

# UN CAS REMARQUABLE D'ÉPIGENIE CHEZ UN ANOPLIIDE (CHONETACEA, BRACHIOPODA) DU DEVONIEN DE BOLIVIE

Patrick R. RACHEBOEUF

Université Claude Bernard-Lyon I, Centre des Sciences de la Terre,  
URA 11 du CNRS, 43, Bd. du 11 Novembre,  
F-69622 Villeurbanne Cedex.

## ABSTRACT

An exceptional preservation is described in an anoplIID from the probable Lower Middle Devonian (Eifelian) of the Bolivian Altiplano. The partial epigeny of the shell by silica implies a rapid, but progressive and centripetal process which is tentatively reconstructed. The selective character of this kind of fossilization must be considered as related to the microstructure of the chonetacean shell, because it only affects the secondary transitional "fibrous" shell.

**Keywords:** Silica, Epigeny, Chonetacean brachiopods, Devonian.

## RESUMEN

Se describe un tipo de preservación excepcional en un anoplIIDo del Devónico medio bajo (Eifeliense) del Altiplano de Bolivia. La epigenesis parcial de la concha, por la sílice, implica un proceso centrípeto rápido, pero progresivo, cuyas etapas son tentivamente reconstruidas. El carácter muy netamente selectivo del fenómeno debe ser relacionado con la microestructura de la concha de los Chonetoides, porque parece que no afecta más que las capas secundarias "fibrosas" de transición.

**Palabras clave:** Sílice, Epigénesis, Braquiópodos Chonetacea, Devónico.

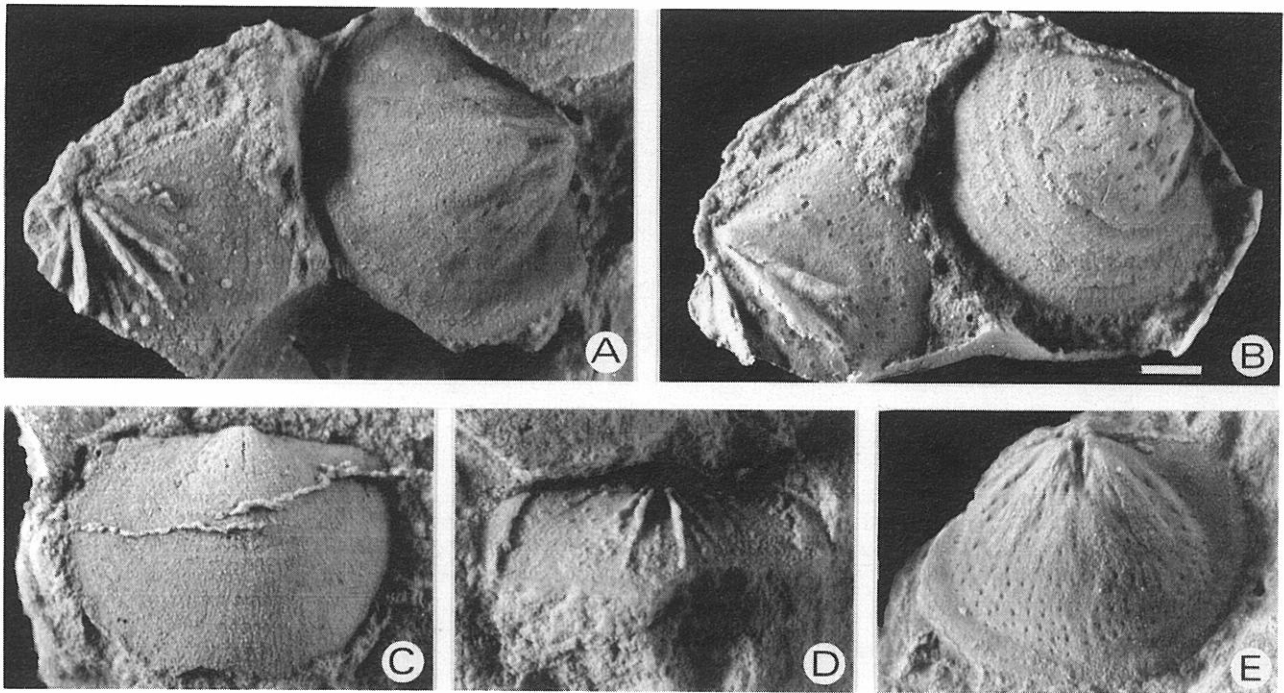
## INTRODUCTION

Dans la séquence siliciclastique du Dévonien de l'Altiplano de Bolivie, les fossiles sont le plus souvent décalcifiés, préservés à l'état de moules internes et externes, dans des concrétions de nature gréseuse ou silico-argileuse. Ce type de fossilisation, particulièrement répandu dans le Dévonien sud-américain, a protégé les restes d'origine organique de toute déformation mécanique en relation avec la diagénèse et la compaction, ce qui implique un développement précoce des concrétions. Dans certains niveaux de concrétions fossilifères, les Chonetacés présentent une préservation originale qui n'a pas été observée chez d'autres Brachiopodes (Spiriferida, Terebratulida), quand bien-même ceux-ci sont associés aux Chonetacés dans une même concrétion. En effet le moule externe de la coquille de ces Chonetacés n'est jamais préservé; que la coquille soit lisse ou ornementée d'éléments radiaires, au moule externe "normal" se superpose toujours l'empreinte ou le moulage plus ou moins fidèle et complet de tout ou partie des structures internes de la coquille (septes, anderidia, endospines, etc.). Chez certains spécimens seul le moulage d'endospines est développé; superposé à l'ornamentation radiale, il confère alors un aspect granuleux, voire

épineux, au "faux" moule externe. De tels exemples ont été précédemment illustrés chez *Aseptonetes ?isaacsoni* Racheboeuf & Branisa, 1985 et *Austronoplia stuebeli* (Kayser, 1892) (voir Racheboeuf & Branisa, 1985, fig. 5-13, 14, et fig. 7-22 respectivement). Il convient seulement de remarquer que dans ces deux exemples il s'agissait de coquilles aux valves relativement épaisses, dont la médiocre préservation des structures internes ne permettait pas d'appréhender le processus de fossilisation.

## NOUVELLES OBSERVATIONS

Au cours de la mission de l'été 1990 en Bolivie, dans le cadre du programme "Devonian Biostratigraphy of Bolivia" de la "National Geographic Society", ont été récoltées deux concrétions renfermant au total 42 spécimens (valves isolées et coquilles articulées) d'un petit anoplIIDé présentant une conservation originale. Le matériel appartient à une seule et même espèce du genre *Anoplia*, provisoirement désignée *Anoplia* sp. A. Sur l'Altiplano de Bolivie, à 90 km environ au SE de La Paz, la coupe de Chacoma-Chiarumani (Departamento La Paz, Provincia Luribay) constitue un bon



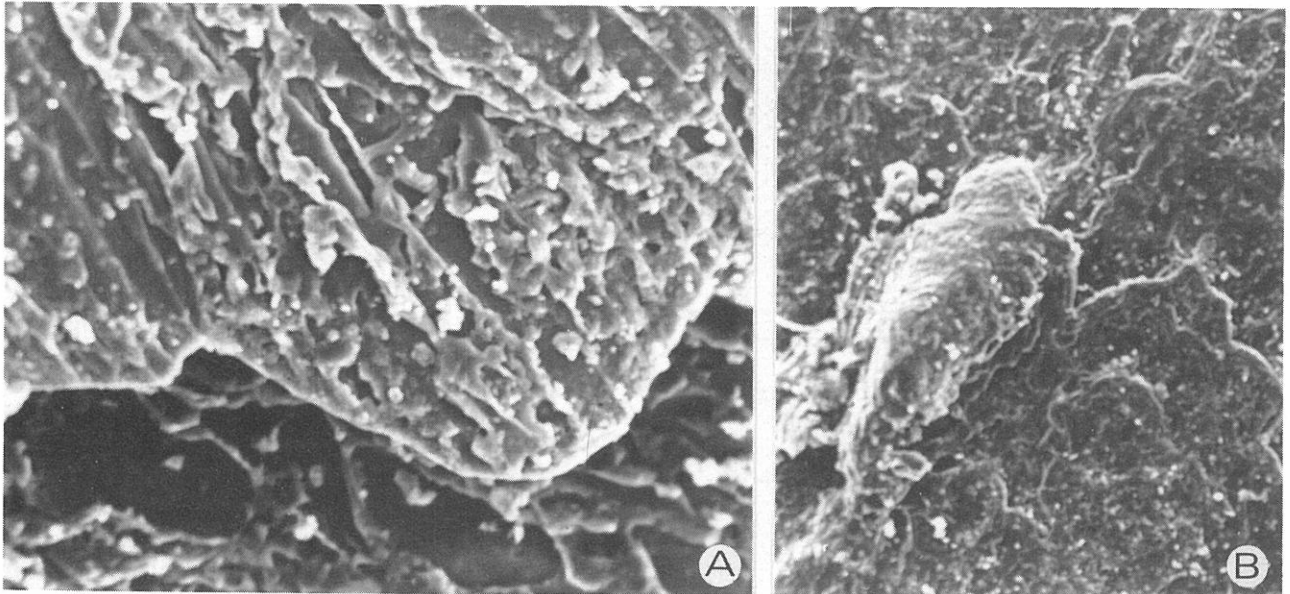
**Figure 1.** *Anoplia* sp. A, de la Tenkhora Loma, 500 mètres environ au S de Chiarumani (Altiplano bolivien), partie supérieure du Membre inférieur de la Formation de Belén, Eifélien probable. **A:** épigénie partielle des structures internes adhérant au moule externe d'une valve dorsale, et moule interne d'une valve ventrale, N° MHNC 2712; **B:** moulage en latex des contre-empreintes des mêmes spécimens; comparer l'intérieur dorsal avec l'épigénie de la figure A; noter la présence des empreintes du myophragme, des crêtes postérieures et de quelques endospines sur le latex du moule externe enduit de silice de la valve ventrale; **C:** moulage en latex d'une autre valve ventrale partiellement épigénisée montrant un mince myophragme, N° MHNC 2713; **D:** vue antéro-ventrale du moule d'une coquille articulée; noter l'épigénie des septes dorsaux sur le moule externe correspondant, les restes du moule interne à gauche du spécimen et, au fond, la partie postérieure du moule externe ventral enduit de silice, N° MHNC 2714; **E:** moule interne d'une valve ventrale isolée et incomplète, N° MHNC 2715. Toutes les photographies X 8; échelle graphique = 1 mm.

affleurement de la Formation de Belén, depuis le niveau à *Scaphiocoelia* jusqu'à la Cuarcita Condoriquiña. Dans cette partie de la séquence dévonienne, la profondeur maximale des dépôts semble correspondre aux couches de siltites à concrétions bien exposées sur le flanc E de la Tenkhora Loma, 500 mètres au Sud de Chiarumani, comme le suggère l'abondance relative des restes de poissons et de goniatites, associés à *Anoplia* sp. A, dans cette localité (étude en cours). Ces couches appartiennent au tiers supérieur du Membre inférieur de la Formation de Belén, et doivent être probablement rapportées à la partie inférieure du Dévonien moyen (Eifélien).

Le matériel se compose de 21 coquilles articulées, 14 valves ventrales et 7 valves dorsales décalcifiées et plus ou moins complètes mais exemptes de toute déformation. La coquille est très petite (largeur maximale = 5,5 mm) et les valves sont très minces. Comme signalé plus haut, malgré la décalcification totale du matériel, il n'a pas été possible de trouver un seul moule externe naturel d'aucune des valves, que ce soit de valves isolées ou de coquilles articulées. En effet un film de silice, moulant plus ou moins parfaitement une partie des structures internes (septes et autres crêtes internes) tapisse le moule externe, et adhère intimement à

la matrice de la concrétion. Le spécimen le plus remarquable est sans conteste une valve dorsale isolée chez laquelle s'observe, en lieu et place du moule externe, un moulage presque parfait, par la silice, de l'intérieur de la valve (Fig. 1A-B). Lors du dégagement de cette valve, le moulage en silice était séparé du moule interne par un film argileux extrêmement fin qui a permis la séparation des deux empreintes. Le moulage en latex du moule interne (Fig. 1B) montre clairement des septes plus élevés, plus épais et moins épineux (comparer Fig. 1A et 1B); par contre, le latex ne montre pas les endospines visibles sur le moule en silice entre les septes d'une part, à la place des crêtes internes d'autre part.

De même, alors que le moule interne ventral conservé sur le même échantillon présente un aspect tout à fait normal et caractéristique (Fig. 1A), le latex du moule externe montre l'empreinte du myophragme, des crêtes postérieures et de quelques endospines (Fig. 1B), correspondant comme précédemment à un moulage partiel de la valve par la silice. Le latex du moule externe d'une autre valve ventrale (Fig. 1C) présente également l'empreinte du myophragme. Une coquille articulée (Fig. 1D) montre nettement le moulage partiel des structures internes dorsales par la silice à la place du moule externe, les restes du moule interne brisé (sur le



**Figure 2.** *Anoplia* sp. A. Observation au microscope électronique à balayage (SEM) d'un moule externe de valve ventrale tapissé par le film de silice, N° MHNC 2716. **A:** fibres de la couche secondaire de transition ("secondary transitional "fibres...") épigénisées par la silice, X 900; **B:** épigénie partielle d'une endospine montrant la continuité des couches du test, X 300.

côté gauche de la coquille) et la partie postérieure du moule externe ventral, également tapissé par la silice.

## INTERPRETATION

La complexité et la diversité des processus de fossilisation ont retenu l'attention des paléontologistes et des minéralogistes depuis fort longtemps mais peu d'exemples ont fait l'objet d'analyse détaillée. La substitution d'un minéral (silice ou pyrite par exemple) aux constituants originaux d'une coquille peut se faire selon deux processus: par épigénèse ou par pseudomorphose. Dans le premier cas la substitution se fait cristal à cristal, préservant ainsi les microstructures initiales les plus fines; dans le second cas, seule la morphologie externe est préservée.

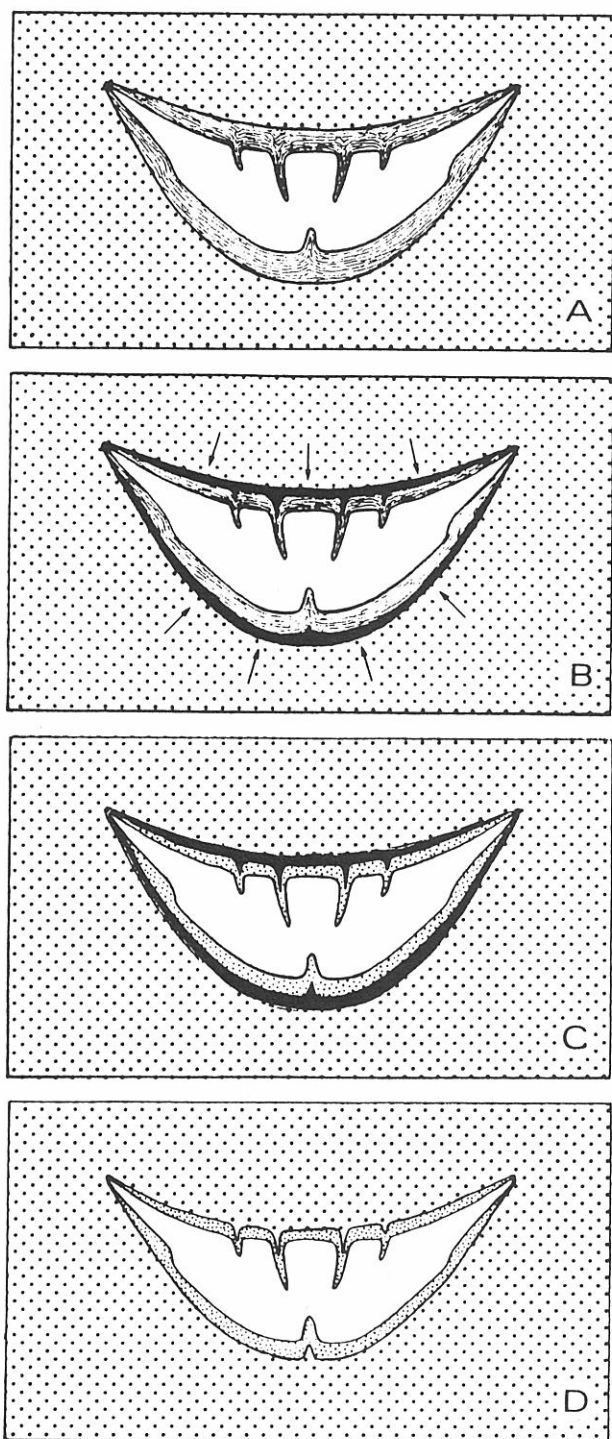
Dans le cas de *Anoplia* sp. A, force est de constater que: 1) aucun moule externe "normal" de l'une ou l'autre valve n'a pu être trouvé; tous sont tapissés par un film de silice adhérent à la matrice de la concrétion et portant l'empreinte d'une partie des structures internes; 2) chez les valves isolées comme chez les coquilles articulées le film de silice ne tapisse que les moules externes, les moules internes n'étant jamais affectés par le processus; cette observation est importante puisqu'elle implique un processus centripète de substitution de la silice aux carbonates qui constituaient initialement la coquille (mode périphérique syntaxial; voir Rio 1982); 3) chez les coquilles articulées comme chez les valves isolées cette substitution de la silice aux carbonates n'est jamais complète; elle n'est réalisée que sur une épais-

seur relative correspondant environ à la moitié ou aux deux-tiers de l'épaisseur totale des valves; 4) le dépôt de la silice semble avoir respecté la structure fine de la coquille comme l'indique le moulage fidèle des septes et autres endospines.

L'examen au microscope électronique à balayage (MEB, SEM) du film qui tapisse les moules externes conforte ce dernier point et apporte des éléments intéressants (Fig. 2). La structure est constituée de très fines lamelles parallèles les unes aux autres dont les dimensions, la forme et la disposition (Fig. 2A) sont celles des "fibres" de la couche de transition observée chez les Chonetacés ("...secondary transitional "fibres"...": Brunton, 1972; pl. 6-8). Au niveau des endospines (Fig. 2B), il apparaît également clairement qu'il y a continuité des lamelles (voir Brunton, 1972; pl. 6). Aucune forme cristalline du quartz n'a été observée; cela plaide en faveur d'un remplacement rapide (Henderson, 1984). Le fait que la silice ait moulé la structure fine de la coquille implique que nous soyons en présence d'une épigénie et non d'une pseudomorphose; mais cette épigénie est incomplète puisqu'elle ne concerne qu'une partie de l'épaisseur des valves.

Un tel mode de fossilisation ne peut s'interpréter sans admettre un processus rapide, mais cependant progressif, dont les étapes successives peuvent être reconstituées comme suit (Fig. 3): 1) après l'enfouissement de la coquille (Fig. 3A) et avant dissolution des carbonates, formation des concrétions autour des restes d'organismes par accrétion minérale due au chimisme induit par la décomposition de la matière organique; 2) sous l'effet de charge et de la diagénèse, mise en solution de la silice associée à une forte pression du fluide,





**Figure 3.** Essai de reconstitution du processus de fossilisation décrit chez *Anoplia* sp. **A:** la coquille articulée est schématisée en coupe transversale. **A:** enfouissement de la coquille dans le sédiment; **B:** remplacement des carbonates des fibres de la couche secondaire de transition de la coquille par la silice (en noir); les flèches indiquent le sens d'imprégnation de la coquille par la silice en solution (processus centripète); **C:** dissolution des carbonates constituant les dépôts secondaires internes, non épigénisés, et formation d'argile résiduelle (en pointillé); **D:** state final avec oblitération des moules externes des deux valves. **NB:** pour simplifier le dessin, le remplissage de la coquille (moule interne) a été laissé en blanc.

exerçant une forte pression au niveau du contact silice-carbonate (Maliva & Siever, 1988); 3) remplacement rapide mais sans doute progressif des carbonates par la silice, couche par couche, fibre par fibre (Fig. 3B); 4) arrêt du processus de substitution puis décalcification des carbonates restants remplacés par une argile résiduelle (Fig. 3C); 5) la silice adhérant à la matrice de la concrétion, du fait de sa migration centripète, les moules externes sont détruits (Fig. 3D).

Une question reste en suspens: s'il est normal que la silicification n'imprègne que les couches externes des coquilles complètes dans le schéma d'un processus centripète inachevé ou interrompu, on constate que dans le cas des valves isolées l'épigénie n'affecte jamais l'intérieur des valves. Cette constatation doit être rapprochée du fait que seuls les Chonetacés présentent une telle préservation; parmi les brachiopodes, les coquilles des petits Térébratulidés et des Spiriféridés (*Metaplasia pseudombonata*) associés à *Anoplia* sp. A dans les concrétions sont à l'état de moules externes et internes tout à fait normaux. Il en va de même des autres fossiles (crinoïdes, gastéropodes, conulaires, etc.) récoltés dans d'autres concrétions des mêmes niveaux. Nous sommes donc en présence d'une silicification sélective (Meyers, 1977; Hesse, 1989). Il faut en déduire que l'épigénie des coquilles des Chonetacés par la silice est intimement liée à la microstructure initiale de celles-ci comme cela a déjà été montré à d'autres propos (Maliva & Siever, 1988); de plus, le fait que les valves ne soient pas épigénisées sur toute leur épaisseur ne peut être mis au compte d'un arrêt de l'épigénèse; en effet la partie épigénisée correspond seulement aux "fibres" de la couche secondaire de transition (Brunton, 1972), les dépôts secondaires de l'intérieur des valves n'ayant pas été affectés par la silicification. Il convient enfin de mettre en garde contre le risque d'interprétation erronée ou de distinction taxonomique injustifiée résultant des différences morphologiques entre les moules internes des valves isolées et leur épigénie incomplète, comme celles illustrées par la valve dorsale des figures 1A et 1B.

## REMERCIEMENTS

Claude Babin et Michel Rio (Université Claude Bernard, Lyon-I), Jean-Pierre Cuif (Université de Paris-Sud, Orsay), la Dra. Montserrat Truyols-Massoni (Universidad de Oviedo) et les deux rapporteurs anonymes voudront bien trouver ici l'expression de ma vive reconnaissance pour leur aide et leurs remarques constructives. Photographies de Noël Podévine. Etude réalisée dans le cadre du programme "Devonian Biostratigraphy of Bolivia" de la "National Geographic Society", contrat n.° 3988-16.

## REFERENCES

- Brunton, C.H.C. 1972. The shell structure of chonetacean brachiopods and their ancestors. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **21**, 1, 1-26.

- Henderson, R.A. 1984. Diagenetic growth of euhedral megacryst quartz in the skeleton of a stromatoporoid. *Journal of Sedimentary Petrology*, **54**, 4, 1.138-1.146.
- Hesse, F. 1989. Silica diagenesis: origin of inorganic and replacement cherts. *Earth-Science Reviews*, **26**, 253-284.
- Maliva, R.G. & Siever, R. 1988. Mechanism and controls of silicification of fossils in limestones. *Journal of Geology*, **96**, 387-398.
- Meyers, W.J. 1977. Chertification in the Mississippian Lake Valley Formation, Sacramento Mountains, New Mexico. *Sedimentology*, **24**, 75-105.
- Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy). In R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A. Introduction*. The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas Press, Lawrence, A2-A78.
- Racheboeuf, P.R. (en préparation). Los Chonetoideos (Brachiópodos) del Devónico boliviano: bioestratigrafía y datos taxonómicos complementarios.
- Racheboeuf, P.R. & Branisa, L. 1985. New data on Silurian and Devonian chonetacean brachiopods from Bolivia. *Journal of Paleontology*, **59**, 6, 1.426-1.450.
- Rio, M. 1982. Les accidents siliceux dans le Crétacé du Bassin vocontien. Contribution à l'étude de la silicification des formations calcaires. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon*, **84**, 1-179.