

# Un problème de paléobiologie chez les ammonoïdes (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements

Yannick Mignot

# ► To cite this version:

Yannick Mignot. Un problème de paléobiologie chez les ammonoïdes (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. Paléontologie. Université Claude Bernard - Lyon 1, 1992. Français. NNT: . tel-02426776

# HAL Id: tel-02426776 https://theses.hal.science/tel-02426776

Submitted on 2 Jan 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés. N° d'ordre 131.92

Année 1992

# THESE

présentée devant

# L'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD-LYON I

pour l'obtention du

# **DIPLOME DE DOCTORAT**

par

**Yannick MIGNOT** 

# Un problème de paléobiologie chez les ammonoïdes (Cephalopoda) : croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements.

# soutenue le 3 juillet 1992

JURY : C. BABIN (Lyon) S. v. BOLETZKY (Banyuls sur Mer) J. L. DOMMERGUES (Dijon) S. ELMI (Lyon) N. H. LANDMAN (New York) G. PAVIA (Torino)

> Centre des Sciences de la Terre Institut Terre Océan Atmosphère Espace Environnement

## UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

Président de l'Université ler Vice-Président Fédération Santé ler Vice-Président Fédération Sciences Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales Secrétaire Général M. le Professeur G. FONTAINE M. le Professeur P. ZECH M. Le Professeur Y. LEMOIGNE

M. le Professeur P. ZECH M. F. MARIANI

#### FEDERATION SANTE

- UFR de Médecine GRANGE-BLANCHE
- UFR de Médecine ALEXIS-CARREL
- UFR de Médecine LYON-NORD
- UFR de Médecine LYON-SUD
- Institut des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques
- UFR d'ODONTOLOGIE
- INSTITUT DES TECHNIQUES DE READAPTATION
- Département de BIOLOGIE HUMAINE
- Département d'INNOVATION ET DE COORDINATION PEDAGOGIQUE

#### FEDERATION SCIENCES

Directeur : Mme le Pr. PELLET Directeur : M. le Pr. EVREUX Directeur : M. le Pr. PATRICOT Directeur : M. le Pr. DEJOUR Directeur : M. le Pr. VILLARD

Directeur : M. le Pr. MAGLOIRE Directeur : M. le Pr. EYSSETTE

- Directeur : M. le Pr. BRYON Directeur : M. le Pr. LLORCA
- Institut DES SCIENCES DE LA MATIERE Directeur : M. le Pr. ELBAZ - Institut DES SCIENCES DE L'INGE-Directeur : M. le Pr. DIMNET NIERIE ET DU DEVELOPPEMENT TECHNOLOGIQUES - Institut DE CHIMIE ET BIOLOGIE Directeur : Mme VARAGNAT, M.C. - Institut d'ANALYSE DES SYSTEMES Directeur : M. le Pr. LEGAY **BIOLOGIQUES ET SOCIO-ECONOMIQUES** Directeur : M. le Pr. ELMI - Institut DES SCIENCES DE LA TERRE DE L'OCEAN, DE L'ATMOSPHERE, DE L'ESPACE ET DE L'ENVIRONNEMENT - UFR des ACTIVITES PHYSIQUES ET Directeur : M. le Pr. CAMY SPORTIVES - I.U.T. A Directeur : M. le Pr. GIELLY - I.U.T. B Directeur : M. le Pr. PIVOT Directeur : M. PONCET, M.C. - Département de 1er Cycle pluridisciplinaire Sciences - Département de 2ème Cycle - Sciences de la Vie et de la Terre Directeur : M. le Pr. BLANCHET - Sciences pour l'Ingénieur Directeur : M. le Pr. BETHOUX - Sciences de l'Analyse et de Directeur : M. le Pr. VIALLE la Matière

Je tiens à remercier :

Jean-Louis Dommergues pour m'avoir proposé ce sujet de recherche "sur mesure",

Monsieur le Professeur Serge Elmi pour m'avoir accueillie dans son équipe,

Messieurs Claude Babin, Sigurd von Boletzky, Neil H. Landman et Giulio Pavia pour avoir accepté de corriger ce travail,

Messieurs Jean Gabilly, Yves Cassel et Louis Rulleau qui m'ont confié du matériel fossile,

Le personnel technique des Universités de Lyon et Dijon, et plus particulièrement Noël Podevigne, Dominique Barbe et Jean Monnier de Lyon, Pascal Taubaty et Alain Festeau de Dijon.

Je remercie aussi toute l'équipe du R2, ainsi que mes amis Frédéric Thévenard, Mohammed Et-Touhami, Marc Philippe, Christophe Petit, Jean-Pierre Garcia et Philippe Schaeffer.

# **TABLE DES MATIERES**

Remerciements Table des matières Résumé Summary	р. р. р.	2 5 6
INTRODUCTION	p.	7
PREMIERE PARTIE : Etat actuel des connaissances sur la croissan et le mode de vie des céphalopodes	ce p.	9
I.1-Introduction	p.	10
I.2-Données sur les céphalopodes actuels I.2.1-Le nautile actuel I.2.2-Les autres céphalopodes actuels (dibranchiaux ou coléoïdes)	р. р. р.	12 12 15
I.3-Données sur les ammonoïdes fossiles	p.	17
DEUXIEME PARTIE : Méthodes d'étude	p.	22
II.1-Que peut apporter l'observation du cloisonnement ?	p.	23
II.2-Préparation des coquilles en vue de l'observation du cloisonnement	p.	25
II.3-Méthode de mesure de l'espacement et du nombre total de cloisons	p.	25
TROISIEME PARTIE : Comparaison de populations d'ammonoïdes miniatures et normaux	p.	26
III.1-Exemple des <i>Hildoceras</i> du Toarcien : comparaison entre les populations d'Italie centrale, d'Afrique du Nord et de France	s p.	27
III.1.1-Situation des gisements dans le cadre paléogéographique et paléotectonique de l'océan téthysien au Toarcien moyen	p.	27
III.1.2-Cadre sédimentologique et géologique	p.	28
III.1.2.1-Apennin des Marches III.1.2.2-Algérie occidentale III.1.2.3-France	р. р. р.	28 30 31
III.1.3-Etude des populations d'Hildoceras sublevisoni des trois régions et interprétations	; p.	31

III.1.3.1-Présentation de l'espèce (d'après Gabilly 1976 et		~ 1
Elmi 1977)	p.	31
III.1.3.2-Etat de conservation du matériel	p.	32
III.1.3.3-Taille des ammonites selon les gisements	p.	33
III.1.3.4-Autres paramètres dimensionnels	p.	36
III.1.3.5-Les différents stades de l'ornementation	p.	43
III.1.3.6-Etude du cloisonnement des coquilles	p.	43
-Relation entre le nombre de loges et le diamètre	p.	43
-Etude des espaces intercloisonnaires	p.	45
Angles intercloisonnaires exprimés en fonction		
du numéro de loge	p.	47
Angles intercloisonnaires exprimés sous forme		
de courbes cumulatives	p.	58
Comparaison du cloisonnement d'Hildoceras		
sublevisoni avec celui du nautile	p.	58
III.1.3.7-Interprétations des variations observées dans le		
cloisonnement des coquilles d'H. sublevisoni	p.	60
-Interprétation des différentes phases du		
cloisonnement	p.	60
-Interprétation des variations observées entre les		
différentes populations	p.	61
-Conclusions de l'étude du cloisonnement d'Hildoceras		
sublevisoni	p.	63
III.1.4-Etude du cloisonnement des coquilles d'Hildoceras lusitanicum		
et bifrons	p.	68
-Taille de la protoconque	p.	68
-Relation entre le nombre de loges et le diamètre	p.	69
-Etude des espaces intercloisonnaires	p.	70
III.2-Etude des Sphaeroceras du Bajocien d'Italie du Nord et de Normandie.	p.	74
	F.	
III.2.1-Cadre paléogéographique et paléotectonique de la région des		
Sette Communi (d'après C. Sturani 1971)	p.	74
	-	
III.2.2-Taille des ammonites selon leur provenance	p.	75
-Etude de la taille de Sphaeroceras brongniarti	<u>р</u> .	75
-Etude de la taille de Poecilomorphus cycloides et		
P. (Micropoecilomorphus) vicetinus	p.	77
-Conclusion de l'étude de la taille des ammonites	р.	78
	-	
III.2.3-Etude du cloisonnement de la coquille de Sphaeroceras		
brongniarti	p.	80
-Taille de la protoconque	p.	81
-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro		
de loge	p.	81
-Conclusion de l'étude du cloisonnement de Sphaeroceras		
brongniarti	p.	82
QUATRIEME PARTIE : Conclusions sur les relations		
environnement/croissance chez les ammonoïdes	p.	84
IV 1 Outland antes to the	1000	0.7
iv.i-Queiques autres tentatives	p.	82

IV.1.1-Les goniatites de la Montagne Noire IV 1.2-Mesures des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone	p. 85
dans des coquilles d'ammonites en aragonite	p. 85
IV.2-Conclusion générale	p. 86
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	p. 88
INDEX DES FIGURES	p. 91
PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES	p. 94

.

### RESUME

Les cas de populations d'ammonoïdes de petite taille sont assez fréquents dans les gisements d'âge primaire et secondaire mais les conditions d'étude ne sont que rarement favorables. Deux exemples ont été étudiés en détail.

-Les Hildoceras du Toarcien moyen de la marge sud de la Téthys (Italie, Afrique du Nord) présentent des particularités ornementales et dimensionnelles qui les différencient de leurs homologues de la plate-forme NW-européenne. L'étude de leur taux de croissance, évalué par l'intermédiaire des mesures d'espacements cloisonnaires, met en évidence une relation entre la croissance des ammonites et la paléogéographie des gisements. La plateforme carbonatée sud-téthysienne s'est structurée au Toarcien en une succession de blocs basculés, délimitant des zones hautes et des bassins étroits. Chez les ammonites de ces régions apparaissent des décalages dans la chronologie du développement (de type progenèse), d'autant plus accentués que le confinement du gisement est plus marqué. Ces altérations de l'ontogenèse conduisent à des formes de petite taille à cycle de vie abrégé. Il s'agit probablement d'une adaptation des ammonites à ces milieux contrastés et contraignants de la marge sud-téthysienne par le biais d'une stratégie adaptative tendant vers le pôle r.

D'autre part, l'étude des espacements cloisonnaires chez plusieurs représentants de la lignée évolutive des *Hildoceras* a montré que le cloisonnement était suffisamment différent entre les espèces considérées pour pouvoir être utilisé comme critère de reconnaissance, utilisable en taxinomie.

-Les gisements du Bajocien de la région d'Asiago (Alpes vénétiennes, Italie) contiennent une faune marine riche et variée, mais constituée d'organismes de taille anormalement réduite. L'étude de la taille et de la conservation du matériel permet d'exclure l'influence prépondérante d'un tri des organismes. En revanche, l'étude du cloisonnement des ammonites de l'espèce *Sphaeroceras brongniarti* révèle que ces dernières sont affectées de nanisme par rapport à leurs homologues des autres régions (en particulier de Normandie) dont la taille est en moyenne trois fois supérieure. Cette découverte remet en question l'hypothèse selon laquelle ces organismes auraient été transportés et triés par les vagues, avant d'être déposés à l'occasion des tempêtes dans des zones protégées situées hors de l'eau.

Ces deux exemples précis et très différents montrent que les ammonoïdes se montraient sensibles aux variations des conditions de leur milieu et pouvaient réagir différemment selon le type de contraintes auxquelles ils étaient soumis.

**MOTS CLES** : ammonoïdes, espaces intercloisonnaires, croissance, progenèse, nanisme, contraintes écologiques.

### SUMMARY

Two cases of small sized ammonoids are detailed in this paper :

-Some Middle Toarcian *Hildoceras* from the Southern margin of Tethys (Italy, Northern Africa) show ornemental and dimensional particularities, which differenciate them from their NW-European equivalents. Growth rate study, by the way of septal spacing mesures, underscores a relation between ammonites'growth and the situation of outcrops in the regional paleogeography. During Toarcian indeed, South-Tethyan shelf split up in a string of tilted blocks, demarcating raised areas from narrow basins. In ammonites from this region, time-lags occur during ontogeny (progenesis-type). They are all the more pronounced since the locality is confined. This heterochrony leads to small-sized forms whose life span is shorter. It would appear to be a case of adaptation of these ammonites to contrasting and constraining environments of South-Tethyan margin by the way of a life-history strategy tending towards r-selection.

On the other hand, comparison between septal spacing of several members of *Hildoceras*'lineage has shown that this character was different enough between species in question to be used as a taxonomic criterion.

-Bajocian outcrops near Asiago (Venetian Alps, Italy) contain a rich and varied marine fauna consisting of unusually minute organisms. Study of size and preservation of ammonites allow to exclude preponderance of mechanical sorting. But septal spacing of *Sphaeroceras brongniarti* reveal that this species is clearly dwarf compared to its equivalents from other regions (especially from Normandy, France) whose size average is three times greater. These features lead to reconsider the hypothesis according which these organisms have been sorted and transported ashore by storms toward sheltered places.

Both examples, although they are very different, demonstrate that ammonoids were sensitive to environmental influence and could react differently depending on circumstances.

**KEY WORDS** : ammonoids, septal spacing, growth, progenesis, dwarfism, environmental constraints.

# INTRODUCTION

Les exemples d'assemblages d'ammonoïdes de petite taille ne sont pas rares. On les rencontre à des époques variées dans toutes sortes de milieux. Ils sont souvent décrits, quelquefois interprétés, mais rarement analysés en détail. Ces ammonites, de taille réduite par rapport à la taille habituelle de l'espèce, sont souvent qualifiées de "naines". En fait, le nanisme est un cas très particulier de réduction de taille. Il en existe d'autres qu'il est impossible de reconnaître sans étude détaillée de la croissance.

Les cas de réduction de taille sont aussi assez fréquents chez les autres groupes d'animaux dans l'actuel comme dans le fossile. A titre d'exemple, on peut citer les brachiopodes, les foraminifères, les gastropodes, les oursins (David 1981), les mammifères des îles de la Méditerranée (Dommergues *et alii* 1986)...

L'influence du milieu est une explication, mais pas la seule. Pour les exemples actuels, on peut rechercher d'autres causes (les mutations, par exemple). Pour les exemples fossiles, la référence au milieu est la seule que l'on puisse faire, une fois que l'on est assuré que le matériel est bien en place. Il suffit qu'au moins deux espèces d'une même localité soient atteintes par le phénomène de réduction de taille pour que l'on puisse invoquer l'action d'un facteur externe.

Pour comprendre la petite taille des organismes et rechercher une explication éventuelle, il est indispensable d'étudier leur croissance. La réduction de taille peut, en effet, être la manifestation externe de différents types de décalages affectant la croissance (nanisme s. s., progenèse et, dans une moindre mesure, la néoténie), qui sont eux-mêmes l'expression de différentes contraintes écologiques.

L'étude de la croissance de céphalopodes fossiles comme les ammonites s'effectue nécessairement sur leur coquille, étant donné la rareté et la mauvaise qualité des parties molles fossilisées. Malgré cette restriction inévitable, les approches du problème restent multiples :

-étude des paramètres de taille (diamètre, ombilic, hauteur et épaisseur du tour);

-étude de la succession des différents stades de l'ornementation;

-étude des stries d'accroissement;

-étude du cloisonnement de la coquille;

-étude des variations isotopiques dans l'aragonite de la coquille...

Dans ce travail, il sera surtout question du cloisonnement des coquilles d'ammonites car ce critère original est encore peu utilisé, quoique connu depuis bien longtemps. Son observation ne nécessite pas un matériel fossile de qualité exceptionnelle (des moules internes de coquilles sont suffisants) contrairement aux études des stries d'accroissement ou aux analyses isotopiques, mais il peut cependant permettre d'intéressantes comparaisons entre diverses populations d'ammonites.

# PREMIERE PARTIE : ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA CROISSANCE ET LE MODE DE VIE DES CEPHALOPODES

------

I.1-INTRODUCTION

**I.2-DONNEES SUR LES CEPHALOPODES ACTUELS** 

I.2.1-<u>Le nautile actuel</u> I.2.2-<u>Les autres céphalopodes actuels (dibranchiaux ou coléoïdes)</u>

**I.3-DONNEES SUR LES AMMONOIDES FOSSILES** 

## I.1-INTRODUCTION

Il faut tout d'abord bien reconnaître que nos connaissances sur les ammonoïdes sont extrêmement fragmentaires et pour cause: ce groupe de céphalopodes s'est éteint à la fin du Crétacé (il y a 65 millions d'années) sans laisser de descendants. Pourtant, leur passage n'est pas resté inaperçu. Ils ont été présents dans les mers du globe pendant 300 millions d'années, en quantité sans doute importante, vu la fréquence avec laquelle on les retrouve à l'état fossile dans les sédiments. Leur diversité et leur vitesse d'évolution en ont fait un des groupes les plus étudiés parmi les fossiles et ce dès les débuts de la paléontologie. La bibliographie s'y rapportant est, par conséquent, considérable. Paradoxalement, la quasi-totalité des études qui leur sont consacrées, qu'elles soient systématiques, morphologiques, biostratigraphiques, écologiques, évolutives ou autres, ne font presque toujours référence qu'à une seule partie de l'animal, sa coquille. En effet, les trouvailles concernant des parties molles sont exceptionnelles (Lehmann 1967, 1971, 1985) et leur interprétation reste de toute façon délicate.

De ce fait, les études visant à reconstituer la biologie, l'écologie ou le développement de ces animaux sont rendues difficiles. Pourtant, le paléontologue n'est pas tout à fait désarmé devant ce problème. Les ammonoïdes ont certes disparu depuis longtemps, mais d'autres groupes de céphalopodes vivent encore dans nos mers actuelles et leur observation n'est pas sans intérêt pour le chercheur.

Il nous reste en particulier le nautile, Nautilus, représenté par quatre espèces actuelles. Apparemment, il semble être le plus proche cousin de nos ammonoïdes disparus car lui seul possède encore une coquille externe. Pourtant, dans l'histoire des céphalopodes, le rameau des Ammonoidea est distinct de celui des Nautiloidea depuis le début du Dévonien (selon Teichert 1985), ou même depuis l'Ordovicien (selon Engeser 1990), c'est-à-dire depuis presque 500 millions d'années. Leurs parcours respectifs ne se ressemblent guère. Les Ammonoidea ont connu très tôt un grand succès qu'ils ont gardé jusqu'à leur extinction, malgré quelques crises, relativement brèves à l'échelle des temps géologiques, et marquées par une réduction importante de leur diversité. Les Nautiloidea, au contraire, n'ont jamais connu une telle diversité. Ils ont connu une crise importante à la fin du Trias (limite Norien-Rhétien), mais ont passé sans encombre la limite Crétacé-Tertiaire, fatale à tant de groupes, et subsistent encore aujourd'hui (Teichert 1985). On remarque encore d'autres différences entre les deux groupes. dans l'architecture de leur coquille, par exemple. Il convient donc de conserver une certaine prudence lors d'éventuelles comparaisons. D'ailleurs, même le nautile actuel n'est pas parfaitement connu. Depuis près d'un siècle, depuis les travaux de Willey débutés en 1895, on étudie Nautilus en aquarium ou dans son habitat naturel sans que tous les problèmes soient encore résolus.

Les autres groupes de céphalopodes (seiches, pieuvres, calmars...) sont aussi sujets à de nombreuses recherches, plus spécialement dirigées vers des études d'embryologie ou de comportement, car ce sont des animaux moins rares et surtout beaucoup plus faciles à élever en aquarium que Nautilus. Bien qu'ils soient morphologiquement plus éloignés des ammonoïdes, en raison de l'absence de coquille externe, les données qu'ils nous fournissent ne doivent pas être négligées, d'une part parce que l'on ignore encore la position systématique exacte des ammonoïdes par rapport à ces groupes, d'autre part parce que les céphalopodes constituent de toute façon, dans le monde vivant et dans l'embranchement des Mollusques, une classe tout à fait à part, considérée comme monophylétique, et ayant développé des caractères adaptatifs bien particuliers, qui sont les suivants :

-une coquille compartimentée, externe ou interne, bien développée ou très réduite;

-la transformation du pied antérieur des Mollusques en bras ou tentacules, et du pied postérieur en entonnoir; -la concentration du système nerveux avec le développement d'un cerveau;

-le développement direct, sans passage par des stades larvaires. Pour toutes ces raisons, le chercheur souhaitant dépasser l'étude descriptive des coquilles d'ammonoïdes se doit de prendre en compte l'ensemble des connaissances acquises chez tous les céphalopodes fossiles et actuels.

#### **I.2-DONNEES SUR LES CEPHALOPODES ACTUELS.**

#### I.2.1-Le nautile actuel

Les premières études sérieuses le concernant remontent à la fin du siècle dernier (Willey 1902) et se poursuivent encore actuellement sans qu'on soit arrivé à tout connaître et tout comprendre de son organisation et de son mode de vie. Les articles rassemblés par Saunders & Landman (1987) dans l'ouvrage "Nautilus" semblent cependant constituer une bonne revue des connaissances actuelles.

En fait, les études sur le nautile actuel souffrent de deux problèmes :

-la relative rareté de l'animal et les difficultés d'observation : sa distribution actuelle est limitée à la zone tropicale de l'Indo-Pacifique où on le rencontre à une profondeur de plusieurs centaines de mètres;

-la difficulté pour l'adapter et l'élever en aquarium.

#### -Morphologie:

La coquille du nautile, enroulée en une spirale plane, est divisée par des <u>cloi-</u> <u>sons</u> ou <u>septa</u> en:

-une grande <u>loge ou chambre</u> <u>d'habitation</u> où se trouve la masse viscérale de l'animal.

-de nombreuses loges plus petites contenant du gaz et une proportion variable de liquide, et par lesquelles passe un tube central appelé <u>siphon</u>. Cette partie cloisonnée de la coquille est appelée <u>phragmocône</u>. Cette coquille ainsi compartimentée assure la flottabilité de l'animal tout au long de sa vie. Au fur et à mesure que sa masse augmente et que la coquille s'étend à l'ouverture, l'animal effectue un déplacement périodique vers l'avant et dépose un nouveau septum derrière lui. Le liquide contenu dans la nouvelle loge ainsi formée est alors évacué par le siphon.

Si la morphologie du nautile adulte et de sa coquille sont désormais bien comprises, il en va autrement de son développement de l'œuf à l'adulte, et des modalités de sa croissance.

#### -Développement ontogénétique:

Dès 1895, Arthur Willey s'est intéressé aux œufs de Nautilus qu'il avait pêchés dans le Pacifique Sud, mais il n'est jamais parvenu à les faire éclore. Il s'est alors tourné vers les plus petites coquilles qu'il pouvait collecter, vivantes ou flottées, et a remarqué qu'elles présentaient toutes une ligne de discontinuité de croissance à un diamètre d'environ 2,5 centimètres, ce qui correspondait à peu près aussi à la taille des œufs. Il en conclut que Nautilus devait éclore à ce diamètre relativement grand de 2,5 centimètres, et que plusieurs loges étaient déjà formées à l'intérieur de sa coquille lorsqu'il sortait de la capsule de l'œuf. Cette ligne de discontinuité a été dénommée constriction népionique par Hyatt (1894).



Fig. I.1-Vue en coupe d'une coquille de Nautilus pompilius. En pointillés, les parties molles du corps de l'animal.

En effet, la coquille est composée de CaCO<sub>3</sub> cristallisé en aragonite. L'oxygène du carbonate de calcium est prélevé dans l'eau de mer sous ses deux formes isotopiques  $^{16}O$  et  $^{18}O$ .

La proportion des deux isotopes dans le CaCO<sub>3</sub> des coquilles varie avec la température et la salinité de l'eau de mer. Eichler et Ristedt ont supposé que les proportions pouvaient être différentes avant et après l'éclosion, à cause du rôle protecteur de la capsule de l'œuf qui isole la coquille embryonnaire de l'eau de mer.

Leurs analyses isotopiques ont fait ressortir deux sauts majeurs :

- entre le 2ème et le 3ème septum

- entre le 7ème et le 8ème septum.

Il faut noter que, chez Nautilus pompilius, les 7ème et 8ème septa sont souvent plus rapprochés l'un de l'autre et se forment probablement alors que l'ouverture de la coquille est proche de la constriction népionique de Willey. En effet, lorsqu'un septum se forme, la croissance de la coquille se fait à l'ouverture de la loge d'habitation, c'est-à-dire un tiers de tour en avant du septum.

Eichler et Ristedt ont interprété le premier saut comme l'éclosion, et le second comme la preuve d'une migration du jeune nautile des eaux chaudes peu profondes où il est né vers les eaux froides plus profondes où il deviendra adulte. La constriction népionique, probablement contemporaine du saut entre les 7ème et 8ème septa, serait alors un arrêt de croissance dû à la migration de l'animal.

Cochran, Rye et Landman (1981) ont mené des analyses similaires sur les septa de deux autres *Nautilus pompilius* et n'ont trouvé que le saut entre les 7ème et 8ème septa. Ils suspectent donc le premier évènement détecté par Eichler et Ristedt d'être un artéfact de préparation et interprètent celui intervenant entre les 7ème et 8ème septa comme reflétant effectivement l'éclosion. La constriction népionique, formée en même temps, marquerait donc la position de la marge de la coquille lorsque le nautile embryonnaire émerge de la capsule de son œuf.

Ces modifications du rapport isotopique de l'oxygène entre ces deux septa ont été confirmées par Landman en 1988 par des analyses sur 11 spécimens de *Nautilus pompilius* et *N. macromphalus*.

#### -Taux de croissance:

Les études de croissance du nautile ont été prometteuses pendant un certain temps, à cause d'une hypothèse, émise en 1978 par Kahn et Pompea, concernant l'utilisation de *Nautilus* et des nautiloïdes anciens comme chronomètres de la longueur du mois lunaire au cours des temps géologiques.

Ils sont partis du postulat que les septa étaient déposés chaque mois lunaire et que les incréments de croissance (les stries d'accroissement) étaient ajoutés à la marge de la coquille chaque jour. Sur le nautile actuel, ils ont compté environ 30 stries d'accroissement sur la portion de coquille externe comprise entre les positions de deux septa successifs. Ils ont reporté leur découverte à des nautiloïdes fossiles et ont trouvé que le nombre de stries d'accroissement entre deux septa successifs diminuait quand l'âge géologique augmentait. Par exemple, un nautiloïde ordovicien (420 millions d'années) montrait seulement 9 stries, d'où un mois lunaire de 9 jours selon Kahn et Pompea et, par conséquent, une distance Terre-Lune à l'Ordovicien d'environ la moitié de la distance actuelle.

Ce genre d'étude a suscité beaucoup de controverses, mais la critique la plus sérieuse qui leur fut faite (Saunders & Ward 1979) est le manque total de fondements de la supposition initiale concernant le taux de croissance.

Jusqu'à il y a très peu de temps, les seules estimations non empiriques du taux de croissance de *Nautilus* provenaient des études en aquarium. Mais la nécessité de manipuler les animaux, de même que les conditions de vie très différentes de celles d'origine, stressaient beaucoup les nautiles, rendant les mesures quelque peu suspectes et surtout empêchant des travaux de longue haleine (plusieurs mois ou plusieurs années).

Cochran, Rye et Landman (1981) ont tenté une approche géochimique du problème par l'analyse des isotopes radioactifs naturels dans les derniers septa de deux nautiles récemment capturés. Ces isotopes sont utilisés comme horloges naturelles car ils se

désintègrent avec des taux constants et connus. Les auteurs ont choisi le Plomb 210, incorporé à la coquille en quantités infinitésimales pendant la croissance de l'animal dans son habitat naturel. Pb 210 a une demi-vie de 22 ans et se désintègre pour former le Polonium 210, dont la demi-vie est de 138 jours. Les analyses ont montré que le dernier septum secrété ne contient que du Pb 210, pas encore de Po 210. Puis, dans les septa de plus en plus anciens, l'activité du Po 210 augmente jusqu'à une valeur-équilibre de Po 210/Pb 210 de 1 au bout de 9 septa. Connaissant la relation Po 210/Pb 210 en fonction du temps (la valeur 1 est atteinte en 2 ans environ), on peut attribuer un âge aux 9 derniers septa de la coquille, basé sur la valeur mesurée de Po 210/Pb 210. Ces premières estimations in situ convergent vers une durée de 1 à 3 mois entre la formation des septa, suggérant que la croissance n'est peutêtre pas gouvernée par une périodicité unique.

C'est la première fois que des analyses tendaient à prouver que la durée écoulée entre la secrétion de deux septa successifs n'était pas constante au cours de la vie de l'animal. Cette découverte demandait confirmation, ce qui fut fait par Saunders (1983) et Landman et Cochran (1987) par des mesures effectuées sur des nautiles vivant dans leur habitat naturel.

En 1983, 2000 spécimens de Nautilus belauensis ont été pêchés au large de Palau (West Caroline Islands), observés, mesurés et marqués, puis relâchés aussitôt. Dès lors, on a tenté de repêcher les spécimens marqués. Seulement 15 à 30 % (selon les années) d'entre eux ont été retrouvés, sur une période échelonnée entre 45 jours et un an après la première capture. On a pu ainsi mesurer le taux de croissance et le comparer aux valeurs obtenues en aquarium.

Selon Landman et Cochran (1987), il est difficile de donner une valeur unique du taux de croissance chez les nautiles car les données proviennent d'au moins deux méthodes (en aquarium et en mer) et des 4 espèces de *Nautilus*. Cependant, quelles que soient l'espèce et la méthode, les auteurs mettent en évidence certaines tendances de changement du taux de croissance au cours de la vie de l'animal.

- Le taux de croissance à l'ouverture de la coquille (ou croissance aperturale) diminue lorsque l'animal approche la maturité, puis cesse et l'ouverture s'épaissit. En aquarium, chez Nautilus pompilius et N. macromphalus immatures, ce taux de croissance varie de 0,20 à 0,60 mm/jour. Dans la nature, chez N. belauensis immature, il est de 0,10 à 0,14; chez N. belauensis submature, il tombe entre 0,07 et 0,12. La croissance aperturale reste continue pendant la formation des septa.

- La période de formation des loges (ou de formation septale, c'est-à-dire le temps écoulé entre deux septa) augmente uniformément au cours de la vie du nautile. Chez N. pompilius en aquarium, on a observé des périodes passant au cours de l'ontogenèse de 14 à 132 jours; chez N. macromphalus, de 49 à 98 jours; chez N. belauensis dans la nature, on a observé des périodes de 120 à 230 jours au stade immature et d'environ un an au stade submaturemature.

Cette tendance à l'augmentation de la période de formation septale paraît exponentielle. Landman et Cochran ont alors eu l'idée d'utiliser ce modèle exponentiel pour construire une courbe de croissance, basée sur les taux de croissance observés dans la nature pour *N. belauensis*. Pour la dernière loge (loge 36), ils attribuent par exemple 350 jours (temps moyen de formation de la dernière loge chez les spécimens recapturés); pour la loge 28, ils attribuent 230 jours; pour la loge 8 (première loge post-embryonnaire), ils attribuent 24 jours. L'équation exponentielle résultante serait (au moins pour les loges 8 à 36) :

où y= durée de formation de la loge et x= numéro de la loge

L'intégrale de cette équation est :

$$A = 0.32 (e^{0,10x} - 2.3)$$

où A= âge en années et x= numéro de la loge

Par cette équation, le temps écoulé entre l'éclosion et la maturité chez ce N. belauensis hypothétique est calculé à 10,9 années. Cependant, on sait, par un spécimen recapturé 4 ans après avoir été relâché alors qu'il était déjà mature, que cette espèce peut vivre encore plusieurs années après avoir atteint la maturité. Pour N. pompilius, on peut obtenir une équation similaire. La durée entre l'éclosion et la maturité serait alors seulement de 5,6 années pour cette espèce de plus petite taille dont la croissance semble plus rapide mais plus brève que celle de N. belauensis.

#### -Fécondité et stratégies de reproduction :

Les connaissances sont très limitées sur ce point car on n'a que très rarement observé des nautiles nouvellement éclos dans la nature et les expériences en aquarium sont encore balbutiantes. Néanmoins, des résultats cités par Landman et Cochran (1987) font état d'une dizaine d'œufs par femelle pondus en aquarium pendant une période de reproduction de 5 mois. Maigret (1990) cite une valeur proche : une douzaine d'œufs pondus chaque année pendant les 4 à 6 années que dure la période d'activité sexuelle. Cet auteur fait remarquer que "la maturité sexuelle est étroitement liée avec la croissance, puisqu'elle commence dès que le nautile a terminé de grandir".

Les œufs sont de grande taille, et les individus naissent parfaitement bien développés.

Ces caractères, associés à la lenteur de la croissance et à la longévité des nautiles, comparés aux autres Céphalopodes actuels (pieuvres, seiches, calmars), suggèrent une stratégie de développement plutôt proche du pôle K (selon la classification de Vermeij 1978), ce qui est tout à fait compatible avec la vie dans les milieux profonds.

D'autre part, les observations du nautile dans son habitat naturel ont montré que les classes d'âge et le sexe-ratio des populations sont très déséquilibrés, avec environ 80% d'individus adultes, dont en moyenne 75% de mâles. Selon Saunders & Ward (1987), ce fait, loin d'être anormal, correspond au cas le plus général chez les organismes habitant les milieux profonds où la densité de population est faible.

#### -Mode de vie:

D'importantes données ont été acquises dans les années 80 concernant l'habitat, la nutrition, l'activité et les migrations de *Nautilus* par l'observation directe *in situ* grâce à des campagnes de capture-marquage-relâchage, grâce à des séquences photographiques et filmographiques sur des sites appâtés, et enfin grâce à des émetteurs ultra-sons qui ont permis de suivre quelques animaux pendant plusieurs jours d'affilée.

Toutes ces données, synthétisées par Saunders & Ward (1987), sont généralement en accord avec les observations plus ou moins empiriques faites par les voyageurs et les pêcheurs depuis la fin du 19ème siècle.

Le nautile actuel habite exclusivement le talus des barrières récifales du côté de la mer ouverte. On peut le rencontrer dans une large gamme de profondeurs, depuis la surface jusqu'à environ 600 m de profondeur. Mais, en fait, il ne peut survivre très longtemps hors de sa profondeur de prédilection, entre 150 et 300 m. De ce fait, il accepte des températures comprises entre 10 et 25°C. Il se nourrit de restes animaux variés trouvés sur le fond et, éventuellement, d'animaux vivants si leur capture est facile. L'animal effectue des migrations verticales en liaison avec le cycle solaire journalier, remontant vers les eaux plus superficielles à la tombée du jour. Le déterminisme de ces migrations ne semble pas encore bien compris.

I.2.2-<u>Les autres céphalopodes actuels</u> (dibranchiaux ou coléoïdes)

#### -Morphologie de la coquille :

Les coléoïdes sont tous dépourvus de coquille externe, mais ils possèdent souvent une coquille interne. Celle-ci peut être bien développée (os de seiche), ou seulement rudimentaire (plume de calmar), voire même inexistante (chez certaines pieuvres). Dans tous les cas, lorsqu'elle est suffisamment développée, elle est cloisonnée, munie d'un siphon et joue un rôle hydrostatique comme chez le nautile.

# -Développement ontogénétique et taux de croissance :

Les coléoïdes présentent la particularité d'avoir un cycle de vie relativement bref, incluant généralement une seule phase de reproduction (sauf exception). Leur durée de vie moyenne serait de 1 à 3 ans selon les espèces. Ceci implique donc un développement rapide entre l'œuf à l'adulte. La mort succède souvent à la phase de reproduction (quand celle-ci est unique).

La coquille étant relativement peu importante chez les coléoïdes, les analyses du taux de croissance ont surtout été effec-

tuées sur des animaux entiers comportant coquille et parties molles (courbes de poids, courbes de longueur totale, etc). Il en ressort toujours que ces céphalopodes ont une croissance extrêmement rapide au cours du stade juvénile, qui tend à se ralentir ensuite. Cependant, quelques études ont porté sur les facteurs susceptibles de modifier le taux de croissance de la coquille chez la seiche (Sepia officinalis L.). Hewitt et Stait (1988) ont mis en évidence une relation directe entre la température de l'eau de mer et l'espacement des septa des coquilles de seiches vivant dans la Manche. Cette observation, valable pour ces populations vivant à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce, ne l'est plus pour celles vivant en Méditerranée, par exemple. La sous-nutrition constitue un autre facteur ayant une influence marquée sur le développement de la coquille. Boletzky (1974) l'a expérimenté en aquarium et a remarqué qu'une sousnutrition prolongée conduisait à un ralentissement du taux de croissance accompagnée d'une faible modification du rythme de formation des septa, ce qui produit, sur ces coquilles, un resserrement marqué des septa. Néanmoins, la persistance d'une coquille de petite taille, ayant un aspect juvénile, chez ces animaux sous-alimentés, ne contrarie en rien leur développement sexuel et leur reproduction. Cependant, Boletzky a noté qu'aucun animal pêché en Méditerranée ne présente de coquille à septa aussi resserrés.

#### -Fécondité et stratégies de reproduction (Boletzky 1981) :

Chez les céphalopodes actuels, on rencontre aussi bien des formes produisant un grand nombre d'œufs de petite taille (1 à 2 mm) - généralement, ce sont les formes nectoniques - que des formes produisant des œufs moins nombreux mais plus grands - ce sont généralement des formes benthiques. Quelle que soit la taille de l'œuf, il contient toujours une masse vitelline importante. Elle assure une marge de sécurité à l'animal nouveau-né, mais ne l'empêche pas de rechercher activement sa nourriture sitôt après l'éclosion. En fait, ces jeunes céphalopodes sont micro-nectoniques, plutôt que planctoniques comme on le pense généralement. Ce mode de vie correspond déjà à celui des adultes, sauf pour les groupes qui deviendront benthiques en grandissant (exemple : Octopus vulgaris). Un certain

nombre d'entre eux adoptent d'ailleurs le mode de vie benthique dès l'éclosion (exemple : les Eledoninae). Boletzky note donc qu'il est difficile d'appliquer la théorie des stratégies r-K au cas des céphalopodes (comme à celui de beaucoup d'autres groupes) car il faut prendre en compte toutes les phases du développement. Par exemple, la présence d'une importante réserve vitelline dans les œufs, et le développement de structures de protection pour les gamètes et les œufs (entourés éventuellement de soins maternels), suggèrent une stratégie de type K. Par contre, l'existence d'une seule phase de reproduction suggère plutôt une stratégie r. Pour tous les céphalopodes actuels, il y a donc apparemment mélange de stratégies selon le caractère pris en compte. A cela, il faut ajouter les différences entre les groupes de céphalopodes : les benthiques à progéniture peu nombreuse mais compétitive (plutôt K), et les nectoniques à progéniture nombreuse mais fragile (plutôt r). Boletzky remarque cependant que les caractères typiques d'une stratégie de reproduction donnée sont susceptibles d'être plus nets chez les céphalopodes benthiques qui n'effectuent pas de grandes migrations au cours de leur vie.

#### -Mode de vie :

Il est difficile de résumer brièvement les modes de vie des coléoïdes actuels tant ils sont variés, aussi bien au niveau de la tranche d'eau exploitée (depuis la surface juqu'aux plaines abyssales), que du mode de vie (nectonique ou benthique) ou du comportement (mobile ou sédentaire, solitaire ou grégaire, etc). Un point commun cependant: ils sont tous carnivores et prédateurs.

#### **I.3-DONNEES SUR LES AMMONOIDES FOSSILES.**

#### -Morphologie.

Comme les nautiles, les ammonoïdes possédaient une coquille externe aragonitique. Celle-ci était généralement enroulée, lisse ou plus souvent ornée de stries, côtes, tubercules, épines, carènes, etc.

Elle était aussi divisée en loges, séparées par des cloisons ou septa de forme beaucoup plus compliquée que chez les nautiles. Les cloisons sont traversées par un siphon qui passe d'une position centrale dans les tout premiers tours de spire (comme chez le nautile) à une position ventrale ensuite, hormis chez les clyménies (au Dévonien) chez lesquelles il occupe une position dorsale inhabituelle, jamais réapparue par la suite.

Les données concernant les parties molles d'ammonoïdes sont rares, fragmentaires, toujours sujettes à caution. Leur interprétation fait rarement l'unanimité. Pourtant, elles sont passionnantes et extrêmement importantes car là se trouve sans aucun doute la clé de la position systématique réelle des ammonites au sein des céphalopodes.

On a coutume de rassembler nautiloïdes et ammonoïdes dans un même groupe, les ectocochliates (céphalopodes à coquille externe), par opposition aux endocochliates (céphalopodes à coquille interne) qui rassemblent tous les autres, y-compris les belemnites fossiles. Cette classification, bien pratique pour les paléontologues, présente l'avantage de se superposer exactement à celle des zoologistes qui distinguent tétrabranchiaux (4 branchies) et dibranchiaux (2 branchies).

Les ammonoïdes sont donc supposés appartenir aux tétrabranchiaux, ce qui n'est absolument pas démontré actuellement. Rien ne prouve que les caractères "position de la coquille" et "nombre de branchies" soient liés et il se pourrait peut-être que les ammonites soient à la fois des ectocochliates et des dibranchiaux. D'ailleurs, l'analyse cladistique menée par Engeser (1990) montre qu'ammonoïdes et coléoïdes partagent un certain nombre de caractères dérivés (apomorphies) comme la réduction du nombre de dents à 7 par rangée sur la radula, un faible nombre de bras (peut-être 10 chez les ammonoïdes) et, plus incertaine, la réduction des deux muscles rétracteurs en un seul. Chez Nautilus, ces caractères sont restés à l'état plésiomorphique (ancestral) : 9 dents par rangée sur la radula, plus de 90 bras et deux muscles rétracteurs. En conséquence, des classifications récentes de l'ensemble des céphalopodes (fossiles et actuels) rassemblent coléoïdes et ammonoïdes sous le taxon Angusteradulata (Lehmann 1967, Berthold & Engeser 1987, Engeser 1990).



Fig. I.2-Coupe dans une coquille d'ammonite. En pointillés, espace occupé par les parties molles.

#### -Développement ontogénétique.

Les études du développement des ammonoïdes depuis l'œuf jusqu'à l'adulte sont rendues délicates par la préservation des parties dures uniquement. Toutes les données doivent donc provenir de l'observation des coquilles. C'est souvent insuffisant. C'est pourquoi les travaux récents sur le nautile ont été très profitables et ont ouvert quelques perspectives nouvelles dans la recherche sur les ammonoïdes.

Dans les années 60, certains auteurs (Erben 1962, 1964; Erben, Flajs & Siehl 1968, 1969; Makowski 1971) pensaient que les ammonoïdes suivaient un développement indirect. Ils distinguaient 3 stades : un stade embryonnaire (dans l'œuf), un stade larvaire libre (après l'éclosion) aboutissant après métamorphose à un stade post-larvaire. Pour cela, ils s'appuyaient sur les observations faites chez les autres Mollusques. non céphalopodes, et sur la présence d'une discontinuité, appelée constriction népionique, dans la coquille des très jeunes ammonites. Ce resserrement temporaire de la section de la coquille marque aussi un changement dans la structure de la paroi et des cloisons, dans la taille du siphon ainsi que dans l'ornementation externe de la coquille. Cette somme de modifications était interprétée comme la métamorphose de l'animal.

En réalité, on sait aujourd'hui que tous les céphalopodes ont un développement direct, même les plus archaïques comme le nautile. Tous les changements observables dans le développement précoce des coquilles sont maintenant rapportés à un seul et même évènement, l'éclosion de l'œuf, qui limite donc seulement 2 stades :

-un stade embryonnaire à l'intérieur de l'œuf;

-un stade post-embryonnaire après l'éclosion.

Chez le nautile, de même que chez les seiches dont la coquille, bien qu'interne, a gardé un rôle hydrostatique important, l'éclosion de l'œuf est aussi caractérisée par un changement de l'espacement des cloisons. Chez *Nautilus*, elle est en outre marquée par la constriction népionique, accompagnée par un changement de la forme des stries d'accroissement et de la coloration.

La coquille embryonnaire des ammonites, encore appelée ammonitelle, présente cependant quelques différences avec celle du nautile. Elle est composée d'une loge initiale, la protoconque, de forme globuleuse et de petite taille ( en moyenne 1 mm, au lieu de 25 ou 30 mm chez Nautilus), séparée de la loge d'habitation par la première cloison, ou proseptum, différente par sa structure et son épaisseur des autres cloisons de la coquille. Ce proseptum semble avoir été fabriqué avant l'éclosion. Une ammonite nouvellement éclose se trouvait donc munie d'un appareil hydrostatique complet : la protoconque pour la flottabilité, la loge d'habitation pour abriter le corps mou, et l'ébauche du siphon, appelée prosiphon, pour relier ces deux parties de la coquille. Il est possible que plusieurs cloisons aient déjà été fabriquées avant l'éclosion (Kulicki 1974, 1979, Kulicki & Wierzbowski 1983), mais il n'existe aucune certitude à ce sujet.

Cette coquille, complète et fonctionnelle, suggère qu'un mode de vie planctonique voire micro-nectonique n'était pas du tout impossible pour les jeunes ammonites.

Concernant le mode de vie des adultes, les renseignements ne sont pas très précis dans l'ensemble. En fait, il est probable que les ammonites ont occupé des milieux très variés quant à la profondeur, à l'éloignement des côtes, à la température. De plus, des migrations au cours de la vie ne sont pas à exclure.

L'état adulte se matérialise chez une ammonite par plusieurs changements affectant la coquille. On entendra ici par état adulte (ou mature) le moment à partir duquel la coquille cesse de croître, ce qui ne signifie pas pour autant que l'animal soit prêt à mourir. Simplement, la coquille a atteint son état définitif et elle ne sera plus apte à enregistrer (par sa forme, sa composition, etc) les modifications du milieu où évolue l'ammonite. C'est la fin de la croissance.

Pour reconnaître l'état adulte d'une coquille, on dispose de plusieurs critères :

-Le rapprochement terminal des cloisons : c'est-à-dire le resserrement, voire le téléscopage, des 2 à 10 ou 20 dernières cloisons. Ce critère demande à être utilisé avec précaution lorsqu'il ne concerne que quelques cloisons, car il peut alors être confondu avec de simples rapprochements cloisonnaires comme il peut en survenir plusieurs chez certains individus. L'idéal est de le confronter à d'autres critères concernant, eux, la loge d'habitation.

-La différenciation du péristome: Lorsque la coquille cesse de grandir, son ouverture (ou péristome) a tendance à s'épaissir et à prendre une forme caractéristique, avec éventuellement le développement d'expansions ventrales ou latérales, de sillons et de bourrelets, etc.

-L'ouverture de l'ombilic : Chez certaines espèces, à maturité, le dernier tour a tendance à se dérouler, ce qui peut aller dans certains cas jusqu'à son décollement complet du reste de la spire.

-L'ornementation : Chez certaines espèces à ornementation vigoureuse, il arrive fréquemment qu'elle s'atténue ou se modifie sur la loge d'habitation de la coquille adulte.

-La longueur de la loge d'habitation : Chez l'animal adulte, elle a une longueur légèrement inférieure à celle qu'elle avait précédemment car des cloisons continuent à être ajoutées alors que la croissance à l'ouverture est considérablement réduite.

### -Taux de croissance.

Il n'existe actuellement aucun consensus concernant le taux de croissance et la longévité des ammonites. Pourtant, plusieurs méthodes ont été mises au point, mais aucune n'a, jusqu'à présent, fourni des résultats fiables.

• Les épizoaires : La présence d'épizoaires, ayant grandi en même temps que la coquille sur laquelle ils se sont fixés, permet théoriquement d'étalonner la croissance de l'ammonite sur celle de l'épizoaire (serpule ou huître, généralement). Dans la pratique, cette méthode ne fournit que de très vagues estimations du taux de croissance. En 1934, Schindewolf a ainsi calculé qu'il avait fallu entre 4 mois et 3 ans à l'ammonite liasique du genre Schlotheimia qu'il avait étudiée pour construire un tour de spire (cité dans Lehman, 1981).

• Les analyses isotopiques : Sachant que les coquilles enregistrent les variations de température de l'eau de mer par le biais du rapport  $^{18}O/^{16}O$ , Stahl & Jordan (1969) et Jordan & Stahl (1971) ont étudié des coquilles d'ammonites composées de plus de 90% d'aragonite originelle. Ils ont analysé la composition isotopique en différents points de la coquille et tracé des courbes montrant l'évolution du rapport <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O, et donc de la température, au cours de la croissance de la coquille. Ces courbes apparaissent sinusoïdales. Les auteurs ont donc mesuré, entre deux maxima de température (cette période est supposée annuelle), la longueur de coquille ainsi que le nombre de cloisons fabriquées. Les résultats semblent peu crédibles, malgré les précautions dont se sont entourés les auteurs. En effet, pour des raisons de préservation du matériel sans doute, les mesures sont faites sur des portions d'ammonites seulement, et non sur des exemplaires entiers. De ce fait, elles ne nous livrent que des parties de courbes, avec pas plus de 2 maxima ou minima. Encore fautil, pour y voir une sinusoïde, faire abstraction de certains points aberrants. D'autre part, peut-on être certain que les maxima de température correspondent vraiment aux périodes estivales et non à des variations de température au cours d'une même saison ou bien encore à des migrations de l'animal au cours de sa vie?

• Les stries d'accroissement : Cette méthode, utilisée avec un certain succès chez les nautiles, puis très contestée par la suite, a été appliquée aux ammonoïdes par Doguzhaeva (1982). Les stries d'accroissement, visibles sur l'extérieur de la coquille lorsqu'elle est bien préservée, sont les traces laissées par les positions successives de l'ouverture au cours de la croissance. En mesurant la distance séparant les stries d'accroissement, ainsi que le nombre de stries déposées pendant la fabrication d'une loge, Doguzhaeva conclut que:

-la secrétion de coquille à l'ouverture est périodique d'après l'aspect sinusoïdal des courbes de croissance;

-la secrétion à l'ouverture et la formation des cloisons sont deux phénomènes liés;

-la période de formation des cloisons serait de 2 semaines (1/2 mois lunaire);

-les stries d'accroissement seraient fabriquées toutes les semaines, tous les deux jours ou tous les jours selon qu'elles sont de 1er, 2ème ou 3ème ordre;

-à partir de ces suppositions, on peut calculer le temps moyen nécessaire à la fabrication de la totalité du phragmocône.

Ce travail a été très critiqué par Landman (1983) essentiellement parce qu'il s'appuyait sur des données relatives au nautile déjà dépassées à l'époque. On savait par exemple que la période de formation des loges variait selon le stade ontogénétique de l'animal et n'avait rien à voir avec le rythme lunaire. En fait, plus aucun argument solide ne venait étayer ces suppositions sur lesquelles reposait l'article de Doguzhaeva. Les données accumulées par cet auteur gardent cependant toute leur valeur. L'intérêt principal de ce travail reste la recherche d'autres critères que ceux habituellement utilisés pour estimer l'âge biologique des ammonites.

Une étude récente (Bucher & Guex 1990) a été réalisée sur des ammonites triasiques en compilant des paramètres classiques (comme le diamètre, la largeur de l'ombilic ou le nombre de tours de spires) et des paramètres plus originaux, comme l'espacement des mégastries (stries épaisses, discordantes par rapport aux stries d'accroissement normales) et l'espacement des cloisons. Elle met en évidence des relations entre l'espacement des mégastries sur l'extérieur de la coquille et l'espacement des cloisons à l'intérieur, ainsi que des variations périodiques du taux d'allongement de la coquille au cours de l'ontogenèse.

 Le cloisonnement de la coquille: En 1959, une population de petites ammonites du genre Polyptychites provenant d'Allemagne du Nord a été longuement étudiée par Kl. P. Vogel. Il est finalement arrivé à la conclusion que ses ammonites étaient presque toutes "naines". Parmi les nombreux critères utilisés par Vogel, apparaît en particulier l'observation du cloisonnement interne de la coquille. Pour cela, les fossiles sont sectionnés, et toutes les distances entre les cloisons successives sont mesurées. Reportées sur un diagramme, ces distances intercloisonnaires ont permis à l'auteur d'établir une distinction entre sa population de petites ammonites et d'autres de taille normale appartenant au même genre. Cette distinction, qui apparaît dès les petits diamètres, a conduit l'auteur à confirmer le caractère particulier de sa population.

J. Wendt, en 1971, a repris ce critère d'espacement cloisonnaire pour étudier une faune d'ammonites provenant de fissures dans la localité de Rocca Busambra (Sicile). Caractérisées aussi par une taille nettement inférieure à celle connue ailleurs pour les mêmes espèces, les ammonites de Rocca Busambra sciées et mesurées par Wendt sont hélas très peu nombreuses en raison de leur mauvais état de conservation. Pas une seule n'a été observée jusque dans ses tours internes. Les mesures commencent là où la conservation le permet, ce qui rend hasardeuses les comparaisons avec des exemplaires provenant des Ammonitico-Rosso des Apennins et des faciès pyriteux de l'Aveyron (tous deux mal conservés aussi). Cependant, de par la croissance qui cesse plus tôt, et de par la pente des courbes qui est plus faible pour les exemplaires de Rocca Busambra, Wendt conclut à un nanisme de ces formes.

Deux études récentes (Checa 1987 et Dommergues 1988) utilisent conjointement les critères d'espacement des cloisons et espacement des côtes.

La première met en évidence, sur des ammonites de la super-famille des Perisphinctaceae du Jurassique supérieur, une covariation de l'espacement des côtes et des cloisons, ces deux facteurs étant directement liés au taux de croissance de la coquille.

La seconde (Dommergues 1988) confirme cette covariation pour la plupart des membres de la famille des Liparoceratidae (Lias) et conduit son auteur à réinterpréter l'évolution de cette lignée en utilisant non plus le diamètre mais le nombre de cloisons comme estimation de l'âge biologique atteint par chacune des espèces par rapport aux autres. Le choix d'un standard dans l'estimation de l'âge (soit le diamètre, utilisé auparavant de façon souvent implicite, soit le nombre de cloisons ou de côtes proposé par Dommergues) est d'une grande importance puisque les résultats peuvent ainsi varier du simple au double.

Ces deux études étaient basées sur la supposition que l'intervalle de temps séparant deux cloisons était à peu près constant chez les nautiles comme chez les ammonites. Bien que cette hypothèse soit infirmée par des résultats plus récents sur le nautile actuel (voir § 1.2.1), les conclusions de ces deux auteurs ne sont pas invalidées pour autant. En effet, si la loi qui régit la secrétion des cloisons en fonction du temps n'est pas constante, mais varie de façon uniforme (par exemple, loi exponentielle pour Nautilus), l'utilisation du nombre total de cloisons reste un critère apte à fournir un âge biologique (relatif) pour chaque ammonite étudiée.

Ce critère d'espacement des cloisons (ou éventuellement des côtes) reste dans l'ensemble mal connu et peu utilisé. Il comporte, certes, beaucoup de contraintes (bonne conservation interne des ammonites, nécessité d'un matériel abondant, préparation longue et minutieuse, interprétation un peu délicate), mais il est certainement riche en informations, et peut apporter des éclaircissements dans certains cas particuliers, comme celui des populations de taille anormale. C'est ce que nous verrons dans la suite de ce travail.

#### -Stratégies de reproduction.

Les gisements d'ammonitelles (très jeunes ammonites) ne sont pas très fréquents, mais ceux qui sont connus renferment toujours une quantité impressionnante d'individus. Ces grandes concentrations, comparées à l'extrême rareté des jeunes nautiles, suggèrent des stratégies de reproduction totalement différentes. On s'accorde généralement pour considérer que les ammonites avaient adopté un stratégie plutôt proche du pôle r par rapport à celle des nautiles plutôt proche du pôle K, au moins en ce qui concerne le nombre de jeunes et leur taille.

Certains auteurs comme Sturani (1967, 1971) et Morton (1988), à la suite de l'étude de certains gisements contenant des ammonites de petite taille, interprétées comme juvéniles, ont adopté l'hypothèse que les lieux de ponte devaient se trouver proches du rivage, comme chez de nombreux coléoïdes actuels qui effectuent d'importantes migrations pour se reproduire.

D'autres trouvailles contradictoires montrent des accumulations d'ammonitelles à plusieurs centaines de kilomètres des côtes, proches du rebord de la plateforme, dans des zones de faible énergie où le fond pouvait même être anoxique (Landman 1982, 1985; Kulicki & Wierzbowski 1983; Hewitt 1988).

# DEUXIEME PARTIE : METHODES D'ETUDE

------

II.1- QUE PEUT APPORTER L'OBSERVATION DU CLOISONNEMENT ?

II.2- PREPARATION DES COQUILLES EN VUE DE L'OBSERVATION DU CLOISONNEMENT

II.3- METHODE DE MESURE DE L'ESPACEMENT ET DU NOMBRE TOTAL DE CLOISONS

Parmi tout l'arsenal des méthodes disponibles pour mesurer la croissance des céphalopodes, seul un nombre restreint est utilisable avec les ammonites. Ce sont, nous l'avons vu précédemment, celles qui s'appliquent à la coquille.

L'observation des stries d'accroissement semble la méthode la plus directe mais, en réalité, elle pose encore bien des problèmes. Tout d'abord, elle nécessite des fossiles à coquille externe parfaitement préservée et très bien préparés afin de dégager sans les abîmer les très fines stries. En second lieu, les ammonites, contrairement aux nautiles, sont fréquemment ornées de côtes radiales. Ces côtes, lorsqu'elles sont grossières, ne posent pas de problèmes mais, plus fines, elles risquent fort d'être confondues avec les stries, d'autant que ces stries ne sont pas toujours d'égale épaisseur. Enfin, chez certains taxons, existent en outre des mégastries (Bucher & Guex 1990), épaisses et bien distinctes des autres stries d'accroissement. Elles sont liées à la résorption d'éléments ornementaux comme les épines ou les tubercules.

Le matériel dont je disposais au départ était constitué uniquement de moules internes d'ammonites. Il fallait donc se tourner vers d'autres méthodes que les stries d'accroissement. Les cloisons semblant bien conservées dans ces moules internes, j'ai choisi de les utiliser pour dégager un certain nombre d'informations sur la croissance et la longévité des ammonites en question.

II.1-QUE PEUT APPORTER L'OBSERVATION DU CLOISONNEMENT ?

Le cloisonnement n'est pas toujours aussi régulier, aussi constant d'une ammonite à l'autre, qu'on pourrait l'imaginer en pensant au nautile actuel, par exemple. Le cloisonnement s'impose d'emblée comme un paramètre variable, fluctuant. La question est de savoir ce qui le fait varier et quelles informations il peut nous apporter.

L'espacement cloisonnaire est conditionné par deux facteurs :

-le rythme de formation des cloisons; -le taux de croissance de la coquille à l'ouverture.

Si les deux facteurs varient conjointement, le critère d'espacement cloisonnaire est difficilement utilisable. Mais ce ne semble pas être le cas. On sait que le taux de croissance à l'ouverture varie beaucoup avec les conditions de l'environnement. Par contre, il est permis de supposer que le rythme de formation des cloisons est beaucoup moins affecté par les variations du milieu (voir expériences sur la seiche, Boletzky 1974). En effet, si de mauvaises conditions induisaient un ralentissement simultané du rythme de formation septale et du taux de croissance à l'ouverture, l'incident passerait probablement inaperçu à nos yeux puisque l'espacement des cloisons se trouverait inchangé. Or les resserrements septaux sont très fréquents dans les coquilles. Ils sont explicables de deux façons :

-soit par un ralentissement du taux de croissance à l'ouverture alors que le rythme de formation des cloisons reste stable;

-soit par une accélération du rythme de formation des cloisons alors que la croissance à l'ouverture reste stable ou ralentie.

Cette dernière hypothèse me semble peu probable. En effet, le rôle d'une cloison nouvellement fabriquée est de délimiter une loge supplémentaire dans la coquille, cette loge venant compenser l'augmentation de poids de l'animal depuis la création de la précédente loge. On imagine mal un animal soumis à de mauvaises conditions prendre un poids tel qu'il soit obligé de fabriquer à un rythme accéléré de nouvelles cloisons.

Par contre, plusieurs phénomènes viennent à l'appui de la première hypothèse : le rapprochement terminal des cloisons chez les animaux arrivés en fin de croissance, ainsi que la réduction de longueur de leur loge d'habitation, s'expliquent par un ralentissement de plus en plus marqué du taux de croissance à l'ouverture (avec formation du péristome adulte). Les cloisons se trouvent donc de plus en plus rapprochées, pouvant même se téléscoper. La loge d'habitation voit sa longueur se réduire côté postérieur par ajout de ces nouvelles cloisons. Il semble donc très probable qu'un environnement défavorable, ayant pour effet un ralentissement du taux de croissance à l'ouverture, produise aussi un resserrement temporaire des cloisons. C'est en tous cas l'hypothèse la plus simple, donc celle qu'il faut choisir comme hypothèse de travail, quitte à la réfuter par la suite.

En observant le cloisonnement des coquilles, on peut mettre en évidence deux types de variations : des variations de l'espacement des cloisons et des variations du nombre total de cloisons.

Les variations de l'espacement des cloisons peuvent s'observer chez un même individu, entre différents individus d'une même population, ou entre des individus de populations ou d'espèces différentes.

Les variations du nombre total de cloisons doivent, pour être significatives, avoir été relevées sur des individus pour lesquels on a la preuve que la maturité (de la coquille) est atteinte.

Il suffit que les exemplaires étudiés possèdent quelques-uns des critères caractérisant l'état adulte (de préférence ceux qui sont irréversibles, comme le déroulement du dernier tour, un péristome très différencié et épaissi, ou le rapprochement d'un grand nombre de cloisons) pour qu'ils puissent être considérés comme adultes sans doute possible. Cette condition étant satisfaite, le cloisonnement peut être regardé comme un critère de comparaison des coquilles.

Au sein d'une population d'individus appartenant à la même espèce, et ayant des chances d'avoir vécu dans le même environnement (même si ce n'est pas exactement au même moment), il permet de différencier des microconques et des macroconques, les premiers ayant atteint la maturité à un nombre de cloisons plus faible que les seconds (Kulicki 1974, Lehmann 1981).

Au sein d'une même espèce, le cloisonnement permet une comparaison de populations de provenances différentes. Les variations du nombre total de cloisons, ainsi que de l'espacement des cloisons peuvent en effet être importantes entre des populations de régions différentes. Cependant, l'allure générale du cloisonnement reste semblable et caractéristique de l'espèce.

Enfin, le cloisonnement permet aussi de différencier des espèces lorsque, pour des raisons diverses, les critères morphologiques habituels deviennent difficilement utilisables (mauvaise conservation, variabilité importante...). Il est, dans certains cas au moins, suffisamment caractéristique, et différent d'une espèce à une autre, même au sein du même genre, pour être utilisé comme critère de reconnaissance.

Ces variations sont un fait; leur interprétation au contraire appartient en grande partie au domaine de l'hypothèse.

Nous avons vu que le cloisonnement était un paramètre variable, même au sein d'une espèce, mais entre certaines limites seulement. C'est ainsi qu'il existe des ammonites à densité septale (densité du cloisonnement) globalement forte (exemple: dans le genre Amaltheus) et d'autres à densité septale faible (exemple : dans le genre Hildoceras). On peut supposer intuitivement que ces différences sont liées à une contrainte géométrique, comme la hauteur et l'épaisseur du tour. L'ajout d'une nouvelle cloison délimite en effet un volume donné; celui-ci est atteint avec des cloisons plus rapprochées si le tour est haut (formes involutes, oxycônes) et/ou large que s'il est bas (formes évolutes, serpenticônes) et/ou étroit.

En première approximation, on peut donc dire que le cloisonnement est un caractère en partie contrôlé par le patrimoine génétique de chaque espèce, ou de chaque genre (car, quelquefois, la subdivision en plusieurs espèces ne paraît pas justifiée pour ce caractère).

Nous avons vu que, chez le nautile actuel, le nombre total de cloisons à l'âge adulte est assez stable pour une espèce donnée, et que l'espacement des cloisons paraît constant, excepté pour celles fabriquées au moment de l'éclosion et éventuellement en fin de croissance. Mais on sait aussi que *Nautilus* habite un environnement particulier, globalement très stable du point de vue physico-chimique (température, salinité, etc). Chez les nautiloïdes fossiles, le cloisonnement est souvent irrégulier, mais la variété d'environnements dans lesquels ils vivaient était bien plus grande.

Chez d'autres céphalopodes à coquille cloisonnée, comme la seiche, l'espacement des cloisons varie selon les saisons lorsque le climat est suffisammant contrasté (Hewitt & Stait 1988). L'espacement peut aussi varier par manque de nourriture (Boletzky 1974) même si cela ne semble pas être une situation naturelle pour la seiche de Méditerranée de nos jours. L'influence des facteurs externes qui viennent modifier le schéma de base du cloisonnement est donc loin d'être négligeable pour certaines populations. C'est ce que nous allons essayer de démontrer pour les ammonites étudiées.

### II.2-PREPARATION DES COQUILLES EN VUE DE L'OBSERVATION DU CLOISONNEMENT

Les cloisons sont visibles sur les moules internes par l'intermédiaire des lignes de suture (lignes d'insertion des cloisons sur la face interne de la coquille). Du fait du recouvrement des tours, leur observation n'est possible que sur les derniers tours de l'ammonite. De plus, la forme très complexe des lignes de suture rend difficile l'appréciation de l'espacement des cloisons. Pour éviter ces problèmes, la solution couramment adoptée, et utilisée ici, consiste à scier les ammonites selon leur plan équatorial (ou plan de symétrie). Cette opération est aisée lorsque l'ammonite est munie d'une carène qui matérialise ce plan, mais beaucoup plus délicate dans le cas des ammonites de forme globuleuse et sans carène. Le but est d'obtenir une section passant par la protoconque au centre de la spire et par le siphon en tous les autres points de la spire. En pratique, le plus sûr moyen est de scier dans un plan légèrement décalé mais parallèle au plan de symétrie. On parvient ensuite au plan parfaitement équatorial par polissage de plus en plus fin, cette opération étant de toute façon indispensable pour une bonne observation (surtout pour les tours les plus internes).

II.3-METHODE DE MESURE DE L'ESPACEMENT ET DU NOMBRE TOTAL DE CLOISONS

Les ammonites préparées en sections équatoriales polies ne sont pas directement utilisables, le cloisonnement des premiers tours étant invisible à l'œil nu. Les sections sont donc dessinées à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'une chambre claire. Le grossissement nécessaire pour dessiner les toutes premières cloisons succédant à la protoconque peut atteindre 50 fois.

#### II.3.1-Le nombre total de cloisons.

Lorsque la conservation du matériel est parfaite, les loges sont numérotées dès la protoconque (portant le n° 0).

Il arrive souvent que les premiers tours soient dissous ou implosés et que l'observation ne soit possible qu'à partir de quelques millimètres de diamètre. Dans ce cas, nous avons choisi de faire débuter arbitrairement la numérotation à 6 mm. C'est un diamètre assez grand, mais il permet de prendre en compte la quasi-totalité du matériel. Néanmoins, lorsque les loges sont visibles avant 6 mm de diamètre, elles sont numérotées négativement.

#### II.3.2-L'espacement des cloisons.

Nous avons choisi de mesurer l'espace intercloisonnaire au niveau du goulot siphonal et sous forme de degrés d'angle (fig. II.1).



Fig.II.1-Méthode de mesure de l'espacement des cloisons sur une section de coquille d'ammonite.

# **TROISIEME PARTIE :**

# COMPARAISON DE POPULATIONS D'AMMONOIDES MINIATURES ET NORMAUX

# III.1-EXEMPLE DES *HILDOCERAS* DU TOARCIEN : COMPARAISON ENTRE LES POPULATIONS D'ITALIE CENTRALE, D'AFRIQUE DU NORD ET DE FRANCE.

III.1.1-<u>Situation des gisements dans le cadre paléogéographique et paléotectonique de</u> l'océan téthysien au Toarcien moyen.

III.1.2-Cadre sédimentologique et écologique.

III.1.2.1-Apennin des Marches.

III.1.2.2-Algérie occidentale.

III.1.2.3-France.

III.1.3-<u>Etude des populations d'*Hildoceras sublevisoni* des trois régions et interprétations.</u>

III.1.3.1-Présentation de l'espèce (d'après Gabilly 1976 et Elmi 1977).

III.1.3.2-Etat de conservation du matériel.

III.1.3.3-Taille des ammonites selon les gisements.

III.1.3.4-Autres paramètres dimensionnels.

III.1.3.5-Les différents stades de l'ornementation.

III.1.3.6-Etude du cloisonnement des coquilles.

III.1.3.7-Interprétations des variations observées dans le cloisonnement d'H. sublevisoni.

III.1.4-Etude du cloisonnement des coquilles d'H. lusitanicum et bifrons.

III.2-ETUDE DES *SPHAEROCERAS* DU BAJOCIEN D'ITALIE DU NORD ET DE NORMANDIE.

III.2.1-<u>Cadre paléogéographique et paléotectonique de la région des Sette Communi</u> (d'après C. Sturani 1971)

III.2.2-Etude de la taille des ammonites selon leur provenance

III.2.3-Etude du cloisonnement de la coquille de Sphaeroceras brongniarti

Les cas de popoulations miniaturisées sont certainement nombreux. Ce travail ne prétend pas les passer en revue. Quelques exemples seulement ont été choisis afin d'être étudiés en détail. En effet, il ne suffit pas d'examiner quelques échantillons sortis d'un tiroir de collection pour se convaincre que la population est miniaturisée et en tirer un ensemble de conclusions sur le milieu de vie.

La démarche utilisée ici consiste à sélectionner des populations issues de gisements bien étudiés et largement documentés. Ainsi, des données précises concernant le type de milieu, son hydrodynamisme, sa profondeur étant connues, l'étude des ammonites ne pourra qu'apporter des précisions ou des nuances supplémentaires à un schéma établi alors qu'en retour, un environnement déjà fixé permettra de mieux cerner ce qui est imputable au milieu dans la variabilité des ammonites.

Le champ d'investigation a encore été restreint en n'étudiant que des espèces à large répartition géographique. Ainsi, nous pouvons disposer, pour une même espèce, de plusieurs gisements éloignés, situés dans des milieux quelquefois très différents.

## III.1-EXEMPLE DES *HILDOCERAS* DU TOARCIEN : COMPARAISON ENTRE LES POPULATIONS D'ITALIE CENTRALE, D'AFRIQUE DU NORD ET DE FRANCE

Cet exemple répond parfaitement aux critères précédemment cités. Les trois groupes de gisements étudiés ont fait l'objet de nombreux travaux tant sur le contexte paléotectonique, sédimentologique que paléontologique (voir § III.1.1 et III.1.2).

Une espèce d'ammonite, *Hildoceras* sublevisoni FUCINI, a été choisie et étudiée en détail dans les trois régions (voir § III.1.3) dans le but de tester l'influence de l'environnement.

Deux autres espèces, Hildoceras. lusitanicum MEISTER et Hildoceras bifrons BRUG., ont été étudiées dans les gisements français uniquement. Leur croissance a été comparée à celle des Hildoceras sublevisoni (voir § III.1.4) dans le but de tester la valeur du cloisonnement en tant que critère de reconnaissance chez les ammonites.

### III.1.1-<u>Situation des gisements dans le</u> cadre paléogéographique et paléotectonique de l'océan téthysien au Toarcien moyen.

La Téthys toarcienne et ses confins semblent avoir été un domaine marin soumis à de fortes distensions, qui ont eu pour effet de disloquer ses marges nord et sud en une mosaïque de blocs basculés. Certaines têtes de blocs, temporairement émergées, pouvaient constituer des chapelets d'îles, alors qu'au pied de ces escarpements, se développaient des petits bassins, assez profonds et relativement isolés les uns des autres. Cependant, il ne semble pas qu'à cette époque, la tectonique distensive ait encore abouti à la mise en place de croûte océanique. Malgré quelques différences entre les peuplements des marges nord et sud, les échanges fauniques restaient fréquents et certains groupes (comme les *Hildoceras* qui nous intéressent) se rencontraient dans toute la Téthys occidentale où sont situés les gisements étudiés ici (fig. III.1).

La marge méridionale, plus intensément disloquée, fournit des domaines variés montrant successivement du continent vers la mer ouverte : des vastes étendues de sebkha, de minces domaines de plates-formes carbonatées, puis des fragments de plates-formes formant des horsts, séparés entre eux par d'étroits bassins ou ombilics subsidents. Plusieurs de nos gisements sont situés dans ce contexte.

Les gisements d'Italie centrale, dans l'Apennin des Marches, appartiennent à la future plaque apulienne, encore attenante à la plaque africaine à cette époque. Cette zone a été morcelée par une tectonique intense dès la base du Lias et jusqu'au Tithonique supérieur au moins. Elle se traduit par une succession de hauts-fonds et de bassins de quelques kilomètres d'extension tout au plus, parfois encore décelables dans le paysage actuel.

-Valdorbia, en bordure du ruisseau du Sentino, occupait au Toarcien le fond d'une gouttière étroite, juste au pied d'un relief important, temporairement émergé, connu aujourd'hui sous le nom de Corno di Catria (fig. III.2).

-Dans le même secteur, à quelques kilomètres de là, le gisement du Burano est situé dans la vallée creusée par la rivière du même nom. Au Toarcien, il occupait la



Fig. III.1-Situation des gisements sur une reconstitution paléogéographique de la Téthys occidentale au Toarcien (adapté d'après Elmi & Rulleau 1987).

pente douce de ce bloc basculé dont le Corno di Catria constituait le sommet (fig. III.2).

En Algérie occidentale, dans un cadre tectonique comparable à celui de l'Apennin central, le gisement du Djebel Nador de Tiaret occupait probablement le fond d'un ombilic subsident, situation semblable à celle de Valdorbia.

Djebel Sekika et Sidi Ikreleff étaient proches de hauts-fonds néritiques.

La marge nord, globalement moins accidentée, montre un plus grand développement des plates-formes carbonatées ouvertes. Les gisements qui s'y rapportent sont tous français :

- Ligron et Anse St-Nicolas (Poitou) sont situés sur le domaine stable de la plateforme NW-européenne.

- Le Sartre (Ardèche), Belmont (Rhône), La Verpillière et St-Quentin-Fallavier (Isère) appartiennent à la bordure orientale d'une zone résistante (le Massif Central). Ce domaine de transition avec le bassin dauphinois est très accidenté, mais cependant toujours ouvert aux influences pélagiques, sans développement d'ombilics de sédimentation comparables à ceux de la marge méridionale de la Téthys. III.1.2-<u>Cadre sédimentologique et écolo-</u> gique.

#### III.1.2.1-Apennin des Marches.

## a) Valdorbia.

Ce gisement a été étudié par de nombreux auteurs. Deux coupes détaillées, situées de part et d'autre du ruisseau du Sentino, ont été publiées en 1981 par Elmi. L'affleurement se présente comme un ammonitico-rosso plus argileux à la base qu'au sommet. Elmi y a reconnu de nombreuses séquences de dépôt, tendant à se condenser vers le sommet. Leur épaisseur varie de 0,25 à 2,5 m.

Une séquence complète peut être décomposée ainsi (d'après Elmi 1981):

- banc de calcaire gris, souvent laminé, à flute casts fréquents, interprété comme turbidite calcaire. Les éléments composant les lamines sont essentiellement d'origine bioclastique;

- passage progressif à des marnes feuilletées, avec éventuellement récurrence de calcaires laminés;

- calcaire noduleux, interprété comme un banc en voie de démantèlement par la bioturbation. La sédimentation est ralentie; - marnes grumeleuses contenant des nodules calcaires dissociés, interprétées comme un stade de démantèlement plus poussé, dans un contexte de sédimentation encore plus ralentie, sur un fond marin devenant réducteur;

- argiles\_sombres, très minces, totalement dépourvues de fossiles ou de traces, interprétées comme résultant d'une évolution du fond vers des conditions anoxiques.

Les turbidites calcaires de début de séquence correspondent aux mouvements tectoniques affectant les bordures de la gouttière. Après leur dépôt, la sédimentation alternante de fond de bassin reprend. Les apports se faisant de moins en moins abondants, les bancs calcaires sont de plus en plus affectés par la bioturbation. Ils finissent par se réduire à de simples nodules calcaires dispersés dans une gangue marneuse. Le terme ultime de la séquence correspond à des apports extrêmement réduits, en l'absence de tout courant, sur un fond dépourvu d'oxygène.

#### La faune de Valdorbia :

La bioturbation est l'élément dominant; pistes et terriers sont parfois reconnaissables, mais il n'est pas possible de leur attribuer un genre. Hormis ces organismes fouisseurs non identifiés, la faune est composée exclusivement d'ammonites et de foraminifères. Ces derniers n'ont pas fait l'objet d'une étude pour ce gisement. Les ammonites sont particulièrement abon-

dantes dans les marnes grumeleuses, avant-dernier terme des séquences. Ailleurs, elles sont soit peu fréquentes, soit fragmentaires et hors place (dans les passées turbiditiques). Leur intérêt est multiple dans les niveaux où elles abondent. D'une part, leur taille est particulièrement réduite (25 mm de diamètre en moyenne), quelle que soit l'espèce considérée. Pourtant, elles sont conservées pour la plupart avec leur loge d'habitation. D'autre part, la diversité de ces peuplements d'ammonites est faible. Ils sont composés d'un groupe dominant (les Hildoceras, pour les niveaux qui nous intéressent) rassemblant environ 75% de la population, d'un groupe minoritaire (les *Phylloceras*) rassemblant environ 25% de la population, et éventuellement de quelques éléments accessoires (Dactylioceras ou autres) réunissant au maximum 5% des individus. Il faut noter en outre que le sédiment remplissant les loges d'habitation des ammonites renferme très fréquemment des ammonitelles. A cette pauvreté en taxons d'ammonites (mais pas en abondance) s'ajoute la totale absence dans ces sédiments d'organismes benthiques aisément fossilisables, tels les bivalves, brachiopodes ou échinodermes, alors que l'intensité de la bioturbation suggère une présence non négligeable d'organismes endobenthiques. Les raisons de cette absence notable ne sont pas élucidées.



Figure III.2-Coupe paléogéographique interprétative dans la chaîne Nerone-Catria (Italie centrale) pendant le Toarcien (d'après Elmi 1981).

Il peut s'agir d'une présence insuffisante de substrats durs permettant la fixation des brachiopodes, ou bien d'un problème de turbidité de l'eau, ou tout simplement d'une mauvaise oxygénation du fond qui expliquerait aussi l'absence des bivalves et des échinodermes. Ce défaut d'organismes épibenthiques n'est pas en totale contradiction avec l'intense bioturbation du fond. En effet, sur des fonds très mal oxygénés, des animaux fouisseurs (annélides) peuvent survivre et laisser des traces abondantes, même là où aucun organisme fossilisable n'est présent. C'est le cas par exemple dans certains bancs du célèbre gisement allemand de Holzmaden (Gaillard, comm. pers.).

Il faut cependant remarquer, à propos de Valdorbia, que les organismes benthiques manquent aussi sur tous les hautsfonds environnants, où les conditions physico-chimiques étaient probablement très différentes de celles régnant dans le fond des gouttières. Cette absence peut être constatée au niveau régional et son explication est probablement complexe : ensemble de facteurs défavorables à la colonisation du fond par les organismes benthiques (incluant les problèmes de dispersion des larves et des adultes) et/ou rareté de ces organismes associée à de mauvaises conditions de fossilisation. Pour être honnête, je dois signaler que j'ai trouvé un petit bivalve (3 mm environ) fixé sur les tours internes d'un Hildoceras.

#### b) Burano.

Ce gisement, beaucoup moins étudié que le précédent, offre une moins bonne exposition des couches. Leur pendage important, ainsi que leur présentation quasiment en surface structurale, ne permettent pas de lever une coupe détaillée. Néanmoins, on peut remarquer la dominante calcaire et la coloration rouge plus prononcée qu'à Valdorbia.

#### La faune du Burano :

Elle semble au premier abord tout aussi pauvre en taxons qu'à Valdorbia, en particulier à cause de l'absence d'autres macrorestes que les ammonites. Cependant, la taille des ammonites est moins uniformément réduite. Bien que les petits *Hildoceras* soient toujours dominants, des fragments d'*Hildoceras* plus grands et un exemplaire entier d'environ 60 mm font leur apparition, de même que des *Phylloceras* d'assez grande taille et une ammonite indéterminée de 90 mm. Les ammonitelles sont toujours présentes.

#### III.1.2.2-Algérie occidentale.

#### a) Djebel Nador.

Ce secteur a été étudié en détail par Elmi, Atrops et Mangold (1974). Quatre coupes ont été levées, particulièrement riches en ammonites. Les *Hildoceras* apparaissent en fin de faciès ammonitico-rosso argileux, interprété comme une sédimentation de bas de talus, liée à une flexure qui affecte tout le secteur. Dans les niveaux où l'on rencontre *Hildoceras sublevisoni*, l'espèce est toujours largement dominante (80 à 100% des individus) et de taille très réduite. Les autres taxons rencontrés sont : Harpoceratidae, Lytoceratina, Phylloceratina, Dactylioceratidae et *Mercaticeras*.

b) Sidi Ikreleff (ou Yekhlef) et Djebel Sekika.

La coupe de Sidi Ikreleff est située en Oranie occidentale, dans le Massif des Traras (Benhamou 1983). Dans cette zone fortement tectonisée, on observe un dédoublement de la série toarcienne. Elle se présente sous le faciès "Ammonitico-Rosso des Traras", marneux à la base, devenant calcaire au sommet. Au Toarcien, cette région présente des reliefs accentués, issus de la dislocation de la plate-forme carbonatée du Carixien. Des zones profondes et très subsidentes s'opposent à des axes résistants et des hauts-fonds. La fin du Toarcien est marquée par le comblement des bassins et leur émersion. La partie inférieure et marl'"Ammonitico-Rosso neuse de des Traras", où ont été recueillies les ammonites étudiées ici, correspond à un milieu calme, profond, bien oxygéné, largement ouvert aux influences pélagiques, situé probablement en bas de talus. Hildoceras sublevisoni est de loin l'élément dominant de la faune. Il coexiste avec Nodicoeloceras sp., Harpoceras sp. et Calliphylloceras nilssoni. Benhamou (1983) remarque que "les ammonites récoltées dans ce terme sont nombreuses et toujours de petite taille". En fait, la comparaison de ce matériel avec celui provenant d'autres coupes algériennes et italiennes montre que la taille des ammonites y est moins réduite malgré la présence de petits exemplaires.

La région du Djebel Sekika (Est du Massif des Traras) correspond au rebord d'un seuil hercynien rajeuni au début du Toarcien. Dans des faciès de pente, on rencontre une faune d'ammonites assez variée. Les *Hildoceras* constituent toujours une part importante de la faune, mais variable selon les niveaux et les secteurs. Les *Harpoceras* sont toujours présents, mais en quantité variable, de même que les Dactyliocératidés.

#### III.1.2.3-France.

#### a) Poitou.

Au Toarcien, le Poitou n'est pas encore individualisé en tant que seuil paléogéographique. Il existe bien quelques pointements granitiques mais, dans l'ensemble, la sédimentation du Toarcien inférieur et moyen est assez uniforme, à dominante marneuse. Elle indique un milieu marin franc et une profondeur de l'ordre de quelques dizaines de mètres (Gabilly 1976). *Hildoceras sublevisoni* est accompagné de *Dactylioceras, Nodicoeloceras, Peronoceras* et Harpoceras falciferum (Gabilly 1976).

b) Région Rhône-Alpes.

Cette région a fourni les échantillons d'*Hildoceras lusitanicum* et *H. bifrons* utilisés dans cette étude. Ils proviennent des gisements suivants :

-Le Sartre (Ardèche) pour *H. lusitanicum*, -Carrières Lafarge de Belmont (Rhône) et St-Quentin-Fallavier (Isère) pour *H. bifrons*.

<u>III.1.3-Etude des populations d'Hildoceras</u> <u>sublevisoni des trois régions et interpréta-</u> <u>tions.</u>

III.1.3.1-Présentation de l'espèce (d'après Gabilly 1976 et Elmi 1977) :

> Embranchement : Mollusca Classe : Cephalopoda Ordre : Ammonoidea Sous-ordre : Ammonitina Super-famille : Hildocerataceæ Sous-famille : Hildoceratinæ

•Type :

Le lectotype est un exemplaire provenant du Luc (Var, France) figuré par Dumortier (1874) sous le nom d'Ammonites levisoni (SIMPSON). C'est Fucini (1919) qui lui donna le nom d'Hildoceras sublevisoni.

#### • Diagnose :

Hildoceras sublevisoni est une forme de taille movenne (10 à 12 cm de diamètre maximum), munie d'une carène ventrale encadrée par deux méplats. Le tour a une section subtrapézoïdale arrondie, plus haute que large. L'ornementation est absente des tous premiers tours de spire; elle débute par des côtes anguleuses, en forme de chevrons à pointes tournées vers l'avant. Ce stade (nommé "græcum" par Gabilly) persiste jusqu'à 25 mm de diamètre. Au-delà, la partie ombilicale des côtes a tendance à s'estomper alors que la partie ventrale des côtes se redresse, devenant de moins en moins arquée (stade "sublevisoni"). En fin de croissance, sur la loge d'habitation, les côtes sont presque droites. Ce stade est nommé "Orthildaites" en raison de sa ressemblance avec le représentant le plus archaïque de la lignée (Orthildaites douvillei).

Chez Hildoceras sublevisoni, le sillon caractéristique des Hildoceras est encore à peine ébauché. Tout au plus peut-on observer une mince bande plane au voisinage du bord ombilical.

Le dimorphisme microconquemacroconque est très discret chez cette espèce, à tel point qu'il n'est souvent pas mentionné. Selon Elmi (1977), le critère pour reconnaître les microconques est essentiellement la petite taille associée à des caractères adultes, comme la modification de l'ornementation sur la loge d'habitation (apparition du stade "Orthildaites") et le rapprochement terminal des cloisons. Les autres critères (forme du péristome, aspect du sillon) ne sont guère utilisables chez cette espèce.

#### • Répartition géographique :

Cette espèce était largement répandue au sein de la Téthys toarcienne. On la connaît en Europe occidentale (France, Allemagne, Grande-Bretagne), sur tout le pourtour de la Méditerranée (Italie, Afrique du Nord, Grèce, Hongrie) et jusqu'au Caucase.

On a coutume de considérer que les formes méditerranéennes sont naines par rapport à celles d'Europe occidentale. En fait, on rencontre aussi des formes de grande taille dans ces régions méridio-

#### •Répartition stratigraphique :

Récemment précisée par Elmi et al., (1991), la stratigraphie du Toarcien moyen permet désormais des corrélations entre les provinces NW-européenne et méditerranéenne. Au Toarcien moyen, l'évolution de la lignée des *Hildoceras* sert de base à la subdivision de la zone à Bifrons en deux sous-zones (Sublevisoni et Bifrons), qui sont elles-mêmes divisées en trois horizons. *Hildoceras sublevisoni*, fossile-indice de la première sous-zone du Toarcien moyen, caractérise aussi le premier horizon de cette sous-zone.

III.1.3.2-Etat de conservation du matériel.

De toutes les populations d'ammonites étudiées ici, seule celle provenant du Burano (Italie) a été collectée dans le but d'apprécier le degré de fragmentation des coquilles. Pour ce faire, sur le site choisi, tous les individus, jusqu'aux plus petits visibles, ont été récoltés, ainsi que tous les fragments. La récolte a été triée en trois lots (fig. III.3) :

-individus complets, c'est-à-dire munis du phragmocône et de la loge d'habitation : 40% de l'effectif total;

-individus réduits au seul phragmocône : 4%;

#### -fragments : 56%.

La part d'individus complets est relativement importante, malgré une conservation plutôt médiocre de la macrofaune dans ce gisement. Corrosion, dissolution et, dans une moindre mesure, écrasement sont les trois facteurs de destruction qui semblent avoir prédominé au cours des phases précoces de la fossilisation. Ces facteurs peuvent avoir agi sans nécessiter un transport du matériel. Il est cependant difficile d'exclure tout transport. La loge d'habitation est sans doute la partie la plus fragile de la coquille puisque non soutenue par les cloisons. Sa disparition sur les coquilles d' ammonites fossilisées est fréquente. Ici, au contraire, rares sont les coquilles conservées sans leur loge d'habitation. Les fragments sont constitués indifféremment de morceaux de phragmocône ou de loge d'habitation. On a donc quelques bonnes raisons de penser que, dans le cas des ammonites du Burano, le transport a été bref et peu destructeur. Une grande partie de la fragmentation peut être imputée à l'intense bioturbation des bancs fossilifères. En outre, la fragmentation a pu se poursuivre bien audelà de la phase principale de fossilisation.

Dans le gisement voisin de Valdorbia, la conservation et l'aspect des ammonites est très similaire. Pourtant, les comptages font apparaître une proportion nettement plus élevée d'exemplaires complets (près de 70%), au détriment des fragments (30%). Les phragmocônes privés de la loge d'habitation sont toujours aussi rares (moins de 1%). Une collecte effectuée dans les mêmes conditions qu'au Burano aurait peut-être ramené les proportions d'individus complets à des valeurs plus voisines.



Fig. III.3-Etat de conservation des Hildoceras sublevisoni dans les gisements italiens de Valdorbia et Burano.

Bien que les conditions de gisement soient un peu différentes, ces deux populations d'ammonites ont sans doute subi des modalités de transport et de fossilisation assez semblables.

Les populations provenant du gisement algérien de Sidi Ikreleff ont été récoltées dans un but essentiellement stratigraphique. Ce matériel était déjà dégagé et trié lorsque je l'ai utilisé pour cette étude. Les populations provenant du Djebel Nador ont été récoltées de façon beaucoup plus systématique et ont été utilisées par Elmi et al. (1974) pour des comptages par familles d'ammonites. Cependant, par la suite, le matériel a été trié si bien qu'il ne m'a pas semblé utile de rechercher les proportions d'individus complets et incomplets pour ces deux dernières populations.

Les exemplaires du Poitou m'ont été fournis par J. Gabilly parmi le matériel collecté et utilisé pour sa thèse sur le Toarcien de la région de Thouars (1976). Ils sont en très bon état, mais la loge d'habitation semble plus rarement préservée et, lorsqu'elle l'est, elle est très incomplète.

III.1.3.3-Taille des ammonites selon les gisements.

Aucun gisement d'Italie péninsulaire ou d'Algérie n'a jusqu'à présent livré d'*Hildoceras sublevisoni* d'aussi grande taille que ceux d'Europe du NW et, en particulier, que ceux du Poitou, qui peuvent dépasser 100 mm de diamètre.

Toutes les populations méridionales étudiées ici (fig. III.4) montrent des diamètres moyens compris entre 15 et 30 mm, ce qui les fait apparaître très nettement comme "naines" par rapport à celles d'Europe occidentale. C'est d'ailleurs ainsi qu'elles ont été le plus souvent qualifiées par de nombreux auteurs depuis le début de ce siècle (Renz 1913, Kottek 1966, Elmi *et al.* 1974, Gabilly 1976).

En fait, la situation n'est pas aussi simple. Tous les *Hildoceras sublevisoni* de la bordure sud de la Téthys ne sont pas uniformément petits. Au sein d'une population dominée par des individus de 20-25 mm de diamètre (par exemple, au Burano), on rencontre quelques individus de 50 à 60 mm, ainsi que quelques fragments ayant appartenu à des exemplaires dont le diamètre estimé avoisine 70 mm. Deux exemplaires d'un gisement algérien (Djebel es Sekika) qui n'a pas été retenu ici (car moins fossilifère), figurés par Elmi *et al.* (1974, Pl. 2, Fig. 4-5) montrent un diamètre conservé de 74,5 et 77 mm. Un autre individu figuré par Elmi (1977, Pl. 1, Fig. 10), provenant du même secteur, atteint lui aussi 77 mm. Cela semble être un maximum pour les *H*. sublevisoni sud-téthysiens.

D'autre part, quelques différences apparaissent parmi ces gisements. La distribution des diamètres, quoique toujours centrée sur une valeur inférieure à 30 mm, peut être plus ou moins largement étalée. Ainsi, deux populations provenant d'Algérie occidentale (Djebel Nador et Sidi Ikreleff) se distinguent assez nettement, l'une par une distribution resserrée autour d'une classe modale (15-20 mm) regroupant près de 50 % des individus, l'autre par une distribution au contraire étalée de part et d'autre d'une classe modale (25-30 mm) peu dominante. La même distinction peut être faite entre les deux populations des gisements voisins de Valdorbia et Burano en Italie.

Une telle variation dans l'étalement des distributions peut être interprétée comme l'effet d'un tri mécanique post-dépôt par le courant, qui classe les éléments selon leur taille et les dépose plus ou moins loin de leur premier lieu de dépôt. Une population d'ammonites ayant subi ce genre de tri aura une distribution resserrée autour de la moyenne (comme à Valdorbia, par exemple), mais les coquilles porteront les traces de ce transport (disparition de la loge d'habitation) ce qui se traduira par une augmentation de la proportion de phragmocônes par rapport aux coquilles complètes. Or ce n'est pas le cas à Valdorbia (voir § III.1.3.2).

Par contre, il peut exister un tri prédépôt par simple flottaison, qui laisse sans doute peu de traces sur les coquilles. Cette hypothèse de transport, validée par l'exemple du nautile actuel, a été pendant longtemps responsable du statut de mauvais indicateur paléoécologique attribué aux ammonites. Quelques auteurs, comme Ziegler (1963), Debrand-Passard & Marchand (1979), Gitton *et al.* (1980), se sont élevés contre la généralisation abusive de cette hypothèse en montrant que nautiles et ammonites pouvaient constituer, dans certains cas, d'excellents indicateurs


Fig. III.4-Taille des Hildoceras sublevisoni dans les différents gisements étudiés (en gris plus foncé : la classe modale).

paléoécologiques, paléobathymétriques et paléogéographiques. La valeur écologique de ces fossiles semble aujourd'hui couramment admise. La flottaison des coquilles est sans doute un fait réel, mais son importance n'est vraiment sensible qu'à une échelle très locale et déjà bien moindre à l'échelle régionale.

Dans le cas des petits bassins comme ceux de Valdorbia et du Djebel Nador, on ne peut pas *a priori* nier l'éventualité d'une flottaison post-mortem, mais on peut sans risque la supposer limitée au maximum au cadre du bassin (quelques kilomètres, tout au plus).

Dans le cas des *Hildoceras* du Poitou, l'étude de la distribution n'a aucune signification, puisque les 10 exemplaires (d'un diamètre compris entre 25 et 110 mm) proviennent de gisements différents et n'ont été choisis que pour leur bonne conservation.

#### Protoconques et ammonitelles :

Dans chaque gisement étudié (Valdorbia, Burano, Djebel Nador, Sidi Ikreleff, Poitou) ainsi que parmi les quelques exemplaires du gisement du Djebel es Sekika, on trouve un ou deux individus dont la conservation interne est suffisamment bonne pour qu'il soit possible de les étudier dès leur stade initial, la protoconque.

De plus, dans certains de ces gisements (Valdorbia, Burano et Sidi Ikreleff), le sédiment remplissant les loges d'habitation des ammonites, ainsi que les deux ou trois dernières loges de leur phragmocône, renferment fréquemment des ammonitelles.

Il est impossible de reconnaître à quelle espèce d'ammonite adulte appartiennent ces ammonitelles. Cependant, dans tous ces gisements, les *H. sublevisoni* étant largement majoritaires, j'ai supposé que la plupart étaient des ammonitelles de cette espèce.

Afin de comparer la taille des protoconques d'ammonitelles (jeunes ammonites) avec celles des protoconques des ammonites plus grandes, le diamètre maximum de chacune a été mesuré après dessin à la chambre claire. Ces données sont rassemblées sur la figure III.5. J'y ai ajouté quelques mesures effectuées sur des ammonitelles provenant d'un gisement de la région lyonnaise exploité par les Ciments Lafarge (Elmi & Rulleau 1991, Pl. 1, Fig. 4). Un niveau du Toarcien inférieur, dit Calcaire jaune à Ammonitella, est constitué localement d'une turbidite à ammonitelles. Ces dernières constituent l'essentiel du sédiment. Acollées les unes aux autres et très recristallisées, elles offrent rarement, malgré leur abondance, une coupe dans le plan équatorial permettant de mesurer le diamètre maximum sur un grand nombre d'individus. Les espèces d'ammonites auxquelles elles se rapportent ne sont pas connues. Les Harpoceratinés étant dominants dans ce gisement, il peut s'agir d'un membre de cette famille, appartenant à la même super-famille (Hildocerataceae) que les H. sublevisoni du Toarcien moyen.



Fig. III.5-Comparaison entre les diamètres atteints par les protoconques appartenant aux coquilles d'H. sublevisoni et les protoconques des ammonitelles (jeunes ammonites non encore cloisonnées).

Les diamètres atteints par les protoconques appartenant à des coquilles d'H. sublevisoni s'échelonnent de 0,14 à 1,69 mm. En raison du faible nombre d'exemplaires mesurés (13), il ne semble pas raisonnable d'en tirer une règle pour l'espèce considérée.

On peut néanmoins remarquer que ce spectre assez large ne correspond pas à celui des ammonitelles des mêmes gisements. Ces dernières possèdent des protoconques plus petites, d'un diamètre compris entre 0,15 et 0,29 mm.

Les ammonitelles du Toarcien inférieur ont des protoconques d'un diamètre double (entre 0,32 et 0,49 mm) de celui des ammonitelles des gisements à H. sublevisoni. Elles n'atteignent cependant jamais des tailles comparables à celles des protoconques appartenant aux coquilles d'H. sublevisoni.

Il semble donc exister un décalage entre la taille des protoconques des individus ayant survécu à l'éclosion et la taille des protoconques des ammonitelles, qui sont les restes des individus morts sans avoir dépassé ce stade. Il s'agit peut-être d'un hasard dû au faible effectif étudié, mais peut-être aussi des effets de cette phase, critique pour beaucoup d'organismes, qu'est l'éclosion.

Les ammonitelles, lorsqu'on les rencontre dans les sédiments, qu'elles soient associées ou non à des ammonites plus grandes, sont souvent assez abondantes, voire élément essentiel du sédiment comme dans le cas du Calcaire jaune à Ammonitella du Toarcien inférieur lyonnais. Cela suggère une mortalité en masse de ces jeunes ammonites, toutes au même stade de développement, et donc probable-L'absence ment contemporaines. d'ammonitelles à protoconque plus grande peut indiquer que celles-ci ont survécu à ce stade et qu'on les retrouve alors parmi les individus ayant atteint un stade plus avancé. De même, la rareté (un seul exemplaire) des H. sublevisoni munis d'une protoconque aussi petite que celle de leurs ammonitelles peut indiquer que leurs chances de survie étaient alors plus faibles.

Il serait alors intéressant de rechercher quelle est l'influence de la taille de la protoconque d'une ammonite sur son devenir, sur la taille maximum qu'elle atteindra à l'âge adulte. Dans la pratique, ce



Fig. III.6-Relation entre la taille de la protoconque et la taille atteinte par l'ammonite (représentée par le diamètre du phragmocône).

diamètre maximum n'est que très rarement mesurable, d'une part car la loge d'habitation n'est pas toujours conservée dans son intégralité et, d'autre part du fait que les 13 exemplaires considérés ne sont pas tous au même stade de développement. Certains ont peut-être atteint l'état adulte, d'autres pas. Le diamètre a finalement été pris au niveau de la dernière cloison fabriquée par l'animal (diamètre du phragmocône), quel que soit son stade de développement (adulte ou juvénile).

La construction du diagramme représentant le diamètre du phragmocône en fonction du diamètre de la protoconque (fig. III.6) montre qu'il semble exister une relation entre ces deux variables, à savoir que plus la protoconque est grande, plus l'ammonite a de chances d'atteindre une grande taille.

Cette étude de l'influence de la taille de la protoconque sur la taille de l'animal est bien sûr très empirique en raison du faible effectif. Elle demande à être approfondie pour confirmer éventuellement cette relation.

III.1.3.4-Autres paramètres dimensionnels.

### -Ombilic (O):

Ce paramètre a pu être utilisé par certains auteurs (Gabilly 1976; Elmi 1977) pour caractériser les différents membres de la lignée des *Hildoceras*.

Gabilly (1976, p. 171-172, fig. 42, 43 et 44) observe une tendance à la fermeture de l'ombilic entre Orthildaites douvillei et Hildoceras crassum, suivie d'une ouverture entre H. crassum et H. apertum, et la lignée se termine par la fermeture de l'ombilic jusqu'à H. semipolitum.

Elmi (1977, p. 93, fig. 4) observe de son côté que les courbes représentant l'ombilic (O) en fonction du diamètre (D) ont une pente qui diminue progressivement pour les différentes espèces d'*Hildoceras* qui se succèdent. Cette fermeture de l'ombilic peut être interprétée comme une tendance pædomorphique.

Dans la présente étude, la croissance de l'ombilic en fonction du diamètre a été mesurée pour chaque gisement (fig. III.7).

Pour les exemplaires du Poitou, bien qu'une courbe ait été publiée par Gabilly (1976, p. 129, fig. 35), j'ai effectué de nouvelles mesures sur les exemplaires fournis par cet auteur, dans le but de prendre en compte la taille de l'ombilic à des diamètres inférieurs à 50 mm. Ces valeurs manquent sur la courbe de Gabilly mais sont ici nécessaires afin de comparer les exemplaires d'Europe occidentale avec ceux, beaucoup plus petits, des provinces méditerranéennes. L'ajout de ces quelques points conduit à introduire une rupture de pente dans la courbe. En-dessous de 50 mm environ, la pente serait légèrement plus faible que dans la portion au-delà de 50 mm qui serait alors en parfait accord avec celle de Gabilly. Les H. sublevisoni du Poitou passent donc par un stade relativement involute jusqu'à 50 mm, puis deviennent plus évolutes au-delà.

Un tel changement n'est pas rare chez les ammonites. Il semble même exister chez la plupart des *Hildoceras*. En effet, en observant les courbes tracées par Gabilly pour chaque espèce, on remarque toujours une rupture de pente vers 50 ou 60 mm.

Chez d'autres groupes, une augmentation de l'ouverture de l'ombilic est fréquemment observée sur le dernier tour de spire. C'est ce même phénomène qui, lorsqu'il est accentué, conduit au décollement du dernier tour de la coquille, critère utilisé pour caractériser le stade adulte.

H. Tintant (1963) l'a mis en évidence chez les Kosmocératidés, et l'interprète comme une conséquence très probable de l'acquisition de la maturité sexuelle. Il signale aussi l'existence "de telles modifications, déjà mises en évidence dans les stades jeunes de nombreuses ammonites [...] correspondant manifestement à des modifications importantes du métabolisme de l'animal".

Chez les *H. sublevisoni* du Poitou, mis à part ce changement vers 50 mm, il n'existe pas d'ouverture de l'ombilic au cours du dernier tour de spire. Il semble ici difficile d'attribuer cet évènement à 50 mm à l'acquisition du stade adulte. Il reste à découvrir quel phénomène est responsable de cette ouverture précoce de l'ombilic.

Dans les formes de petite taille des gisements italiens et algériens, les courbes de croissance de l'ombilic sont très proches les unes des autres, et à pente un peu plus faible que la première portion de droite du Poitou. Il faut cependant noter la pente légèrement plus forte de la droite se rapportant au gisement de Sidi Ikreleff (formes un peu plus évolutes), ainsi que l'absence de rupture de pente au voisinage des 50 mm pour les exemplaires qui dépassent ce diamètre. C'est donc la morphologie juvénile qui persiste. Ce phénomène de conservation d'une morphologie relativement involute (caractère pædomorphique) peut être en partie responsable de la taille plus réduite des formes méditerranéennes. Nous verrons plus tard si d'autres phénomènes viennent accentuer cette situation.

#### -Hauteur du flanc (H) :

Elmi (1977, p. 93, fig. 4) met en évidence, grâce à ce paramètre, une rupture dans la lignée des *Hildoceras* entre *H*. *sublevisoni* (pente plus faible) et ses successeurs (pente plus forte).

Au sein de l'espèce *H. sublevisoni*, ce paramètre H fait ressortir une nette opposition entre les populations méditerranéennes et celles du Poitou (fig. III.8).

Les premières (Valdorbia, Burano, Djebel Nador) forment un ensemble



Fig. III.7-Taille de l'ombilic en fonction du diamètre chez les Hildoceras sublevisoni des différents gisements et superposition des droites de régression obtenues.



Fig. III.8-Hauteur du flanc en fonction du diamètre chez les Hildoceras sublevisoni des différents gisements et superposition des droites de régression obtenues.



B. H'/D en fonction de D

homogène de droites quasiment superposables. Leur pente est sensiblement plus forte que celle de la droite tracée pour les individus du Poitou. Pour ce paramètre, le changement de pente au cours de la croissance est beaucoup moins net que pour l'ombilic (O). La hauteur du tour en fonction du diamètre reste toujours plus faible chez les *Hildoceras sublevisoni* du Poitou, qu'ils soient jeunes ou plus âgés.

Les ammonites du gisement de Sidi Ikreleff n'ont pas fait l'objet de mesures de la hauteur et de l'épaisseur du tour. Fréquemment incluses dans une gangue de calcaire fin et dur, elles n'ont pas été suffisamment dégagées pour apprécier ces paramètres.

#### -Hauteur interne du tour (H') :

La hauteur interne du tour est celle que l'on peut observer sur les sections équatoriales d'ammonites. Elle est totalement indépendante du recouvrement des tours (fig. III.9) et peut donc révéler des différences dans la géométrie des coquilles, qui ne seraient pas observables extérieurement.

Pour montrer l'importance de ce paramètre, trois coquilles théoriques ayant atteint le même diamètre ont été représentées sur la fig. III.9. La coquille 1 sert de référence. Elle a une hauteur H'1 et un ombilic O1. Chaque tour recouvre environ la moitié du précédent. Les coquilles (2) et (3) montrent un ombilic réduit par rapport à la coquille (1), mais chacune avec une géométrie totalement différente. (2) présente un recouvrement des tours identique à (1), mais sa hauteur H'2 devient majorante en fin de croissance. De ce fait, l'augmentation du diamètre est plus rapide, et le nombre de tours de spires plus faible pour un même diamètre. On aboutit aussi à une réduction de l'ombilic sur la coquille (3) en conservant la même hauteur H' que la coquille de référence mais en augmentant le recouvrement des tours. Dans ce cas, le tracé de la spire externe et donc le nombre de tours sont identiques pour (1) et (3); seule la forme du tour diffère et provoque la fermeture de l'ombilic.

Il serait donc intéressant de rechercher si la réduction de l'ombilic observée chez les populations méditerranéennes est due à une simple modification de la forme du tour ou à une modification plus profonde de la géométrie de la coquille. Dans cette optique, quelques mesures de H' en fonction du diamètre D ont été relevées dans les différentes populations (fig. III.10 A). Les populations ne diffèrent pas entre elles avant 20 mm de diamètre. Au-delà, les exemplaires du Poitou montrent un léger ralentissement de la croissance de H' par rapport à D, alors que les autres conservent une pente à peu près constante. Il s'ensuit donc que l'impression d'ombilic plus fermé observé chez les formes méridionales provient en réalité de la tendance à l'ouverture de celui-ci chez les formes du Poitou (à partir de 20 mm de diamètre), par un processus de diminution progressive de la hauteur H' des tours.

Il existe cependant quelques petites variations du paramètre O au sein même des populations méditerranéennes, en particulier entre celles de Sidi Ikreleff et les autres, qui ne sont pas expliquées par la hauteur H'. Afin de mieux mettre en évidence les légers écarts qui peuvent exister entre différentes populations, il est possible de tracer H'/D en fonction de D (fig. III.10 B). Il apparaît alors que ce sont les formes du Djebel Nador qui s'écartent le plus de celles du Poitou, alors qu'au contraire, celles de Sidi Ikreleff et du Djebel Sekika s'en rapprochent davantage.

#### -Epaisseur du tour (E) :

Contrairement aux critères précédents, l'épaisseur du tour ne fait apparaître aucune différence significative entre les populations quelle que soit leur provenance (fig. III.11). Malgré une lacune de mesures aux alentours de 50 mm, les points correspondant aux exemplaires poitevins semblent tout à fait dans le prolongement des nuages de points des formes méditerranéennes.

La seule remarque concerne le gisement de Valdorbia qui présente pour ce caractère une forte variabilité, ce qui est assez étonnant puisque cette population se montrait plutôt homogène pour les précédents caractères.

#### -Conclusion :

Par les paramètres classiques (O, H, E), les différentes populations méditerranéennes ne se distinguent pas entre elles, hormis Sidi Ikreleff qui fournit des individus à ombilic plus ouvert, comparables à taille égale avec ceux du Poitou.



Fig. III.11-Epaisseur du tour en fonction du diamètre chez les Hildoceras sublevisoni des différents gisements et superposition des quatre nuages de points.

Leur enroulement plus lâche, lié à une hauteur du tour H' plus faible, confère aux exemplaires du Poitou une allure serpenticône par opposition aux formes méridionales plus platicônes.

III.1.3.5-Les différents stades de l'ornementation.

Gabilly (1976) a défini et décrit trois stades successifs dans l'ornementation des *H. sublevisoni* du Poitou (voir § III.1.3.1 et pl. 1, fig. 1):

-stade græcum à côtes en chevrons; -stade sublevisoni à côtes faiblement ar-

quées;

-stade Orthildaites à côtes droites.

Bien qu'un peu schématique puisque le passage d'un stade au suivant est progressif, cette définition s'avère assez pratique à utiliser puisqu'elle se rapporte à un caractère (le tracé des côtes) qui varie assez peu d'un individu à l'autre, même chez les formes méditerranéennes.

Chez ces dernières, l'aspect général de la coquille paraît au premier abord très différent de celui des formes étudiées par Gabilly. On y retrouve pourtant les mêmes stades d'ornementation (pl. 2, fig. 6) :

-Le stade græcum est le plus remarquable puisqu'il persiste parfois jusqu'à 25-30 mm de diamètre, c'est-à-dire la plus grande partie de la coquille pour ces exemplaires qui dépassent rarement 40-50 mm de diamètre total.

-Le stade *sublevisoni* est généralement discret; il n'apparaît souvent que sur la loge d'habitation, alors que l'ornementation a justement tendance à perdre de son relief. Chez certains exemplaires qui atteignent une plus grande taille (comme celui figuré par Elmi 1977), ce stade peut se développer plus largement et confère aux coquilles un aspect beaucoup plus proche de celui décrit par Gabilly (1976) pour définir l'espèce.

-Le stade Orthildaites ne semble jamais atteint chez les formes méditerranéennes, sauf peut-être pour les toutes dernières côtes de l'exemplaire cité précédemment.

En fait, les différences concernent essentiellement les moments d'apparition des différents stades ornementaux puisque de tout petits exemplaires comme ceux du Djebel Nador ou de Valdorbia peuvent atteindre le stade *sublevisoni*, alors qu'au même diamètre, les exemplaires du Poitou porteraient encore la livrée græcum.

D'autres petites différences d'ornementation entre les formes méridionales et les autres concernent éventuellement la densité costale (quelquefois élevée chez les petits exemplaires) et l'épaisseur des côtes (souvent plus forte chez les formes du Poitou).

Quelques rares exemplaires d'Italie et d'Algérie montrent encore leur péristome (voir pl. 1, fig. 4 et Elmi 1977, pl. 1, fig. 1 et p. 92, fig. 3). Il est formé d'un rostre ventral peu développé et d'une expansion latérale. De forme pointue, légèrement concave, elle prend naissance au niveau du rebroussement des côtes et est précédée d'une dépression. La double constriction observée par Elmi (1977) correspond sans doute à une légère reprise de croissance avant le développement du péristome adulte définitif. sublevisoni, il est fréquent Chez H. d'observer des cicatrices péristoméales sur la coquille. Elles correspondent aux emplacements des péristomes juvéniles successifs (pl. 1, fig. 4 et 5). Elles forment une expansion latérale nettement moins prononcée et plus arrondie que sur le péristome adulte.

III.1.3.6-Etude du cloisonnement des coquilles.

# - RELATION ENTRE LE NOMBRE DE LOGES ET LE DIAMETRE.

S'il paraît au premier abord évident que, plus le diamètre de la coquille est grand, plus le nombre de loges est élevé, la simple observation des données incite rapidement à se montrer prudent.

- Comparaison des différentes populations :

Pour plus de clarté, il est possible de reporter sur un diagramme le diamètre maximum atteint par le phragmocône en fonction du nombre de loges qui divisent ce phragmocône (fig. III.12 A). Cette opération n'a pas été limitée aux seuls exemplaires à protoconque conservée, qui sont en nombre insuffisant; elle a été étendue à tous ceux dont la conservation correcte laissait supposer qu'il ne manquait pas plus de 2 ou 3 loges au phragmocône pour être complet dans ses tours internes.



Fig. III.12-Diamètre du phragmocône en fonction du nombre de loges.

A. Chez les H. sublevisoni du Djebel Nador et de Sidi Ikreleff (Algérie) et du Poitou (France).

B. Chez les *H. sublevisoni* de Valdorbia et du Burano (Italie) (petits carrés noirs en surimposition sur les données précédentes).

Dans l'absolu, seuls les individus adultes devraient être présents sur ce genre de représentation. Dans la pratique, étant donné la difficulté à discerner les jeunes des adultes, cette distinction n'a pu être faite.

Malgré cette approximation, le diagramme fait apparaître trois lots distincts, représentant les populations du Djebel Nador (Algérie), de Sidi Ikreleff (Algérie) et du Poitou (France). Ils se recouvrent faiblement entre eux et on peut remarquer que c'est surtout le diamètre final du phragmocône, plus que le nombre de loges, qui sépare ces trois lots.

Si on replace les deux populations italiennes de Valdorbia et de Burano sur le diagramme précédent (fig. III.12 B), leurs points se répartissent à peu près partout, aussi bien avec ceux du Djebel Nador que de Sidi Ikreleff, ou même du Poitou.

La population du Djebel Nador est caractérisée par les plus petits diamètres. Celle de Sidi Ikreleff comprend des individus de taille sensiblement plus grande, mais le nombre de loges reste comparable à celui de la population précédente, si bien qu'à diamètre identique (par exemple, 20 mm), les individus de Sidi Ikreleff auront moins de loges (entre 18 et 30 loges) que ceux du Djebel Nador (entre 30 et 50 loges). Les exemplaires du Poitou sont peu représentés dans les petits diamètres mais, là encore, on remarque sans peine que la grande taille n'est pas liée à une augmentation du nombre de loges. Pour des ammonites ayant entre 40 et 50 loges, le diamètre du phragmocône est de l'ordre de 10-30 mm au Djebel Nador, 30-45 mm au Sidi Ikreleff et 50-65 mm dans le Poitou.

Ces différences peuvent avoir deux explications :

-soit le cloisonnement montre une densité croissante des formes du Poitou vers celles du Djebel Nador;

-soit le nombre de tours de spires est plus faible chez les formes du Poitou et va en augmentant chez les formes de Sidi Ikreleff et du Djebel Nador.

L'étude des espaces intercloisonnaires qui est menée plus loin dans ce travail montre que le cloisonnement n'est pas plus dense chez les petits exemplaires méditerranéens que chez les grands exemplaires du Poitou; la tendance serait même plutôt inverse.

L'étude du nombre de tours de spire (fig. III.13) montre par contre qu'à diamètre égal, les formes du Djebel Nador ont fabriqué davantage de tours que celles du Poitou. En fin de croissance, ces deux groupes montrent une différence de nombre de tours bien moins importante que leur différence de diamètre ne le laissait supposer.

Cette augmentation plus rapide du nombre de tours chez les exemplaires du Djebel Nador semble contradictoire avec les observations concernant la hauteur H' du tour. En effet, ces petits exemplaires montrent aussi une croissance plus rapide de H' en fonction de D que leurs homologues du Poitou. De ce fait, on aurait pu s'attendre à ce que leur nombre de tours soit plus faible.



Fig. III.13-Nombre de tours de spire en fonction du diamètre mesuré chez les exemplaires du Djebel Nador (Algérie) et du Poitou (France).

En réalité, il est probable que cette apparente contradiction trouve une explication dans le tout premier stade de développement des ammonites : la protoconque. Bien que la conservation des protoconques soit très médiocre chez les exemplaires du Poitou, il semble que leur taille soit bien supérieure à celle des exemplaires méditerranéens en général. Si cette différence était confirmée, au même diamètre qu'une protoconque du Poitou, une ammonite du Djebel Nador possèderait déjà une avance d'un tour de spire (avec un certain nombre de cloisons).

La plus grande dispersion des points correspondant aux exemplaires d'Italie (Valdorbia et Burano) sur la fig. III.12 B provient de la taille moins uniforme des ammonites, avec quelques exemplaires assez grands au Burano.

-Comparaisons au niveau individuel:

Pour quelques individus bien conservés, le diamètre du phragmocône est mesuré au niveau de chaque loge. Ces données permettent de tracer, individu par individu, la courbe de croissance du diamètre en fonction du numéro de loges (fig. III.14). Ces courbes peuvent être approchées par des exponentielles; les coefficients de corrélation sont toujours compris entre 0,97 et 0,99. Cependant, la fin de chaque courbe de croissance a tendance à s'éloigner de l'exponentielle théorique. Cette divergence est souvent progressive (exemplaires du Poitou et du Djebel Nador), mais se manifeste parfois de façon soudaine chez certains exemplaires comme ceux de Sidi Ikreleff ou de Burano.

Cet infléchissement du diamètre en fonction du numéro de loge peut être causé soit par une modification de l'enroulement de la coquille (diminution de H' qui induit une fermeture de l'ombilic), soit par une modification du cloisonnement (resserrement des cloisons). Chez les exemplaires du Poitou, l'ombilic montre une tendance à l'ouverture (et non une fermeture). Chez ceux d'Italie et d'Algérie, il reste stable tout au long du développement. C'est donc le cloisonnement qui est responsable de cette rupture dans la croissance de l'ombilic en fonction du numéro de loge.

La comparaison de ces courbes entre elles permet de constater que les individus du Djebel Nador montrent les pentes les plus faibles, et ceux de Sidi Ikreleff au contraire les pentes les plus fortes pour les gisements méditerranéens. Les exemplaires de Valdorbia et Burano fournissent des courbes évoluant entre ces deux extrêmes.

Les quatre exemplaires du Poitou semblent assez variables pour ce caractère. Certains présentent une croissance du diamètre en fonction du numéro de loge semblable à celle des individus méditerranéens, mais beaucoup plus longue. D'autres montrent une croissance sensiblement plus rapide.

### -ETUDE DES ESPACES INTERCLOISON-NAIRES :

Mesurés au niveau de chaque loge de la coquille, les espaces intercloisonnaires peuvent être exprimés soit en fonction du diamètre pris au milieu de la loge considérée, soit en fonction du numéro de cette loge, soit en fonction de tout autre paramètre mesuré ou calculé.

Dans des travaux antérieurs, Vogel (1959) a mesuré les espaces intercloisonnaires en fonction d'un paramètre W = hauteur + épaisseur du tour, alors que Wendt (1971) a utilisé le diamètre.



Fig. III.14-Courbes de croissance individuelles du diamètre en fonction du numéro de loge pour quelques exemplaires bien conservés dans les différents gisements. Comparaison avec des courbes exponentielles théoriques. Noter la forme particulière de la courbe de l'exemplaire BU.T.4(2) du Burano, qui semble en fait constituée d'une succession de portions d'exponentielles.

Après avoir personnellement employé deux méthodes, le diamètre et les numéros de loges, j'ai finalement opté pour la deuxième. En effet, au cours des mesures, il est apparu très vite que le diamètre était trop dépendant de la géométrie de la coquille et plus spécialement de H'. Des coquilles de même diamètre peuvent avoir eu un taux de croissance et, comme nous l'avons vu précédemment, un nombre de tours différents. Ce sont précisément ces éventuelles différences de taux de croissance qu'il faut mettre en évidence. J'ai donc choisi de représenter les espaces intercloisonnaires en fonction des numéros de loges.

Cette méthode sous-entend que l'on considère que l'espacement cloisonnaire est déterminé par la vitesse de croissance à l'ouverture (qui peut varier) et non par le rythme de fabrication des cloisons (que l'on suppose rester inchangé). Ce n'est certes qu'une hypothèse de travail. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de vérifier si ce rythme est stable ou non. Stable ne signifie pas forcément que la période séparant la sécrétion de deux cloisons est constante. Comme chez le nautile actuel, il pourrait s'agir d'une loi exponentielle (cf. § I.2.1). Stable signifie plutôt que cette loi ne changerait pas au cours de la vie de l'animal (ce qui reste à prouver chez le nautile comme chez les ammonites) et serait peu variable entre les individus comparés. Il semblerait tout de même que le premier paramètre touché par une modification, même brève et légère, l'environnement soit le taux de croissance à l'ouverture, alors que le rythme de fabrication des cloisons pourrait tout au plus être affecté par un changement intense et durable du milieu (cf. expériences de sousnutrition prolongée chez la seiche par Boletzky 1974, et différences de taux de croissance observées entre nautiles élevés en aquarium et nautiles dans leur milieu naturel).

Cette méthode présente donc un certain risque, celui de renconter, sans les reconnaître, des ammonites dont le rythme de sécrétion des cloisons est altéré. La numérotation de leurs loges n'aurait alors plus la même signification que pour les autres, et les courbes correspondantes se trouveraient décalées.

Ce risque me paraît moins grave que l'utilisation du diamètre qui ne peut plus être considéré comme un paramètre permettant d'apprécier précisément le degré de développement d'une ammonite.

En général, en présence d'une ammonite de petite taille par rapport à son espèce, on recherche d'abord des caractères de microconque. Comme, dans certains cas, le dimorphisme est peu marqué, ces caractères sont imprécis et leur reconnaissance assez subjective. Si on ne les retrouve vraiment pas, on conclut alors prudemment que l'individu doit être juvénile. Cette démarche, très fréquemment appliquée aux petits *Hildoceras* téthysiens, n'est pas satisfaisante.

Nous savons que le dimorphisme de l'espèce *Hildoceras sublevisoni* n'est pas clairement établi, sans doute parce que très discret.

Dans un premier temps, j'ai choisi de faire abstraction de cet éventuel dimorphisme dans les études du cloisonnement. Si, au sein d'une même population, deux styles de cloisonnement apparaissent, il sera alors temps de voir s'il est possible de les expliquer par un dimorphisme.

# Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge.

Pour chacun des gisements étudiés, les résultats seront donnés d'abord pour les exemplaires bien conservés pour lesquels la loge 0 correspond à la protoconque, et ensuite pour l'ensemble des individus pour lesquels la loge 0 correspond à un diamètre de 6 mm (voir § II.3.1).

## <u>P OI T OU</u>

• Individus bien conservés :

Quatre exemplaires sont représentés sur des diagrammes individuels (fig. III.15 et pl. 1, fig. 2 et 3) qui permettent d'observer l'évolution du cloisonnement au cours de l'ontogenèse.

Trois phases peuvent être distinguées:

-La première phase couvre les 15 à 25 premières loges. Les cloisons sont irrégulièrement espacées. Les angles varient beaucoup d'une loge à l'autre (amplitude de variation de l'ordre de 20 degrés) mais, en moyenne, ils sont élevés (jusqu'à plus de 60 degrés). Cet épisode, appelé <u>phase juvénile</u>, se termine par une chute assez brutale de l'angle intercloisonnaire.

-La seconde phase est beaucoup plus longue (50 à 70 loges). Par opposition à la précédente, les cloisons sont régulièrement espacées et les angles intercloisonnaires se stabilisent à une valeur moyenne de 20-25 degrés. L'amplitude de variation est généralement inférieure à 10 degrés, le plus souvent de l'ordre de 1 à 3 degrés d'une loge à la suivante. Cette phase a été nommée <u>phase</u> submature.

-La dernière phase consiste en un rapprochement des dernières cloisons, observable de façon nette sur l'exemplaire Hild 7 et, dans une moindre mesure, sur Hi 5. Il s'agit en fait du phénomène du rapprochement terminal des cloisons, dû au ralentissement de la croissance de la coquille, et caractérisant l'état adulte chez une ammonite. Faisant référence à cet état, cette phase a été appelée <u>phase mature</u>.



Fig. III.15-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour quatre exemplaires bien conservés du Poitou (France).



Fig. III.16-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires d'H. sublevisoni du Poitou.

• Ensemble des individus :

La faible lisibilité du diagramme regroupant l'ensemble des exemplaires du Poitou (fig. III.16) provient du fort recouvrement des courbes et ce, malgré l'incertitude due au système de numérotation. Il est cependant possible de reconnaître la phase juvénile au cours de laquelle les angles intercloisonnaires varient beaucoup au sein d'un même individu, ainsi qu'entre les différents individus. Puis les angles se stabilisent à 20 degrés de moyenne. Pour deux exemplaires (Hi 17 et Hi 40), cette stabilisation semble s'être effectuée assez tôt (vers la loge 0). Elle est effective pour l'ensemble des individus à partir de la loge 10. Au-delà commence la phase submature. Hormis les deux exemplaires cités dans le paragraphe précédent (Hi 5 et Hild 7), aucun autre ne semble avoir atteint le stade mature.

# <u>ITALIE (VALDORBIA ET</u> BURANO)

#### • Exemplaires bien conservés :

Des diagrammes individuels sont présentés pour 5 individus (fig. III.17). S'ils sont bien conservés au niveau de la protoconque, certains n'ont en revanche pas atteint un grand nombre de loges. C'est le cas de 38i(15) de Valdorbia (30 loges) et de Bu.T.5(1') (23 loges). L'exemplaire Bu.T.5(7) dépasse 50 loges, mais il existe hélas une lacune d'observation dans le début de la coquille. Seuls deux exemplaires (38i(8) de Valdorbia et Bu.T.4(2) de Burano) se prêtent bien à l'observation de l'évolution du cloisonnement. Il débute par une succession de loges irrégulièrement espacées. L'angle oscille entre 20-25 degrés et 60 degrés. Cet épisode, qui ressemble fort à la phase juvénile décrite précédemment pour les exemplaires du Poitou, couvre 25 loges chez l'exemplaire de Valdorbia et 32 loges chez celui de Burano. Lui succède une courte phase durant laquelle l'angle intercloisonnaire oscille faiblement autour de 20 degrés. Cette phase couvre seulement 10 à 12 loges chez\_ces deux exemplaires, et 17 chez Bu.T.5(7). Elle peut être assimilée à la phase submature. Aucun de ces 5 individus ne montre de phase mature.

La principale différence entre les H. sublevisoni d'Italie représentés sur ces diagrammes et ceux du Poitou concerne les durées respectives des phases juvéniles et submatures (la phase mature n'étant de toutes façons que rarement et médiocrement exprimée, même chez les exemplaires du Poitou) : la phase juvénile paraît ici sensiblement plus longue, mais la phase submature plus courte. Voyons maintenant si ces caractères se vérifient sur l'ensemble des individus des populations de Valdorbia et Burano.

• Ensemble des individus :

Les diagrammes regroupant les populations de Valdorbia et de Burano (fig. III.18) présentent un aspect très enchevêtré en raison du nombre d'individus figurés. Les seules informations que l'on puisse en tirer sont, d'une part, la confirmation de la variabilité et de la moyenne élevée de l'angle intercloisonnaire pour tous les individus au cours de la phase juvénile et, d'autre part, la transition entre phases juvénile et submature qui s'effectue entre les loges numérotées 0 et 10. Cet écart de 10 loges au plus entre certains exemplaires peut être due à une variabilité au sein de la population ou bien à l'imprécision du système de numérotation qui induit des décalages entre les courbes.

Il arrive qu'un espace intercloisonnaire anormalement large survienne au cours de la phase submature. On pourrait supposer qu'une cloison a accidentellement disparu au cours de la fossilisation,







Fig. III.18-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires du Burano et de Valdorbia (Italie).

créant ainsi un espace double. En fait, on peut aisément vérifier, sur l'extérieur du fossile (puisqu'il s'agit de moules internes), l'absence de ligne de suture à cet endroit qui atteste qu'il s'agit bien d'une seule grande loge.

J'ai tiré de ces deux populations quelques courbes individuelles parmi les plus complètes bien que la protoconque ne soit pas conservée (fig. III.19). Elles illustrent l'aspect variable de la phase juvénile avec des oscillations de grande amplitude d'une loge à la suivante (exemplaires Bu.T.5(2) et 38i(8)) ou portant sur des groupes d'une dizaine de loges (exemplaire Bu.T.5(4')). Deux des individus figurés (Bu.T.5(4') et 37(1)) montrent un net resserrement des six dernières cloisons. Il peut, sans trop de risques, être interprété comme un signe de maturité puisqu'il intervient après une phase de relative stabilité de l'espace

intercloisonnaire et ne peut donc pas être confondu avec la fin de la phase juvénile. Ces deux exemplaires atteignent les diamètres respectifs de 24 et 32,3 mm. Leur loge d'habitation, longue de 2/3 de tour, est presque totalement conservée, bien que le péristome manque.

#### ALGERIE: DJEBEL NADOR

#### • Exemplaires bien conservés :

Les cinq exemplaires dont la protoconque est conservée montrent tous une phase juvénile bien développée (jusqu'à plus de 30 loges), comparable à celle observée chez les ammonites italiennes (Fig. III.20). La phase submature n'est clairement mise en évidence que sur l'individu Vc5'(8), avec une succession de 18 loges de largeur régulière (amplitude de variation de l'angle inférieure à 10 degrés).



Fig. III.19-Quelques courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la figure III.18.





Fig. III.21-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires du Djebel Nador (Algérie).



Fig. III.22-Quelques courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la figure III.21.

54

Sur l'exemplaire Vc5'(7), la limite entre phases juvénile et submature est tout à fait approximative. De même sur l'exemplaire Vc9'(8), la phase submature ne montre pas la stabilité habituelle. Les deux autres (Vc5'(12) etVc10(18)) n'ont pas survécu à la transition phase juvénile/phase submature. Seul Vc9'(8) montre une phase mature, marquée par une chute de l'angle intercloisonnaire jusqu'à une valeur minimum de 12 degrés. Son diamètre (loge d'habitation comprise) est de 23,5 mm.

#### • Ensemble des individus :

Le regroupement de tous les individus (Fig. III.21) fait apparaître une moyenne de l'angle au cours de la phase juvénile légèrement inférieure à celle que l'on pouvait observer chez les populations italiennes. Excepté cette différence, les différentes phases du cloisonnement sont comparables en Italie et au Djebel Nador. La transition phase juvénile/submature s'effectue toujours aux environs de la loge 10. Il semble exister chez ces populations méditerranéennes une dilatation de la phase juvénile à cloisonnement irrégulier au détriment de la phase submature à cloisonnement régulier.

Quelques courbes individuelles ont été extraites de cet ensemble (fig. III.22). Vc9'(3) présente une phase submature couvrant 26 loges. C'est le maximum observé pour cette population.

# AUTRES GISEMENTS ALGERIENS (SIDI IKRELEFF et DJEBEL SEKIKA)

• Exemplaires bien conservés :

Deux exemplaires seulement ont permis d'observer le cloisonnement depuis la protoconque dans le gisement de Sidi Ikreleff (fig. III.23). Ils montrent une phase juvénile bien caractéristique portant sur 26 et 30 loges, avec des angles intercloisonnaires atteignant 60 et 70 degrés. Ces deux individus sont morts juste après la transition phase juvénile/phase submature.

Les trois exemplaires du gisement du Djebel Sekika, tous conservés avec leur protoconque, ont une phase juvénile présentant les mêmes caractéristiques, suivie d'une phase submature de 15 à 20 loges.

• Ensemble des individus :

La conservation médiocre des tours internes de nombreuses ammonites de Sidi Ikreleff ampute les courbes du cloisonnement de la plus grande partie de la phase juvénile (Fig. III.24). Les deux exemplaires munis de leur protoconque ainsi que quelques autres possédant des tours internes bien conservés permettent néanmoins de supposer que cette phase juvénile a une extension à peu près comparable, voire légèrement supérieure à celle des autres exemplaires méditerranéens (Valdorbia, Burano et Djebel Nador), c'est-à-dire d'une trentaine de loges.



Fig. III.24-Superposition des courbes d'angle intercloisonnaire pour l'ensemble des exemplaires de Sidi Ikreleff (Algérie).





Fig. III.23-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 5 exemplaires bien conservés de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika (Algérie).

Par contre, après la baisse brutale de l'angle intercloisonnaire marquant la fin de cette phase (toujours située aux environs de la loge n°10), débute une phase submature couvrant 20 à 40 loges, donc sensiblement plus longue que chez les populations méditerranéennes, mais à oscillations relativement marquées. Les angles fluctuent en effet entre 15 et 35 degrés.

Quelques courbes individuelles (fig. III.25) montrent les lacunes d'observation importantes concernant le début du cloisonnement mais illustrent bien le plus grand développement de la phase submature dans cette population de Sidi Ikreleff.

Aucun exemplaire, que ce soit de Sidi Ikreleff ou du Djebel Sekika, ne présente de signe de maturité du cloisonnement. Leur diamètre (avec la loge d'habitation) est pourtant nettement supérieur à celui des autres exemplaires méditerranéens et peut dépasser 50 mm.



Fig. III.25-Deux courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la fig. III.24.

## <u>CONCLUSION</u>

L'étude de ces diverses populations d'*Hildoceras sublevisoni* de provenances différentes permet de tirer quelques conclusions plus générales concernant le cloisonnement de la coquille chez cette espèce.

-La subdivision en phases semble assez valable pour l'ensemble de ces populations, mais permet aussi de les distinguer les unes des autres selon la durée de chaque phase et son amplitude de variation. Les exemplaires du Poitou se caractérisent par une phase juvénile realtivement courte par rapport à la phase submature. Au contraire, les exemplaires méditerranéens (tous gisements confondus) montrent une phase juvénile plus longue et aussi plus marquée puisque l'angle intercloisonnaire est en moyenne légèrement plus grand. Proportionnellement, la phase submature paraît plus courte. Parmi les populations méditerranéennes, celles de Sidi Ikreleff et du Djebel Sekika diffèrent des autres par leur phase submature plus longue, ajoutée à leur diamètre plus grand. Elles se rapprochent par là des formes du Poitou.

-L'observation des courbes individuelles montre le danger de l'utilisation du critère de resserrement des cloisons pour qualifier le stade adulte, particulièrement chez les petites formes méditerranéennes. En effet, si l'ammonite meurt en fin de phase juvénile, le rapprochement marqué des cloisons à ce niveau peut facilement passer pour un critère de stade adulte. Par précaution, ce critère ne devrait être utilisé que lorsque l'on est en mesure d'observer la quasi-totalité du cloisonnement, afin de bien faire la part des choses entre la chute de l'angle intercloisonnaire en fin (ou en cours) de phase juvénile et le véritable rapprochement terminal des cloisons, d'ailleurs peu marqué chez les H. sublevisoni, qu'ils soient grands ou petits.

-On peut essayer de tracer une courbe-type de l'évolution ontogénétique du cloisonnement chez *H. sublevisoni* quelle que soit son origine géographique (Fig.III.26). Tous les individus ne suivent pas scrupuleusement ce schéma, loin de là, mais on retrouve quelques constantes.



Fig. III.26-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement chez Hildoceras sublevisoni.

## Angles intercloisonnaires exprimés sous forme de courbes cumulatives.

Pour visualiser l'ensemble des populations sur un même diagramme en évitant l'enchevrêtrement des courbes, il est possible de représenter le cloisonnement sous forme d'angles cumulés en fonction du numéro de loge (fig. III.27). Ce type de courbe n'a plus pour objet de montrer les différentes phases du cloisonnement et les valeurs des angles qui les caractérisent, mais illustre davantage le taux de croissance de la coquille par l'intermédiaire de la pente des courbes.

Toutes les courbes débutent par une pente assez forte mais, chez les exemplaires du Poitou, elle s'atténue rapidement. Au contraire, pour toutes les localités d'Italie et d'Algérie, la pente reste accentuée, surtout pour les gisements algériens de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika.

La population du Poitou est donc caractérisée par une croissance de la coquille plus lente que celle des populations méditerranéennes (Fig.III.28). En fait, la différence provient essentiellement de l'allongement, chez ces dernières, de la phase dite juvénile qui est la période au cours de laquelle la coquille croît le plus rapidement, quoiqu'irrégulièrement. La relative brièveté de la phase juvénile provoque chez les exemplaires du Poitou un léger retard de croissance qu'ils ne rattrappent que parce que la croissance lente mais régulière de la phase submature dure plus longtemps. Les exemplaires de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika, qui montrent la croissance la plus rapide, cumulent les effets d'une phase juvénile durable (comme toutes les

populations méditerranéennes) et d'une phase submature relativement longue.

## Comparaison du cloisonnement d'Hildoceras sublevisoni avec celui du nautile.

Même si le nautile n'est pas le meilleur modèle de comparaison pour l'étude des coquilles d'ammonites, c'est en tous cas un modèle vivant sur lequel les variations du cloisonnement peuvent être rapportées à des évènements précis et connus du cycle de vie de l'animal.

Ne disposant pas de véritables coquilles de nautiles, j'ai effectué des mesures d'angles sur des figurations (Landman 1982, Landman *et al.* 1983, Saunders 1983 et Maigret 1990).

Ces mesures ont été reportées, comme pour les ammonites, sur des diagrammes en fonction du numéro de loge (fig. III.29). Le cloisonnement débute par quelques loges largement espacées (60 à 80 degrés), puis l'angle chute brutalement pour se stabiliser autour de 20-25 degrés à partir de la 5ème loge chez Eutrephoceras dekayi (nautile fossile du Crétacé) et à partir de la 7ème loge chez Nautilus actuel. Ce changement d'espacement des cloisons chez les nautiles est clairement lié à l'éclosion de l'œuf. Après cet évènement, les loges se succèdent à peu près régulièrement, avec cependant des petites oscillations de 5 à 10 degrés. Chez les trois exemplaires adultes considérés, la maturité se manifeste dans le cloisonnement par un léger rapprochement des deux derniers septa. N. pompilius atteint ce stade à 33 loges, alors que N. belauensis l'atteint à 36 loges, ce qui rejoint les observations

58



Fig. III.27-Evolution de l'angle intercloisonnaire au cours de l'ontogenèse, exprimé sous forme de courbes cumulatives :

59

A. Chez les populations méditerranéennes de Valdorbia et du Burano (Italie), du Djebel Nador, Sidi Ikreleff et Djebel Sekika (Algérie).

B. Chez les exemplaires du Poitou (France).

Fig. III.28-Comparaison entre les courbes cumulatives de l'angle intercloisonnaire des différents gisements.



Fig. III.29-Courbes de l'angle intercloisonnaire mesuré en fonction du numéro de loge chez quelques espèces de nautiles actuels et fossiles.

de Landman & Cochran (1987) concernant les différences de taux de croissance et de durée de vie entre ces deux espèces actuelles (voir p. 15).

Les analogies avec le cloisonnement de *Hildoceras sublevisoni* sont frappantes. Elles concernent aussi bien l'allure générale du cloisonnement (une phase à angles élevés suivie d'une phase à angles plus faibles) que les valeurs d'angles atteintes (50 à 80 degrés pour la première phase, 20-25 degrés ensuite). Le stade mature, déjà discret chez les *Hildoceras sublevisoni*, l'est encore davantage ici.

Une remarque s'impose concernant la chute brutale de l'angle intercloisonnaire chez Nautilus : elle n'est pas provoquée par l'éclosion, mais l'éclosion lui succède immédiatement. Le jeune quitte donc l'œuf après que sa croissance se soit ralentie. Ce ralentissement peut être une conséquence de l'épuisement des réserves vitellines de l'œuf.

III.1.3.7-Interprétations des variations observées dans le cloisonnement des coquilles d'*Hildoceras sublevisoni*.

#### INTERPRETATION DES DIFFERENTES PHASES DU CLOISONNEMENT.

Pousser plus loin la comparaison entre les phases du cloisonnement des nautiles et des ammonites me paraît risqué. Il faudrait alors supposer que la trentaine de loges secrétée pendant la phase dite juvénile de ces dernières appartient à la vie embryonnaire (dans l'œuf), ce qui est difficilement concevable. On peut tout de même rechercher quelles causes ont pu avoir les mêmes effets sur les coquilles d'ammonites que l'éclosion chez le nautile.

Chez les ammonites, il n'existe aucune certitude concernant le nombre de cloisons déjà fabriquées au moment de l'éclosion. Sans doute est-il variable selon les espèces ou les genres. Chez Hildoceras sublevisoni, cet évènement ne laisse pas de trace évidente dans le cloisonnement. Il est peut-être masqué par les irrégularités qui affectent le début de la croissance. La fin de la phase juvénile semble en tous cas être un épisode plus marquant pour ces ammonites que leur éclosion. Cet épisode ne se produit pas à un nombre de loges précis mais les écarts entre individus d'une même population n'excèdent pas 10 loges. Ce n'est donc pas vraiment aléatoire. L'état qui précède et l'état qui succède à cet évènement sont différents. Il ne s'agit donc pas d'un stress temporaire, mais d'un changement définitif. Diverses explications sont possibles .

- On peut envisager une migration qui conduirait les adultes dans des lieux de vie où règneraient des conditions écologiques différentes, ce qui aurait pour effet de modifier le taux de croissance de la coquille (R.A. Hewitt, comm. pers.). Ces changements de milieu de vie sont largement répandus chez les céphalopodes actuels. Ils provoquent une ségrégation entre individus jeunes et adultes. Dans la plupart des gisements étudiés ici (Valdorbia, Burano, Djebel Nador), on trouve simultanément des ammonitelles, des individus morts pendant ou en fin de phase juvénile, des individus au stade submature et quelques individus totalement adultes. Dans le Poitou, les ammonitelles sont absentes et les 10 exemplaires étudiés sont morts au stade submature ou mature. Dans les populations de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika, tous les stades sont représentés, hormis le stade mature. Ce fréquent mélange des classes d'âge, s'il correspond vraiment à une situation ayant existé, n'est guère compatible avec une migration des adultes, sauf si les gisements en question correspondent à des lieux de reproduction où les adultes reviennent après y être nés.

- La cause du changement qui affecte le cloisonnement à la fin de la phase juvénile peut aussi être strictement interne, comme une modification du métabolisme. On sait par exemple que la taille et le poids des organes sexuels représentent une proportion importante du corps des céphalopodes. La mise en place des gonades et leur maturation constituent probablement un investissement énergétique prioritaire, propre à défavoriser la croissance d'autres parties du corps. Il est d'ailleurs possible que la reproduction n'ait lieu qu'une fois la coquille adulte achevée. Les modifications de taille, de forme et surtout de l'ouverture de la loge d'habitation de l'adulte sont vraisemblablement liées à la présence et à l'activité des organes sexuels. La fin de la croissance de la coquille ne signifie pas nécessairement que l'animal est destiné à mourir prochainement (cf. le nautile actuel, par exemple) mais peut indiquer que toute l'énergie disponible va être allouée à la fabrication des gamètes, par exemple. On pourrait envisager que le ralentissement de la croissance en fin de phase juvénile corresponde au début de mise en place des glandes sexuelles, et que la phase mature du cloisonnement corresponde quant à elle à l'acquisition de la maturité sexuelle.

- Il n'est pas exclu que des modifications fonctionnelles importantes, comme celles ayant trait à la reproduction, s'accompagnent de quelques changements du mode de vie et que plusieurs des hypothèses décrites ici soient liées.

#### INTERPRETATION DES VARIATIONS OBSERVEES ENTRE LES DIFFERENTES POPULATIONS.

Les phases que l'on peut distinguer dans le cloisonnement d'*Hildoceras* sublevisoni, quelle que soit leur signification, montrent d'intéressantes variations selon les gisements. Elles concernent quelquefois l'intensité des variations de l'angle intercloisonnaire, mais surtout la durée des différentes phases (fig. III.30).

Cette notion de durée est en fait un abus de langage. Il faudrait plutôt parler de l'extension de ces phases. L'unité en est le nombre de loges et non une unité de temps. Cependant, il est probable qu'une relation directe existe entre le nombre de loges et le temps, même si elle n'est pas connue.

De telles variations affectant le cloisonnement font toujours réapparaître le même dilemne : est-ce le rythme de sécrétion des cloisons qui change (auquel cas les durées respectives des phases pourraient être identiques dans tous les gisements, malgré les apparences) ou est-ce vraiment la durée des différentes phases qui varie? Nous avons vu que l'hypothèse de travail la plus simple et la plus plausible d'après les connaissances actuelles (§ II.1) suggère que les variations de densité cloisonnaire sont plus probablement liées au taux de croissance à l'ouverture de la coquille qu'au rythme de fabrication des cloisons. Selon cette hypothèse, le passage d'une phase à une autre est la conséquence d'une modification de la vitesse de sécrétion de coquille à l'ouverture : ralentissement marqué entre phase juvénile et phase submature, ralentissement encore au passage à la phase mature. Ainsi, les variations d'extension des phases entre les populations seraient liées à des décalages des moments où s'effectuent ces ralentissements successifs de croissance.

Dans le Poitou, la phase juvénile à cloisonnement lâche et irrégulier couvre 20 loges, soit environ 1/4 du phragmocône, le reste étant occupé par des phases à cloisonnement dense.

A l'opposé, dans les populations algériennes de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika, la phase juvénile couvre plus de 30 loges, soit les 2/3 du phragmocône. Certes, la longueur de la phase submature n'est pas connue avec certitude puisqu'elle n'est pas limitée par la phase mature.



Fig. III.30-Comparaison de l'extension des trois phases du cloisonnement chez les *H. sublevisoni* des quatre groupes de gisements.



Fig. III.31-Comparaison du cloisonnement de 4 ammonites provenant des 4 groupes de gisements étudiés.
Chaque case noire ou blanche représente une loge de la coquille. La largeur de chaque case est proportionnelle à la taille de la loge correspondante (mesurée en degrés d'angle). La longueur totale des rubans représente la somme cumulée des angles intercloisonnaires. Celle-ci est indiquée à côté de chaque ruban.

Il est impossible de reconnaître s'il manque beaucoup de loges avant d'atteindre la phase mature ou si la maturité est atteinte sans qu'une telle phase s'individualise vraiment dans le cloisonnement. Le seul fait connu et certain est la remarquable longueur du stade juvénile à croissance supposée rapide.

Entre ces deux extrêmes, les petites ammonites des Apennins et du gisement du Djebel Nador montrent une phase juvénile à peine plus longue que dans le Poitou mais, compte-tenu du faible nombre de loges, elle couvre tout de même la moitié du phragmocône. La réduction du nombre de loges (et donc probablement de la durée de vie) chez ces populations se fait au grand détriment de la phase submature, alors que la phase juvénile est intacte, voire même légèrement allongée. Un tel aménagement avait certainement un effet direct sur le cycle de vie et sur la reproduction. La maturité de la coquille était atteinte à un nombre de loges moitié moins grand que dans le Poitou, ce qui indiquerait un cycle de vie moitié moins long. Si la maturité de la coquille correspond peu ou prou à l'acquisition de la maturité sexuelle, les ammonites de Valdorbia, Burano et Djebel Nador ont pu se reproduire à une taille bien inférieure et à un âge nettement plus précoce que celles du Poitou.

Une représentation commode pour comparer le cloisonnement de plusieurs ammonites est celle adoptée par Dommergues (1988). Le phragmocône de chaque ammonite est représenté sous forme d'un ruban bicolore (fig. III.31). Chaque loge est représentée par une case de taille proportionnelle à l'espace entre les deux cloisons qui délimitent cette loge (ici, cet espace est mesuré en degrés d'angle). La longueur totale de chaque ruban correspond donc à la somme cumulée des angles intercloisonnaires.

Cette représentation a l'avantage de mettre simultanément en évidence:

-les différences d'extension des phases du cloisonnement,

-l'opposition entre l'irrégularité de la phase juvénile (cases de taille très variables) et la régularité de la phase submature (petites cases de tailles sensiblement identiques),

-les différences de longueur de tube de coquille.

Ce genre de représentation ne permet par contre pas de comparer un grand nombre d'ammonites entre elles. C'est pourquoi j'ai d'abord comparé l'entension moyenne des diverses phases du cloisonnement chez tous les exemplaires des gisements étudiés (fig. III.30), avant de passer à cette représentation plus précise pour un seul exemplaire de chaque groupe de gisements. Ces quatre exemplaires ont été choisis pour leur bonne conservation (protoconque préservée) et afin d'illustrer au mieux les caractéristiques des populations telles qu'elles ont été mises en évidence sur la figure III.30. Ils ne sont cependant pas parfaits et seul celui du Djebel Nador possède une phase mature.

La somme cumulée des angles, indiquée à l'extrêmité de chaque ruban, montre que l'exemplaire du Djebel Sekika atteint un total supérieur à l'exemplaire du Poitou bien que son diamètre soit nettement inférieur (phragmocône de 37 mm de diamètre contre 99 mm pour celui du Poitou). De la même façon, les individus de Valdorbia et du Djebel Nador atteignent des valeurs relativement élevées vu leur faible taille (diamètres respectifs de 27 et 17 mm).

## CONCLUSIONS DE L'ETUDE DU CLOISONNEMENT DE LA COQUILLE D'HILDOCERAS SUBLEVISONI.

L'étude du cloisonnement confirme bien le caractère particulier des populations d'*H. sublevisoni* de la marge sud de la Téthys occidentale.

Cette particularité consiste en une coquille de petite taille dont la croissance est légèrement modifiée par rapport à celle des exemplaires de la plate-forme NW-européenne. Ces modifications ne sont pas très profondes si bien que l'allure générale du cloisonnement reste la même chez la grande majorité des individus observés, quelle que soit leur provenance. Elle est en outre suffisamment différente du cloisonnement des autres *Hildoceras* (voir paragraphe suivant) pour que l'appartenance des petites formes méditerranéennes à l'espèce *H. sublevisoni* ne soit pas remise en cause par ce critère.

Cependant, au sein même de cet ensemble de populations d'*H. sublevisoni* étudié dans ce travail, les légers décalages observés ont pu avoir des conséquences importantes.

Hormis la petite taille, les populations méditerranéennes possèdent en commun une phase juvénile en moyenne légèrement plus longue. Ce caractère est encore accentué par le fait que, durant cette phase, leur taux de croissance (illustré par les angles intercloisonnaires) est très irrégulier, atteignant parfois des valeurs de très loin supérieures à la moyenne. Dans l'ensemble, les formes méditerranéennes montrent une croissance juvénile plus rapide que leurs homologues NW-européens. La longueur du tube de coquille fabriqué pendant cette période est plus grande, et il est probable que si ce caractère n'était pas compensé par la petite taille de la protoconque, les formes méridionales n'auraient pas une taille aussi différente de celle des autres.

Autre point commun à ces populations sud-téthysiennes, la phase submature est, au contraire de la phase précédente, nettement raccourcie. Bien qu'il subsiste un doute pour les populations de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika, il est peu probable que leur phase submature ait pu atteindre une longueur comparable à celle des individus français. On aurait alors eu affaire à des formes "géantes" dont rien ne laisse supposer l'existence dans ces régions bien étudiées d'Algérie occidentale.

Ce raccourcissement très marqué de la phase submature est, selon toute vraisemblance, un caractère partagé par l'ensemble des H. sublevisoni méditerranéens. Les conséquences de cette modification sont fondamentales si l'acquisition de la maturité sexuelle avait lieu, comme je le crois, pendant ou à la fin de cette phase submature. Ces ammonites ont pu acquérir la faculté de se reproduire plus tôt, à une taille relativement faible et avec une morphologie peu différente de celle des individus juvéniles. Ces trois caractères (maturité sexuelle précoce, petite taille, morphologie juvénile) sont l'expression typique du phénomène de progenèse. Cette altération chronologique du développement des individus conduit à un cycle de vie plus court et à un renouvellement accéléré des générations.

Les quelques populations considérées ici n'ont pas toutes atteint le même degré de modification de leur développement. Les individus du Djebel Nador montrent les caractères de progenèse les plus accentués (la plus petite taille, la maturité la plus précoce). Viennent ensuite les populations de Valdorbia et du Burano, puis probablement celles de Sidi Ikreleff et du Djebel Sekika.

Quelle que soit la signification écologique des phénomènes hétérochroniques (comme la progenèse), les exemples étudiés montrent qu'ont vécu, de façon pratiquement contemporaine, en des lieux pas nécessairement éloignés (Djebel Nador et Djebel Sekika), des ammonites de la même espèce mais dont les développements ontogénétiques respectifs étaient décalés. Il ne s'agit pas d'une dualité que l'on pourrait attribuer à un dimorphisme de type macro/microconque, mais de différents degrés dans l'expression d'une même tendance paedomorphique. Ces phénomènes n'étaient peut-être pas sans conséquence sur les relations que pouvaient avoir de telles populations les unes avec les autres, en supposant qu'elles aient pu être en contact.

Un bon moyen de visualiser ces altérations du développement consiste à les représenter sous la forme d'"horloges de Gould" (Gould 1977) (fig. III.32). Ce modèle de représentation a été conçu pour comparer l'ontogenèse de divers descendants avec celle de leur ancêtre, qui est pris comme référence. Nous allons comparer ici diverses populations à peu près contemporaines mais issues de localités différentes, en prenant comme référence celle du Poitou, dont les représentants sont considérés comme ayant une taille et une livrée proche de celle du type de l'espèce Hildoceras sublevisoni Fucini. Le critère de taille sera le diamètre du phragmocône, le critère de forme sera l'ornementation de la coquille et le marqueur d'âge sera le nombre de loges. Le stade de référence auquel seront mesurés les trois critères précédents est la maturité de la coquille. Par convention, les aiguilles de taille et de forme, pour la population de référence, sont placées verticalement et le marqueur d'âge est amené au centre de l'échelle d'âge.

Les horloges dessinées pour les groupes de gisements méditerranéens (Sidi Ikreleff-Djebel Sekika, Valdorbia-Burano et Djebel Nador) ont leurs aiguilles décalées vers la gauche par rapport à la population de référence du Poitou. Les ammonites de ces gisements, considérées au même stade que leurs homologues du Poitou, accusent donc un retard de taille ainsi qu'un retard de forme. De plus, le marqueur d'âge est aussi retardé. Il s'agit donc bien d'un cas de progenèse mais, dans les trois cas, la taille est plus retardée que la forme.

La comparaison entre elles des horloges se rapportant aux ammonites médi-

terranéennes fait apparaître une grande ressemblance entre celle de Valdorbia-Burano et celle du Djebel Nador. Seule la taille moyenne est légèrement inférieure dans ce dernier gisement. En revanche, les ammonites de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika sont moins éloignées de la forme de référence du Poitou. En outre, les positions des aiguilles et du marqueur d'âge ne sont données qu'à titre indicatif puisque les coquilles étudiées ne montrent pas de marque certaine de maturité. Il est possible qu'en réalité, les aiguilles soient légèrement décalées vers la droite, donc encore plus proches de la position choisie comme convention pour les exemplaires du Poitou.

Cependant, il ne faut pas oublier que ces horloges de Gould, qui permettent de visualiser l'évolution indépendante des trois paramètres taille, forme, âge, ne donnent qu'une image de la situation à un stade précis, le stade de référence (ici un stade terminal puisqu'il s'agit de la maturité de la coquille). Les horloges ne permettent pas de comparer les moyens utilisés par les organismes pour en arriver là. Ainsi, les ammonites de Sidi Ikreleff et Djebel Sekika, qui semblent se rapprocher des exemplaires du Poitou, n'ont pas du tout suivi le même type de croissance pour parvenir à ce résultat. A la limite, un même résultat pourrait être obtenu par des modalités de croissance différentes. Seule la comparaison de l'ensemble de l'ontogenèse permet de saisir ces nuances (fig. III. 31).

Le type d'hétérochronie du développement affectant les *Hildoceras sublevisoni* de la marge sud de la Téthys occidentale est maintenant démontré: une progenèse modifiant l'ontogenèse des individus avec une intensité variable selon leur origine géographique.

Il peut être intéressant, dans la mesure des arguments disponibles, de rechercher quelles ont été les causes, les significations et finalement les conséquences de telles modifications.

Avant toute chose, il faut garder à l'esprit que la signification des hétérochronies du développement est d'abord écologique (dans l'intérêt des individus qui en sont affectés) avant d'être éventuellement évolutive (lorsque la modification hétérochronique procure un avantage évolutif par rapport aux autres) (Gould 1977, p. 285).



Fig. III.32-Modéles d'"horloges de Gould" pour les ammonites des 4 groupes de gisements considérés. Pour les différents types d'ornementation, voir § III.1.3.5.

Dans le cas considéré ici (comparaison de populations à peu près synchrones), c'est donc l'intérêt écologique immédiat de l'hétérochronie qui sera discuté.

Dans ce cadre, la théorie des stratégies démographiques r-K permet de comprendre les avantages respectifs des divers types d'hétérochronies selon les environnements auxquels sont soumis les individus.

La sélection r se manifeste plutôt dans les milieux imprévisibles, contrastés et contraignants ou en voie de colonisation. Les stratèges r montrent généralement : une fécondité élevée, une maturité précoce, un cycle de vie court, des soins parentaux limités, un développement rapide et une forte proportion de l'énergie consacrée à la reproduction.

La sélection K apparaît au contraire dans les milieux prévisibles et stables où la compétition est forte. Les stratèges K présentent généralement les attributs suivants : peu d'énergie consacrée à la gamétogenèse, maturité tardive, durée de vie plus longue, soins parentaux développés (Gould 1977).

Les stratégies r et K sont en fait les points extrêmes d'un continuum et sont donc rarement parfaitement réalisées. De plus, comme le suggère Blondel (1986, p. 194), "rien ne permet d'affirmer qu'il y a toujours nécessairement une optimisation des stratégies réalisées".

Puisque la théorie des stratégies démographiques fait intervenir l'âge de la maturité sexuelle et la durée du cycle de vie, il existe nécessairement une relation entre ces stratégies et les hétérochronies du développement. De fait, on note la correspondance entre progenèse et stratégie r d'une part, néoténie et stratégie K d'autre part (Gould 1977).

Dans le cas des ammonites qui nous intéressent, la progenèse des formes méridionales ne fait guère de doute. Mais sontelles aussi des stratèges r ? La réponse ne peut pas être complète. Si l'âge de la maturité, la durée du cycle de vie, la rapidité du développement sont appréhendables, les autres critères (comme la fécondité, les soins parentaux) ne seront probablement jamais mesurables. Les données paléobiologiques disponibles semblent indiquer une tendance r mais elles sont encore trop incomplètes pour que l'on puisse être affirmatif.

Par contre, on peut examiner les caractéristiques des milieux dans lesquels ont vécu ces ammonites progénétiques. L'idéal serait de pouvoir classer ces environnements du plus stable et prévisible au plus instable et contraignant par des critères exclusivement sédimentologiques. On pourrait y adjoindre des critères paléontologiques à condition que ceux-ci ne fassent pas intervenir les ammonites en question, afin d'éviter un raisonnement circulaire.

En fait, il est très difficile d'échapper à ce problème dans le cas d'un travail comme celui-ci qui utilise des résultats obtenus par divers auteurs dans d'autres cadres d'étude. En effet, les interprétations en terme de milieu de dépôt sont souvent la synthèse d'études pluridisciplinaires, certains niveaux fournissant davantage d'informations tectoniques, sédimentologiques ou géochimiques, d'autres davantage d'informations paléontologiques. Il devient finalement malaisé de faire la part des choses lorsqu'on souhaite isoler un facteur. en l'occurrence le facteur biologique (paléontologique), pour l'étudier séparément avant de le confronter de nouveau avec les autres informations disponibles.

#### Les Hildoceras replacés dans leur milieu.

Dans les régions bien étudiées comme les Apennins des Marches et d'Ombrie en Italie, la comparaison de coupes lithostratigraphiques levées à quelques kilomètres de distance montrent d'importantes variations de faciès (Elmi 1981, p. 256). Des séries minces et condensées se rencontrent sur les têtes de blocs basculés comme le Corno di Catria, alors que les séries deviennent de plus en plus épaisses en allant vers le centre des bassins (Valdorbia).

La distribution des ammonites toarciennes dans cette région d'Italie montre qu'il existe une relation entre leur taille et la situation paléogéographique des gisements. En effet :

-les ammonites les plus petites proviennent de Valdorbia, gisement situé dans le fond d'une gouttière séparant deux blocs basculés; elles apparaissent toujours vers la fin des séquences (§ III.1.2.1); les critères sédimentologiques indiquent, pour ces niveaux à petites ammonites, un début de confinement du bassin et une sédimentation ralentie;

-au Burano, sur la pente d'un bloc, on recueille des ammonites de taille intermédiaire;

-quelques exemplaires de plus grande taille ont été trouvés sur le sommet des blocs (Monte Catria) mais, dans ces séries réduites, la préservation du matériel fossile est rare;

-les fragments d'ammonites que l'on retrouve dans les passées turbiditiques de début de séquence ont de fortes chances de provenir des hauts-fonds ou de la partie supérieure des pentes.

Ces différents milieux, définis par leur position par rapport aux reliefs formés par les blocs basculés, sont très difficiles à caractériser. La lithostratigraphie met en évidence le contraste entre les séries réduites des têtes de blocs et les séries épaisses des fonds de gouttière. L'étude des ammonites de l'espèce H. sublevisoni de cette région accidentée et leur comparaison avec celles de la vaste rampe carbonatée du Poitou montre qu'il existe en outre une différence de taille liée à un état progénétique des exemplaires italiens. La progenèse la plus accentuée s'observe chez les exemplaires de fond de gouttière ayant vécu durant le début des phases de confinement du bassin. Toute vie semble absente pendant la phase la plus critique du confinement.

Dans d'autres régions méditerranéennes (Maroc, Algérie, Grèce), les mêmes phénomènes de réduction de taille sont connus chez les Hildoceras. L'étude des faunes d'Algérie occidentale (Djebel Nador de Tiaret, Djebel Sekika, Sidi Ikreleff) collectées par Elmi montre que la réduction de taille résulte du même processus progénétique qu'en Italie centrale, et que les populations en sont plus ou moins intensément affectées selon leur origine paléogéographique. Ces deux régions (Italie péninsulaire et Afrique du Nord) appartenaient certes, au Toarcien, à la même marge de la Téthys et ont, de ce fait, subi la même dislocation de leur plate-forme carbonatée en une mosaïque de horsts et de bassins.

Les constatations précises faites en Italie centrale conduisent aux conclusions suivantes :

-La progenèse généralisée des H. sublevisoni des Marches et d'Ombrie, ainsi que des autres ammonites sans doute (puisque toutes ont une taille réduite), suggère qu'il existait probablement un facteur commun défavorable dans cette région, qu'il s'agisse des hauts-fonds ou des zones plus profondes. Le point commun le plus remarquable est peut-être l'instabilité tectonique. Si l'on admet, comme Elmi (1981), que la rythmicité des dépôts de fond de bassins était essentiellement contrôlée par la tectonique durant le Toarcien, les intervalles de temps séparant les pulsations successives devaient être relativement brefs, d'après les indications stratigraphiques fournies par les ammonites. Dans ces conditions, les populations d'ammonites ne pouvaient s'établir durablement. Le recours à une stratégie tendant vers le pôle r est courant pour coloniser de tels milieux, la maturité plus précoce et le cycle de vie plus court permettant une plus grande souplesse d'adaptation.

-La progenèse plus accentuée des ammonites que l'on retrouve dans les dépôts de fond de bassin suggère que celles-ci ont été soumises à un régime différent de celui affectant leurs congénères occupant le haut des pentes ou les hauts-fonds. Les conditions écologiques devaient être assez particulières puisqu'elles ne permettaient la survie que d'un nombre limité d'espèces : quelques espèces d'ammonites (en majorité des Hildoceras), des foraminifères (non étudiés) et une faune endobenthique active dont on ne retrouve que les traces. Ces conditions devaient cependant être suffisammant bonnes pour que ces organismes puissent devenir abondants dans certains niveaux précis. Le caractère le plus remarquable de ce type de milieu, au moment où se développent les ammonites (c'est-à-dire en fin de séquence), est sans doute son isolement, qui se traduit par une forte réduction des apports et l'évolution vers des conditions de plus en plus anoxiques sur le fond. Cet isolement, sensible du point de vue sédimentologique, ne pouvait être sans effet sur la faune. La situation d'une gouttière étroite et profonde (quelques centaines de mètres) entourée de reliefs proches de l'émersion est assez comparable à celle d'une île au milieu d'un océan. Le syndrome d'insularité s'applique à tout milieu isolé, que ce soit en mer, sur terre ou sur le fond marin. Il s'ensuit chez les organismes un certain nombre de modifications écologiques et évolutives (Blondel 1986):

1) diminution du nombre d'espèces qui se traduit par de nouveaux assortiments;

2) une prime à la petite taille parce qu'elle permet de construire des populations numériquement plus abondantes, donc moins vulnérables à l'extinction;

3) élargissement des niches, c'est-àdire de la gamme des ressources exploitées par chaque espèce;

4) tendance à la sédentarité qui peut aller jusqu'à la disparition de fonctions importantes comme, par exemple, le vol pour les oiseaux ou la dispersion passive à grande distance pour les végétaux;

5) diminution de la fonction prédatrice.

Ces caractères ont été mis en évidence principalement chez des organismes terrestres, mais on peut remarquer qu'ils s'appliquent également aux populations d'ammonites dont il est question ici.

Les caractères 3) et 5) ne sont pas vérifiables dans le cas des populations fossiles, mais l'élargissement de la gamme des ressources exploitées est fort probable dans la mesure où l'on rencontre ici les ammonites dans des environnements qui ne leur sont pas habituels.

Le caractère 4) (tendance à la sédentarité) se traduit, pour les *Hildoceras* étudiés, par une absence de ségrégation entre jeunes et adultes (voir § III.1.3.7), ce qui signifie qu'ils n'effectuaient pas de migration liée à la reproduction comme on le suppose habituellement pour les ammonites (Sturani 1971, Morton 1988).

La répétition des mêmes phénomènes dans des environnements semblables en Algérie montre qu'il ne s'agit pas d'un cas isolé, ni de populations anormales. Il n'est pas nécessaire de rechercher des explications complexes, il faut simplement reconnaître les capacités d'adaptation de certaines ammonites. Il serait exagéré de généraliser à l'ensemble des ammonites. Le simple fait que les populations d'Italie et d'Algérie étudiées ici ne représentent qu'un échantillonnage réduit de celles que l'on peut rencontrer sur la plate-forme NWeuropéenne indique que seules certaines espèces étaient aptes à coloniser ces milieux plus instables et plus variés de la marge sud de la Téthys.

En écologie actuelle, on remarque que les milieux isolés sont souvent colonisés

par un petit nombre d'individus appartenant aux espèces généralement les moins spécialisées et les plus ubiquistes. Les populations fondatrices ne possèdent qu'une partie du génôme de la population-mère, de sorte qu'elles peuvent quelque peu diverger de cette dernière. A Valdorbia, Alméras & Elmi (1982) ont par exemple remarqué que la variabilité des *Hildoceras sublevisoni* était "atypique", avec "une proportion non négligeable de formes à gouttière spirale marquée; par ce caractère, ces individus seraient à rattacher aux spectres d'espèces plus récentes telle *H. lusitanicum* alors que tout le reste de la livrée est archaïque".

#### III.1.4-<u>Etude du cloisonnement des coquilles</u> <u>d'H. lusitanicum et bifrons.</u>

Cette étude concerne uniquement des exemplaires de collection :

-collection Cassel pour H. lusitanicum,

-collection du Centre des Sciences de la Terre de l'Université Cl. Bernard-Lyon I et exemplaires gracieusement fournis par L. Rulleau pour *H. bifrons.* 

Les exemplaires dont je dispose proviennent tous d'une région géographiquement assez limitée (Rhône, Isère, Ardèche; deux H. bifrons proviendraient peut-être de l'Aveyron), mais ne sont pas du tout représentatifs de la taille généralement atteinte par ces espèces dans les régions considérées. Cette remarque s'applique surtout à H. bifrons dont les grands adultes macroconques remarquablement conservés, provenant des gisements de Hières, La Verpillière et St-Quentin-Fallavier (Isère), ne sont pas disponibles pour ce genre d'étude nécessitant le sciage de l'exemplaire. J'ai tout de même pu étudier un grand exemplaire de La Verpillière d'un diamètre total de 153 mm.

#### -Taille de la protoconque :

Je n'ai observé aucun exemplaire au stade ammonitelle chez les deux espèces H. *lusitanicum* et H. *bifrons*. En revanche, la préservation de la protoconque dans les ammonites de plus grande taille semble plus fréquente, compte-tenu du nombre d'exemplaires étudiés, que chez H. *sublevisoni*.

La mesure de leur diamètre montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les deux espèces à ce niveau. Les



Fig. III.33-Diamètre des protoconques observées chez *H. lusitanicum* et *H. bifrons.* 

protoconques sont toujours de petite taille et la variabilité est faible, par comparaison avec celle observée chez *H. sublevisoni* (fig. III.33).

La constriction népionique est parfois visible, alors que je ne l'ai jamais observée chez *H. sublevisoni*. Le siphon est souvent conservé dans les tours internes. Il occupe une position médiane dans le premier tour de spire, puis passe progressivement en position ventrale (fig. III.34).

# -Relation entre le nombre de loges et le diamètre :

Pour quelques exemplaires de bonne conservation, le diamètre maximum du phragmocône est reporté en fonction du nombre de loges sur le même diagramme qu'*Hildoceras sublevisoni*, afin de permettre les comparaisons (fig. III. 35). Un *H. lusitanicum* et quatre *H. bifrons* peuvent être qualifiés d'adultes. Pour les autres, il n'existe pas de marque évidente de maturité de la coquille.

Chez l'espèce *H. bifrons*, certains exemplaires montrent des signes de maturité avec un phragmocône de 20 à 30 mm, formé de 40 à 50 loges, alors qu'un autre exemplaire est adulte à un diamètre de plus de 100 mm, avec près de 90 loges. Il s'agit là d'une conséquence évidente du dimorphisme macro/microconque, bien connu chez cette espèce.



Fig. III.34-Tours internes d'un *H. bifrons* provenant de La Verpillière (Isère) montrant le passage du siphon en position ventrale au cours du deuxième tour de spire.



Fig. III.35-Diamètre du phragmocône exprimé en fonction du nombre de loges pour les deux espèces H. *lusitanicum* et *bifrons* en comparaison avec le nuage de points obtenu pour les H. *sublevisoni* du Poitou.

Chez H. lusitanicum, les exemplaires ici représentés atteignent, certes, un grand nombre de loges (entre 70 et plus de 90), mais le diamètre du phragmocône reste proportionnellement faible (entre 40 et 60 mm). Un seul de ces individus peut être qualifié d'adulte (pl. 2, fig. 8). Ces données ne suffisent pas pour reconnaître un dimorphisme.

La comparaison avec les H. sublevisoni du Poitou fait apparaître, chez H. lusitanicum et bifrons, à un nombre de loges identique, un diamètre nettement plus


Fig. III.36-Courbes de croissance individuelles du diamètre en fonction du numéro de loge pour quelques exemplaires bien conservés d'*H*. *lusitanicum* et *bifrons*. Comparaison avec des courbes exponentielles théoriques.

faible. Cette observation s'accorde avec le fait que ces deux espèces possèdent une protoconque de petite taille, apparemment plus proche de celle des petits *H. sublevisoni* méditerranéens que de celle des exemplaires du Poitou.

#### Courbes de croissance individuelles:

Comme pour *H. sublevisoni*, quelques individus conservés avec leur protoconque ont permis de tracer des courbes de croissance du diamètre en fonction du numéro de loge (fig. III.36). Les fins de courbes divergent toujours des exponentielles théoriques, comme c'était

#### -Etude des espaces intercloisonnaires :

Cette étude suit la même démarche que celle consacrée à *H. sublevisoni*. Le cloisonnement des exemplaires munis de la protoconque est représenté séparément, puis un diagramme rassemble la totalité des exemplaires étudiés.

• *H. lusitanicum* : Trois individus permettent d'étudier le cloisonnement dès la première loge (fig. III.37). L'un, Sa(5), est adulte à 80 loges, à en juger par le net rapprochement des 7 dernières cloisons. Un autre, Sa(16), montre 93 loges sans qu'aucun rapprochement ne soit encore perceptible. Le dernier, Sa(1), est un exemplaire incomplet, privé de sa loge d'habitation et peut-être aussi d'une partie du phragmocône. Il possède 67 loges, avec une légère tendance à la diminution de l'angle intercloisonnaire pour les 4 dernières. C'est insuffisant pour en déduire qu'il est adulte.

Excepté la phase mature reconnaissable chez Sa(5), le cloisonnement semble suivre une loi uniforme, avec de nombreuses oscillations de l'angle intercloisonnaire, d'amplitude moyenne (environ 20 degrés, rarement jusqu'à 50), réparties tout au long du développement, et non plus concentrées pendant une phase juvénile comme chez H. sublevisoni. Ainsi, la valeur moyenne de l'angle reste sensiblement la même au cours de l'ontogenèse (environ 25 degrés pour Sa(16) et 30 degrés pour Sa(1) et Sa(5)).

Le regroupement de toutes les courbes (fig. III.38) sur le même diagramme montre que cette allure plutôt monotone du cloisonnement est commune à tous les H. *lusitanicum* étudiés, de sorte qu'on peut tracer une courbe-type assez simple (Fig. III.39).

• *H. bifrons* : Six individus bien conservés, dont trois sont adultes, nous donnent un bon aperçu de l'évolution du cloisonnement au cours de l'ontogenèse (fig. III.40). Les exemplaires Is(7) et Alt.Loc.(18) possèdent moins de 50 loges. Leur phase mature débute vers la loge 37 et couvre 5 à 10 loges. Ce sont





Fig. III.38-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des *H. lusitanicum* du Sartre (Ardèche).



Fig. III.39-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement chez H. lusitanicum.

Fig. III.37-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 3 exemplaires d'H. *lusitanicum* bien conservés du gisement du Sartre (Ardèche).



Fig. III.40-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge chez 6 exemplaires d'H. bifrons bien conservés.

probablement des microconques. L'exemplaire Is(19) possède plus de 80 loges dont les 15 dernières constituent la phase mature. Cet individu de grande taille est vraisemblement un macroconque. Parmi les autres exemplaires, Is(12) (pl. 2, fig. 9) et Is(14), qui atteignent respectivement 70 et 60 loges, sont probablement des macroconques immatures ou incomplets. Quant à Alt.Loc.(17), individu à cloisons largement espacées en moyenne, le rapprochement de ses dernières cloisons n'est pas suffisamment marqué pour qu'on puisse juger de sa maturité.

Au vu de ces six exemples, il ne se dégage pas de tendance très nette dans l'évolution du cloisonnement au cours de l'ontogenèse. On peut juste remarquer que les valeurs les plus élevées de l'angle intercloisonnaire sont atteintes, dans trois des exemplaires figurés ici, assez tardivement dans le développement (Is(12), Is(14) et Alt.Loc.(17)).

Le réunissant diagramme l'ensemble des courbes (fig. III. 41) ne permet pas de distinguer chacune des 16 trajectoires, mais leur bonne superposition et la forme générale en "chapeau de gendarme" montrent qu'il existe une tendance à l'augmentation de l'angle intercloisonnaire pendant les 20 à 30 premières loges, suivie d'une tendance inverse pendant les 20 loges suivantes. A ce moment-là, une distinction s'établit entre les formes microconques, chez lesquelles survient la phase mature, et les formes macroconques dont la croissance se poursuit, assez régulièrement, semble-t-il (d'après l'exemple fourni par Is(19)), et ce, pendant au moins 25 loges avant que n'apparaisse la phase mature. On peut résumer l'évolution du cloisonnement sous forme d'une courbe-type (Fig. III.42).

On peut déduire, de l'étude de ces trois espèces d'*Hildoceras*, que le cloisonnement présente des caractéristiques propres à chacune des espèces, bien que celles-ci soient étroitement apparentées. Il serait hasardeux de vouloir nommer une espèce par l'observation du cloisonnement d'un seul exemplaire, mais cela devient tout à fait possible dès que l'on dispose d'un petit lot d'individus. D'où la possibilité d'utiliser le cloisonnement de la coquille comme un véritable critère taxonomique, soit en complément des critères habituels, soit en remplacement de ces critères, en cas de conservation médiocre ou de variabilité anormale.



Fig. III.41-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des *H. bifrons* des gisements de La Verpillière et St-Quentin-Fallavier (Isère).



Fig. III.42-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement d'*H. bifrons*.

# III.2-ETUDE DES *SPHAEROCERAS* DU BAJOCIEN D'ITALIE DU NORD ET DE NORMANDIE

Le deuxième grand exemple qui sera traité dans ce travail concerne une faune tout à fait extraordinaire, conservée à la faveur de conditions non moins étonnantes, connue sous le nom de "Lumachelle à Posidonia alpina" des Alpes vénétiennes. Cette formation, datée principalement du Bajocien, est localisée dans la région des Sette Communi, aux environs de la petite ville d'Asiago, dans les Alpes italiennes, légèrement au NE du Lac de Garde. Bien qu'elle ait déjà été étudiée par quelques auteurs au 19ème siècle (Parona 1896), c'est C. Sturani en 1971 qui a réalisé le travail le plus détaillé et le plus complet sur cette formation, en associant recherches sédimentologiques, stratigraphiques, paléontologiques, paléogéographiques et paléoécologiques.

Ce qui frappe d'emblée, c'est la présentation de la formation, qui n'existe que de façon discontinue, conservée uniquement dans des cavités et fissures ou bien comme ciment d'une brèche de dissolution, dans le sommet du sédiment sous-jacent.

A cette présentation inhabituelle s'ajoute une faune très riche en organismes marins divers (mollusques bivalves, gastropodes et céphalopodes, échinides, brachiopodes, poissons, crustacés...) dont la taille est remarquablement réduite.

Il n'était pas question d'étudier ici toute la faune de la Lumachelle à Posidonia alpina, ni même toutes les ammonites, tant la diversité est grande. J'ai préféré, conformément au principe appliqué à l'exemple précédent, choisir un groupe connu, bien représenté dans la Lumachelle et largement répandu en Europe occidentale, de façon à disposer d'éléments de comparaison dans des sites différents du point de vue paléoécologique de ceux de la région d'Asiago. Dans cette optique, l'espèce Sphaeroceras brongniarti (SOW.), fréquente dans le bassin anglo-parisien, et particulièrement dans le stratotype du Bajocien à Bayeux, a été choisie.

III.2.1-<u>Cadre paléogéographique et paléotec-</u> tonique de la région des Sette Communi (d'après C. Sturani 1971)

Durant le Lias, la région des Sette Communi se trouvait à peu près au centre d'une plate-forme, connue sous le nom de "ride de Trente", encadrée à l'Est comme à l'Ouest par des zones plus profondes. Elle était le siège d'une sédimentation carbonatée active, compensée par une subsidence rapide. Au Toarcien et à l'Aalénien, se mettent en place sur ses bordures des faciès oolitiques de haute énergie avec des récifs isolés. Le centre de la plate-forme devait être émergé dès le Toarcien. Dès la fin de l'Aalénien, la sédimentation carbonatée disparaît totalement en raison de l'arrêt de la subsidence. A partir de ce moment-là, la Lumachelle à Posidonia alpina se met en place, de façon très sporadique, à l'occasion des tempêtes qui amenaient des sédiments jusque sur la plate-forme (très peu élevée audessus du niveau de la mer) et les déposaient dans les fissures des calcaires liasiques karstifiés. Parallèlement, le long de la bordure de la ride de Trente, s'établit une sédimentation pélagique avec des calcaires contenant des ammonites de taille normale. Par la suite, cette plate-forme a été ennoyée et érodée, dès le Bajocien inférieur pour la partie centrale, seulement au Bathonien inférieur pour la périphérie. Une pellicule stromatolitique marque ce changement et précède le dépôt d'un faciès pélagique, le "Rosso ammonitico veronese".

A l'intérieur des cavités, les coquilles sont étroitement imbriquées les unes dans les autres. Les stratifications obliques sont fréquentes. Les interstices et l'intérieur des coquilles sont généralement remplis par de la sparite drusique, mais la micrite n'est pas rare, surtout en fin de remplissage de cavité.

Les différentes poches de Lumachelle à Posidonia alpina sont aisément datables grâce à l'abondante faune d'ammonites qu'elles contiennent. Chacune est d'âge très homogène. En général, une partie seulement d'une sous-zone est représentée. Par contre, des poches situées à quelques dizaines de mètres de distance peuvent être d'âges différents (jusqu'à deux zones d'écart). Cela signifie que le phénomène d'ouverture de cavités par la karstification puis leur remplissage par les sédiments coquilliers a persisté longtemps, peut-être plus de 2 millions d'années selon Sturani. Cependant, l'auteur pense que chaque poche a été remplie à l'occasion d'une seule tempête. Les organismes qui y sont rassemblés sont ainsi supposés avoir vécu de façon rigoureusement contemporaine. Les informations paléoécologiques qu'ils fournissent effet concordantes. sont en Ils proviendraient tous d'un milieu peu profond, agité, à substrat dur, couvert d'un herbier.

III.2.3-<u>Taille des ammonites selon leur</u> provenance

L'étude détaillée de la coquille et de son cloisonnement concernera uniquement l'espèce Sphaeroceras brongniarti, mais la réduction de la taille des ammonites est générale dans la Lumachelle à Posidonia alpina de la région d'Asiago. Les gisements n'ayant jamais été réétudiés après Sturani, son hypothèse expliquant la petite taille des organismes prévaut toujours. Il fournit en fait une double explication :

-d'une part, une explication physique : transport et tri par les vagues lors des fortes tempêtes, puis sélection des organismes selon la taille de la fente ou de l'ouverture de la cavité où ils seront retenus;

-d'autre part, une explication biologique : ségrégation du mode de vie des macro- et microconques d'ammonites qui entraine un fort déséquilibre du sex ratio en faveur des microconques dans la région considérée.

L'étude de Sturani et les hypothèses qui en découlent forment un ensemble remarquablement concordant et bien argumenté. Cependant, deux points me laissaient perplexe :

-pourquoi les ammonites, même si elles sont presque toutes représentées sous leur seule forme microconque, sont-elles plus petites que les microconques des mêmes espèces connues ailleurs ?

-comment des ammonites, transportées par des vagues de tempête jusque sur une terre émergée et accumulées dans des cavités, ontelles pu conserver des péristomes aussi découpés que ceux des *Bajocia* (Sturani 1971, pl. III, fig. 14), des *Cadomoceras* (pl. V), sans parler des autres genres à péristome de forme moins spectaculaire ?

Autant dire que j'émets quelques doutes sur l'importance accordée par Sturani au tri mécanique (que ce soit par la compétence des vagues ou par le diamètre d'un orifice). Dans le but de vérifier l'importance du tri sur la taille des organismes, j'ai effectué quelques mesures sur 3 espèces d'ammonites :

-Sphaeroceras brongniarti,

-Poecilomorphus cycloides,

-P. (Micropoecilomorphus) vicetinus, qui est la forme microconque de l'espèce précédente.

Elles ont été collectées par Sturani dans le gisement Troch n°1 (dans la région des Sette Communi), qui est sans doute un des plus riches, que ce soit en nombre de taxons comme en nombre d'organismes.

# Etude de la taille de Sphaeroceras brongniarti:

Plus de la moitié des représentants de cette espèce sont conservés avec leur coquille entière, munie du péristome adulte. J'ai donc laissé de côté les individus incomplets pour ne mesurer que les exemplaires complets et comparer leur taille à celle de leurs homologues du bassin anglo-parisien. Les localités ayant fourni ces exemplaires de référence (munis aussi de leur péristome) sont :

-Sully, Montieu et St-Vigor près de Bayeux (Calvados) (récolte G. Pavia et exemplaires des Collections du C.S.T. de l'Université Cl. Bernard-Lyon I),

-Périgny (ou Périgné?) dans le Poitou (Collections du C.S.T. de Lyon),

-Yeovil et Sherborne en Grande-Bretagne (Collections du C.S.T. de Lyon).

Le diamètre est pris juste avant la constriction qui précède le péristome. Les résultats sont résumés dans le tableau suivant (fig. III.43).

Une différence de taille apparaît nettement, les exemplaires du bassin angloparisien étant en moyenne trois fois plus grands que ceux de Troch n°1, ce qui représente une différence considérable de volume des coquilles (pl. 2, fig. 10 et 12).

Un dimorphisme macro/microconque existe chez S. brongniarti. Il concerne la taille et la forme du péristome (Sturani 1971, fig. 44, p. 147). Chez les macroconques, le péristome serait simplifié avec une constriction moins profonde et un moindre développement des expansions latérales (lappets).

Localité	Effectif	Diamètre moyen (mm)	Minimum (mm)	Maximum (mm)
Bassin anglo- parisien	50	22,95	8,80	51,20
Troch n°1 (Italie)	175	7,06	3,70	25

Fig. III.43-Tableau comparatif des diamètres moyens observés chez Sphaeroceras brongniarti dans le bassin angloparisien et dans le gisement de Troch n°1 (région d'Asiago, Italie).

Hélas, la situation est moins tranchée qu'il n'y paraît. Parmi les minuscules exemplaires de Troch n°1, certains montrent une ouverture plus différenciée que d'autres, mais en fait, tous les intermédiaires existent. De même, le plus petit exemplaire du bassin anglo-parisien que j'ai pu observer (moins de 9 mm) (Fig. III.44 ①) est un adulte complet dont le péristome est relativement peu marqué, en tous cas moins marqué que sur certains grands exemplaires de 20 à 30 mm (Fig. III.44 ②).

Ce critère semble donc assez difficile à utiliser, même si dans l'ensemble, les petits exemplaires ont plus souvent une ouverture très différenciée.

Si l'on trace un histogramme des fréquences des diamètres (Fig. III.45), on constate que la population de Troch n°1 est homogène, avec une distribution parfaitement unimodale si l'on excepte un grand exemplaire de 25 mm. Cette situation suggère que, hormis un intrus, la population est exclusivement composée de microconques. A Bayeux et dans les régions voisines, la répartition des tailles est au contraire très large, recouvrant partiellement celle de Troch pour les classes 8,25 à 13,75 mm. Malgré cet étalement de la distribution, il est difficile d'y reconnaître une bimodalité, qui confirmerait le dimorphisme des Sphaeroceras. On peut supposer que les deux formes macro- et microconque sont présentes, ce qui pourrait expliquer cette forte variabilité de la taille adulte, mais le matériel dont je dispose ne me permet pas de confirmer l'existence de ce dimorphisme.

Cette étude de la taille de S. brongniarti montre que les très faibles diamètres, qui constituent la classe dominante dans le gisement de Troch n°1, ne sont pas du tout connus en Normandie, dans le Poitou ou en Grande-Bretagne.

Plusieurs explications peuvent être avancées :

-les exemplaires de Troch n°1 sont tous des microconques, sauf un; ceux des autres gisements sont tous des macroconques, de taille très variable;

-l'ensemble des exemplaires du bassin anglo-parisien considéré ici comprend des macroconques et des microconques, mais le dimorphisme est peu marqué du fait de la forte variabilité de la taille chez les deux formes; les individus récoltés à Troch sont simplement des microconques plus petits qu'ailleurs.

Nous verrons plus loin si l'étude du cloisonnement de l'intérieur des coquilles peut apporter quelque éclaircissement au problème.



Fig. III.44-Trois types de péristomes rencontrés chez S. brongniarti de Bayeux (France).



Fig. III.45-Histogramme de fréquence des diamètres de Sphaeroceras brongniarti de la ride de Trente (Italie) et du bassin anglo-parisien.

Espèce	Exemplaires complets	%	Exemplaires incomplets	%
Micropoecilomorphus vicetinus (microconque)	25	24	78	76
Poecilomorphus cycloides (macroconque)	17	10	154	90

Fig. III.46-Tableau des proportions d'exemplaires complets et incomplets des deux espèces P. (Micropoecilomorphus) vicetinus et P. cycloides.

#### Etude de la taille de Poecilomorphus cycloides et P. (Micropoecilomorphus) vicetinus :

Ces deux espèces paléontologiques sont, selon toute vraisemblance, les formes macro- et microconque d'une même espèce (Sturani 1971, p. 111). Au dimorphisme de taille s'ajoute une différence sensible dans l'enroulement de la coquille, les microconques étant plus évolutes que les macroconques (pl. 2, fig. 14 et 15).

Les deux formes sont très abondantes dans le gisement de Troch n°1 mais, contrairement aux Sphaeroceras, les coquilles sont le plus souvent fragmentaires. Les proportions d'individus complets et incomplets sont données dans le tableau cidessus (Fig. III.46).

Une étude du diamètre des deux espèces a été réalisée en séparant individus complets et incomplets, afin de voir si un tri quelconque homogénéisait la taille des éléments. Ces données sont rassemblées dans le tableau de la fig. III.47.

Pour chaque espèce, la taille des exemplaires complets dépasse celle des

Espèce	Complet/ incomplet	Effectif	Diamètre moyen (mm)	Minimum (mm)	Maximum (mm)	Variance
Micropoecilo- morphus	Complet	25	8,44	6,65	10,40	1,23
microconque	Incomplet	78	7,65	4,80	11,00	2,14
Poecilo- morphus	Complet	17	12,76	6,50	21,65	20,48
macroconque	Incomplet	154	10,52	4,70	27,35	11,72

Fig. III.47-Tableau des répartitions des diamètres entre microconques et macroconques et exemplaires complets et incomplets.

exemplaires incomplets. Pour les individus entiers, le diamètre des microconques est d'environ 4 mm inférieur à celui des macroconques. Pour les individus incomplets, une différence de 3 mm existe aussi.

Ces quelques observations ne plaident guère en faveur d'un tri ayant eu un rôle prépondérant. Le transport et le tri ont pourtant nécessairement existé, pour donner une lumachelle comme celle de la ride de Trente, qui est très probablement une lumachelle d'accumulation. Mais ils ne semblent pas avoir été suffisamment intenses pour entrainer la fragmentation et le calibrage de toutes les coquilles. Ainsi, la différence de taille d'origine biologique qui existe entre macro- et microconque est conservée, même chez les exemplaires incomplets.

Il faut noter que le diamètre maximum relevé chez les individus complets des deux espèces est inférieur à celui de certains fragments, ce qui signifie qu'ont vécu des individus nettement plus grands que les adultes que nous pouvons retrouver aujourd'hui. Pour une raison quelconque, ils sont mal conservés. On peut peut-être y voir une influence de facteurs destructeurs comme les courants et les vagues.

J'ai fait figurer la variance sur le tableau des diamètres car elle montre une différence intéressante entre les macro- et microconques. Elle est très faible chez les microconques, quel que soit leur état de conservation, mais beaucoup plus importante chez les macroconques.

Ce résultat est mieux exprimé sur les histogrammes des fréquences réalisés pour les deux espèces (fig. III.48). Ils montrent une distribution remarquablement resserrée autour de la moyenne pour les microconques et une distribution au contraire étalée pour les macroconques. On remarque en outre la présence de quelques exemplaires de grande taille qui semblent un peu en dehors de la distribution, tout comme l'unique grand exemplaire de *Sphaeroceras* mentionné précédemment.

Ces résultats sont d'autant plus surprenants que les macroconques devraient être plus affectés, du fait de leur plus grande taille, par les facteurs de tri, qui nivellent les tailles et resserrent les distributions.

# Conclusion de l'étude de la taille des ammonites:

Sphaeroceras brongniarti est plus petit que P. cycloides et son microconque P. (M.) vicetinus. De rares individus de grande taille (en fait de taille normale) coexistent avec les petits dans le même gisement, c'est-à-dire la même cavité. Il est donc permis de penser que la taille remarquablement faible des abondants exemplaires de S. brongniarti est réellement d'origine biologique ou écologique, et non mécanique. Une ségrégation biologique ou mécanique expliquant la rareté des grands individus est tout à fait envisageable mais elle n'explique pas la très petite taille des autres. Rappelons qu'un adulte parfaitement développé et complet peut mesurer moins de 4 mm de diamètre à Troch n°1.

Concernant Poecilomorphus et Micropoecilomorphus, le tri n'a pas eu un rôle prépondérant d'homogénéisation des diamètres (conservation des différences de taille entre macro- et microconques, étalement de la distribution des macroconques). Il n'a pas non plus été le principal facteur limitatif de la taille maximum puisque quelques intrus de grande taille accompagnent les petits. Ils sont rares mais leur présence est importante.



Fig. III.48-Histogrammes de fréquence des diamètres pour les deux espèces dimorphes P. (M) vicetinus et P. cycloides.

Elle indique que des représentants de la même espèce pouvaient atteindre un diamètre bien supérieur dans une région non éloignée de celle qui a fourni les microet macroconques de taille réduite.

Il faut donc bien admettre que le tri n'explique pas à lui seul la taille des exemplaires. Les quelques résultats de cette étude, l'abondance des ammonites à péristome conservé (quelle que soit l'espèce ou le genre), ainsi que la présence d'une quantité non négligeable de micrite dans le remplissage de certaines cavités, me conduisent à minimiser le rôle des facteurs comme le courant et les vagues conduisant à

tri des éléments transportés. un L'observation de quelques sections de Sphaeroceras en cathodoluminescence montre que l'intérieur des loges est tout d'abord tapissé de micrite non luminescente, puis d'une deuxième génération de micrite luminescente, donc à composition chimique différente de la première. La lumière de la cavité est ensuite colmatée, pas toujours entièrement, par des ciments sparitiques luminescents et zonés. Ces résultats sont encore succincts, mais la présence de micrites contemporaines ou subcontemporaines du milieu de vie laisse penser que le vannage des particules fines n'était pas parfait.

Que le gisement se présente sous la forme d'une lumachelle ne doit pas masquer le fait que la taille des organismes (pas seulement les ammonites, mais aussi l'ensemble des gastropodes) y est anormalement réduite. Sturani en était en réalité bien conscient lors de la rédaction de son mémoire. En effet, le gisement d'Acque Fredde, aujourd'hui disparu, situé en bordure du Lac de Garde, a livré au 19e siècle une faune de gastropodes et ammonites, tous de très petite taille, remplissant des cavités comme dans la région d'Asiago, mais emballés dans une matrice micritique. Après avoir repris l'étude des fossiles de ce gisement, en l'absence de tout indice de transport et d'émersion, Sturani a effectivement interprété leur petite taille comme un caractère primaire.

Dans ce cas, pourquoi ne pas admettre la conjonction d'au moins deux phénomènes pour expliquer la réduction de la taille des fossiles dans la lumachelle des environs d'Asiago ?

- D'une part, un phénomène biologique ou écologique serait responsable de la diminution de la taille moyenne des organismes qui vivaient en permanence en bordure de la ride de Trente. Ces organismes sont essentiellement des gastropodes herbivores, des microconques d'ammonites et, pour certaines espèces, l'ensemble micro- et macroconque associé.

- D'autre part, un phénomène physique, pas forcément violent (courant, vagues, vent, taille de l'orifice d'une cavité) limiterait considérablement le nombre d'organismes de plus grande taille, qui se trouvaient peutêtre là au moment du transport des coquilles, mais qui dépassaient la limite de compétence de l'agent de transport.

Dans ce cas, il n'est plus nécessaire d'invoquer des phénomènes cataclysmiques (ouragan, séisme, tsunami) pour justifier le transport et l'accumulation de ces coquilles. Il est tout à fait possible que, dans le cas d'une île très plate comme semblait l'être la ride de Trente, des vagues ou des marées, même de faible amplitude, recouvrent temporairement de vastes étendues. Des coquilles de faible diamètre (moins de 20 mm), comme celles qui composent la lumachelle, peuvent probablement être transportées sans trop de dommages sur quelques kilomètres. La présence de stratifications obliques au sein de la lumachelle me laisse penser que le remplissage ne se faisait peutêtre pas en une seule fois, comme le supposait Sturani. Une cavité pouvait bien mettre plusieurs années à se remplir sans qu'une hétérogénéité stratigraphique soit discernable aujourd'hui dans le remplissage.

Une étude sédimentologique détaillée, à la lumière des connaissances acquises ces vingt dernières années, permettrait probablement de progresser dans la compréhension de la mise en place de cette étonnante formation. La paléontologie ne peut sans doute pas résoudre l'ensemble du problème mais elle peut mettre en évidence certaines particularités de l'environnement, par l'intermédiaire des caractères observables sur les organismes.

#### III.2.3-<u>Etude du cloisonnement de la coquille</u> <u>de Sphaeroceras brongniarti.</u>

La méthode de préparation est la même que celle utilisée pour les *Hildoceras* du Toarcien, à la différence que les petits *Sphaeroceras* d'Asiago n'ont pu être sciés en raison de leur petite taille et ont donc été usés jusqu'à l'obtention d'une section équatoriale.

La quantité de matériel utilisable pour ce genre d'étude est faible, la plupart des échantillons appartenant à des collections :

-Collection Sturani à Turin pour les fossiles de la Lumachelle à *Posidoninia alpina*;

-Collection de Lyon pour les exemplaires de Bayeux et régions voisines.

J'ai pu faire une brève excursion dans la région d'Asiago et j'ai aussi profité de quelques échantillons que G. Pavia avait pu collecter sur place en compagnie de Sturani ainsi que dans les environs de Bayeux.

Parmi les exemplaires d'Asiago préparés en section équatoriale polie, certains sont extrêmement difficiles à observer en raison de l'absence totale de contraste entre les cloisons et le remplissage sparitique blanc laiteux des loges. Des observations précises n'ont pu être faites que dans les cas où un film hématitique rouge foncé soulignait les cloisons.

Finalement, seulement 7 exemplaires se sont avérés parfaitement préservés et observables dans leur intégralité (pl. 2, fig. 11 et 13). Ils sont tous adultes et complets, munis de leur péristome, sauf un exemplaire d'Asiago dont le péristome est cassé, mais dont l'état adulte peut être attesté par le décollement du dernier tour de spire.



Fig. III.49-Diamètres des protoconques observées chez Sphaeroceras brongniarti tous gisements confondus.

#### TAILLE DE LA PROTOCONQUE :

Quatre exemplaires d'Asiago et trois de Bayeux ont permis l'observation de la protoconque (fig. III.49). Elle est de petite taille (environ 0,2 mm), peu variable. Il n'apparaît pas de différence entre les deux gisements.

ANGLES INTERCLOISONNAIRES EXPRIMES EN FONCTION DU NUMERO DE LOGE.

Les mesures d'angles ont été reportées, de la même façon que pour les *Hildoceras*, sur des diagrammes exprimant l'angle en degrés en fonction du numéro de la loge correspondante (fig. III.50).

Les Sphaeroceras des deux populations ont un cloisonnement peu dense (angle moyen autour de 35-40 degrés) mais montrant de fortes oscillations (30 à 40 degrés) tout au long de l'ontogenèse. On ne distingue pas de phase particulière dans le cloisonnement, hormis la phase mature (rapprochement des dernières cloisons) très discrète chez les exemplaires de Bayeux, un peu plus marquée chez ceux d'Asiago.



Fig. III.50-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour les S. brongniarti de la région de Bayeux (France) et d'Asiago (Italie).

Les protoconques étant conservées, il est possible d'aligner les courbes de cloisonnement sans risque de décalage (fig. III.51). On remarque que le nombre total de loges à l'état adulte oscille de façon non négligeable, entre 34 et 47 à Asiago, et entre 47 et 58 à Bayeux. Il existe donc un écart d'environ une douzaine de loges entre ces deux populations.

Mais il est tout à fait remarquable de constater que deux ammonites, l'une d'Asiago (AS.P.3), l'autre de Bayeux (BA.P.5), ont atteint le même nombre de loges (47) à des diamètres fort différents (6 mm pour la première, 17 mm pour l'autre). La forme, l'ornementation, le nombre de tours sont identiques. Il n'existe entre ces deux ammonites aucune autre différence que la taille : l'exemplaire d'Asiago pourrait être une image à échelle réduite de l'exemplaire de Bayeux. Une telle situation correspond exactement à un cas de nanisme proportionné, c'est-à-dire une altération du développement par laquelle toutes les proportions du corps sont conservées, mais à une échelle réduite. L'âge atteint est identique à celui d'un individu de taille normale.

Le nanisme parfaitement proportionné est un cas rare. Pour un certain nombre de raisons (dont les contraintes mécaniques), le nanisme est souvent plus ou moins disproportionné. Dans le cas des ammonites d'Asiago, les proportions de la coquille sont bien conservées, mais le nombre de loges est en général inférieur à celui des coquilles de Bayeux. Cette différence est bien moins importante que la différence de taille le laisserait supposer.

Pour mieux comprendre le phénomène, on peut reporter ces observations sur des "horloges de Gould" (fig. III.52). Chez les Sphaeroceras d'Asiago, l'aiguille de taille est fortement retardée, l'aiguille de forme garde une position inchangée, et l'âge (le nombre de loges) auquel la maturité est atteinte est légèrement avancé. Il existe donc une forte tendance au nanisme, ainsi qu'une composante progénétique plus ou moins marquée selon les individus par avancement de la maturité.

CONCLUSION DE L'ETUDE DU CLOISONNEMENT DE SPHAEROCERAS BRONGNIARTI :

L'exemple des Sphaeroceras d'Asiago est hélas peu documenté mais il montre de toute évidence des caractères originaux. Les cas d'ammonites ayant atteint la maturité à un diamètre aussi faible sont probablement très rares. Le plus petit spécimen adulte que j'ai pu observer mesure environ 3 mm de diamètre. En réalité, je ne connais aucun autre exemple d'adulte aussi miniature.

Le processus hétérochronique mis en jeu est aussi original puisqu'il combine nanisme et légère tendance progénétique.

Je n'ai retrouvé aucun argument, dans la morphologie des coquilles ou dans leur ontogenèse, pour distinguer des formes microconques et macroconques. Dans la population de Bayeux, un exemplaire est adulte à 47 loges, alors que deux autres atteignent 57 et 58 loges, mais il n'existe pourtant pas la moindre différence de taille entre eux. La population d'Asiago peut être constituée de microconques, comme le pensait Sturani (1971), mais elle peut aussi être un assemblage des deux formes.



Fig. III.51-Comparaison du cloisonnement de 4 exemplaires de la région d'Asiago (Italie) et de 3 exemplaires de Bayeux (France). Les courbes sont alignées sur la protoconque qui est conservée dans tous les cas.

Il n'existe pas davantage de preuves pour l'une ou l'autre version puisque le diamètre de ces exemplaires est, de toutes façons, totalement en dehors de la gamme de tailles connue pour cette espèce. Il a donc nécessairement existé une contrainte quelconque ayant eu pour conséquence cette réduction de taille. Qu'elle ait affecté des microconques ou des macroconques ne change rien au problème. Le phénomène est bien réel; seule son intensité peut éventuellement changer si la population était composée de microconques déjà plus petits au départ.

Les causes de ce nanisme (au sens large) sont certainement difficiles à retrouver. Les conditions de transport et de dépôt de ces ammonites ne peuvent pas avoir été, à mon avis, celles qu'avaient imaginées Sturani, ne serait-ce que parce que son hypothèse est trop complexe, sans pour autant expliquer l'exceptionnelle petite taille des ammonites par rapport à celles connues par ailleurs. Formuler une autre hypothèse serait, dans l'état actuel, sans aucun fondement. L'ensemble de la Lumachelle à Posidonia alpina serait à revoir, du point de vue paléontologique et sédimentologique. Le problème est d'autant plus intéressant que la faune concernée est abondante et très diversifiée.



Fig. III.52- Modèle d'"horloges de Gould" appliqué aux *Sphaeroceras brongniarti* de Bayeux et de la région d'Asiago.

## **QUATRIEME PARTIE :**

## CONCLUSIONS SUR LES RELATIONS ENVIRONNEMENT / CROISSANCE CHEZ LES AMMONOÏDES.

IV.1-QUELQUES AUTRES TENTATIVES...

IV.2-CONCLUSION GENERALE.

#### **IV.1-QUELQUES AUTRES TENTATIVES...**

Outre les deux exemples traités dans ce travail (les *Hildoceras* du Toarcien et les *Sphaeroceras* du Bajocien), j'ai tenté deux autres approches de la question des relations entre la croissance et le milieu chez les ammonoïdes.

L'une devait constituer un troisième exemple d'ammonoïdes miniaturisés : il s'agissait des goniatites de la formation des "Calcaires griottes" du Dévonien de la Montagne Noire (France).

L'autre approche consistait à mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières du taux de croissance par des mesures des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone sur des coquilles d'ammonites dont l'aragonite primaire est conservée.

#### IV.1.1-Les goniatites de la Montagne Noire.

Dans les "Calcaires griottes" de la Montagne Noire (France), datés du Famennien (Dévonien supérieur), les goniatites du genre Cheiloceras sont abondantes et de petite taille (environ 30 mm). Les "Calcaires griottes" sont, comme leur nom l'indique, rouges et pétris de nodules dont les goniatites sont souvent le composant essentiel. La nodulisation de ces calcaires semble avoir une toute autre origine que celle des ammonitico-rosso du Jurassique. Ici, on ne retrouve aucune trace de bioturbation et les goniatites sont très souvent parallèles au litage. A l'origine, cette roche aurait été constituée d'une alternance de niveaux calcaires et argileux, déposés en milieu légèrement instable (tectonique ou effet d'une faible pente). Les bancs calcaires se seraient fissurés, laissant pénétrer les argiles. La compaction ayant accentué le mélange des deux phases, les niveaux argileux ont totalement disparu dans les fissures des bancs calcaires sus- et sousjacents. Les nodules ont une taille relativement constante. Pourtant, il n'existe pas d'indice de tri mécanique; les goniatites et autres ammonoïdes sont conservés avec leur loge d'habitation.

Les goniatites ont été récoltées dans les gisements suivants : -Causses-et-Veyran -Concours-le-Haut (près de Causses-et-Veyran

#### -La Serre.

Tous ces échantillons ont été sciés et polis selon la même méthode que celle utilisée pour les ammonites du Secondaire. Ce travail s'est révélé décevant car la conservation interne des coquilles est souvent très mauvaise. Une micrite rouge semblable au sédiment encaissant s'est déposée dans la loge d'habitation, ainsi que dans les deux ou trois dernières loges. Audelà, la coquille est totalement remplie par un ciment sparitique blanc. Quelques cloisons sont encore visibles mais, dans l'ensemble, la partie cloisonnée observable ne dépasse guère un tour de spire. Le reste est trop recristallisé, les structures ne sont pas conservées.

Ces échantillons n'ont permis aucun comptage du nombre de loges, aucune étude du cloisonnement.

IV.1.2-<u>Mesures des rapports isotopiques de</u> <u>l'oxygène et du carbone dans des coquilles</u> <u>d'ammonites en aragonite</u>.

En modifiant le protocole de Stahl & Jordan (1969) et Jordan & Stahl (1971) (voir p. 19), j'ai effectué des prélèvements d'aragonite dans les cloisons successives d'une ammonite parfaitement et totalement conservée. Actuellement, je ne dispose que des résultats concernant une dizaine de cloisons, ce qui est tout à fait insuffisant pour en déduire un quelconque résultat sur la croissance de cette ammonite. L'intérêt de cette étude est justement de pouvoir tracer une courbe des variations de  $\Delta O^{18}$  et  $\Delta C^{13}$  portant sur l'ensemble du développement d'une ammonite adulte. Mais les valeurs obtenues à ce jour montrent d'ores et déjà que le matériel est de très bonne qualité pour ce genre d'étude.

### **IV.2-CONCLUSION GENERALE**

L'étude du cloisonnement des coquilles est un des moyens d'aborder la croissance des ammonites.

Chez l'espèce *Hildoceras sublevisoni*, on peut mettre nettement en évidence trois phases successives dans le cloisonnement. Les passages des unes aux autres correspondent à des évènements probablement importants dans la vie de l'animal, même s'il nous est impossible d'identifier leur nature exacte.

On peut aussi mettre en évidence des variations sensibles dans la chronologie de ces évènements qui marquent la croissance selon l'origine géographique des ammonites. Ces décalages ont une conséquence évidente : la réduction de taille de la coquille.

Bien que les autres groupes d'ammonites qui accompagnaient les *Hildoceras* n'aient pas encore été étudiés par la même méthode, il ne fait guère de doute, de par leur taille réduite, que leur développement a aussi subi quelques modifications. L'influence d'un ou plusieurs facteurs externes (ayant trait au milieu) est donc à envisager.

Effectivement, les environnements de la marge sud-téthysienne, tels qu'on peut les reconstituer grâce aux études sédimentologiques et tectoniques, semblent moins favorables au développement d'une faune riche et variée que les larges plates-formes du NW de l'Europe.

Il serait cependant un peu insuffisant de conclure que ces milieux plus instables et quelquefois confinés étaient moins riches et, par conséquent, ne permettaient pas une croissance normale des ammonites. Même si leur abondante présence dans certains niveaux résulte d'une mortalité en masse et d'une légère accumulation des coquilles (nous avons vu que le transport ne peut pas avoir été important), elle indique aussi qu'elles ont vécu nombreuses dans ces milieux et s'y sont probablement reproduites.

Cette situation est un peu en contradiction avec l'opinion que l'on a, d'une part, de ces milieux (considérés comme stressants), et d'autre part, des fossiles (ammonites, en particulier) considérés trop souvent comme statiques, passifs.

En présence de ces ammonites de taille réduite, connaissant en outre la paléogéographie de la région et les conditions de vie qui devaient en découler pour les organismes, on a été tenté d'imaginer que les ammonites étaient piégées dans des sites comme Valdorbia, le Burano ou le Djebel Nador, et qu'elles ont tenté d'y survivre tant bien que mal, en exploitant les faibles ressources disponibles, si bien que leur croissance s'en trouvait ralentie et qu'elles ne pouvaient pas atteindre des tailles normales.

Or, le cas des *Hildoceras* nous montre au contraire que ces animaux, confrontés à des milieux apparemment moins favorables, ont réagi par une stratégie typiquement opportuniste (progenèse). Bien que le résultat soit identique (réduction de la taille), la progenèse implique une réaction active des ammonites au stress ambiant (et non plus passive comme on le supposait).

D'autre part, le stress n'est pas nécessairement lié à la diminution des ressources alimentaires dans ces bassins, même si les échanges avec les milieux superficiels plus agités étaient effectivement réduits. La production trophique pouvait être tout à fait suffisante, compte-tenu des faibles densités de population. Un milieu contraignant peut être riche, la contrainte provenant éventuellement de la simple instabilité de l'une de ses composantes.

Cet exemple tend à prouver que les *Hildoceras* pouvaient faire preuve d'une certaine souplesse dans le déroulement de leur ontogenèse. Cette plasticité affecte surtout la chronologie des évènements, plus que la morphologie des coquilles, qui est proportionnellement peu modifiée.

Chez les minuscules Sphaeroceras d'Asiago au contraire, dans un contexte écologique qui reste à revoir, la durée du développement et le taux de croissance de la coquille (évalué par la valeur des espaces intercloisonnaires) semblent pratiquement inchangés alors que la taille est fortement réduite (caractères typiques de nanisme). Ceci suggère, de la part des *Sphaeroceras*, une réaction totalement différente de celle des *Hildoceras*, en réponse à une contrainte probablement d'une autre nature.

L'observation du cloisonnement des autres taxons d'ammonites, ainsi qu'une étude conjointe des gastropodes et des brachiopodes, par exemple, permettrait sans doute de cerner avec une bonne précision les traits caractéristiques du milieu et le type de contrainte responsable de la miniaturisation des organismes.

On peut s'attendre à ce que la multiplication d'études de ce genre sur les ammonites conduise à la mise en évidence d'autres types de modifications de l'ontogenèse. Ces recherches apportent à la fois une meilleure connaissance du développement des ammonites et une plus grande précision dans la reconstitution des paléomilieux.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMERAS Y. & ELMI S. (1982)-Fluctuations des peuplements d'ammonites et de Brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale, *Boll. Soc. Pal. Ital.*, 21, 2-3 : 169-188.
- BENHAMOU M. (1983)-Stratigraphie et milieux de dépôt du Jurassique inférieur et moyen des Beni-Ouarsous et des Beni-Khallad (Massif des Traras, Oranie occidentale), Thèse de Doctorat de 3e cycle, Univ. d'Oran, 168 p.
- BERTHOLD T. & ENGESER T. (1987)-Phylogenetic analysis and systematization of the Cephalopoda (Mollusca), Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg, new series 29 : 187-220.
- BLONDEL J. (1986)-Biogéographie évolutive, Collection d'écologie, 20, Masson, Paris, 221 p.
- BOLETZKY S. v. (1974)-Effet de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de Sepia officinalis L. (Mollusca, Cephalopoda), Bull. Soc. Zool. Fr., 99, 4: 667-673.
- BOLETZKY S. v. (1981)-Réflexions sur les stratégies de reproduction chez les Céphalopodes, Bull. Soc. Zool. Fr., 106, 3 : 293-304.
- BUCHER H. & GUEX J. (1990)-Rythmes de croissance chez les ammonites triasiques, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 308 : 191-209.
- CHECA A. (1987)-Morphogenesis in ammonites differences linked to growth pattern, *Lethaia*, 20:141-148.
- COCHRAN J. K., RYE D. M. & LANDMAN N. H. (1981)-Growth rate and habitat of *Nautilus* pompilius inferred from radioactive and stable isotope studies, *Paleobiology*, 7: 469-480.
- DAVID B. (1981)-Nanisme écologique de deux espèces d'Echinides irréguliers dans l'Hauterivien de la région de la région de Castellane (Alpes de Haute-Provence), *Geobios*, 14, 6:795-799.
- DEBRAND-PASSARD S. & MARCHAND D. (1979)-Réflexions sur la répartition des Ammonoïdés dans l'est et le sud du Bassin parisien au Callovien supérieur (zone à Lamberti) et à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae), *Bull. B. R. G. M.*, sect. 4, 2: 103-112.
- DOGUZHAEVA L. (1982)-Rythms of ammonoid shell secretion, Lethaia, 15: 385-394.
- DOMMERGUES J. L., DAVID B. & MARCHAND D. (1986)-Les relations ontogenèsephylogenèse : applications paléontologiques, *Geobios*, 19, 3 : 335-356.
- DOMMERGUES J. L. (1988)-Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonite ontogenetic studies?, *Lethaia*, 21: 243-256.
- DUMORTIER E. (1874)-Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône, t. 4 : Le Lias supérieur, *Savy ed.*, Paris, 335 p.
- EICHLER R. & RISTEDT H. (1966)-Isotopic evidence on the early life history of Nautilus pompilius (L.), Science, 153: 734-736.
- ELMI S., ATROPS F. & MANGOLD C. (1974)-Les ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. 1ère partie : Domérien-Toarcien, Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 61 : 1-83.
- ELMI S. (1977)-Différences chronologiques dans l'évolution morphologique des dimorphes d'une même lignée (Ammonoïdes jurassiques), *Haliotis*, 6 : 71-95.
- ELMI S. (1981)-Sédimentation rythmique et organisation séquentielle dans les ammoniticorosso et les faciès associés du Jurassique de la Méditerranée occidentale. Interprétation des grumeaux et des nodules, In Farinacci A. & Elmi S. (Eds), Rosso-Ammonitico symposium proceedings, Ed. Tecnoscienza : 251-299.
- ELMI S. & RULLEAU L. (1987)-Le genre Pseudolillia (Ammonitina, Grammoceratinae) dans le Toarcien supérieur (France, Espagne, Portugal, Maroc), In Pallini et alii, Atti 2 Conv. Int. F. E. A. Pergola 1987 : 291-315.
- ELMI S., GABILLY J., MOUTERDE R. & RULLEAU L. (1991)-Le Toarcien, 3rd Intern. Symp. on Jurassic Stratigraphy-Poitiers 1991.

- ELMI S. & RULLEAU L. (1991)-Le Toarcien des carrières Lafarge (Bas-Beaujolais, France) : cadre biostratigraphique de référence pour la région lyonnaise, *Geobios*, 24, 3 : 315-331.
- ENGESER T. (1990)-Phylogeny of the fossil Coleoid Cephalopods (Mollusca), Berliner geowiss. Abh., A, 124 : 123-191.
- ERBEN H. K. (1962)-Über den Prosipho, die Prosutur und Ontogenie der Ammonoidea, Paläont. Z., 36, 1/2:99-108.
- ERBEN H. K. (1964)-Die Evolution der ältesten Ammonoidea, N. Jb. Geol. Paläont., 120, 2 :107-212.
- ERBEN H. K., FLAJS G. & SIEHL A. (1968)-Ammonoids : early ontogeny of ultramicroscopical shell structure, *Nature*, 219 : 396-398.
- ERBEN H. K., FLAJS G. & SIEHL A. (1969)-Die frühontogenetische Entwicklung der Schallenstruktur Ectocochleaten Cephalopoden, *Palaeontogr.*, Abt. A, 132, 1-3 : 1-54.
- FUCINI A (1919)-Il Lias superiore di Toarmina ei i suoi fossili, Palaeontogr. ital., 25 : 173-192.
- GABILLY J. (1976)-Le Toarcien à Thouars et dans le Centre-Ouest de la France : Biostratigraphie - Evolution de la faune (Harpoceratinae, Hildoceratinae), Les stratotypes français, 3, *Editions du C.N.R.S.*, 217 p.
- GITTON J. L., INTES A., MARCHAND D. & ROUX M. (1980)-Mythe et réalité de l'importance géologique de la flottaison post-mortem des coquilles de Nautiles et d'Ammonites. Conséquences paléoécologiques, 8e R.A.S.T., Marseille 1980, Soc. Géol. Fr. édit. : 167.
- GOULD S. J. (1977)-Ontogeny and phylogeny, The Belknap Press of Harvard University Press, 501 p.
- HEWITT R. A. (1988)-Significance of early septal ontogeny in Ammonoids and other Ectocochliates, *In* Wiedmann J. & Kullmann J. (Eds), Cephalopods-Present and Past: 207-214.
- HEWITT R. A. & STAIT B. (1988)-Seasonal variation in septal spacing of Sepia officinalis and some Ordovician actinocerid nautiloids, Lethaia, 21, 4: 383-394.
- HYATT A. (1894)-Phylogeny of an acquired characteristic, Proc. Amer. Phil. Soc., 32, 143 : 349-647.
- JORDAN R. & STAHL W. (1971)-Isotopische Paläotemperatur-Bestimmungen an jurassischen Ammoniten und grundsätzliche Voraussetzungen für diese Methode, *Geol. Jb.*, 89 : 33-62.
- KAHN P. G. K. & POMPEA S. M. (1978)-Nautiloid growth rhythms and dynamical evolution of the Earth-Moon system, *Nature*, 275: 606-611.
- KOTTEK A. V. (1966)-Die Ammonitenabfolge des griechischen Toarcium, Ann. Géol. Pays héllen., 1ère série, 17, 157 p.
- KULICKI C. (1974)-Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites, Acta palaeont. Pol., 19, 2: 201-224.
- KULICKI C. (1979)-The ammonite shell : its structure, development and biological significance, Palaeontologia Pol., 39 : 97-142.
- KULICKI C. & WIERZBOWSKI A. (1983)-The Jurassic juvenile ammonites of the Jagua Formation, Cuba, Acta palaeont. Pol., 28, 3-4: 369-384.
- LANDMAN N. H. (1982)-Embryonic shells of Baculites, Journ. of Paleont., 56, 5: 1235-1241.
- LANDMAN N. H. (1982)-In Pursuit to the Pearly Nautilus, Discovery, 16, 1: 10-19.
- LANDMAN N. H. (1983)-Ammonoid growth rythms, Lethaia, 16:248.
- LANDMAN N. H., RYE D. M. & SHELTON K. L. (1983)-Early ontogeny of *Eutrephoceras* compared to Recent *Nautilus* and Mesozoic ammonites : evidence from shell morphology and light stable isotopes, *Paleobiology*, 9, 3 : 269-279.
- LANDMAN N. H. (1985)-Preserved ammonitellas of *Scaphites* (Ammonoidea, Ancyloceratina), *Amer. Mus. Novitates*, 2815 : 1-10.
- LANDMAN N. H. & COCHRAN J. K. (1987)-Growth and longevity of *Nautilus*, *In* Saunders W. B. & Landman N. H. (Eds), Nautilus, *Plenum Publishing Corporation* : 401-420.
- LANDMAN N. H. (1988)-Early ontogeny of Mesozoic ammonites and Nautilids, In Wiedmann J. & Kullmann J. (Eds), Cephalopods-Present and Past : 215-228.
- LEHMANN U. (1967)-Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben, Paläont. Z., 41: 38-45.

LEHMANN U. (1971)-Jaws, radula and crop of Arnioceras (Ammonoidea), Palaeontology, 14, 2 : 338-341.

LEHMANN U. (1981)-The ammonites. Their life and their world, Cambridge University Press, 246 p.

- LEHMANN U. (1985)-Zur Anatomie der Ammoniten : Tintenbeutel, Kiemen, Augen, Paläont. Z., 59, 1/2 : 99-108.
- MAIGRET J. (1990)-Le nautile, hôte privilégié des aquariums publics, Aquarama, 114, 4 : 52-59.

MAKOWSKI H. (1971)-Some remarks on the ontogenetic development and sexual dimorphism in the Ammonoidea, Acta Geol. Pol., 21, 3: 321-340.

- MORTON N. (1988)-Segregation and migration patterns in some *Graphoceras* populations (Middle Jurassic), *In* Wiedmann J. & Kullmann J. (Eds), Cephalopods-Present and Past: 377-385.
- PARONA C. F. (1896)-Nuove osservazioni sopra la fauna e l'età degli strati con Posidonia alpina nei Sette Comuni, Pal. It., 1:1-42.
- RENZ C. (1913)-Zur Geologie der östlichen Kaukasus, N. Jb. f. Min. Geol. Paläont., 36: 651-703.
- SAUNDERS W. B. & WARD P. D. (1979)-Nautiloid growth and lunar dynamics, Lethaia, 12: 172.
- SAUNDERS W. B. (1983)- Natural growth rate and longevity of *Nautilus belauensis*, *Paleobiology*, 9, 3: 280-288.
- SAUNDERS W. B. & LANDMAN N. H. (1987)-Nautilus, Plenum Publishing Corporation, 632 p.
- SAUNDERS W. B. & WARD P. D. (1987)-Ecology, distribution and population characteristics of Nautilus, In Saunders W. B. & Landman N. H. (Eds), Nautilus, Plenum Publishing Corporation : 137-162.
- STAHL W. & JORDAN R. (1969)-General considerations on isotopic paleotemperature determinations and analyses on Jurassic ammonites, Earth and Planetary Science Letters, 6: 173-178.
- STURANI C. (1967)-Réflexions sur les faciès lumachelliques du Dogger mésogéen ("Lumachelle à Posidonia alpina" *auctt.*), *Boll. Soc. Geol. It.*, 86, 3 : 446-467.
- STURANI C. (1971)-Ammonites and stratigraphy of the "Posidonia alpina" beds of the Venetian alps (middle Jurassic, mainly Bajocian), *Mem. Ist. Geol. Min. Univ. Padova*, 28, 190 p.
- TEICHERT C. (1985)-Crises in Cephalopod evolution, In Bottjer D.J., Hickman C.S. & Ward P., Mollusks-Notes for a short course, Univ. of Tennessee Studies in Geology 13, T. H. Broadhead (ed) : 202-214.
- TINTANT H. (1963)-Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale, P. U. F., Paris, 500 p.
- VERMEIJ G. J. (1978)-Biogeography and adaptation, Harvard Univ. Press, 332 p.
- VOGEL K. P. (1959)-Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea), Geol. Jb., 76: 469-540.
- WENDT J. (1971)-Genese und Fauna submariner sedimentärer Spaltenfüllungen im mediterranen Jura, *Palaeontographica*, Abt. A, 136 : 121-192.
- WILLEY A. (1902)-Contributions to the natural history of the pearly Nautilus, Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere collected during the years 1895, 1896 and 1897, Part IV.
- ZIEGLER B. (1963)-Ammoniten als Faziesfossilien, Paläont. Z., 37, 1/2 : 96-102.

## INDEX DES FIGURES

Fig. I.1-Vue en coupe d'une coquille de *Nautilus pompilius*. En pointillés, les parties molles du corps de l'animal.

Fig. I.2-Coupe dans une coquille d'ammonite. En pointillés, espace occupé par les parties molles.

Fig. II.1-Méthode de mesure de l'espacement des cloisons sur une section de coquille d'ammonite.

Fig. III.1-Situation des gisements sur une reconstitution paléogéographique de la Téthys occidentale (adapté d'après Elmi & Rulleau 1987).

Fig. III.2-Coupe paléogéographique interprétative dans la chaîne Nerone-Catria (Italie centrale) pendant le Toarcien (d'après Elmi 1981).

Fig. III.3-Etat de conservation des *Hildoceras sublevisoni* dans les gisements italiens de Valdorbia et Burano.

Fig. III.4-Taille des *Hildoceras sublevisoni* dans les différents gisements étudiés (en gris plus foncé : la classe modale).

Fig. III.5-Comparaison entre les diamètres atteints par les protoconques appartenant aux coquilles d'*H. sublevisoni* et les protoconques des ammonitelles (jeunes ammonites non encore cloisonnées).

Fig. III.7-Relation entre la taille de la protoconque et la taille atteinte par l'ammonite (représentée par le diamètre du phragmocône).

Fig. III.7-Taille de l'ombilic en fonction du diamètre chez les *Hildoceras sublevisoni* des différents gisements et superposition des droites de régression obtenues.

Fig. III.8-Hauteur du flanc en fonction du diamètre chez les *Hildoceras sublevisoni* des différents gisements et superposition des droites de régression obtenues.

Fig. III.9-Illustration, sur tois coquilles théoriques de même diamètre, phénomène de réduction de la taille de l'ombilic selon deux processus différents.

Fig. III.10- A : Hauteur interne du tour (H') en fonction du duiamètre (D)

B : H'/D en fonction de D.

Fig. III.11-Epaisseur du tour en fonction du diamètre chez les *Hildoceras sublevisoni* des différents gisements et superposition des quatre nuages de points.

Fig. III.12-Diamètre du phragmocône en fonction du nombre de loges.

A. Chez les *H. sublevisoni* du Djebel Nador et de Sidi Ikreleff (Algérie) et du Poitou (France).

B Chez les *H. sublevisoni* de Valdorbia et du Burano (Italie) (petits carrés noirs en surimposition sur les données précédentes).

Fig. III.13-Nombre de tours de spire en fonction du diamètre mesuré chez les exemplaires du Djebel Nador (Algérie) et du Poitou (France).

Fig. III.14-Courbes de croissance in dividuelles du diamètre en fonction du numéro de loge pour quelques exemplaires bien conservés dans les différents gisements. Comparaison avec des courbes exponentielles théoriques.

Fig. III.15-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour quatre exemplaires bien conservés du Poitou (France).

Fig. III.16-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires d'*H. sublevisoni* du Poitou.

Fig. III.17-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 5 exemplaires bien conservés de Valdorbia et du Burano (Italie).

Fig. III.18-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires du Burano et de Valdorbia (Italie).

Fig. III.19-Quelques courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la figure III.18.

Fig. III.20-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 5 exemplaires bien conservés du Djebel Nador (Algérie).

Fig. III.21-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires du Djebel Nador (Algérie).

Fig. III.22-Quelques courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la figure III.21.

Fig. III.23-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 5 exemplaires bien conservés de Sidi Ikreleff (Algérie).

Fig. III.24-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des exemplaires de Sidi Ikreleff (Algérie).

Fig. III.25-Deux courbes individuelles de l'angle intercloisonnaire en fonction du numéro de loge extraites de la figure III.24.

Fig. III.26-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement chez *Hildoceras sublevisoni*.

Fig. III.27-Evolution de l'angle intercloisonnaire au cours de l'ontogenèse, exprimé sous forme de courbes cumulatives :

A-Chez les populations méditerranéennes de Valdorbia et du Burano (Italie), du Djebel Nador, Sidi Ikreleff et Djebel Sekika (Algérie).

B-Chez les exemplaires du Poitou (France).

Fig. III.28-Comparaison entre les courbes cumulatives de l'angle intercloisonnaire des différents gisements.

Fig. III.29-Courbes de l'angle intercloisonnaire mesuré en fonction du numéro de loge chez quelques espèces de nautiles actuels et fossiles.

Fig. III.30-Comparaison de l'extension des trois phases du cloisonnement chez les H. sublevisoni des quatre groupes de gisements.

Fig. III.31-Comparaison du cloisonnement de 4 ammonites provenant des 4 groupes de gisements étudiés.

Fig. III.32-Modèles d'"horloges de Gould" pour les ammonites des 4 groupes de gisements considérés.

Fig. III.33-Diamètre des protoconques observées chez H. lusitanicum et H. bifrons.

Fig. III.34-Tours internes d'un *H. bifrons* provenant de La Verpillière (Isère) montrant le passage du siphon en position ventrale au cours du deuxième tour de spire.

Fig. III.35-Diamètre du phragmocône exprimé en fonction du nombre de loges pour les deux espèces *H. lusitanicum* et *bifrons* en comparaison avec le nuage de points obtenu pour les *H. sublevisoni* du Poitou.

Fig. III.36-Courbes de croissance individuelles du diamètre en fonction du numéro de loge pour quelques exemplaires bien conservés d'*H. lusitanicum* et *bifrons*. Comparaison avec des courbes exponentielles théoriques.

Fig. III.37-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 3 exemplaires d'*H. lusitanicum* bien conservés du gisement du Sartre (Ardèche).

Fig. III.38-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des *H. lusitanicum* du Sartre (Ardèche).

Fig. III.39-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement chez H. lusitanicum.

Fig. III.40-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour 6 exemplaires d'*H. bifrons* bien conservés.

Fig. III.41-Superposition des courbes d'angles intercloisonnaires pour l'ensemble des *H. bifrons* des gisements de La Verpillière et St-Quentin-Fallavier (Isère).

Fig. III.42-Courbe théorique de l'évolution ontogénétique du cloisonnement d'H. bifrons.

Fig. III.43-Tableau comparatif des diamètres moyens observés chez Sphaeroceras brongniarti dans le bassin anglo-parisien et dans le gisement de Troch n°1 (région d'Asiago, Italie).

Fig. III.44-Trois types de péristomes rencontrés chez S. brongniarti de Bayeux (France).

Fig. III.45-Histogramme de fréquence des diamètres de *Sphaeroceras brongniarti* de la ride de Trente (Italie) et du bassin anglo-parisien.

Fig. III.46-Tableau des proportions d'exemplaires complets et incomplets des deux espèces P. (Micropoecilomorphus) vicetinus et P. cycloides.

Fig. III.47-Tableau des répartitions des diamètres entre microconques et macroconques, et exemplaires complets et incomplets.

Fig. III.48-Histogrammes de fréquences des diamètres pour les deux espèces dimorphes *P. (M.) vicetinus* et *P. cycloides.* 

Fig. III.49-Diamètres des protoconques observées chez Sphaeroceras brongniarti, tous gisements confondus.

Fig. III.50-Angles intercloisonnaires exprimés en fonction du numéro de loge pour les S. brongniarti de la région de Bayeux (France) et d'Asiago (Italie).

Fig. III.51-Comparaison du cloisonnement de 4 exemplaires de la région d'Asiago et de 3 exemplaires de Bayeux. Les courbes sont alignées sur la protoconque qui est conservée dans tous les cas.

Fig. III.52-Modèle d'"horloges de Gould" appliqué aux Sphaeroceras brongniarti de Bayeux et de la région d'Asiago.

# PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES



### PLANCHE 1

Figure 1-Hildoceras sublevisoni FUCINI. Exemplaire Hild 7. Vue externe. Gisement de Ligron (Deux-Sèvres, France). Coll. Gabilly.

Figure 2- Même exemplaire que la figure 1. Vue en section équatoriale.

Figure 3- Hildoceras sublevisoni FUCINI. Gisement de Ligron (Deux-Sèvres, France). Exemplaire Hi 4. Vue en section équatoriale. Coll. Gabilly.

Figure 4- *Hildoceras aff. sublevisoni* FUCINI. Gisement du Burano (Apennin des Marches, Italie centrale). Niveau BU.T.5. Exemplaire montrant un péristome adulte bien conservé, précédé d'une légère dépression. Noter les cicatrices des péristomes juvéniles de forme beaucoup plus arrondie. Coll. Mignot.

Figure 5- *Hildoceras sublevisoni* FUCINI. Gisement du Burano (Apennin des Marches, Italie centrale). Niveau BU.T.5. Exemplaire montrant des cicatrices péristoméales marquées. Coll. Mignot.



## PLANCHE 2

Figure 6- *Hildoceras sublevisoni* FUCINI. Gisement de Valdorbia (Apennin des Marches, Italie centrale). Exemplaire 85 MD 38i (2) en vue externe. Noter l'atténuation de l'ornementation sur la fin de la loge d'habitation. Coll. Elmi.

Figure 7- Même exemplaire que précédemment. Vue en section équatoriale.

Figure 8- *Hildoceras lusitanicum* MEISTER. Gisement du Sartre (Ardèche, France). Exemplaire Sa(5) (adulte). Vue en section équatoriale. Coll. Cassel.

Figure 9- *Hildocerad bifrons* BRUG. Gisement de St-Quentin-Fallavier (Isère, France). Exemplaire Is(12) (macroconque immature ?). Vue en section équatoriale. Coll. Centre des Sciences de la Terre Lyon I.

Figure 10- Sphaeroceras brongniarti. Région de Bayeux (Normandie, France). Vue externe. Exemplaire BA.P.5 (adulte à péristome conservé). Noter le décollement de la spire en fin de croissance. Coll. Pavia.

Figure 11- Même exemplaire que précédemment . Vue en section équatoriale.

Figure 12- Sphaeroceras brongniarti . Région des Sette Communi (Asiago, Italie du Nord). Exemplaire AS.P.3 (adulte à péristome conservé). Vue externe. Coll. Pavia.

Figure 13- Sphaeroceras brongniarti . Région des Sette Communi (Asiago, Italie du Nord). Exemplaire AS.P.1. Vue en section équatoriale. Coll. Pavia.

Figure 14- Poecilomorphus cycloides. Région des Sette Communi (Asiago, Italie du Nord). Vue externe. Coll. Pavia.

Figure 15- P. (Micropoecilomorphus) vicetinus Région des Sette Communi (Asiago, Italie du Nord). Vue externe. Coll. Pavia. Exemplaire adulte à péristome conservé.