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

Artikel: Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea)
Autor: Meister, Christian
Kapitel: 5: Discussion et conclusion
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: 04.02.2026

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

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 villiagaensis* (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

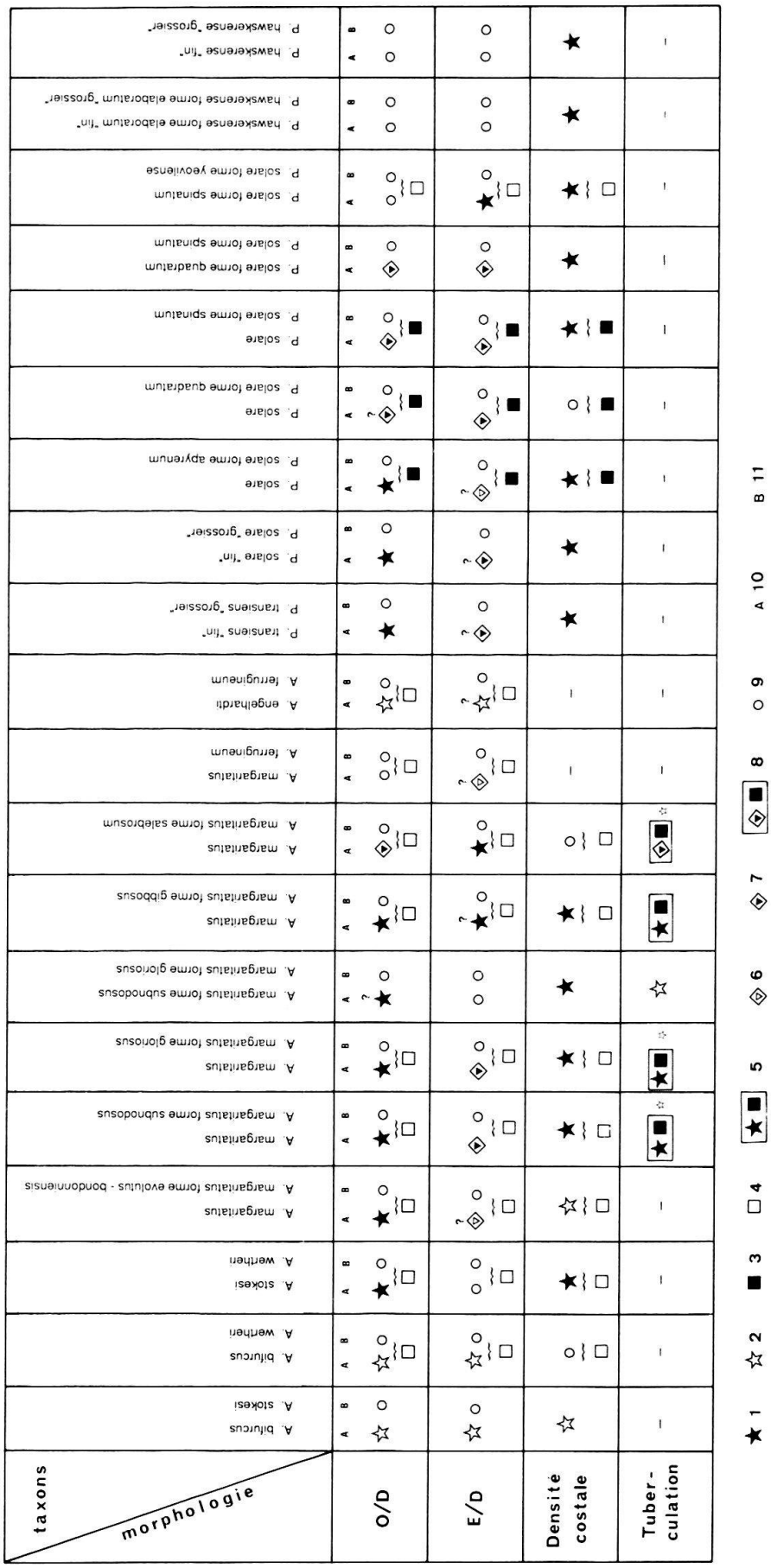

Fig. 27. Hétérochronies du développement et associations d'hétérochronies chez les Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ) et la tuberculation. – 1) Accélération – 2) Néoténie – 3) Hypermorphose – 4) Progenèse – 5) Accélération hypermorphique – 6) 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	A. bifurcus A. stokesi	A. bifurcus A. wertheri	A. stokesi A. wertheri	A. margaritatus A. margaritatus forme evolutus - bondonniensis	A. margaritatus A. margaritatus forme subnodosus	A. margaritatus A. margaritatus forme gloriosus	A. margaritatus forme subnodosus A. margaritatus forme gloriosus	A. margaritatus A. margaritatus forme gibbosus	A. margaritatus A. margaritatus forme salebrosum	A. margaritatus A. ferrugineum	A. engelhardti A. ferrugineum	P. transiens "fin" P. transiens "grossier"	P. solare "fin" P. solare "grossier"	P. solare P. solare forme apyrenum	P. solare P. solare forme quadratum	P. solare P. solare forme spinatum	P. solare forme quadratum P. solare forme spinatum	P. solare forme spinatum P. solare forme yeovilense	P. hawskerense forme elaboratum "fin" P. hawskerense forme elaboratum "grossier"	P. hawskerense "fin" P. hawskerense "grossier"
O/D	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B	A B
E/D	2 1	2 1	3 3	2 1	1 2	1 2	3 2	1 2	1 1	2 1	2 1	1 2	1 2	2 1	1 2	1 2	1 2	1 2	3 3	3 3
Densité costale	2	3	1	2	1	1	1	1	3	–	–	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Tuberculation	–	–	–	–	1 2	1 2	3 2	1 ?	1 2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

1 2 3 A 4 B 5

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 tuberculation à diamètre (D) comparable. – 1) Peramorphose – 2) Paedomorphose – 3) Absence de tendances – 4) A = phase de dynamique hétérochronique – 5) B = phase de rééquilibrage morphologique.

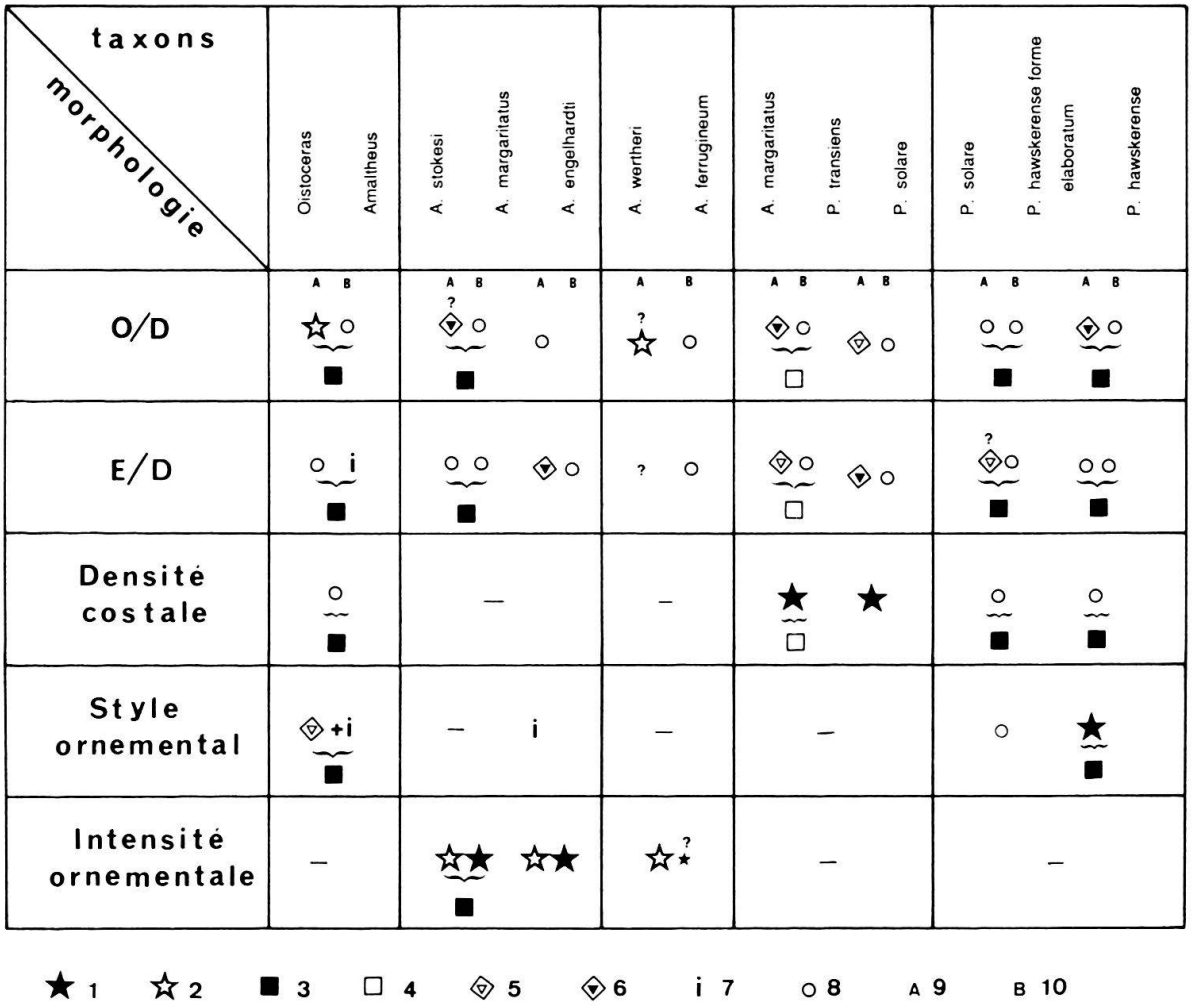

Fig. 29. Hétérochronies du développements et associations d'hétérochronies dans les différentes séquences évolutives des Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ), le style ornementale et l'intensité ornementale. – 1) Accélération – 2) Néoténie – 3) 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; ROUSELLE 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).

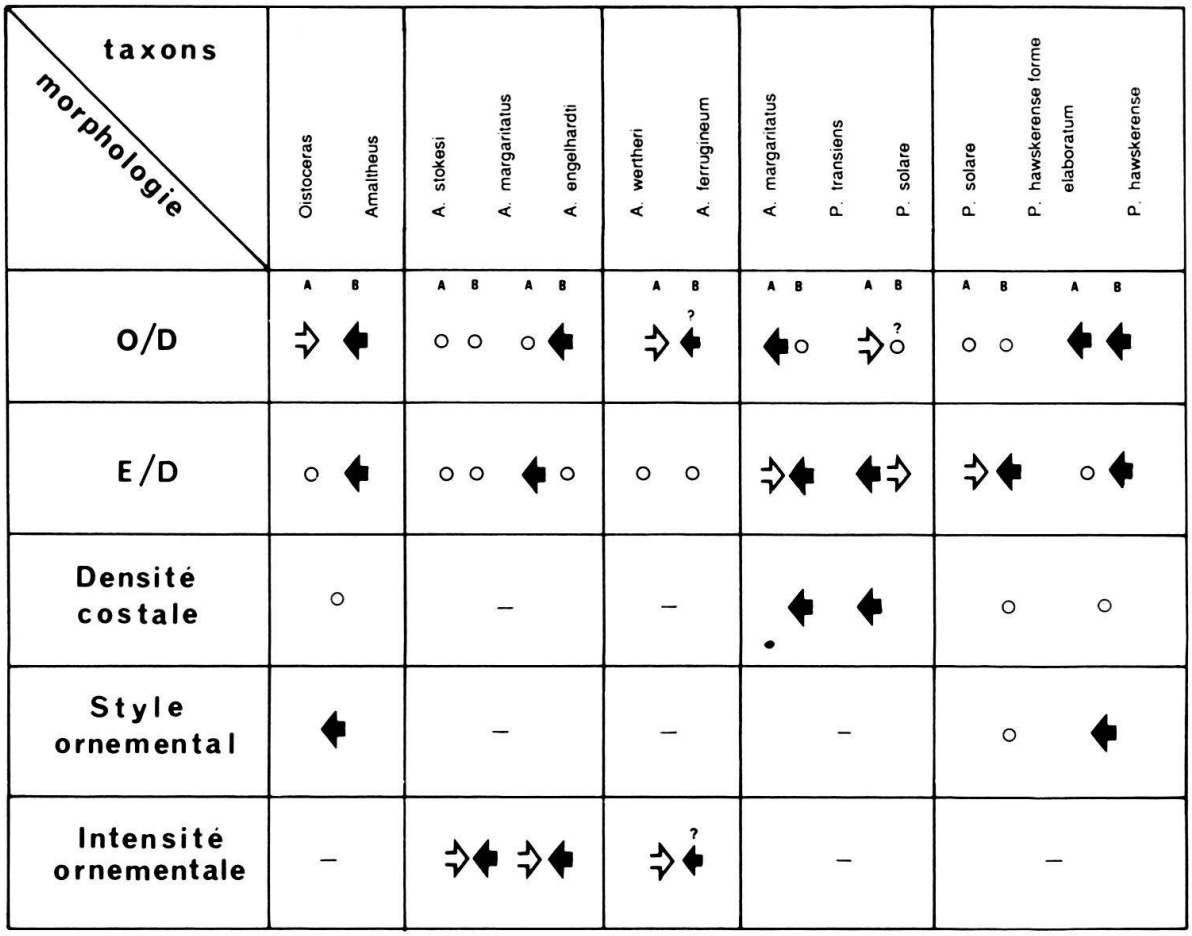

Fig. 30. Tendances morphologiques dans les différentes séquences évolutives des Amaltheidae pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale (σ), le style ornementale et l'intensité ornementale à diamètre comparable. – 1) Peramorphose – 2) Paedomorphose – 3) Absence de tendances – 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; Rouselle 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'épigenèse). Cela est remarquable pour les caractères morphologiques envisagés O/D, E/D, mais également de façon moins marquée pour σ et l'intensité des tubercules. 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» évolute a 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'épigenèse 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 évolute *(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 évolute 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 évolute 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.