



Les méduses fossiles et leur évolution

Jacqueline GOY

Attachée scientifique, Institut océanographique, Fondation Albert I^{er}, Prince de Monaco

Anne RIGADE

Historienne et géographe

Jean-Paul SAGON

Ex maître de conférences en géologie à Sorbonne Université, Paris

Trouver des méduses fossiles vieilles de 370 millions d'années, dans un gisement déjà géologiquement reconnu de la profonde rade de Brest [1, 2], autorise une comparaison avec le célèbre site d'Ediacara en Australie (575 Ma), même si 200 millions d'années et presque 20 000 km séparent aujourd'hui ces deux emplacements. Toutefois, on peut se poser la question sur cette juxtaposition antinomique de « méduse » et de « fossile », car il est difficile de concevoir qu'un organisme mou, renfermant 95 % d'eau, puisse se fossiliser, mou c'est-à-dire sans squelette, sans carapace et sans test. Et pourtant, les méduses sont citées dans l'un des plus anciens sites, celui d'Ediacara, dans des sédiments précambriens de l'Australie méridionale au nord d'Adélaïde. Elles apparaissent sous forme d'un bourrelet parfaitement circulaire qui pourrait figurer l'anneau musculaire marginal commun à toutes les espèces et particulièrement développé chez les Scyphoméduses-Scyphozoa, d'où le nom de *Cyclomedusa*. Elles y sont suffisamment abondantes pour avoir marqué cette période souvent appelée « l'âge des méduses », avec même une reconstitution proposée par la Smithsonian Institution (photo 1).



Photo 1. Diorama de la vie marine d'Ediacara, Smithsonian Institution.
Source : Life in the Ediacaran Sea. Cliché Ryan Somma. [16]

Ces empreintes, que l'on attribue aux méduses, datent donc aussi de cette époque l'apparition supposée des Cnidaires, accompagnés d'une faune déjà diversifiée. Mais la grande période d'explosion des méduses est le Jurassique comme le rappelle Jean Bouillon [3] avec les grands sites célèbres de Solnhofen en Allemagne, et de Cerin au sud du Jura français. S'il n'est pas aussi spectaculaire en nombre de spécimens et en conservation, ce site breton est néanmoins intéressant.

Description du site

Situé sur la commune de Plougastel-Daoulas, le site fossilifère est localisé au sud-est du hameau de Penavern, en rive ouest de l'anse de Penfoul. Cette rive est limitée par une falaise de 5 à 10 m de hauteur dont la base est constituée par des schistes noirs. Ces schistes noirs sont datés du Dévonien supérieur, plus précisément du début du Famennien (370 Ma), ceci grâce à des mollusques bivalves et céphalopodes [1, 2, 6]. La formation schisteuse renferme des nodules ovoïdes ou de forme lenticulaire biconvexe, dont la taille varie de 5 à 20 cm. Ce sont essentiellement ces nodules qui renferment des fossiles, d'où leur intérêt. Ils se détachent aisément de la falaise lors des tempêtes ou des grandes marées, et s'accumulent sur l'estran.

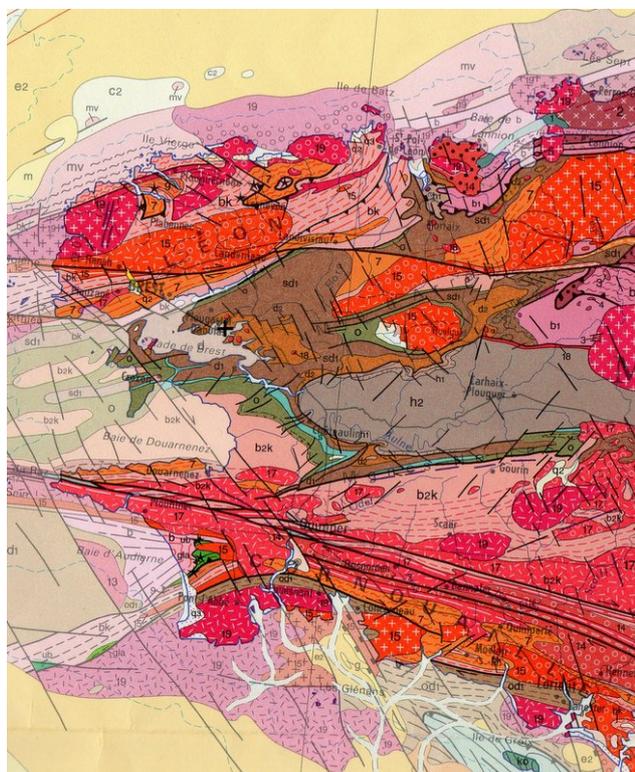


Figure 1. Finistère : le site fossilifère est indiqué par +.

À droite : carte du Finistère, reproduite d'après la carte géologique de la France à 1/1 000 000, éditée par le Bureau de recherches géologiques et minières (1996). [6]

À gauche : Carte géologique du Massif armoricain, par L. Chauris. [9]

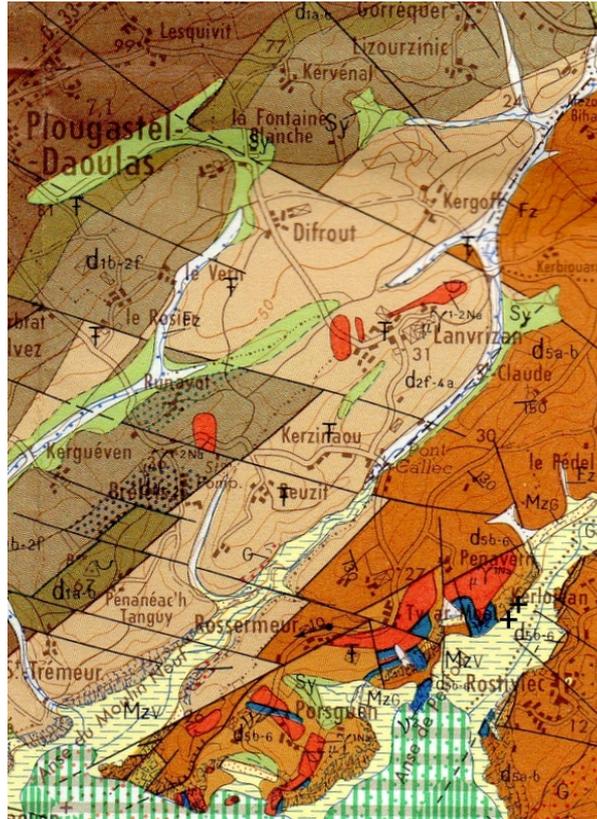


Figure 2. Le site fossilifère de l'anse de Penfoul est indiqué par ++.

Les terrains indiqués par une couleur ocre jaune, formant une falaise au-dessus du site fossilifère, appartiennent au Dévonien supérieur, plus précisément au Frasnien supérieur et au Famennien inférieur. Ils sont identiques à ceux de Porsguen.

Extrait de la carte géologique Brest à 1/50 000, éditée par le Bureau de recherches géologiques et minières (1980). [7]

Nature lithologique

Les schistes noirs proviennent de la transformation, lors de la tectonique hercynienne, de sédiments argileux riches en matière organique. Les argiles initiales, plus ou moins mêlées à des grains de quartz, ont été transformées pour former une association de muscovite, de chlorite, de pyrophyllite, tandis que le carbone de la matière organique a cristallisé sous forme de graphite. Les nodules se sont formés après le dépôt des sédiments au cours de la diagenèse. Ils peuvent être entièrement pyriteux et dépourvus de fossiles ou, et c'est le cas le plus fréquent, pyriteux, siliceux et graphiteux. Ce sont ces derniers qui sont fossilifères. Très durs, ces nodules n'ont pas été affectés par la schistosité (générée lors des plissements et déformations durant l'orogénèse hercynienne), qui ne les traverse pas mais les contourne. La schistosité est un débit en feuillets ; elle est indépendante de la stratification. Les fossiles contenus dans ces nodules ont donc été protégés des déformations. Ils sont représentés principalement par des Céphalopodes Goniatites et Orthocères et par des Bivalves [1], associés à des restes végétaux et à ce qui semble bien être des Méduses.

Conditions de dépôt des sédiments

Au Dévonien supérieur, cette région appartenant au domaine Centre Armoricain est située sur la micro-plaque Armorica (figure 3), détachée du super-continent Gondwana à la fin de l'Ordovicien. Après avoir migré vers le nord, cette micro-plaque se situait à 15° de latitude sud, très proche de l'équateur. La sédimentation des argiles s'est donc effectuée dans une mer chaude, voisine de 15 °C pour l'océan profond. Dans les eaux superficielles, une activité biologique intense a entraîné une forte consommation d'oxygène. Sous la tranche d'eau le milieu s'est appauvri en oxygène, notamment au niveau des sédiments littoraux, donc peu profonds. Après la mort des organismes, leurs constituants chimiques ont été en partie préservés grâce aux conditions anoxiques régnant dans les sédiments riches en matière organique (futurs schistes noirs). La présence de graphite issu de la transformation du carbone organique et celle de pyrite, à la fois dans les schistes et les nodules, témoigne du caractère réducteur de ce milieu de sédimentation. Par ailleurs, le caractère anoxique a pu être accentué par le dépôt des sédiments dans un bassin épicontinental plus ou moins fermé par un seuil empêchant une communication facile avec le large. La présence d'une paléoflore témoigne de la proximité de terres émergées qui dessinent une paléomarge.

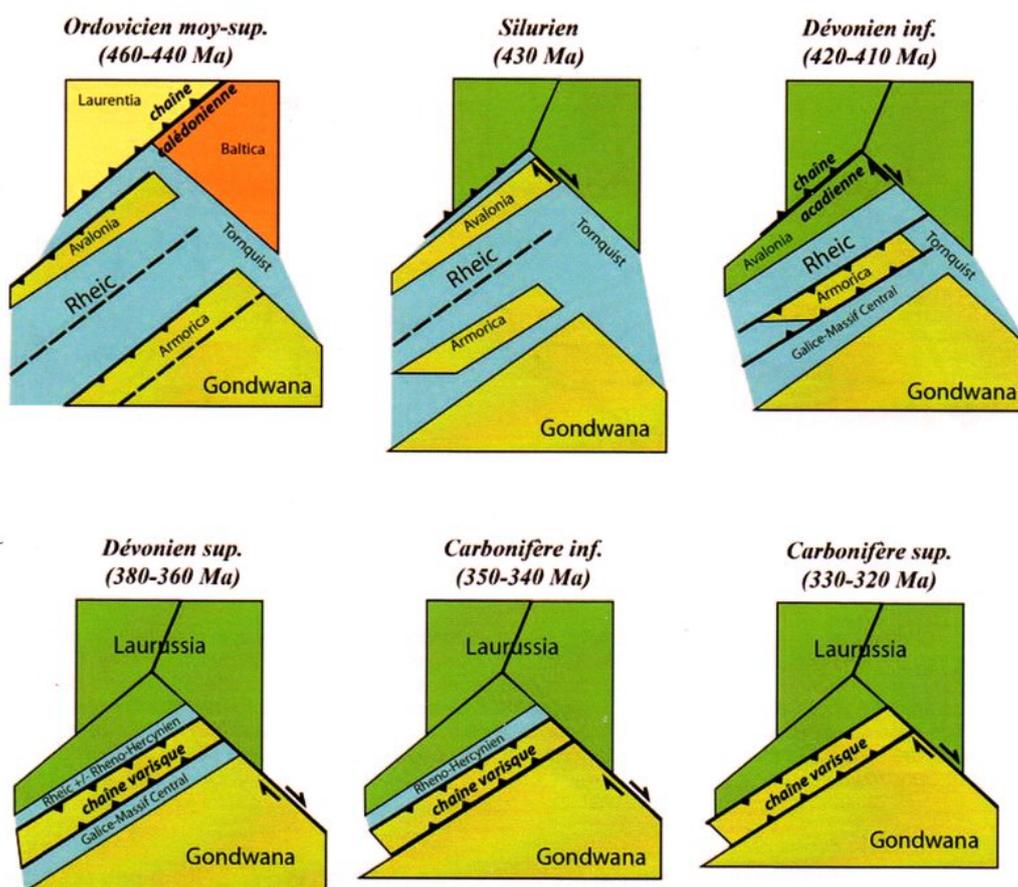


Figure 3. la plaque Armorica au cours du Paléozoïque (in Ballèvre et al. [2])

Fossilisation des méduses

Les méduses colonisent toutes les eaux marines et douces, et toute la colonne d'eau depuis la surface jusqu'aux abysses. Quand elles meurent en pleine eau, elles participent à la neige planctonique qui descend lentement et contribue à nourrir la faune benthique ; elles ne se fossilisent pas. En revanche, ce sont les formes littorales qui sont intéressantes.

Dans les nodules du site breton, la fossilisation s'opère dans des sédiments à grains fins laissant une empreinte circulaire qui permet de reconnaître une méduse de type *Cyclomedusa* comme à Ediacara (photo 2).



Photo 2. Méduse du type *Cyclomedusa* du site breton.

Un autre nodule a servi de moule à une forme circulaire avec au centre une structure qui pourrait correspondre aux quatre troncs des bras oraux d'une Rhizostomidae (photo 3).



Photo 3. Méduse du type Rhizostomidae du site breton.



Comparaison avec le gisement de Cerin

Les gisements du Jurassique ont reçu un autre type d'explication pour leur fossilisation, tant les structures morphologiques ont été bien conservées comme à Cerin [10], ce qui implique que le milieu soit peu perturbé. Le scénario proposé par J.-C. Gall [11] tente d'expliquer la conservation de ces animaux. On peut y ajouter la comparaison avec les observations actuelles.

Ainsi, lors d'une pullulation actuelle, en général monospécifique, le flux dépose sur la plage un cordon de méduses, c'est la laisse de mer aux méduses, cordon recouvert aussitôt par la vague suivante, ce qui forme une sorte de faciès à méduses. Encore à l'agonie, ce matériel biologique attire des bactéries opportunistes, souvent des cyanobactéries, qui par leur rapide prolifération entourent chaque animal d'une sorte de gangue mucilagineuse, un voile microbien, le biofilm qui réalise un linceul préservant la forme du corps. Cette préservation est presque instantanée, et Gall [11] insiste sur le rôle essentiel de l'activité bactérienne pour la préservation et la minéralisation de ces corps mous. En Bretagne, dans les sédiments du Dévonien supérieur, la réduction bactérienne des sulfates de l'eau de mer a entraîné une libération du soufre qui s'est combiné au fer ferreux (Fe^{2+}) pour donner de la pyrite, le milieu étant devenu très anoxique.

En poursuivant la comparaison, ces fossiles pourraient marquer les zones d'accumulation le long de la côte, marquer ainsi les limites d'un ancien rivage marin. Cette paléogéographie est précieuse pour suivre les modifications des contours des océans.

Évolution des méduses

Les méduses ont toujours été considérées comme les animaux pluricellulaires les plus primitifs car elles n'ont que deux feuillets, l'ectoderme et l'endoderme, séparés par la couche de la mésogée, et que leur larve planula est la plus simple de toute la zoologie. Leur évolution préoccupe les naturalistes depuis que Lamarck a supposé qu'elles pouvaient être à l'origine de la vie, hypothèse vite abandonnée quand on découvre qu'elles sont carnivores.

C'est le site de Solnhofen en Allemagne, qui constitue le berceau de l'étude des fossiles de méduses, et Haeckel [12] y répertorie 16 espèces réparties entre les Hydroméduses-Hydrozoa, les Scyphoméduses-Scyphozoa et les Cuboméduses-Cubozoa, insistant aussi sur cette époque du Jurassique comme période d'explosion de la diversité des méduses puisque les trois classes y sont représentées. Mais le gisement d'Ediacara montre leur présence dès le Précambrien, et Wade [14] recense déjà à cette époque six genres, tous classés dans les Scyphoméduses-Scyphozoa. Leur taille de plusieurs centimètres et leur durée de vie supérieure à plusieurs mois favorisent leur présence parmi les fossiles par rapport aux Hydroméduses-Hydrozoa de quelques millimètres, à durée de vie ne dépassant pas un mois et aux tissus de texture très fragile. Ainsi leur absence dans les sédiments ne signifie pas qu'elles n'existent pas. D'ailleurs des Narcoméduses sont citées dans le Cambrien aux USA, dans l'État de l'Utah [8], et des Limnoméduses avec *Progonionemus vogesiacus* dans les grès du Trias des Vosges [11], ce qui prouve que les trois classes de méduses sont bien présentes dès l'ère primaire. En fait, la paléontologie est le plus sûr moyen pour dater l'apparition des différentes classes de méduses mais elle fait surtout apparaître le peu de diversité dans ce groupe vieux de 600 millions d'années, dont on recense actuellement à peine plus de 1 000 espèces.



Mais retrouver leur ancêtre commun tient de la spéculation, tout comme leur évolution. Les méduses restent toutefois dans la partie inférieure de l'arbre phylogénétique, elles y sont reléguées sur une branche séparée. Le problème s'est alors recentré sur la propre évolution de ce groupe qui ne doit son unité qu'à la présence des cellules urticantes, les cnidocytes. Ensuite, les différents spécialistes proposent chacun leur hypothèse : Uchida [13] avec les Stauroméduses, Werner [15] avec les Coronates de type *Stephanoscyphus*. Pour Bouillon *et al.* [4], les plus primitives sont les Narcoméduses et les Trachyméduses. Werner au contraire les considère comme plus évoluées à cause de leur cycle de vie hypogénétique et holoplanctonique, et à cause de leur habitat très spécialisé au large où elles réalisent d'amples migrations verticales, ce qui suppose une capacité à ressentir les variations de leur environnement, peut-être grâce aux organes de sens, les otoporpes, des Narcoméduses. Or, c'est parmi les Trachyméduses que se rencontre une espèce parfaitement bilatérale avec ses deux gonades diamétralement opposées, *Persa incolorata*, qui réalise avec son cycle de vie hypogénétique un modèle de passage vers les métazoaires supérieurs. Chez *Aurelia*, la présence d'une gestation des larves dans les poches incubatrices des bras oraux implique une hormone réalisant la modification des bras pour cette nouvelle fonction. C'est la première hormone de la gestation. Toujours chez *Aurelia*, la strobilation du scyphistome donne une figure identique à celle de l'épitoquie des Annélides. Quant aux yeux, ils évoluent depuis la tache pigmentaire des Hydroïdo-medusae Corynidae à la complexité des yeux des Cuboméduses-Cubozoa, évolution que l'on retrouve chez les mollusques depuis les ocelles des patelles jusqu'aux yeux si parfaits des poulpes.

On voit la difficulté à proposer une évolution dans un groupe dont on ne connaît que 20 % des cycles de vie, et donc la difficulté à proposer une phylogénie dans ce contexte d'incertitude des cycles de vie.

Remerciements : les auteurs remercient Martine Picard-Helary pour le site fossilifère, et Yves Fouquet pour ses conseils.

Pour en savoir plus

- [1] Babin Cl., 1966. *Mollusques Bivalves et Céphalopodes du Paléozoïque armoricain*. Thèse. Imprimerie commerciale et administrative, Brest, 471 p.
- [2] Ballèvre M., Bosse V., Dabard M.-P., Ducassou C., Fourcade S., Paquette J.-L., Peucat J.-J. & Pitra P., 2013. Histoire géologique du massif Armoricain. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, D 10-11 : 5-96.
- [3] Bouillon J., 1993. Embranchement des Cnidaires (Cnidaria). In : *Traité de Zoologie, Cnidaires, Cténares*. Tome III, fasc. 2, Masson éd., Paris : 1-28.
- [4] Bouillon J., Gravili C., Pagès F., Gili J.-M. & Boero F., 2006. An introduction to Hydrozoa. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*, 194 : 1-591.
- [5] Calcagno R. & Goy J., 2014. *Méduses à la conquête des océans*. Ed. du Rocher, Monaco, 157 p.
- [6] *Carte géologique de la France*, à 1/1 000 000. Bureau de recherches géologiques et minières, Orléans, 1996.
- [7] *Carte géologique, feuille Brest (274)*, à 1/50 000, Bureau de recherches géologiques et minières, Orléans, 1980.
- [8] Cartwright P., Halgedahl S.L., Hendricks J.R., Jarrard R.D., Marques A.C., Collins A.G. *et al.*, 2007. Exceptionally Preserved Jellyfishes from the Middle Cambrian. *Plos One*, 2 (10) : 1-8.
- [9] Chauris L., 1965. Les minéralisations pneumatolytiques du Massif armoricain. *Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières*, 31, 218 p.



- [10] Gaillard C., Goy J., Bernier P., Bourseau J. P., Gall J. C., Barale G., Buffetaut E. & Wens S. 2006. New Jellyfish Taxa from the upper Jurassic Lithographic Limestones of Cerin (France): Taphonomy and Ecology. *Paleontology*, 49 (6) : 1287-1302.
- [11] Gall J.-Cl., 1991. Les fossiles au corps mou. *La Recherche*, 22 : 20- 27.
- [12] Haeckel E., 1879. *System der Medusen*, Text, G. Fischer, léna : 646-648.
- [13] Uchida T., 1973. The systematic position of the Stauromedusae. *Publication of the Seto Marine Biological Laboratory*, 20 : 132-139.
- [14] Wade M., 1993. Scyphozoa Fossiles : Vendimedusae, Cubomedusae, Scyphomedusae, Conulata. In : *Traité de Zoologie, Cnidaires, Cténares*, Tome III, fasc. 2, Masson éd., Paris : 923-942.
- [15] Werner B., 1973. New investigations on systematic and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publication of the Seto Marine Biological Laboratory*, 20 : 34-61.
- [16] Life in the Ediacaran Sea. Cliché Ryan Somma.
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Life_in_the_Ediacaran_sea.jpg?uselang=fr