

## Des morphologies "Fucinieras" platycônes aux morphologies "Protogrammoceras" sub-oxycônes; réflexions sur les rôles des transformations de l'ontogenèse et de leurs implications morphofonctionnelles

J.L. DOMMERGUES<sup>1</sup> A. FERRETTI<sup>2</sup> R. MOUTERDE<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Centre des Sciences de la Terre et Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique UA CNRS 157, 6 Bd Gabriel, F - 21100 DIJON, France. <sup>2</sup> Via Mariotti 13, I - 61043 CAGLI, Italie.

<sup>3</sup> Centre International d'Etude du Lias, Facultés catholiques, 25 rue du plat, F - 69288 LYON cedex 02, France.

### RIASSUNTO

Il confronto delle ontogenesi di un insieme di popolazioni di Harpoceratinae, raccolte strato per strato in una sezione dell'Appennino centrale permette un primo riconoscimento dei processi evolutivi che conducono dalle morfologie di tipo "Fucinieras" fino alle morfologie di tipo "Protogrammoceras". Questi cambiamenti conducono infatti al passaggio da morfologie platycône a morfologie suboxycone e permettono probabilmente un miglior assetamento adattativo ad un modo di vita necto-bentico: tali cambiamenti si svolgono nel corso di una successione che comprende per il Domeriano inferiore "Fucinieras" gr. portisi-lavinianum, "F" gr. brevispiratum-isseli, "Protogrammoceras" marianii e "P." celebratum. Le trasformazioni interessano soprattutto la morfologia dell'area ventrale e lo stile del tracciato delle coste. Esse si effettuano, per questi due caratteri, secondo modalità che appaiono omologhe e che si organizzano in tre tappe successive: (1) una fase iniziale di pedomorfosi per neotenia, (2) una stasi intermedia durante la quale le forme conservano morfologie di tipo juvenile, (3) una fase di peramorfosi per accelerazione. Gli studi relativi a questi caratteri, difficilmente misurabili, sono stati effettuati grazie ad analisi semiquantitative. I parametri legati alla morfologia generale della conchiglia e, in particolare al modo di avvolgimento sono interessati da modificazioni molto più discrete di quelle menzionate poc'anzi. Il confronto della serie dell'Appennino centrale con quella delle Catene Betiche suggerisce che le trasformazioni evolutive messe in evidenza possono spiegarsi meglio ammettendo un phylum leggermente ramificato (che comporta almeno due fasi di cladogenesi) piuttosto che un'unica linea anagenetica. Sono considerati infine i problemi posti dall'utilizzazione dei taxa "Fucinieras" e "Protogrammoceras" allo stato attuale delle conoscenze sull'evoluzione delle Harpoceratinae del Lias medio.

### RESUMÉ

La comparaison des ontogenèses d'un ensemble de populations d'Harpoceratinae, récoltées en stratigraphie dans une coupe de l'Apennin central (Italie) permet une première reconnaissance des processus évolutifs qui conduisent depuis des morphologies de type "Fucinieras" jusqu'à des morphologies de type "Protogrammoceras". Ces changements aboutissent en fait au passage de morphologies platycônes à des morphologies sub-oxycônes et permettent probablement un meilleur ajustement adaptatif à un mode de vie necto-benthique; ils se déroulent le long d'une succession qui comprend, pour le Domérien inférieur, "Fucinieras" gr. portisi-lavinianum, "F" gr. brevispiratum-isseli, "Protogrammoceras" marianii et "P." celebratum. Les transformations les plus visibles affectent surtout la morphologie de l'aire ventrale et le style du tracé costal; elles s'effectuent pour ces deux caractères selon des modalités qui apparaissent homologues et qui s'organisent en trois étapes successives (1) une phase initiale de paedomorphose par néoténie, (2) une stase intermédiaire durant laquelle les formes conservent des morphologies de type juvenile, (3) une phase de peramorphose par accélération. Les études relatives à ces caractères difficilement mesurable ont été effectuées grâce à des approches semiquantita-

tives. Par ailleurs, les paramètres liés à la morphologie générale de la coquille, notamment à son mode d'enroulement, sont affectés par des modifications beaucoup plus discrètes que celles évoquées plus haut. D'autre part, la comparaison de la série de l'Apennin central avec celle des chaînes bétiques suggère que les transformations évolutives mises en évidence, peuvent mieux s'expliquer si l'on admet un phylum légèrement ramifié (comportant au moins deux phases de cladogenèse), qu'une lignée anagénétique unique. Enfin les problèmes posés par l'utilisation des taxons "Fucinieras" et "Protogrammoceras" dans l'état actuel des connaissances sur l'évolution des Harpoceratinae du Lias moyen sont envisagés.

### ABSTRACT

A first approach of the processes implicated during an evolutive history leading from some "Fucinieras"-like species to some "Protogrammoceras"-like species is undertaken. The material which is analyzed here was collected in a Central Apennin Lower Domerian section. The evolutive changes result in the transition from platycône shells to sub-oxycône shells. These changes probably contribute to a better fitness at a necto-benthic life style. They unfold themselves in a sequence of species which includes (for the lower Domerian at least): "Fucinieras" gr. portisi-lavinianum, "F" gr. brevispiratum-isseli, "Protogrammoceras" marianii and "P." celebratum. The most noticeable changes, which affect mainly the ventral area morphology and the rib lie style, get settled in probable homologous sequences of evolutive processes. Such reference sequence includes successively: (1) a paedomorphic phasis (by neoteny), (2) an intervening stasis during which the shell keeps paedomorphic morphology, (3) a peramorphic phasis (by acceleration). The analysis of this kind of features requires using of a semi-quantitative processing. On the contrary the parameters linked with the shell geometry allow a quantitative processing but display only feeble evolutive changes. Besides, comparison between Central Apennin sequence and Betic Ranges sequences suggests us, more than a phyletic hypothesis including at least two cladogenesis than a single anagenetic history. Lastly, problems suggested by using the taxa "Fucinieras" and "Protogrammoceras" are considered.

### KEY WORDS

Evolution, Ontogeny, Phylogeny, Heterochronies, Ontogenetical branchings, Morphofunctional adaptation, Ammonites, Early Jurassic, Mediterranean areas.

### INTRODUCTION

Pour pouvoir reconstituer les phylogénies et les processus évolutifs, les paléontologistes étudiant les ammonites ne disposent le plus souvent que de caractères morphologiques structurellement assez simples et de données

biostratigraphiques souvent très précises mais qui ne permettent pas à elles seules de conclure. Ce n'est que lorsque ces deux catégories d'informations, structurale et historique, apparaissent compatibles - ce qui est d'ailleurs très fréquent - qu'il est possible de proposer avec une bonne fiabilité des hypothèses exprimées en termes d'ancêtres à descendants et d'envisager l'étude des processus évolutifs. Dans certains cas toutefois, il est particulièrement difficile de décrypter en terme de phylogénie l'information morphologique. L'analyse morphologique ne permet pas alors de confirmer sans ambiguïté l'ordre stratigraphique des espèces dans les successions fossilifères. L'absence de congruence évidente entre les deux sources d'information peut alors induire les auteurs à énoncer des hypothèses évolutives sensiblement différentes voire même parfois contradictoires.

C'est dans une situation de ce type où l'on se trouve placé lorsque l'on envisage l'étude des Harpoceratinae du Carixien et du Domérien inférieur méditerranéen. En effet, bien que l'on dispose maintenant de données biostratigraphiques fiables et précises (Braga 1983, Dommergues *et al.* 1983, Mouterde & Ferretti 1986, Ferretti sous presse), la difficulté d'interprétation des informations morphologiques fournies par ces ammonites "falciformes" fait que l'on trouve dans la littérature des hypothèses phylétiques largement contradictoires. Ces hypothèses, dont on trouvera une synthèse détaillée dans un travail récent de Ferretti (sous presse) peuvent sans simplification excessive être regroupées en deux catégories:

(a) La première comprend des propositions du type de celles soutenues par Cantaluppi (1970), Cantaluppi & Montanari (1973) ou celle récemment présentées par l'école espagnole (Braga 1983, Braga & Rivas 1980). Ce type d'hypothèse perpétue en fait les propositions de Haas (1913) et de Spath (1913, 1919). Selon cette conception l'essentiel des Harpoceratinae méditerranéens constitue dès leur origine au Carixien moyen (pour Cantaluppi et Cantaluppi & Montanari) ou au moins dès la base du Carixien supérieur (pour Braga et Braga & Rivas) deux lignées indépendantes. L'une correspond aux *Fucinicerus* formes à côtes tendant vers le type angulirursiradiate (*sensu* Spath 1913) et à aire ventrale plus ou moins nettement tricarénée, l'autre aux *Protogrammoceras*, formes à côtes tendant vers le type falciradiate (*sensu* Spath 1913) et à aire ventrale ovigale.

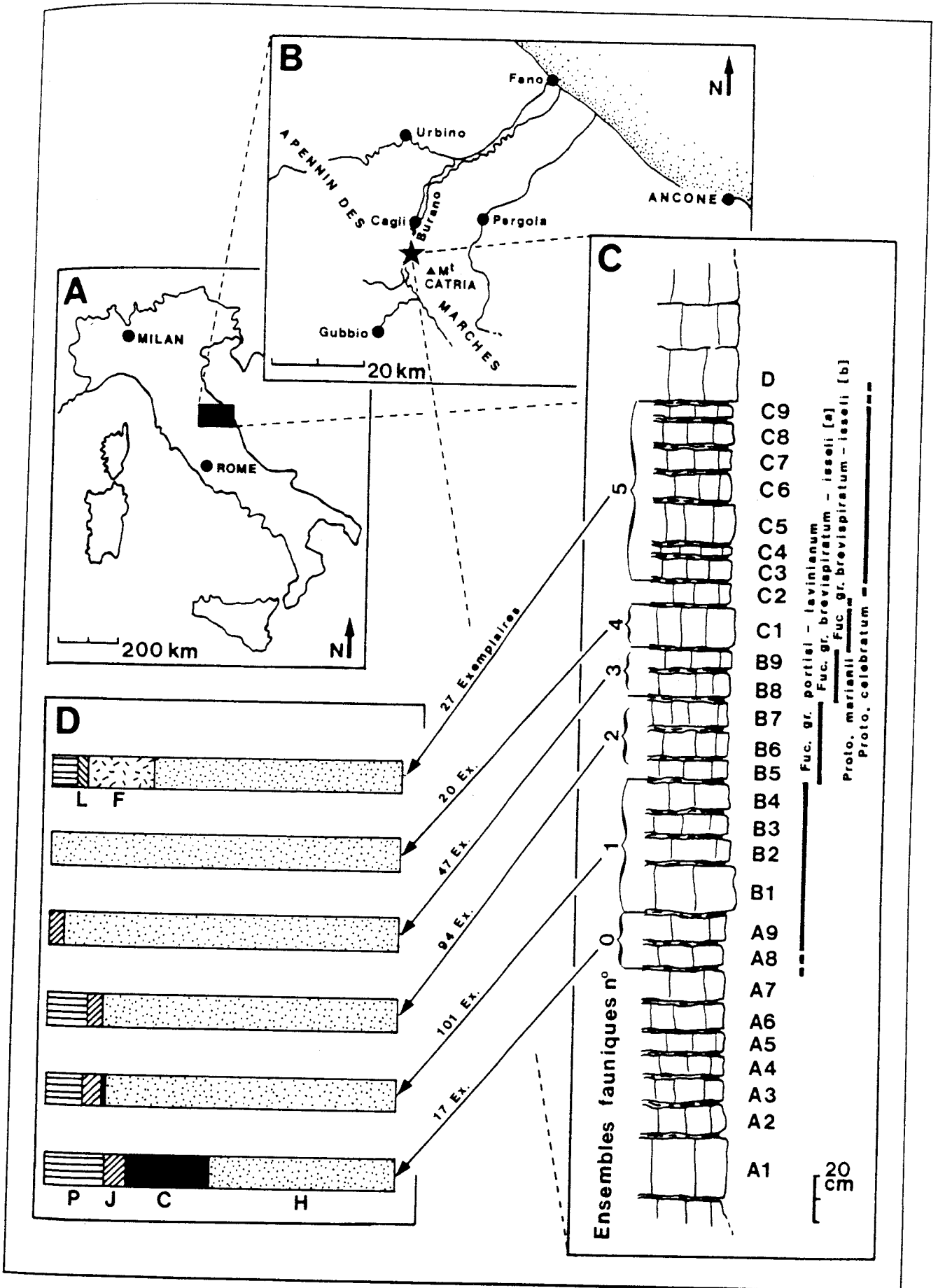
(b) La seconde regroupe des propositions moins structuralistes qui admettent que les morphologies "*Fucinicerus*" et "*Protogrammoceras*" ont pu se réaliser indépendamment à plusieurs occasions au cours du Pliensbachien (Dommergues *et al.* 1983, Mouterde & Ferretti 1986, Dommergues 1987, Ferretti sous presse). Selon cette conception les taxons "*Fucinicerus*" et "*Protogrammoceras*" seraient dépourvus de toute signification phylétique, tout au moins au sens où ils sont couramment employés. Ces propositions accordent en fait plus de poids aux données

biostratigraphiques détaillées que celles du premier type pour lesquelles les taxons ne sont reconnus qu'en fonction de la possession de quelques caractères diagnostiques préalablement définis.

En fait, si certaines formes comme par exemple, "*Fucinicerus portisi*" (Domérien inférieur), "*Fucinicerus*" gr. *boscense-pectinatum* (Domérien moyen), "*Protogrammoceras*" *celebratum* (Domérien inférieur) "*Protogrammoceras*" *curionii* (Domérien moyen), aux morphologies bien typées, sont apparemment aisées à classer d'après des critères purement morphologiques soit parmi les "*Fucinicerus*" soit parmi les "*Protogrammoceras*", la plupart des autres ne sont en général rapportées par les auteurs à l'un des deux genres qu'avec prudence voire même parfois franchement avec doute. C'est, par exemple, le cas pour les formes du Carixien moyen qui comme "*Protogrammoceras?*" *dilectum* montrent une aire ventrale parfaitement ovigale mais dont le tracé costal est imparfaitement "falciradiate" même en fin de croissance, ou encore celles du Domérien basal qui comme "*Protogrammoceras?*" gr. *brevispiratum-isseli* pourraient, selon le stade de croissance considéré, être assimilées chez le jeune plutôt à un "*Protogrammoceras*" et chez l'adulte plutôt à un "*Fucinicerus*". De fait l'usage traditionnel des deux "genres" est souvent pratiquement inopérant. Il faut en outre souligner que les caractères diagnostiques des "*Fucinicerus*" et des "*Protogrammoceras*" ne se rapportent qu'à la morphologie de l'aire ventrale et au tracé costal ce qui est certainement trop partiel. En effet, d'autres caractères comme, la morphologie de la retombée ombilicale des flancs sont également très importants; chez toutes les formes anciennes comme "*Protogrammoceras*" *dilectum* ou "*Fucinicerus*" *giennense* (Braga & Rivas 1980) le rebord ombilical est abrupt voire sous-cavé, au moins au grand diamètre, alors que chez tous les Harpoceratinae du Domérien, "*Fucinicerus*" ou "*Protogrammoceras*", il est plus régulièrement arrondi et passe même souvent en continuité avec les flancs. Si l'on accordait plus de poids à ce type de caractère qu'à ceux concernant l'aire ventrale et la costulation, un "*Protogrammoceras*" du groupe de *celebratum* apparaîtrait plus proche d'un "*Fucinicerus*" du groupe de *pectinatum-boscense* que d'un "*Protogrammoceras*" archaïque du groupe de *dilectum*; or rien n'est plus subjectif en taxinomie que la hiérarchie des caractères qui fait plus souvent appel à des traditions qu'à des considérations objectives.

C'est l'ensemble de ces ambiguïtés associées à la mise en évidence dans l'Apennin des Marches (Dommergues *et al.* 1983, Mouterde & Ferretti 1986, Ferretti sous presse, et données inédites) d'une succession d'espèces s'organisant au cours du Domérien inférieur le long d'une transition morphologique assez satisfaisante (depuis la morphologie de type "*Fucinicerus*" de "F." gr. *portisilavinianum*, jusqu'à la morphologie de type "*Protogrammoceras*" de "P." gr. *celebratum* et même "P." *italicum*).

Fig. 1 - Cadre géographique, description stratigraphique et compositions des peuplements du gisement de la Gola del Burano (Apennins central, Italie). A et B - Localisation du gisement. C - La section et les extensions fauniques des principales espèces étudiées. D - Analyse quantitative des peuplements: P. *Phylloceratidae*, J. *Juraphyllitidae*, C. *Cetoniceras*, H. *Harpoceratinae* des genres "*Fucinicerus*" et "*Protogrammoceras*", F. *Fieldingiceras*.  
Fig. 1 - Geographical frame, stratigraphical description and quantitative analysis of the faunal associations for the exposure of the Gola del Burano (Central Apennin, Italia). A and B - Location of the exposure. C - Section and biostratigraphical spreading of the main studied species. D - Quantitative analysis of the faunal associations: P. *Phylloceratidae*, J. *Juraphyllitidae*, C. *Cetoniceras*, H. *Harpoceratinae* assigned here to the genus "*Fucinicerus*" and "*Protogrammoceras*". F. *Fieldingiceras*.



qui nous ont conduit à reconsidérer l'usage traditionnel des genres *Fucinieras* et *Protogammoceras* ainsi que des sous-entendus évolutifs liés à cette tradition taxinomique.

Nous allons consacrer la suite de ce travail à l'étude détaillée des processus évolutifs mis en jeu lors de cette transition évolutive en insistant tout particulièrement sur le rôle qu'ont tenu les hétérochronies du développement ontogénétique. Les principaux concepts et le vocabulaire relatif à ce mode d'approche des phénomènes évolutifs ont été rappelés et précisés dans des publications récentes (Dommergues *et al.* 1986, McNamara 1986) nous ne les reprendrons pas ici.

### MATÉRIEL

Les coupes livrant des successions précises dans le Domérien inférieur méditerranéen sont à l'heure actuelle encore rares; on citera les séries des Alpes méridionales (Cantaluppi 1967, Wiedenmayer 1980), celles de l'Apennin des Marches (Dommergues *et al.* 1983, Ferretti 1987) et celles des chaînes bétiques (Braga 1983). Toutefois ce seront surtout les travaux de Braga, effectués avec une problématique assez proche de la nôtre (précision à l'échelle de l'horizon et concept de population) qui permettront les meilleures comparaisons avec les données que nous avons réunies.

Le matériel de l'Apennin des Marches que nous allons analyser ici provient du massif du Monte Catria dans la région de Cagli (Pesaro). La coupe (fig. 1A-C) est située sur le flanc sud de la Gola del Burano; elle montre sur environ 3 mètres d'épaisseur l'ensemble du Domérien inférieur et se poursuit par les assises du Domérien moyen. Il s'agit d'une alternance de bancs calcaires d'épaisseur souvent décimétrique et d'intercalations marneuses compactées et plus minces, le tout présentant au moins en surface altérée une couleur rougeâtre voire localement légèrement orangée. Les calcaires sont des micrites parfois fortement bioturbées, qui apparaissent souvent moins colorées au cœur des bancs. Les seuls macro-fossiles réellement abondants sont des ammonites; celles-ci sont préservées sous forme de moules internes comportant le plus souvent (au moins partiellement) la loge d'habitation mais qui peuvent présenter une tendance à l'écrasement lorsqu'elles proviennent des inter-lits marneux ou même simplement de la périphérie des bancs calcaires.

Ce sont les Ammonitina et parmi celles-ci surtout les Harpoceratinae qui dominent très largement (Fig. 1D); les Phylloceratidae, Juraphyllitidae et les Lytoceratidae n'occupent qu'une part plus restreinte au sein des peuplements. Il faut néanmoins souligner la présence d'assez abondants *Cetoniceras* du groupe de *psiloceroides* dans les niveaux de la base, surtout au passage entre les bancs A9 et B1 (Dommergues *et al.* 1983).

Mise à part cette particularité, la faune de chaque niveau est toujours largement dominée par une seule espèce d'Harpoceratinae. Une telle composition faunique est à souligner, car il est rare, si l'on considère l'ensemble du Lias moyen des régions méditerranéennes, que les peuplements d'ammonites soient si faiblement diversifiés.

Sur l'ensemble de la coupe, plus de 300 individus ont été récoltés.

### MÉTHODE

Les populations d'Harpoceratinae récoltées dans cha-

cun des niveaux ont fait l'objet d'analyses biométriques standardisées permettant des comparaisons aisées entre les populations pour un maximum de caractères tant dimensionnels qu'ornementaux. Le but du présent travail n'étant pas une analyse biométrique classique mais plutôt une étude d'ontogénèse comparée, un même individu a pu être mesuré à plusieurs diamètres distincts (jusqu'à 4) de façon à pouvoir décrire le plus de stades ontogénétiques possibles et à permettre l'établissement de trajectoires ontogénétiques fournissant des informations depuis des diamètres d'une dizaine de millimètres jusqu'au stade adulte.

Certain des paramètres pris en considération sont d'un usage très classique: D (= diamètre), H (= hauteur de la section), E (= épaisseur de la section), N/2 (= nombre de côtes par demi-tour); d'autres sont plus originaux et font parfois appel à un mode semi-quantitatif d'acquisition des données (fig. 2 et 3), S (= morphologie de l'aire ventrale), T (= style du tracé costal), o (= nombre de côtes par centimètre de spire supposée déroulée). Les paramètres semi-quantitatifs (S et T) ont été "mesurés" par comparaison visuelle entre les spécimens et des chartes (fig. 2) étalonnées de 1 à 6 tant pour la morphologie de l'aire ventrale (1 = tricarénée profonde à 6 = ogivale aigüe) que pour le tracé costal (1 = angulirursiradiée à 6 = falciradiée).

Pour permettre des comparaisons directes de trajectoires ontogénétiques, les divers paramètres sont exploités par l'intermédiaire de diagrammes de dispersion (fig. 4-11) où le diamètre (D) toujours placé en abscisse jouera le rôle d'un indice de taille qui sera supposé fournir indirectement une estimation de l'âge biologique des individus (Alberch *et al.* 1979).

Les paramètres dimensionnels [O, H, E, (N/2)] ne seront utilisés que sous la forme de rapports [O/D, H/D, E/D, (N/2)/D]; placés en ordonnée, ils joueront le rôle de descripteurs morphologiques; le fait d'utiliser ces paramètres sous forme de rapports permet de comparer au cours des ontogénèses, des "morphologies relatives" et non des "dimensions brutes", lesquelles dépendraient plus de la taille (= size, *sensu* Alberch *et al.* 1979) que de la morphologie (= shape, *sensu* Alberch *et al.* 1979) caractérisant cette taille (diamètre de prise de mesure). Par contre, les paramètres semi-quantitatifs (S, T) et celui de densité costale (o) qui sont des reflets directs de la morphologie indépendamment de la taille, seront placés sans transformation en ordonnée. Afin de rendre plus directement perceptibles les transformations de l'ontogénèse au cours du temps, des cartouches ontogénétiques établis par report direct à partir des trajectoires ontogénétiques sont donnés en accompagnement de celles-ci. Pour plus de détail sur le méthode de l'analyse des trajectoires ontogénétiques et sur celles de la construction et de l'utilisation des cartouches ontogénétiques, on pourra se référer à diverses publications (Alberch *et al.* 1977, Dommergues 1986, Dommergues & Meister 1986).

De telles analyses de l'ontogénèse ont été dans un premier temps effectuées pour toutes les populations élémentaires, correspondant aux récoltes effectuées dans chacun des bancs de la coupe; dans un second temps, il s'est avéré qu'il était possible d'opérer des regroupements parmi certaines de ces populations élémentaires, lorsque celles-ci sont stratigraphiquement contiguës et qu'aucun des paramètres étudiés ne permet de les séparer objectivement

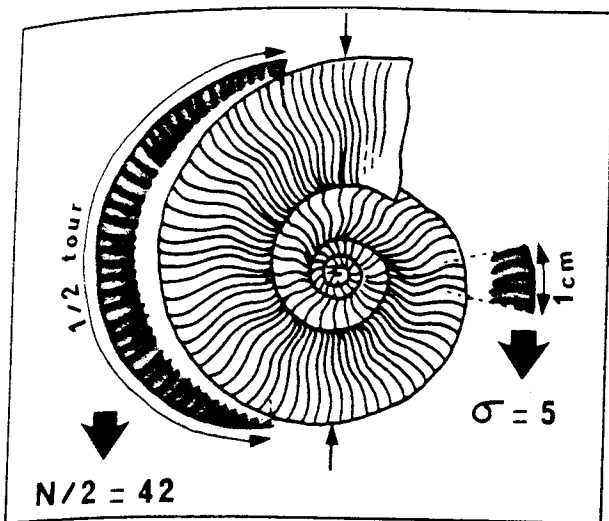


Fig. 3 - Comparaison des paramètres reflétant la densité costale. Les aires en gris correspondent à deux exemples permettant de comparer  $N/2$  et  $\sigma$ . - Fig. 3 - Comparison between the two kinds of mesurment for rib density ( $N/2$  and  $\sigma$ ) used in the present paper. The shaded areas provides examples of such mesurments.

les unes des autres. Ce sont ces regroupements qui constitueront les unités élémentaires d'analyse dans la suite de ce travail, on reconnaîtra (fig. 1):

- un ensemble faunique (1) correspondant aux bancs B1 à B4,
- un ensemble faunique (2) correspondant aux bancs B5 à B7
- un ensemble faunique (3) correspondant aux bancs B8 à B9
- un ensemble faunique (4) correspondant au banc C1
- un ensemble faunique (5) correspondant aux bancs C3 à C9

Les niveaux supérieurs ne seront pas pris en considération dans l'analyse. Les niveaux inférieurs ont fourni une faune très peu abondante mais très voisine, sans doute même identique à celle de l'ensemble (1); son état de conservation médiocre n'a malheureusement pas permis de l'intégrer aux analyses biométriques.

### ANALYSE ET COMPARAISON DES MODALITÉS DE CROISSANCE

Nous donnerons tout d'abord (fig. 4-11), pour les 5

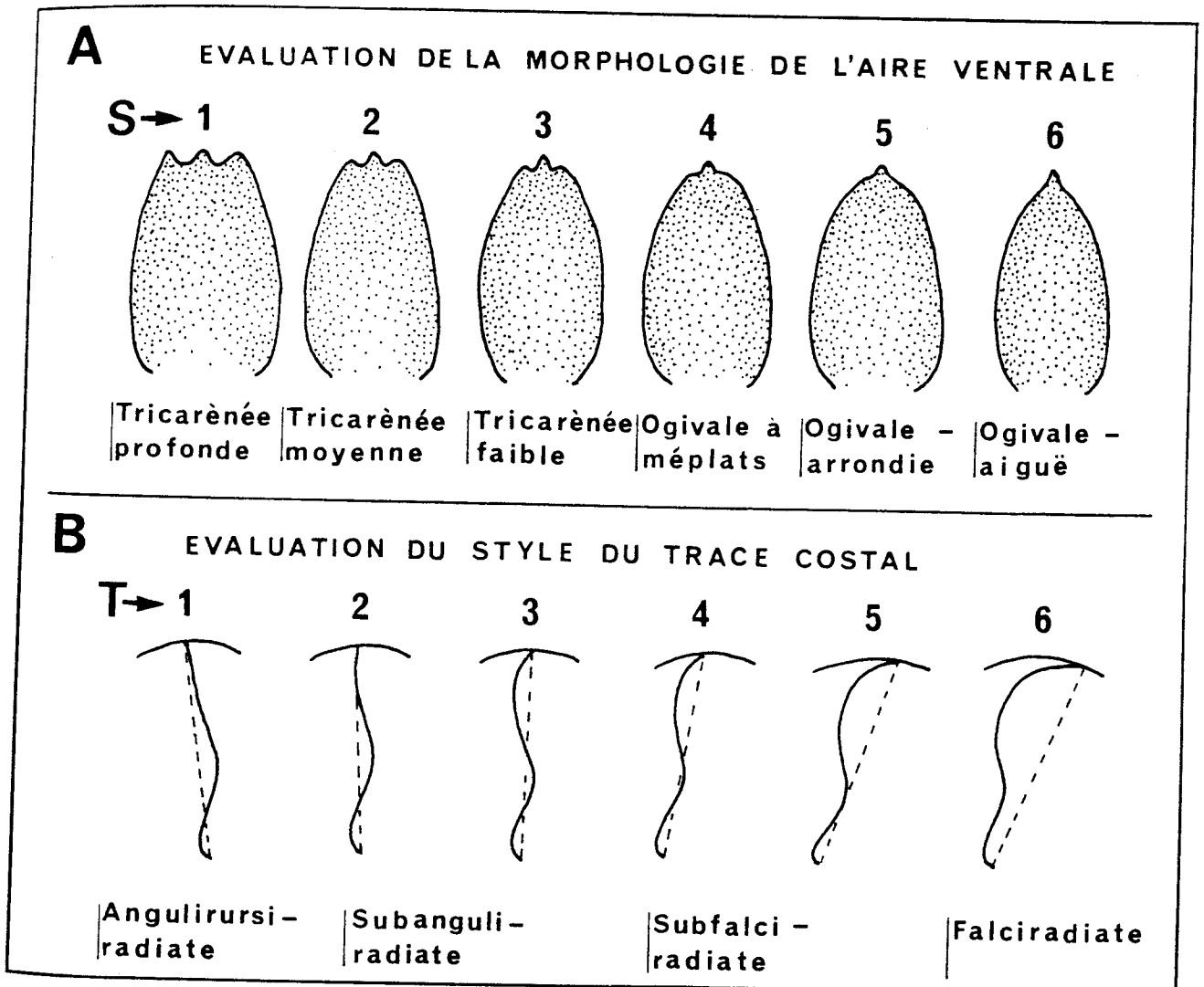


Fig. 2 - Chartes d'évaluation semi-quantitative de la morphologie de l'aire ventrale (A) et du style du tracé costal (B).  
Fig. 2 - Set of standardised morphologies used for the semi-quantitative analysis of the ventral area and rib shapes.

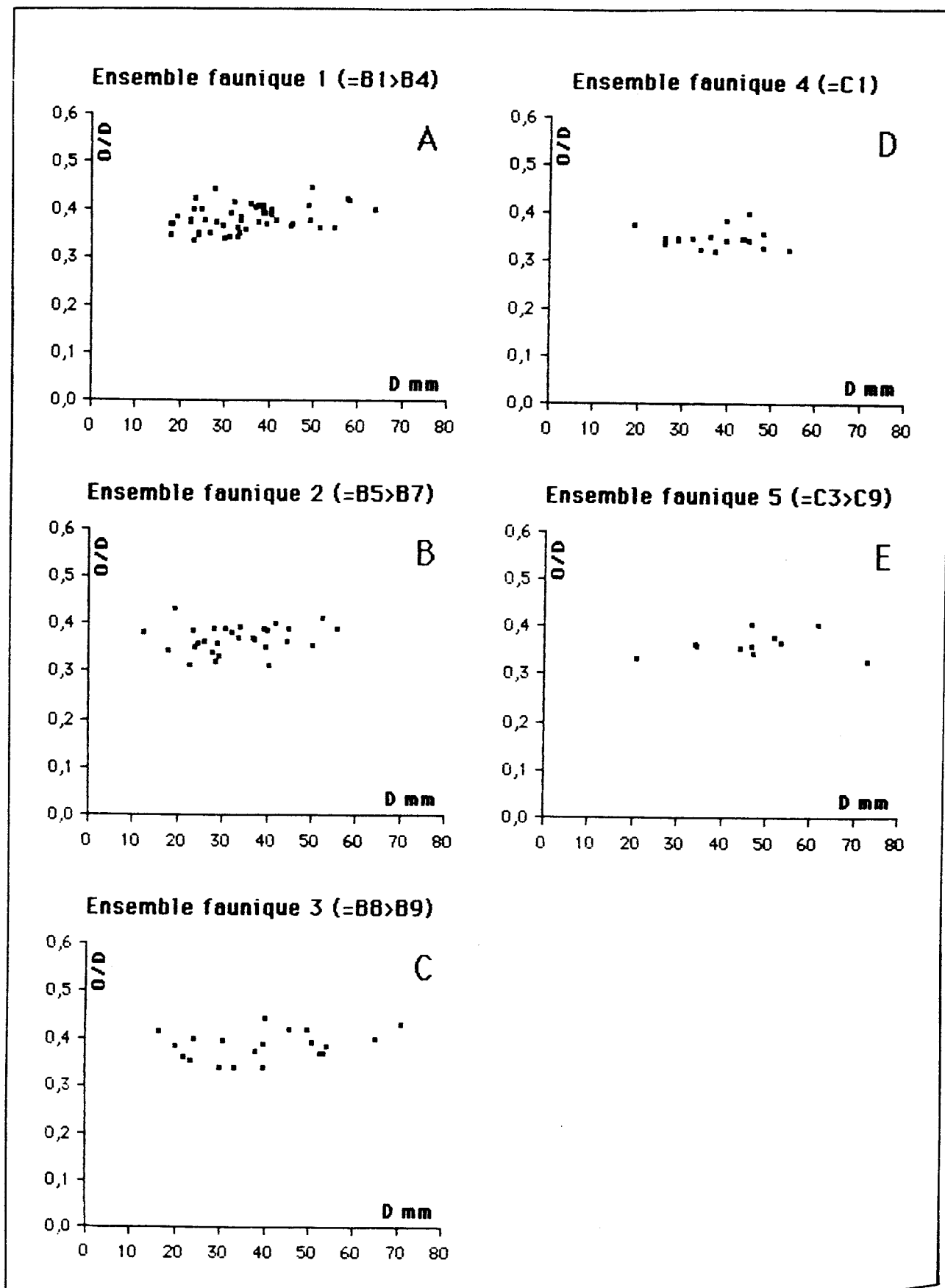


Fig. 4 - Diagrammes de dispersion donnant O/D en fonction de D pour les cinq ensembles fauniques.

Fig. 4 - Scatter diagrams showing O/D versus D for the five faunal sets.

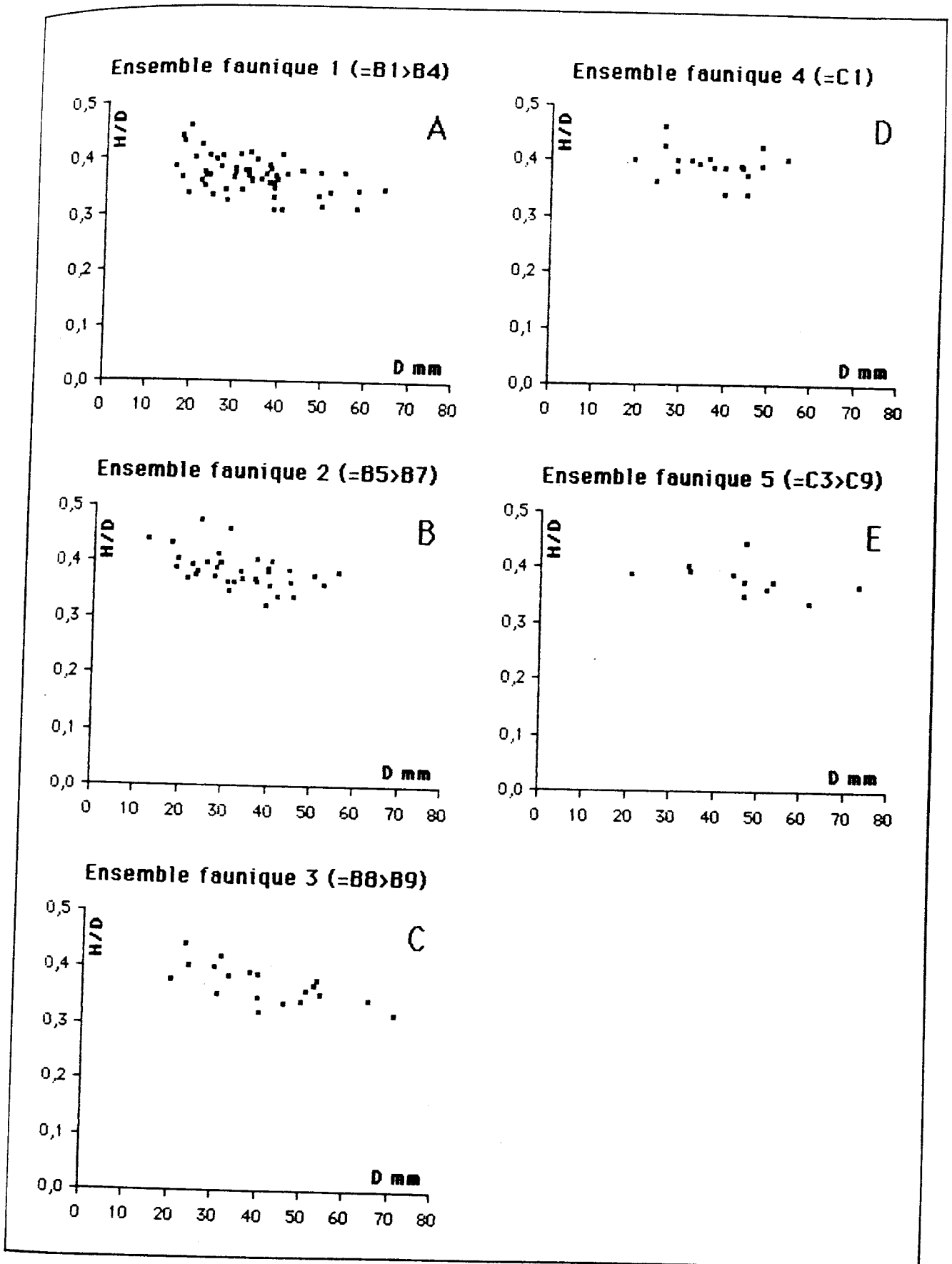


Fig. 5 - Diagrammes de dispersion donnant  $H/D$  en fonction de  $D$  pour les cinq ensembles fauniques.

Fig. 5 - Scatter diagrams showing  $H/D$  versus  $D$  for the five faunal sets.

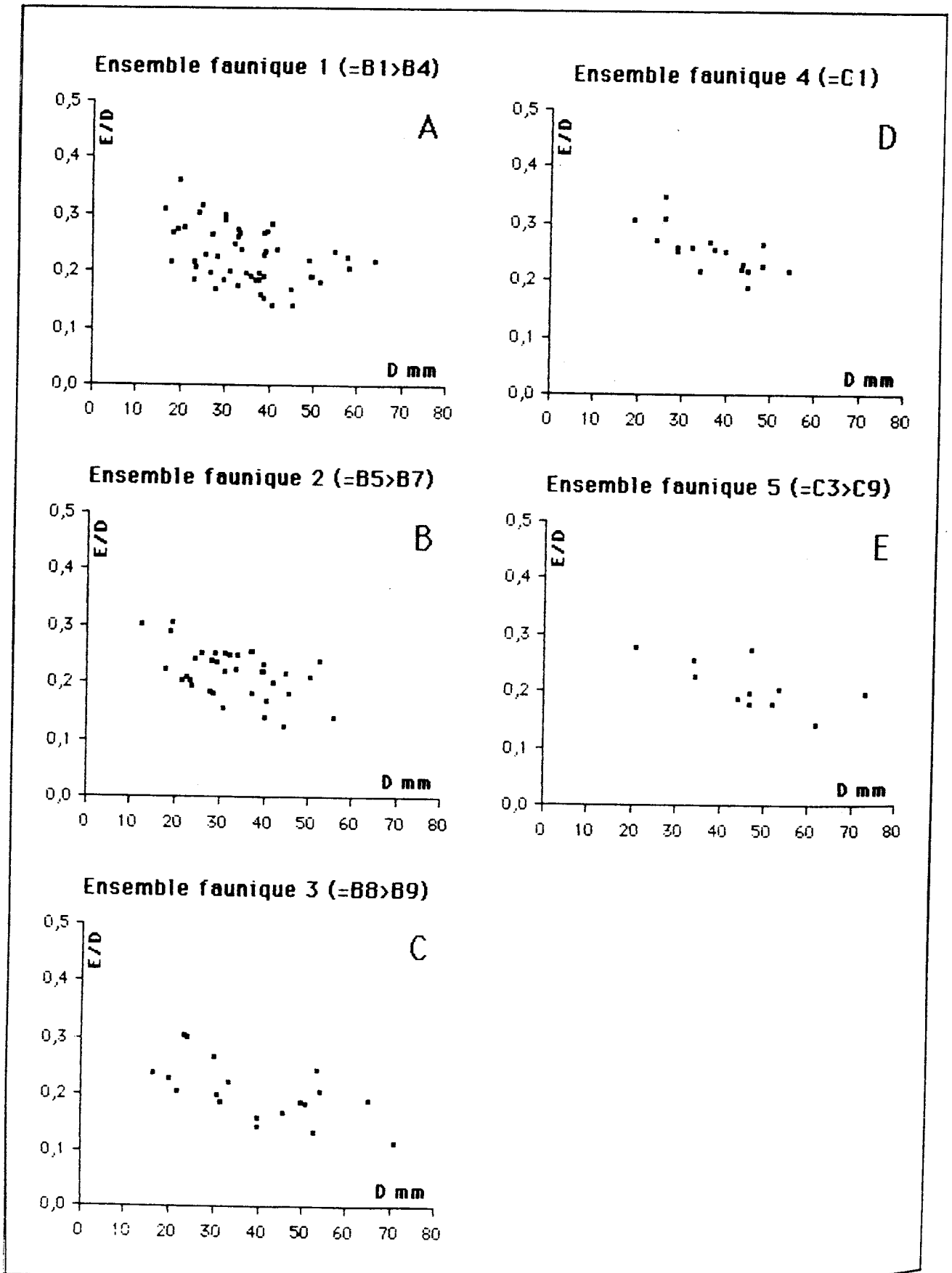


Fig. 6 - Diagrammes de dispersion donnant  $E/D$  en fonction de  $D$  pour les cinq ensembles fauniques.

Fig. 6 - Scatter diagrams showing  $E/D$  versus  $D$  for the five faunal sets.

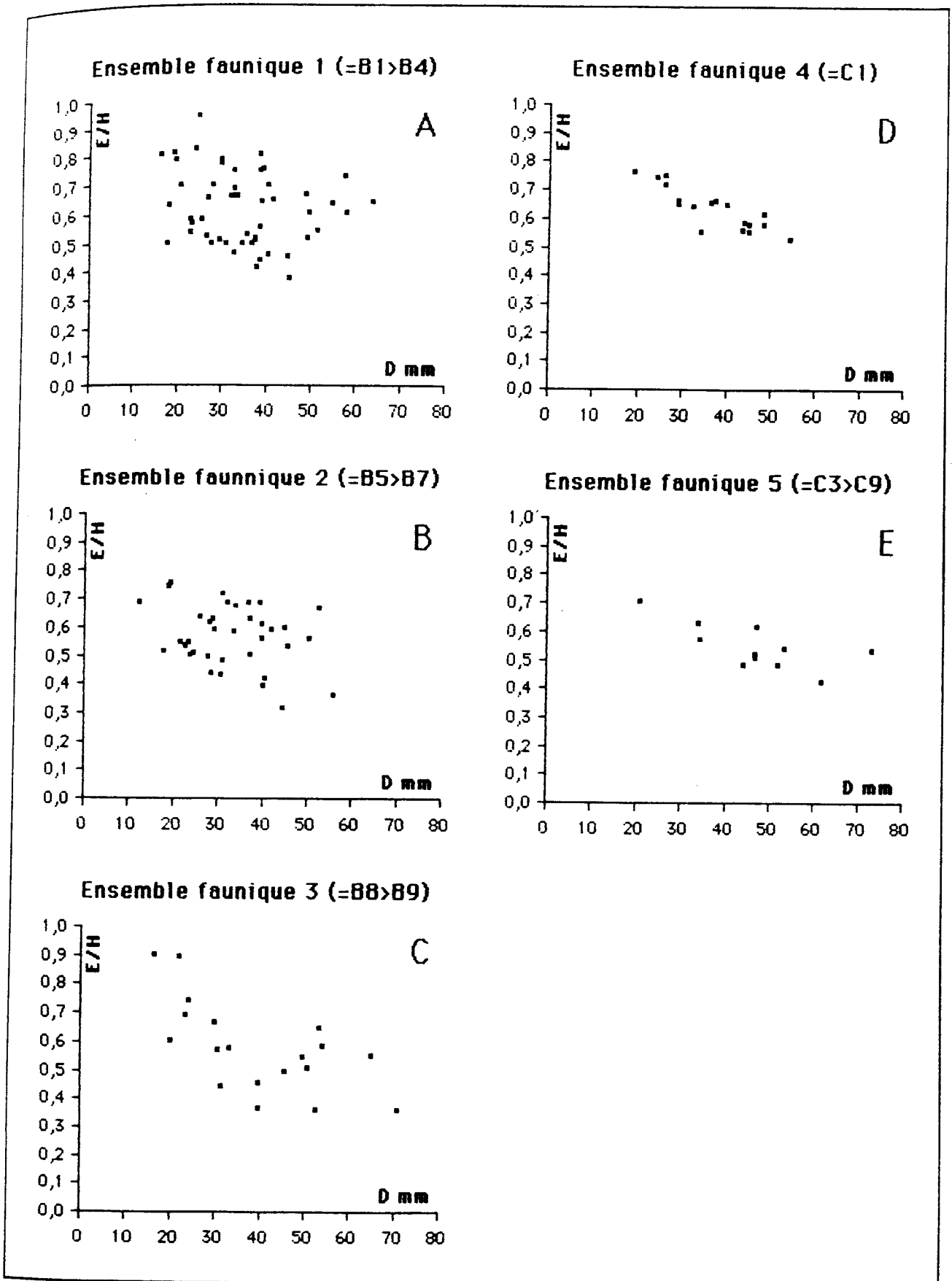


Fig. 7 - Diagrammes de dispersion donnant E/H en fonction de D pour les cinq ensembles fauniques.  
 Fig. 7 - Scatter diagrams showing E/H versus D for the five faunal sets.

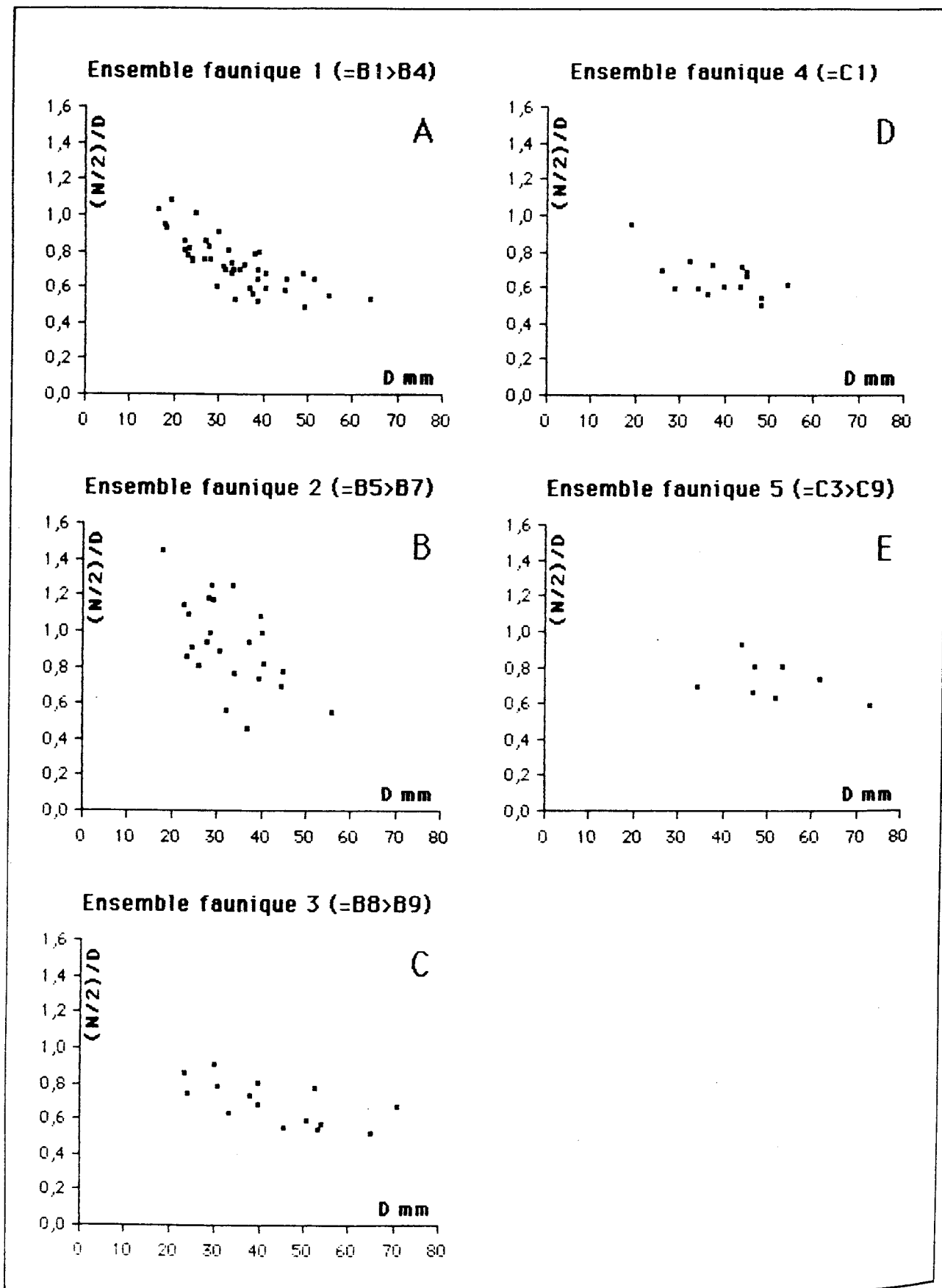


Fig. 8 - Diagrammes de dispersion donnant  $(N/2)/D$  en fonction de  $D$  pour les cinq ensembles fauniques.

Fig. 8 - Scatter diagrams showing  $(N/2)/D$  versus  $D$  for the five faunal sets.

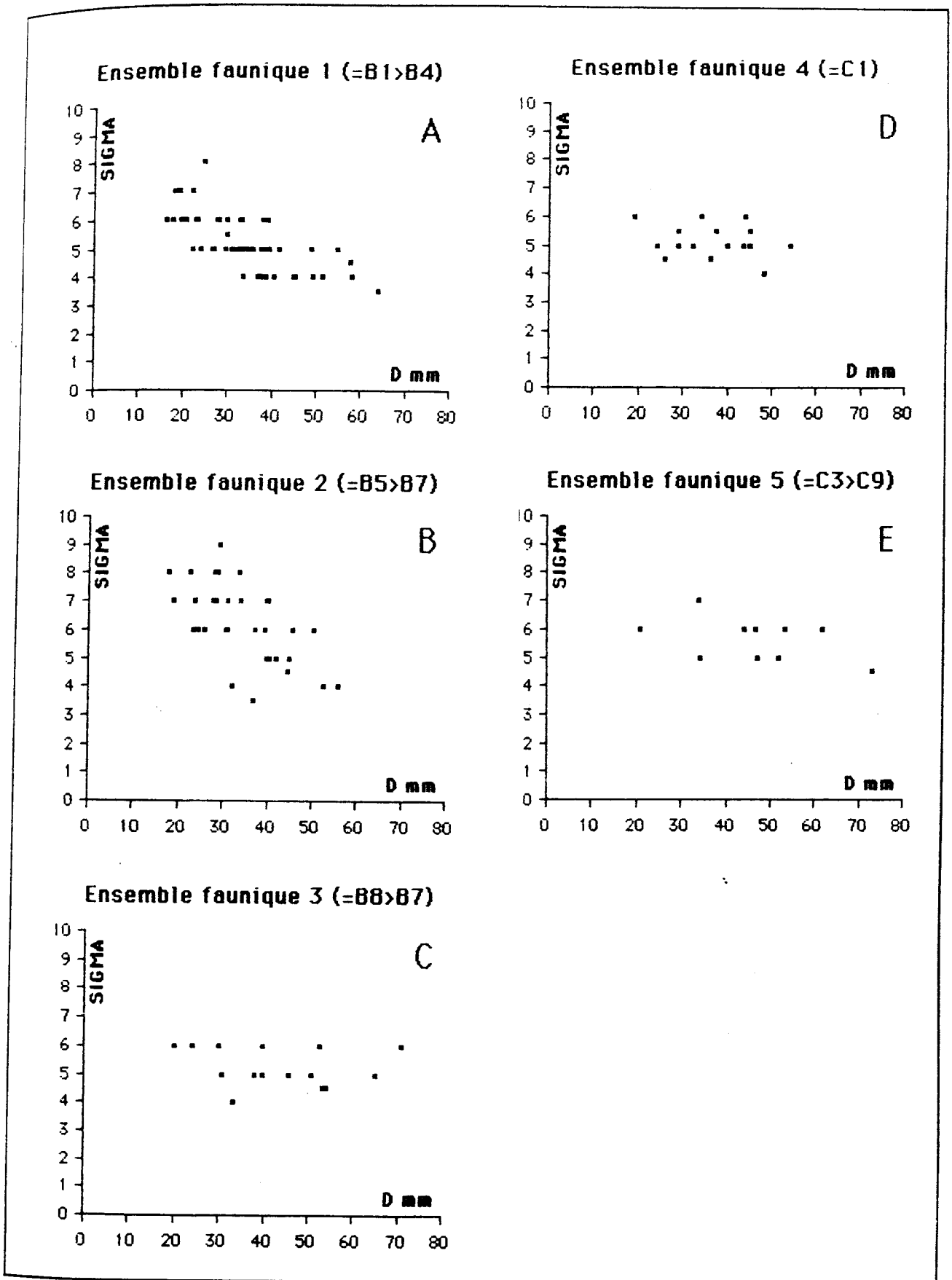


Fig. 9 - Diagrammes de dispersion donnant Sigma (= o) en fonction de D pour les cinq ensembles fauniques.  
 Fig. 9 - Scatter diagrams showing Sigma (= o) versus D for the five faunal sets.

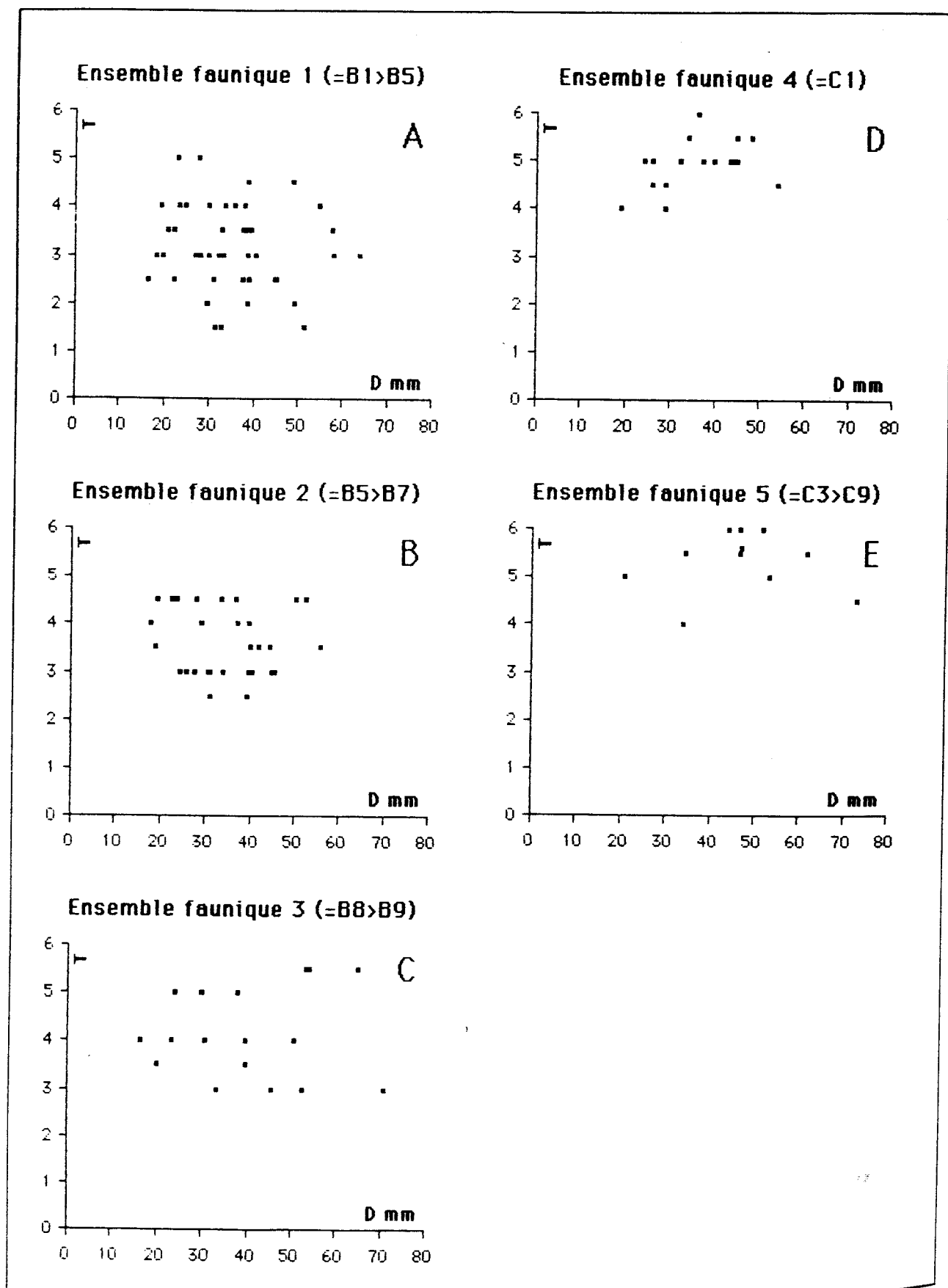


Fig. 10 - Diagrammes de dispersion donnant T en fonction de D pour les cinq ensembles fauniques.  
 Fig. 10 - Scatter diagrams showing T versus D for the five faunal sets.

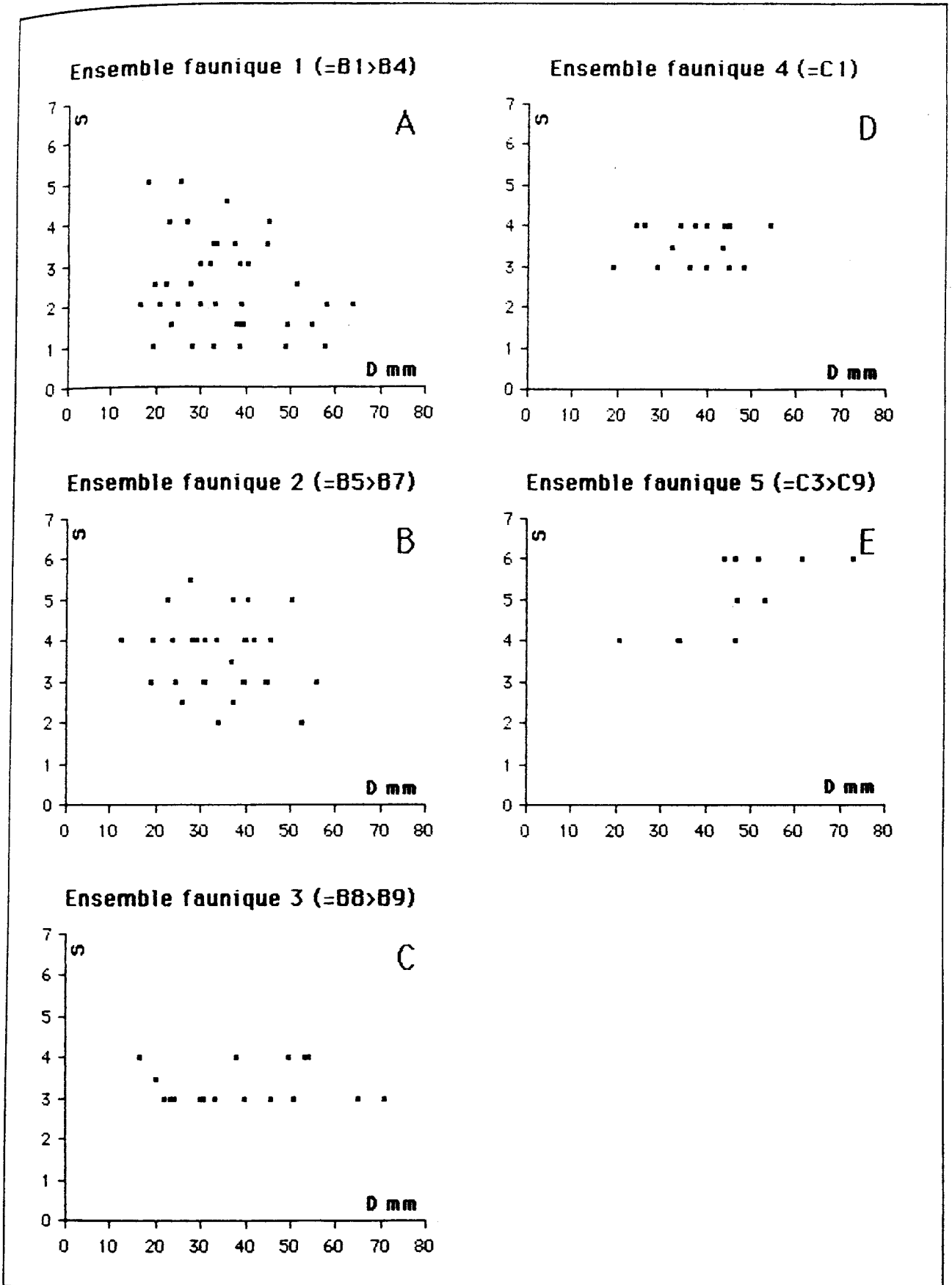


Fig. 11 - Diagrammes de dispersion donnant S en fonction de D pour les cinq ensembles fauniques.

Fig. 11 - Scatter diagrams showing S versus D for the five faunal sets.

ensembles fauniques retenus, les diagrammes de dispersion établis selon la méthode indiquée dans le chapitre précédent. Ce sont ces diagrammes de base, reflet direct des mesures et des estimations de paramètres, qui ont servi de support à l'établissement des trajectoires ontogénétiques données sur les figures (fig. 12-15). On notera que les nuages de points des diagrammes 4 à 1, ont souvent tendance à être dédoublés par rapport à l'axe des ordonnées, ceci étant surtout sensible lorsque le descripteur morphologique analysé dépend de l'épaisseur des tour (E/D ou surtout E/H); il s'agit d'un artefact du à la présence simultanée au sein des échantillons analysés, d'exemplaires conservés sans déformation provenant du coeur des bancs calcaires, et d'exemplaires plus ou moins déformés provenant des niveaux plus argileux. Il est malheureusement impossible de les éliminer car les effectifs des échantillons deviendraient en général insuffisants.

Les trajectoires ontogénétiques (fig. 12-15) ne sont pas des courbes statistiques calculées mais seulement des itinéraires tracés en cherchant à tenir compte à la fois de la variabilité des nuages de points et des altérations des données de base induites par les conditions de fossilisation. Ces trajectoires ontogénétiques ainsi que les cartouches qui en sont des reflets directs, ne doivent donc être considérés que comme un moyen commode de visualisa-

tion des tendances évolutives; Elles ne peuvent ni prétendre à la rigueur d'un calcul biométrique ni refléter par elles-même la variabilité intra-populationnelle et elles sont inévitablement empreintes d'une certaine subjectivité. Néanmoins leur commodité d'emploi et leur forte valeur illustrative sont telles que leur usage aide considérablement l'interprétation des processus étudiés.

*Les paramètres dimensionnels (O/D, H/D, E/D, E/H)*

*O/D et H/D* - Nous traiterons ensemble ces deux paramètres (fig. 12A-B).

En effet, chez des formes comme les Harpoceratinae du Domérien inférieur où le taux de recouvrement des tours de la spire est faible et pour lesquels on peut presque considérer que  $O + 2H = D$ , ces deux paramètres reflètent de façon assez voisine le mode d'enroulement de la coquille.

Lorsque l'on compare les trajectoires ontogénétiques et les cartouches établis pour O/D-D et H/D-D, on constate tout d'abord que les changements affectant les ontogénèses au cours du temps sont de si faible ampleur qu'il est difficile de dégager une tendance nette. Les très faibles pentes des trajectoires contribuent également à cette difficulté.

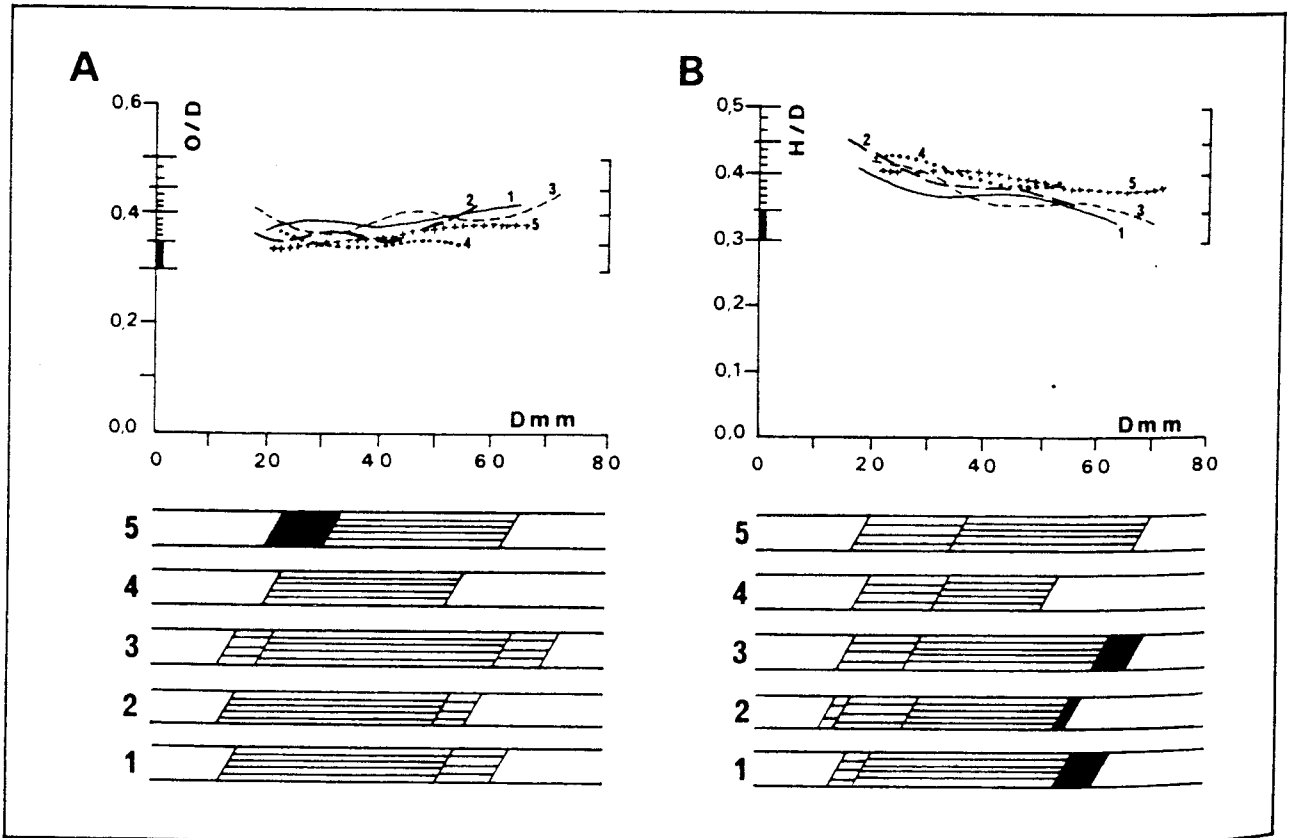


Fig. 12 - Trajectoires et cartouches ontogénétiques établis d'après les diagrammes de dispersion donnant O/D et H/D en fonction de D, pour les cinq ensembles fauniques: ces derniers sont numérotés dans l'ordre stratigraphique, de 1 à 5. Les figurés des cartouches ontogénétiques, allant du noir vers des gris (hachures horizontales) de plus en plus clairs correspondent par report géométrique direct à ceux qui sont portés le long de l'axe des ordonnées, ceux-ci soulignent des divisions de l'axe qui ont été choisies arbitrairement pour permettre d'illustrer au mieux les transformations subies par les trajectoires ontogénétiques.

Fig. 12 - Ontogenetic trajectories and cartouches for the five faunal sets, plotted from the scatter diagrams showing O/D and H/D versus D. The faunal sets are numbered from 1 to 5 in stratigraphical order. The black to grey (horizontal hatchings) graphic symbols are the same significance in the cartouches and on the ordinate axis. The subdivisions of this latter, underlined by the graphic symbols, are arbitrarily set for allowed a good visualization of the ontogenetic changes.

On remarquera toutefois que de l'ensemble faunique (1) à l'ensemble (5), les morphologies juvéniles, relativement plus involutes que les morphologies adultes, montrent une faible tendance à s'étendre vers les stades adultes. Ce phénomène n'apparaît d'ailleurs pas tout à fait progressif et une discrète accentuation semble se manifester entre les ensembles (3) et (4). Les échantillons les plus tardifs, (4) et (5), sont donc légèrement, mais sensiblement, plus involutes (et ceci jusque sur la loge d'habitation) que ceux provenant des niveaux inférieurs.

*E/D, E/H* - Ces deux paramètres fournissent des informations relatives à l'épaisseur de la section (fig. 13 A-B), celles-ci ne sont toutefois pas de valeur strictement équivalente. En effet si *E/D-D* donne un reflet direct de l'ontogenèse de l'épaisseur, *E/H-D* est d'interprétation plus complexe car il dépend autant des variations de l'épaisseur que de celles de la hauteur. Néanmoins chez des formes comme les Harpoceratinae du Domérien inférieur qui restent dans leur ensemble très proches pour l'involution de la coquille, *E/H-D* offre une image assez voisine de celle de *E/D-D*. On remarquera tout d'abord que les trajectoires ontogénétiques des trois populations les plus anciennes (1, 2, 3) sont extrêmement proches; elles sont, si l'on tient compte de la variabilité, pratiquement indistinguables les unes des autres. Les deux populations les plus récentes (4) et (5) montrent par contre une ontogenèse de l'épaisseur un peu différente, et ceci plus nettement pour *E/D-D* que pour *E/H-D*. Chez ces formes récentes les pentes des trajectoires sont plus accu-

sées et leur tracé plus tendu que chez les formes anciennes. Ceci est surtout dû au fait que les individus juvéniles des niveaux (4) et (5) possèdent, en moyenne, une épaisseur un peu plus forte que ceux des niveaux sous-jacents; une telle différence n'est par contre pratiquement plus sensible chez les adultes. De telles transformations correspondent en fait à une discrète paedomorphose; celle-ci est néanmoins atypique car si les morphologies les plus juvéniles (section épaisse) migrent nettement vers les tours moyens, une telle expansion est peu nette pour les morphologies intermédiaires et n'est presque plus sensible pour les morphologies adultes qui restent pratiquement inchangées. La comparaison des trajectoires ontogénétiques pour *E/H-D* nous montre une image du même type mais moins contrastée, ceci est dû au fait que l'augmentation de l'épaisseur notée chez les formes juvéniles des populations tardives est compensée dans le rapport *E/H* par la légère augmentation de la hauteur notée dans le paragraphe précédent.

Pour conclure l'étude des paramètres dimensionnels, notons que les modalités de l'ontogenèse de la morphologie générale de la coquille restent dans leur ensemble peu variables avec le temps. On constate toutefois au cours de la succession fossilifère une discrète tendance paedomorphique atypique, nette surtout entre les populations des niveaux (3) et (4). Il semble donc possible de distinguer des formes anciennes (1, 2, 3) plutôt évolutives et comprimées et des formes récentes (4, 5) plutôt involutes et épaisses, (surtout chez les jeunes).

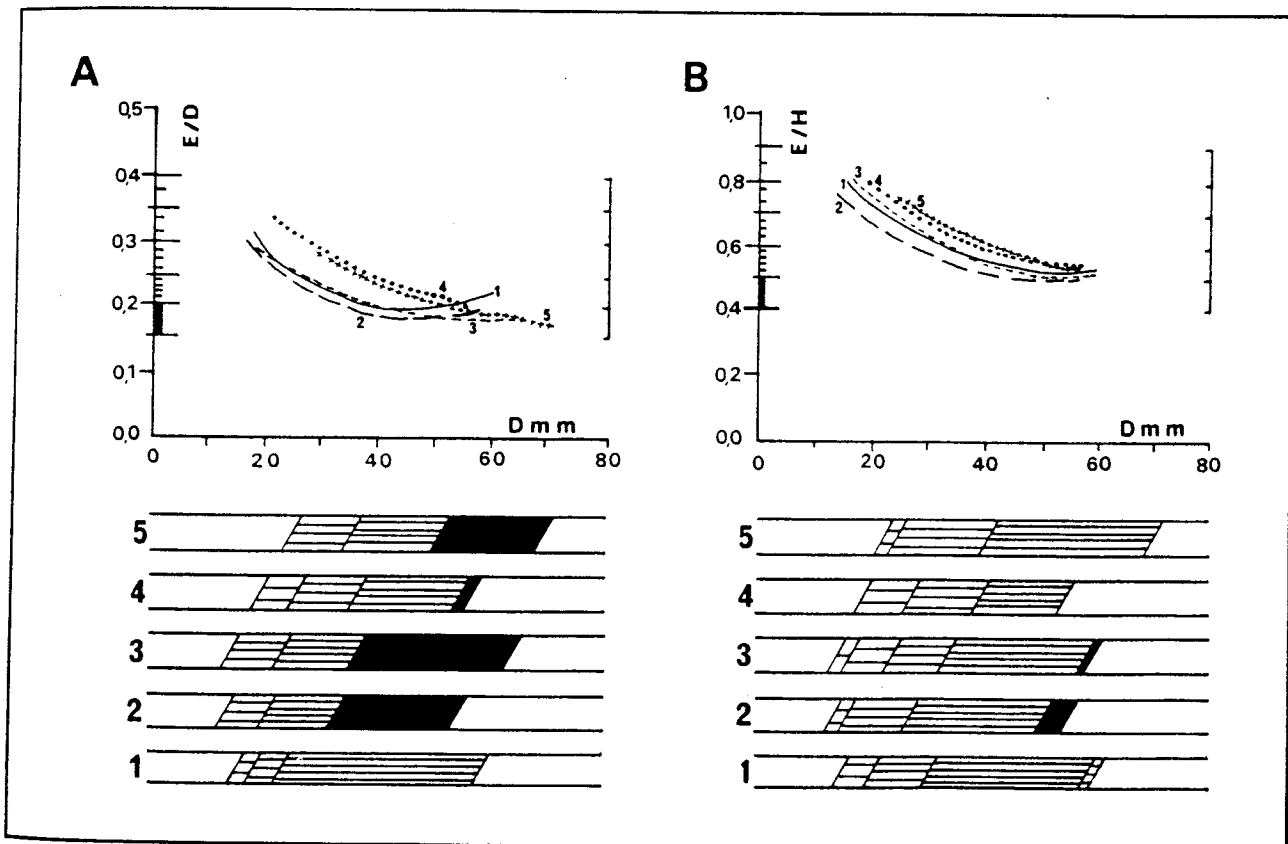


Fig. 13 - Trajectoires et cartouches ontogénétiques établis d'après les diagrammes de dispersion donnant *E/D* et *E/H* en fonction de *D*, pour les cinq ensembles fauniques; ces derniers sont numérotés dans l'ordre stratigraphique, de 1 à 5.  
 Fig. 13 - Ontogenetic trajectories and cartouches for the five faunal sets, plotted from the scatter diagrams showing *E/D* and *E/H* versus *D*. The faunal sets are numbered from 1 to 5 in stratigraphical order.

*Les paramètres liés à la densité costale [(N/2)/D, o]*

Ces deux paramètres dont les valeurs s'expriment en nombre de côtes par unité de longueur ont des significations très voisines (fig. 14A-B). Les principales différences sont surtout liées aux modalités d'acquisition des données.  $(N/2)/D$  est établi à partir d'un nombre des côtes mesuré sur des longueurs de coquille (un demi tour) régulièrement croissantes au cours de l'ontogenèse (fig. 3); ce paramètre devient donc, de moins en moins sensible aux variations brèves de la densité costale lorsque l'on envisage des stades ontogénétiques de plus en plus tardifs; au contraire,  $o$  correspond à un nombre de côtes mesuré sur une longueur de coquille constante et faible tout au cours de la croissance; il est donc sensible aux variations mêmes éphémères de la densité costale jusqu'aux stades de croissance les plus tardifs, mais il est difficile d'emploi dans les tours les plus internes. Ces particularités font de  $o$  le paramètre le plus performant pour étudier l'ontogenèse de la densité costale. Dans la suite de ce paragraphe nous ne traiterons en détail que les trajectoires ontogénétiques obtenues à partir de  $o$  (fig. 14B), car celles obtenues à partir  $(N/2)/D$  ne fournissent que des informations redondantes mais plus confusément exprimées.

Une première lecture de la figure (14B), montre de façon assez claire que les échantillons analysés se répartissent en deux groupes. Le premier correspond aux formes les plus anciennes (1 et 2) qui possèdent des trajectoires à forte pente négative; la densité de costulation,

surtout élevée chez le jeune, décroît ensuite régulièrement et rapidement; le second correspond aux formes plus récentes (3, 4 et 5) qui possèdent des trajectoires à pente presque nulle; la densité de la costulation varie en moyenne très peu au cours des ontogenèses, les tracés des trajectoires étant en outre très proches, voire presque confondus pour les ensembles (3) et (5).

Les transformations de l'ontogenèse qui surviennent entre les ensembles (2) et (3) ne peuvent pas être assimilées à un processus hétérochronique clairement défini puisque leur aboutissement morphologique est une expansion tant vers le jeune que vers l'adulte d'un stade morphologique précédemment confiné dans les tours moyens (voir les cartouches de la fig. 14B).

Néanmoins une analyse plus poussée des diagrammes suggère que le premier des groupes envisagé ci-dessus (1 et 2) n'est vraisemblablement pas homogène. En effet, les densités de costulation atteintes dans les tours internes pour l'ensemble faunique (2) sont exceptionnellement élevées et ceci même si l'on considère l'ensemble des formes étudiées. Ce sont les conclusions d'une telle analyse que nous retiendrons en séparant donc trois ensembles: (1), (2) et (3, 4, 5).

*Les descripteurs morphologiques semi-quantitatifs [S, T]*

Avec les paramètres S (= forme de la section aux abords de l'aire ventrale) et T (= style du tracé costal) nous quittons le domaine des études quantitatives pro-

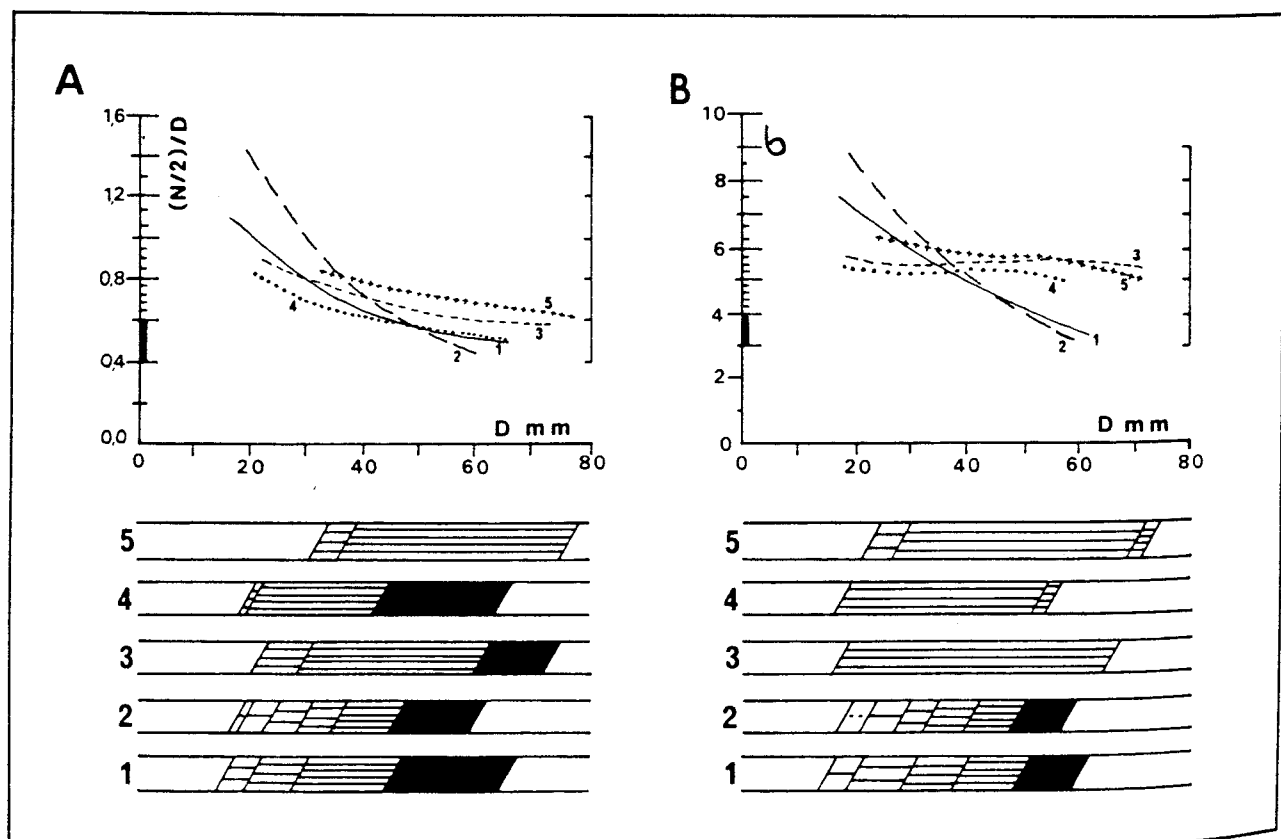


Fig. 14 - Trajectoires et cartouches ontogénétiques établis d'après les diagrammes de dispersion donnant  $(N/2)/D$  et  $o$  en fonction de  $D$ , pour les cinq ensembles fauniques; ces derniers sont numérotés dans l'ordre stratigraphique, de 1 à 5.  
 Fig. 14 - Ontogenetic trajectories and cartouches for the five faunal sets, plotted from the scatter diagrams showing  $(N/2)/D$  and  $o$  versus  $D$ . The faunal sets are numbered from 1 to 5 in stratigraphical order.

prement dites pour aborder celui de l'approche semi-quantitative. L'importance de ces paramètres est toutefois considérable car ce sont eux qui permettent l'analyse des caractères susceptibles de fournir le plus d'informations tant sur le plan phylétique que sur celui des processus évolutifs. Ce sont ces caractères qui subissent les transformations évolutives les plus évidentes et qui sont généralement pris en considération dans les diagnoses.

S - L'analyse même rapide de la figure (15A) révèle la nette tendance qu'ont les trajectoires ontogénétiques, depuis celle de l'échantillon (1) jusqu'à celle de l'échantillon (5), à décrire au cours du temps une sorte de balayage par rotation. Tout ce passe comme si les stades juvéniles restaient approximativement inchangés mais qu'au contraire les stades adultes présentaient des morphologies allant, du plus ancien au plus récent, de franchement tricarénée (1) à ogivale aigü (5). Les pentes des trajectoires d'abord fortement négatives (1), tendent ensuite à s'atténuer (2), puis elles s'annulent totalement (3 et 4) et enfin s'inversent franchement et deviennent fortement positives (5). Pour décrire plus complètement le phénomène, il faut en outre souligner que la variabilité (= dispersions du nuage de points autour de la trajectoire) est très forte pour les ensembles (1) et (2) mais qu'elle s'atténue considérablement avec les ensembles (3 à 5) (fig. 10). L'importance de la variabilité pour les ensembles (1) et (2) rend d'ailleurs assez aléatoire le tracé des trajectoires ontogénétiques. Le mouvement de rotation des trajectoires n'est en outre pas réellement pro-

gressif et l'on peut distinguer des épisodes d'accentuation de la tendance situés entre (1) et (2) et entre (4) et (5) (fig. 16A); les tracés des trajectoires (2, 3 et 4) sont par contre assez voisins.

L'étude des cartouches ontogénétiques complète ces premières constatations; on note, en effet, une nette tendance paedomorphique par néoténie entre les ensembles (1) et (2), l'extension à la totalité (3) ou à la presque totalité de l'ontogenèse (4) d'une morphologie monotone qui correspond à la phase d'annulation des pentes des trajectoires, enfin la péramorphose par accélération ontogénétique (*sensu* Alberch et al. 1979) qui était à peine esquissée entre (3) et (4) devient très nette entre (4) et (5).

T - Si l'on envisage maintenant la figure (15B) sur laquelle sont regroupés les trajectoires ontogénétiques établies pour (T) en fonction de D, on note qu'il existe une remarquable similitude entre les tendances évolutives qui affectent la morphologie de l'aire ventrale (cf. paragraphe précédent) et celles qui intéressent le tracé costal. En effet, ici aussi l'on note que les trajectoires dessinent une sorte de balayage par rotation en allant depuis de fortes pentes négatives jusqu'à des pentes positives également assez accusées. Comme nous l'avions déjà noté pour le paramètre (S), cette disposition en éventail des trajectoires ne résulte pas d'un processus réellement progressif mais d'une tendance où alternent des épisodes d'accentuation et des périodes de stase évolutive (pour le caractère envisagé). Les épisodes d'accentuation de la tendance observés pour (T) ne correspondent d'ailleurs pas exac-

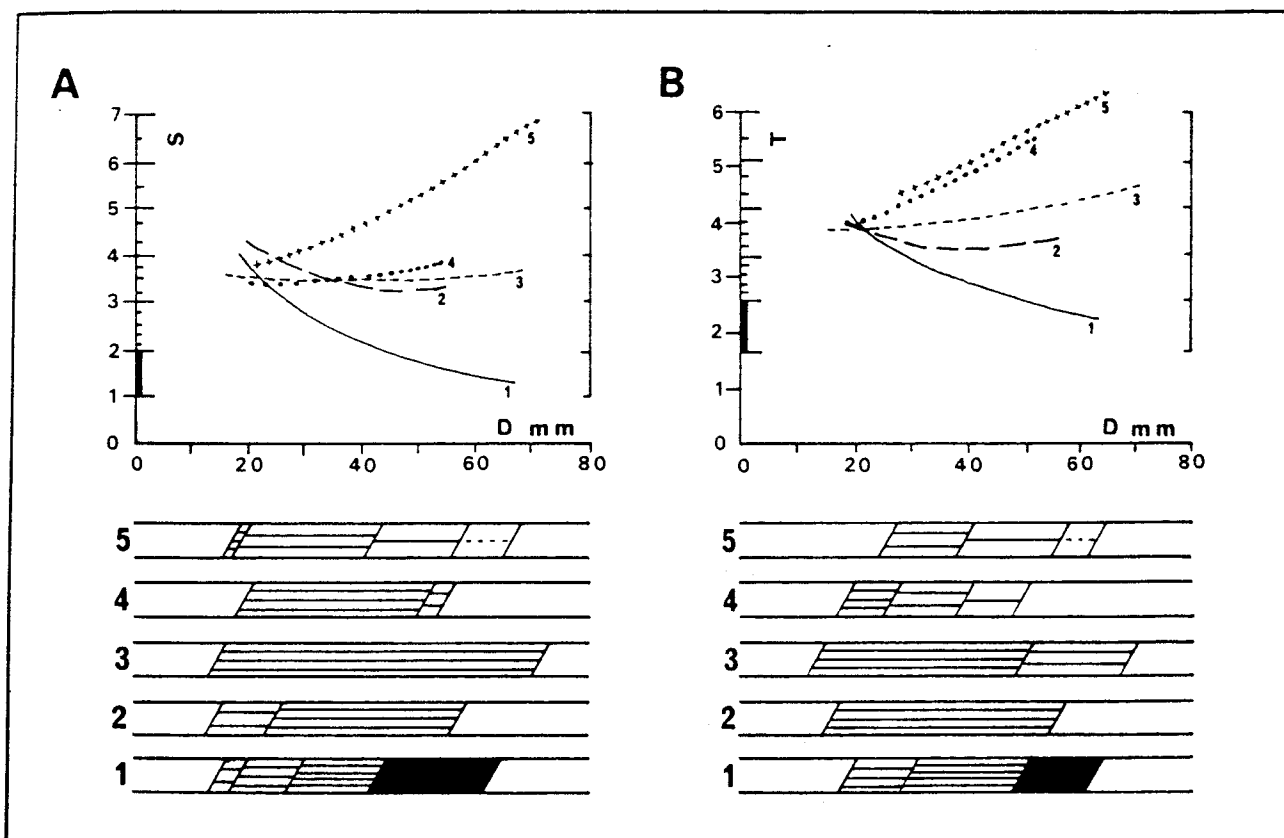


Fig. 15 - Trajectoires et cartouches ontogénétiques établis d'après les diagrammes de dispersion donnant S et T en fonction de D, pour les cinq ensembles fauniques; ces derniers sont numérotés dans l'ordre stratigraphique, de 1 à 5.

Fig. 15 - Ontogenetic trajectories and cartouches for the five faunal sets, plotted from the scatter diagrams showing S and T versus D. The faunal sets are numbered from 1 to 5 in stratigraphical order.

O/D	H/D	E/D	E/H	(N/2)/D	$\sigma$	S	T
5	5	5	5	5	5	5	5
○	○	○	○	□	○	★ ←	○
4	4	4	4	4	4	4	4
★ ▷	★ ▷	★ ▶	★ ▷	□	○	◁	★ ←
3	3	3	3	3	3	3	3
○	○	○	○	★ ■	★ ■	□	◁
2	2	2	2	2	2	2	2
○	○	○	○	★ ■	★ ■	★ ▶	★ ▶
1	1	1	1	1	1	1	1
○ a, ■ b, □ c, ▶ d, ▷ e, ◁ f, ◁ g, ★ h, ★ i							

Fig. 16 - Tableau synthétique montrant caractère par caractère les principaux événements évolutifs qui sont survenus lors de l'histoire évolutive de la lignée. a: stase évolutive (au moins pour le caractère envisagé). b et c: événements évolutifs impossibles à rapprocher d'un motif hétérochronique précis, respectivement événement majeurs et mineurs. d et e: Événement paedomorphique, respectivement majeur et mineur. f et g: événement péramorphique, respectivement majeurs et mineurs. h et i: hiatus entre les groupes naturels, respectivement majeurs et mineurs.

Fig. 16 - Synthetical table displaying feature by feature, the evolutive events supervening during the lineage unfolding. a: evolutive stasis (for the studied feature at least); b and c: respectively major and minor evolutive events which is not possible to ascribe at a clear heterochronical pattern. d and e: respectively major and minor paedomorphic events. f and g: respectively major and minor peramorphic events. h and i: respectively major and minor hiatus separating the main natural groupings.

ctement à ceux reconnus pour (S); si l'on retrouve clairement l'épisode situé entre les ensembles (1) et (2), par contre celui situé entre (4) et (5) pour (S) est maintenant absent et c'est entre (3) et (4) que l'on note une nette accentuation de tendance.

De ce fait, les trajectoires de (4) et (5) très différentes pour (S) sont au contraire voisines pour (T).

Si l'on envisage maintenant en termes d'hétérochronies les transformations évolutives affectant le tracé costal, telles que les illustrent les cartouches ontogénétiques, on constate tout d'abord une nette tendance paedomorphique par néoténie (1 à 2) suivi d'une phase d'homogénéisation de l'ontogénèse autour d'un stade morphologique d'expression plutôt juvénile (2 et 3) et enfin une forte péramorphose par accélération qui mène de (3) au groupe (4, 5).

En fait, aussi bien pour (S) que pour (T) on note de remarquables dispositions en éventail des trajectoires ontogénétiques depuis (1) jusqu'à (5); il semble possible de considérer de telles dispositions comme homologues car les processus hétérochroniques qui sont intervenus au cours de l'histoire évolutive de la lignée nous apparaissent globalement s'être succédés selon les mêmes enchaînements pour les deux paramètres.

Cette constatation est importante car rien, a priori, ne permettait de supposer que la morphologie de l'aire ventrale et le tracé costal (caractères a priori mécaniquement indépendants) suivraient des processus évolutifs homologues; cette homologie semble confirmer l'hypothèse de

l'existence de relations de parenté de types "ancêtre à descendant" entre les différentes populations analysées. Il reste néanmoins à comprendre la logique évolutive de cette curieuse succession de processus hétérochroniques qui mène, grâce à des inversions complètes des pentes des trajectoires ontogénétiques, depuis des paedomorphoses par néoténie jusqu'à des péramorphoses par accélération. Il semble en fait qu'il ne faille pas considérer que chaque éventail de trajectoires ontogénétiques couvre une seule chaîne d'états d'un caractère donné (soit S soit T) mais plutôt, qu'il affecte successivement deux chaînes indépendantes correspondant chacune à des options ontogénétiques et morphofonctionnelles parfaitement distinctes (fig. 17). Les "états d'un caractère" étant défini comme l'ensemble des "morphologies" sous lesquelles peut se présenter un caractère donné (dans notre cas soit la morphologie de l'aire ventrale soit le style du tracé costal) au cours d'un développement ontogénétique individuel supposé le plus complet possible. La première de ces chaînes d'états d'un caractère (option "*Fuciceras*", fig. 17a) ne s'exprime que lorsque les pentes des trajectoires sont négatives (fig. 15); si elle est totalement réalisée, elle mène d'un état juvénile correspondant approximativement à la morphologie (4) jusqu'à un état adulte exprimant la morphologie (1) en passant par des stades de croissance intermédiaires caractérisés par les morphologies (3) et (2); c'est cette chaîne d'états qui mène, lorsqu'elle est parcourue dans sa totalité, à la morphologie adulte de type "*Fuciceras*". La seconde chaîne (option "*Protogrammo-*

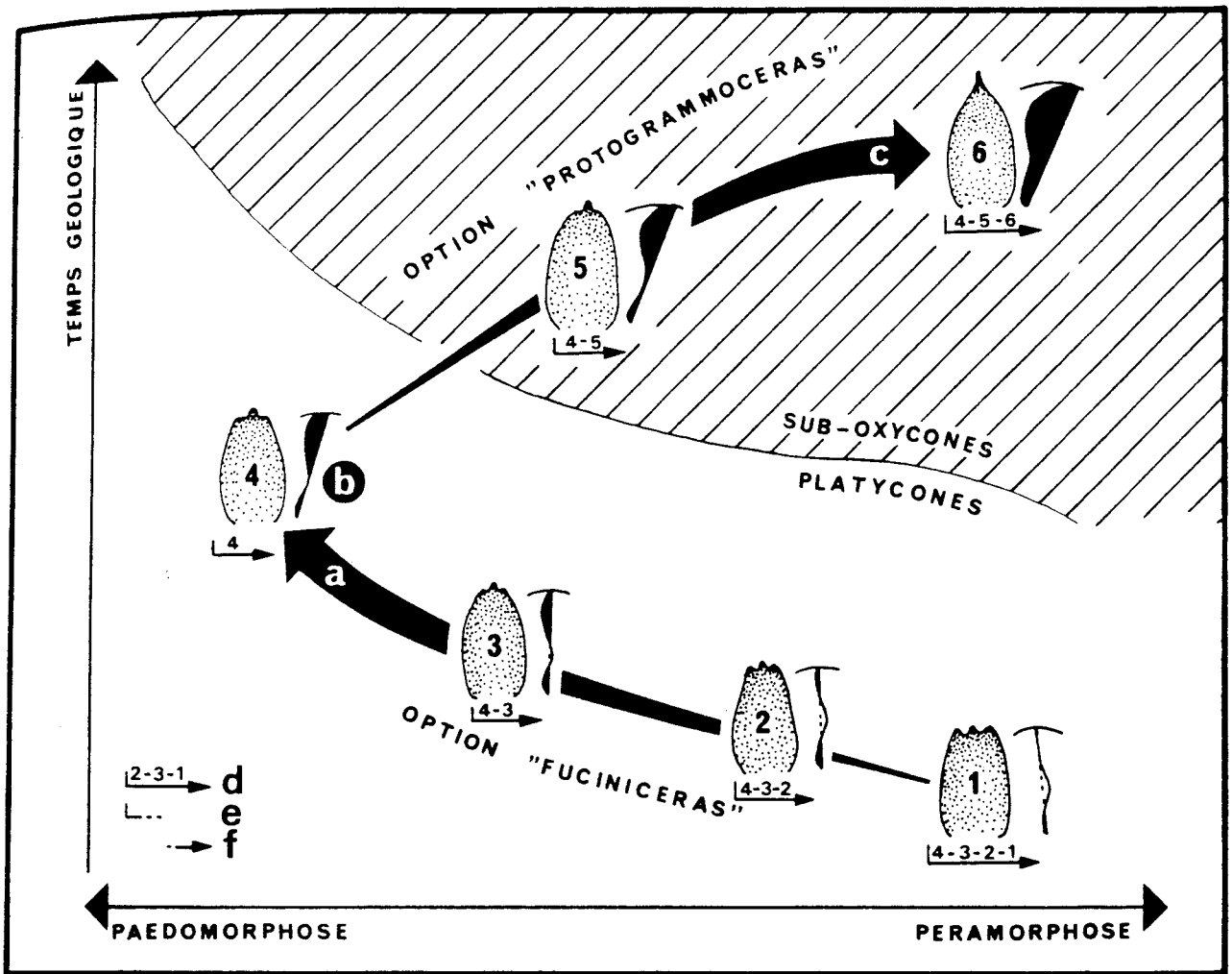


Fig. 17 - Modèle permettant d'interpréter en termes d'hétérochronies les principales transformations morphologiques qui sont survenues lors de l'histoire évolutive de la lignée; il s'agit d'un modèle global qui ne peut pas prendre en compte l'ensemble des détails de l'histoire évolutive. L'axe horizontal indique la polarité en termes d'hétérochronies des parcours évolutifs; ceux-ci sont symbolisés par des flèches noires et courbes. L'axe vertical est orienté selon le déroulement du temps géologique. Les nombres 1 à 6 correspondent aux morphologies standardisées de la figure 2, elles ne représentent pas des ensembles fauniques. La séquence évolutive retenue ici est supposée se dérouler globalement selon le parcours indiqué par les flèches courbes; la première (a) indique une tendance paedomorphique qui aboutit à l'avènement de formes néoténiques. Celle-ci peuvent persister presque sans changement durant un temps variable (stase paedomorphique) (b). C'est ensuite une tendance péramorphique qui se développe (c) et qui permet à la lignée d'abandonner l'option "Fucinieras" à coquille platycône pour s'engager dans l'option "Protogrammocer" qui mène vers des coquilles sub-oxycônes. L'ensemble du phénomène fournit un exemple de bifurcation ontogénétique comprenant une phase de paedomorphose par néoténie. Les sections et les tracés costaux dessinés sont ceux supposés caractériser les stades adultes aux différentes étapes évolutives. d - formule ontogénétique, la flèche indique le sens du développement ontogénétique individuel, les lettres lues de la gauche vers la droite correspondent à la séquence ontogénétique des stades morphologiques. e - début de la croissance. f - fin de la croissance.

Fig. 17 - Model allowing to explain in heterochronical terms the main morphological transformations supervening during the evolutive history of the lineage. This is a global model which can not take in account the whole of the details of the evolutive history. The horizontal axis indicated the heterochronical polarity (pera or paedomorphic) of the evolutive tracks which are symbolised by black curved arrows. The vertical axis is orientated according to the geological time. The numbers 1 to 6 correspond with the standardized morphologies of the fig. 2 and do not indicate faunal groupings. The evolutive sequence is supposed unfolded it self as indicated by the black curved arrows. It includes three main stages. The first one (a) is a paedomorphic trend which leads to the advent of neotenic species these latter can persist (paedomorphic stasis) during a certain time almost without morphological changes (b). Then one notes a peramorphic trend (c) which allows the lineage to swerve the "Fucinieras" option (platycône shell) and to opt for the new "Protogrammocer" option (sub-oxycône shell). This phenomenon provides a exemple of ontogenetical branching preceded by a neotenic process. The drawn sections and ribs are these expressed at the adult stage, the arrow indicates the individual ontogeny polarity, the letters indicate (from the left to the right) the ontogenetical sequences of the morphological stages. e - beginning of the ontogeny. f - end of the ontogeny.

ceras", fig. 17 c) ne s'exprime que lorsque les pentes des trajectoires sont positives (fig. 15), elle mène d'un état juvénile correspondant comme précédemment à la morphologie (4) jusqu'à un état adulte exprimant la morphologie (6) en passant aux stades de croissance intermédiaires par la morphologie (5). C'est cette chaîne d'états d'un caractère qui mène, lorsqu'elle est parcourue dans sa tota-

lité au cours d'une ontogenèse individuelle, à la morphologie adulte de type "Protogrammocer". Il semble donc possible de ramener la succession de processus observés à trois étapes essentielles:

a - une tendance paedomorphique par néoténie qui se poursuit jusqu'à ce que la morphologie juvénile affecte la totalité de l'ontogenèse; cette étape aboutit à l'efface-

ment des caractéristiques adultes de la première chaîne d'états du caractère (option "*Fucinieras*"). Lors de cette phase, les expressions des différents états de la chaîne "*Fucinieras*" vont successivement disparaître chez les adultes dans un ordre allant, au cours du temps géologique, de l'état le plus "péramorphique" (morphologie 1) vers l'état le plus "paedomorphique" (morphologie 4).

b - une phase de durée variable durant laquelle persiste, presque sans changement, des formes possédant une morphologie de type juvénile.

c - une tendance péramorphique par accélération qui permet la mise en place des caractéristiques adultes de la seconde chaîne d'états du caractère (option "*Protogrammoceras*"). Lors de cette phase, les expressions des différents états de la chaîne "*Protogrammoceras*" vont progressivement apparaître chez les adultes dans un ordre allant de l'état le plus "paedomorphique" (morphologie 4) vers l'état le plus "péramorphique" (morphologie 6).

Ce phénomène constitue une bifurcation ontogénétique (fig. 17), ou plutôt un changement d'option ontogénétique, qui permet à un phylum ayant subi une très forte paedomorphose par néoténie (sensu Alberch *et al.* 1979) de s'engager dans une voie évolutive qui lui était au préalable interdite par des canalisations trop contraignantes du développement ontogénétique. La paedomorphose par néoténie joue ainsi un rôle de véritable plaque tournante évolutive (fig. 17) qui autorise dans notre cas le passage d'une option morphologique "*Fucinieras*" à une option morphologique "*Protogrammoceras*".

Rien ne s'oppose à ce que des phénomènes répondant à une même logique aient pu se produire à plusieurs occasions lors de l'histoire évolutive des Harpoceratinae du Lias moyen et ceci aussi bien dans le sens "*Fucinieras*" - "*Protogrammoceras*" que dans le sens contraire; ces constatations suggèrent une nature polyphylétique pour les "genres" *Fucinieras* et *Protogrammoceras*.

#### *Implications taxinomiques et comparaison avec les faunes des chaînes bétiques*

Avant d'aborder les implications taxinomiques proprement dites envisageons les principaux "groupements naturels" d'ensembles fauniques qu'il est possible de retenir si l'on envisage indépendamment les divers paramètres analysés; ces "groupements" correspondront selon les cas, soit à plusieurs ensembles fauniques associés soit à des ensembles fauniques isolés; dans tous les cas ils seront séparés par des événements évolutifs affectant le caractère étudié. Ces "regroupements" et les événements les séparant sont regroupés sur la figure synthétique 16.

*O/D et H/D*: Si l'on considère le mode d'enroulement de la coquille, on peut retenir deux groupes naturels. Le plus ancien regroupe les ensembles (1), (2) et (3), il s'agit de formes montrant au cours de l'ontogénèse une coquille devenant un peu plus plus évolutive. Le groupe le plus récent correspond aux ensembles (4) et (5); il s'agit de formes chez lesquelles la tendance ontogénétique précédente (= ouverture progressive de l'ombilic au cours de la croissance) a presque totalement disparue et qui montrent ainsi un mode d'enroulement plutôt involute, presque invariable au cours de la croissance. Ces deux groupes sont séparés par un épisode néoténique atypique et discret.

*E/D et E/H*: Ces paramètres qui dépendent plus ou moins directement de l'épaisseur de la section permettent de

séparer aisément deux groupes naturels (surtout si l'on prend en considération le paramètre E/D); le plus ancien correspond aux ensembles (1), (2) et (3) aux trajectoires ontogénétiques nettement concaves; le plus récent aux ensembles (4) et (5) aux trajectoires ontogénétiques plus tendues, débutant avec des stades juvéniles plus épais. Ces deux groupes sont séparés par un événement paedomorphique surtout bien caractérisé pour E/D.

*(N/2)/D et o*: Les paramètres descripteurs de la densité de la costulation, et tout particulièrement le paramètre o, permettent dans un premier temps de distinguer très nettement deux groupes. Le premier comprend les ensembles (1) et (2) aux trajectoires ontogénétiques à forte pente négative, le second aux ensembles (3), (4) et (5) dont les pentes des trajectoires ontogénétiques sont devenues pratiquement nulles. Toutefois nous avons vu précédemment que les ensembles (1) et (2) ne constituaient très probablement pas un groupe naturel et qu'il était préférable de les distinguer; nous retiendrons donc trois ensembles (1), (2) et (3, 4, 5). Ces trois groupes sont séparés par deux discontinuités importantes difficiles à interpréter en terme d'hétérochronies.

*S*: Si l'on considère la morphologie de l'aire ventrale on distinguera 3 groupes. Le premier correspond à l'ensemble faunique (1); il est caractérisé par une trajectoire ontogénétique concave de pente négative accusée. Le second est formé par les ensembles (2) (3) et (4) qui sont caractérisés par des trajectoires ontogénétiques plus tendues (surtout pour (3) et (4) et de pente presque nulle ou très faiblement positive. Le dernier correspond au seul ensemble faunique (5) dont la trajectoire montre une pente positive très accusée. Les significations de ces trois groupements s'expliquent aisément si l'on considère, la phase de néoténie initiale [qui sépare les ensembles (1) et (2)], la stase paedomorphique intermédiaire (qui regroupe les ensembles (2) (3) et (4) et enfin la phase d'accélération ontogénétique finale [qui sépare les ensembles (4) et (5)] (fig. 17).

*T*: Avec le style du tracé costal se dégage une logique similaire mais les limites des principaux groupes ne sont pas strictement identiques. En effet, si le premier groupe correspond à l'ensemble (1), le second ne comprend que les ensembles (2) et (3) et le dernier groupe, très nettement individualisé, associe maintenant les ensembles (4) et (5) aux tracés costaux adultes très nettement falciradiés.

Pour résumer, l'ensemble des descripteurs dimensionnels de la coquille (O/D, H/D, E/D et E/H) permet de distinguer deux groupes comprenant respectivement les ensembles (1, 2, 3) et (4, 5) séparés par un événement néoténique plutôt discret et atypique situé entre les ensembles (3) et (4). Les paramètres exprimant la densité costale (N/2)/D et o conduisent à la distinction de trois groupes différents des précédents (1), (2) et (3, 4, 5) séparés par des discontinuités situées entre les ensembles (1) et (2) d'une part et (2) et (3) d'autre part. Pour la morphologie de l'aire ventrale S et le style du tracé costal T, l'on tend à distinguer trois groupes, les deux premiers étant séparés par une phase de néoténie, le second correspondant à une période de transition marquée par l'extinction ontogénétique maximum des morphologies juvéniles et enfin les deux derniers étant séparés par une phase d'accélération ontogénétique. Pour S, ces trois groupes comprennent les ensembles (1), (2, 3, 4) et (5), pour T ils correspondent aux ensembles (1), (2, 3) et (4, 5).

Il faut préciser que pour ces deux paramètres ce sont surtout les changements évolutifs situés, entre les deuxième et troisième de ces groupes qui sont les plus accusés, soit entre (4) et (5) pour S et entre (3) et (4) pour T; les changements évolutifs survenant entre les premier et second groupes sont un peu moins accusés mais il sont, pour les deux paramètres, situés entre les ensembles (1) et (2).

L'analyse de la figure 16 nous montre que les deux périodes où se trouvent localisés le plus d'événements permettant de distinguer les groupes naturels sont situées entre les ensembles fauniques (1) et (2) puis entre les ensembles (3) et (4). Les événements évolutifs de la première de ces périodes affectent sensiblement la densité costale et plus nettement la morphologie de l'aire ventrale et le style du tracé costal; ceux de la seconde affectent discrètement le mode d'enroulement de la coquille, un peu plus nettement l'épaisseur de la section et fortement le style du tracé costal. Au passage entre les ensembles (2) et (3), c'est uniquement la densité costale qui paraît modifiée. Enfin, la transition entre les ensembles fauniques (4) et (5) est marquée par une modification très sensible de la morphologie de l'aire ventrale mais aucun autre paramètre n'est affecté lors de cet épisode. Ainsi, tous les ensembles fauniques sont séparés par un événement évolutif intéressant au moins un caractère; néanmoins ces événements n'affectent à aucun moment l'ensemble des paramètres étudiés. Il existe donc à tout moment entre les ensembles fauniques biostratigraphiquement contiguës des continuités morphologiques (au moins pour certains caractères); ceci suggère l'hypothèse que les formes envisagées appartiennent à une unique lignée évolutive ou sont tout au moins très étroitement apparentées et font partie d'un phylum ramifié mais n'aboutissant à aucun moment à une radiation morphologique notable. Si l'on admet cette dernière proposition, la succession des ensembles fauniques analysés dans la coupe du Burano pourrait ne pas correspondre strictement à une succession anagénétique mais n'en offrir qu'une image approchée.

Toutefois, c'est en se basant sur des considérations historiques que l'un de nous a proposé (Ferretti sous presse) l'usage d'un nom de genre unique pour désigner l'ensemble des formes du Burano; il propose l'emploi de *Fucinicer* (HAAS, 1913) pour des raisons d'antériorité, et réserve l'emploi de *Protoqrammoceras* (Spath, 1919) aux formes du Domérien supérieur encore assez mal connues appartenant au groupe de *Protoqrammoceras bassanii* (Fucini). L'argumentation sur laquelle s'appuie une telle proposition, est d'une logique rigoureuse mais son application semble à deux d'entre nous (J.-L.D. et R.M.) prématurée tant que n'est pas achevée une étude synthétique plus complète de l'ensemble des Harpoceratinae méditerranéens et que soit notamment mieux comprises les relations de parenté du groupe de *P. bassanii*. En outre, à moins d'exclure par principe le concept de spéciation phylétique le long d'une lignée anagénétique, rien ne s'oppose à placer un changement de genre au cours d'une telle lignée ou tout au moins au sein d'une succession faunique assimilable à une telle lignée. Ainsi dans le présent travail, nous réserverons provisoirement, l'emploi du genre *Fucinicer* aux formes étudiées, antérieures à l'épisode évolutif situé entre les ensembles fauniques (3) et (4), et l'emploi du genre *Protoqrammoceras* aux formes étudiées, postérieures à cet épisode.

Pour la désignation des espèces nous préférons l'usage de taxons décrits par Fucini (1900) ou par Meneghini (en Fucini 1900), car, les populations analysées proviennent de la même région (Apennin central), que les formes décrites par ces auteurs; nous proposons donc les attributions suivantes:

Ensemble faunique 1 = *Fucinicer* gr. *portisi* (Fuc.)-*lavinianum* (Men.)

Ensemble faunique 2 = *Fucinicer* gr. *brevispiratum* (Fuc.)-*isseli* (Fuc.): formes à forte densité de costulation dans les tours internes

Ensemble faunique 3 = *Fucinicer* gr. *brevispiratum* (Fuc.)-*isseli* (Fuc.): formes à faible densité de costulation dans les tours internes

Ensemble faunique 4 = *Protoqrammoceras marianii* (Fuc.)

Ensemble faunique 5 = *Protoqrammoceras celebratum* (Fuc.)

On trouvera des illustrations de représentants de certains de ces taxons provenant du gisement du Burano dans plusieurs travaux (Dommergues *et al.* 1983, Mouterde et Ferretti 1986 et Ferretti sous presse).

Une telle succession n'est pas totalement conforme, au moins dans le détail, à celle décrite par Braga (1983) pour les chaînes bétiques. En effet dans le Sud de l'Espagne, si l'on retrouve clairement à la base du Domérien une succession voisine de celle de l'Apennin central (*F. portisi*, *F. lavinianum*, *F. brevispiratum*), on récolte en association dans les bancs immédiatement sus-jacents des formes attribuées par Braga aux espèces *F. isseli*, *P. celebratum*; enfin dans les niveaux encore plus récents persiste seul *P. celebratum*. L'association décrite par Braga semble largement répandue en Andalousie et n'est probablement pas due à une condensation stratigraphique. En fait, bien qu'assimilées sans restriction par Braga aux taxons des auteurs italiens, les formes andalouses citées en associations ne paraissent pas strictement assimilables aux populations que nous avons analysées plus haut provenant de l'Apennin central. En tout cas, l'absence, même durant une brève période de parallélisme entre les successions italiennes et sud-espagnoles montre que l'évolution des Harpoceratinae méditerranéens ne peut pas être réduite dans son ensemble à une simple lignée anagénétique. Il agit plus probablement d'un phylum de structure plus complexe, composé de forme étroitement apparentées, mais présentant épisodiquement des ramifications (phases de cladogenèse) encore assez mal documentées (fig. 18); l'ensemble du phylum s'orientant globalement selon une dérive morphologique allant d'un pôle "*Fucinicer*" vers un pôle "*Protoqrammoceras*".

A la suite de telles cladogenèses et sous l'influence de particularités écologiques régionales (compétition interspécifique plus ou moins intense...), on pourra observer localement soit des successions de peuplements monospécifiques comme dans l'Apennin central soit des peuplements temporairement plus diversifiés comme dans les chaînes bétiques. Ainsi, d'après les données dont nous disposons actuellement, une telle cladogenèse, d'ailleurs sans doute multiple, a très probablement affecté le phylum à une période correspondant approximativement à la fin de l'ensemble faunique (3), pris au sens où nous l'utilisons dans l'Apennin.

Cette cladogenèse correspondrait en fait à l'amorce des dérives péramorphiques par accélération en direction des morphologies de type "*Protoqrammoceras*" à partir des

"*Fucinieras*" paedomorphiques du groupe de "*F.*" *bevispiratum - isseli*; l'option "*Protogrammocer*" serait alors prise indépendamment et avec des modalités sensiblement différentes dans divers branchements élémentaires; deux sont actuellement connues, l'un en direction de *P. marianii* l'autre en direction de *P. celebratum*. Avec *P. mariani*, c'est surtout le style du tracé costal et plus faiblement le mode d'enroulement de la coquille qui sont affectés. En direction de *P. celebratum*, les transformations morphologiques sont plus nombreuses et plus complètes, elles affectent également la morphologie de l'aire ventrale, ce qui engage plus résolument la lignée vers l'option morphologique sub-oxycône qui s'accroît ultérieurement, jusqu'au Domérien supérieur.

Une telle hypothèse phylétique permet aisément d'expliquer (fig. 18) qu'en Andalousie ait pu exister une

*togrammocer* de type de "*P. celebratum*" alors qu'à la même période dans l'Apennin existait un peuplement oligospécifique à *Protogrammocer* *marinaii*. La lignée élémentaire amorcée par cette dernière espèce ainsi que celle des derniers "*Fucinieras*" paedomorphique du groupe de "*F.*" *brevispiratum - isseli* s'éteint d'ailleurs rapidement en laissant temporairement, tant en Italie qu'en Espagne, le seul groupe de *P. celebratum* dominer les faunes d'Harpoceratinae.

Si l'hypothèse proposée ci-dessus se trouve confirmée par les observations ultérieures, la limite utilisée ici entre les genres *Fucinieras* et *Protogrammocer* correspondrait donc à un événement réellement significatif pour l'histoire du phylum. Ceci ne résoud d'ailleurs pas pour autant les problèmes d'attribution générique pour l'ensemble des Harpoceratinae du Lias moyen. En effet, comment intégrer dans ce cadre le problème de "*Fucinieras*" gr. *pectinatum-boscense* du Domérien moyen dont l'enracinement pylétique n'est pas documenté ou celui beaucoup plus complexe des nombreuses et variées formes plus primitives du Carixien. Parmi les plus tardives de celles-ci, certaines peuvent sans difficulté être rattachées au genre *Fucinieras* comme par exemple *F.* gr. *volubile-pantanelli* ou *F. costicillatum* mais une telle option reste moins satisfaisante pour des taxons plus anciens comme les formes du groupe de "*F.*" (?) *dilectum* dont la morphologie de tendance sub-oxycône est très éloignée de celle, platycône, de l'espèce type du genre: *F. lavinianum*.

## CONCLUSIONS

Nous venons d'analyser en terme de modification de l'ontogénèse les transformations évolutives qui sont survenues le long d'une lignée qui mène depuis les formes platycônes ou légèrement serpenticoûnes que sont les "*Fucinieras*" gr. *portisi-lavinianum* jusqu'à des espèces qui montrent une nette tendance sub-oxycône comme les "*Protogrammocer*" gr. *celebratum*; cette dernière tendance va d'ailleurs aller en s'accroissant au cours du Domérien moyen et supérieur et s'exprimera par exemple pleinement avec *Protogrammocer* gr. *curionii* (Mgh.). Dans la mesure où l'on admet l'hypothèse phylétique utilisée dans le présent travail - en l'occurrence la proposition selon laquelle il existe des relations de parenté plus ou moins directes, de type ancêtre à descendant depuis "*F.*" gr. *portisi-lavinianum* jusqu'à "*P.*" gr. *celebratum* - l'on peut considérer que la démarche analytique employée a permis des descriptions objectives des processus évolutifs considérés; c'est à partir de telles descriptions qu'a pu être proposé un premier ensemble d'interprétations évolutives exprimées en termes de transformations de l'ontogénèse (hétérochronies...). Il reste maintenant à aborder un second niveau d'interprétations, plus hypothétiques visant à expliciter les phénomènes observés en termes d'adaptation morphofonctionnelle et (ou) de signification intrinsèque ou extrinsèque de la dynamique évolutive.

Nous venons de voir que l'ampleur des transformations évolutives mises en jeu est suffisante pour permettre, ou tout au moins pour amorcer, le passage entre deux catégories morphologiques bien distinctes: celle des coquilles platycônes à sub-serpenticônes et celle des coquilles oxycônes. Ce passage ne semble toutefois pas véritablement s'amorcer, au moins d'après les données de l'Apennin

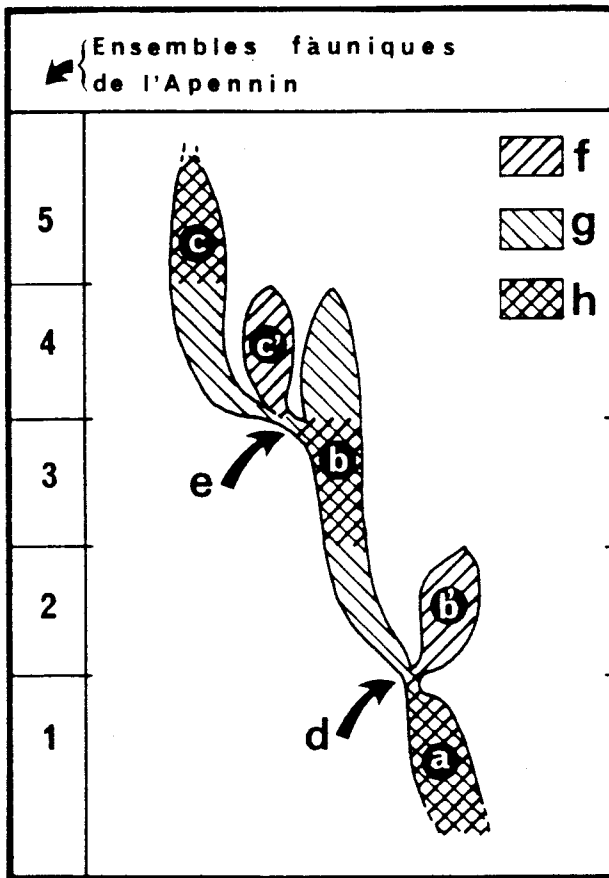


Fig. 18 - L'une des hypothèses phylétiques possibles qui permettent de rendre compte à la fois de nos propres données (Apennin central) et de celles de Braga (chaînes bétiques). a) "*Fucinieras*" gr. *portisi-lavinianum*; b) "*Fucinieras*" gr. *brevispiratum-isseli*; b') *idem* mais avec une densité de costulation sensiblement plus forte dans les tours internes et moyens; c) "*Protogrammocer*" gr. *celebratum-italicum*; "*Protogrammocer*" *marinaii*. d et e) phases de cladogénèses probables.

Fig. 18 - One of the possible phyletic assumptions which allow to explain at one and at the same time our own data (Central Apennin) and Braga's data (Betic Range). a) "*Fucinieras*" gr. *portisi-lavinianum*; b) "*Fucinieras*" gr. *brevispiratum-isseli*, b') *idem* but noteworthy close ribbing in the inner and middle whorls; c) "*Protogrammocer*" gr. *celebratum-italicum*; "*Protogrammocer*" *marinaii*. d and e) probable events of cladogenesis.

faune diversifiée constituée de *Fucinieras* paedomorphiques tardifs de type "*F. isseli*" associés aux premiers *Pro-*

nin central, avant l'apparition de "*Protogrammoceras*" gr. *marinaii*, ou en d'autres termes, pas avant l'amorce de la phase péramorphique tardive (notée (b) sur la figure 17).

Ainsi les transformations induites par la phase initiale de paedomorphose (notée (a) sur la figure 17) se sont déroulées sans induire de changement global du type morphologique; au cours de cette première phase, les coquilles restent en effet franchement de type platycône. Cette constatation nous amène à supposer que cette étape préliminaire de transformation résulte surtout d'une dynamique intrinsèque de modification de l'ontogénèse; cette dynamique ne serait donc probablement pas directement induite par une pression de l'environnement. En tout cas, les changements de forme de l'aire ventrale et ceux du tracé costal ne nous paraissent pas suffisamment importants pour pouvoir être considérés comme l'expression d'une quelconque pression sélective. Par ailleurs, si les variations de la densité costale apparaissent plus notables [voir en particulier les formes densément costées de l'ensemble faunique (2)], il reste très difficile dans l'état actuel des connaissances, de les mettre en relation avec des modifications d'un quelconque paramètre de l'environnement. Ainsi il nous semble, au moins à titre d'hypothèse, que la phase de paedomorphose initiale qui débute avec "*F.*" *portisi-lavinianum* et s'achève avec "*F.*" *brevispiratum-isseli* ne soit pas (au moins directement) le résultat d'une contrainte de sélection. Il n'en est par contre pas de même de la phase de péramorphose qui mène - via des coquilles sub-oxycônes - vers des morphologies oxycônes; celles-ci favorisent en effet probablement un mode de vie necto-benthique assez actif comme le suggère en tout cas l'analyse morphofonctionnelle de leur hydrodynamisme ou la comparaison de leur morphologie générale avec celles d'autres organismes marins comme par exemple les poissons necto-benthiques actuels (Chamberlain 1981, Tintant *et al.* 1982). L'acquisition progressive de morphologies de plus en plus oxycônes nous semble donc pouvoir facilement s'intégrer dans un schéma d'évolution adaptative (*sensu* Gould & Vrba 1982).

En conclusion, la première partie de l'histoire évolutive du phylum est peut être non-adaptative. Ce serait ainsi fortuitement que le phylum, profitant de l'existence de formes néoténiques comme "*Fuciniceras*" gr. *brevispiratum-isseli*, ait pu s'engager, sous l'action de la sélection naturelle, vers une adaptation à un mode de vie résolument necto-benthique, plus mobile et dynamique.

Toutes ces hypothèses restent néanmoins encore incertaines et ne pourront être confirmées que par la découverte de nouvelles séquences fossilifères composées d'un matériel moins déformé que celui dont nous disposons. Il devrait en outre, fournir des informations sur l'essentiel du développement ontogénétique des espèces considérées et permettre tout particulièrement d'observer les stades juvéniles qui sont souvent difficilement accessibles, tant sur le matériel de la Gola del Burano que sur celui des chaînes bétiques.

## BIBLIOGRAFIA

ALBERCH, P., GOULD, S.J., OOSTER, G.F. & WAKE, D.B., 1979 - Size and shape in ontogeny and phylogeny: *Paleobiology*, 5 (3), 296-317.

BRAGA, J.C., 1983 - Ammonites de Domerense de la zona subbe-

tica (Cordilleras beticas. Sur de Espana): 410 pp., Universidad de Granada.

BRAGA, J.C. & RIVAS, P., 1980 - *Protogrammoceras* y *Fuciniceras* (Ammonoidea, Hildoceratacea) del Carixiense superior en las Cordilleras beticas (Andalucia, Espana): *Estudios geol.*, 36, 169-176.

BRAGA, J.C. & RIVAS, P., 1985 - The mediterranean *Tropidoceras* (Ammonitina) in the Betic Cordilleras: *Eclogae geol. Helv.*, 78 (3), 567-605.

CANTALUPPI, G., 1967 - Le ammoniti domeriane della Val Cappelina (Suella-Prealpi Lombarde): *Atti. Ist. geol. Pavia*, 18, 1-50.

CANTALUPPI, G., 1970 - Le Hildoceratidae del Lias medio delle regioni mediterranee: *Mem. Soc. Ital. Sci. nat. Mus. civ. Stor. nat. Milano*, 19 (1), 7-46.

CANTALUPPI, G. & MONTANARI, I., 1973 - Quadro biostratigrafico conclusivo del Carixiano e suo passaggio al Domeriano nelle Prealpi lombarde occidentali: *Boll. Soc. paleont. ital.*, 10 (2 = 1971), 43-74.

CHAMBERLAIN, J.R., 1981 - Hydromechanical design of fossil Cephalopods. In House M.R. & Senior J.R. (ed.), "The Ammonoidea", Systematics Association Special Volum N° 18: Academic Press, 289-336.

DOMMERGUES, J.L., 1986 - Translation des trajectoires ontogénétiques et résultats hétérochronique; un modèle: *C.R. Acad. Sc. Paris*, (2) 302 (19), 1211-1213.

DOMMERGUES, J.L., 1987 - L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale: *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 98, 297 pp.

DOMMERGUES, J.L., DAVID, B. & MARCHAND, D., 1986 - Les relations ontogénèse-phylogénèse: applications paléontologiques: *Geobios*, 19 (3), 335-356.

DOMMERGUES, J.L., FERRETTI, A., GECZY, B. & MOUTERDE, R., 1983 - Eléments de corrélation entre faunes d'ammonites mésogéennes (Hongrie, Italie) et subboréales (France, Portugal) au Carixien et au Domérien inférieur: *Geobios*, 16 (4), 471-499.

DOMMERGUES, J.L. & MEISTER, C., 1986 - Trajectoires ontogénétiques et hétérochronies complexes chez des ammonites (Harpoceratinae) du Jurassique inférieur (Domérien) - in Prétirages du "Colloque international CNRS Ontogénèse et Evolution, Dijon Septembre 1986" (inédit), 207-219.

FUCINI, A., 1899-1900 - Ammoniti del Lias medio dell'Appennino centrale esistenti nel Museo di Pisa: *Palaeontographia ital.*, 5 (1899) et 6 (1900), 145-185, 17-78.

GOULD, S.J. & VRBA, E.S., 1982 - Exaptation - a missing term in the science of form: *Paleobiology*, 8 (1), 4-15.

HAAS, O., 1913 - Die Fauna des mittleren Lias von Ballino im Südtirol: *Beitr. Paläont. Geol. Osterr.-Ungarn u. Orient*, 26, 1-161.

MCNAMARA, K.J., 1986 - A guide to the nomenclature of heterochrony: *Journal of Pal.*, 60 (1), 4-13.

MENEGHINI, J., 1867-1881 - Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique (Lias supérieur) de Lombardie et l'Appennin central. In Stoppani A. (ed.), "Paléontologie lombarde", 4e série, Milan.

MOUTERDE, R. & FERRETTI, A., 1986 - Les Ammonites - Caractères et intérêt. Exemple de l'évolution des Harpoceratidés du Lias moyen mésogéenne (Apennin des Marches) in Pallini G. (ed.), "Fossili Evoluzione Ambiente": Comitato Centenario Raffaele Piccinini, 73-77.

SPATH, L.F., 1913 - On Jurassic ammonites from Jebel Zaghuwan (Tunisia): *Quart. J. Geol. London*, 69, 540-580.

SPATH, L.F., 1919 - Notes on ammonites: *Geol. Mag.*, 6, 27-35, 65-71, 115-122, 170-177, 220-225.

TINTANT, H., MARCHAND, D., & MOUTERDE, R., 1982 - Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdes: les radiations adaptatives du Lias: *Bull. Soc. géol. France*, (7) 24 (5-6), 951-961.

WIEDENMAYER, F., 1977 - Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen): *Mem. Soc. Helv. Hist. Nat.*, 93, 261 pp.