

L'évolution des Liparoceratidae « capricornes »
(Ammonitina, Jurassique, Lias moyen);
diversité des rythmes évolutifs.

par

Jean-Louis DOMMERGUES *

Résumé. Les Liparoceratidae « capricornes » constituent l'un des groupes d'ammonites les plus importants au Carixien (Lias moyen) dans le Nord-Ouest de l'Europe. Ils apparaissent brusquement dans les successions fossilifères au sommet de la sous-zone à Valdani. Les premières espèces de la lignée, *Beaniceras centaurus* (d'Orb.) puis *B. rotundum* (Buck.) montrent d'une part des caractères paedomorphiques très accusés et d'autre part une protérogenèse. Les Liparoceratidae « capricornes » se séparent de la branche conservatrice des Liparoceratidae (*Liparoceras* sensu stricto) par une succession d'événements évolutifs rapides (au sens géologique) qui résultent sans doute de spéciations par « effet fondateur ». Cette première phase de l'évolution de la lignée est assez brève; au-delà, on observe, sur une période beaucoup plus longue, des mécanismes évolutifs plus progressifs qui contribuent à l'ajustement adaptatif des populations. Cet exemple souligne l'importance de la diversité des processus et des rythmes évolutifs.

Abstract. The "capricorn" liparoceratids constitute one of the most important groups of ammonites in the North-West European area during the Carixian. They appeared suddenly in the upper part of Valdani subzone. The first species of the lineage *Beaniceras centaurus* shows on the one hand, very predominant paedomorphic characters (progenesis) and, on the other hand, a typical proterogenesis; indeed, platycone morphology and "capricorn" ornamentation appear first in the inner whorls of the first species *B. centaurus*. The "capricorn" liparoceratids seem to isolate themselves from the conservative branch of the family through a succession of rapid evolutionary processes ("founder principle" speciations ?). This first stage of the lineage evolution is rather short; after, during a much longer stage, we observe predominant phyletic processes; which contribute to the adaptative adjustment of the populations. This example shows the importance of the diversity of tempo and processes in evolution. Phyletic and punctuated processes appear highly related and they contribute together to the lineage success.

Les Liparoceratidae « capricornes » apparaissent brutalement au Carixien moyen dans la région nord-ouest européenne. Ces formes vont occuper rapidement une place très importante au sein des faunes d'ammonites et devenir presque exclusives au Carixien supérieur. Leur histoire évolutive semble s'être déroulée uniquement dans la région nord-ouest européenne qui était nettement isolée géographiquement au Lias moyen (Dommergues, à l'impression).

Les faunes de cette province paléogéographique sont maintenant bien connues grâce à de nombreuses études récentes et, de ce fait, les Liparoceratidae « capricornes » sont un matériel de choix pour l'étude des rythmes évolutifs. Au Carixien moyen et supérieur, les Liparoceratidae sont représentés par deux groupes phylétiques distincts : des formes sphaerocônes d'une part (fig. 1 et 3) et des formes « capricornes », platycônes, d'autre part (fig. 1 et 3). Ces dernières (*Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*) ont une ornementation formée de côtes simples et robustes, leur ligne de suture est relativement peu découpée. Ces caractères diffèrent fortement de ceux des Liparoceratidae sphaerocônes (*Viciniodiceras*, *Liparoceras* et *Becheiceras*) chez lesquels on note au contraire

une coquille involute (ombilic réduit) et globuleuse portant une ornementation complexe de côtes divisées et tuberculées; leur ligne de suture est profondément incisée. Ce type sphaerocône correspond à un ensemble phylétique très homogène et très conservateur qui est connu depuis le Carixien inférieur (*Viciniodiceras*) et qui persiste jusqu'au Domérien moyen (*Becheiceras*). Les formes « capricornes » s'enracinent parmi les Liparoceratidae sphaerocônes mais, contrairement à ces derniers, elles constituent un groupe à évolution très dynamique; elles apparaissent brusquement avec *Beaniceras centaurus* (d'Orb.) au Carixien moyen (fig. 3). A partir de cette espèce, un cheminement évolutif conduit rapidement à une spécialisation de plus en plus accusée. D'après la documentation fossile, l'histoire évolutive des Liparoceratidae « capricornes » ne semble s'accompagner d'aucune multiplication de lignée; elle présente donc en ce sens une image d'anagenèse. Toutefois, une analyse critique des données paléontologiques et biostratigraphiques révèle un cheminement évolutif irrégulier qui montre des périodes de crises dont l'interprétation est toujours délicate mais dont la fréquence et l'ampleur soulignent l'importance évolutive.

* Facultés Catholiques et Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 11, 25, rue du Plat, 69288 Lyon Cedex 02.

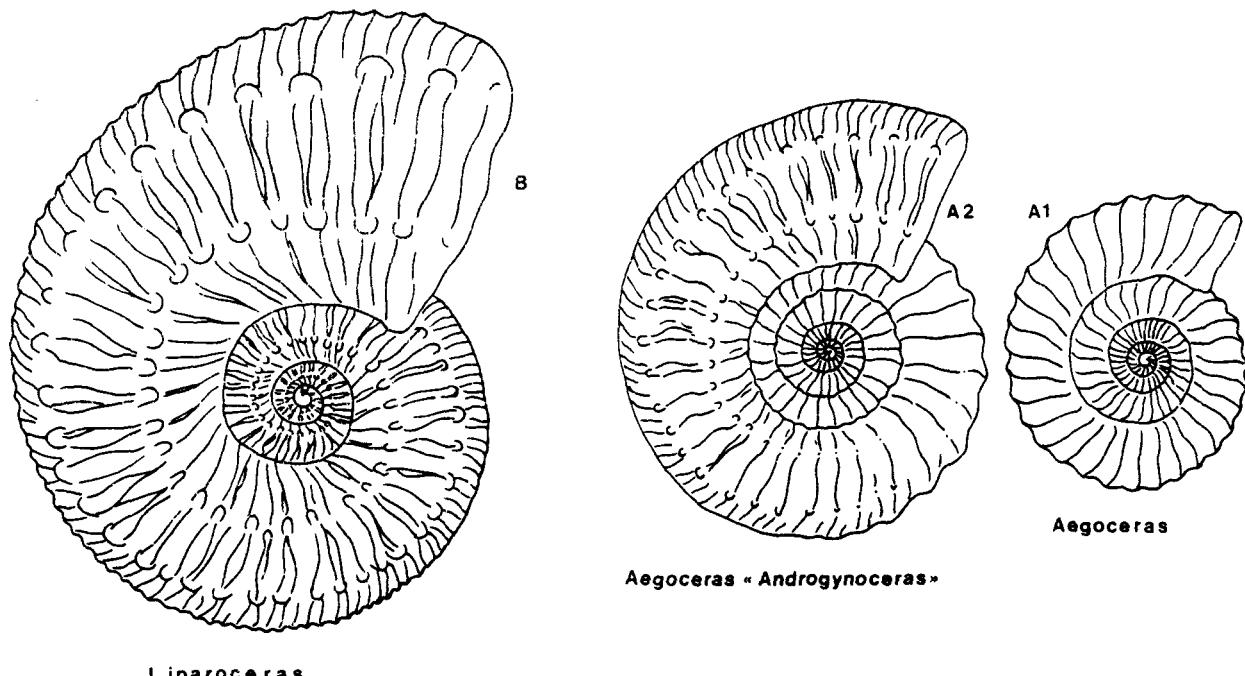


FIG. 1. — Les principaux types morphologiques et ornementaux chez les Liparoceratidae.
A : Formes « capricornes » (*Aegoceras*) : A1) — Morphe « capricorne » typique; A2) — Morphe « Androgynoceras ».
B : Formes sphaerocônes (*Liparoceras*).

I. Les principales tendances évolutives.

L'histoire des Liparoceratidae « capricornes » est largement contrôlée par des processus paedomorphiques (Gould, 1977). La première espèce de la lignée, *Beanice-ras centaurus* (d'Orb.) (fig. 2 et 3) montre, d'une part, dans les tours internes, une ornementation originale et nouvelle qui annonce déjà le style « capricorne »; la loge d'habitation par contre, conserve la livrée ancestrale de type *Liparoceras* (fig. 1 et 3). Cette espèce présente donc une progenèse au sens de Gould (1977) (raccourcissement très important du développement somatique) associée à une protérogenèse (apparition d'un caractère nouveau dans les tours internes). La suite du déroulement évolutif de la lignée (fig. 2 et 3) devient néoténique (Gould, 1977). En effet, l'ornementation simplifiée qui est apparue dans les tours internes de l'espèce ancestrale *B. centaurus*, va occuper une place de plus en plus importante du développement somatique chez les espèces plus récentes; parallèlement à cette tendance, on observe une augmentation de la taille adulte qui atteint un maximum dans la base du Carixien supérieur avec *Aegoceras maculatum* (Y. et B.) (fig. 2 et 3).

Chez la grande majorité des individus (morphe « capricorne » typique), le développement somatique et le stade ontogénétique de l'ornementation « capricorne » ont approximativement la même durée; ainsi, l'ornementation de type *Liparoceras* n'apparaît pas ou est à peine marquée en fin de croissance (fig. 1 et 2). Chez des exemplaires beaucoup plus rares (morphe « Androgynoceras ») on observe un développement somatique anormalement long, souvent associé à un léger raccourcissement

du stade néoténique à ornementation « capricorne »; on observe ainsi, en fin de croissance, la réapparition de l'ornementation ancestrale de type « *Liparoceras* » (fig. 2). Ce phénomène doit correspondre à un polymorphisme physiologique affectant le contrôle hormonal de la croissance, dont l'origine ne semble pas d'ordre sexuel. Dans certains cas exceptionnels, les « *Androgynoceras* » pourraient être interprétés comme des hybrides interspécifiques entre un Liparoceratidae sphaerocône et une forme « capricorne ». L'hypothèse proposée par Callomon (1963 et 1980), d'un dimorphisme sexuel comprenant, d'une part (morphe macroconche) les Liparoceratidae sphaerocônes et les « *Androgynoceras* » et, d'autre part (morphe microconche) les seules formes « capricornes », ne résiste pas à l'analyse des données biostratigraphiques et paléontologiques; en effet, l'histoire évolutive des formes sphaerocônes et celle des formes « capricornes » sont totalement indépendantes et leurs tendances évolutives totalement divergentes (fig. 3); d'autre part, les Liparoceratidae « capricornes » s'éteignent au Carixien terminal, donc bien avant l'extinction des dernières formes sphaerocônes au Domérien moyen.

En dehors des processus paedomorphiques étudiés plus haut, l'histoire phylétique des Liparoceratidae « capricornes » montre également, au cours du temps, des modifications importantes de la densité et du style de la costulation; toutefois, ces tendances évolutives ne semblent pas résulter d'hétérochronie du développement ontogénique et elles ne modifient jamais le type général d'ornementation qui reste fondamentalement « capricorne ».

II. Les rythmes évolutifs.

L'apparition de *Beaniceras centaurus* dans la partie supérieure de la sous-zone à Valdani est un phénomène instantané au sein des séries sédimentaires étudiées (fig. 3) (Dean *et al.*, 1961; Dommergues et Mouterde, 1978; Schlatter, 1980). Pour cette espèce, l'hypothèse d'une origine allopatrique lointaine suivie d'une migration vers la province nord-ouest européenne paraît très peu probable; en effet, le foyer évolutif des Liparoceratidae « capricornes » semble bien limité à la région celto-souabe et à ses abords immédiats. Aussi c'est plutôt l'hypothèse d'un remaniement génétique rapide (au sens géologique) à partir d'une petite population fondatrice de *Liparoceras* qui peut être proposée pour expliquer l'origine de *B. centaurus*; en effet, bien qu'on ne puisse pas tester directement ce modèle, il rend bien compte des observations biostratigraphiques. *Beaniceras centaurus* persiste ensuite sans évolution apparente durant trois horizons biostratigraphiques (Dommergues, 1979); cette durée est longue (environ 500 000 ans) pour des Ammonitina de la région nord-ouest européenne au Lias moyen, mais elle est néanmoins très brève par rapport à la durée des stases généralement proposées pour les mollusques marins.

Beaniceras centaurus disparaît brusquement dans les successions fossilières et il est rapidement remplacé par *B. rotundum* (Buck.); cette forme de très petite taille est encore nettement progénétique (fig. 2 et 3) mais elle présente des particularités ornementales remarquables, caractérisées notamment par la disparition totale de l'ornementation de type *Liparoceras* sur la loge d'habitation (fig. 2 et 3) et un épaississement des côtes. Le relais entre *Beaniceras centaurus* et *B. rotundum* semble à nouveau pouvoir être interprété comme le résultat d'une spéciation par « effet fondateur ».

Après *Beaniceras rotundum*, les Liparoceratidae « capricornes » disparaissent temporairement des séries fossilières (Dommergues, 1979) où ils sont remplacés par un peuplement presque monospécifique à *Acanthopleuroceras lepidum* (T. et T.) qui sépare les derniers *B. rotundum* des premiers *B. luridum* (Simp.). *A. lepidum* est une Ammonitina platycône à ornementation vigoureuse qui appartient aux Acanthopleuroceratinæ, sous-famille totalement indépendante des Liparoceratidae. L'acmée d'*A. lepidum* a provoqué un effondrement bref mais drastique des populations de *Beaniceras*. A cette crise écologique succède un réajustement évolutif important; en effet, par sa morphologie, son ornementation et surtout par sa variabilité, *Beaniceras luridum* peut être considéré comme la première espèce nettement « capricorne ». Pour les formes plus anciennes, *B. rotundum* mais surtout *B. centaurus*, il serait plus rigoureux de parler d'espèces « précapricornes ». En effet, à partir de *Beaniceras luridum*, l'évolution néotérique, étudiée dans le paragraphe précédent, est suffisamment bien exprimée pour que les morphes « Androgynoceras » soient systématiquement représentés au sein des populations; l'existence de tels morphes, inconnus chez les toutes premières espèces de la lignée, semble en effet dépendre directement du caractère fortement néotérique des espèces chez lesquelles on les observe. Les documents paléonto-

logiques ne permettent pas d'observer le processus de spéciation dont est issu *B. luridum*, mais il est vraisemblable que la réduction des effectifs a favorisé des phénomènes évolutifs rapides au sens géologique, le bottleneck effect (Stanley, 1979) pourrait notamment être invoqué. A partir de *Beaniceras luridum*, l'évolution des Liparoceratidae « capricornes » semble régie par des processus assez différents de ceux proposés pour les formes plus anciennes; en effet, on observe plusieurs crises évolutives (l'une au passage de *Beaniceras luridum* à *Aegoceras maculatum* (Y. et B.), l'autre au passage *A. maculatum* à *A. capricornus* (Schlot.) (fig. 3 et 4)), mais il ne semble pas possible pour les interpréter de faire appel à un modèle ponctué sans de nombreuses réserves. En effet, si ces réajustements adaptatifs, d'amplitude assez modeste, paraissent relativement rapides, il est parfois possible de recréer entre les principales populations quelques exemplaires assez rares qui correspondent peut-être à des peuplements intermédiaires peu abondants. Malheureusement, l'impossibilité de collecter de véritables populations, statistiquement fiables dans ces niveaux intermédiaires rend encore incertaine l'interprétation de ce matériel. Le niveau à *A. lataecosta* (Sow.) proposé sur la figure 4 en est un exemple très caractéristique. En fonction des données dont nous disposons actuellement, de tels événements semblent correspondre plus à des périodes de trachytélie (Simpson, 1953) qu'à des processus évolutifs de type ponctué. L'histoire des Liparoceratidae « capricornes » se poursuit par une phase à évolution nettement graduelle; en effet, entre *Aegoceras capricornus* (α) et *A. capricornus* (γ) (fig. 3 et 4) on observe en succession stratigraphique dans des régions géographiques différentes une transition évolutive très progressive. Elle porte essentiellement sur les caractères de l'ornementation; ainsi, la densité de la costulation dans les tours internes analysée dans la fig. 4 montre une augmentation régulière au cours du temps. La tendance se poursuit d'ailleurs chez les espèces plus tardives qui présentent dans les tours internes une densité d'ornementation très élevée. Ces dernières espèces, *Oistoceras sinuosiforme* (Spath), puis *O. sigulinum* (Simp.) sont en plus caractérisées par la présence d'une costulation en chevron sur la région ventrale, particularité d'ailleurs nettement plus développée chez *O. sigulinum*. Il est malheureusement impossible d'observer le détail des processus évolutifs qui relient entre elles les dernières espèces de la lignée; en effet, aucun des gisements étudiés n'a fourni des informations suffisamment continues pour permettre une interprétation réellement fiable; la poursuite de processus évolutifs à dominante graduelle, comprenant des phases de trachytélie, semble néanmoins probable.

Conclusions

L'évolution des Liparoceratidae « capricornes » paraît donc s'être déroulée selon deux modèles distincts intervenant successivement. La percée évolutive de la lignée semble résulter d'une suite d'événements rapides (au sens géologique) que l'on peut interpréter de façon assez satisfaisante comme des spéciations par effet de fonda-

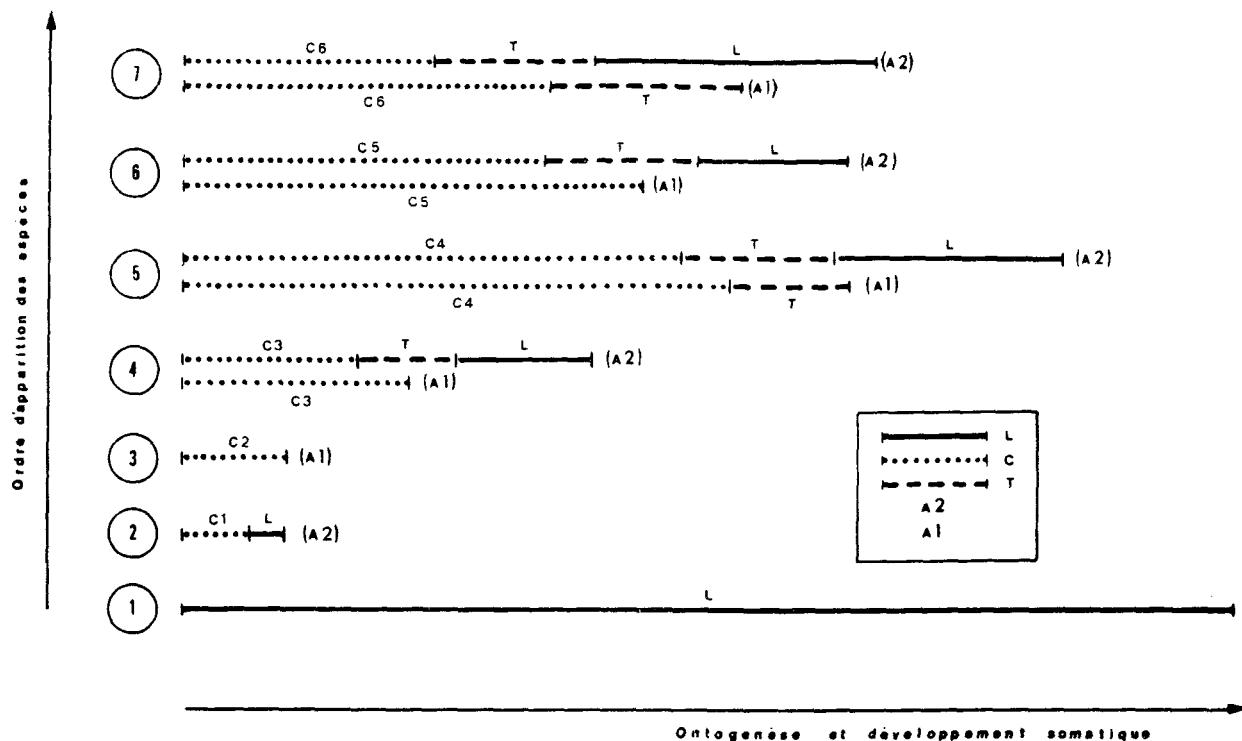


FIG. 2. — Comparaison de l'ontogenèse et de la phylogénie chez les Liparoceratidae « capricornes ».

Les espèces sont citées en ordre stratigraphique : 1) *Liparoceras* sp.; 2) *Beaniceras centaurus* (d'Orb.); 3) *B. rotundum* (Buck.); 4) *B. luridum* (Simp.); 5) *Aegoceras maculatum* (Y. et B.); 6) *A. capricornus* (Schlot.); 7) *Oistoceras figulinum* (Simp.).

La longueur de chaque segment est proportionnelle à la part du développement somatique occupé par chaque stade de croissance; pour chaque espèce la somme des segments est proche de la taille d'un individu adulte.

L : Ornancement de type *Liparoceras*; C : Ornancement de type « capricorne »; T : Ornancement intermédiaire entre les deux types précédents.

A1 et A2 : voir légende de la figure 1.

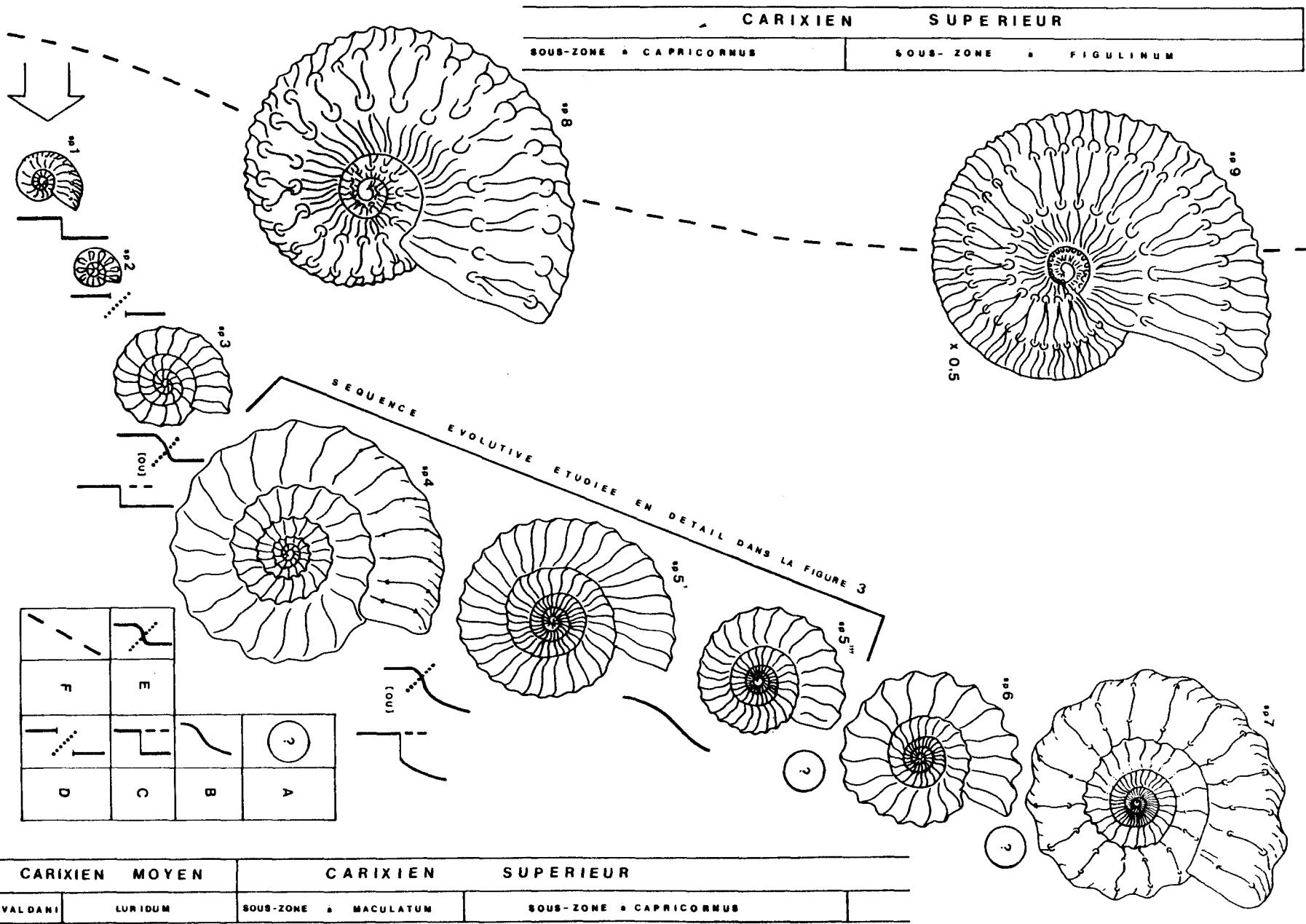
teur (Mayr, 1970). L'apparition de ces formes pionnières correspond à la conquête d'une niche écologique très nouvelle pour les Liparoceratidae. Cette niche était déjà partiellement occupée par les *Acanthopleuroceras* lors de l'apparition des premiers peuplements de *Beaniceras*. La progenèse très accusée de ces derniers a évité qu'ils se trouvent en concurrence trop directe avec les *Acanthopleuroceras*, formes très spécialisées et de taille nettement plus élevée. Il est probable que les premiers Liparoceratidae « capricornes » furent situés dès leur apparition dans un contexte de compétitions inter-spécifiques atténuées, capable de compenser les éventuelles déficiences adaptatives qui semblent presque inévitablement liées au processus de spéciation par effet de fondateur. Ce contexte écologique et évolutif très particulier a dû permettre aux premiers *Beaniceras* de bénéficier d'innovations morpho-fonctionnelles importantes, telle une morphologie à tendance platycône et une ornementation

simplifiée, sans subir immédiatement une concurrence trop rigoureuse. De telles conditions ont dû cesser relativement rapidement, car on observe ensuite une période où les processus évolutifs paraissent plus graduels et qui correspondrait à une phase d'ajustements adaptatifs. Cette période reste néanmoins souvent marquée par de brèves crises durant lesquelles la vitesse d'évolution semble s'accélérer considérablement (tachytélie). Le schéma envisagé ici pour l'évolution des Liparoceratidae « capricornes » rappelle, à une échelle plus modeste, le modèle proposé par Valentine (1980) pour l'apparition des principaux phylum au début du Phanérozoïque. L'application d'un tel modèle semble particulièrement justifié lorsque les groupes étudiés montrent un grand dynamisme évolutif lié à la conquête rapide de niches écologiques nouvelles (radiation adaptative); c'est notamment le cas pour les Ammonitina au Lias moyen.

FIG. 3. — Les principales tendances évolutives chez les Liparoceratidae au Carixien moyen et supérieur.

A à F : les modèles d'évolution proposés. — A : pas d'hypothèse, manque d'information; B : évolution phylétique graduelle; C : spéciation par « effet fondateur »; D : spéciation par « bottleneck effect »; E : évolution phylétique accélérée avec réduction d'effectif; F : lignée non étudiée en détail.

Sp. 1 à sp. 9 — les principales espèces : 1) *Beaniceras centaurus*; 2) *B. rotundum*; 3) *B. luridum*, 4) *Aegoceras maculatum*; 5) *A. capricornus* α et γ ; 6) *Oistoceras sinuosiforme*; 7) *O. figulinum*; 8) *Liparoceras* gr. *kilsbiense*; 9) *Becheiceras gallicum*.



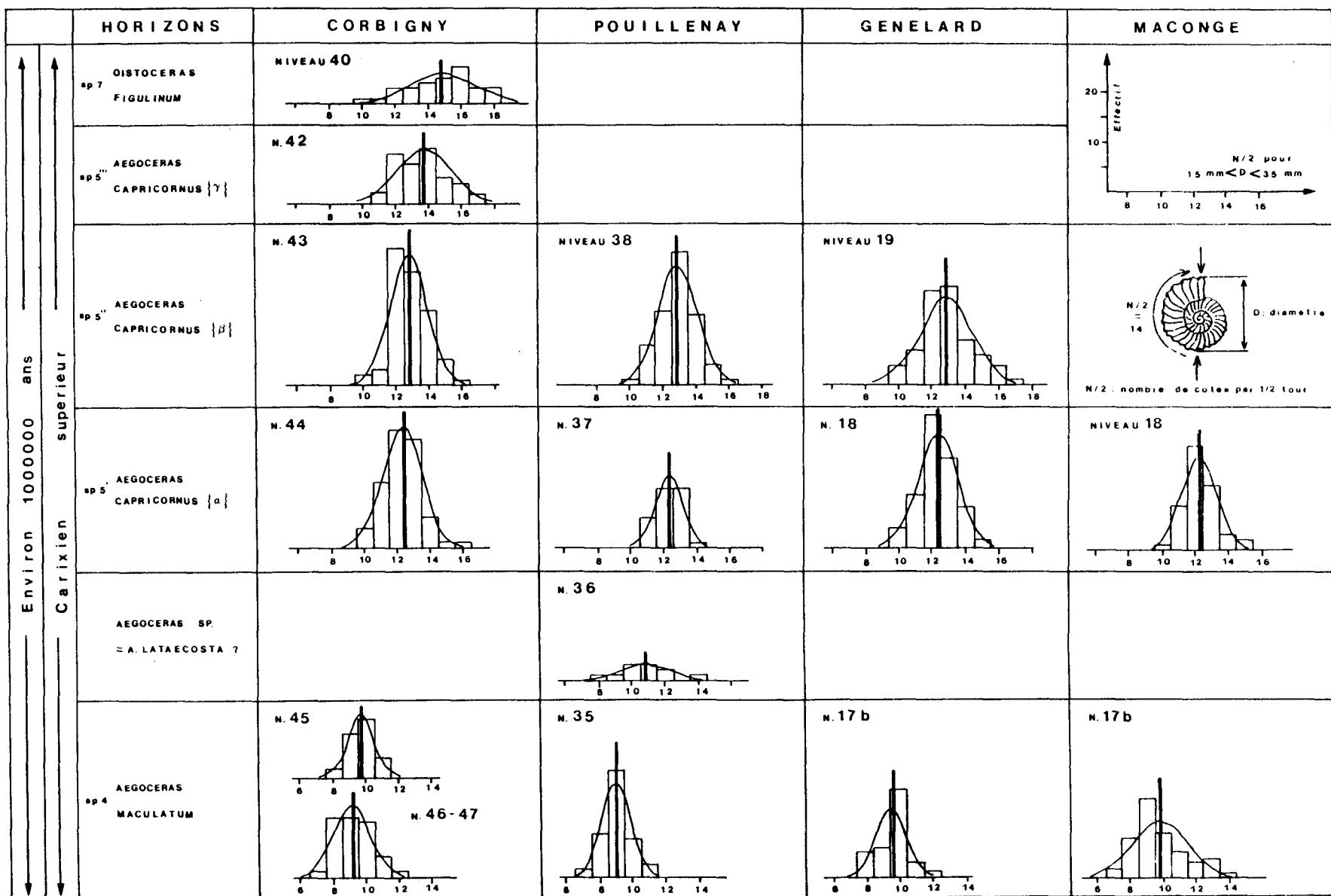


FIG. 4. — Variation de la densité de la costulation dans les tours internes des Liparoceratidae « capricornes » au Cargien supérieur. Comparaison par histogrammes des successions observées dans quatre gisements de Bourgogne (France) : Corbigny (Nièvre), Pouillenay (Côte-d'Or), Génelard (Saône et Loire), Maconge (Côte d'Or); ces quatre gisements répartis sur environ 10 000 km², font partie d'un même bassin de sédimentation.
Sp. 4 à sp. 7 : les codes des espèces correspondent à ceux de la Fig. 3.

Bibliographie

- CALLOMON J.H. (1963). - Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Trans. Leicester lit. phil. Soc.*, Leicester, vol. 57, p. 21-56.
- CALLOMON J.H. (1980). - Dimorphism in Ammonoids. In : HOUSE M.R. and SENIOR J.R., The Ammonoidea. London, Academic Press édit., p. 257-273.
- DEAN W.T., DONOVAN D.T. and HOWARTH M.K. (1961). - The liassic ammonite zones and subzones of the North-West European province. *Bull. Brit. Mus. (N.H.)*, London, Geologie, vol. 4, n° 10, p. 437-505, 13 pl.
- DOMMERGUES J.L. (1979). - Le Carixien bourguignon: Biostratigraphie, Paléogéographie, Approches paléontologique et sédimentologique. *Thèse 3^e cycle Univ. Dijon*, 195 p., 52 fig., 52 tab., 9 pl.
- DOMMERGUES J.L. et MOUTERDE R. (1978). - Les faunes d'Ammonites du Carixien inférieur et moyen du gisement des Cottards (Cher). *Geobios*, Lyon, n° 11, fasc. 3, p. 345-365, 4 fig., 3 pl.
- GOULD S.J. (1977). - Ontogeny and Phylogeny. Harvard Univ. Press édit., Cambridge Mass., 501 p., 71 fig.
- MAYR E. (1970). - Populations, Species and Evolution. Harvard Univ. Press édit., Cambridge Mass., 453 p.
- SCHLATTER R. (1980). - Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Unter-Pliensbachium in Typusgebiet (Pliensbach, Holzmaden und Nürtingen; Württemberg, SW - Deutschland). *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Stuttgart, ser. B, n° 65, 261 p., 40 fig., 23 pl.
- SIMPSON G.G. (1953). - The Major Features of Evolution. Columbia Univ. Press édit., New York, 434 p., 52 fig.
- SPATH L.F. (1938). - A catalogue of the Ammonites of liassic family Liparoceratidae. *British Museum (N.H.)* édit., London, 191 p., 17 fig., 26 pl.
- STANLEY S.M. (1979). - Macroévolution, pattern and process. Freeman and Co. édit., San Francisco, 332 p., 102 fig.
- VALENTINE (1980). - L'origine des grands groupes d'animaux. *La Recherche*, Paris, n° 112, p. 666-674.