

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 81 (1988)
Heft: 3

Artikel: Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea)
Autor: Meister, Christian
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-166202>

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: 18.02.2026

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

Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea)

Par CHRISTIAN MEISTER¹⁾

RÉSUMÉ

A partir d'une biostratigraphie détaillée, l'étude des Amaltheidae basée sur les relations entre l'ontogenèse et l'évolution met en évidence la complexité des altérations ontogénétiques (hétérochronies du développement) auxquelles ces ammonites sont soumises ainsi que les tendances morphologiques (pera- et paedomorphose) qu'il en résulte aussi bien pour un caractère morphologique donné que pour un ensemble de caractères et, que ce soit au niveau intraspécifique (phénomène de variabilité) ou au niveau interspécifique et générique (variabilité et transformations évolutives). Si les hétérochronies du développement ont un rôle important dans l'ontogenèse des Amaltheidae, la dynamique hétérochronique se situe la plupart du temps dans les stades jeunes jusqu'à environ un diamètre de 20 mm et le type d'hétérochronie qui induit l'altération ontogénétique peut-être parfois difficile à appréhender. Les conséquences morphologiques qui en découlent dans les stades ontogénétiques moyens et adultes et qui occupent la majeure partie du déroulement de l'ontogenèse des Amaltheidae, seraient plutôt l'expression d'un «simple» rééquilibrage morphologique en particulier au sein des *Amaltheus*. Tous ces phénomènes sont peut-être plus ou moins directement liés à une croissance différenciée de la coquille de l'ammonite.

Les Amaltheidae par rapport aux contraintes internes complexes (épigénèse et ontogenèse) et soumises aux contraintes externes (environnement, compétitivité) développent en fonction de leur potentiel ontogénétique le pôle morphologique le plus «achevé» possible pour cette famille. Ainsi dans un premier temps (Domérien inférieur et moyen), les Amaltheidae présentent globalement des morphologies suboxycônes [les *Amaltheus stokesi* (SOWERBY) et *margaritatus* (DE MONTFORT)] alors qu'au Domérien supérieur on trouve des formes de morphologie plus contrastée: les oxycônes *Amaltheus engelhardti* (D'ORBIGNY) et les formes évolutes (les *Pleuroceras*). Cette analyse montre également la grande variabilité des expressions morphologiques et souligne aussi le petit nombre d'espèces qui en fait composent la famille des Amaltheidae.

ABSTRACT

From a detailed biostratigraphy, the study of the Amaltheidae based on the relationships between the ontogeny and the evolution makes evident the complexity of the ammonites ontogenetic alterations (ontogenetic heterochronies) and followed tendencies (pera- and paedomorphosis) as well as for one morphological feature than for a set of morphological features and either for an intraspecific view (variability) or interspecific and generic view (variability and evolution transformation). If the heterochronies are very important in the Amaltheidae ontogeny, the heterochronic dynamics mostly characterize the juvenile ontogenetic sequences until around a diameter of 20 mm and the type of heterochrony inferring the ontogenetic alteration sometimes is hard to make evident. The followed morphological consequences which appear in the middle and adult ontogenetic sequences and which occupy a great part of the Amaltheidae ontogeny, would be probably the expression of a “simple” morphological readjustment, above all in the *Amaltheus*. All these phenomena perhaps would be partly dependent on a differentiated increase of the ammonite shell. The Amaltheidae subjected at once to internal constraints (epigeny

¹⁾ Museum d'Histoire naturelle de Genève, Département de Géologie et de Paléontologie des Invertébrés, 1, route de Malagnou, c.p. 434, CH-1211 Genève 6 – Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique U.A. CNRS 157, Centre des Sciences de la Terre, Université de Dijon, 6, bd Gabriel, F-21100 Dijon.

and ontogeny) and at once to external constraints (environments, competitiveness) develop valuing their ontogenetic potential, the performabliest morphological pole for the family. So the Amaltheidae first develop in the Early and Mid-Domerian suboxycone morphologies [essentially *Amaltheus stokesi* (Sow.) et *margaritatus* (DE MONT.)] then in the Late Domerian, they develop wholly opposite morphologies: the oxycones *Amaltheus engelhardti* (D'ORB.) and the evolutes *Pleuroceras*. This analysis also shows the great morphological variability of the Amaltheidae and the little number of species which in fact composes this family.

TABLE DES MATIÈRES

1. Introduction	764
2. L'ontogenèse des Amaltheidae	765
2.1 Les <i>Amaltheus</i> et les <i>Amauroceras</i>	765
2.2 Les <i>Pleuroceras</i>	781
3. L'évolution des Amaltheidae	790
4. Remarques paléobiogéographiques	802
5. Discussion et conclusions	804
Bibliographie	815
Iconographie	818

1. Introduction

Les Amaltheidae avec leur morphologie caractérisée par une carène cordée comprenant des formes oxycones – les *Amaltheus*- et des formes plus serpenticônes – les *Pleuroceras*-, constituent une des familles d'ammonites les plus connues du Lias. Son intervalle d'existence correspond pour la province eurocaucasienne au sous-étage du Domérien.

Cette famille décrite par HYATT en 1867 a déjà fait l'objet de nombreuses études en particulier par MONESTIER (1928) qui notait le «polymorphisme extrême des Ammonites de ces groupes» (*ibidem* p. 28), par FRENTZEN (1933) qui, le premier, a disséqué les stades ontogénétiques des Amaltheidae, par MATTEI (1971, 1985) qui a abordé cette famille avec une approche originale à l'aide des diagrammes de Venn qui n'expriment malheureusement pas l'ontogenèse.

Les études taxonomiques et biochronologiques élaborées par HOWARTH (1957/58), JORDAN (1960) et TINTANT et al. (1961) restent toujours un support très solide pour toute étude concernant ce groupe. Par conséquent dans le présent travail nous ne rappellerons pas les descriptions des différents taxons qui composent cette famille.

Les conceptions ontogénétiques et évolutives ayant «évoluées» depuis les travaux décisifs de DE BEER (1940), GOULD (1977), ALBERCH et al. (1979), MAC NAMARA (1982), DOMMERGUES et al. (1986), il nous a paru intéressant de traiter les Amaltheidae à l'aide des concepts nouveaux tels que les hétérochronies du développement associées à une précision stratigraphique rigoureuse qui est indissociable, en paléontologie, d'une étude ontogénétique et évolutive.

Pour ce travail, nous avons récolté et étudié du matériel provenant de France: Causses (MEISTER sous presse), de Bourgogne, du Cher et de Grande-Bretagne: Yorkshire. La distribution verticale synthétique des différents taxons composant la famille des Amaltheidae est illustrée dans la figure 1.

Cette étude se scinde en deux parties: l'une concerne l'ontogenèse liée à la variabilité au sein d'espèces et l'autre traite de l'évolution des Amaltheidae.

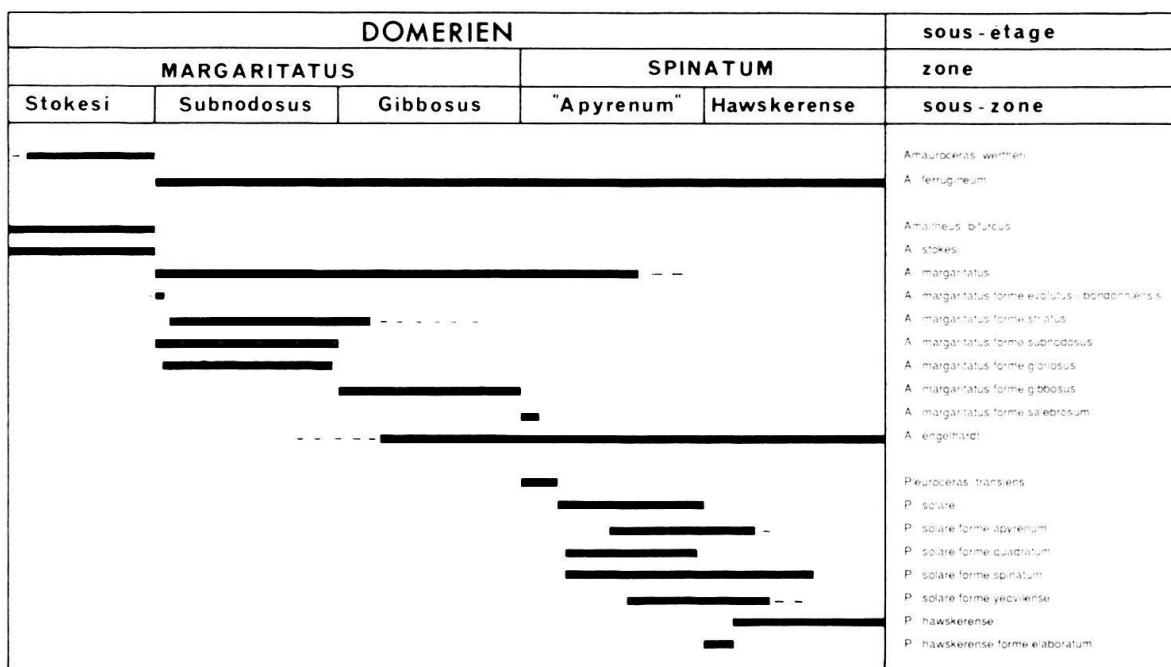


Fig. 1. Distribution verticale des Amaltheidae.

2. L'ontogenèse des Amaltheidae

2.1 Les Amaltheus et les Amauroceras

L'analyse des morphologies relatives (O/D, E/D, densité costale (σ), intensité des tubercules ou encore force de l'ornementation) est basée sur une biométrie classique. Ces indices morphologiques («shape» sensu ALBERCH et al. 1979) mis en relation avec le diamètre (taille) de l'ammonite qui est supposé être ici la meilleure indication de l'âge de ces formes («age» sensu ALBERCH et al.) permet de tracer des itinéraires ontogénétiques et surtout de les comparer. Les concepts ontogénétiques et évolutifs sur lesquels nous basons cette étude ont été analysés en détail par GOULD (1979), ALBERCH et al. (1979), DOMMERGUES et al. (1986), et le mode de construction des diagrammes et des cartouches est expliqué et précisé dans MAC NAMARA (1981, 1986), DOMMERGUES (1986) et DOMMERGUES & MEISTER (1986).

2.1.1 Les Amaltheidae du Domérien inférieur (sous-zone à *Stokesi*): *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) – *Amaltheus stokesi* (SOWERBY) – *Amauroceras wertheri* (LANGE)

Les premiers Amaltheidae sont représentés par *Amaltheus bifurcus*, *A. stokesi* et *A. wertheri*. Ces formes de même âge et morphologiquement proches (voir description chez HOWARTH 1957, 1958, p. 2, 3, 6; JORDAN 1960, p. 18–20; MEISTER, 1986, p. 91, 92, 98) s'enracinent en toute vraisemblance dans les Liparoceratidae «capricornes» (voir discussion p. 791).

Pour établir les trajectoires ontogénétiques de *A. bifurcus* et *A. stokesi*, comme d'ailleurs pour chacune des analyses ontogénétiques de ce travail, nous avons choisi des

individus à morphologie très caractéristique. Par conséquent les formes à morphologie intermédiaire où plutôt leurs itinéraires ontogénétiques seront situés entre ceux des formes ainsi sélectionnées.

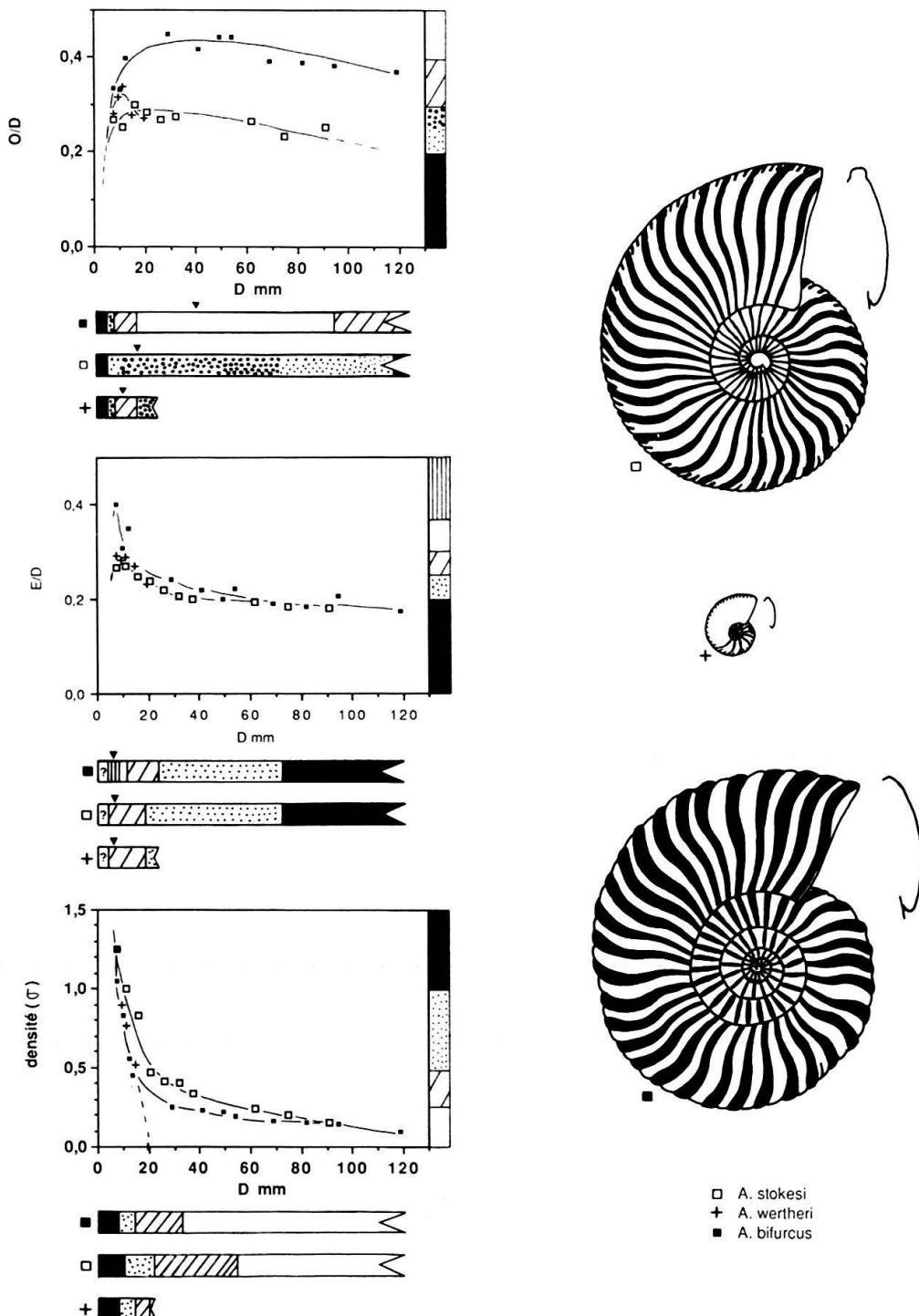


Fig. 2. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH), *A. stokesi* (SOW.) et *Amauroceras wertheri* (LANGE) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Si on admet l'origine des Amaltheidae parmi le groupe des *Oistoceras* du Carixien, *A. bifurcus* dont la morphologie des tours internes évoque celle des dernières formes capricornes (BUCKMAN 1913; HOWARTH 1957, 1958; TINTANT et al. 1961; DOMMERGUES 1979, 1984; PHELPS 1983; MEISTER 1986) doit être choisi comme forme de référence lorsqu'on le compare à *A. stokesi*. En effet chez *bifurcus*, la morphologie de type *Oistoce-ras* est encore présente dans les stades jeunes bien qu'elle disparaîsse assez rapidement au cours de la croissance au profit d'une morphologie de type *stokesi* «grossier».

L'analyse de l'ombilic (O/D) à différents stades de la croissance montre la similitude globale des trajectoires ontogénétiques de *stokesi* et de *bifurcus* (fig. 2). Cependant ces trajectoires sont décalées c'est-à-dire que la séquence ontogénétique de *stokesi* est altérée par hétérochronie si l'on prend celle de *bifurcus* comme référence. La trajectoire ontogénétique de ces individus constituée d'un tronçon de pente positive, d'un point d'inflexion et d'un tronçon de pente négative, peut être décomposée en deux phases principales: une première phase de dynamique hétérochronique et une deuxième phase de rééquilibrage de la morphologie. Ce type de trajectoire ontogénétique, que nous retrouvons chez tous les groupes étudiés, est discutée dans l'appendice 1 où sont également évoqués l'interprétation en terme d'hétérochronies ainsi que les résultats morphologiques que l'on peut en tirer. Pour l'ensemble des Amaltheidae primitifs, *bifurcus* représente le pôle évolutive et *stokesi* le pôle involutive. Ainsi jusqu'à un diamètre d'environ 20 mm, *stokesi* présente un fort ralentissement (paedomorphose par néoténie) par rapport à *bifurcus*, puis à partir du point d'inflexion les différences tendent à s'annuler et les trajectoires ont des pentes assez voisines. Cette deuxième étape correspond à la phase de rééquilibrage des morphologies dont le résultat morphologique pour *stokesi* se traduit, ainsi que l'indiquent les cartouches, par une peramorphose.

Remarque. – Comme cela est signalé dans l'appendice 1 pour ce type de courbe ontogénétique, nous tiendrons compte dans cette deuxième phase du développement ontogénétique uniquement des conséquences morphologiques mises en évidence dans les cartouches et non de la dynamique hétérochronique globale induite dans les stades juvéniles et dont les conséquences subsistent durant toute la croissance. Chez ces Amaltheidae de la sous-zone à *Stokesi*, tout paraît donc se jouer essentiellement dans les stades jeunes où le taux de changement de la morphologie (ALBERCH et al. 1979) est le plus important. Par la suite, celui-ci varie peu d'une espèce à l'autre et en règle générale il tend à diminuer.

Cette observation est également valable pour E/D, où cette fois la première phase liée à une dynamique hétérochronique est à peine esquissée par *stokesi* qui paraît être toutefois décalé à nouveau vers une tendance paedomorphique par néoténie. Au delà du point d'inflexion, à partir d'environ 10 mm de diamètre, la phase de rééquilibrage de la morphologie s'étend jusqu'au stade adulte. Du point de vue du résultat morphologique (voir cartouches), *stokesi* est peramorphique par rapport à *bifurcus*.

Dans le cas de la densité costale, les trajectoires, plus simples, sont caractérisées par une pente négative qui est très forte jusqu'à environ 10 à 20 mm de diamètre et qui par la suite tend à se stabiliser. L'itinéraire ontogénétique de *A. stokesi* présente aussi un décalage par rapport à celui de *A. bifurcus*. La morphologie de *stokesi* pour σ est plus ralentie (paedomorphose par néoténie) entre un diamètre d'environ 10 à 90 mm par rapport à celle de *bifurcus*.

Remarque. – Lorsque l'on considère *bifurcus* et *stokesi* de façon globale c'est surtout la fermeture de l'ombilic, le développement de tours comprimés, l'individualisation de la carène qui nous sautent aux yeux, c'est-à-dire la morphologie adulte amaltheiforme. En fait on observe uniquement les conséquences morphologiques (phase de rééquilibrage) interprétées ici en termes de peramorphose et on néglige les événements qui se sont passés à très petit diamètre et qui eux sont vraisemblablement liés à une dynamique hétérochronique influençant de façon presque définitive tout le reste du développement ontogénétique de ces formes.

Ainsi chez ces *Amaltheus* du Domérien inférieur, la dynamique hétérochronique qui se déroule jusqu'à un diamètre d'environ 10 à 20 mm se fait pour O/D et E/D par paedomorphose selon un mode néoténique. A partir de ce diamètre les conséquences morphologiques chez la forme dérivée *stokesi* sont peramorphiques. Lors de cette phase de rééquilibrage des morphologies, celles-ci tendent à se rapprocher. Dans les faits, on assiste toujours mais de façon plus ou moins prononcée selon les formes envisagées à une tentative d'acquisition d'une morphologie caractéristique de *stokesi*. Pour la densité costale tout se joue simplement en paedomorphose par néoténie avec également un taux de changement de forme plus important (tronçon de pente fortement incliné) jusqu'au diamètre «critique» de 10 à 20 mm.

Dans la figure 2 nous avons associé *Amauroceras wertheri* qui est une forme contemporaine de *A. stokesi* et de *A. bifurcus* et qui est caractérisée par une petite taille adulte (D = environ 20 mm). Globalement c'est une forme progénétique (paedomorphique). C'est manifestement un décalage ontogénétique affectant l'âge biologique (développement germinal sensu ALBERCH et al. 1979 et in DOMMERGUES et al. 1986) qui prédomine chez *wertheri* et qui semble oblitérer les autres altérations ontogénétiques observées. Pour O/D l'itinéraire de *wertheri* tout en gardant le même style de trajectoire, occupe une position intermédiaire entre *bifurcus* et *stokesi*. Si l'on tient compte uniquement du déroulement du développement somatique pour ce caractère, *A. wertheri* est soumis dans une première phase à une néoténie (paedomorphose) par rapport à *bifurcus*; puis à partir du point d'inflexion situé vers 10 mm de diamètre les résultats morphologiques qui se manifestent lors de la phase de rééquilibrage sont peramorphiques (appendice 1). Pour E/D, l'itinéraire de *wertheri* coïncide avec celui de *stokesi*, seul le critère de la taille adulte change. Par rapport à la forme de référence *bifurcus*, l'espèce de LANGE se comporte donc comme *stokesi* (voir plus haut). Pour la densité costale au contraire, l'itinéraire ontogénétique de *wertheri* est identique à celui de *bifurcus*: par conséquent seule la progenèse peut être mise en évidence. En fait par rapport à *bifurcus*, *wertheri* est affecté par une combinaison d'hétérochronies dont une est liée au taux de changement de formes (néoténie) et l'autre à la taille adulte (ici la progenèse). Cette combinaison d'hétérochronies (progenèse néoténique), peut être qualifiée d'hyperpaedomorphose sensu DOMMERGUES et al. (1986, p. 347). Toutes ces observations peuvent être interprétées ou du moins être concomitantes avec une hypothèse de l'existence d'un dimorphisme sexuel entre *wertheri* et le groupe *bifurcus-stokesi*.

2.1.2 Les Amaltheidae du Domérien moyen (sous-zone à *Subnodosus*): *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) sensu stricto – *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. et B.)
– *A. margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT)

Ce groupe d'Amaltheidae succède directement aux *A. bifurcus*–*A. stokesi* (cf. fig. 25). Il est caractérisé par une forte variabilité où les différences morphologiques ne semblent être dues qu'à des phénomènes de pera et paedomorphose parfois complexes. Remarquons que toutes les formes analysées dans cet exemple proviennent du même niveau (niv. 126 (30 cm < niv: 125): Rivièvre-sur-Tarn) et appartiennent à une faune de taille adulte assez petite. Notons encore que les *margaritatus* adultes atteignent facilement plus de 10 cm de diamètre; *gloriosus* peut aller jusqu'à 7 cm (HOWARTH 1957, pl. 3, fig. 3) bien que leur taille adulte moyenne reste située autour de 4 à 5 cm. Ce sont les formes *subnodosus* qui demeurent dans l'ensemble les plus petites (4 à 5 cm de diamètre). Dans la figure 3, les pôles à morphologies les plus contrastées sont représentés par *A. gloriosus* et par *A. margaritatus* forme fine.

C'est *A. margaritatus* s.s. à ornementation fine qui est choisie comme la forme de référence, d'une part parce que *margaritatus* s.s. fait partie de la lignée principale des *Amaltheus* qui regroupe les *A. bifurcus* – *stokesi*, *A. margaritatus* s.s. et *A. engelhardti*. D'autre part *margaritatus* s.s. occupe une position plus ou moins intermédiaire entre les morphologies les plus contrastées représentées par un pôle lisse (*engelhardti*, forme *striatus*) et par un pôle grossier (formes *gloriosus*, *gibbosus*, *salebrosum*). Pour l'ombilic (O/D) la trajectoire ontogénétique présente d'abord un tronçon de pente positive, un point d'inflexion qui correspond à une inversion de tendance et un tronçon de pente négative. Si les itinéraires ontogénétiques des *A. margaritatus* «fin et grossier» coïncident, ceux de *A. forme subnodosus* et de *A. forme gloriosus*, formes plus évolutes, présentent dans la première phase de leur développement ontogénétique (appendice 1) un décalage vers une tendance de plus en plus peramorphique (accélérée) jusqu'au point d'inflexion qui se situe respectivement vers 20 mm de diamètre. A partir de ce diamètre qui correspond chez ces faunes de petite taille à l'acquisition de la morphologie adulte c'est-à-dire au développement d'une morphologie plus comprimée, d'une ornementation plus fine et d'un ombilic relativement plus fermé, la deuxième phase de leur ontogenèse (phase de rééquilibrage) présente en termes de résultats morphologiques une paedomorphose chez les formes *gloriosus* et *subnodosus* par rapport à la forme de référence. Chez ces deux formes «grossières», se surimpose également une hétérochronie du développement liée à l'acquisition d'une taille adulte plus petite que celle de la forme de référence (*margaritatus*); il s'agit d'une progenèse si le critère de la taille permet une bonne approximation de l'âge de l'ammonite (voir DOMMERGUES 1988).

Pour E/D, on observe une trajectoire où s'exprime dans la phase de dynamique hétérochronique un prolongement de la phase ontogénétique jusqu'au point d'inflexion situé entre 10 et 20 mm de diamètre. Cette altération ontogénétique a les mêmes conséquences morphologiques qu'une accélération → peramorphose. Il s'agit ici d'un prolongement de la morphologie épaisse chez la forme *gloriosus*. A partir du point d'inflexion, soit vers 10 à 20 mm de diamètre, on assiste à un réajustement et à une stabilisation des morphologies (phase de rééquilibrage) vers une morphologie proche de celle de la forme de référence. Ainsi la forme *gloriosus* et particulièrement la forme *subnodosus* tendent à acquérir dans la morphologie adulte (loge d'habitation) des tours plus comprimés voisins

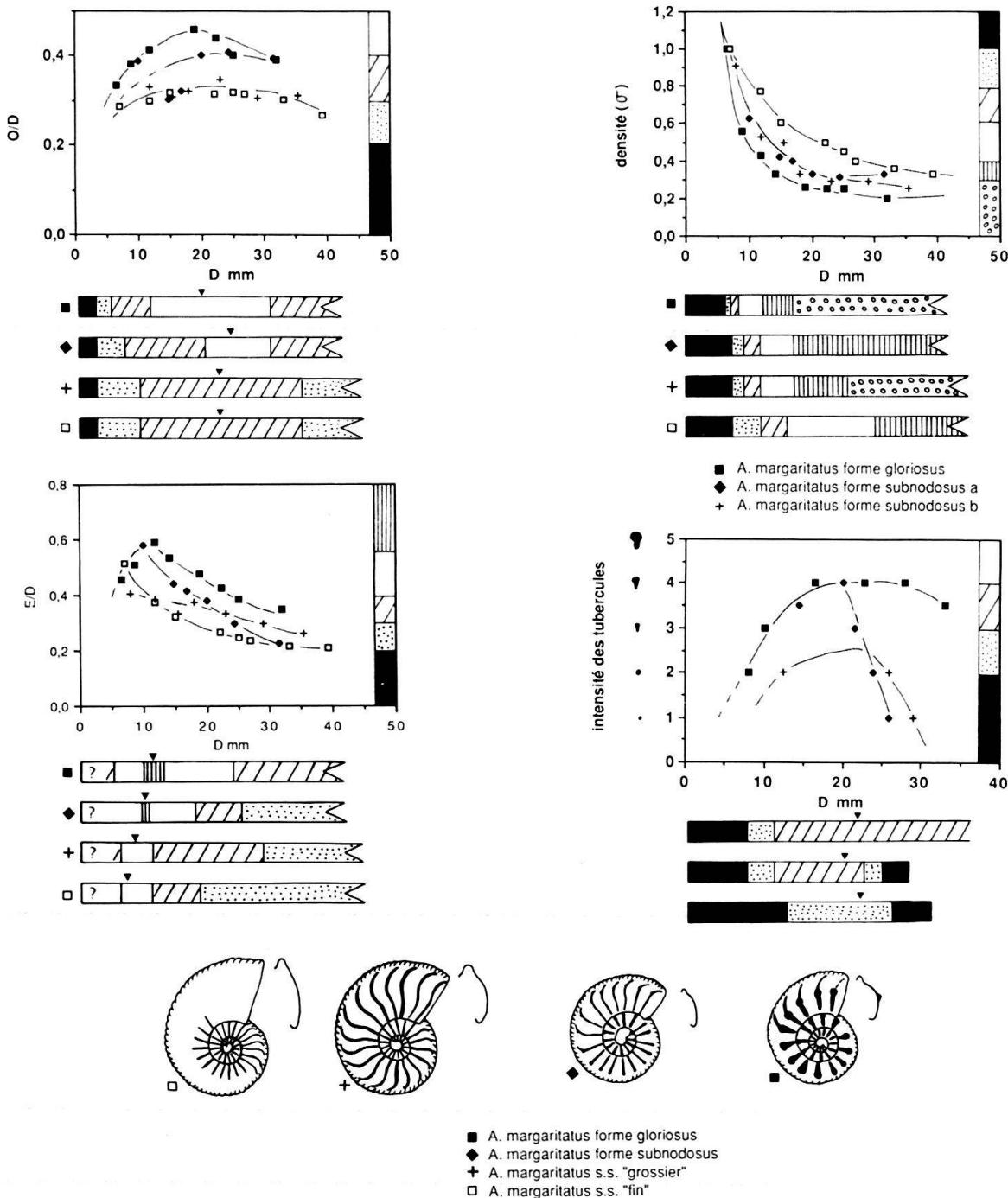


Fig. 3. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s., *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) et *A. margaritatus* forme *gloriae* (HYATT) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

ou identiques à ceux de *A. margaritatus* s.s. En termes de résultats morphologiques cela se traduit par une paedomorphose.

Remarque. — La présence de tubercules est un caractère morphologique important chez les Amaltheidae: leur intensité varie énormément d'un individu à l'autre ou sur un même individu et pour pouvoir les traiter graphiquement nous avons codifié leur intensité

(fig. 3). Nous les avons donc traités comme des individus indépendants et leur ontogénèse individuelle est traitée comme telle. Pour ce caractère, nous nous préoccupons donc uniquement des stades ontogénétiques qui possèdent la tuberculation, par conséquent les stades adultes ne figureront pas forcément dans ce type de diagramme. Par exemple la tuberculation chez *A. margaritatus* n'est présente que dans les tours internes et seuls ces stades juvéniles figureront dans ce type de diagramme.

Pour l'intensité des tubercules, les itinéraires ontogénétiques présentent à nouveau un tronçon de pente positive et un tronçon de pente négative, c'est-à-dire que chez un même individu il se développe deux tendances ontogénétiques opposées: l'une initiale liée à la mise en place de ce caractère (phase de dynamique hétérochronique) et qui est peramorphique (accélération «hypermorphique») jusqu'à un diamètre d'environ 15 à 20 mm. Et l'autre, au-delà du point d'infexion lié à la phase de rééquilibrage morphologique est caractérisée par une tendance paedomorphique liée à la disparition de ce caractère. Chez *A. margaritatus* s.s. et *A. margaritatus* forme *subnodosus*, la tuberculation ayant atteint son maximum d'intensité vers 20 mm de diamètre, celle-ci décroît assez rapidement pour disparaître vers une trentaine de millimètres de diamètre. Alors que chez *A. form gloria*s elle se stabilise et persiste jusque vers la fin de la loge d'habitation où elle diminue un peu en intensité (légère paedomorphose). Chez ces *Amaltheus* du Domérien moyen, toutes les morphologies adultes tendent à se ressembler (tendance plus ou moins marquée des itinéraires ontogénétiques à se regrouper vers l'itinéraire de *A. margaritatus* s.s.). Cela exprime chez ces formes une tentative plus ou moins réussie à l'acquisition en fin de croissance d'une morphologie de type *margaritatus* s.s. C'est donc dans les tours internes et moyens que les différences morphologiques sont le plus accentuées. Ce groupe d'*Amaltheidae* reflète bien, à notre avis, une séquence de variabilité très large allant des formes involutes comprimées, à ornementation fine et dense à des formes évolutes, plus larges, épineuses et à costulation espacée et forte. L'itinéraire ontogénétique de la forme *subnodosus* souligne encore cette observation, par sa position qui demeure la plupart du temps intermédiaire entre celle de *margaritatus* et celle de la forme *gloria*s. En fait la forme *subnodosus* suit un développement ontogénétique quasiment identique à celui de la forme *gloria*s lors de la première phase (phase de dynamique hétérochronique). Dans la seconde étape de son ontogenèse (phase de rééquilibrage morphologique) qui débute vers 20 mm, elle se rapproche nettement d'une morphologie de type *margaritatus*. L'itinéraire de *A. margaritatus* «grossier» est dans l'ensemble peu décalé par rapport à celui de la forme de référence. Par commodité pour la compréhension et pour conserver la nomenclature liée à l'échelle biochronologique, nous garderons les noms de *subnodosus*, *gloria*s bien que ces derniers reflètent uniquement une morphologie un peu particulière au sein de la variabilité des *margaritatus* de cette époque. Afin de préciser qu'il s'agit d'une variabilité morphologique, nous les appellerons *A. margaritatus* forme *subnodosus* et *A. margaritatus* forme *gloria*s. Ce type de dénomination est également valable pour les autres groupes analysés dans ce travail.

Associés aux premiers *A. margaritatus* (fig. 4), il existe des formes de petite taille telles *evolutus* dont l'holotype ressemble à des tours internes de *gloria*s tout en restant non épineux ou encore *A. bondoniensis* (forme proche de la fig. 4 et 5, pl. 1, FRENTZEN 1937), également non tuberculé et qui ressemble à *subnodosus*. Ces formes globalement paedomorphiques du point de vue de la tuberculation par rapport aux formes *gloria*s et *subnodosus* ont un cachet tout à fait primitif pour ce groupe. Elles évoquent en fait les

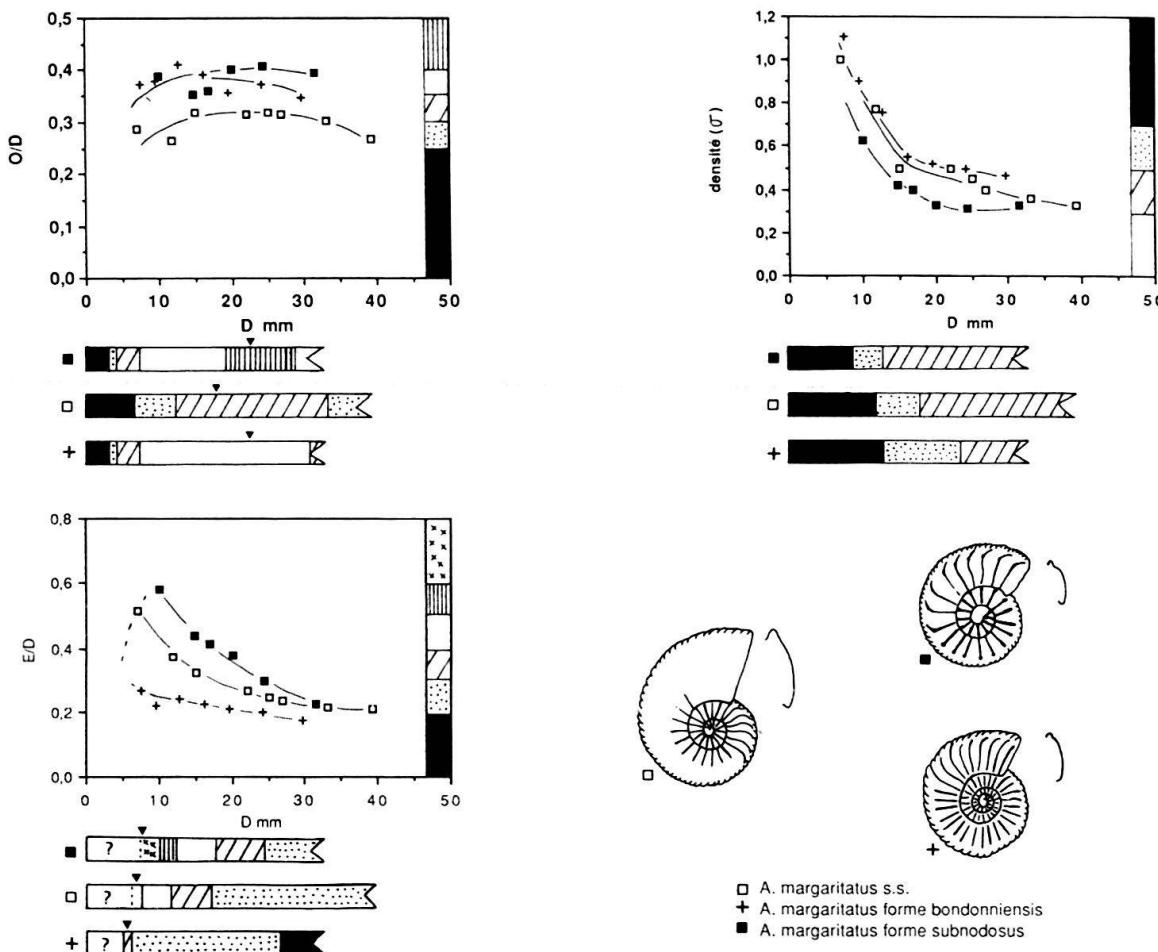


Fig. 4. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s., *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) et *A. margaritatus* forme *bondoniensis* (MEISTER) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

premières différenciations morphologiques (variabilité) à partir des *margaritatus*. Cela est corroboré par leur position stratigraphique: base de la sous-zone à *Subnodosus* ou ?extrême sommet de la sous-zone à *Stokesi*. Dans la figure 4, nous comparons *A. forma bondoniensis* à *A. margaritatus* s.s. (forme de référence). L'itinéraire de *A. forma subnodosus* situe simplement les morphologies dites «grossières».

Pour l'ombilic (O/D) l'itinéraire de la forme *bondoniensis* dans une première phase (phase de dynamique hétérochronique) est décalé vers la tendance peramorphique par accélération jusqu'à environ 18 mm. Dans une deuxième phase ontogénétique, l'écart entre les itinéraires de *bondoniensis* et de *margaritatus* s'atténue (phase de rééquilibrage morphologique). De nouveau il y a tentative à ressembler à la morphologie des *margaritatus* par paedomorphose en terme de résultat morphologique (voir appendice 1). Pour le rapport E/D, les données nous permettent uniquement d'observer la deuxième partie de la trajectoire ontogénétique de ces formes qui représente la phase de rééquilibrage et qui s'exprime en terme de résultats morphologiques par une peramorphose chez la forme *bondoniensis*. En d'autre termes cette forme possède des tours plus comprimés jusque dans sa morphologie adulte où les différences avec la forme de référence tendent à

s'annuler. La phase de dynamique hétérochronique, par la position des itinéraires ontogénétiques, indique que la forme *bondonniensis* est paedomorphique; cette altération ontogénétique chez la forme *bondonniensis* se traduit par un raccourcissement du développement de ce caractère. Pour la densité costale, l'itinéraire de *bondonniensis* est légèrement décalé par néoténie (paedomorphose) par rapport à celui de *margaritatus*. Comme chez la forme *gloriosus* et *subnodosus*, une hétérochronie liée au développement germinal se surimpose aux hétérochronies liées au développement somatique. Il s'agit de la progenèse.

2.1.3 Les Amaltheidae du Domérien moyen (sous-zone à *Gibbosus*): *A. margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.)

Cet ensemble faunique caractérise la partie supérieure du Domérien moyen et provient du niv. 31 de Cornus (Antignes) (fig. 5). A nouveau, il existe une nette différence dans le diamètre des tailles adultes: les *margaritatus* s.s. peuvent facilement atteindre une taille double de celle des *margaritatus* formes *gibbosus*. Il s'agirait donc, s'il existe une bonne corrélation taille-âge, d'une progenèse.

Pour l'ombilic (O/D), *A. margaritatus* forme *gibbosus* est peramorphique par accélération jusqu'à environ 10 mm de diamètre par rapport à la forme *margaritatus* (choisie comme référence). Au-delà du point d'infexion qui est situé vers 10 mm de diamètre, les itinéraires tendent à se rapprocher (phase de rééquilibrage) mais la forme *gibbosus* reste tout de même toujours plus évolue. On a donc affaire pour cette forme du point de vue du résultat morphologique à une paedomorphose (voir cartouches, fig. 5). Pour E/D, on retrouve le même style de trajectoire que pour O/D, avec un tronçon de pente positive ici à peine esquissé du moins d'après les données obtenues et correspondant à une phase de dynamique hétérochronique caractérisée pour la forme *gibbosus* par une peramorphose, presque certainement par accélération. Au-delà du point d'infexion la phase de rééquilibrage morphologique révèle une paedomorphose chez *gibbosus*. Le taux de changement de morphologie (ALBERCH et al. 1979) est important, à nouveau très tôt dans la morphogenèse de ce groupe d'*Amaltheus*. Concernant la densité costale c'est la tendance inverse qui se développe: la peramorphose par accélération dans le cas considéré. Le tout en association avec une progenèse si l'on se réfère aux tailles adultes connues.

Pour l'intensité des tubercules tout semble se dérouler autour de 12 à 14 mm parmi cette faune caussenarde. Avant ce point d'infexion l'acquisition de tubercules se fait de façon accélérée (peramorphose) pour *gibbosus* puis après ce point soit la tuberculation disparaît assez rapidement (*margaritatus*) soit elle persiste par «hypermorphose» (voir remarque p. 770) jusque dans les stades adultes ($D = 50$ à 60 mm). Chez des formes *gibbosus*, certaines formes adultes retrouvent ou tendent à retrouver une morphologie de type *margaritatus* que l'on peut qualifier de morphologie conservatrice pour ce groupe.

C'est chez le groupe *margaritatus-gibbosus* que la variabilité dans l'intensité et la persistance des stades épineux paraît la plus parlante dans le cadre d'une interprétation en termes de variabilité intraspécifique du gr. *margaritatus*. Cela est illustré par les formes à morphologie intermédiaire; en particulier la forme *margaritatus* (a) de la figure 5 qui présente un itinéraire ontogénétique qui est très proche dans les stades juvéniles (jusqu'à 15 mm de diamètre) de celui de la forme *gibbosus*, puis à un moment de sa croissance, cette forme intermédiaire acquiert une morphologie de type *margaritatus*.

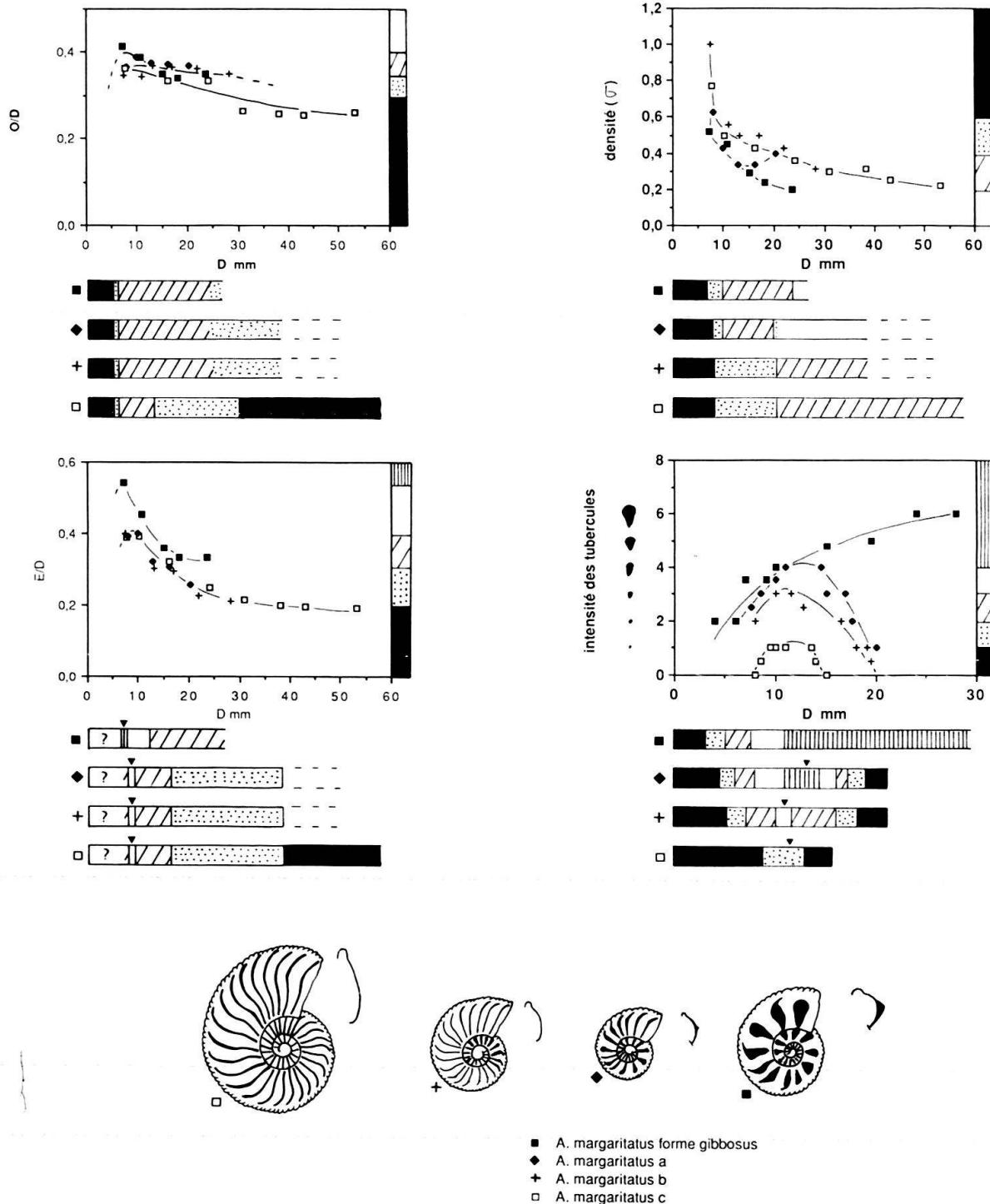


Fig. 5. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

La figure 6 met en évidence de façon spectaculaire l'«hypermorphose» (peramorphose) du développement du caractère épineux chez *margaritatus* ainsi que l'arrêt relativement brusque de son essor lié à un ralentissement de la morphogenèse de ce caractère. Ces deux *A. margaritatus* proviennent de la sous-zone à *Gibbosus* (Rivière-sur-Tarn,

niv. 140 (130 cm > niv. 139). Rappelons (voir remarque p. 770) que pour l'étude de ce caractère nous le traitons non en tant que simple caractère mais en tant qu'individu propre et nous faisons chaque fois abstraction de la taille de l'ammonite (individu complet).

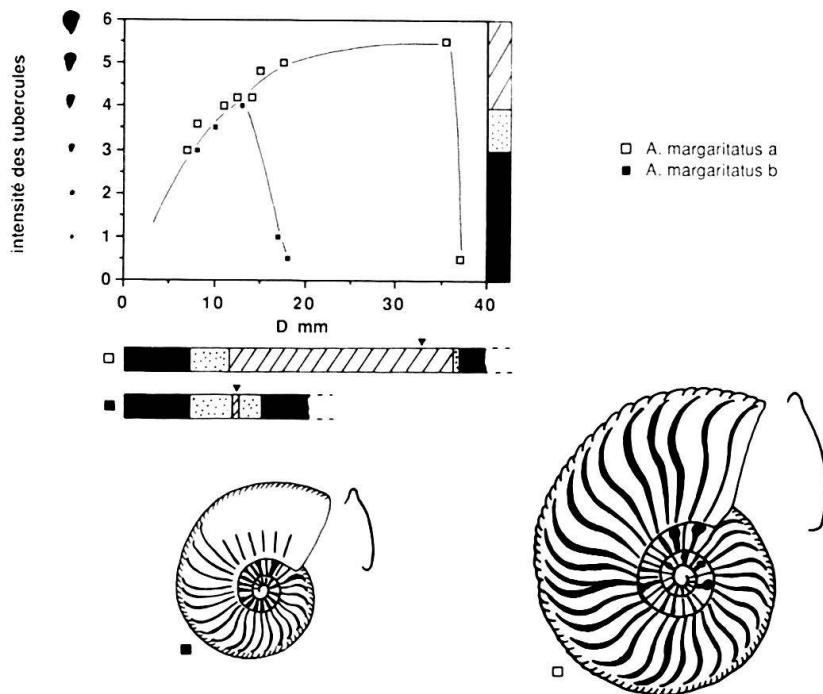


Fig. 6. Ontogenèse de la tuberculation chez *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT).

2.1.4 Amaltheidae de la base du Domérien supérieur (sous-zone à «Apyrenum») : *A. margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT)

Cette association faunique représente la troisième et dernière séquence de variabilité des *Amaltheus* où s'expriment les morphologies épineuses (fig. 7). Entre ces deux formes à morphologie contrastée, il existe à nouveau des formes intermédiaires où le stade épineux est plus ou moins développé et plus ou moins persistant. Ces formes proviennent de St Paul-des-Fonts (niv. 15 (150 cm > niv: 14).

Pour la morphologie relative de l'ombilic (O/D), la morphogenèse se déroule selon un processus légèrement différent que pour les formes *gloriosus* et *gibbosus*. Cette fois la phase de dynamique hétérochronique est caractérisée pour la forme *salebrosum* par rapport à *A. margaritatus* (b) par une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique lié au développement de ce caractère jusqu'à l'inversion de tendance. Cette phase est suivie, à partir du point d'inflexion (entre 10 et 23 mm de diamètre), d'un réajustement morphologique dont les conséquences morphologiques pour la forme *salebrosum* sont paedomorphiques. En fait la forme *salebrosum* est fortement évolutive dans les tours internes puis au cours de la croissance l'ombilic tend à devenir relativement plus petit, se rapprochant ainsi de celui de *margaritatus* (b). L'analyse de l'épaisseur relative des tours (E/D) révèle un itinéraire de la forme épineuse décalé vers la tendance peramorphique cette fois par accélération jusque vers environ 8 mm de diamètre, suivi d'un

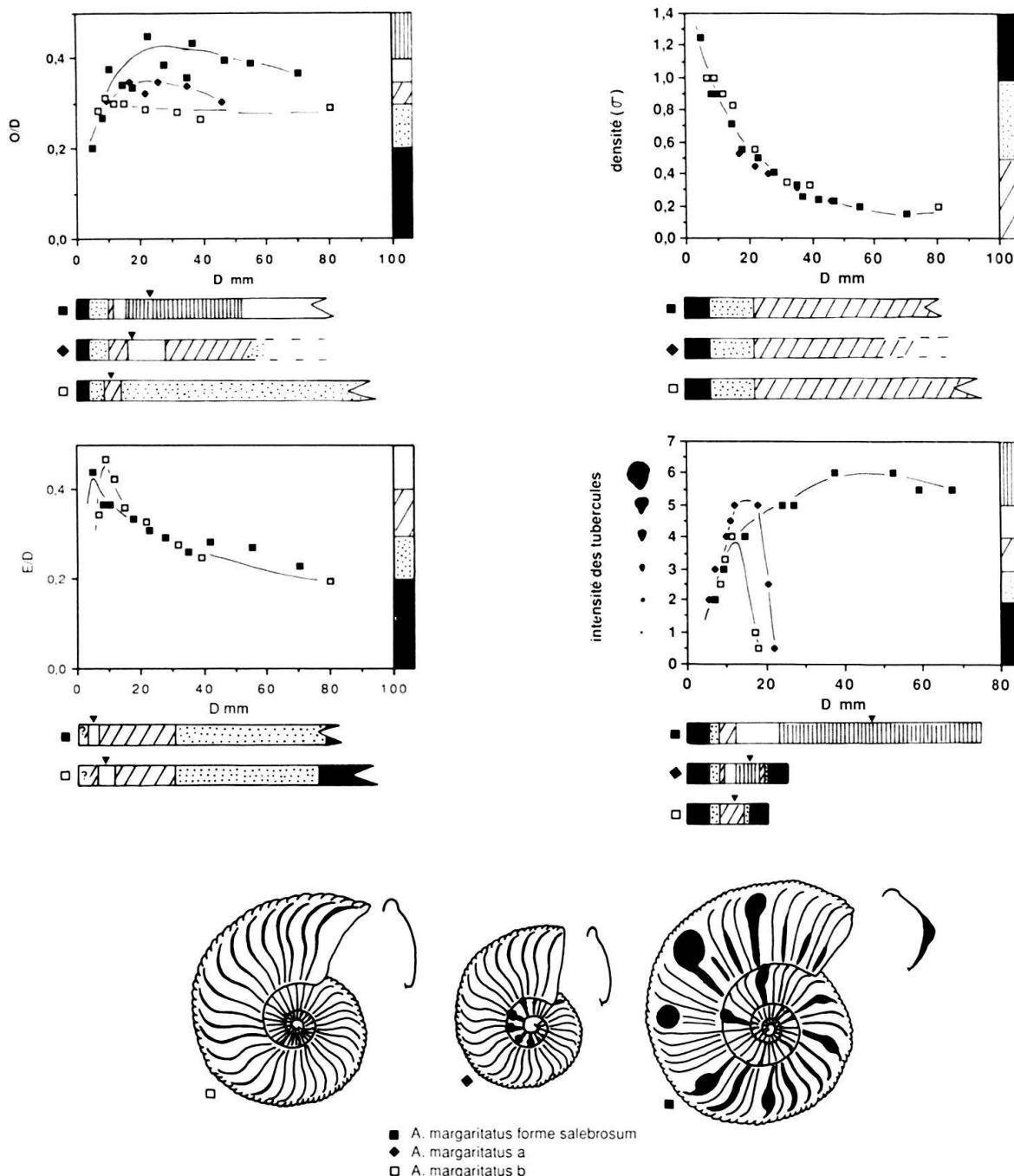


Fig. 7. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) s.s. et *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et la tuberculation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

rééquilibrage morphologique très rapide. A 20 mm de diamètre les itinéraires coïncident déjà. Le résultat morphologique de cette courte phase de rééquilibrage se fait sur un mode peramorphique à l'inverse de ce que nous avons observé chez *gloriosus* et *gibbosus*. Pour la densité costale aucune altération ontogénétique n'apparaît.

Comme chez toute les formes «grossières» du groupe de *margaritatus*, celles-ci ont une taille adulte nettement inférieure aux *margaritatus* de même âge. Ici encore le moment de fin de croissance paraît avancé: en termes d'hétérochronies, il s'agit donc d'une

progenèse qui se combine avec les hétérochronies liées au taux de changement de forme discutées plus haut. Pour l'intensité des tubercules les itinéraires sont très complexes. Chez les *margaritatus* et la forme intermédiaire on a une inversion de tendance autour de 11 à 15 mm de diamètre c'est-à-dire que l'intensité des tubercules atteint son paroxysme à ce diamètre pour diminuer et disparaître très rapidement. En comparant *A. margaritatus* (b: forme de référence) et *A. form salebrosum* on constate que leurs itinéraires coïncident jusqu'au point d'inflexion puis par «hypermorphose» (peramorphose), ce caractère se maintient jusque dans la morphologie adulte où il tend à s'atténuer un peu (faible paedomorphose). Chez les formes *gibbosus* et *gloriosus* on avait affaire à des accélérations «hypermorphiques».

Remarque à propos de la densité costale et de l'exacerbation de la tuberculation chez les *margaritatus* formes *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*.

Cela concerne trois formes qui présentent, à 3 époques différentes du Domérien, un hyperdéveloppement de la tuberculation (fig. 8). Il s'agit d'une simple comparaison de cette morphologie exacerbée et en aucun cas de l'établissement d'une relation ancêtre-descendant. Ces formes adultes appartiennent aux plus grands exemplaires adultes con-

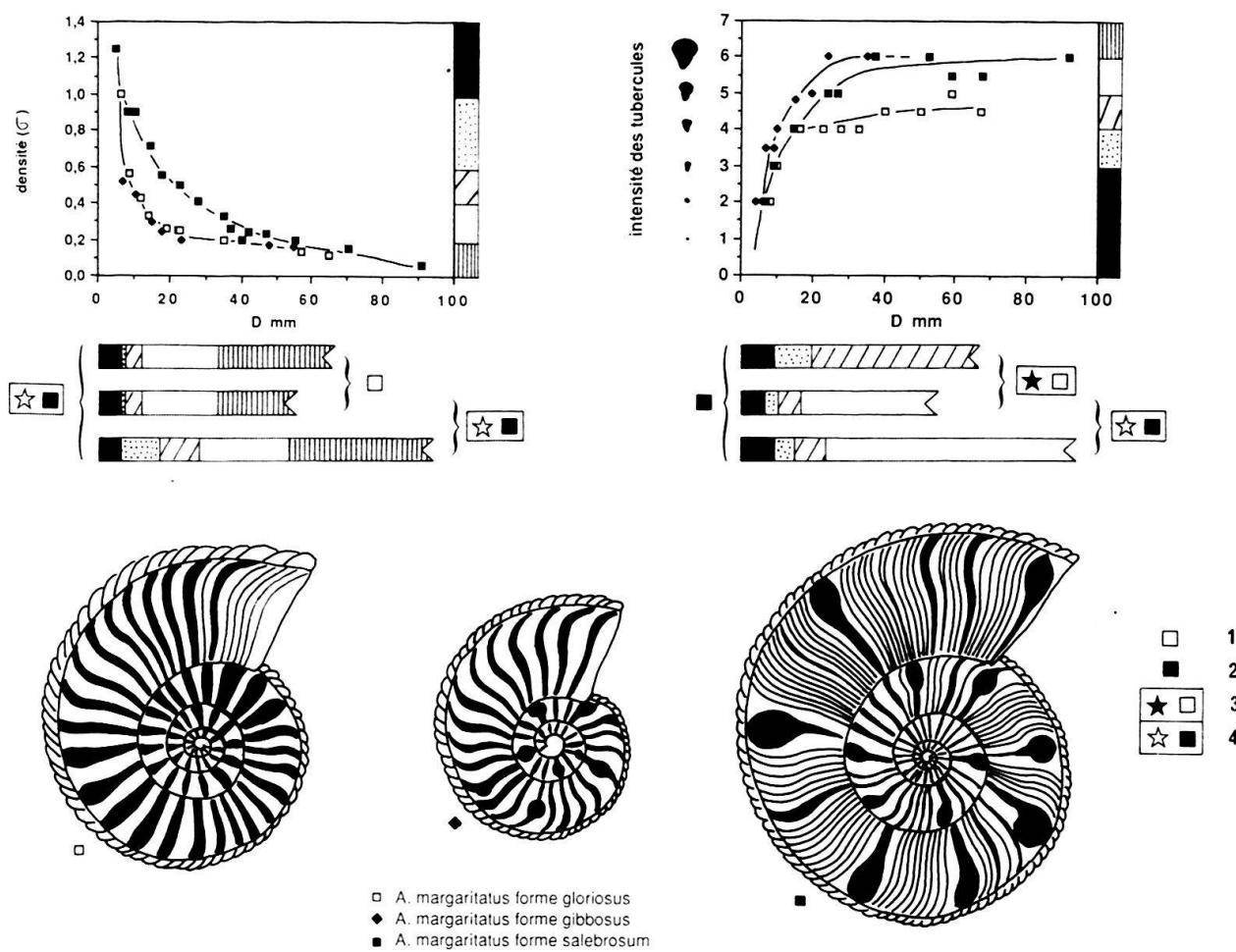


Fig. 8. Ontogenèse de la densité costale (σ) et de la tuberculation chez les *Amaltheus margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT), forme *gibbosus* (SCHLOTH.) et forme *salebrosum* (HYATT). – 1) Progenèse – 2) Hypermorphose – 3) Accélération progénétique – 4) Néoténie hypermorphique.

nus. Les mesures et les dessins ont été complétés à partis des exemplaires illustrés par HOWARTH (1957, pl. 3, fig. 3; text-fig. 10) et par JORDAN (1960, pl. 6, fig. 1).

Pour la densité costale, les itinéraires des formes *gloriosus* (prise comme référence car la plus ancienne) et *gibbosus* sont confondus; seule la différence de taille est manifeste et reflète une progenèse. L'itinéraire de *salebrosum* est par contre décalé et présente une tendance paedomorphique par néoténie pour ce caractère. Si on prend en considération la taille adulte de *salebrosum*, qui est la forme qui atteint le plus grand diamètre, on a affaire à une néoténie hypermorphique.

Pour l'intensité des tubercules, la forme *gibbosus* par rapport à *gloriosus* est manifestement la plus peramorphique du groupe par accélération «progénétique» (voir remarque p. 770) alors que la forme *salebrosum* présente une «hypermorphose».

Dans la figure 8 nous avons également confronté les formes *gibbosus* (prises comme référence) et *salebrosum*. Pour σ et pour l'intensité costale la forme *salebrosum* présente une néoténie hypermorphique. Il en est de même pour la tuberculation.

Il paraît bien difficile de mettre en évidence une «logique» évolutive progressive et continue chez ces trois formes du groupe de *margaritatus*, que se soit pour la densité costale ou pour l'intensité de l'ornementation. Cette absence d'uniformité dans le déroulement ontogénétique de ces formes évoque au contraire plutôt un phénomène de variabilité chez *A. margaritatus* qui se traduit à différentes époques du Domérien par une exacerbation des morphologies épineuses indépendantes les unes des autres (voir HOWARTH 1957, 1958; JORDAN 1961).

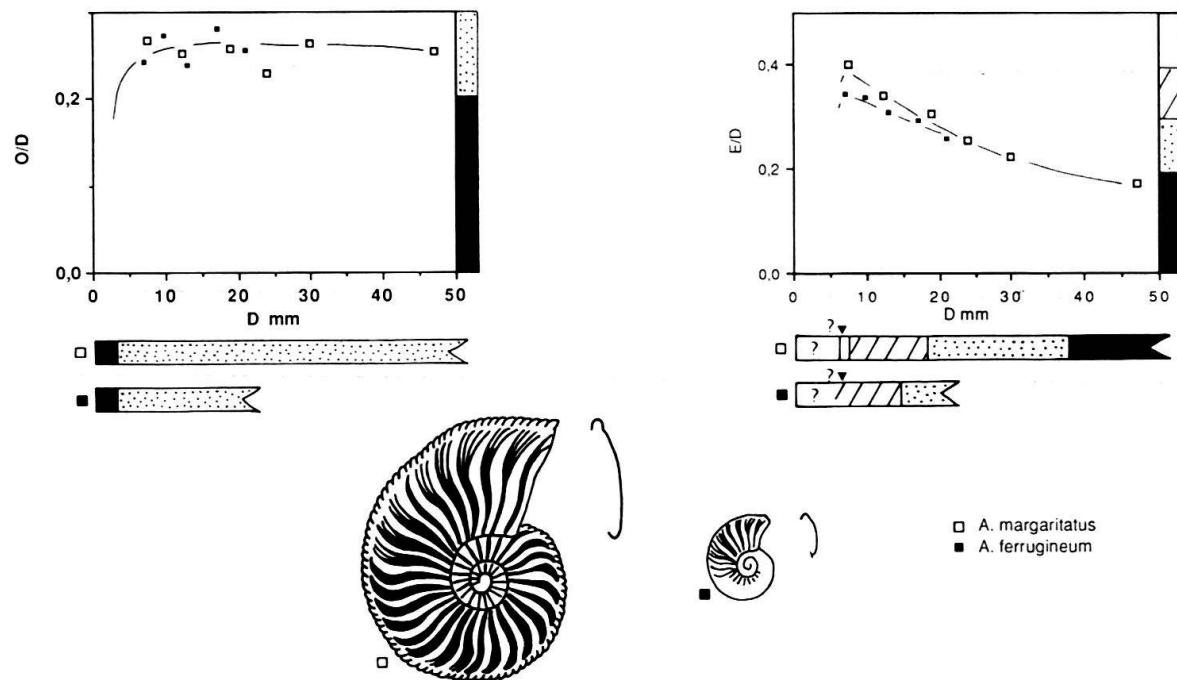


Fig. 9. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) et *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

2.1.5 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) – *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON)

Comme dans le cas de *bifurcus-stokesi* et *wertheri*, *A. ferrugineum* est soumise globalement à une progenèse qui suppose un raccourcissement de l'âge biologique, cela se traduit par une taille adulte réduite pouvant aller de 1:20 et par l'acquisition sur la loge d'habitation d'une morphologie voisine des *margaritatus* adultes (fig. 9). En le comparant à l'espèce de DE MONTFORT on constate que leur itinéraires coïncident pour l'ombilic (O/D) et seule leur taille adulte les distingue (progenèse). Pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D), seule la deuxième phase du développement ontogénétique (voir appendice 1) est visible. Du point de vue morphologique, elle présente une peramorphose qui reflète des tours plus comprimés. Cette tendance diminue progressivement pour disparaître complètement dans la morphologie adulte. Seule une ornementation sous forme d'une fine striation se développe dans les stades adultes. Lorsque l'on considère *wertheri* et *ferrugineum*, c'est en fait la petite taille et le style d'ornementation qui nous sautent aux yeux. Chez *wertheri*, l'ornementation tend à s'effacer dans la morphologie adulte par peramorphose accélérée. Ce phénomène s'accentue et gagne des stades ontogénétiques de plus en plus jeunes chez *ferrugineum* pour aboutir à une disparition totale de la costulation. Cette hétérochronie pour ce caractère associée à la progenèse évoque un pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. 1986.

2.1.6 *Amaltheus engelhardti* (D'ORBIGNY) – «*A. lenticulare* (Y. et B.)» – *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON)

Il s'agit ici de trois formes provenant du Domérien supérieur du Yorkshire (niveau 37 de Hawsker). A notre connaissance se sont les derniers représentants des Amaltheidae «oxycônes» (fig. 10); les *A. margaritatus* ont en effet disparu au début du Domérien supérieur (Sous-zone à «*Apyrenum*»). L'étude de leur itinéraire ontogénétique met en évidence la différence de taille entre *engelhardti* et *ferrugineum* (progenèse). Pour l'ombilic (O/D) l'itinéraire de *ferrugineum* est décalé vers la tendance paedomorphique par néoténie jusque vers 10 mm de diamètre. Le réajustement morphologique au-delà du point d'inflexion traduit cette fois encore une tendance paedomorphique. Dans ce cas (voir appendice 1) la tendance globale résultant de l'hétérochronie du développement induite dans les tours internes est conservée. En d'autres termes, l'ombilic de *ferrugineum* est moins ouvert dans les tours internes alors que dans les tours moyens et adultes il devient plus ouvert que celui de *engelhardti*. Pour E/D, *ferrugineum* est manifestement paedomorphique par néoténie dans les tours jeunes (environ 10 mm); puis à partir du point d'inflexion, la phase de rééquilibrage morphologique traduit une peramorphose (voir appendice 1). La forme de SIMPSON reste donc toujours plus comprimée que *A. engelhardti* au cours de son ontogenèse. La présence d'une fine striation dans les deux morphologies adultes évoque chez *ferrugineum*, comme nous l'avons dit plus haut, une progenèse accélérée (pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. 1986).

Amaltheus lenticulare est une forme jeune de *engelhardti*. L'apparition des lyrae (il s'agit d'une innovation sensu DOMMERGUES 1986) se fait à partir des stades moyens où ils diffusent aussi bien vers les tours internes que vers les tours externes. En effet le jeune *engelhardti* n'est pas tout à fait lisse (il existe toujours une fine striation, parfois ce sont de

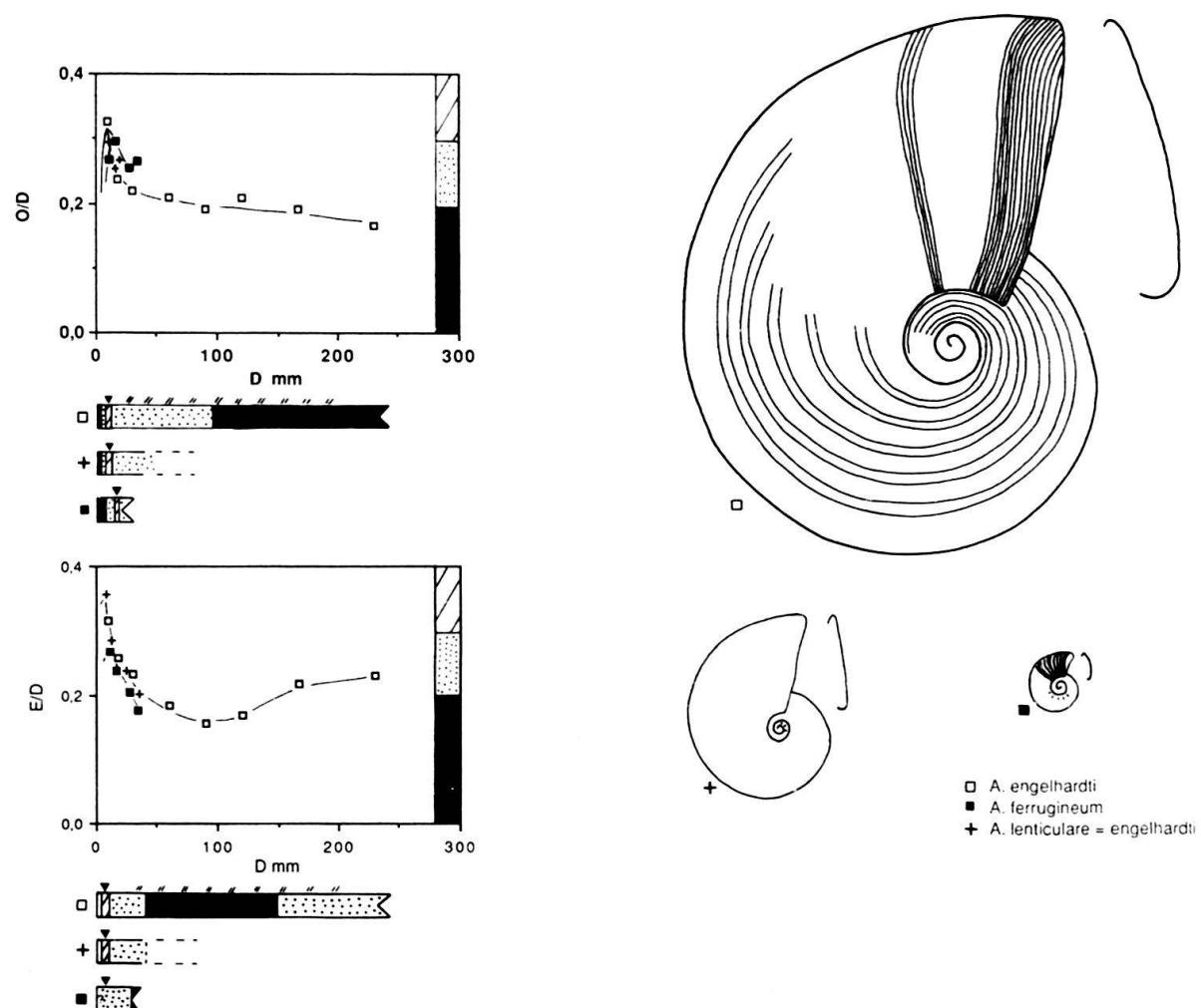


Fig. 10. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus engelhardti* (D'ORB) et *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques et les paires de traits au dessus des cartouches figurent les lyrae.

petites côtes dans les tours internes) et les lyrae dont le nombre varie d'un individu à l'autre n'apparaissent que vers un diamètre assez variable de 30 à 50 mm: Ceux-ci disparaissent vers le début de la loge d'habitation chez l'adulte.

A propos des formes «lisses»

Les *Amaltheus* connus sous le nom de *striatus* (HOWARTH 1957, pl. 2, fig. 20; pl. 3, fig. 1) font partie de la sphère de variabilité de *A. margaritatus*. Ils sont caractérisés par une morphologie adulte peramorphique c'est-à-dire par une morphologie quasiment lisse (disparition de la costulation au profit d'une fine striation) évoquant celle des grands *margaritatus*. Remarquons qu'on observe exactement le même phénomène chez les *Pleuroceras solare* forme *apyrenum*.

Les *Amaltheus laevigatus* (HOWARTH 1957, pl. 4, fig. 1-4) caractérisés par une carène cordée et des flancs quasiment lisses, font partie de la sphère de variabilité de *A. engelhardti*. Dans la population du Yorkshire, l'ornementation de certains spécimens peut

persiste plus ou moins longtemps lors de la croissance et de façon différenciée en gardant soit une carène cordée un peu plus longtemps (*laevigatus*), soit une costulation comme pour *A. reticularis* (SIMPSON; voir HOWARTH 1957, pl. 4, fig. 5–7). Ce dernier représente tout-à-fait ce qui peut être interprété comme une morphologie intermédiaire entre *A. margaritatus* et *A. engelhardti*. Il s'agit d'un rappel voire de la persistance chez certains spécimens du groupe *engelhardti* d'une morphologie ancestrale, plus ou moins exacerbée, de *margaritatus*. Rappelons que certains *engelhardti* peuvent être encore costulés au diamètre des formes qu'a illustré HOWARTH (1957, pl. 4, fig. 5–7). La tendance globale qui se dégage chez ces formes qui tendent à conserver une ornementation un peu plus longtemps au cours de la croissance est la paedomorphose par rapport aux formes nettement costulées.

2.2 L'ontogenèse des *Pleuroceras*

2.2.1 Les *Pleuroceras* de la base du Domérien supérieur: *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN)

Dans ce groupe caractérisé par des formes de petite taille, on distingue un pôle à ornementation «fine» c'est-à-dire à costulation fine et assez dense et un pôle «grossier» à côtes relativement plus larges, plus espacées voire tuberculées (fig. 11).

Remarques. – Les formes à morphologie «fine» serviront de référence lors de l'étude des itinéraires ontogénétiques, comme ce fut le cas chez les *Amaltheus* avec *A. margaritatus*. – Les mesures de la forme «fine» pour la figure 11 ont été complétées avec celles du spécimen illustré par HOWARTH (1958, fig. 4, pl. 16). Il s'agit donc ici d'un itinéraire ontogénétique synthétique.

Pour O/D, les trajectoires ontogénétiques sont globalement les mêmes: un tronçon de pente positive, bien net jusque vers 10 mm de diamètre, suivi d'un tronçon de pente toujours positive mais peu inclinée reflétant une phase de stabilisation. Dans la première phase, la forme «grossière» est peramorphique vraisemblablement par accélération. Cette tendance induite par hétérochronie dans les tours internes est conservée pendant toute la croissance, mais elle s'atténue à partir de 10 mm de diamètre: la taille de l'ombilic tend à rester constante (phase de rééquilibrage morphologique). L'itinéraire de la forme considérée comme «intermédiaire» est dans ce cas légèrement décalé vers la tendance paedomorphique par rapport au *P. transiens* «fin» qui est la forme de référence.

Pour le paramètre E/D, seule la deuxième phase du développement ontogénétique, là encore, est bien marquée (phase de rééquilibrage). Elle se traduit par un rapprochement des itinéraires ontogénétiques vers une morphologie comprimée de type *P. transiens* «fin» (tendance paedomorphique). L'itinéraire du *P. transiens* intermédiaire est cette fois situé exactement entre les deux pôles morphologiquement contrastés. Pour la première phase du développement ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique), l'alignement presque parfait des points à un diamètre de 8 mm met déjà en évidence la tendance peramorphique chez la forme grossière par rapport au *P. transiens* «fin». Par contre l'hétérochronie qui induit cette tendance reste assez hypothétique, il s'agit soit d'une accélération soit d'un prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère. La configuration des points fait plutôt penser à la deuxième solution. Du point

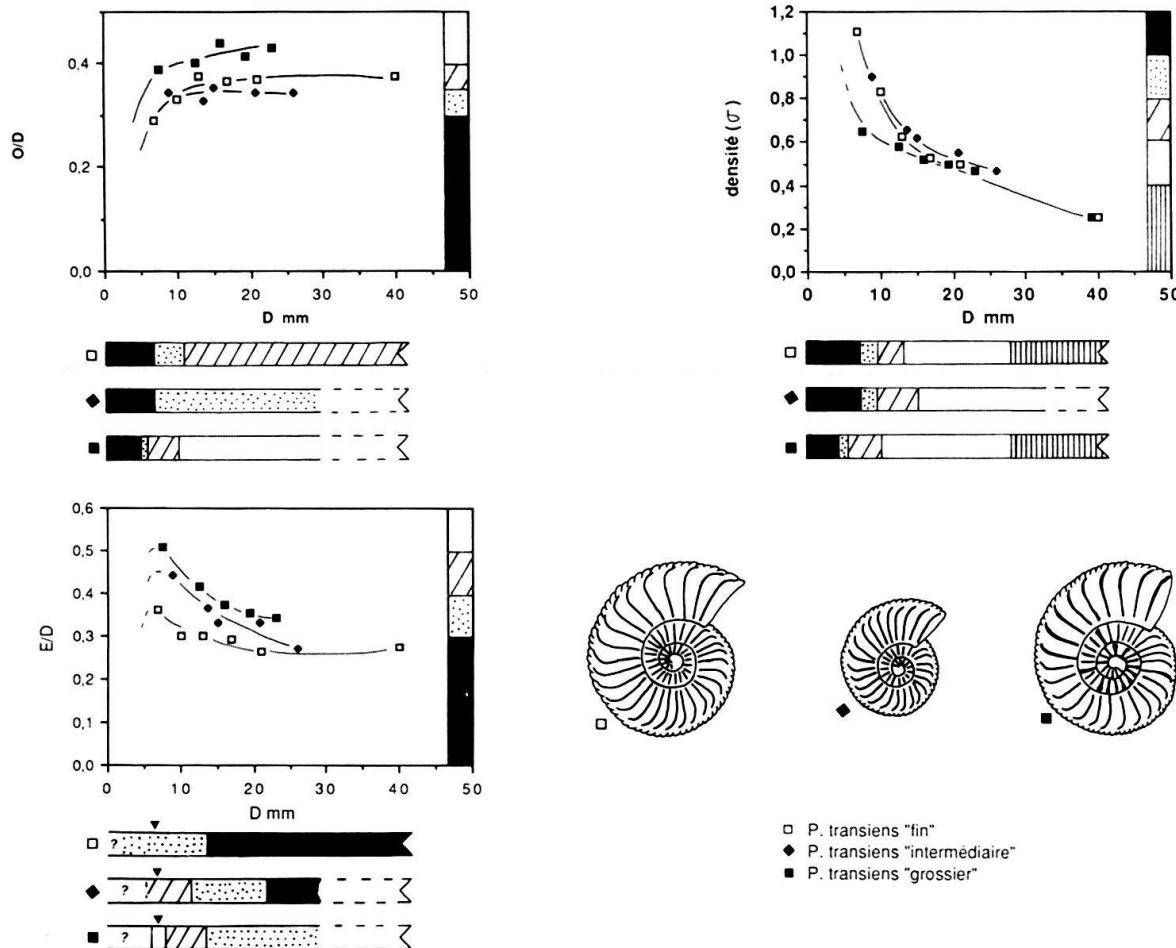


Fig. 11. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

de vue de la densité costale, *P. transiens* «grossier» est accélérée (peramorphique) c'est-à-dire que sa costulation est plus espacée jusque vers 20 mm de diamètre, puis les différences s'estompent et il y a coïncidence des itinéraires dans les morphologies adultes.

Comme chez les *Amaltheus*, il apparaît que l'ontogenèse des *Pleuroceras* présente aussi un changement important au cours de son développement dans les stades jeunes, entre un diamètre de 10 à 20 mm de diamètre.

Les *Pleuroceras* de la partie inférieure et moyenne du Domérien supérieur

2.2.2 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS)

Cette espèce d'assez petite taille (aucune taille adulte connue ne dépasse les 50 à 60 mm de diamètre) représente les premiers *Pleuroceras* réellement abondants et largement distribués du point de vue géographique.

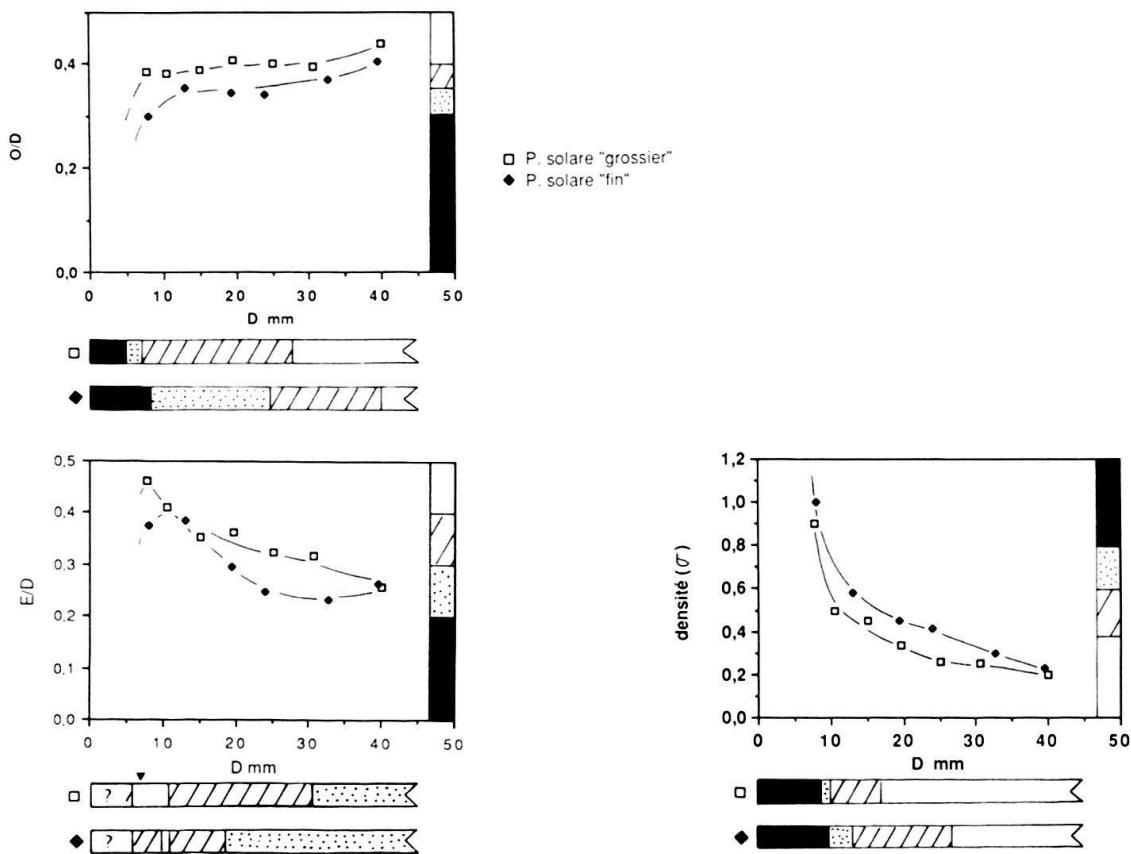


Fig. 12. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Les deux formes choisies reflètent les pôles extrêmes de la variabilité de cette espèce (fig. 12). Ici il s'agit d'individus provenant du niveau 142 (125 cm < niv. 143) de Rivièr-sur-Tarn (Causse).

Pour l'ombilic (O/D) comme précédemment chez *transiens*, la forme grossière est nettement peramorphique probablement par accélération dans les stades jeunes et de façon plus atténuée au delà de 10 à 15 mm de diamètre. Durant son ontogenèse, cette forme est donc constamment plus évolutive que *P. solare* «fin». Pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D), les trajectoires de ces *Pleuroceras* évoquent celles rencontrées chez les *Amaltheus*: avec un tronçon de pente positive (ici esquissé par *P. solare* «fin») suggérant une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique pour *P. solare* «grossier», un point d'inflexion et un tronçon de pente négative représentant la phase de rééquilibrage de la morphologie qui révèle une paedomorphose. Pour la densité costale, la forme grossière exprime comme c'est toujours le cas, la tendance peramorphique par accélération.

Dans le domaine de variabilité de *solare* sont comprises quatre formes à morphologie très contrastée: *A. solare* formes *quadratum*, *spinatum* et *yeovilense* pour les morphologies tuberculées et épineuses ainsi que *A. solare* forme *apyrenum* pour les morphologies «fines».

2.2.3 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. – *Pleuroceras solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN)

L'itinéraire de *P. apyrenum* est comparé à celui de *P. solare* «fin» (fig. 13). Celui de *P. solare* «grossier» nous sert uniquement à caler la variabilité de ce groupe. Ainsi on constate que pour chaque caractère morphologique envisagé la trajectoire de *P. apyrenum* est homologue à celle des *P. solare*, de plus chacun de ses itinéraires coïncide ou s'intercale avec ceux de l'espèce de PHILLIPS sensu stricto. En d'autre termes *apyrenum* se situe dans le domaine de variabilité de *solare*. Le principal caractère morphologique pour distinguer

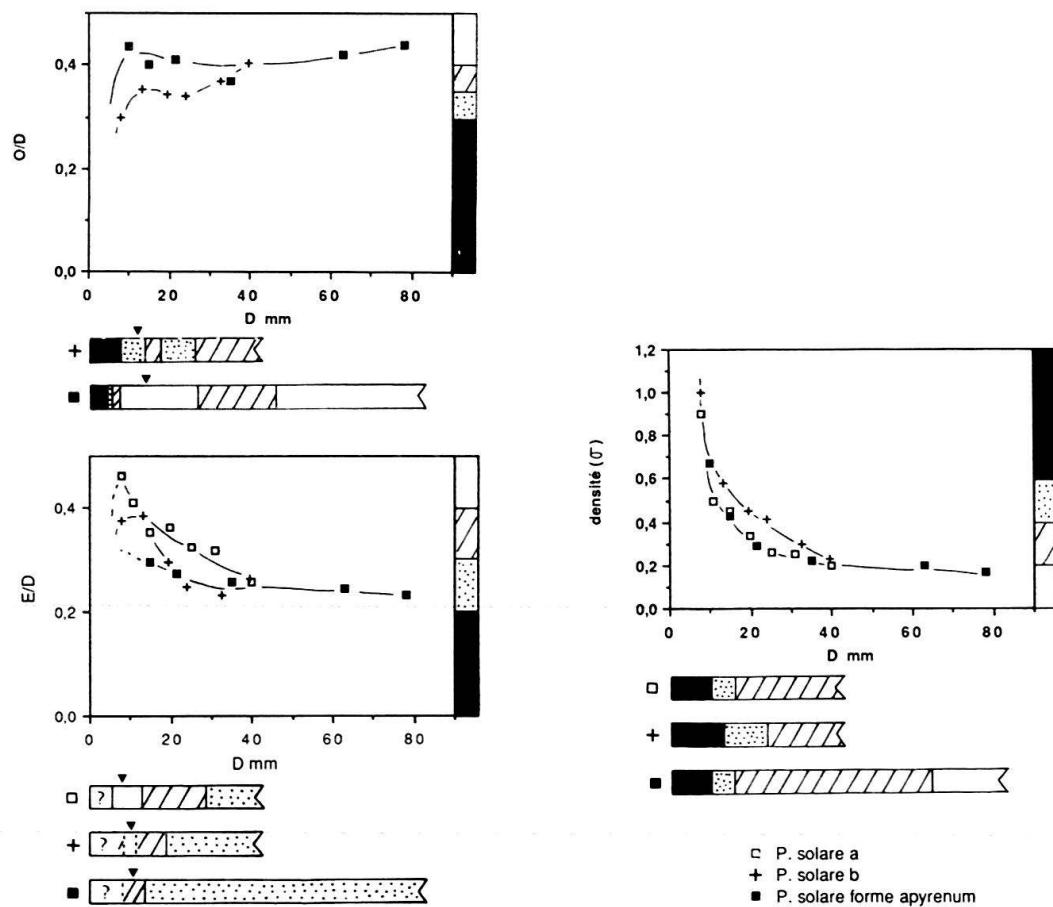


Fig. 13. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. et *P. solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

les formes *apyrenum* est la fine striation qui masque souvent la costulation. Ce caractère bien développé sur la loge d'habitation (caractère qui l'on retrouve également chez les *margaritatus* (p. 780) a une signification d'adulte et il peut gagner par accélération (peramorphose) des stades de plus en plus jeunes. La taille adulte permet aussi de distinguer la forme *apyrenum* des *Pleuroceras solare*, elle peut atteindre 80 mm et caracté-

rise vraisemblablement un processus hypermorphique si l'on considère le diamètre comme la meilleure approximation de l'âge.

Pour l'ombilic (O/D), chez *apyrenum* le décalage se fait nettement vers la tendance peramorphique par accélération jusqu'à 15 mm de diamètre, puis par la suite dans les tours moyens, il semble y avoir une tendance à la stabilisation, alors que dans la morphologie adulte il y a annulation de cette tendance. Pour le rapport E/D, la phase de dynamique hétérochronique reflète une paedomorphose évidente induite soit par néoténie, soit par prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'au point d'inflexion. Cette altération ontogénétique apparaît comme une hétérochronie très répandue pour E/D. Seule la phase de rééquilibrage de la morphologie apparaît nettement. Ce réajustement morphologique entre la forme *apyrenum* et *P. solare* «fin», s'amorce rapidement déjà vers 20 mm de diamètre par peramorphose. Pour la densité costale son itinéraire est nettement décalé vers le pôle peramorphique (accélération) entre 10 et 40 mm. Remarquons à nouveau que vers 20 mm de diamètre, la pente des trajectoires ontogénétiques tend à se stabiliser (phase de rééquilibrage).

Remarque. – Pour chaque caractère envisagé, les itinéraires ontogénétiques de *solare* et de la forme *apyrenum* se rejoignent. Cela reflète à l'extrême cette tendance, que nous avons toujours rencontrée chez les *Amaltheus*, à adopter souvent en fin de croissance une morphologie semblable, toujours proche de celle des formes dites «fines». Alors qu'à l'inverse, les différences morphologiques, dans la plupart des cas, sont les plus exacerbées entre un diamètre de 10 à 20 mm, c'est-à-dire à la fin de la phase de dynamique hétérochronique, au niveau du point d'inflexion.

2.2.4 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s. – *P. solare* forme *quadratum* (HOWARTH) – *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE)

Dans le cas des morphologies «grossières», *P. solare* «grossier» est considéré comme la forme de référence (fig. 14). La différence de taille entre *solare* et les formes *quadratum* et *spinatum* est très importante. La taille adulte de ces derniers atteint au moins un diamètre triple de celui des *P. solare*. A nouveau, comme chez la forme *apyrenum*, l'âge adulte de *quadratum* et de *spinatum* est probablement affecté et décalé vers des tailles adultes plus grandes (hypermorphose).

Dans l'analyse de l'ombilic (O/D), il se dégage à nouveau une première phase ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique) restreinte aux petits diamètres jusque vers 20 mm, qui présente une légère peramorphose par un prolongement de l'expression de ce caractère, depuis *solare* jusqu'à la forme *spinatum* en passant par la forme *quadratum*. Dans les tours moyens et adultes, la pente de la trajectoire ontogénétique tend à se stabiliser, reflétant une croissance constante de la taille relative de l'ombilic en fonction du diamètre, du moins chez les formes *quadratum* et *spinatum*. Lors de cette phase de rééquilibrage, il n'y a pas de différence notable entre l'itinéraire de *solare* (forme de référence) et celui de la forme *quadratum*, si ce n'est celle de la taille (hypermorphose). La forme *spinatum* est également hypermorphique par rapport à *solare* et décalé de plus vers la tendance peramorphique.

L'épaisseur relative des tours (E/D) est caractérisée par une peramorphose induite ici probablement à nouveau par un prolongement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'à un diamètre d'environ 10 à 20 mm, aussi bien chez la forme *quadratum* que chez la forme *spinatum* où il est encore plus accentué. Au-delà du point d'inflexion, durant la phase de rééquilibrage, la pente des itinéraires ontogénétiques décroît fortement pour finir par se stabiliser à un palier situé à partir de 40 mm de diamètre. Ce décalage entre l'itinéraire de *solare* et ceux des formes *quadratum* et *spinatum* exprime en terme de résultat morphologique une paedomorphose.

Pour la densité costale, les itinéraires de *quadratum* et *solare* coïncident; celui de *spinatum* se décale légèrement par rapport à *solare* vers le pôle peramorphique par accélération entre 20 et 50 mm de diamètre. La densité de cette forme décroît entre ces diamètres donc plus rapidement que chez *solare*.

La figure 15 illustre cette situation à diamètre comparable: les tailles adultes ne sont pas prises en compte.

P. solare forme *quadratum* paraît posséder une morphologie intermédiaire entre *solare* et *spinatum*, par les dimensions de sa section et sa densité costale il évoque encore *solare*,

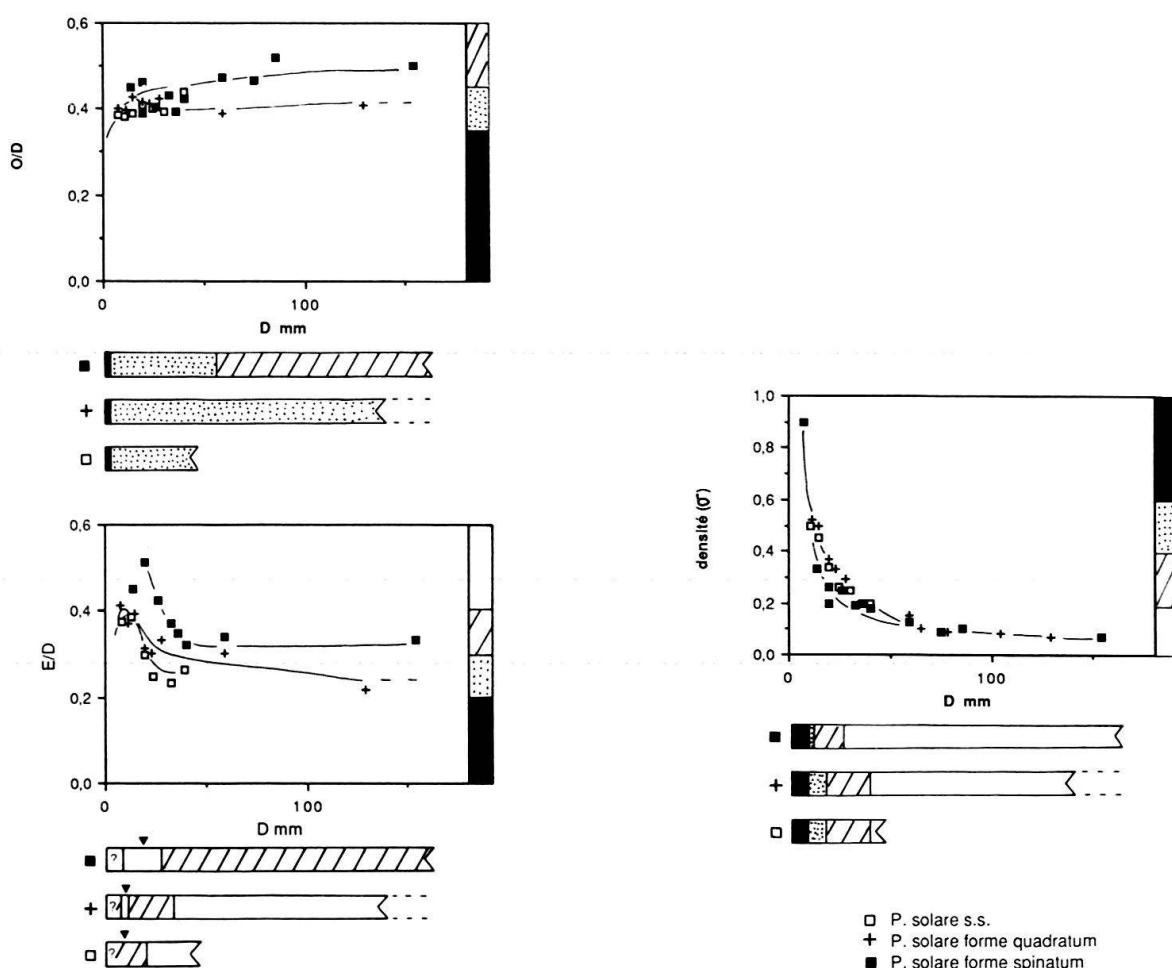


Fig. 14. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) s.s., *P. solare* forma *quadratum* (HOWARTH) et forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

mais sa tuberculature bien développée sur tous les tours et sa taille adulte évoquent plutôt *spinatum*. De plus la position de son itinéraire ontogénétique dans le diagramme E/D (fig. 14) tend à souligner encore ce caractère intermédiaire.

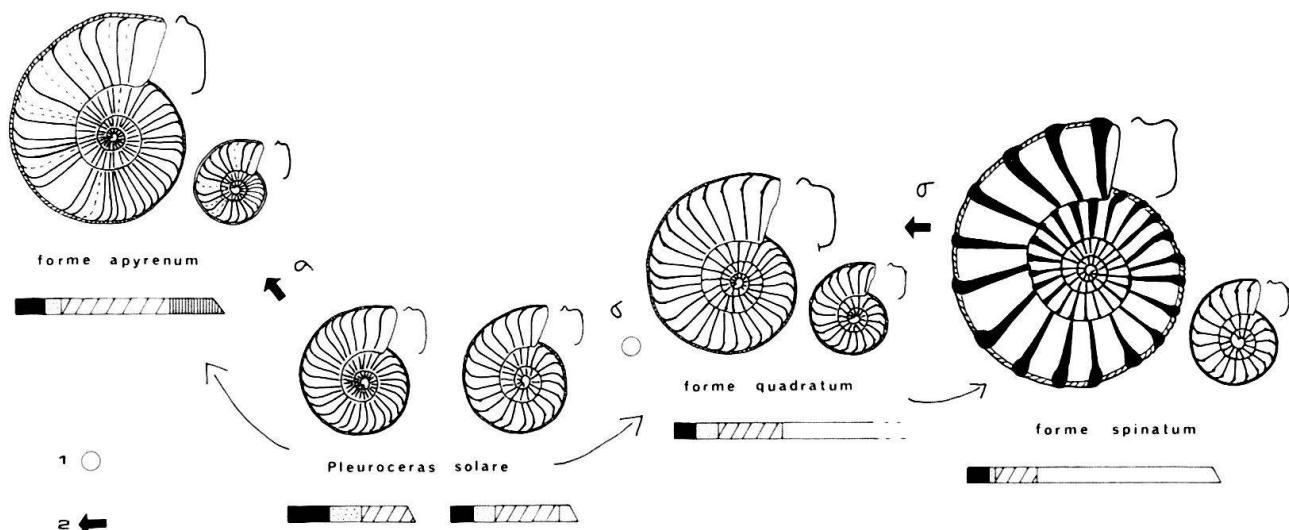


Fig. 15. Variabilité et tendances morphologiques de la densité costale (σ) chez *P. gr. solare* (PHILLIPS). – 1) pas d'altérations ontogénétiques – 2) Peramorphose.

2.2.5 *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) = *P. paucicostatum* (HOWARTH) – *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH)

La figure 16 met en évidence la coïncidence des itinéraires ontogénétiques de *spinatum* et de *paucicostatum* pour tous les caractères morphologiques envisagés; cela malgré une légère dispersion des points principalement dans le diagramme O/D (fig. 16). Cela démontre comme nous le supposions que les formes anglaises font bien partie du spectre de variabilité des *P. solare* forme *spinatum*.

Les formes très grossières du groupe de *yeovilense* présentent pour l'ombilic (O/D), une identité parfaite avec le groupe de *spinatum* qui est pris ici comme référence: la seule différence réside dans la taille adulte, *yeovilense* est progénétique s'il existe une bonne corrélation taille-âge.

Pour E/D, seule la phase de rééquilibrage morphologique est bien mise en évidence; du point de vue de l'aboutissement morphologique la forme de HOWARTH est nettement pædomorphique. La position des premières valeurs de l'épaisseur relative des tours pour les deux itinéraires envisagés suggère une peramorphose par accélération pour la forme *yeovilense* lors de la première phase du développement ontogénétique (phase de dynamique hétérochronique) reflétant une variation importante du taux de changement de forme. Pour la densité costale la forme *yeovilense* est également soumise à une peramorphose par accélération: →progenèse accélérée = pseudonanisme sensu DOMMERGUES et al. (1986). Cela se traduit morphologiquement par des côtes très espacées et larges.

Remarque. – La forme *quadratum* à forte ornementation de la planche 8, figure 9 dans HOWARTH (1958) entre dans le domaine de variabilité de *spinatum* = *paucicostatum*.

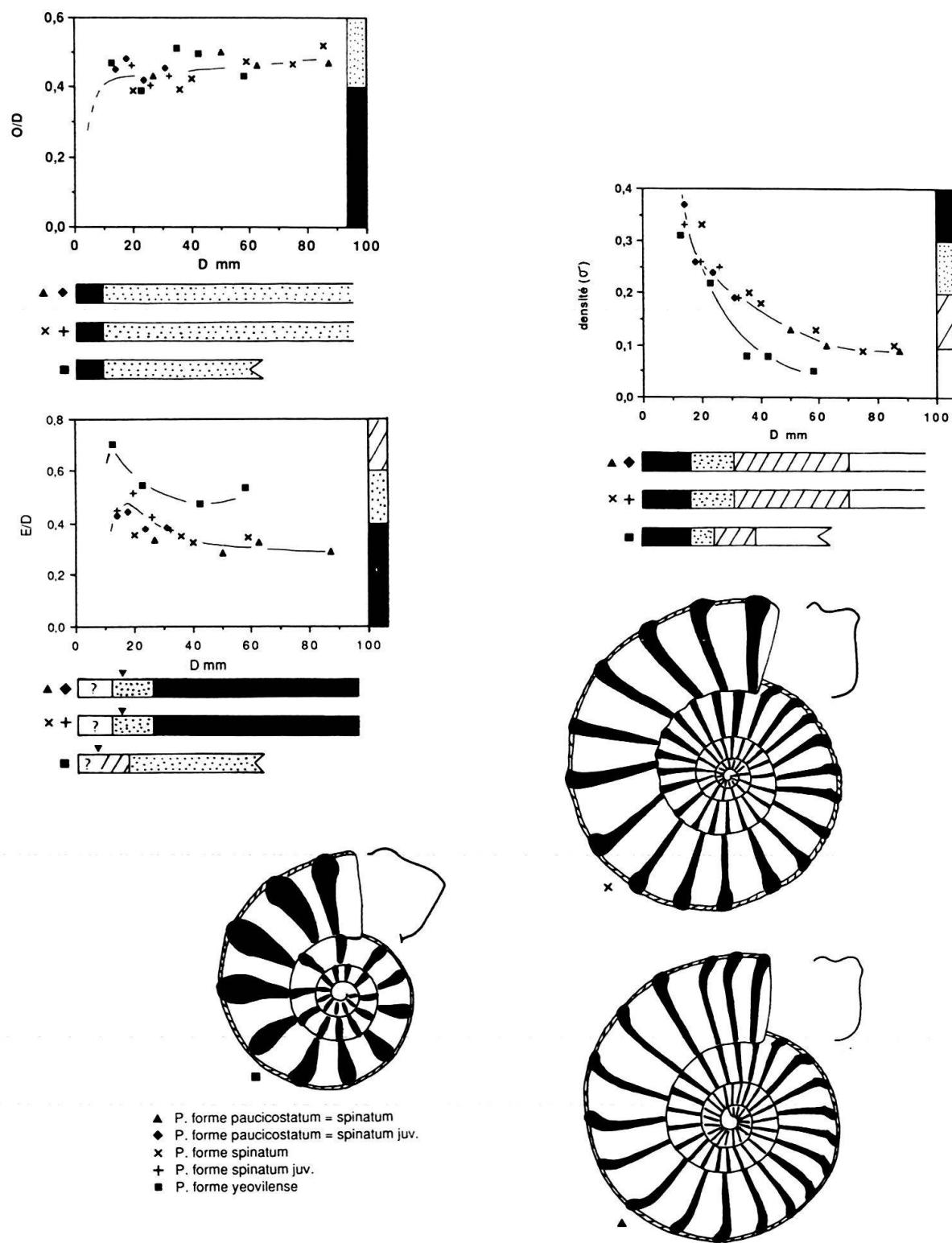


Fig. 16. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) et *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

Les *Pleuroceras* du Domérien supérieur (sous-zone à *Hawskerense*):

2.2.6 *Pleuroceras hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON)

La forme *elaboratum* (voir HOWARTH 1957, 1958) est très intéressante car c'est une forme clef dans l'évolution des *Pleuroceras* (voir plus bas). Ces formes proviennent du niveau 19 de Kettleness et du niveau 37 de Hawske (Yorkshire) (voir HOWARTH 1955).

Leur variabilité réside essentiellement dans la densité costale où l'itinéraire de *elaboratum* «grossier» est décalé vers la tendance peramorphique par accélération (fig. 17). Les développements ontogénétiques de la forme «grossière» et de la forme «fine» que ce soit pour l'ombilic (O/D) et pour l'épaisseur relative des tours (E/D) sont absolument identiques.

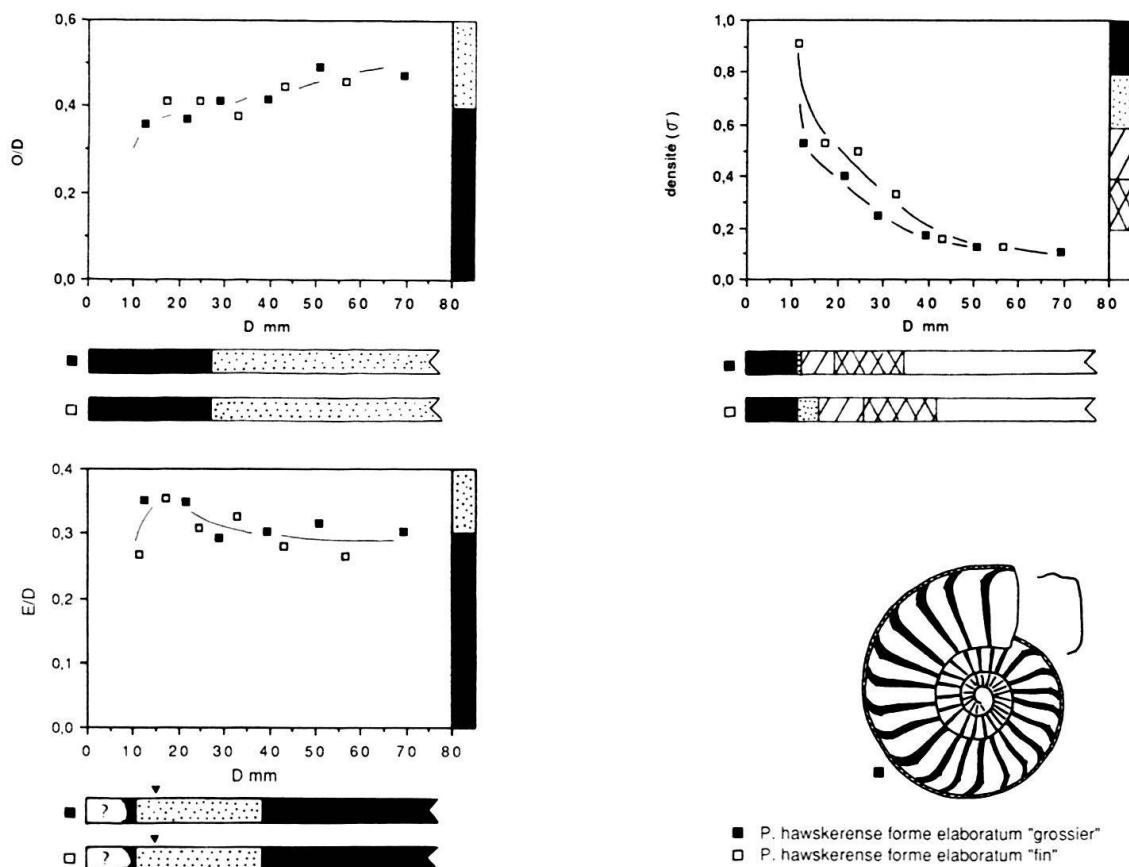


Fig. 17. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

2.2.7 *Pleuroceras hawskerense* (Y. et B.)

Ces formes, derniers représentants connus des *Pleuroceras* présentent à nouveau une variabilité morphologique qui se manifeste surtout dans l'espacement costal (fig. 18).

Pour l'ombilic (O/D) et pour le rapport E/D, les itinéraires ontogénétiques sont confondus. Parfois la section peut être cependant un peu plus comprimée dans le dernier

stade adulte chez les formes à ornementation un peu plus fine et dense. Cela n'apparaît pas dans la figure 18. Pour la densité costale à l'image de ce que nous avons toujours observé chez les Amaltheidae, l'itinéraire ontogénétique de la forme «grossière» est décalé et représente la tendance peramorphique par accélération par rapport à la forme «fine». Dans notre cas elle est mise en valeur entre 30 et 90 mm de diamètre.

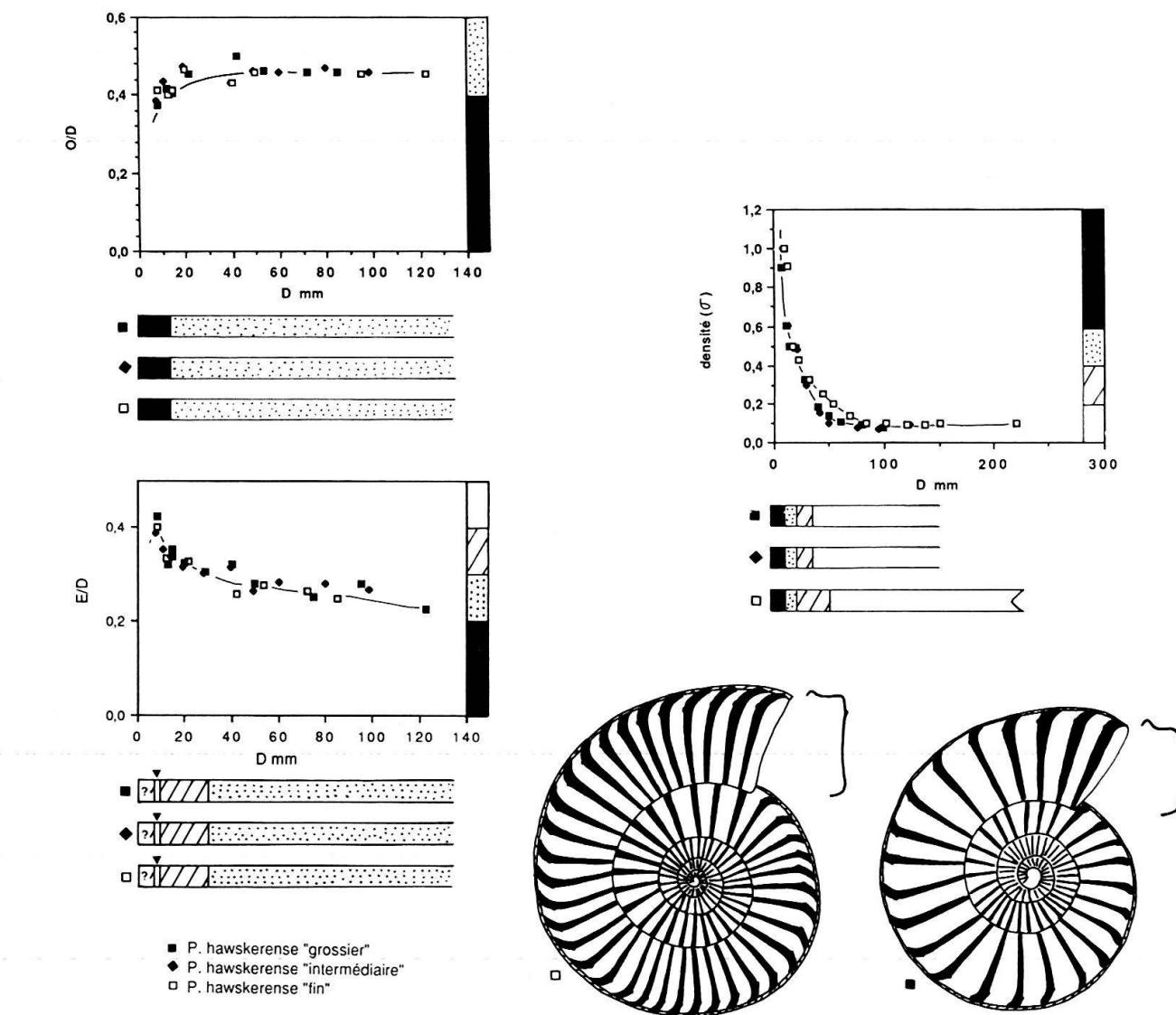


Fig. 18. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

3. L'évolution des Amaltheidae

L'analyse ontogénétique des Amaltheidae permet de mieux interpréter la forte variabilité morphologique de cette famille et le nombre peu élevé de taxons qui en fait la composent. Pourtant il nous paraît préférable de maintenir l'usage de certains taxons, entre autres ceux utilisés jusqu'à présent dans la nomenclature biostratigraphique afin de

ne pas rendre ce travail hermétique à une approche purement typologique. A notre avis, il existe chez les *Amaltheus* une lignée principale composée de *A. bifurcus-stokesi*, *A. margaritatus* et *A. engelhardti*. Autour de *A. margaritatus*, il existe dans nos régions d'Europe moyenne à différentes époques du Domérien une exacerbation de certaines morphologies comme la propension à développer des morphologies épineuses et celle au contraire à acquérir une morphologie «lisse». Ces morphologies sont regroupées dans le spectre de variabilité de *A. margaritatus*, on a donc affaire à ce que nous considérons comme des *A. margaritatus* formes *evolutus-bondoniensis*, *striatus*, *subnodosus*, *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*. Pour *engelhardti*, comme nous l'avons déjà souligné, *lenticulare*, *laevigatus* et *reticularis* sont à mettre en synonymie avec l'espèce de D'ORBIGNY. Chez les *Pleuroceras* ce genre se compose de *P. transiens*, *P. solare*, *P. hawskerense* forme *elaboratum*, *P. hawskerense*. Autour de cette lignée principale gravitent les morphologies contrastées qui tendent vers un pôle «lisse» avec *P. solare* forme *apyrenum* qui semble être l'équivalent de ce que représente *striatus* voire peut-être *engelhardti* pour les *Amaltheus* ainsi qu'un pôle «grossier» avec *spinatum* et *yeovilense*, l'équivalent probable des formes *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*. A côté de cela, il existe deux formes progénétiques si l'on se réfère au critère de la taille pour en estimer l'âge: *Amauroceras wertheri* et *ferrugineum*.

Dans ce chapitre, nous allons donc analyser uniquement les lignées principales que nous avons citées plus haut.

3.1 Origine des *Amaltheus*

L'origine de ce groupe a été déjà abondamment discutée (entre autre par HOWARTH 1957; JORDAN 1960; DOMMERGUES 1984; MEISTER 1986; DOMMERGUES et al. 1986 ...) et pratiquement tous les auteurs modernes s'accordent pour en rechercher l'origine chez les Liparoceratidae «capricornes» appartenant au groupe des *Oistoceras*. MATTEI (1985) nuance cette position et en recherche l'origine chez des Liparoceratidae plus archaïques en liaison vraisemblablement avec son étude biostratigraphique peu précise (*Amaltheus carixiens*?).

Dans la figure 19 nous comparons la morphologie capricorne, représentée ici par *Aegoceras* (*Oistoceras*) gr. *figulinum* (SIMPSON) et celle oxycône de *Amaltheus bifurcus*, qui sont deux formes phylétiquement étroitement liées. La forme capricorne étant considérée comme la forme ancestrale et l'*Amaltheus* comme sa forme dérivée.

Pour l'ombilic (O/D), si les trajectoires ontogénétiques sont de même type, celle de *A. bifurcus* est nettement décalée: dans une première phase, la forme dérivée est nettement paedomorphique par néoténie dans les stades jeunes jusqu'à un diamètre d'environ 25 mm, c'est-à-dire que l'ouverture de l'ombilic est fortement ralentie jusqu'à ce stade de croissance, puis au-delà du point d'inflexion, la pente des trajectoires ontogénétiques s'inverse illustrant l'installation de la phase de rééquilibrage morphologique. En terme de résultats morphologiques adultes, *Amaltheus* est légèrement peramorphique. En fait tout est pratiquement joué dans les stades jeunes autour de 25 mm, en une forte variation du taux de changement de forme, par la suite celui-ci tend à rester pratiquement constant au cours de l'ontogenèse.

C'est pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D) que la différence entre *Oistoceras* et *Amaltheus* est la plus importante. Leur déroulement ontogénétique est le même jusqu'à un diamètre de 60 mm. A partir de ce point leurs itinéraires divergent à

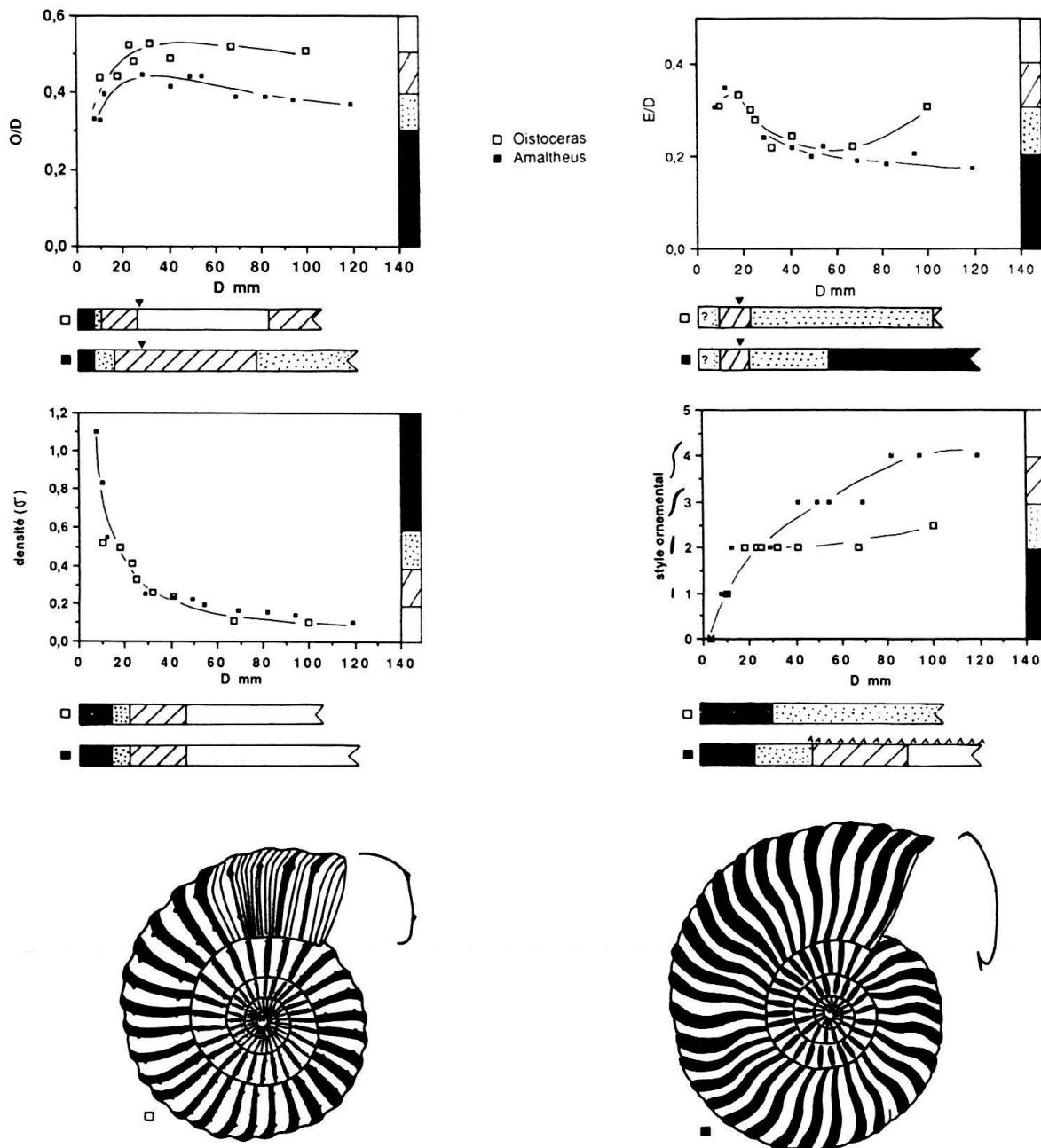


Fig. 19. Trajectoires ontogénétiques de *Oistoceras figulinum* (SIMPSON) et *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et le style ornemental par rapport au diamètre (D) – (O = absence de côtes; 1 = côtes simples; 2 = côtes tuberculées; 3 = côtes un peu flexueuses; 4 = côtes nettement flexueuses). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

cause de la persistance dans la morphologie adulte de tours pratiquement aussi hauts que larges chez la forme capricorne et à cause du développement de tours de plus en plus élevés par rapport à l'épaisseur pour *Amaltheus*. Cette divergence ou bifurcation détermine dans ce cas l'introduction d'un caractère phénotypique nouveau chez la forme dérivée: tours subogivaux (→innovation tardive). Celui-ci est étroitement lié au développement des chevrons, pour ce caractère morphologique on a également affaire à une

innovation tardive (déjà esquissé dans la morphologie adulte des *Oistoceras*). Les deux caractères morphologiques sont relayés par une accélération (peramorphose) qui leur fait gagner des stades de plus en plus jeunes chez *Amaltheus* (voir DOMMERGUES et al. 1986, p. 353).

Concernant la densité costale, leurs itinéraires coïncident pleinement. Dans la figure 19, nous avons également essayé de montrer le changement dans le style d'ornementation. A partir de 20 mm de diamètre, l'itinéraire de la forme dérivée est décalé et représente la tendance peramorphique par prolongement de la phase ontogénétique de ce caractère associé à une innovation tardive (acquisition de côtes flexueuses).

De plus la taille adulte de ces *Amaltheus* est toujours sensiblement plus grande que celle de la forme ancestrale; cela est dû au fait que le moment de fin de croissance est retardé chez la forme dérivée (hypermorphose).

3.2 Les Amaltheidae oxycônes: *A. stokesi* (SOWERBY) – *A. margaritatus* (DE MONTFORT) – *A. engelhardti* (D'ORBIGNY)

Le développement de l'oxycônie chez *Amaltheus* trouve son aboutissement avec la morphologie *engelhardti* (fig. 20).

Les tailles adultes des *margaritatus* et des *engelhardti* doivent être sensiblement les mêmes, en effet la taille du *margaritatus* dessiné ici correspond seulement au tout début de la loge d'habitation (voir MEISTER 1986, pl. 22, fig. 1). Par contre *A. stokesi* est un adulte nettement plus petit qui représente la forme ancestrale de cette lignée.

Lorsque l'on considère l'ombilic (O/D), le développement de ce caractère se fait par un faible prolongement de la phase ontogénétique (peramorphose) dans les stades jeunes de *margaritatus* jusqu'au point d'infexion; ensuite au-delà de ce point (à partir d'environ 10 mm de diamètre) les itinéraires coïncident. L'espèce de DE MONTFORT est de plus hypermorphique par rapport à l'espèce ancestrale *stokesi*.

L'itinéraire de la forme *engelhardti* par rapport à celui de *A. margaritatus* qui est sa forme ancestrale ne paraît décalé que dans ce que nous avons appelé la phase de rééquilibrage de la morphologie où se manifeste chez *engelhardti* une tendance peramorphique très marquée vers 20 mm de diamètre qui se manifeste morphologiquement par le développement à ce stade d'un ombilic plus fermé.

Pour (E/D), les itinéraires de *margaritatus* et de *stokesi* coïncident. Celui de *engelhardti* présente une légère peramorphose à nouveau par prolongation de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'à 10 mm de diamètre par rapport à *margaritatus*, ensuite les morphologies se ressemblent.

Pour l'intensité de la costulation, les itinéraires sont très complexes. Jusque vers environ 25 à 40 mm de diamètre la tendance qui se manifeste depuis *stokesi* jusqu'à *engelhardti* est la paedomorphose par néoténie. A partir des points d'inflexions qui correspondent à une inversion de tendance, la costulation tend à diminuer plus ou moins fortement en intensité et parfois à s'effacer au profit ou non d'une striation. Ici c'est au contraire la tendance peramorphique qui se développe et qui est de loin celle qui occupe la plus grande partie du développement ontogénétique de ces espèces. Elle se traduit par une costulation qui devient de plus en plus fine et de plus en plus évanescante. Cette tendance peramorphique se trouve encore exacerbée chez *engelhardti* par le fait qu'il perd assez

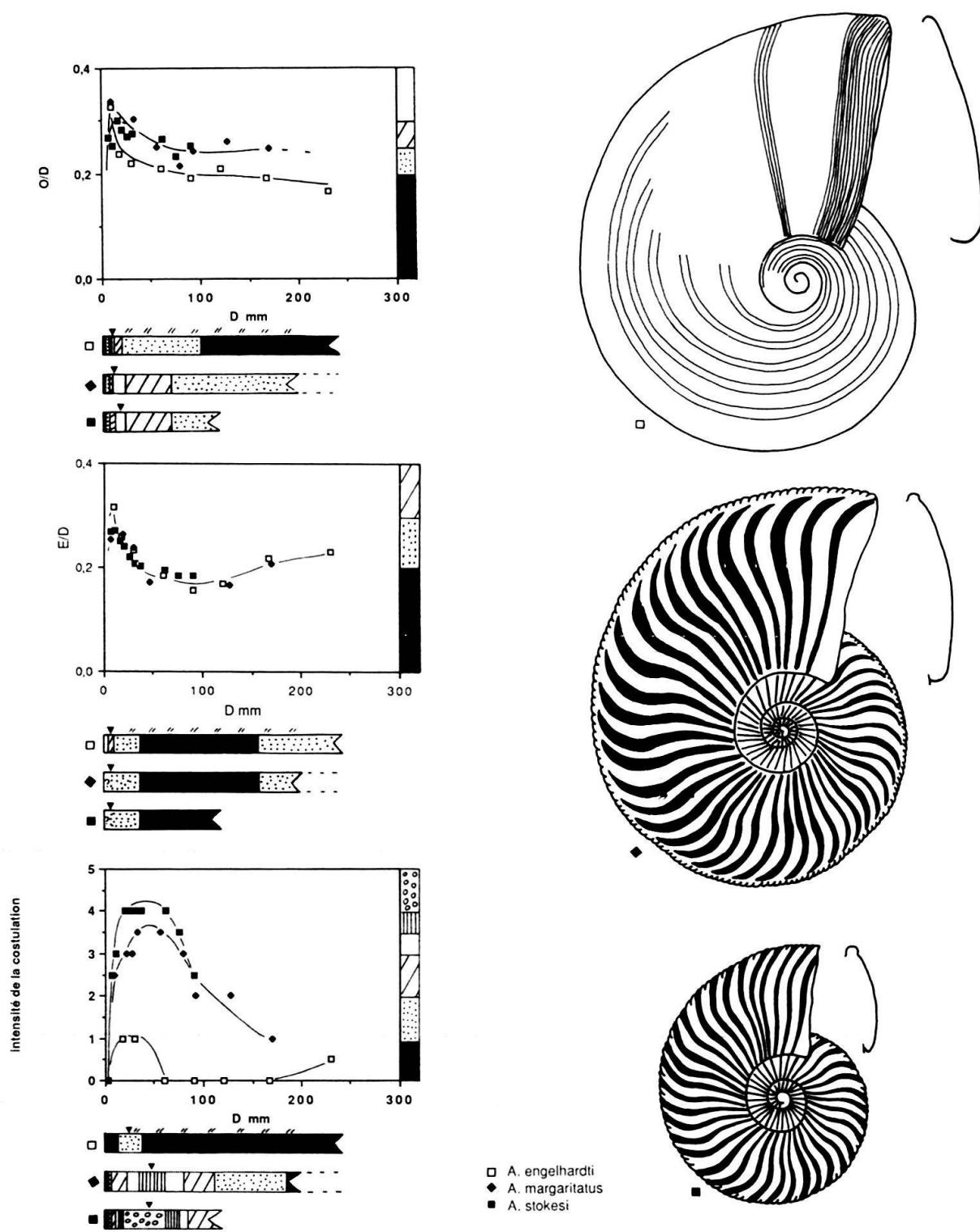


Fig. 20. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus stokesi* (Sow.), *A. margaritatus* (DE MONTFORT) et *A. engelhardti* (D'ORB.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et le style ornemental par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques et les paires de traits obliques au-dessus des cartouches figurent les lyrae. – O = absence de costulation – 1 = striation – 2 = côtes fines – 3 = côtes moyennes – 4 = côtes fortes – 5 = côtes très fortes.

rapidement et complètement sa costulation. Celle-ci peut néanmoins réapparaître sous forme d'une striation chez les individus adultes mais à ce niveau les trajectoires ontogénétiques ne sont plus comparables. Comme nous l'avons dit précédemment *engelhardti* développe un caractère phénotypique nouveau au cours de sa croissance: les lyrae ne sont présents que dans les tours intermédiaires. Ce type de lyrae assez larges se distingue des lyrae étroits que l'on rencontre chez les *Liparoceras*, les *A. stokesi* et *A. margaritatus*.

L'oxycônie chez les *Amaltheus*

En résumé au cours de l'histoire évolutive des *Amaltheus* (fig. 21), l'acquisition de l'oxycônie c'est-à-dire principalement le développement d'un petit ombilic et de tours comprimés se fait dans les stades ontogénétiques très jeunes vers une dizaine de mm de diamètre par modification du taux de changement de forme par paedomorphose par néoténie de ce caractère, cela des *Oistoceras* aux premiers *Amaltheus* représentés par *A. bifurcus*. Dans une deuxième étape au cours de l'histoire évolutive de ce groupe, l'accentuation de cette tendance s'effectue par raccourcissement de la phase ontogénétique pour O/D. Cela se manifeste par le développement d'un ombilic globalement plus fermé depuis *A. bifurcus* jusqu'à *A. stokesi*, où l'essentiel dans le développement d'un petit ombilic est alors acquis. De *A. stokesi* à *A. margaritatus*, l'altération ontogénétique reflète comme nous l'avons vu une peramorphose par prolongation de la phase ontogénétique de ce caractère jusqu'au point d'inflexion, c'est-à-dire que paradoxalement l'espèce de DE MONTFORT est plus évolutive dans les tours internes. Toutefois cette tendance est rapide-

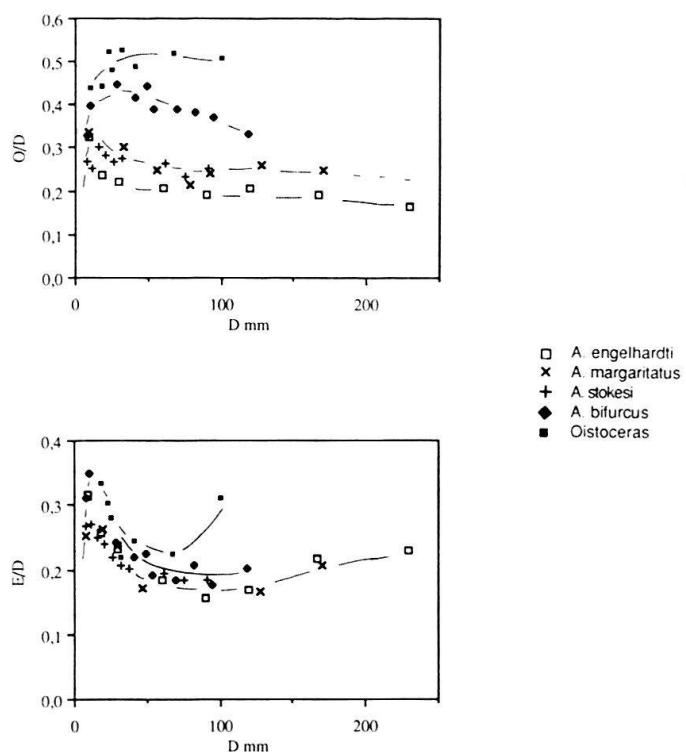


Fig. 21. Synthèse des trajectoires ontogénétiques de *Oistoceras figulinum* (SIMPSON), *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH), *Amaltheus stokesi* (Sow.), *A. margaritatus* (DE MONTFORT) et *A. engelhardti* (d'ORB.) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D).

ment compensée (dès 20 mm de diamètre) dans la suite du développement ontogénétique lors de la phase de rééquilibrage morphologique. Cela se traduit par la coïncidence des itinéraires ontogénétique de *stokesi* et de *margaritatus*. Pour aboutir à *A. engelhardti* qui est la forme dérivée ultime et qui représente la morphologie oxycône la plus achevée de cette lignée, le développement d'un ombilic plus fermé est un peu plus compliqué dans le détail. L'accentuation de la fermeture de la taille relative de l'ombilic s'exprime uniquement par la manifestation d'une tendance peramorphique, par rapport à *A. margaritatus*, qui débute vers 20 mm (à partir du point d'inflexion) dans la phase de rééquilibrage morphologique et qui s'intensifie jusque vers 40 mm où la taille relative minimale de l'ombilic est alors définitivement acquise (trajectoire ontogénétique stabilisée).

L'épaisseur des tours étant étroitement liée à la morphologie oxycône, nous avons également analysé ce qui se passait au niveau de E/D. Dans ce cas, l'épaisseur relative de la section chez les formes oxycônes est acquise en partie avec la morphologie *bifurcus*: elle se manifeste chez *A. bifurcus* à partir des *Oistoceras* durant la fin de la phase de rééquilibrage morphologique par peramorphose par innovation tardive. Par la suite, à nouveau tout se joue dans la phase de dynamique hétérochronique jusque vers 10 à 20 mm de diamètre; depuis *A. bifurcus* jusqu'à *A. stokesi* l'ontogenèse de l'épaisseur des tours est caractérisée par une paedomorphose par raccourcissement de la phase ontogénétique du développement de l'épaisseur relative des tours; c'est à ce stade que la morphologie des tours comprimés semble définitivement acquise. Entre *A. stokesi* et *A. margaritatus*, il n'y a pas de différence pour ce caractère. De *A. margaritatus* à *A. engelhardti* cette phase du développement ontogénétique révèle une peramorphose par prolongation de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'au point d'inflexion. Les conséquences morphologiques de ce développement de tours plus épais sont rapidement compensées lors de la phase de rééquilibrage (coïncidence des itinéraires ontogénétiques).

Une hétérochronie du développement liée au développement germinal intervient dans le déroulement évolutif décrit plus haut: l'hypermorphose. La forme ancestrale *Oistoceras* étant la plus petite et la forme dérivée ultime la plus grande. Cette altération ontogénétique se déroule en deux étapes: l'une des *Oistoceras* au *A. bifurcus*, l'autre de *A. stokesi* à *A. margaritatus*.

3.3 *Amauroceras wertheri* (LANGE) et *A. ferrugineum* (SIMPSON)

Ces deux espèces progénétiques (fig. 22) présentent une différence pour l'ombilic (O/D) où l'itinéraire de *ferrugineum* est dans un premier temps nettement paedomorphique probablement par néoténie ou par raccourcissement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère dans les stades jeunes ($D = 15$ mm) par rapport à la forme ancestrale *wertheri*. Au-delà du point d'inflexion, les itinéraires coïncident.

Pour E/D, il y a identité parfaite. La phase de dynamique hétérochronique n'est pas visible. L'analyse des itinéraires ontogénétiques pour la densité costale, montre l'existence d'une forte paedomorphose par néoténie jusqu'à 7–10 mm de diamètre; vers 17 mm de diamètre les itinéraires coïncident.

C'est en fait au niveau de la disparition de l'ornementation que la différence est la plus spectaculaire entre ces formes. Comme chez *bifurcus*–*stokesi*–*margaritatus*–*engelhardti*, la

forme dérivée ultime est une forme quasiment lisse. Le stade morphologique «lisse» a gagné des séquences ontogénétiques de plus en plus jeune de *ferrugineum* par accélération (peramorphose).

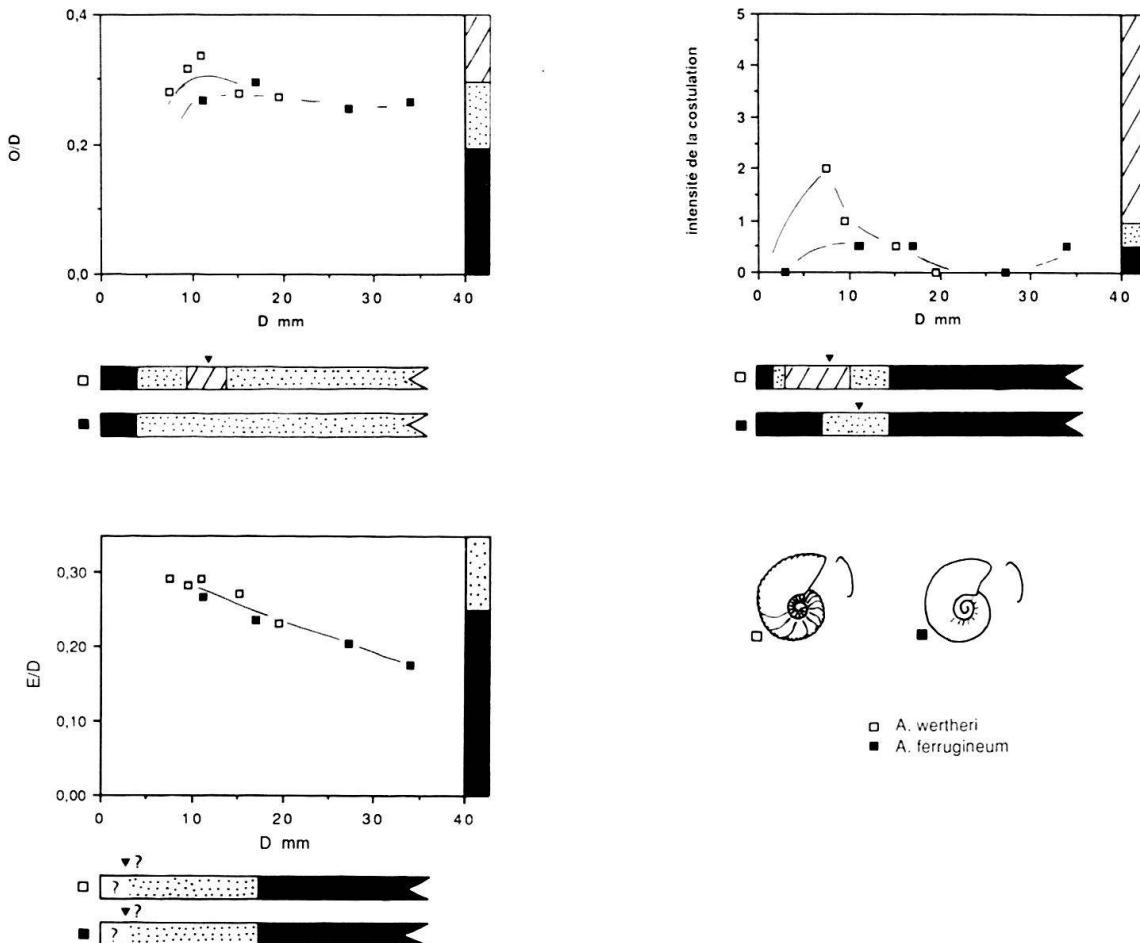


Fig. 22. Trajectoires ontogénétiques de *Amauroceras wertheri* (LANGE) et *A. ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la costulation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques. – O = absence de costulation – 1 = striation – 2 = côtes fines.

3.4 Origine des Pleuroceras

Les formes de passages entre les *Amaltheus* et les *Pleuroceras* sont représentées par les *P. transiens* qui atteignent une taille adulte d'environ 40 mm et qui proviennent de l'extrême base de la zone à *Spinatum*. Ils sont vraisemblablement issus des *A. margaritatus* et sont à l'origine des *P. solare* (voir HOWARTH 1957, 1958, p. 35; JORDAN, 1960, appendice 17).

Passage évolutif *A. margaritatus* (DE MONTFORT) – *P. transiens* (FRENTZEN)

La différence de taille adulte entre ces deux groupes est importante, il peut aller jusqu'à 1:6. Manifestement *P. transiens* est une forme progénétique. Cette hétérochronie est un processus essentiel dans le passage *Amaltheus*–*Pleuroceras* (fig. 23).

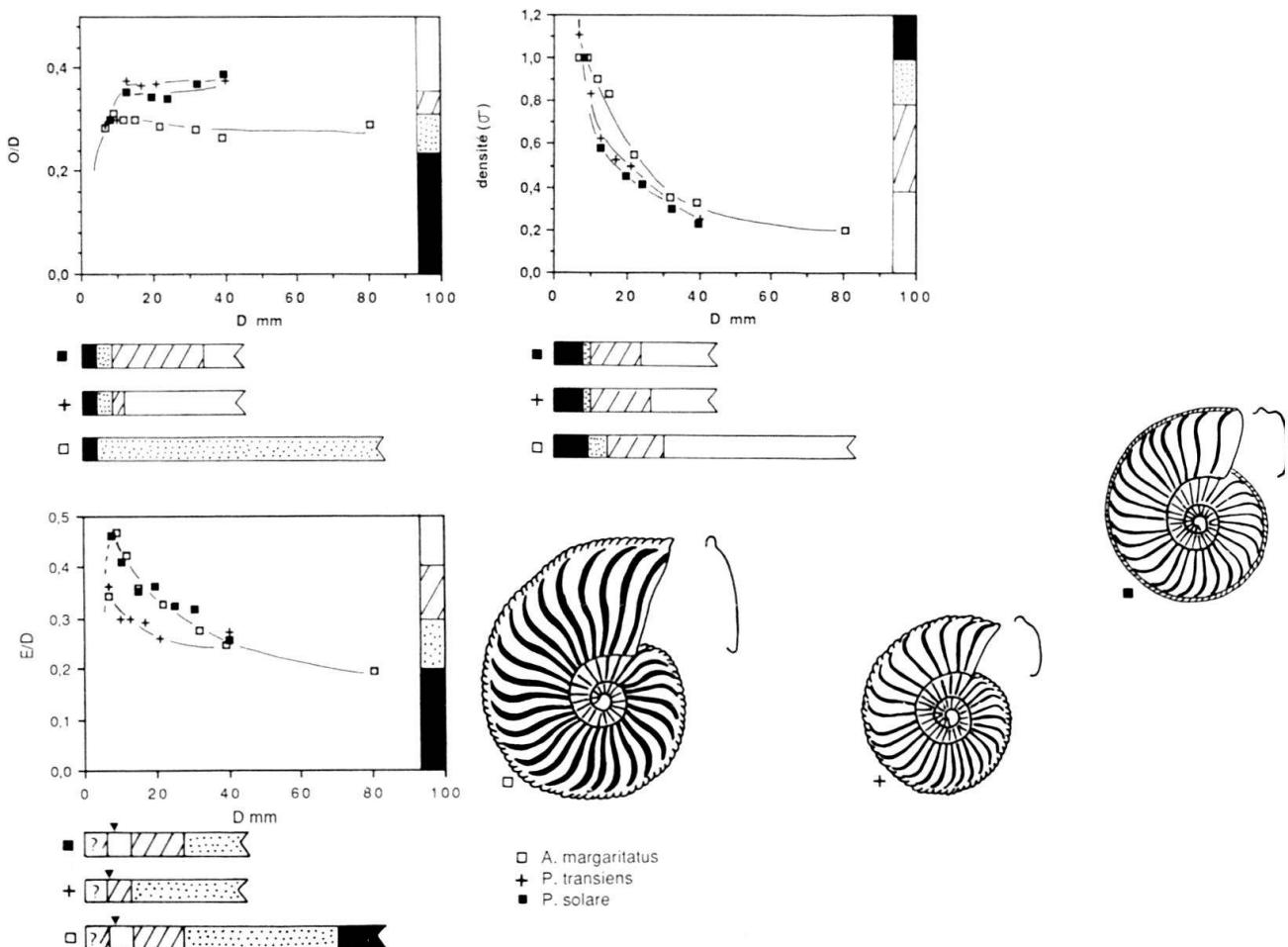


Fig. 23. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT), *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) et *P. solare* (PHILLIPS) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

La trajectoire ontogénétique pour l'ombilic (O/D) est globalement la même. Tout se joue à des stades de croissance précoce vers 10 mm de diamètre, où le taux de changement (ALBERCH et al. 1979) de forme est plus important chez *P. transiens*. Cette première phase du déroulement ontogénétique est caractérisée du point de vue des hétérochronies du développement par une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique de ce caractère jusqu'au point d'inflexion; au-delà de ce point, les itinéraires sont stabilisés et aucune tendance morphologique ne semble se dégager. Ainsi *P. transiens* est nettement décalé vers le pôle évolutive par prolongement dans les stades juvéniles du développement d'un ombilic plus ouvert. La combinaison de la progenèse et de cette hétérochronie liée à cette phase dynamique évoque un pseudonanisme.

Pour E/D également, seule la phase de rééquilibrage des morphologies est apparente chez *P. transiens* d'après les données disponibles; morphologiquement elle se traduit par rapport à *margaritatus* par une peramorphose. Le taux de changement de forme induit dans les tours jeunes (lors de la phase de dynamique hétérochronique) est dû à une paedomorphose vraisemblablement (?) par raccourcissement de la phase ontogénétique de ce caractère. *A. margaritatus* présente tout au long de son ontogenèse des tours toujours plus épais que *P. transiens*. Le passage *Amaltheus*–*Pleuroceras* ne s'accompagne pas d'innovations morphologiques.

Pour la densité costale, la forme dérivée *P. transiens* est décalée du côté de la tendance peramorphique par accélération (→progenèse accélérée = pseudonanisme sensu DOM-MERGUES et al. 1986, p. 347).

Ainsi l'apparition du genre *Pleuroceras* résulte d'un raccourcissement du développement germinal de l'ammonite (progenèse) combinée à différentes hétérochronies du développement qui induisent dans les stades jeunes (phase ontogénétique liée à la dynamique hétérochronique) un jeu de raccourcissement ou de prolongation ou encore de décalages ontogénétiques (accélération) du développement des caractères morphologiques considérés.

3.5 *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) – *Pleuroceras solare* (PHILLIPS)

La forme dérivée de *P. transiens* est de toute évidence *P. solare* qui lui succède stratigraphiquement. Pour comparer ces deux espèces nous avons choisi les formes appartenant au pôle «fin» (fig. 23).

Pour l'ombilic (O/D), *P. solare* est légèrement paedomorphique par raccourcissement de la phase ontogénétique lors de la phase de dynamique hétérochronique jusqu'à 11 mm de diamètre (ombilic plus fermé à ce stade); à partir du point d'infexion, la phase de rééquilibrage morphologique révèle une très faible peramorphose entre environ 15 et 20 mm de diamètre qui s'atténue et disparaît chez l'adulte.

Concernant l'épaisseur relative des tours de spire (E/D), la phase de dynamique hétérochronique bien que peu apparente, présente une évidente peramorphose induite probablement par prolongation de la phase ontogénétique jusqu'au point d'infexion chez *solare* par rapport à l'espèce ancestrale *transiens*. L'épaisseur relative des tours chez *solare* est donc nettement plus grande à ce stade. Seule la phase de rééquilibrage de la morphologie est bien visible et révèle une tendance paedomorphique jusque dans la morphologie adulte où les itinéraires coïncident, révélant à nouveau cette tendance, déjà observée chez les *Amaltheus*, à se ressembler en fin de croissance.

Pour ce qui concerne la densité costale, il existe également un léger décalage chez la forme dérivée, mais cette fois orienté vers le pôle peramorphique par accélération. Ainsi pour *P. solare*, la différence principale avec *P. transiens* réside dans l'épaisseur des tours liée à un épaulement de la partie externe et dans l'individualisation et l'affinement de la carène qui se fait à partir des stades adultes de *P. transiens* en gagnant des stades de plus en plus jeunes chez la forme dérivée *P. solare* (peramorphose par accélération).

3.6 La lignée évolutive principale des *Pleuroceras*: *P. solare* (PHILLIPS) s.s. – *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) – *P. hawskerense* (Y. et B.) s.s.

A cette lignée on peut associer la forme ancestrale *P. transiens* que nous avons discutée plus haut. Les différences essentielles entre *P. solare* et *P. hawskerense* s.s. résident dans le style de la costulation, dans le tour de spire dont les flancs ont tendance à présenter une certaine concavité chez *hawskerense*, principalement dans la morphologie adulte, et bien sûr dans leur taille adulte (fig. 24). *P. solare* s.s. est une forme plus petite que *hawskerense* forme *elaboratum* et que *hawskerense* s.s. Sa taille adulte atteint 40 mm alors que les deux autres formes atteignent facilement 100 voire 150 mm pour *P. hawskerense* s.s. *P. hawsker-*

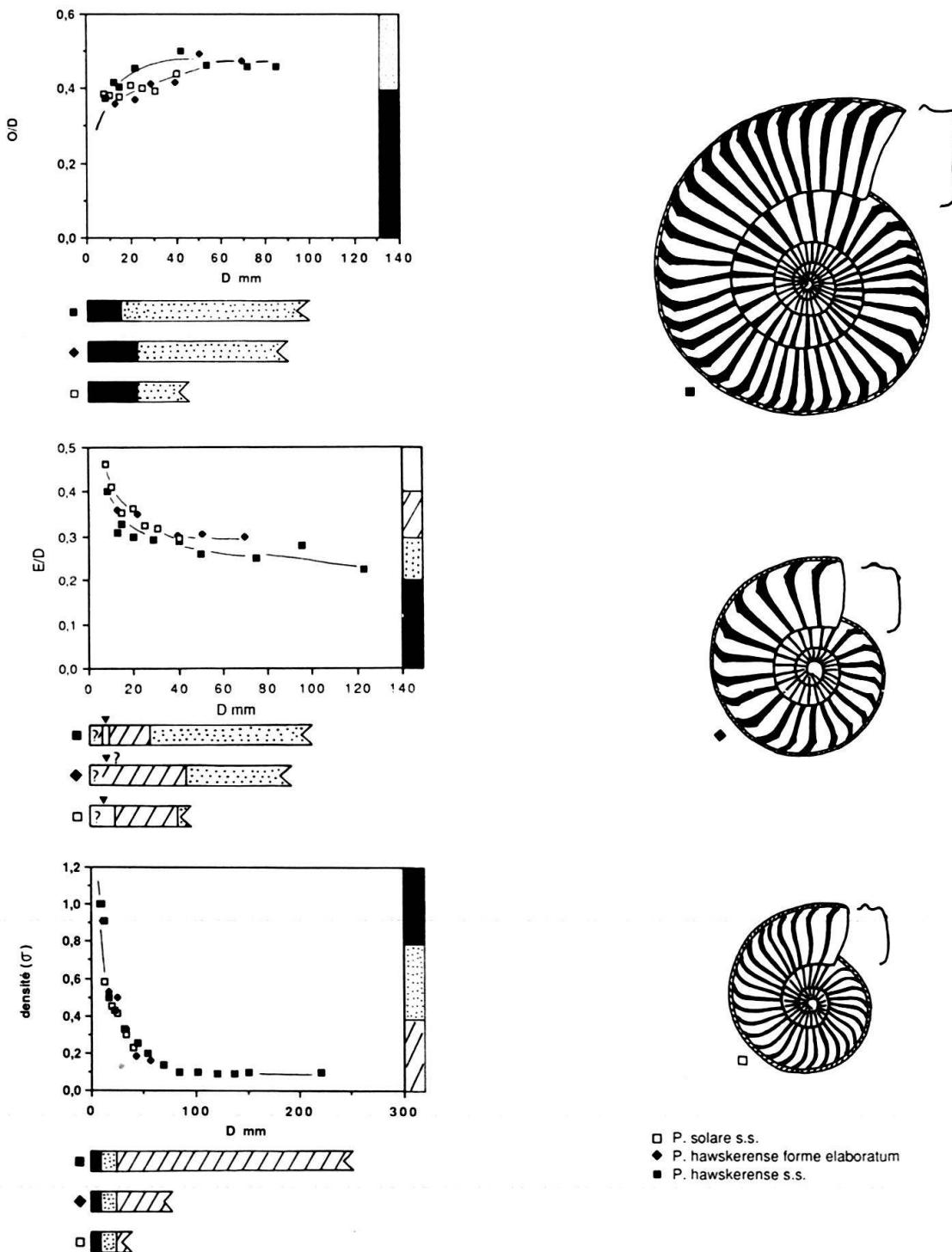


Fig. 24. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS), *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) et *P. hawskerense* (Y. & B.) s.s. pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale (σ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

rense forme *elaboratum* possède une morphologie intermédiaire entre *solare* et *hawskerense* s.s. Proche de *P. solare*, il en possède encore l'ombilic assez ouvert, le tracé de la côte émoussé, voire le type de section.

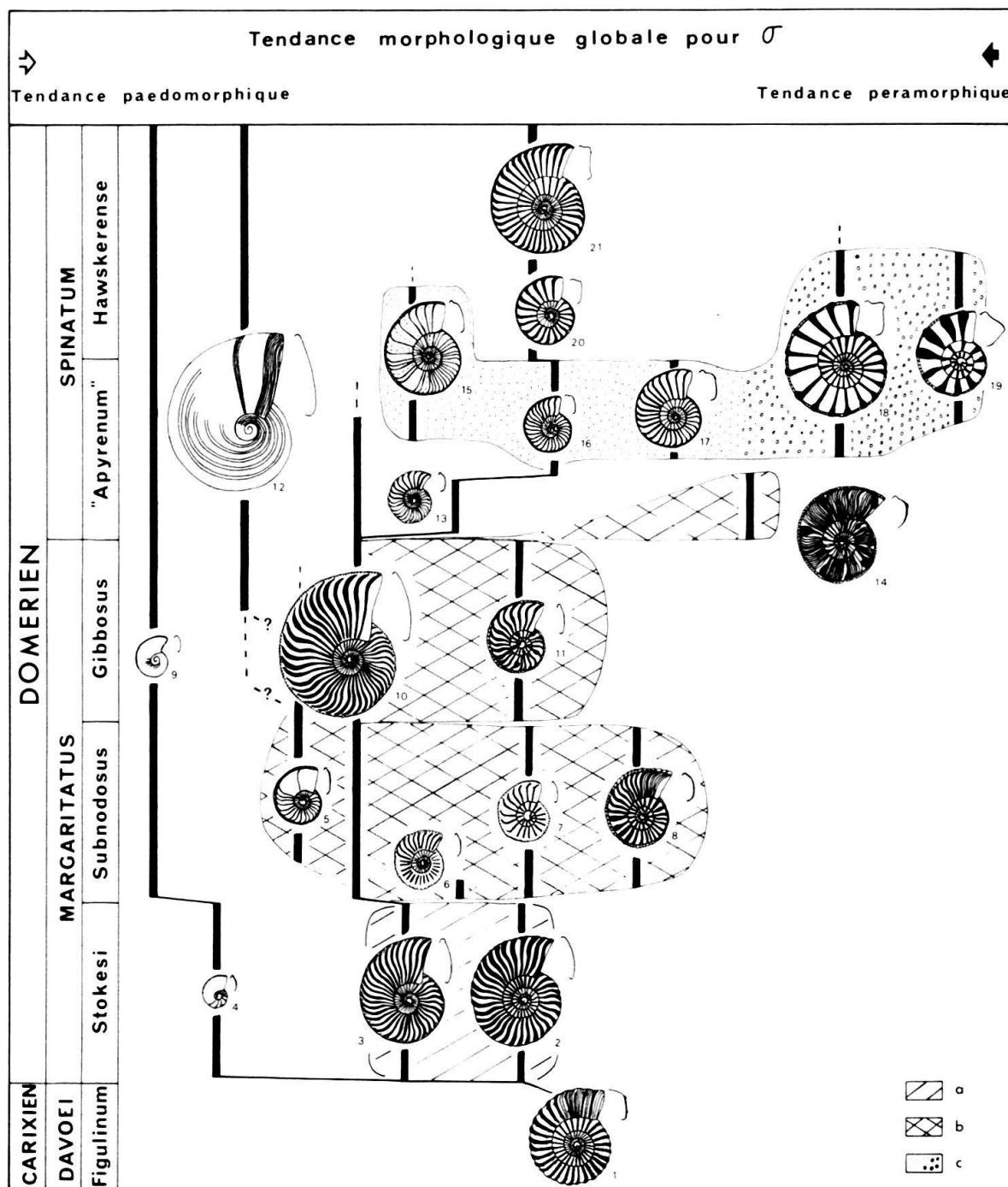


Fig. 25. Histoire évolutive des Amaltheidae. – 1) *Oistoceras sigulinum* (SIMPSON) – 2) *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) – 3) *A. stokesi* (SOW.) – 4) *Amauroceras wertheri* (LANGE) – 5) *A. margaritatus* forme *striatus* (HOWARTH) – 6) *A. margaritatus* forme *bondonniensis* (MEISTER) – 7) *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) – 8) *A. margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT) – 9) *A. ferrugineum* (SIMPSON) – 10) *A. margaritatus* (DE MONTFORT) – 11) *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.) – 12) *A. engelhardtii* (D'ORB.) – 13) *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) – 14) *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT) – 15) *P. solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN) – 16) *P. solare* (PHILLIPS) – 17) *P. solare* forme *quadratum* (HOWARTH) – 18) *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) – 19) *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH) – 20) *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) – 21) *P. hawskerense* (Y. & B.).

Domaines de variabilité des groupes *A. bifurcus*-*stokesi* (a), *A. margaritatus* (b) et *P. solare* (c).

Remarque. – *P. hawskerense* forme *elaboratum* sont les derniers représentants des *Pleuroceras* dans les assises du Domérien des Causses (MEISTER, sous presse).

Pour O/D et pour la densité costale, l'itinéraire ontogénétique de la forme dérivée *P. hawskerense* forme *elaboratum* ne montre pas de différence avec celui de *solare*. Il n'apparaît donc pas d'altérations ontogénétiques pour ces caractères: seule l'hypermorphose est présente. Pour E/D, le développement de l'épaisseur des tours est un peu abrégé par raccourcissement de la phase ontogénétique (paedomorphose) chez *elaboratum* dans une première phase ontogénétique; modification vite annulée au-delà du point d'infexion (D = 10 à 15 mm) lors de la phase de rééquilibrage ontogénétique où les itinéraires coïncident.

P. hawskerense s.s., dernier représentant connu des *Pleuroceras*, est peramorphique par prolongement de la phase ontogénétique jusqu'à un diamètre de 40 mm par rapport à sa forme ancestrale *hawskerense* forme *elaboratum*: *hawskerense* développe aussi un ombilic plus ouvert; ensuite ce décalage morphogénétique disparaît et le mode de croissance coïncide avec celui de la forme *elaboratum*. Pour E/D, la seule différence réside dans la phase de rééquilibrage morphologique où *hawskerense* est décalé vers le pôle comprimé (peramorphose). Pour la densité costale il n'y a pas de différence. Dans le style ornemental, il apparaît également une légère peramorphose par accélération due au développement, à partir de la morphologie adulte de *P. hawskerense*, de côtes plus rigides.

La figure 25 résume l'histoire évolutive des Amaltheidae et souligne les principales séquences de variabilité pour *Amaltheus stokesi-bifurcus*, *A. margaritatus* ainsi que pour *Pleuroceras solare*.

4. Remarques paléobiogéographiques

La famille des Amaltheidae est caractérisée par une vaste répartition paléogéographique liée aux mers boréales et euroboréales (DONOVAN 1967; HOWARTH 1973; ENAY 1980; ENAY & MANGOLD 1982; DOMMERGUES 1982), elle est en particulier étroitement associée aux mers épicontinentales du nord-ouest de la province eurocaucasienne sensu SAPUNOV. A partir de ces régions, les Amaltheidae ont pu migrer et occuper de façon plus ou moins sporadique et souvent en quantité limitée des domaines plus pélagiques, entre autre comme la partie occidentale de la Téthys.

La reconstitution paléobiogéographique (fig. 26) s'appuyant sur la carte du Pliensbachien publiée par Decourt et al. (1985) est basée sur une distinction entre les Amaltheidae à morphologie «fine» (côtes fines et denses, tours relativement comprimés) et les Amaltheidae à morphologie «grossière» (côtes espacées, larges, tuberculées ou épineuses, tours assez larges). Il apparaît que les formes à morphologie «grossière» se situent préférentiellement dans les mers épicontinentales d'Europe moyenne et d'une partie de la marge Nord-Téthys (STEPHANOV 1960); c'est le biota euroboréal sensu DOMMERGUES & MARCHANT (1987). La seule exception à ce schéma sont les aires austro-alpines (voir entre autre WIEDENMAYER 1977/80; CANTALUPPI 1973) qui sont situées sur la rive sud de la Téthys et qui occupent une position clé dans les reconstitutions palinspastiques, entre les provinces eurocaucasienne et téthysienne. Les formes à morphologie «fine» (essentiellement *A. margaritatus* et *P. solare*) sont par contre largement distribuées dans les deux provinces (voir ELMI et al. 1982; ENAY 1980; ENAY & MANGOLD 1982). Toutefois dans la province téthysienne leur proportion reste presque toujours assez faible par rapport à la

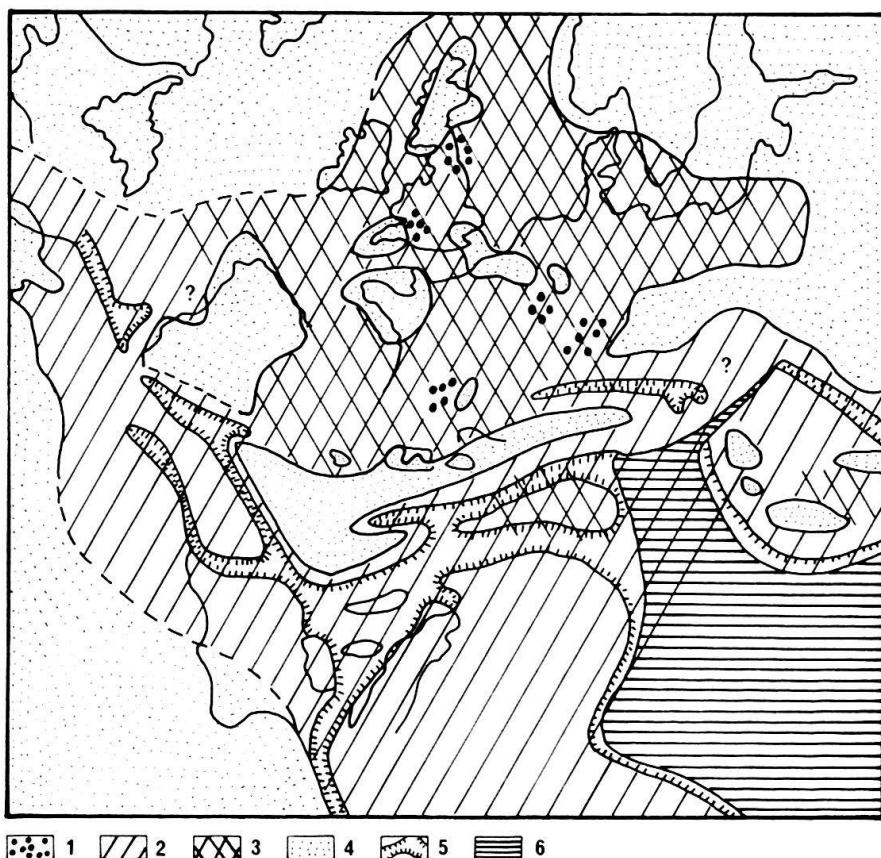


Fig. 26. Carte paléobiogéographique des Amaltheidae d'après la reconstitution palinspastique du Pliensbachien de DERCIJOUR et al. 1985. – 1) Aire de répartition des *A. engelhardti* (D'ORB.) – 2) Aire de répartition des Amaltheidae «lisses» correspondant quasiment aux domaines des mers épicontinentales – 3) Répartition des Amaltheidae «grossiers» – 4) Terres émergées – 5) Zones de distension des plateformes – 6) Océan profond.

faune locale; dans les niveaux où elles abondent vraiment (Cordillères Bétiques: BRAGA 1983), les faunes téthysiennes sont alors peu représentées (?phénomènes de compétitivité).

A. engelhardti est l'*Amaltheus* qui possède la morphologie oxycône la plus élaborée avec des tours qui ont perdu presque entièrement leur costulation et qui sont ornés de lyrae. À notre connaissance ces formes sont liées strictement non seulement aux mers épicontinentales du nord-ouest de l'Europe, mais encore à des zones bien particulières qui se situent à proximité de régions émergées ou supposées émergées à cette époque. Cela rappelle, dans une certaine mesure, le problème des *Staufenia* (CONTINI 1987, p. 84). Ces caractéristiques morphologiques spécifiques probablement d'ordre morphofonctionnel et liées à un environnement marin remarquable, évoquent un biome contrôlé par des conditions écologiques particulières (DOMMERGUES et al. 1987).

Si l'endémisme des Amaltheidae se reflète déjà à l'échelle de la province eurocaucasienne avec les formes dites «grossières» (provincialisme), à l'intérieur de cette province, au Yorkshire, il existe des particularités morphologiques chez les *Pleuroceras* (voir *P. hawkerense*, *P. spinatum* = *paucicostatum*) déjà soulignées par HOWARTH (1958; 1973, p. 279). L'association de ces *Pleuroceras* avec de nombreuses formes oxycônes accentue encore le particularisme de cette faune par rapport au sud de l'Angleterre et au continent.

Les petites différences morphologiques (formes globalement un peu plus comprimées au tracé costal légèrement plus rigide et moins fortement tuberculées: *spinatum* = *paucicostatum*) sont trop minimes pour devoir distinguer spécifiquement ces formes. Cette manifestation d'une tendance à la dérive de la morphologie (DOMMERGUES et al., travail en cours) canalisée par des contraintes internes liée à l'ontogenèse et par des contraintes externes liées à l'environnement pourrait être considérée comme l'amorce d'un endémisme.

Un autre cas d'endémisme chez les Amaltheidae, cette fois bien marqué, mais sur lequel on ne possède pas assez d'informations en particulier sur les proportions des faunes «standards» par rapport aux faunes endémiques est caractérisé par des Amaltheidae relativement plus globuleux à aire ventrale arrondie et quasiment lisse [*Amaltheus villa-gensis* (TUCHKOV), *A. borealis* (DAGIS)]. Il a été observé en Sibérie (REPIN 1974 et DAGIS 1976).

5. Discussion et conclusion

Les synthèses des hétérochronies mises en évidence lors de l'analyse ontogénétique et évolutive chez les Amaltheidae ainsi que les tendances morphologiques qui en découlent, sont représentées dans les figures 27 à 30. Les figures 27 et 29 montrent les hétérochronies du développement ou les associations d'hétérochronies où se combinent les altérations ontogénétiques liées au développement somatique et celles liées au développement germinal ou encore celles associées à la durée d'expression d'un caractère qui peut être ainsi considéré comme un véritable individu: les tubercules (voir p. 770). Les figures 28 et 30 expriment uniquement les tendances morphologiques à diamètre comparable. Le diamètre est celui de la plus petite des deux formes comparées; c'est-à-dire qu'on fait le plus souvent abstraction de la taille adulte de l'ammonite (âge). Les conséquences morphologiques que nous avons observées chez les Amaltheidae ne sont pas toutes directement liées à une hétérochronie ou à une association d'hétérochronies. Ainsi la tendance opposée à la tendance induite par l'hétérochronie (lorsqu'elle existe) se manifeste uniquement dans l'ontogenèse lors de la phase de rééquilibrage morphologique de l'ammonite (voir appendice 1) et n'est donc pas directement liée à une hétérochronie. C'est ce résultat morphologique qui en fait nous saute aux yeux lorsque l'on étudie ces ammonites. Dans le détail, comme nous l'avons vu, cela est plus complexe.

La progenèse

Au sein des *Amaltheus margaritatus* s.l., cette hétérochronie paraît jouer un rôle très important (toujours si l'on admet une bonne corrélation taille-âge) au sein de la variabilité de ce groupe. En effet lors de l'analyse de la variabilité intraspécifique, toutes les formes grossières et épineuses du groupe de *A. margaritatus* montrent une progenèse (*gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*). La progenèse a également un rôle important dans l'évolution des Amaltheidae. C'est par progenèse qu'apparaît la lignée des *Pleuroceras*. Cette hétérochronie a donc des rôles bien différents au sein de cette famille. Elle est souvent à rapprocher des stratégies démographiques aboutissant à une accélération du

Fig. 27. Hétérochronies du développement et associations d'hétérochronies chez les Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), la densité costale (σ) et la tuberculation. - 1) Accélération - 2) Néoténie - 3) Hypermorphose - 4) Progenèse - 5) Accélération hypermorphique - 6) Raccourcissement de la phase ontogénétique - 7) Prolongement de la phase ontogénétique - 8) Prolongement hypermorphique - 9) Absence d'altérations ontogénétiques - 10) A = phase de dynamique hétérochronique - 11) B = phase de rééquilibrage morphologique.

taxons	morphologie									
	O/D	E/D	Densité costale	Tuberculat.	1	2	3	4	5	
<i>A. bilobus</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. stokoei</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. weberi</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé evolutus · bandannensis	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé subnodosus	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé gibbosus	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé glabrosus	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé subnodosus	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i> formé evolutus	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. margaritatus</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. ferrugineum</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>A. engelhardtii</i>	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. solare</i> "fin"	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. solare</i> formé apyrenum	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. solare</i> quadratum	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. solare</i> formé spinatum	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. solare</i> formé yevolienae	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. hawskerei</i> forme élaboratum "fin"	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓
<i>P. hawskerei</i> "grossier"	↑ ↓	↑ ↓	○ ○	-	↓	↑	○	↓	↑	↓

Fig. 28. Tendances morphologiques chez les Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et la tuberculat à diamètre (D) comparable. – 1) Peramorphose – 2) Paedomorphose – 3) Absence de tendances – 4) A = phase de dynamique hétérochronique – 5) B = phase de rééquilibrage morphologique.

taxons morphologie		Oistoceras	A. stokesi	A. marginatus	A. engelhardti	A. wertheri	A. ferrugineum	A. marginatus	P. transiens	P. solare	P. hawskerense forme elaboratum	P. hawskerense
O/D	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	P. solare	A B	A B	
E/D	○ i	○ ○	◊ ○	?	?	○	◊ ○	◊ ○	?	◊ ○	○ ○	
Densité costale	○	—	—	—	—	—	★	★	—	○	—	
Style ornemental	◊ + i	—	i	—	—	—	—	—	—	○	★	
Intensité ornementale	—	★ ★	★ ★	★ ?	—	—	—	—	—	—	—	

★ 1 ★ 2 ■ 3 □ 4 ◊ 5 ◊ 6 i 7 ○ 8 A 9 B 10

Fig. 29. Hétérochronies du développements et associations d'hétérochronies dans les différentes séquences évolutives des Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ), le style ornementale et l'intensité ornementale. – 1) Accélération – 2) Néoténie – 3) Hypermorphose – 4) Progenèse – 5) Raccourcissement de la phase ontogénétique – 6) Prolongement de la phase ontogénétique – 7) Innovation – 8) Absence d'altération ontogénétiques – 9) A = phase de dynamique hétérochronique – 10) B = phase de rééquilibrage morphologique.

renouvellement des générations (stratégie démographique de type r, MAC ARTHUR & WILSON 1967; VALENTINE 1973; BLONDEL 1979; GOULD 1979; BARBAULT 1981; ROUSSELLE et al. 1984 et DOMMERGUES et al. 1986). Cela répond peut-être dans notre cas à l'occupation des mers de plate-formes de la province eurocaucasienne et cela par des formes évolutes de taille assez réduite. L'apparition et le développement de ces *Pleuroceras* coïncident d'ailleurs assez bien avec la raréfaction des ingressions des faunes téthysiennes dans cette province (in MEISTER 1987) qui étaient représentées jusqu'alors par des formes assez évolutes à semi-évolutes: essentiellement les Hildocerataceae (diminution de la concurrence).

La progenèse est également très importante pour les *Amauroceras wertheri* et *A. ferrugineum* qui sont deux petites formes présentes pendant tout de Domérien et pour lesquelles on peut voir un phénomène lié au dimorphisme sexuel (MEISTER 1986).

		taxons											
		morphologie											
		Oistoceras	Amaltheus	A. stokesi	A. margaritatus	A. engelhardti	A. wertheri	A. ferrugineum	A. margaritatus	P. transiens	P. solare	P. hawskerense forme élaboratum	P. hawskerense
O/D		A B	A B A B		A B		A B	A B	A B	A B	A B		
E/D		○ ↙	○ ○ ↙ ○		○ ○		↗ ↙ ↙ ↗	↗ ↙ ↙ ↗	↗ ↙	↗ ↙ ○ ↙			
Densité costale		○	—	—	—	—	• ↙ ↙	—	—	○ ○			
Style ornemental		↖	—	—	—	—	—	—	—	○ ↙			
Intensité ornementale		—	↗ ↙ ↗ ↙		↗ ?		—	—	—	—			

↖ 1 ↗ 2 ○ 3 A 4 B 5

Fig. 30. Tendances morphologiques dans les différentes séquences évolutives des Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ), le style ornementale et l'intensité ornementale à diamètre comparable. – 1) Peramorphose – 2) Paedomorphose – 3) Absence de tendances – 4) A = phase de dynamique hétérochronique – 5) B = phase de rééquilibrage morphologique.

L'hypermorphose

Cette hétérochronie a une influence bien marquée dans la séquence évolutive *Oistoceras*–*A. bifurcus*–*stokesi*–*margaritatus*–*engelhardti* où la taille adulte devient de plus en plus grande au cours du temps. Elle se manifeste également dans la deuxième lignée évolutive des Amaltheidae: *P. transiens*–*solare*–*hawskerense*. Ce genre (*Pleuroceras*) apparu par progenèse va ainsi, au cours de son histoire évolutive, acquérir une taille adulte de plus en plus grande par hypermorphose.

Cette hétérochronie à l'inverse de la précédente induirait plutôt des morphologies plus spécialisées liées à une stratégie démographique de type k entraînant un ralentissement du renouvellement des générations (MAC ARTHUR & WILSON 1967; VALENTINE 1973; BLONDEL 1979; GOULD 1979; BARBAULT 1981; ROUSSELLE et al. 1984 et DOMMERGUES et al. 1986).

L'«hypermorphose» joue aussi un rôle pour la morphologie épineuse, elle contribue au développement de ce caractère chez les formes *gloriosus*, *gibbosus* *salebrosum* et *yeovilense*. Mais ici la signification de l'hypermorphose est différente (voir p. 770).

L'accélération

Cette hétérochronie joue un rôle majeur dans l'ontogenèse des Amaltheidae, cela aussi bien au sein de la variabilité intraspécifique que dans l'évolution et que ce soit pour O/D, E/D, ou la tuberculation. Elle se manifeste toujours dans les stades ontogénétiques jeunes des formes évolutes (O/D), larges (E/D), à faible densité costale (σ) et fortement tuberculées. Souvent il est difficile de la distinguer des hétérochronies par prolongement de la phase ontogénétique qui induisent également les mêmes tendances morphologiques par peramorphose.

La néoténie

La néoténie est liée à la fermeture de l'ombilic au passage *Oistoceras-Amaltheus* lors de la phase de dynamique hétérochronique et à la variation du taux de changement de formes de la densité costale dans la morphologie juvénile pour la lignée principale des Amaltheidae (fig. 20). Elle induit également la variation de morphologie de l'ombilic (O/D) dans les premiers stades ontogénétiques des *Amauroceras*

Prolongement et raccourcissement

Les prolongements et raccourcissements sont aussi des hétérochronies qui affectent une partie de la séquence ontogénétique de l'ammonite lors de la phase de dynamique hétérochronique. Ces altérations ontogénétiques doivent jouer un rôle majeur dans l'induction des modifications morphologiques chez les Amaltheidae. Il apparaît ainsi que pour O/D et E/D, un «simple» raccourcissement ou prolongement du développement dans les tours juvéniles de l'un de ces caractères aura des conséquences très importantes pour l'ammonite durant tout le reste de son ontogenèse. Cela est remarquable surtout au passage *Amaltheus-Pleuroceras*.

Les innovations

Mis à part les innovations tardives résultant du passage évolutif *Oistoceras-Amaltheus* et l'acquisition de lyrae chez *engelhardti*, la famille des Amaltheidae ne paraît pas présenter de caractères morphologiques nouveaux, c'est-à-dire qu'elle ne semble pas innover, au contraire elle ne paraît exploiter, par l'intermédiaire des hétérochronies, que les potentialités ontogénétiques et évolutives à sa disposition et dont l'aboutissement ultime est exprimé par les formes oxycônes (*A. engelhardti*) et les formes évolutes (*Pleuroceras*).

Ainsi il paraît exister une certaine constance (tout cela dépend évidemment du choix de la forme de référence et des morphologies que l'on veut comparer) des processus hétérochroniques qui affectent l'ammonite et des conséquences morphologiques qui en découlent. Dans notre cas nous avons entre autre essayé de mettre en évidence les différences entre formes «grossières» et formes «fines». On constate que certains caractères morphologiques: ombilic ouvert, faible densité costale, tours plus épais – ombilic fermé, forte densité costale, tours plus comprimés sont souvent affectés par des hétérochronies de même polarité.

Si l'on compare la forme «grossière» à la forme «fine» choisie comme référence aussi bien pour O/D, E/D, σ , la tuberculation, l'intensité costale, systématiquement dans les stades jeunes de la forme «grossière» (phase de dynamique hétérochronique), se manifeste une peramorphose par accélération ou par prolongement de la phase ontogénétique. Il va de soi que les facteurs biostratigraphiques et historiques chez les Amaltheidae nous ont également imposés d'autres choix de comparaisons et que si l'association des caractères proposés plus haut existe bien chez de nombreux Amaltheidae (*A. margaritatus* et *A. margaritatus* formes *gloriosus*, *gibbosus*, *salebrosum*–*P. solare* et *P. solare* formes *quadratum*, *spinatum*, *yeovilense*), certaines formes n'entrent pas dans ce schéma. Les exemples que nous avons traités dans les figures 27 à 30 le démontrent bien.

Il ressort également que chez les Amaltheidae, le diamètre de 10 à 20 mm présente un moment critique dans la vie de l'ammonite où il détermine la limite entre une première phase ontogénétique caractérisée par un fort taux de changement de forme et/ou par un prolongement ou raccourcissement des morphologies induit par hétérochronies et une deuxième phase ontogénétique qui correspond plutôt à une banalisation des morphologies (rôle probablement important de l'épigénèse). Cela est remarquable pour les caractères morphologiques envisagés O/D, E/D, mais également de façon moins marquée pour σ et l'intensité des tubercles. Pour ces deux derniers caractères morphologiques, les trajectoires ontogénétiques sont simples avec un tronçon de pente fortement redressé jusqu'à ce diamètre critique. Ce phénomène constant dans l'ontogenèse des Amaltheidae pourrait s'expliquer par une croissance différenciée du tube de l'ammonite (voir appendice 2). En effet de façon générale dans la morphologie juvénile, les Amaltheidae auraient un taux de croissance de la coquille qui serait très fort jusqu'au diamètre critique de 10 à 20 mm, par la suite ce taux de croissance deviendrait moins important. De plus dans les tours internes, ce taux de croissance du tube serait différent selon les grands types de morphologie envisagée. Dans notre exemple dans l'appendice 2, la forme «grossière» évolue à un taux de croissance plus fort que la forme involute «fine» jusqu'à 15 mm; au-delà de ce point critique, les taux de croissance tendent à devenir les mêmes.

Dans les stades moyens et adultes, c'est-à-dire à partir de 10 à 20 mm de diamètre, on assiste la plupart du temps à une convergence des morphologies vers une même solution morphologique. En effet, il y a toujours tendance chez les Amaltheidae à se ressembler en fin de croissance, en particulier chez les *Amaltheus*. Cela pourrait être lié probablement à la phase de stabilisation de la vitesse de croissance du tube de l'ammonite.

Les hétérochronies n'expliquent pas tout dans la problématique ontogénétique et évolutive des Amaltheidae en particulier dans les phases de rééquilibrage morphologique qui demeurent les séquences les plus remarquables dans l'ontogenèse de ces formes (l'épigénèse a un rôle vraisemblablement important). Les stades juvéniles des Amaltheidae représentent des terrains très favorables pour le jeu des hétérochronies du développe-

ment, celles liées au développement somatique et aux racourcissements ou prolongations des expressions des caractères semblent avoir un rôle déterminant dans l'induction des transformations morphologiques aussi bien pour les phénomènes ontogénétiques liés à la variabilité que pour les phénomènes d'évolution au cours du temps géologique. Alors que les hétérochronies liées au développement germinal ont un rôle dans cette famille peut être plus important pour les phénomènes d'évolution associés peut-être à une stratégie démographique particulière.

Au tout début du Domérien à partir d'une morphologie évolue (*Oistoceras*), cette famille acquiert une morphologie suboxycône (*A. bifurcus-stokesi, margaritatus*). Cela pourrait s'interpréter comme le développement d'une stratégie évolutive qui lui permettrait de mieux gérer dans la mesure de ses possibilités (contraintes internes de l'ammonite: épigenèse-ontogenèse), les problèmes de compétitivité et d'environnement de mers de plateformes dans la province eurocaucasienne (contraintes externes) à un moment [Domérien inférieur (sous-zone à *Stokesi*) et moyen (sous-zone à *Subnodosus*, voire à *Gibbosus*)] où les ingressions de faunes d'ammonites téthysiennes sont souvent nombreuses et importantes, principalement dans la partie méridionale de la province eurocaucasienne. Si les Amaltheidae sont en compétition avec essentiellement des formes subévolutes les Hildocerataceae, les Dactylioceratidae voire les Lytoceratina, elles demeurent néanmoins le représentant le plus abondant des Ammonitina. A cette époque les Amaltheidae sont représentées par des formes suboxycônes associées à trois phases de développement de formes progénétiques évolutes «grossières» par peramorphose (*gloriosus, gibbosus* et *salebrosum*). Ces trois tentatives indépendantes les unes des autres n'auront aucun avenir évolutif, elles s'inscrivent probablement dans une stratégie plus ou moins réussie (contraintes externes fortes: problèmes de compétitivité) pour une meilleure occupation du milieu. C'est seulement à la fin du Domérien moyen (fin de la zone à *Margaritatus*) et au début du Domérien supérieur (début de la zone à *Spinatum*) que le contraste morphologique chez les Amaltheidae est le plus marqué: un réajustement morphologique par peramorphose (O/D) pour l'acquisition définitive de la morphologie oxycône chez *A. engelhardti* à partir de *A. margaritatus* et une progenèse associée à une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique (O/D) pour le développement de la morphologie évolue des *Pleuroceras*. Cette situation coïncide avec une nette raréfaction des ingressions des faunes d'origine téthysienne (diminution de la pression sélective). Ces deux groupes à morphologie contrastée vont tous deux disparaître à la fin du Domérien sans aucun descendant.

On peut interpréter la diversité des morphologies dans cette famille: suboxycône, suboxycône globuleux (en Sibérie), oxycône et évolue comme étant le résultat d'une interaction entre la stratégie évolutive du groupe et les conditions assez variées du milieu caractérisées ici par un provincialisme accusé à l'échelle des biotas boréaux et euro-boréaux ainsi que par des zones, à l'intérieur de ces milieux de mers épicontinentales, où se développent ou tendent à se développer des endémismes plus restreints liés à des conditions environnementales encore plus particulières comme au Yorkshire ou en Sibérie.

Cela tend à montrer l'étroite dépendance entre contraintes internes et externes et qu'il ne suffit pas uniquement de développer la morphologie la plus apte (GOULD & VRBA 1982), il faut encore que les conditions externes permettent entre autre le devenir évolutif. De plus le problème de l'importance du rôle des contraintes internes par rapport à celui des contraintes externes reste posé.

Appendice 1

Hétérochronies et conséquences morphologiques dans un cas de trajectoires ontogénétiques complexes.

Ce type de trajectoire complexe (fig. 31) représente chez les Amaltheidae l'ontogenèse des morphologies relatives de l'ombilic (O/D) pour les *Amaltheus* et les *Amauroceras* et de l'épaisseur des tours (E/D) (*Amaltheus-Amauroceras* et *Pleuroceras*). Il est caractérisé par un tronçon de pente positive fortement incliné, d'un point d'inflexion et d'un tronçon de pente négative doucement incliné. Cette trajectoire peut être contractée selon le caractère envisagé; chez les Amaltheidae la partie gauche de la courbe est décalée vers les petits diamètres (stades juvéniles) et le point d'inflexion se situe entre 10 et 20 mm de diamètre. Ce style d'ontogenèse peut se décomposer en deux phases:

– 1^{re} phase: phase de dynamique hétérochronique

Dans cette première phase ontogénétique le décalage entre l'itinéraire ontogénétique de la forme y (forme dérivée) est caractérisé par une hétérochronie du développement (voir les modalités de construction et d'interprétation in ALBERCH et al. 1979; MAC NAMARA 1986; DOMMERGUES et al. 1986). Dans ce cas il s'agit d'une accélération par rapport à la forme ancestrale x, où la variation de la morphologie est importante et atteint son maximum au niveau du point d'inflexion. Les conséquences morphologiques induites chez la forme dérivée se font sur un mode peramorphique dans cette première phase.

Remarque. – Le cas du prolongement de la phase ontogénétique pour le développement du caractère chez la forme dérivée n'apparaît dans ce type de diagramme que comme un cas particulier de ce type de trajectoire dont le résultat morphologique est également peramorphique.

– 2^e phase ontogénétique: phase de rééquilibrage de la morphologie

Au-delà du point d'inflexion, cette séquence morphologique reflète plutôt une phase de stabilisation illustrée par un réajustement morphologique. Elle est de loin la plus étendue dans l'ontogenèse des Amaltheidae. A ce stade, la tendance induite dans les stades juvéniles reste globalement une tendance peramorphique (cf y': pente de l'itinéraire de y est toujours plus forte que celle de x).

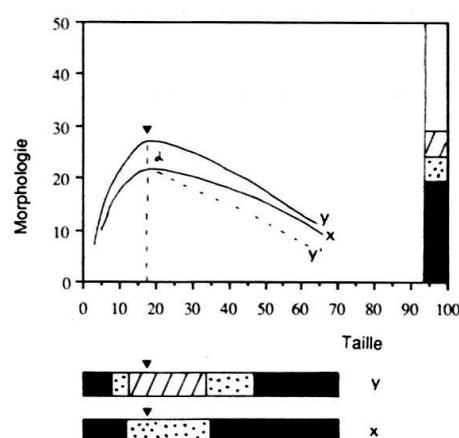


Fig. 31. Trajectoires ontogénétiques complexes caractérisées par un tronçon de pente positive, un point d'inflexion et un tronçon de pente négative.

Toutefois le décalage induit par l'hétérochronie est si grand entre les deux itinéraires (A) (il atteint son maximum au niveau du point d'infexion) que la forme dérivée y ne rattrape jamais cet handicap lors de l'inversion de tendance qui débute au point d'infexion. Dans cette deuxième phase, paradoxalement la conséquence morphologique qui se manifeste est donc la paedomorphose qui oblitère complètement la tendance globale peramorphique. C'est cette tendance paedomorphique qui est mise en évidence dans la partie droite des cartouches et qui est prise en compte pour les descriptions dans le texte.

En résumé, la dynamique hétérochronique des stades jeunes induit un phénomène irréversible: la tendance principale restent toujours la tendance peramorphique même si le résultat morphologique s'interprète comme une paedomorphose chez l'adulte lors de la phase de rééquilibrage morphologique. A partir de ce schéma de nombreuses configurations peuvent évidemment exister.

Appendice 2

La figure 32 présente l'espacement inter-septa (S) en fonction du diamètre d'après le protocole établi par DOMMERGUES 1988. Les trajectoires correspondent à deux phases ontogénétiques distinctes (une phase de dynamique hétérochronique et une phase de rééquilibrage morphologique) séparées par un point d'infexion situé ici à 15 mm de diamètre (voir appendice 1). La forme grossière et évolutive, ici en l'occurrence *A. margaritatus* forme *gloriosus*, est nettement accélérée jusqu'au diamètre critique de 15 mm (point d'infexion) par rapport à la forme de référence représentée par *A. margaritatus*. Par la suite, au-delà du point d'infexion, les itinéraires tendent à converger (phase de rééquilibrage).

La forme grossière possède un espacement inter-septa nettement plus grand que celui de la forme de référence. Il peut atteindre au point d'infexion une valeur double. Rappelons qu'on retrouve exactement le même style de trajectoire ontogénétique que

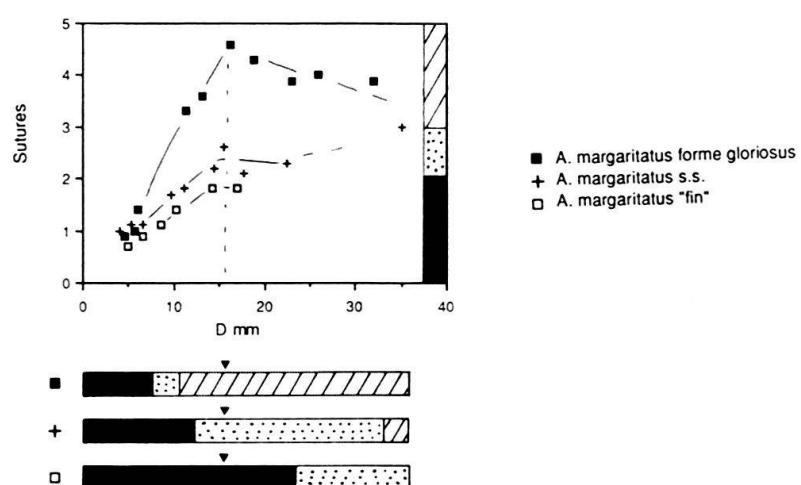


Fig. 32. Trajectoires ontogénétiques chez une forme «grossière» [*A. margaritatus* forme *gloriosus* (Y. & B.)] et deux formes «fines» [*A. margaritatus* (DE MONTFORT)] pour S (espace entre 2 septa successifs) par rapport au diamètre (D).

pour O/D et E/D avec toujours un diamètre critique entre 10 et 20 mm. Ce diamètre critique ressort également pour la densité costale (σ) et l'intensité des tubercules.

Si l'on pose comme hypothèse à l'instar de DOMMERGUES (1988), que l'intervalle de temps qui sépare deux septa successifs est constant, la forme *gloriosus* possède un taux de croissance plus fort que *margaritatus* au moins jusqu'au diamètre de 15 mm. Cette différence de taux de croissance du tube de l'ammonite est en partie compensée par le fait que la forme *gloriosus* possède un tour de plus à ce stade. De plus ce style de trajectoire ontogénétique révèle que chez toutes les Amaltheidae, le taux de croissance du tube de l'ammonite est très fort jusqu'à ce diamètre. Au-delà de ce point, celui-ci tend plutôt à se stabiliser.

Ainsi le déroulement de l'ontogenèse des Amaltheidae et les décalages ontogénétiques qui affectent ces formes, et ceci pour les différents caractères analysés, pourraient s'expliquer par l'hypothèse d'une vitesse de croissance différenciée du tube de l'ammonite dans les stades très jeunes.

Remarque. – A 15 mm de diamètre *A. gloriosus* possède 22 septa (mesure prise à partir de 4 mm de diamètre) et *A. margaritatus* 16. Cela résulte du fait qu'à ce diamètre, la forme *gloriosus* possède déjà un tour de plus.

Appendice 3 La synaptogenèse

Le style particulier des trajectoires ontogénétiques contractées vers les stades jeunes avec inversion de tendance fait penser au concept de synaptogenèse de MATTEI (1985). Si MATTEI (p. 126) a constaté l'importance des stades jeunes dans le développement ontogénétique des Amaltheidae, l'explication qu'il en donne par son concept de synaptogenèse ne cadre pas avec les observations que révèlent l'étude de l'ontogenèse des Amaltheidae et ceci pour n'importe lequel des caractères morphologiques envisagés.

Chez MATTEI il s'agit d'un enchaînement de stades de croissance indépendants les uns des autres, dont l'expression n'est pas nécessaire et, non de stades ontogénétiques d'une succession continue et dynamique. Toutefois dans son modèle de synaptogenèse MATTEI y voit un phénomène d'effacement (fusion ou disparition) des stades de croissance au point S (= module synaptofère). Alors que l'ontogenèse des Amaltheidae révèle au contraire presque toujours un pic ou un palier (point d'infexion) dans le développement de l'ammonite qui est caractérisé par un maximum de variabilité c'est-à-dire par un taux de changement de forme très important à ce stade. En plus cela est probablement lié à un taux de croissance différenciée du tube de l'ammonite qui atteint son maximum également au niveau du point d'infexion. Ainsi ce phénomène associé par la suite à une phase rééquilibrage des morphologies qui s'étend sur tout le reste de l'ontogenèse de l'ammonite ne provoque pas une disparition de stades de croissance mais marque plutôt une «apogée» dans les variations du taux de changement de forme et du taux de croissance.

Le schéma proposé dans MATTEI (1985, p. 127) par exemple, traduit simplement un réajustement différencié des morphologies, rééquilibrage qui se fait d'autant plus rapidement que le stade F apparaît déjà dans les tours internes.

Remerciements

Je tiens à remercier particulièrement le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour l'octroi de sa bourse de relève, la Fondation SICPA de Lausanne, la Société Académique Vaudoise, le Rotary Club les Rangiers, la Société Helvétique des Sciences Naturelles pour l'attribution de bourses complémentaires et de subsides de terrain. Qu'ils trouvent dans ces lignes l'expression de ma reconnaissance.

Je tiens par ailleurs à remercier D. Decruez (Museum d'Histoire naturelle de Genève), J.-L. Dommergues (U.A. CNRS 157 de l'Université de Dijon) et R. Schlatter (Museum de Schaffhouse) qui ont bien voulu relire et critiquer ce travail.

Mes remerciements vont également à J.-C. Vieillefond (Lausanne) pour le travail de photographie.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERCH, P., GOULD, S. J., OSTER, G. F., & WAKE, D. B. (1979): Size and shape in ontogeny and phylogeny. – *Paleobiology* 5/3, 296–317.
- BARBAULT, R. (1981): Ecologie des populations et des peuplements. – Masson édit. Paris.
- BLONDEL, J. (1979): Biogéographie et écologie. – Masson édit. Paris, Coll. écol. 15.
- BRAGA, J. C. (1983): Ammonites del Domerense de la Zona Subbetica (Cordilleras Béticas, sur de España). – Tesis Doctoral, Universidad de Grenada.
- CANTALUPPI, G. (1973): Le Amaltheidae delle Prealpi occidentali (Ammonoidea). – Atti Soc. sci. nat. Mus. civ. Storia nat. Milano 114/3, 317–329.
- CARIOU, E., CONTINI, D., DOMMERGUES, J.-L., ENAY, R., GEYSSANT, J. R., MANGOLD, C., & TIERRY, J. (1985): Biogéographie des ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. – Bull. Soc. géol. France (5), 8/1, 679–697.
- CONTINI, D. (1987): L'influence du milieu sur l'évolution de quelques lignées d'ammonites à la limite Lias–Dogger. – Cah. Inst. Catho. Lyon, sér. Sci. 1, 83–92.
- DAGIS, A. A. (1976): Late Pliensbachian ammonites (Amaltheidae) of the North Siberia. – Trans. Inst. Geol. Geoph. Acad. Sci. USSR.
- DAVID, B. (1986): Jeu en mosaïque des Hétérochronies: variation et diversité chez les Pourtalesiidae (Echinides abyssaux) (p. 137–158). – Colloq. international Ontogenèse et Evolution, Dijon.
- DEAN, W. T., DONOVAN, D. T., & HOWART, M. K. (1961): The Liassic Ammonites zones and subzones of the NW European Province. – Bull. brit. Mus. (nat. Hist.) Geol. 4/10, 436–505.
- DE BEER, G. R. (1940): Embryos and ancestors. – Clarendon Press édit., Oxford.
- DERCOURT, J., ZONENSHAIM, L. P., RICOU, L. E., KAZMIN, V. G., LE PICHON, X., KNIPPER, A. L., GRANDJACQUET, C., SBORSHCHIKOV, I., BOULIN, J., SOROKHTIN, O., GEYSSANT, J., LEPYRIER, C., BIJU-DUVAL, B., SIBUET, J. L., SAVOSTIN, L. A., WESTPHAL, M., & LAUER, J. (1985): Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1:20 000 000 s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. – Bull. Soc. géol. France (5), 8/1, 637–652.
- DOMMERGUES, J.-L. (1979): Le Carixien bourguignon. Biostratigraphie, paléogéographie, approches paléontologique et sédimentologique. – Thèse 3e Cycle Univ. Dijon.
- (1982): Le provincialisme des Ammonites nord-ouest européennes au Lias moyen. Une crise faunique sous contrôle paléogéographique. – Bull. Soc. géol. France (7), 29/5–6, 1047–1051.
- (1984): L'évolution des Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. – Thèse Univ. Lyon.
- (1986): Translation des trajectoires ontogénétiques et résultats hétérochroniques; un modèle. – C.R. Acad. Sci. (Paris) 2/19, 1211–1213.
- (1988): Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonite ontogenetic studies? – Lethaia 21.
- DOMMERGUES, J.-L., CARIOU, E., CONTINI, D., HANTZBERGUE, P., MARCHAND, D., MEISTER, C., & THIERRY, J. (en préparation): Homeomorphies et canalisations évolutives, le rôle de l'ontogenèse; quelques exemples pris chez les ammonites du Jurassique.
- DOMMERGUES, J.-L., DAVID, B., & MARCHAND, D. (1986): Les relations ontogenèse–phylogénèse: applications paléontologiques. – Geobios 19/3, 335–356.

- DOMMERGUES, J.-L., & MARCHAND, D. (1988): Paléobiogéographie historique et écologique: «Application aux Ammonites du Jurassique». In: WIEDMANN, J. & KULLMANN, J. (éd.): *Cephalopods Present and Past*, p. 351–364. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- DOMMERGUES, J.-L., MARCHAND, D., & THIERRY, J. (1987): Biogéographie des ammonites jurassiques et reconstitution palinspastique de la Téthys. – *Geodinamica Acta*, Paris (1), 4/5, 49–57.
- DOMMERGUES, J.-L., & MEISTER, C. (1985): Précisions sur la limite Carixien–Domérien dans les Causses (France). – *Bull. géol. Lausanne* 283, 255–261, et *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.* 367/77.
- DOMMERGUES, J.-L., & MEISTER, C. (1986): Trajectoires ontogénétiques et hétérochronies complexes chez des ammonites (Harpoceratinae) du Jurassique inférieur (Domérien) (p. 207–219). – Coll. int. Ontogenèse & Evolution, Dijon.
- DONOVAN, D. T. (1967): The geographical distribution of Lower Jurassic Ammonites in Europe and adjacent areas (p. 11–139). In: ADAMS & AGER (éd.): *System. Assoc.* London 7.
- ELMI, S., ALMERAS, Y., AMEUR, M., ATROPS, F., BENHAMOU, M., & MOULA, G. (1982): La dislocation des plates-formes carbonatées liasiques en Méditerranée Occidentale et ses implications sur les échanges fauniques. – *Bull. Soc. géol. France* (7), 24/5–6, 1007–1016.
- ENAY, R. (1980): Evolutions et relations paléobiogéographiques de la Téthys mésozoïque et cénozoïque. – Géologie des chaînes alpines issues de la Téthys. 26e Congr. Géol. Inst. Paris 5, 276–283.
- ENAY, R., & MANGOLD, C. (1982): Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'Ammonites au Jurassique. – *Bull. Soc. géol. France* (7), 24/5–6, 1025–1046.
- FRENTZEN, K. (1937): Ontogenie, Phylogenie und Systematik der Amaltheen des Lias-Delta Südwestdeutschlands. – *Abh. Heidelb. Akad. Wiss. (math.-natw.)* 23.
- GOULD, S. J. (1977): *Ontogeny and phylogeny*. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- GOULD, S. J., & VRBA, E. S. (1982): Exaptation a missing term in the science of form. – *Paleobiology*, Chicago 8, 1, 4–15.
- HOWARTH, M. K. (1955): Domerian of the Yorkshire Coast. – *Proc. Yorkshire geol. Soc.* 30(2)/10, 147–175.
- (1957): The Middle Lias of the Dorset Coast. – *Quart. J. geol. Soc. London* 113, 185–204.
- (1958): A monograph of the Ammonites of the Liassic family Amaltheidae in Britain. – *Paleont. Soc., London, 1957–58*, I, I–XIV, 1–26 et II, XV–XXXVII, 27–53.
- (1973): Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ammonites. In: *Atlas of Palaeobiogeography* (p. 275–282). – London.
- JORDAN, R. (1960): Paläontologische und stratigraphische Untersuchungen im Liasdelta (Domerium) Nordwestdeutschlands. – Thèse Univ. Tübingen.
- (1971): Zur Stratigraphie und zur Paläontologie der Ammoniten des oberen Pliensbachium (Jura, Domerium, Lias-Delta) Nordwest-Deutschlands. Coll. Jurass. Luxembourg 1967. – *Mém. Bur. Rech. géol. min.* 75, 521–532.
- LANGE, W. (1932): Über ein *Hamatoceras* und einen Amaltheenvorläufer (*Proamaltheus wertheri* gen. nov. sp. nov.) aus dem Lias δ + von Werther in Westfalen. – *Z. dtsc. geol. Ges.* 84, 235–241.
- LINARES, A., MOUTERDE, R., & RIVAS, P. (1974): Présence de formes sub-boréales d'Ammonites (Amalthéidés) dans le Lias moyen de la Zone Subbétique (Espagne méridionale). – *Bull. Soc. géol. France* (7), 16/4, 453–455.
- MAC ARTHUR, R. H., & WILSON, E. D. (1967): *The theory of island biogeography*. – Princeton Univ. Press.
- MAC NAMARA, K. J. (1981): Paedomorphosis in Middle Cambrian xystridurine trilobites from northern Australia. – *Alcheringa* 5, 209–224.
- (1982): Heterochrony and phylogenetic trends. – *Paleobiology* 8/2, 130–142.
- (1986): A guide to the nomenclature of heterochrony. – *J. Paleont.* 60/1, 4–13.
- MATTEI, J. (1971): Analyse des termes fossilières domériens dans les Causses du Sud du Massif Central français: essai d'étude biostratigraphique. Coll. Jurass. Luxembourg. – *Mém. Bur. Rech. géol. min.* 75, 547–566.
- (1985): Application de méthodes d'analyse globale à l'étude des Amaltheidae du bassin sédimentaire des Causses (Carixien supérieur et Domérien). – *Cah. Paléont. C.N.R.S.* Paris.
- MEISTER, CH. (1986): Les ammonites du Carixien des Causses (France). – *Mém. suisses Paléont.*, Bâle 109.
- (1987): Comparaison des faunes d'ammonites au Domérien (Jurassique inférieur) entre le bassin des Causses et les Cordillères Bétiques; composition faunique et éléments de corrélation. – *C.R. Acad. Sci. (Paris)* 305/2, 425–428.
- (sous presse): Les Ammonites du Jurassique inférieur (Domérien) des Causses, sud-est de l'Aveyron, France; analyses paléontologiques et stratigraphiques. – *Cah. paléont. CNRS*, Paris.
- MONESTIER, J. (1913): Sur la stratigraphie paléontologique de la zone à *Amaltheus Margaritatus* dans la région sud-est de l'Aveyron. – *Bull. Soc. géol. France*, Paris (4), 13, 5–13.

- (1915): Sur le Lias moyen de la région sud-est de l'Aveyron. — Mém. Soc. Lett. Sci. Arts Aveyron, Rodez 15.
- (1928): Recherche sur le polymorphisme et la phylogénie des Amaltheidés domériens d'après les matériaux aveyronnais. — Mém. Soc. Lett. Sci. Arts Aveyron, Rodez 22, 61–90.
- PHELPS, M. C. (1983): A facies and faunal analysis of the Carixian–Domerian Boundary Beds in North-West Europe. — Thèse Univ. Birmingham.
- REPIN, J. S. (1974): Amaltheidae representatives from the Upper Pliensbachian deposits in the North-Eastern parts of USSR and their stratigraphical significance. — Nauka Acad. Sci. USSR Sib. branch, Novosibirsk 1974, 51–66.
- ROUSELLE, L., DUCASSE, O., LEGRAND-BLAIN, M., & RINGEADE, M. (1984): Vers une approche des stratégies adaptatives des populations fossiles. — Mém. spéc. Géobios 8, 441–447.
- SAPUNOV, I. G. (1974): Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic ammonites faunas. Coll. Jurass. Luxembourg, 1967. — Mém. Bur. Rech. géol. min. 75, 263–270.
- SCHLATTER, R. (1982): Zur Grenze Pliensbachian–Toarcian im Klettgau (Kanton Schaffhausen, Schweiz). — Eclogae geol. Helv. 75/3, 759–771.
- (1985): Eine bemerkenswerte Ammonitenfauna aus dem Grenzbereich Pliensbachium/Toarcium der Baar (Baden-Württemberg). — Stuttgarter Beitr. Naturk. (B) 112.
- STEPHANOV, J. (1960): Representatives of the family Amaltheidae in Bulgaria. — Trud. Urhu. geol. Bulg. Ser. Paleont. 2.
- TINTANT, H., GAUTHIER, J., & LACROIX, L. (1961): Les Amaltheidae de Côte d'Or et leur répartition stratigraphique. — Bull. sci. Bourgogne 20 (1960), 137–161.
- VALENTINE, J. W. (1973): Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. — Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- WIEDENMAYER, F. (1977): Die Ammoniten des Besazio-Kalks (Pliensbachian, Südtessin). — Mém. suisses Paléont. Bâle 98.
- (1980): Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). — Mém. Soc. helv. Sci. nat. Bâle 93.

Manuscrit reçu le 5 mai 1988

Révision acceptée le 17 juillet 1988

Planche 1

- Fig. 1 *Amaltheus stokesi* (Sow.). Cornus (Causses). Niveau 18. Sous-zone à *Stokesi*. (C18-1).
- Fig. 2 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Cornus. Niveau 29 (150 cm > niv. 28). Sous-zone à *Subnodosus*. (C29-2).
- Fig. 3 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Rivièrre-sur-Tarn (Causses). Niveau 127. Sous-zone à *Subnodosus*. (RST127-1).
- Fig. 4 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Le Samonta (Causses). Niveau 87. Sous-zone à *Subnodosus*. (S87-1).
- Fig. 5, 6 *Amaltheus margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.). Rivièrre-sur-Tarn. Niveau 126 (30 cm > niv. 125). Sous-zone à *Subnodosus*. (RST 126-2 et RST 126-3).
- Fig. 7, 8 *Amaltheus margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT). Rivièrre-sur-Tarn. Niveau 126 (30 cm > niv. 125). Sous-zone à *Subnodosus*. (RST 126-4 et RST 126-5).

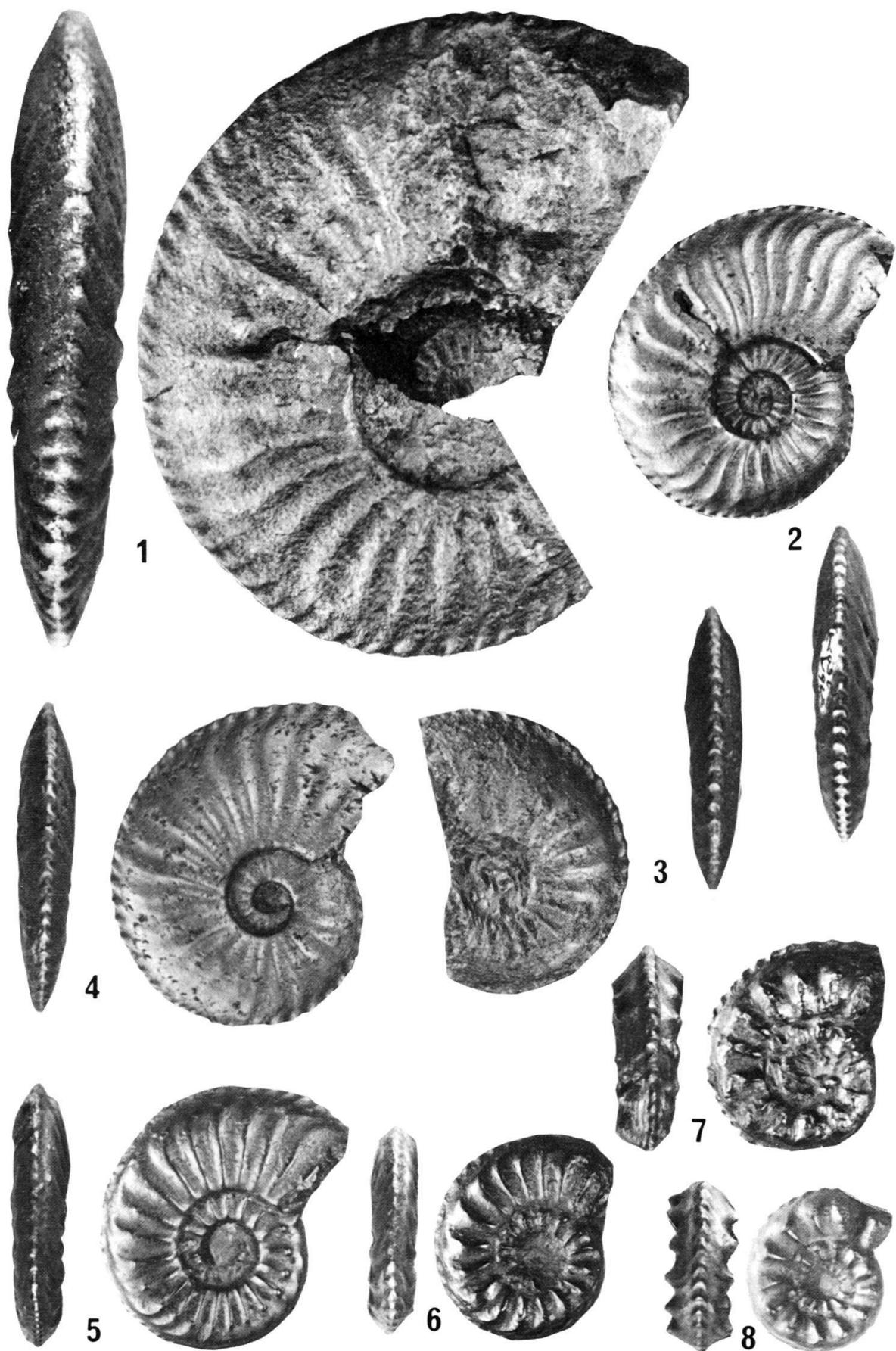


Planche 2

- Fig. 1 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Rivièr-sur-Tarn. Niveau 124 (21 cm < niv. 125). Sous-zone à *Subnodosus*. (RST 124-6).
- Fig. 2 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Le Samonta. Eboulis provenant de la sous-zone à *Subnodosus*. (S-2).
- Fig. 3 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Le Samonta. Niveau 84 (20 cm < niv. 85). Sous-zone à *Subnodosus*. (S84-3).
- Fig. 4 *Amaltheus margaritatus* forme *striatus* (HOWARTH). Rivièr-sur-Tarn. Niveau 130 (120 cm > niv. 129). Sous-zone à *Gibbosus*. (RST 130-7).
- Fig. 5 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Le Samonta. Niveau 88 (30 cm > niv. 87). Sous-zone à *Subnodosus*. (S88-4).

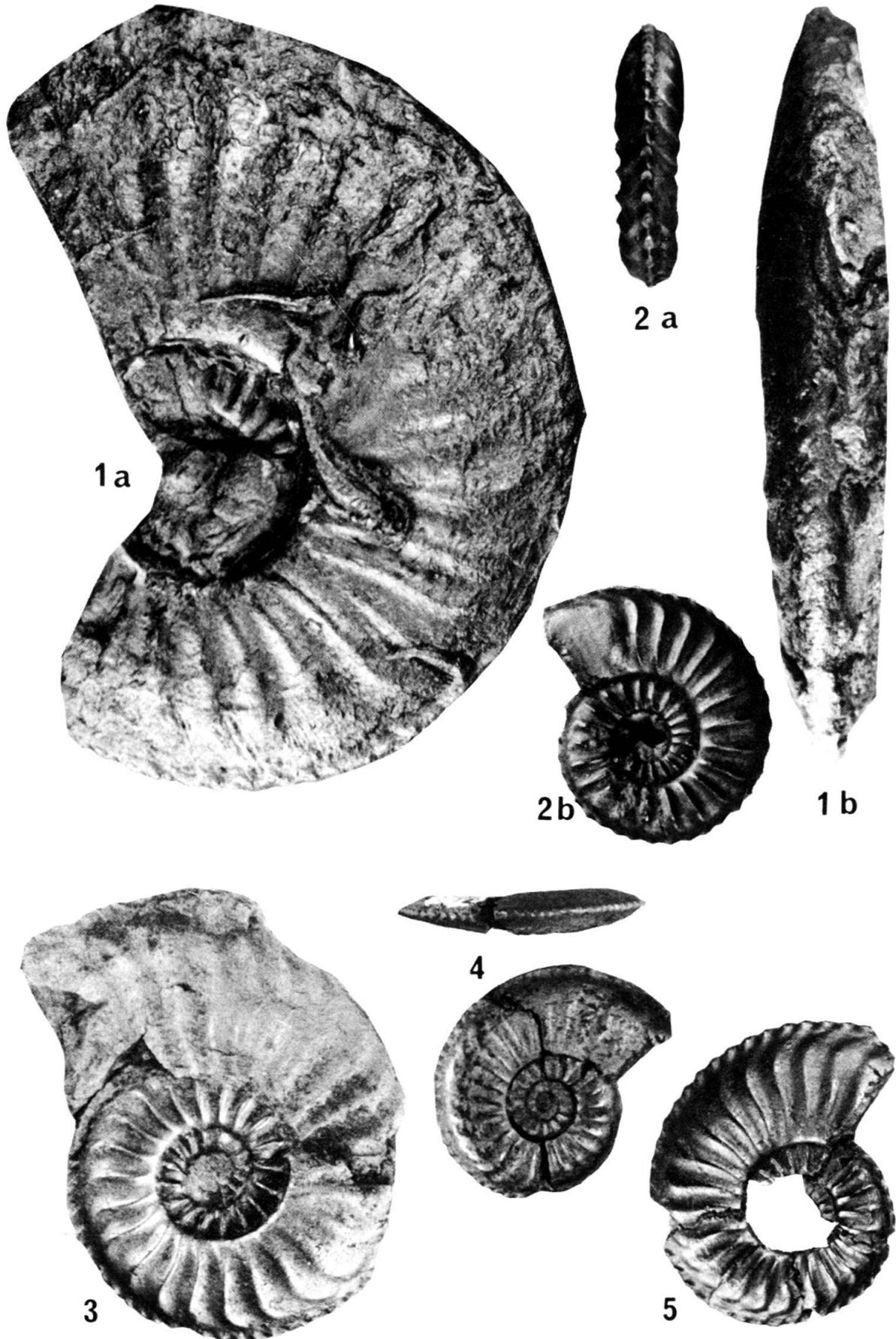


Planche 3

- Fig. 1, 2 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) à morphologie juvénile de *gibbosus* (SCHLOTH.).
Cornus. Niveau 29 (4 cm < niv. 30) et niveau 29 (100 cm < niv. 30). Sous-zone à *Gibbosus*.
(C29-3 et C29-4).
- Fig. 3 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). Rivièr-sur-Tarn. Niveau 140 (130 cm > niv. 139).
Sous-zone à *Gibbosus*. (RST 140-8).
- Fig. 4 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). St Paul-des-Fonts (Causses). Niveau 3
(10 cm > niv. 2). Sous-zone à *Gibbosus*. (PDF3-1).
- Fig. 5 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) forme «lisse». Cornus. Niveau 39 (262 cm > niv. 38).
Sous-zone à *Gibbosus*. (C39-5).
- Fig. 6 *Amaltheus margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.). Rivièr-sur-Tarn. Niveau 130
(700 cm > niv. 129). Sous-zone à *Gibbosus*. (RST130-9).
- Fig. 7, 8 *Amaltheus margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.). Cornus. Niveau 31 (260 cm > niv. 30) et
niveau 39 (100 cm > niv. 38). Sous-zone à *Gibbosus*. (C31-6 et C39-7).
- Fig. 9 *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON). Rivièr-sur-Tarn. Nodule provenant des niveaux 136 à
138. Sous-zone à *Gibbosus*. (RST136-10).
- Fig. 10 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT) à loge d'habitation «sublis». Rivièr-sur-Tarn. Il
provient du même nodule que le spécimen illustré dans la figure 9. Sous-zone à *Gibbosus*.
(RST136-11).

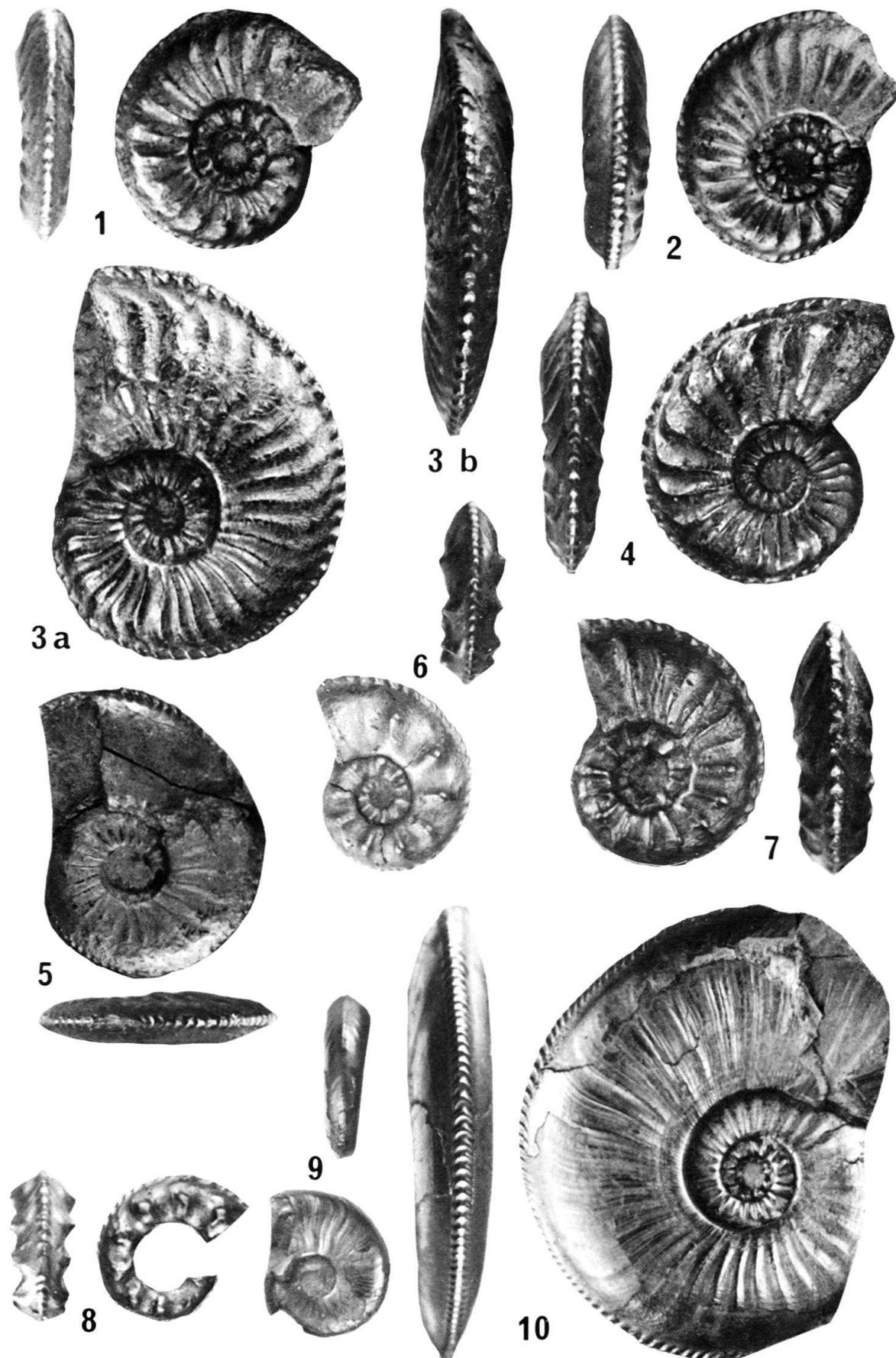


Planche 4

- Fig. 1 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). St Paul-des-Fonts. Niveau 9 (20 cm > niv. 8). Sommet sous-zone à *Gibbosus*. (PDF9-2).
- Fig. 2 *Amaltheus margaritatus* forme *striatus* (HOWARTH). Cornus. Niveau 31 (570 cm > niv. 30). Base sous-zone à *Gibbosus*. (C31-8).
- Fig. 3, 4 *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT). St Paul-des-Fonts. Niveau 15 (150 cm > niv. 14). Base sous-zone à *Apyrenum*. (PDF15-3 et PDF15-4).
- Fig. 5, 6 *Amaltheus margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT). Cornus. Niveau 43 (237 cm < niv. 44). Base sous-zone à *Apyrenum*. (C43-9 et C43-10).
- Fig. 7 *Amaltheus margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT). St Paul-des-Fonts. Niveau 15 (175 cm > niv. 14). Base sous-zone à *Apyrenum*. (PDF15-5).

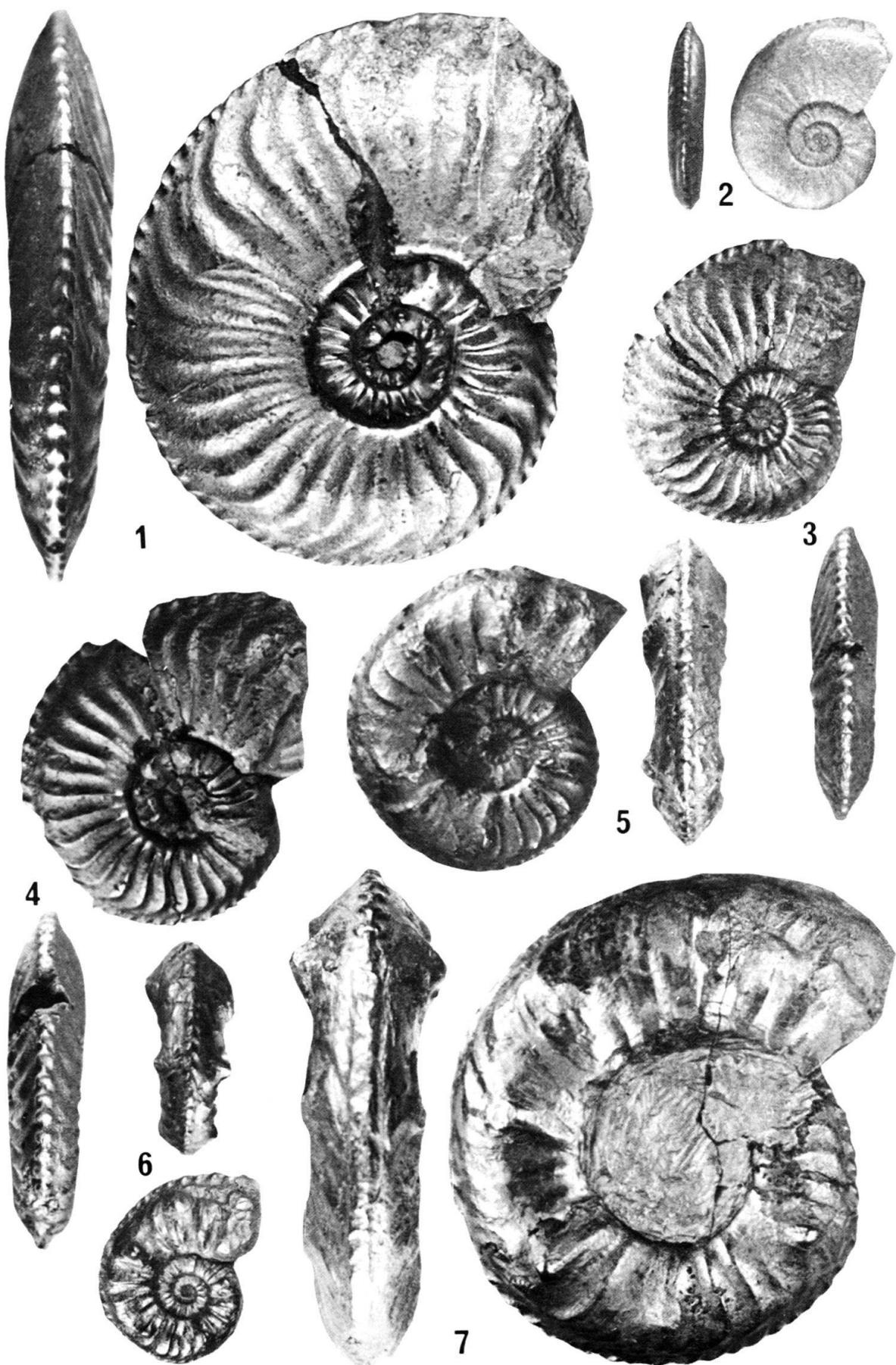


Planche 5

Fig. 1, 6 *Amaltheus engelhardti* (D'ORB.). Hawsker (Yorkshire). Niveau 37 (in HOWARTH 1955). Sous-zone à *Hawskerense*. (H37-1 et H37-2).

Fig. 2, 3, 5 *Amauroceras ferrugineum* (SIMPSON). Hawsker. Hiveau 37. Sous-zone à *Hawskerense*. (H37-3, H37-4 et H37-5).

Fig. 4 *Amaltheus engelhardti* (D'ORB.). Kettleness (Yorkshire). Niveau 25. Sous-zone à *Hawskerense*. (K25-1). (× 0,6).



Planche 6

- Fig. 1 *Amaltheus engelhardti* (O'ORB.). Kettleness. Niveau 25. Sous-zone à *Hawskerense*. (K25-1), ($\times 0,6$).
- Fig. 2, 3 *Amaltheus engelhardti* (D'ORB.) juv. Hawsker. Hiveau 37. Sous-zone à *Hawskerense* (H37-6 et H37-7).
- Fig. 4, 8 *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN). St Paul-des-Fonts. Niveaux 15 (183 cm > niv. 14) et niveau 15 (255 cm > niv. 14). Sous-zone à *Apyrenum*. (PDF15-6 PDF15-7).
- Fig. 5 *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN). Cornus. Niveau 43 (103 cm > niv. 44). Sous-zone à *Apyrenum*. (C43-11).
- Fig. 6, 9, 11 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS) Rivièvre-sur-Tarn. Niveau 142 (120 cm < niv. 143) et pour la figure 11: niveau 142 (130 cm < niv. 143). Sous-zone à *Apyrenum*. (RST 142-11, RST 142-12 et RST 142-13).
- Fig. 7 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS). St Paul-des-Fonts. Niveau 15 (290 cm > niv. 14). Sous-zone à *Apyrenum*. (PDF15-8).
- Fig. 10 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS). Cornus. Niveau 43 (25 cm < niv. 44). Sous-zone à *Apyrenum*. (C43-12).

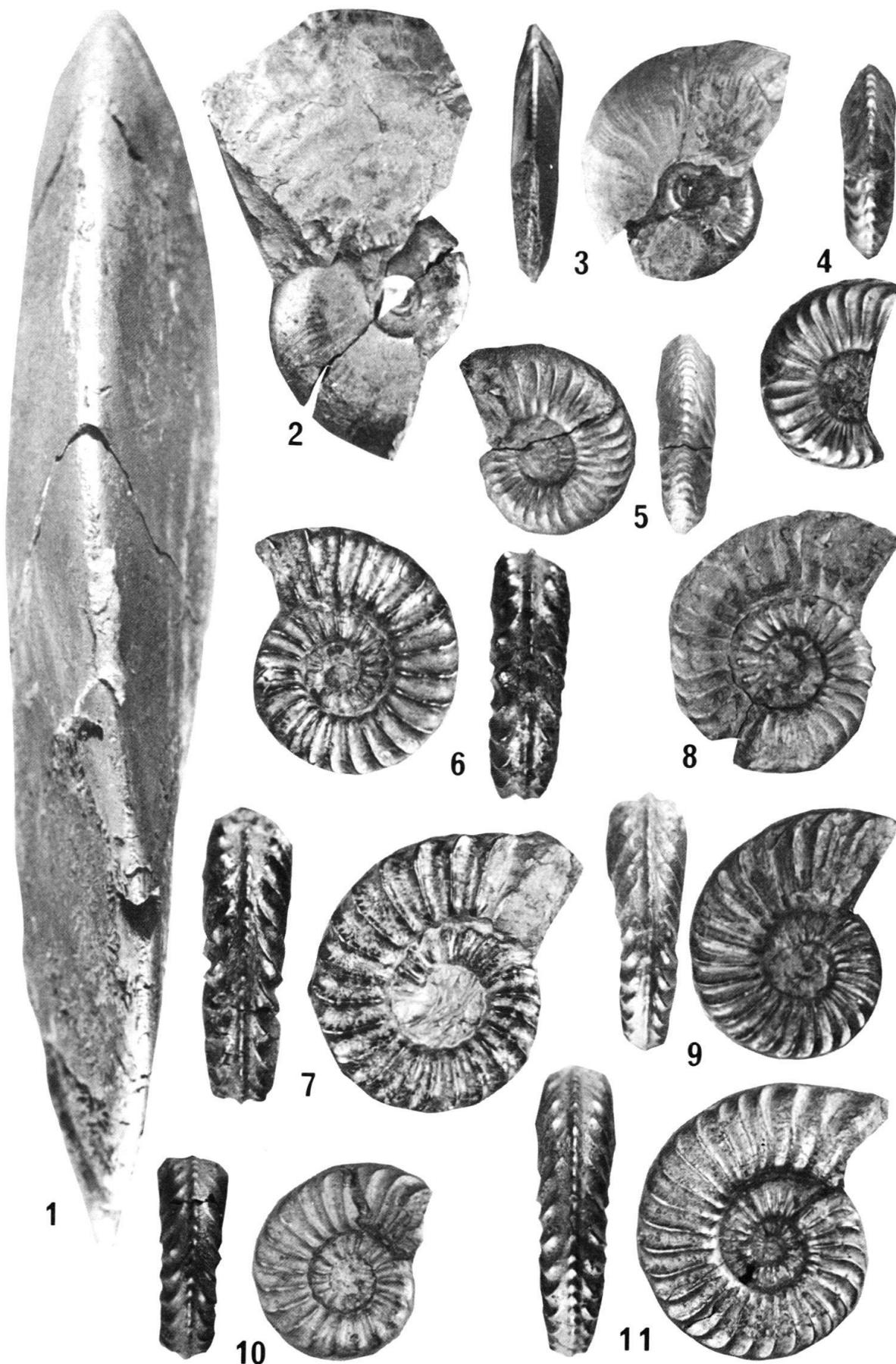


Planche 7

Fig. 1, 2 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS). Noirlac (Cher). Niveau 66. Sous-zone à *Apyrenum*. (N66-1 et N66-2).

Fig. 3 *Pleuroceras solare* (PHILLIPS). Hawsker. Niveau 25. Sous-zone à *Apyrenum*. (H25-8).

Fig. 4 *Pleuroceras solare* forme *quadratum* (HOWARTH). Noirlac. Niveau 66b. Sous-zone à *Apyrenum*. (N66-3).

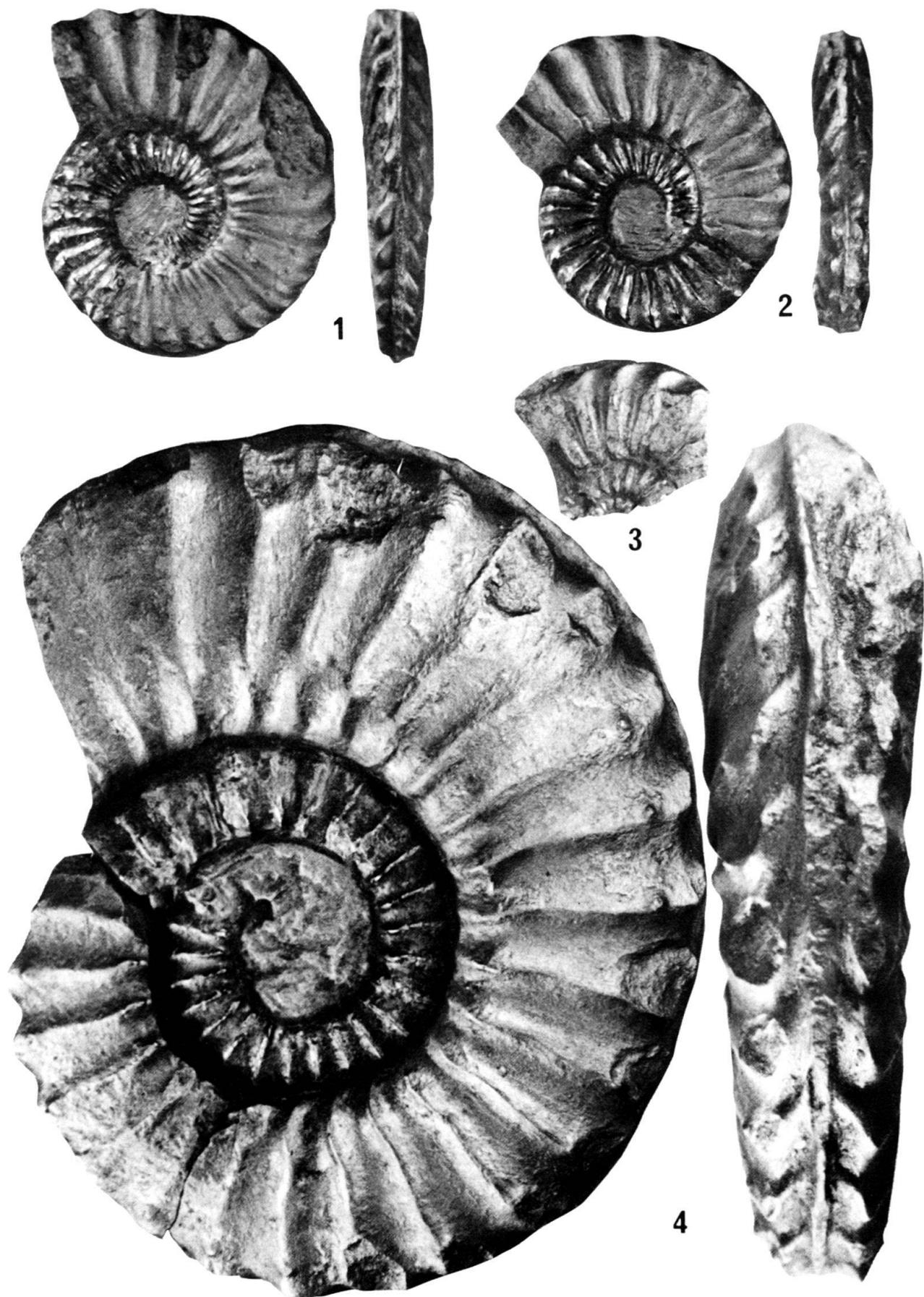


Planche 8

- Fig. 1 *Pleuroceras solare* forme *apyrenum* (Buckman). Noirlac. Niveau 66. Sous-zone à *Apyrenum*. (N66-4).
- Fig. 2 *Pleuroceras hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON). Hawsker. Niveau 33. Sous-zone à *Hawskerense* (H33-9).
- Fig. 3, 6, 10 *Pleuroceras solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) = *paucicostatum* (HOWARTH) Hawsker. Niveau 33. Sous-zone à *Hawskerense*. (H33-10, H33-11 et H33-12).
- Fig. 4 *Pleuroceras solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN). Hawsker. Niveau 30. Sous-zone à *Apyrenum*. (H30-13).
- Fig. 5 *Pleuroceras solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE). Rivièvre-sur-Tarn. Niveau 144 (25 cm > niv. 143). Sommet sous-zone à *Apyrenum*. (RST144-14).
- Fig. 7 *Pleuroceras solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) = *paucicostatum* HOWARTH. Hawsker. Niveau 25. Sous-zone à *Apyrenum*. (H25-14).
- Fig. 8, 9 *Pleuroceras solare* forme *yeovilense* (HOWARTH). Langres (Haute-Marne). Niveau 290. Sous-zone à *Apyrenum*. (L290-1 et L290-2).

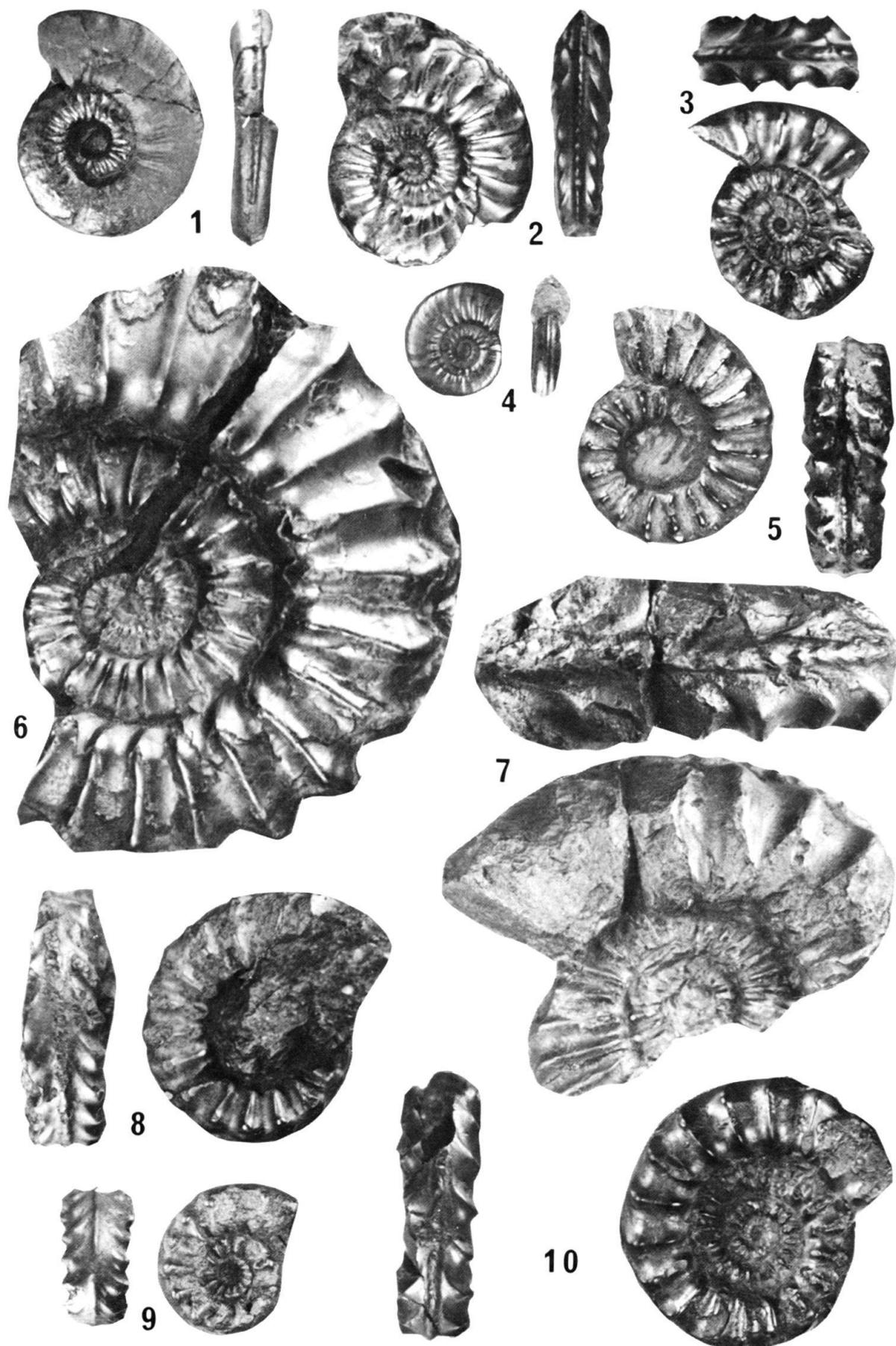


Planche 9

- Fig. 1 *Pleuroceras solare forme spinatum* (BRUGUIÈRE). Noirlac. Niveau 62. Sous-zone à *Apyrenum*. (N62-5).
- Fig. 2 *Pleuroceras solare forme spinatum* (BRUGUIÈRE). Rivière-sur-Tarn. Niveau 142 (120 cm < niv. 143). Sous-zone à *Apyrenum*. (RST142-15).
- Fig. 3 *Pleuroceras aff. hawskerense forme elaboratum* (SIMPSON). Cornus. Niveau 51 (30 cm < niv. 52). Sous-zone à *Hawskerense*. (C51-13).
- Fig. 4, 5 *Pleuroceras aff. hawskerense forme elaboratum* (SIMPSON). Cornus. Niveau 56. Sous-zone à *Hawskerense* (C56-14 et C56-15).
- Fig. 6 *Pleuroceras hawskerense forme elaboratum* (SIMPSON). Hawsker. Niveau 37. Sous-zone à *Hawskerense*. (H37-15).
- Fig. 7, 8 *Pleuroceras hawskerense forme elaboratum* (SIMPSON). Kettleness. Niveau 19. Sous-zone à *Hawskerense*. (K19-2 et K19-3).

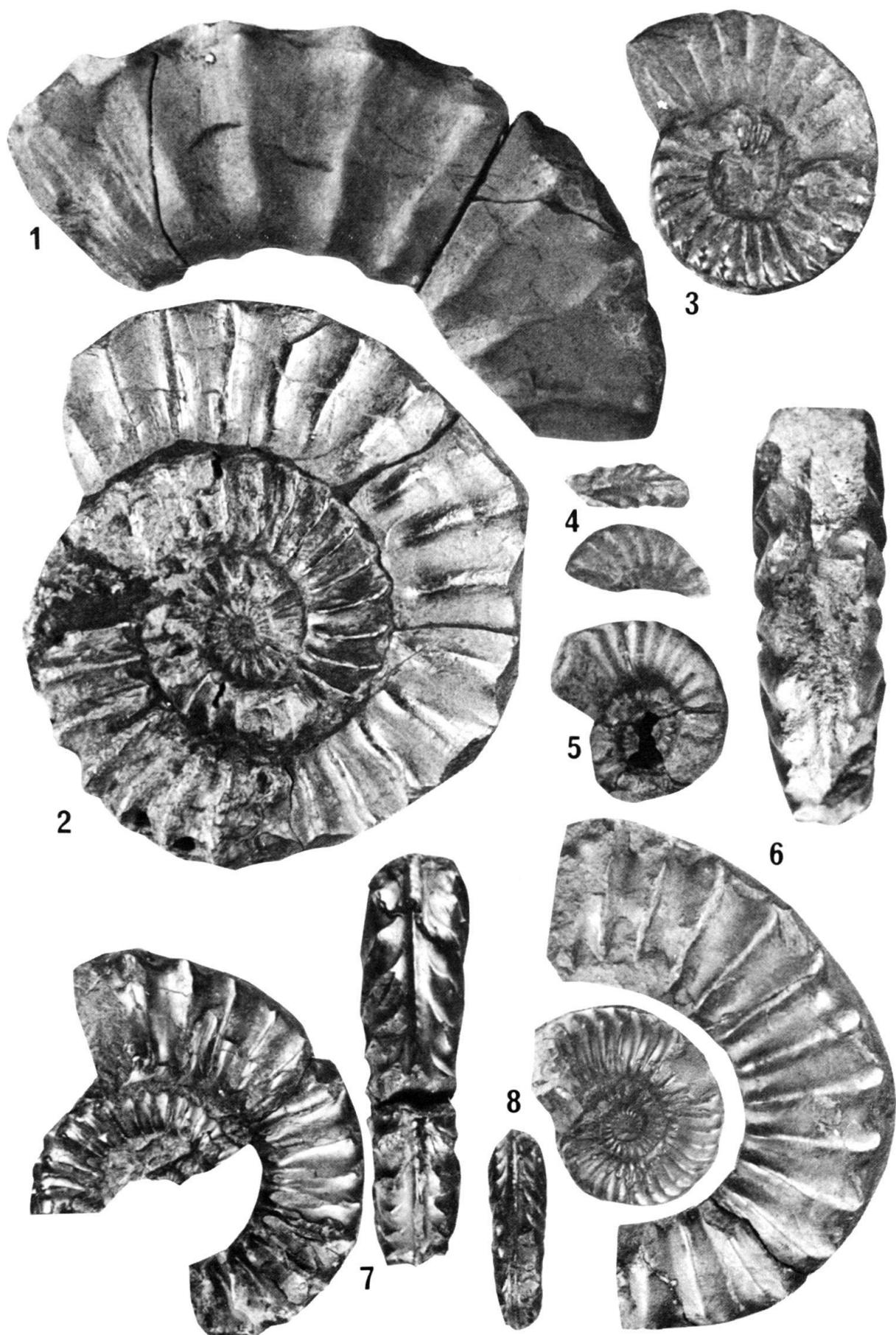


Planche 10

- Fig. 1 *Pleuroceras solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN). Hawsker. Niveau 37. Sous-zone à *Hawskerense*. (H37-16).
- Fig. 2, 4 *Pleuroceras hawskerense* (H. & B.). Hawsker. Niveau 42. Sous-zone à *Hawskerense*. (H42-17 et H42-18).
- Fig. 3 *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.). Hawsker. Niveau 43. Sous-zone à *Hawskerense*. (H43-19).
- Fig. 5 *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.). Hawsker. Niveau 37. Sous-zone à *Hawskerense*. (H37-20).

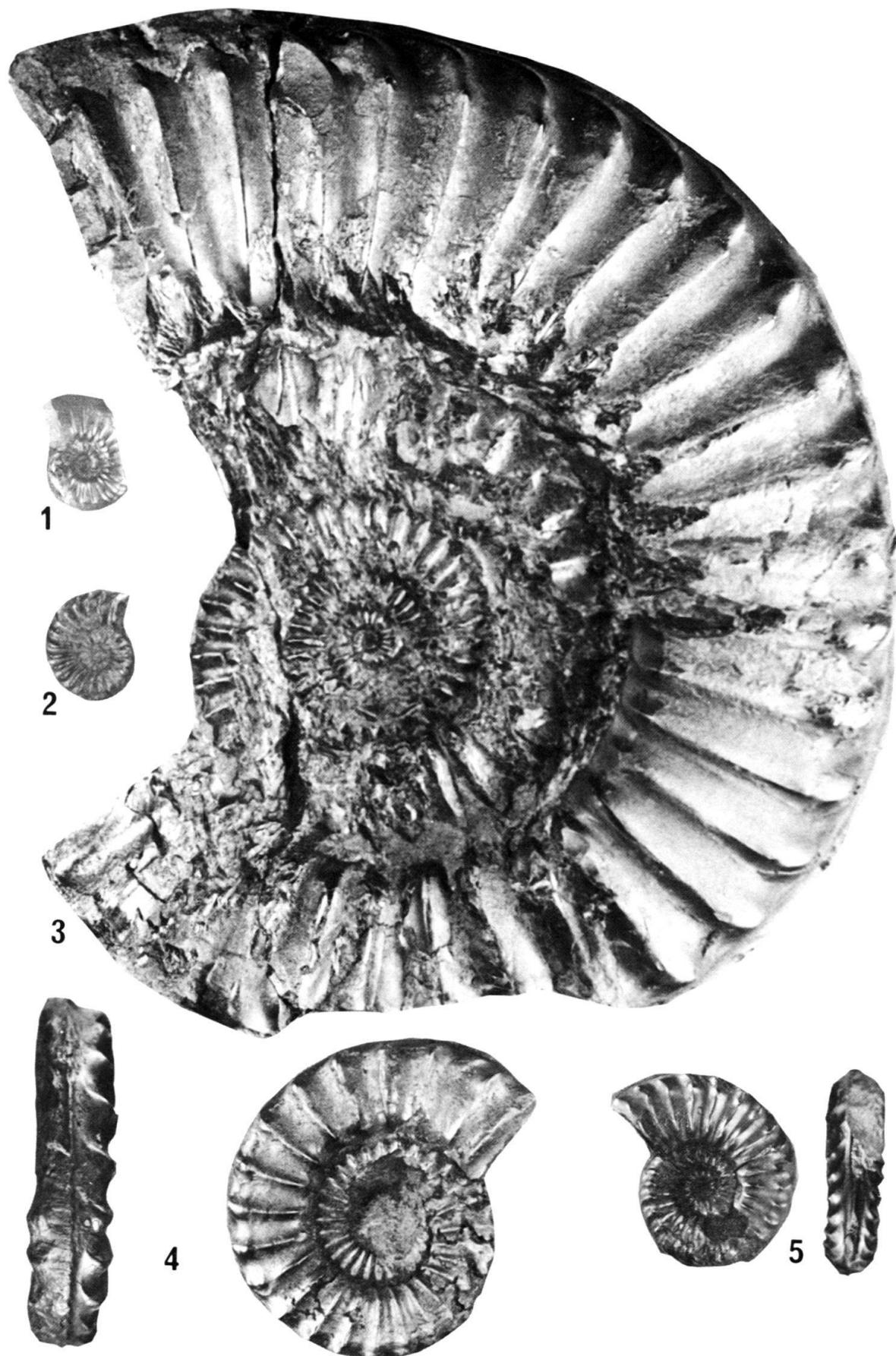


Planche 11

Fig. 1 *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.). Kettleness. Eboulis. Sous-zone à *Hawskerense*. (K4).

Fig. 2, 3 *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.). Hawsker. Niveau 43. Sous-zone à *Hawskerense*. (H43-20 et H43-21).

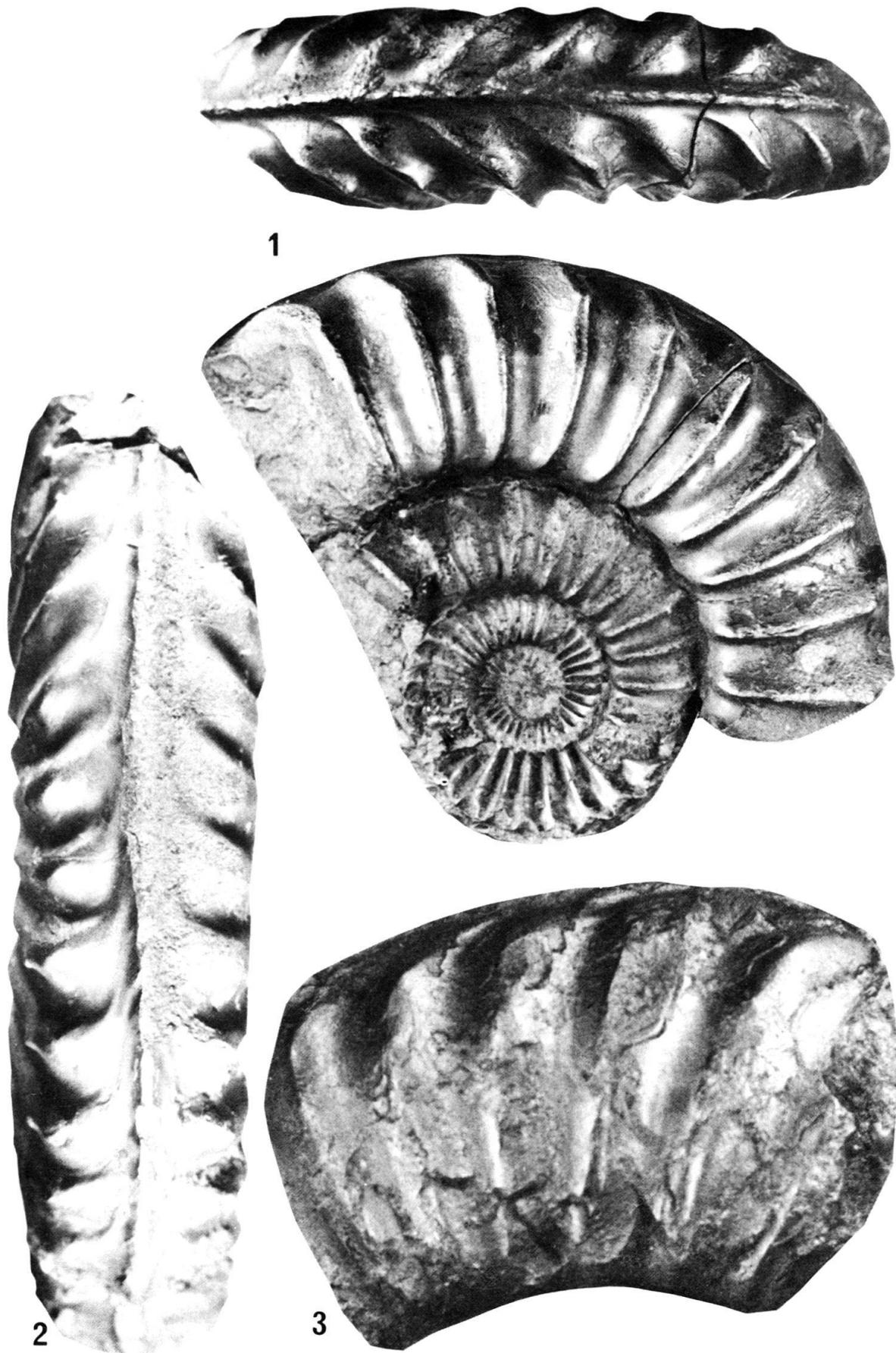


Planche 12

Fig. 1, 2

Pleuroceras hawskerense (Y. & B.). Hawsker. Niveau 42. Sous-zone à *Hawskerense*. (H42-22 et H42-23).



1



2

