

---

BULLETIN N°308 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique  
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

## Rythmes de croissance chez les ammonites triasiques<sup>1</sup>

PAR

HUGO BUCHER<sup>2</sup> et JEAN GUEX<sup>2</sup>

*Résumé.*-BUCHER H., GUEX J., 1990. Rythmes de croissance chez les Ammonites triasiques. *Bull. Soc. vaud Sc. nat.* 80.2: 191-209.

De nombreux groupes d'ammonites triasiques présentent, sur leur coquille, un développement cyclique ou sporadique de stries très fortement marquées (*mégastries*). Chez certains groupes comme *Monacanthites* et *Keyserlingites*, la trajectoire de ces stries est de type parabolique et leur genèse est clairement liée à la résorption d'épines ventrales.

Une étude quantitative des relations entre les espacements septaux et les espacements inter-mégastries chez *Parafrechites* et *Gymnotoceras* (*Beyrichitinae*, Anisien) permet de montrer qu'il existe une bonne corrélation entre les ralentissements de croissance indiqués par les resserrements septaux et la densité des stries de résorption visibles sur les coquilles. Cette densité varie également en fonction de la géométrie et de l'âge des individus.

*Abstract.*-BUCHER H., GUEX J., 1990. Growth rythms of Triassic Ammonoids. *Bull. Soc. vaud Sc. nat.* 80.2: 191-209.

A quantitative study of the relationships between spacing of resorption striae and septal spacing in the *Beirichitinae* (*Ammonoidea*, Anisian) is presented. The geometry of resorption structures is related to the general shape of the shell. A relationship between cyclic growth patterns and the rate of shell accretion is also demonstrated.

---

<sup>1</sup>Travail effectué dans le cadre des projets 2-27464-89 et 2-565-084 du Fonds National suisse pour la Recherche Scientifique.

<sup>2</sup>Institut de Géologie, Université de Lausanne, BFSH-2, CH-1015 Lausanne.

## 1. INTRODUCTION

L'étude des rythmes de croissance des ammonites est un sujet qui a toujours suscité l'intérêt des paléontologues (OECHSLE 1958, RIEBER 1963, JORDAN et STAHL 1970, KULICKI 1974, BAYER 1977, DOGUZHAeva 1982, LANDMAN 1983, CHECA 1987, DOMMERGUES 1988).

Les stries présentes sur les coquilles des mollusques marins sont bien connues pour leur faculté d'enregistrer certaines fluctuations des paramètres environnementaux (RHOADS et LUTZ 1980). Les variations de l'espacement de ces stries sont aussi influencées par l'âge des individus et traduisent également les variations de la vitesse de croissance au cours de l'ontogenèse.

Les ammonites dont la coquille est bien préservée sont d'un intérêt majeur pour l'étude de leurs rythmes de croissance. De nombreux groupes présentent la particularité de posséder, en plus des stries de croissance élémentaires, une catégorie de stries épaisses, bien distinctes, et dont les lignes paraboliques classiques sont un cas particulier. Chez certains groupes d'âge triasique comme *Monacanthites* Tozer ou *Keyserlingites* Hyatt, la trajectoire de ces stries est de type parabolique. Ces structures sont comparables à celles que l'on observe chez certains groupes jurassiques et leur genèse est clairement liée à la résorption d'épines ventrales (GUEX 1989).

Afin d'éviter toute confusion avec les stries de croissance élémentaires ou «normales», on qualifiera de mégastries l'ensemble de ces stries particulières.

## 2. BUT DU TRAVAIL ET MATÉRIEL ETUDIÉ

La première partie du présent travail est purement qualitative. Elle concerne les points suivants:

- étude des relations entre la trajectoire des mégastries et l'ornementation;
- étude des relations géométriques entre mégastries et stries de croissance;
- étude des structures coquillières internes liées à la présence d'une mégastrie.

La deuxième partie de cette note est consacrée à l'étude quantitative des variations de l'espacement des mégastries. Dans un premier temps, le traitement individuel de nos échantillons servira à établir les relations avec l'espacement septal d'une part et avec le degré d'involution d'autre part. Dans un deuxième temps, les données biométriques établies sur l'ensemble de nos échantillons nous permettra de mettre en évidence l'existence de variations cycliques de la vitesse de croissance au cours du développement.

L'essentiel du matériel étudié ici concerne les genres *Parafrechites* Silberling et Nichols et *Gymnotoceras* Hyatt. Ces deux genres appartiennent aux *Beyrichitinae* Spath (une sous-famille des *Ceratitidae* Mojsisovics), dont la distribution biochronologique va de l'Anisien moyen au Ladinien inférieur. Dans le Trias moyen d'Amérique du Nord (Nevada, Colombie britannique, Arctique canadien), les coquilles externes sont généralement bien préservées. Ceci permet de constater que tous les représentants nord-américains de cette sous-famille possèdent ces mégastries.

Le choix de *Gymnotoceras rotelliformis* Meek et de *Parafrechites meeki* (Mojsisovics) [Anisien supérieur; voir SILBERLING et NICHOLS 1982] s'explique par la grande quantité de matériel récoltée par l'un des auteurs (H.B.) dans le Fossil Hill Member (Favret et Prida Formations, Star Peak Group) du Nevada. De plus, pour l'étude de *Parafrechites meeki*, nous disposons d'une population de plusieurs centaines d'individus provenant de la partie sud de la Tobin Range (Pershing County, Nevada). Cette localité (HB 237) montre un assemblage faunique quasiment monospécifique, préservé dans une matrice constituée en grande partie d'ammonitelles (embryons): il est possible que cet assemblage représente une population synchrone.

Notre matériel provient de calcaires noduleux qui livrent généralement des phragmocônes préservés en volume alors que les loges d'habitation, apparemment complètes, ont subi les effets de la compaction. Elles sont de ce fait inutilisables pour la biométrie.

Les descriptions qualitatives qui suivent sont basées essentiellement sur *Parafrechites* et *Gymnotoceras*, mais rendent aussi compte des observations faites sur les autres genres de beyrichitidés.

### 3. DESCRIPTION QUALITATIVE DES MÉGASTRIES

#### 3.1. Trajectoire des mégastries

##### 3.1.1. Relations avec l'ornementation

La trajectoire des mégastries est essentiellement subordonnée à l'intensité de la costulation et de la tuberculation. La classification proposée ici englobe des exemples du Trias et du Jurassique (fig.1).

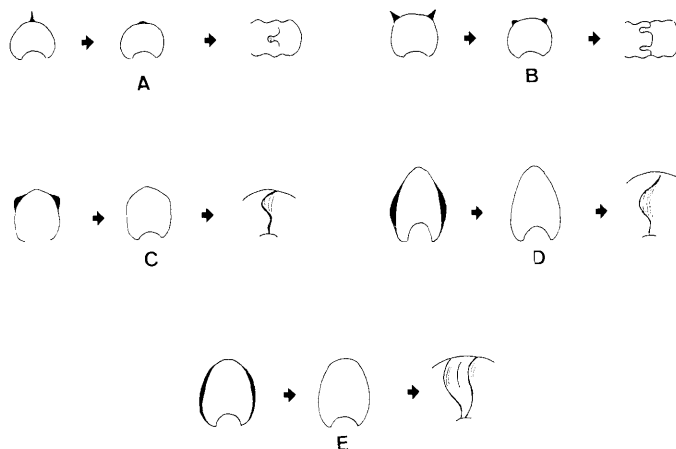


Figure 1.- Classification des mégastries. A et B: trajectoire parabolique. C et D: trajectoire subparabolique. E: trajectoire sigmoïde.

Ce schéma montre que chez les formes à épines solitaires situées en position siphonale (*Monacanthites*, *Keyserlingites*), ces mégastries sont de type parabolique. Elles sont engendrées par une résorption de l'épine (fig. 1 a). Chez les formes costulées et dépourvues d'épines ou de tubercules, la trajectoire des mégastries est simplement sigmoïde (fig. 1 e). La présence de sinus sur le trajet d'une mégastrie de type subparabolique est induite par la résorption de tubercules ou de bulles. L'intensité de la résorption dépend donc de la géométrie des éléments ornementaux disparus.

Chez les beyrichitidés, toutes les mégastries sont fortement projetées sur l'épaule ventral et étroitement arrondies sur l'aire ventrale. Par contre, les mégastries les plus sinueuses sont typiquement associées à la présence de tubercules marginaux (fig. 2). *Anagymnotoceras*, *Eogymnotoceras* et *Frechites* en sont généralement pourvus sur la plus grande partie de leurs stades immatures respectifs. Chez *Parafrechites*, seuls les variants les plus robustes possèdent de tels tubercules (Pl. I, fig. 1 et 2). Les mégastries qui leur sont associées décrivent également un sinus évasé sur la moitié inférieure du flanc. Elles suivent ainsi le bord apical des bulles ombilicales qui sont allongées radialement ou légèrement proverses. Sur la paroi ombilicale, toutes les mégastries sont invariablement crochetées vers l'avant. En vue latérale, la trajectoire des mégastries associées à une géométrie déprimée et à une ornementation forte est de type subparabolique.

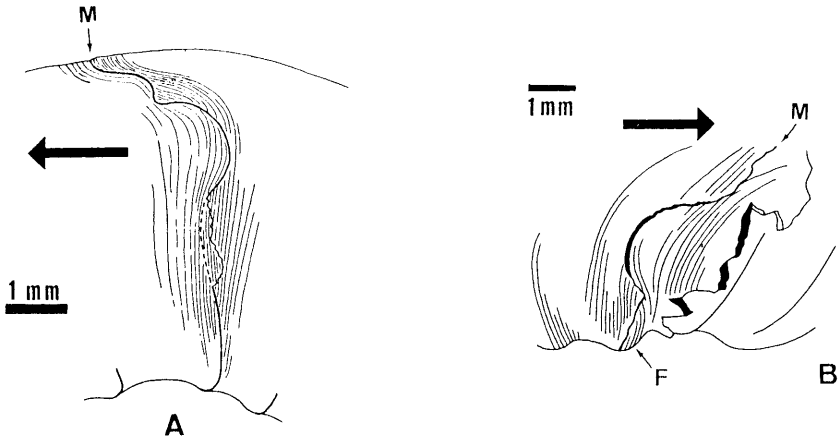


Figure 2.- Mégastries subparaboliques (M) chez *Parafrechites meeki*. A: spécimen 23765. B: spécimen 23760. Le symbole F indique la zone où la coquille ancienne est ébréchée au voisinage de la mégastrie, laissant apparaître une forte discordance entre les stries de croissance des segments pré- et post-résorption.

Le cas opposé à celui qui vient d'être décrit correspond aux mégastries associées à une costulation fine et à une section comprimée du tour. A l'exception de l'aire ventrale et de la paroi ombilicale où la trajectoire reste inchangée, les mégastries de cette catégorie sont essentiellement droites et légèrement proverses. Les mégastries droites se succèdent occasionnellement

avec un espacement très réduit, formant ainsi un télescopage facilement repérable à l'oeil.

On remarque que toutes les transitions possibles existent entre les mégastries paraboliques et les mégastries droites. Le type de trajectoire covarie de manière apparemment continue avec la géométrie du tour et l'intensité de l'ornementation. Ceci est illustré à la fois par les transformations ontogéniques d'un même individu et par les variants d'une même population.

### 3.1.2. *Relations avec les stries de croissance*

Les mégastries sont généralement discordantes par rapport aux stries de croissance. Ces discordances sont particulièrement fortes dans le cas des mégastries subparaboliques et atteignent un angle maximum lorsque la mégastrie décrit un sinus (fig. 2; Pl. 1, fig. 2). On constate alors que la mégastrie coupe obliquement les stries de croissance du segment de coquille ancien. Lorsque la mégastrie est intacte (non ébréchée durant la préparation mécanique du spécimen), les premières stries de croissance visibles sur le nouveau segment de coquille apparaissent dans les sinus. Dans le cas du sinus marginal, les stries de croissance du nouveau segment montrent un espacement relatif très important. Au fur et à mesure de la sécrétion du nouveau segment, le colmatage des sinus déterminés par la mégastrie s'achève lorsque les stries de croissances élémentaires du nouveau segment ont un espacement relatif constant sur toute la hauteur de leur trajectoire.

### 3.2. *Distribution au cours de l'ontogénèse*

La distribution et les transformations ontogéniques des mégastries ainsi que les relations avec l'ornementation sont illustrées de manière détaillée dans le cas de *Parafrechites meeki* (fig. 3).

Les mégastries sont absentes du stade embryonnaire (ammonitella) mais elles apparaissent bien avant la formation des premières côtes. Elles ont alors une trajectoire simple et montrent une nette projection sur le haut des tours à section arrondie (fig. 3 a).

Dès l'apparition de la costulation, on constate que les mégastries suivent invariablement la limite apicale des côtes. Les premières côtes sont toujours directement associées à une mégastrie. C'est seulement un peu plus tardivement que les premières côtes simples, non-associées à une mégastrie, viennent s'intercaler dans la partie médiane d'un segment (fig. 3 a).

Dans les stades suivants, les côtes bifurquées depuis le bas du flanc sont toujours séparées par une mégastrie, alors que les côtes simples et intercalaires, grossièrement parallèles les unes aux autres en sont dépourvues (fig. 3 b et 3 c). Dans une paire de côtes bifurquées, on remarque que la mégastrie borde toujours la limite apicale de la côte la plus récente. La nouvelle côte bordée par une mégastrie est généralement plus forte que les dernières côtes intercalaires du vieux segment. Dans la plus grande partie des premiers stades immatures, on observe donc la répétition de la séquence suivante:

–bifurcation de 2 côtes, séparées par une mégastrie longeant le bord apical de la côte la plus récente;

–0 à 3 côtes intercalaires simples et approximativement parallèles, sans mégastries intercalées. Le relief de ces côtes est plus faible que celui des côtes associées à une mégastrie;

–nouvelle bifurcation de 2 côtes avec présence d'une mégastrie.

Dans les stades immatures plus tardifs, on observe souvent plusieurs mégastries (jusqu'à 4 ou 5) sur une même «côte» d'allure émoussée. Dans un tel cas, on a alors affaire non plus à une seule côte mais à une ondulation costiforme composite (fractions de côtes juxtaposées).

Les loges d'habitation adultes ne montrent plus de mégastries. Celles-ci semblent se fondre dans les stries de croissances. La disparition des mégastries au cours du dernier stade de croissance est accompagnée d'un changement remarquable de l'ornementation. A la place de côtes bien définies, l'ornementation se réduit, dans la plupart des cas, à de vagues ondulations qui divergent à partir des replis ombilicaux.

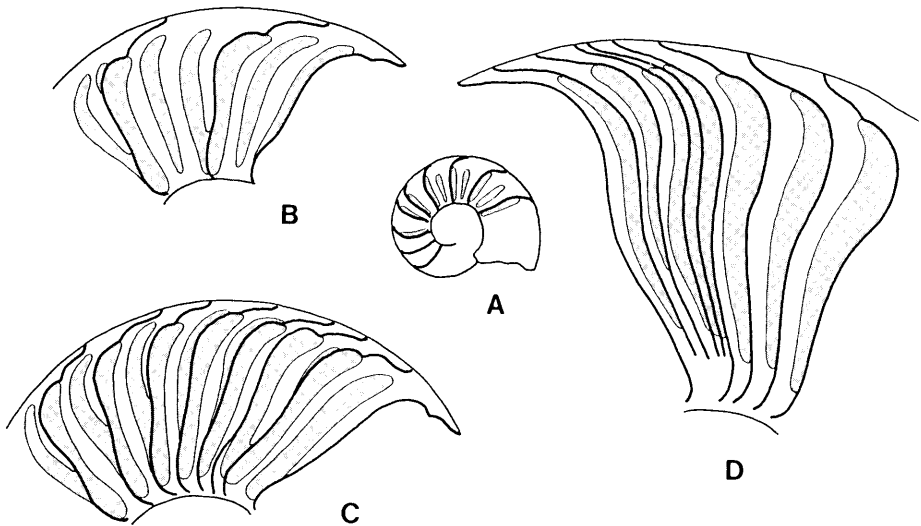


Figure 3.- Schéma montrant la relation entre costulation et distribution des mégastries dans le stade juvénile de *Parafrechites meeki*.

### 3.3. Structure interne des couches coquillières

La recristallisation importante qui affecte notre matériel ne permet pas de reconnaître l'ultrastructure des différentes couches coquillières. On utilisera par conséquent une nomenclature des couches coquillières sans connotation avec leur ultrastructure originelle. Tous nos spécimens montrent deux couches

distinctes: une couche externe fine (prismatique?) et une couche principale interne épaisse (nacré?).

Certaines sections équatoriales favorables nous ont permis d'étudier le détail des relations entre les couches coquillères secrétées avant et après la résorption représentée par la mégastrie. Ces sections sont illustrées dans la figure 4.

Vers la fin du segment ancien (précédant la mégastrie), la coquille s'amincit progressivement et forme un biseau. Dans ce segment, la couche externe se prolonge vers l'avant bien au-delà de la couche principale. Dans son extension aperturale, la couche externe peut s'épaissir de manière notable (fig. 4 a), ou même parfois former un bourrelet saillant en travers de la ligne siphonale. La couche externe du nouveau segment, secrétée par le bord du manteau, se distingue par sa finesse relative. L'emplacement exact où débute cette couche n'est pas connu avec certitude.

La couche principale nouvelle, secrétée par une zone un peu plus interne du manteau, tapisse progressivement la face interne du biseau. Au voisinage de la mégastrie, elle forme un ressaut qui correspond au rebord apertural de l'ancienne couche.

Lorsque la couche externe d'un segment ancien est ébréchée au voisinage d'une mégastrie, on remarque que les stries de croissance sous-jacentes à cette couche sont concordantes avec celles du nouveau segment et discordantes par rapport à celles de l'ancien segment (fig. 2).

On notera finalement que les sections équatoriales étudiées montrent fréquemment la présence d'une zone triangulaire sparitique (fig. 4), située dans le prolongement du rebord apertural de la vieille couche principale. Cette cavité correspond à un vide structural analogue à ceux qui sont engendrés par la couche préseptale des *Dactyloceratidae* (voir GUEX 1970).

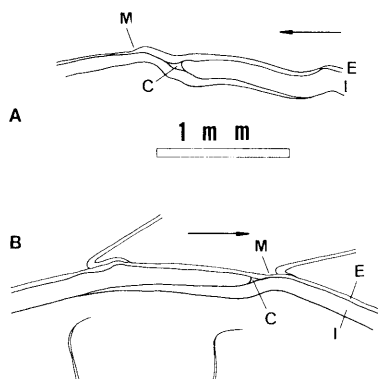


Figure 4.- Sections équatoriales montrant la nature du contact entre les couches coquillères des segments construits avant et après la résorption. A: *Parafrechites meeki* (localité HB 237, Tobin Range). B: *Gymnotoceras rotelliformis* (Fossil Hill, banc 18). M: mégastrie. C: vide rempli de calcite sparitique. E = couche externe. I = couche principale. La flèche indique le sens de l'enroulement.

#### 4. ETUDE QUANTITATIVE DE L'ESPACEMENT DES MÉGASTRIES

##### 4.1. *Méthode d'étude*

###### 4.1.1. *Mesures*

Chaque spécimen est d'abord dessiné à l'aide d'une chambre claire en vue latérale, puis scié et poli suivant sa section équatoriale. Une fois la section équatoriale dessinée, l'échantillon est progressivement démonté par segment d'un quart de tour environ dans le but d'atteindre un diamètre le plus petit possible.

L'espacement des mégastries est mesuré sur les dessins (vues externes), aux  $2/3$  de la hauteur du tour. A chaque mesure de l'espacement entre deux mégastries correspond un diamètre (D) passant par le milieu de l'espacement mesuré. L'espacement septal est mesuré sur les dessins des sections équatoriales, entre 2 rayons intersectant 2 septes consécutifs, aux  $2/3$  de leur hauteur respective. A chaque mesure d'un espacement septal correspond également un diamètre D passant par le milieu de la distance interseptale. La largeur de l'ombilic est mesurée pour chaque valeur de D.

Une dernière série de mesures est effectuée sur la section équatoriale pour réviser la conversion des diamètres en nombre de tour. Pour cela, nous avons mesuré le diamètre des coquilles tous les  $1/8$  de tour.

Toutes les mesures sont données en mm. Un même spécimen dessiné et mesuré deux fois permet d'estimer que l'incertitude sur les mesures est de  $\pm 0.1$  mm.

###### 4.1.2. *Présentation des mesures*

Pour chaque individu étudié, nous avons établi une même série de diagrammes successifs. Le spécimen 45582 (*Gymnotoceras rotelliformis*) servira ici d'exemple pour illustrer la conversion des diamètres en nombre de tours et la construction des principaux diagrammes utilisés dans notre discussion. La démarche suivie est donnée dans la figure 5:

-Le premier diagramme (fig. 5 a) montre la variation des espacements des mégastries (M) et des espacements septaux (S) en fonction du diamètre (D).

-La variation du nombre de tours (N) en fonction du diamètre de la coquille est illustrée dans la figure 5 b (courbe N). Il est intéressant de noter que cette courbe est irrégulière: elle consiste en une séquence de «fragments» d'exponentielles juxtaposées. La dérivée de cette courbe (dN/dD) illustre clairement les variations du taux d'allongement de la coquille au cours de l'ontogenèse. Les cycles de croissance délimités par ces fluctuations seront discutés dans la section 5.

-Le diagramme de la figure 5 c est identique au précédent mais l'échelle y est semi-logarithmique. Les valeurs de N s'alignent approximativement sur une droite dont l'équation est utilisée pour convertir les valeurs de D en nombres de tour.

-Le diagramme suivant (fig. 5 d) montre la variation des espacements des

mégastries (M) et des espaces septaux (S) en fonction du nombre de tours (N).

—Pour réduire les effets de la croissance allométrique et obtenir une meilleure estimation des fluctuations relatives des espacements, nous représentons également la variation des rapports M/D et S/D en fonction du nombre de tour (fig. 5 e).

—La corrélation entre les courbes M/D et S/D est finalement établie empiriquement en décalant la deuxième courbe vers la droite de façon à faire coïncider au mieux les séquences de minima et de maxima des deux courbes. L'amplitude du décalage est exprimée en nombres de tours et indiquée entre parenthèse sur chaque diagramme (fig. 5 f).

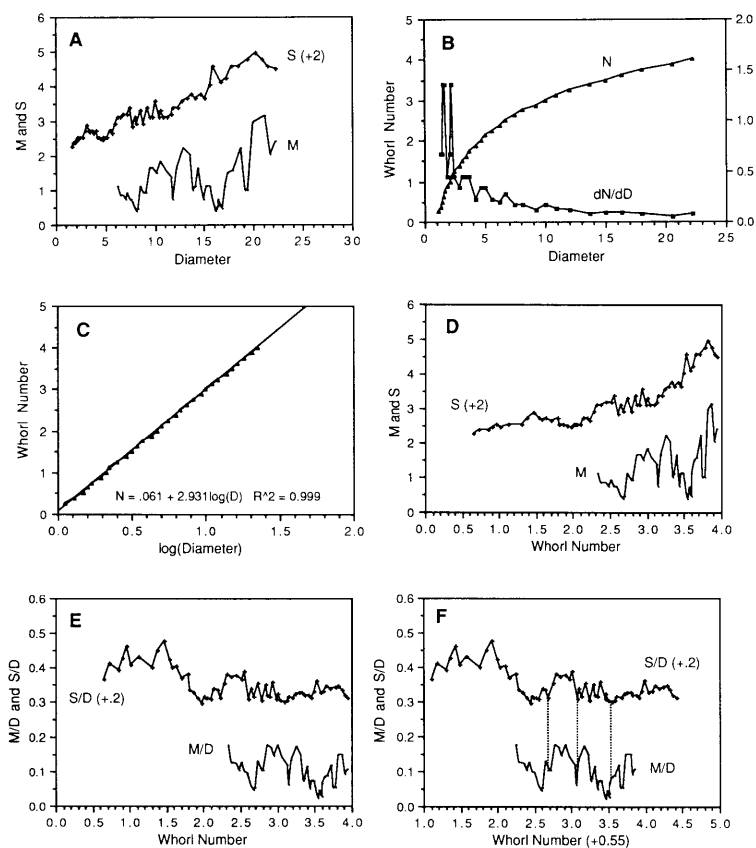


Figure 5.- Diagrammes A à F du spécimen 45582 (*Gymnotoceras rotelliformis*, Fossil Hill, banc 18). Voir explications dans le texte.

#### 4.2. Corrélation entre espacement des mégastries et espacement septal

A diamètre comparable, la simple observation des variants d'une même espèce ou d'une même population montre les différences importantes qui affectent la densité des mégastries et la densité septale (fig. 6). Un variant comprimé, à forte densité de mégastries, possède également une densité septale élevée. Corrélativement, un variant robuste, à faible densité de mégastries, se distingue par une densité septale faible.

Les télescopages de mégastries et les resserrements septaux sont facilement repérables chez les variants comprimés (fig. 6 a et 6 b). Chez les variants robustes, les resserrements relatifs des mégastries et des septes sont plus difficilement décelables visuellement.

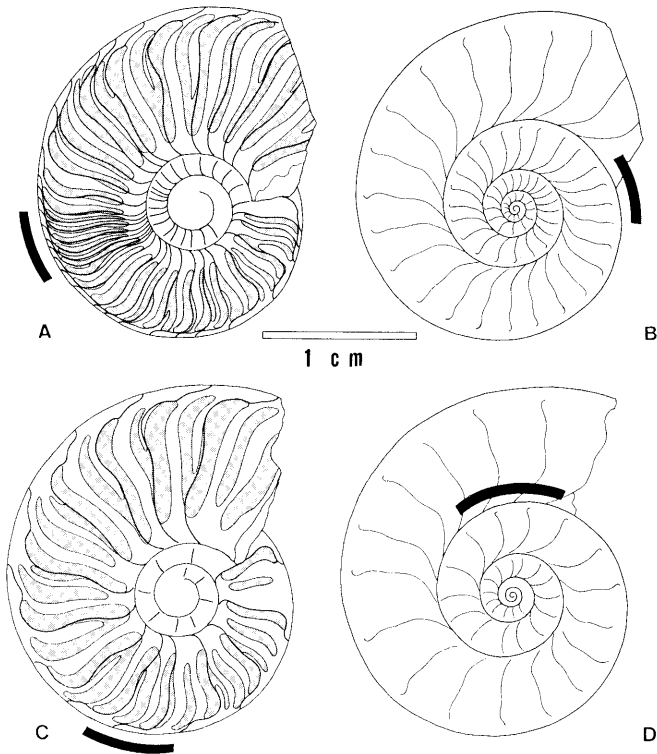


Figure 6.- Vues latérales et sections équatoriales de *Gymnotoceras rotelliformis* (phragmocônes). A: spécimen 45582, (Fossil Hill, banc 18). B: spécimen 45663 (Fossil Hill, banc 22). Le variant comprimé (A), à forte densité de mégastries possède une densité septale plus élevée que le variant déprimé (B), à faible densité de mégastrie. Les arcs de cercle noirs indiquent les resserrements de mégastries associés aux resserrements septaux.

Sur 40 spécimens préparés, seuls 12 sont préservés de manière adéquate et permettent d'obtenir conjointement des séquences de mégastries et de septes assez longues et ininterrompues.

Les diagrammes illustrés dans la figure 7 montrent que bon nombre de fluctuations dans l'espacement des mégastries se retrouvent dans l'espacement des septes. Dans la plupart des spécimens étudiés, les fluctuations de plus grande amplitude sont aisément reconnaissables d'une courbe à l'autre. Certains cas favorables montrent que les fluctuations de faible amplitude sont également corrélables entre les deux courbes (fig. 7, spécimen 23718). La tendance générale qui se dégage de ces diagrammes est que les courbes S/D enregistrent les mêmes séquences de variations que les courbes M/D, mais avec des variations d'amplitude amorties.

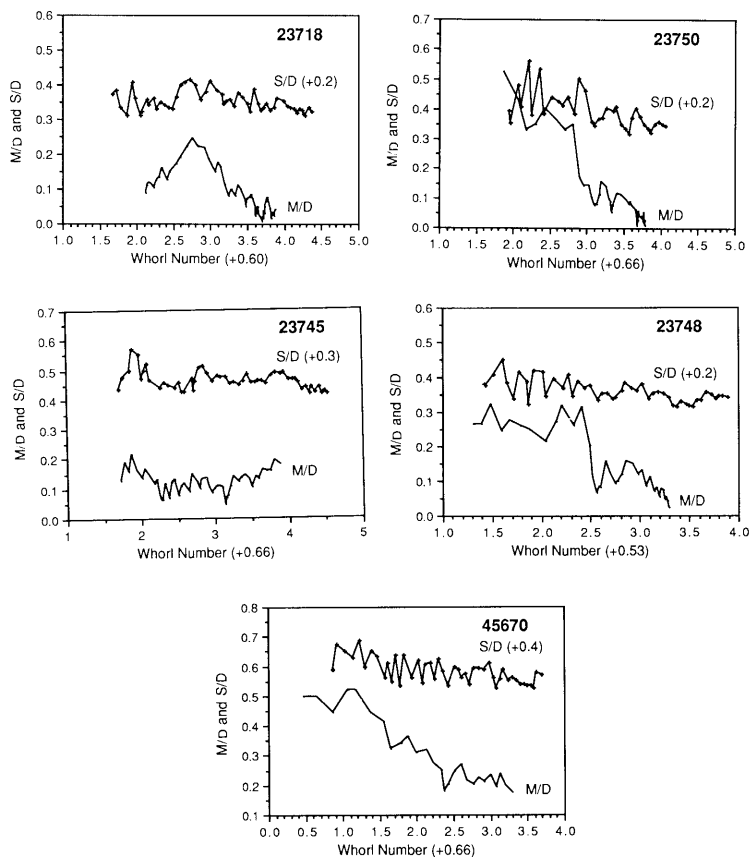


Figure 7.-Exemples de corrélation entre espacements de mégastries et espacements septaux. Spécimens 23718 à 23750: *Parafrechites meeki* (localité HB 237, Tobin Range). Spécimen 45670: *Gymnotoceras rotelliformis* (Fossil Hill, banc 22).

La distance selon laquelle la courbe S/D est translatée vers la droite est choisie empiriquement de manière à faire coïncider l'allure générale des deux courbes ainsi que le plus grand nombre de minima et maxima locaux. Cette distance, exprimée en nombre de tour, correspond à la longueur «moyenne» de la loge d'habitation. La corrélation entre certains pics montrent des écarts relatifs de faible valeur, traduisant ainsi des fluctuations minimales de la longueur de la loge au cours des stades immatures successifs. Les diagrammes mettent toutefois en évidence la constance du nombre de tour représentant la loge d'habitation pour chaque spécimen. Il est aussi remarquable que la gamme de longueurs de loges ainsi obtenues varie de 0.50 à 0.66 tour sur l'ensemble des spécimens de *Gymnotoceras rotelliformis* et *Parafrechites meeki*. Ces valeurs concordent avec celles que l'on observe sur les spécimens complets.

#### 4.3. Espacement des mégastries et degré d'involution

La mesure du degré d'involution est donnée par le rapport ombilic/diamètre (U/D). Celui-ci décroît quand l'involution augmente. Les diagrammes illustrés dans la figure 8 montrent la tendance décroissante de ce rapport au cours de la croissance des formes étudiées. Le fait remarquable est que le rapport U/D ne décroît pas de manière continue. Il subit de brusques remontées dont l'amplitude et la longueur en nombre de tour sont d'autant plus importantes que le diamètre est petit. Tous les spécimens illustrés montrent que les minima locaux du rapport U/D se corrélaient avec les minima les plus importants du rapport M/D avec un léger décalage.

### 5. CYCLES DE CROISSANCE

#### 5.1. Variations du taux d'allongement des coquilles

Nous avons vu plus haut (section 4.1.2) que les courbes exprimant la relation entre l'accroissement du nombre de tours (N) et celui du diamètre (D) ne sont pas des exponentielles simples. Pour analyser de façon précise les fluctuations observées sur ces courbes, il est nécessaire d'étudier les variations de leur dérivée,  $dN/dD$ . Les variations de ce rapport correspondent à des variations du taux d'allongement de la coquille au cours de l'ontogenèse: les secteurs de coquille associés à des phases plates ou ascendantes de la courbe  $dN/dD$  montrent simultanément un allongement spiral important et un accroissement très faible du diamètre.

La figure 9 montre le détail des relations étudiées ici pour le spécimen 45582 (*Gymnotoceras rotelliformis*):

-Les secteurs caractérisés par un fort taux d'accroissement spiral sont indiqués par des barres de rappel noires dans la figure 9 a.

-La position de ces secteurs sur la section équatoriale de l'ammonite est illustrée dans la figure 9 b (secteurs I à VIII). Sur la même section, nous avons également projeté la position des mégastries observées sur la coquille.

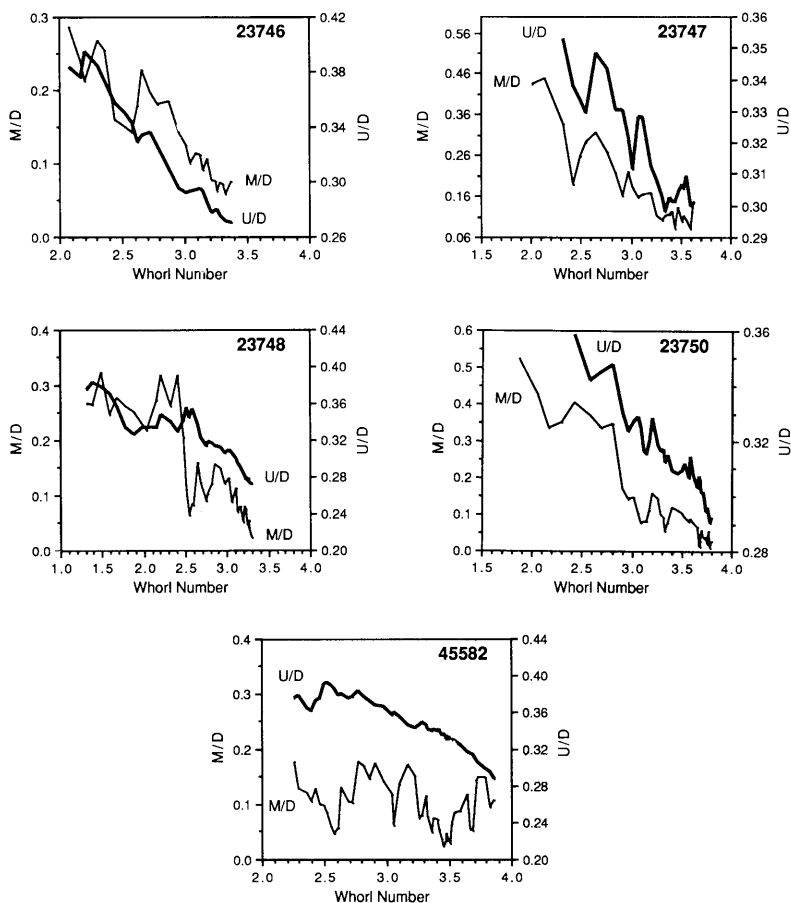


Figure 8.- Exemples de variations parallèles et décalées des rapports M/D et U/D. Spécimens 23746 à 23750: *Parafrechites meeki* (localité HB 237, south Tobin Range). Spécimen 45582: *Gymnotoceras rotelliformis* (Fossil Hill, banc 18).

Les zones à forte concentration de mégastries sont indiquées par des segments noirs sur le bord de la spire.

—La figure 9 c met finalement en relation la courbe d'espacement des mégastries (courbe M) et celle de la variation du rapport  $dN/dD$  en fonction du diamètre.

Une étude systématique des variations du rapport  $dN/dD$  permet de montrer que les fluctuations du taux d'accroissement spiral sont extrêmement constantes au sein des populations examinées. Les résultats obtenus chez 8 spécimens bien préservés sont schématisés dans la figure 10.

Ces diagrammes montrent que tous les spécimens étudiés présentent, à

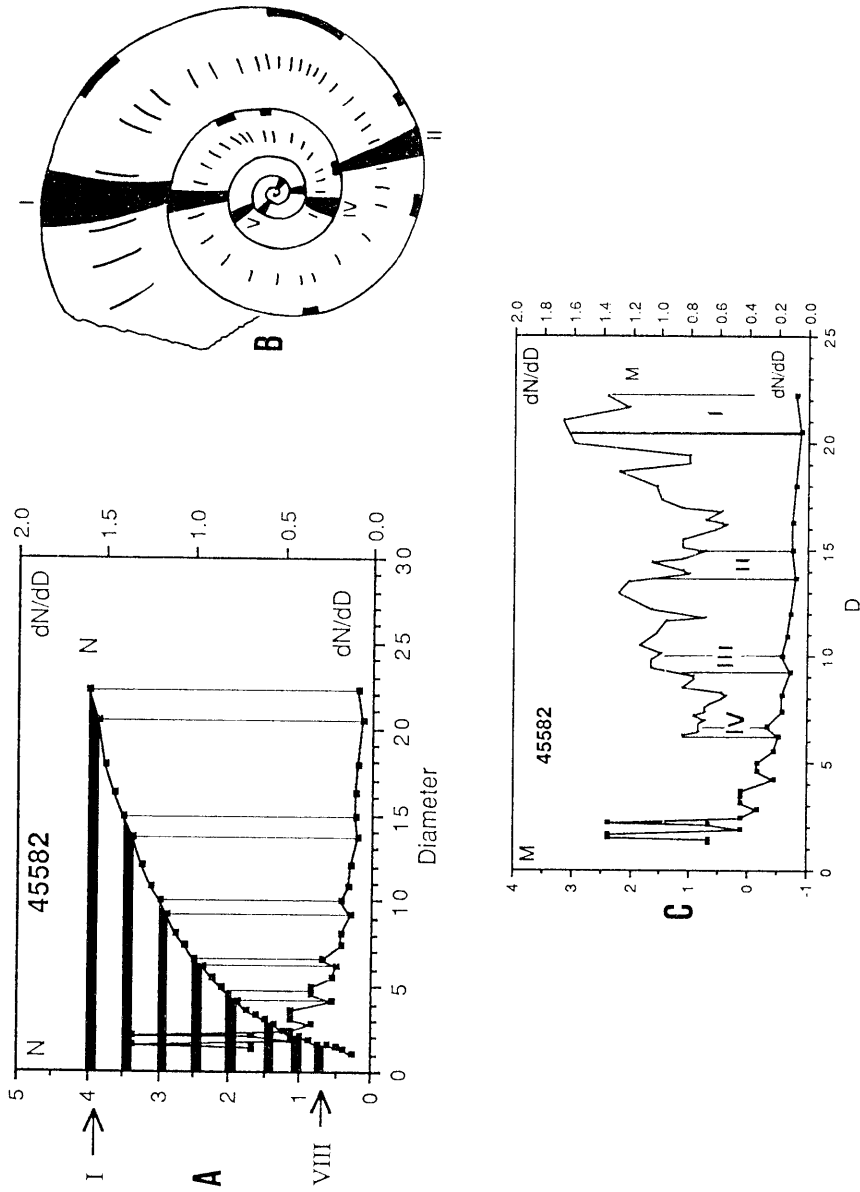


Figure 9.- Variation du taux d'allongement spiral chez *Gymnotoceras rotelliformis* (specimen 45582) et relations avec la distribution des mégastries. Détails: voir texte.

chaque tour de spire, trois phases assez brèves au cours desquelles l'accroissement spiral est nettement plus élevé que celui du diamètre.

Il est intéressant de noter que les spécimens étudiés ici appartiennent à une même lignée phylétique (*Gymnotoceras rotelliformis* → *Parafrechites meeki*). Cette lignée est caractérisée par un développement protérogénétique du stade fortement orné où les mégastries sont bien développées. Cette expansion des caractères juvéniles au cours de la phylogénèse affecte également les phases de croissance délimitées par les secteurs à fort taux d'accroissement spiral. Les diagrammes de la figure 10 montrent en effet que les secteurs I à III se situent à des diamètres nettement plus petits chez les formes ancestrales (spécimens 45570 et 45582) que chez les formes descendantes (spécimens 23718 à 23747).

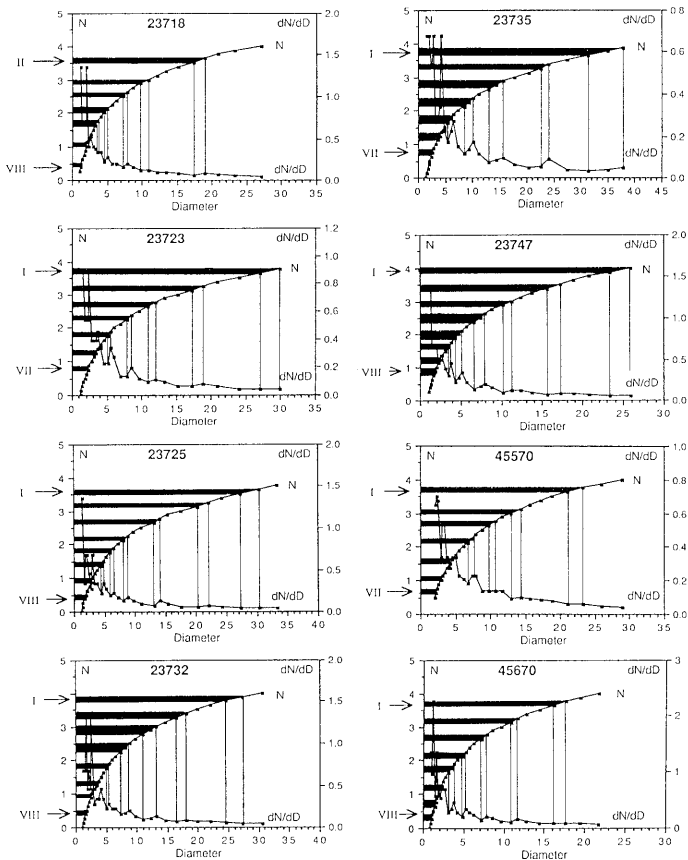


Figure 10.- Cycles de croissance chez *Parafrechites meeki* (spécimens 23718 à 23747) et *Gymnotoceras rotelliformis* (spécimens 45570 et 45670).

### 5.2. Espacements des mégastries et taux d'accroissement spiral

La dernière question que nous aborderons ici concerne la recherche d'une éventuelle relation entre les fluctuations périodiques du taux d'accroissement spiral et celles des espacements des mégastries.

Les diagrammes qui permettent d'analyser ce problème sont illustrés dans les figures 9c et 11. Ces diagrammes montrent que les mégastries ont tendance à s'espacer au début des épisodes à fort taux d'accroissement spiral. Cette tendance n'est toutefois pas générale (spécimen 23718 par exemple).

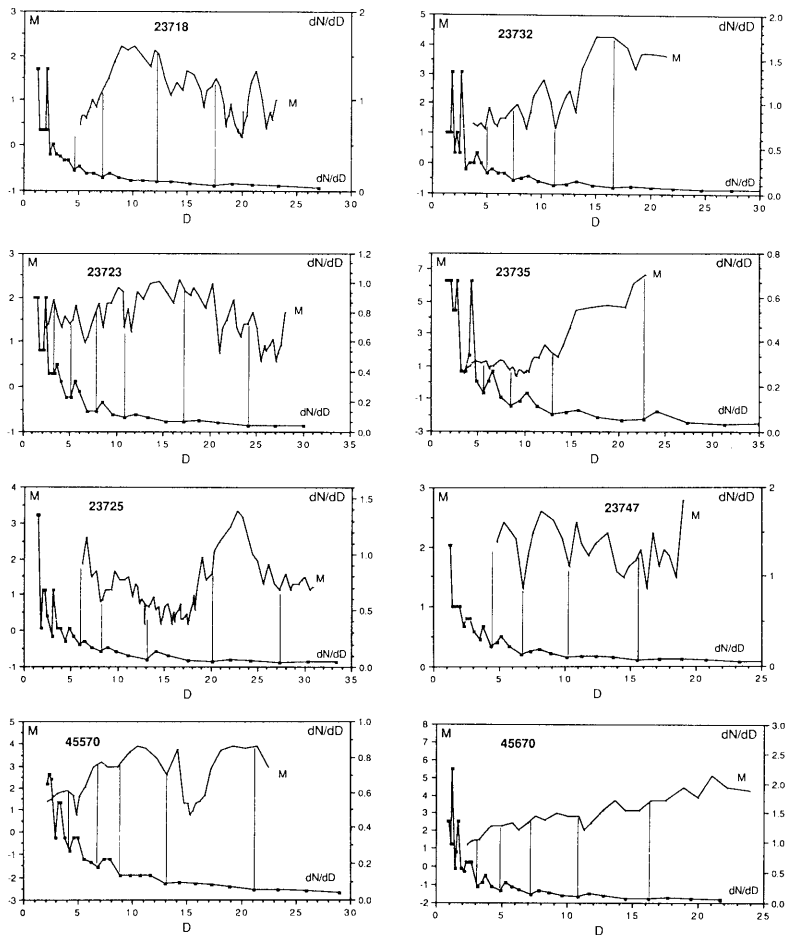


Figure 11.- Cycles de croissance (courbes  $dN/dD$ ) et variation des espacements inter-mégastries (courbes  $M$ ) chez *Parafrechites meeki* (spécimens 23718 à 23747) et *Gymnotoceras rotelliformis* (spécimens 45570 et 45670). Détails: voir texte.

On notera par ailleurs que, considérées à grande échelle, les fluctuations des espacements des mégastries sont souvent déphasées par rapport aux cycles extrêmement réguliers délimités par les secteurs à fort taux d'accroissement spiral.

#### 6. CONCLUSION

Plusieurs résultats présentés ici sont nouveaux:

–Classification et interprétation des stries de résorption observables sur les coquilles d'ammonites.

–Mise en évidence des relations entre l'espacement des mégastries et celui des espacements septaux.

–Mise en évidence de variations périodiques dans le taux d'allongement des loges d'habitations au cours de l'ontogenèse.

La présente étude sera complétée par une analyse détaillée des relations entre la géométrie des coquilles et les variations de leurs taux de croissance (recherche en cours).

#### 7. BIBLIOGRAPHIE

- BAYER U., 1977. Cephalopoden-Septen Teil I: Konstruktions-morphologie des Ammoniten-Septen. *N. Jb. Geol. Pal., Abh.* 140: 290-366.
- CHECA A., 1987. Morphogenesis in ammonites - differences linked to growth pattern. *Lethaia* 20: 141-148.
- DOGUZHAeva L., 1982. Rythms of ammonoid shell secretion. *Lethaia* 15: 385-394.
- DOMMERGUES J.L., 1988. Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonite ontogenetic studies? *Lethaia* 21: 243-256.
- GUEX J., 1970. Sur les moules internes des Dactyloceratidés. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 70: 1-7.
- GUEX J., 1989. Note sur le genre *Franziceras* BUCKMAN (Ammonoidea, Cephalopoda). *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 79/4: 347-354.
- JORDAN R. et STAHL W., 1970. Isotopische Palaeotemperatur-Bestimmungen an jurassischen Ammoniten. *Geol. Jb.* 89: 33-62.
- KULICKI C., 1974. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. *Acta Pal. Polonica* 20: 201-224.
- LANDMAN N. H., 1983. Ammonoid growth rythms. *Lethaia* 16: 248.
- OECHSLE E., 1958. Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonninien-Schichten des Filsgebietes (Mittlerer Dogger, Wuerttemberg). *Palaeontogr. Abt. A*, 111: 47-129.
- RIEBER H., 1963. Ammoniten und Stratigraphie des Braunjuras der Schwaebischen Alb. *Palaeontogr. Abt. A*, 122: 1-89.
- RHOADS D.C. et LUTZ R.A. 1980. Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York. 203-248.
- SILBERLING N. J. et NICHOLS K. M., 1982. Middle Triassic Molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, Northwestern Nevada. *Geol. Survey, Professional Paper* 1207: 1-77.

*Manuscrit reçu le 26 septembre 1990*

Légende de la planche I

Illustration des mégastries chez *Parafrechites meeki* (localité HB 237, zone à Meeki, Anisien supérieur, Tobin Range, Pershing County, Nevada).

Figure 1.-Vue latérale d'une mégastrie subparabolique: spécimen 23763.

Figure 2.-Vue oblique d'une mégastrie subparabolique: spécimen 23760 (voir également texte -fig.2b).

Figure 3.-Section équatoriale montrant le contact entre les couches coquillières des segments construits avant et après la résorption (spécimen 23764).

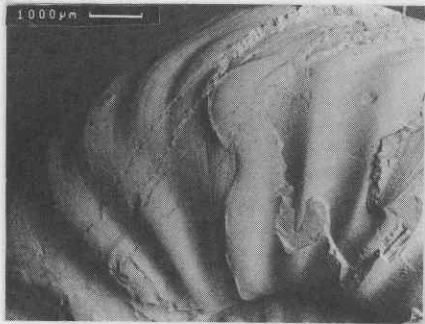
Figure 4.-Détail de la figure 2 montrant la discordance entre les stries de croissance des segments de coquille construits avant et après la résorption (spécimen 23760).

Figure 5.-Mégastrie sigmoïde chez un individu comprimé (spécimen 23761).

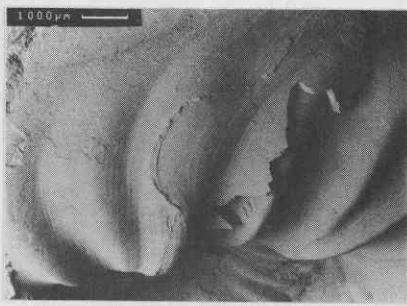
Figure 6.-Variations de l'espacement des mégastries chez le spécimen 23761: les stries sont espacées sur l'avant dernier tour et resserrées sur le dernier tour.

Figure 7.-Détail de la morphologie des mégastries et des stries de croissance chez le spécimen 23762 (vue latérale; enroulement vers la gauche).

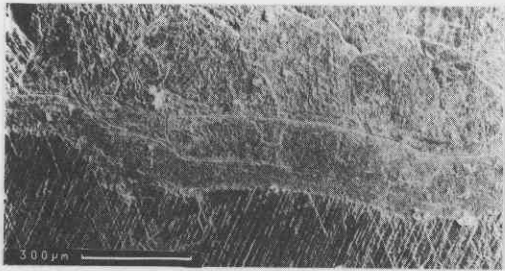
Figure 8.-Télescopage des mégastries chez le spécimen 23762 (vue latérale; enroulement vers la gauche).



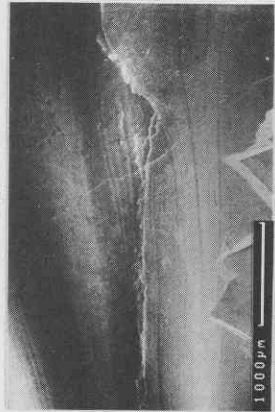
1



2



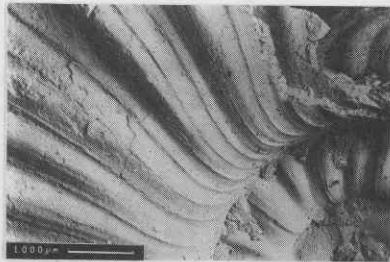
3



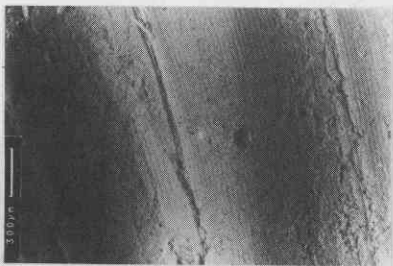
4



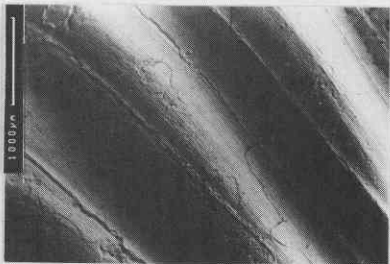
5



6



7



8