissance de ce fait a souvent abouti à des critiques mal fondées de la règle de Cope (GOULD 1996, 1997; JABLONSKI 1997; voir aussi THOM 1983, p.127).

Le but du présent travail est de montrer que cette règle pourrait être un cas particulier d'une règle plus générale. Les tendances évolutives majeures observables chez de nombreux groupes d'invertébrés marins donnent en effet à penser que les multiples tendances à l'involution croissante ou à la complexification apparente de certains traits ornementaux de ces organismes lui sont indirectement reliées.

## TENDANCES ÉVOLUTIVES FRÉQUENTES

Chez les ammonites du Mésozoïque, la tendance évolutive la plus fréquemment observée est celle où le groupe ancestral a un ombilic ouvert (forme évolutive) et où le groupe descendant a un ombilic fermé (involute). Cette tendance fut reconnue voilà plus de cent ans par HYATT (1889) chez des ammonites du Lias et elle s'est manifestée pour la première fois au Dévonien, dès le début de l'histoire de ce groupe (ERBEN 1966). Lorsqu'elle est totalement réalisée, cette tendance à l'augmentation du recouvrement des tours sur eux-mêmes au cours du temps aboutit à la genèse de formes lenticulaires (oxycônes), ou plus ou moins sphériques (sphaerocônes) ou encore à section déprimée (cadicônes) (fig. 1). Les ammonites montrent aussi souvent une tendance à l'augmentation de la sinuosité des stries d'accroissement et, à grande échelle, ce groupe montre clairement un accroissement de la complexité suturale au cours du temps.

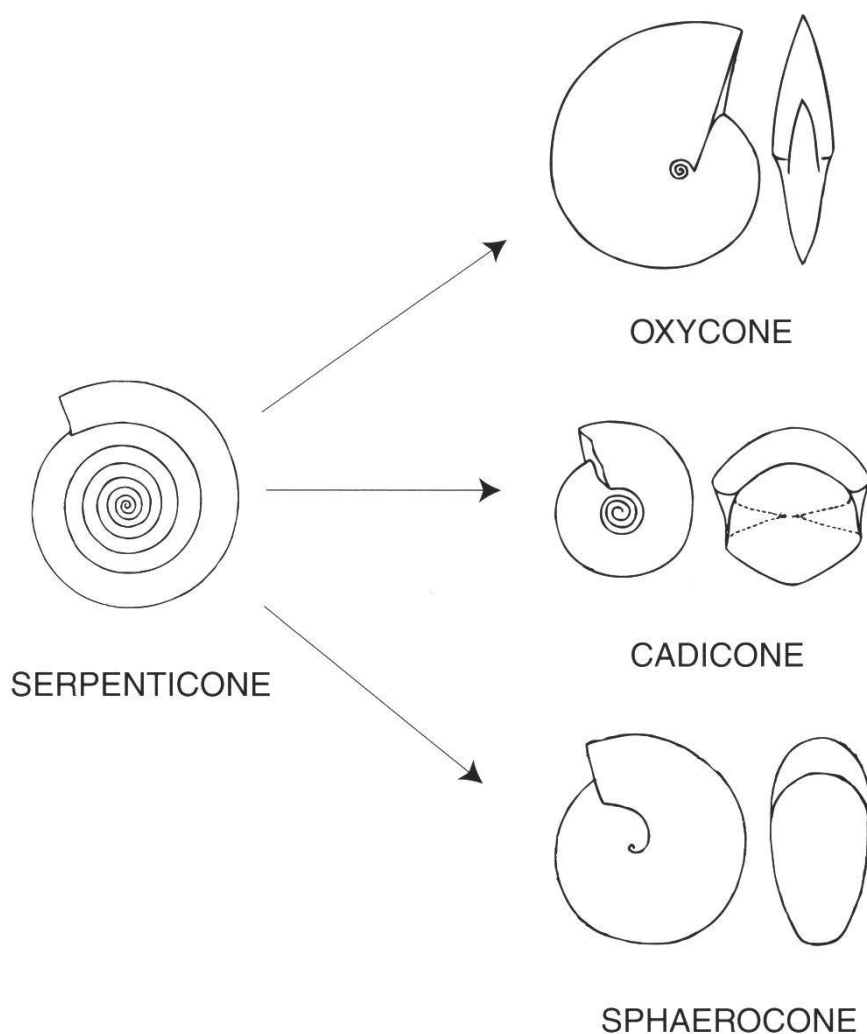


Figure 1.—Principales tendances à l'involution croissante observées chez les ammonites.

La tendance majeure à l'involution croissante observée chez les ammonites se retrouve également chez les Nautilés (SOBOLEV 1994) et chez certains Gastéropodes (RUNNEGAR 1981).

Il est intéressant de noter que cette tendance affecte également de nombreux groupes d'organismes unicellulaires comme les foraminifères benthiques et planctoniques à divers stades de leur développement (p. ex. apparition des *Orbulines*) (voir HOTTINGER et DROBNE 1988, SEPTFONTAINE 1988, ADAMS 1983, CIFELLI 1969).

Chez certains foraminifères benthiques, on observe un accroissement de l'élongation latérale (HOTTINGER et DROBNE 1988) qui correspond géométriquement au développement d'un enroulement cadicône chez les ammonites.

Dans d'autres groupes de microorganismes comme les radiolaires nassellaires on observe un phénomène analogue avec l'augmentation de la sphéricité et la diminution du nombre des segments (SANFILIPPO et RIEDEL

1970) dont l'aboutissement ultime sont la cryptocéphalisation et la cryptothoracisation (DUMITRICA 1970). Des formes globuleuses comme *Cannopilus* (GUEX 1993) apparaissent également à partir de formes plates chez les Silicoflagellidés (Chrysophytes).

Ces diverses modalités d'augmentation de la courbure des tests au cours de l'évolution sont schématisées dans la figure 2, A à E. Notons en passant que les modes de transformation évoqués peuvent être concomitant d'un accroissement de la taille des organismes.

Les spécialistes qui ont décrit les tendances évoquées ci-dessus en donnent presque toujours des explications adaptatives et morpho-fonctionnelles ad hoc. L'involution croissante observée chez les ammonites est généralement expliquée par une minimisation de la quantité de coquille nécessaire pour couvrir l'animal ou par un hydrodynamisme accru (RAUP 1967). L'antinomie entre coquilles involutes lenticulaires et coquilles sphériques semble toutefois montrer qu'il ne s'agit pas d'un mécanisme d'optimisation de l'utilisation du matériel coquiller car les formes involutes lenticulaires ou latéralement comprimées, très fréquentes dans l'enregistrement fossile, sont loin d'être optimales de ce point de vue. D'autres auteurs expliquent l'involution croissante des coquilles et la complexification des tracés suturaux par une augmentation de la résistance mécanique à la pression hydrostatique.

Chez les foraminifères benthiques, l'augmentation de la surface est supposée faciliter les échanges d'oxygène et l'augmentation de l'élongation du test augmenterait la motilité de l'animal dans le sédiment non consolidé.

En ce qui concerne l'accroissement de la taille, l'explication la plus fréquemment avancée est d'ordre culinaire (*who will be on the menu ?*) ou pseudo-statistique (*nowhere but up*).

## DISCUSSION

Ces explications ad hoc ne nous paraissent pas satisfaisantes car les tendances discutées ci-dessus s'observent dans des phyla très divers et aussi bien chez des organismes planctoniques que benthiques ou fouisseurs. Il est d'autre part bien connu qu'en lui-même, l'accroissement de taille s'avère létal, à plus ou moins court terme, dans de nombreuses lignées.

Les allométries que l'on observe souvent dans l'évolution de la forme des organismes montrent que leur taille, volume et surface peuvent varier de façon indépendante. Chez les ammonites, une augmentation du volume de l'animal qui n'est pas accompagnée d'une augmentation de la taille (p. ex. le diamètre; NB: la longueur de la loge d'habitation est souvent inconnue) va se traduire par une augmentation de l'involution. De même, une diminution de taille qui n'est pas accompagnée par une diminution du volume va également

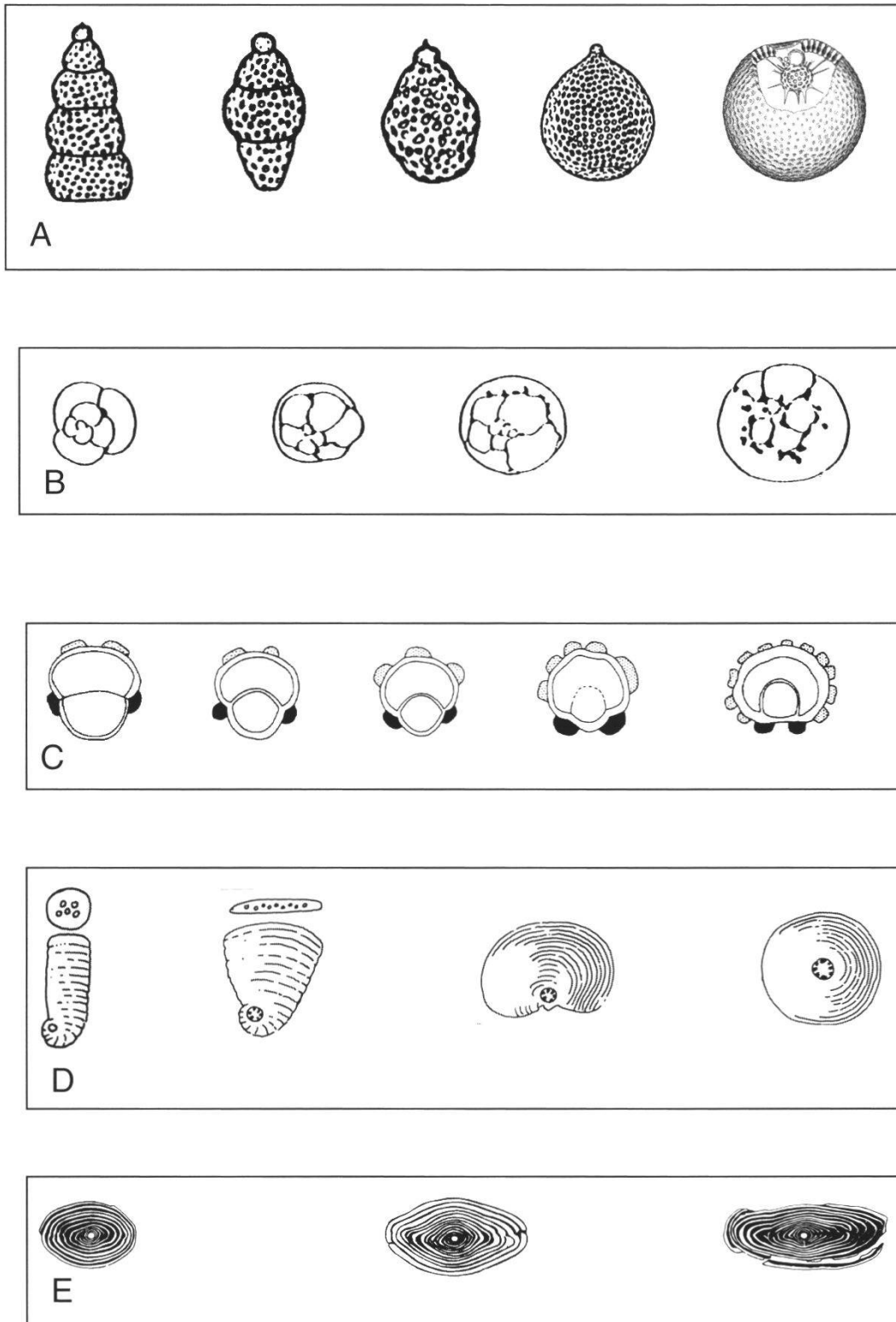


Figure 2.- A) Involution croissante aboutissant à une cryptothoracisation chez certains radiolaires nassellaires (SANFILIPPO et RIEDEL 1970, DUMITRICA 1970).

B) Involution croissante dans la lignée lignée des Orbulines (foraminifères planctoniques) (BLOW 1956).

C) Crypto-proloculinisation chez Lépidocycline (foraminifère benthique) (ADAMS 1983).

D) Involution croissante chez les Lituolidés (foraminifères benthiques) (SEPTFONTAINES 1988).

E) Augmentation de l'élongation chez les Alvéolines (foraminifères benthiques) (HOTTINGER et DROBNE 1988).

induire une augmentation drastique de l'involution. C'est sans doute un processus de ce type qui est à l'origine des petites ammonites sphaerocônes cryptogéniques du Trias inférieur.

On notera également qu'une augmentation de la surface du manteau va s'accompagner d'une augmentation de la complexité suturale ou de la flexuosité des stries d'accroissement à l'ouverture si elle n'est pas compensée par une augmentation simultanée du volume de l'animal etc.

L'involution croissante et la complexification des tests observées chez de nombreux foraminifères, gastéropodes, nautilus, radiolaires ou autres, relève probablement d'un même processus. D'un point de vue géométrique, toutes ces tendances résultent d'une augmentation de la surface biominéralisante de l'organisme. Celle-ci induit nécessairement une augmentation de la courbure des tests si elle n'est pas compensée par un accroissement de la taille.

Ces remarques nous conduisent à émettre l'hypothèse selon laquelle la «règle de Cope» n'est qu'un cas particulier d'une règle plus générale qui induit les processus d'involution croissante ou de «complexification» (accroissements de surface induisant des augmentations de courbure; p. ex. augmentation de la dimension fractale des sutures d'ammonites) évoqués ci-dessus.

L'absence de corrélation entre la taille des génomes et la complexité des organismes est actuellement bien établie (OHNO 1970, RAFF et KAUFMAN 1983). Il est malgré tout tentant (et pas contradictoire) d'expliquer l'existence des tendances évolutives orientées vers une complexification de la géométrie et de l'ornementation par un doublement sporadique de certains gènes ou groupes de gènes (OHNO 1970).

On notera finalement que OHNO (1970) a mis en évidence une corrélation inverse entre l'ancienneté géologique de certains groupes de poissons et la taille de leur génome. Selon ses recherches, les groupes actuels «primitifs» dont l'origine est la plus ancienne ont des génomes beaucoup plus grands que celui des groupes actuels apparus plus récemment. Dans notre optique, cela parle en faveur de l'hypothèse selon laquelle le ballast génétique redondant peut être perdu (ou éliminé) lors des épisodes de stress environnemental extrême de manière à ne conserver qu'un génome fonctionnel de taille réduite (GUEX 1992, 2001).

#### REMERCIEMENTS

Spela Gorican et François Reuse ont bien voulu relire le manuscrit de la présente note et je leur en suis très reconnaissant.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS C.G., 1983. Speciation, phylogenesis, tectonism, climate and eustasy: factors in the evolution of Cenozoic larger foraminiferal bioprovinces. *Syst. Assoc. Spec.* 23: 255-289.
- BLOW W.H., 1956. Origin and evolution of the foraminiferal genus *Orbulina* D'Orbigny. *Micropaleontology* 2/1: 57-70.
- CIFELLI R., 1969. Radiation of Cenozoic planktonic Foraminifera. *Syst. Zool.* 18: 154-168.
- COPE E.D., 1896. The primary factors of organic evolution. Open Court Publishing Company, Chicago.
- DUMITRICA P., 1970. Cryptocephalic and cryptothoracic Nasselaria in some Mesozoic deposits of Romania. *Rev. Roum. Géol. Géoph.* 14: 45-124.
- ERBEN H.K., 1966. Über den Ursprung der Ammonoidea. *Biological Review* 41: 641-658.
- GOULD S., 1996. Full House. Harmony Books, New York.
- GOULD S.J., 1997. Cope's rule as psychological artefact. *Nature (London)* 385: 199-200.
- 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.
- GUÉX J., 2001. Environmental stress and atavism in ammonoid evolution. *Eclogae geol. Helv.* 94/3 (sous presse).
- HOTTINGER L. et DROBNE K., 1988. Alvéolines tertiaires: quelques problèmes liés à la conception de l'espèce. *Rev. Paléobiol. Genève, Vol. Spéc.* 2: 665-681.
- HYATT A., 1889. Genesis of the Arietitidae. *Mus. Comp. Zool. Harvard Mem.* 16/3: 1-238.
- JABLONSKI D., 1997. Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature (London)* 385: 250-252.
- OHNO S., 1970. Evolution by gene duplication. Springer Verlag, New York.
- RAFF R.A. and KAUFMAN T.C., 1983. Embryos, genes, and evolution. MacMillan Publ. Co.
- RAUP D., 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonids. *J. Pal.* 41/1: 43-65.
- RUNNEGAR B., 1981. Muscle scars, shell form and torsion in Cambrian and Ordovician univalved molluscs. *Lethaia* 14: 311-322.
- SANFILIPPO A. and RIEDEL W.R., 1970. Post-Eocene «closed» theoperid radiolarians. *Micropaleontology* 16/4: 446-462.
- SEPTFONTAINE M., 1988. Vers une classification évolutive des Lituolidés (Foraminifères) jurassiques en milieu de plate-forme carbonatée. *Rev. Paléobiol. Genève, Vol. Spéc.* 2: 229-256.
- SOBOLEV E.S., 1994. Stratigraphic range of Triassic boreal Nautiloidea. *Mém. Géol. Lausanne* 22: 127-138.
- STANLEY S.M., 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution* 27/1: 1-26.
- THOM R., 1983. Paraboles et catastrophes. Flammarion.

Manuscrit reçu le 18 décembre 2001

