

DIFFÉRENCES CHRONOLOGIQUES DANS L'EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES DIMORPHES D'UNE MÊME LIGNEE (AMMONOÏDES JURASSIQUES)

par Serge Elmí*

RESUME

Les phases de typogénèse sont hétérochrones dans les ensembles étudiés ; elles sont plus précoces soit chez les microconques, soit chez les macroconques. Il faut admettre que la malléabilité évolutive de la coquille est différente, à certaines époques, chez les deux composants d'un même couple dimorphe. Cette différence peut être à l'origine du dimorphisme très marqué que l'on peut souvent constater, en particulier chez les formes oxycones (*Oppeliidae* par exemple).

L'apparition puis l'accentuation du dimorphisme peuvent être liées à des différences dans le taux d'évolution entre groupes du même ensemble taxinomique. Les divergences s'accentuent au cours du temps, accélérées par le décalage des typogénèses. Ainsi peut s'expliquer l'apparition très lente du dimorphisme dans certains groupes, ou sa différenciation brutale dans d'autres.

Au sein des lignées macro ou microconques peut aussi apparaître un polymorphisme affectant la taille et les critères dimensionnels.

CHRONOLOGIC DIFFERENCES IN THE MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF DIMORPHIC TYPES IN A LINEAGE (JURASSIC AMMONOIDEA)

SUMMARY

Typogenetic phases are heterochronous in the ammonites here studied. Depending on the groups, these phases are precocious in the macroconch lineages or in the microconch. It is necessary to admit that the evolutive ability of the shell is different in the two components of a same dimorphic pair. This difference can be at the origin of the stark dimorphism often developed in the oxyconic shells.

The apparition, then the accentuation, of the dimorphism can be induced by differences in the evolution rate between groups of the same taxon. Differences become more marked with time, accelerated by the heterochronous typogenesis. Then, we can explain the slowness or the rapidity of the differentiation of dimorphism according to the group taken into consideration.

Within the micro or macroconch lineages, a polymorphism which affects the size can also appear.

* Département des Sciences de la Terre et Centre de Paléontologie stratigraphique associé au C.N.R.S. (LYON). 15-43 bd. du 11 Novembre 1918, 69621 VILLEURBANNE.

L'existence de paires dimorphes (micro-macroconques) est établie dans de nombreux groupes d'ammonites jurassiques. Il faut distinguer deux types de dimorphisme, le premier portant essentiellement sur la taille (dimorphisme dimensionnel), le second, plus accentué, affectant aussi la morphologie générale de la coquille (dimorphisme qualitatif). Ce dernier se développe surtout à partir du Lias supérieur.

Les modalités d'apparition du dimorphisme ont encore été peu étudiées. On a parfois suggéré que les petites formes (microconques) étaient néoténiques mais cette hypothèse (J. Guex, 1970) ne peut être retenue que dans de rares cas très précis. En outre, on admet que l'évolution des lignées monomorphes semble souvent être parallèle. L'étude de plusieurs groupes dont les modalités évolutives sont maintenant bien connues montre que ce n'est pas une règle générale. L'un des ensembles de la paire dimorphe montre fréquemment un retard dans l'acquisition des caractères évolutifs.

Nous étudierons trois cas de décalages chronologiques dans des groupes qui ont fait l'objet de monographies récentes (D. Contini, 1969 pour les *Graphoceratinae* ; S. Elmi, 1967 pour les *Hecticoceratinae* ; J. Gabilly, 1973 pour les *Hildoceratinae*). Pour ne pas compliquer l'exposé par des problèmes taxinomiques, nous considérerons surtout les principaux stades évolutifs et les structures qui les caractérisent.

1. Les *Hecticoceratinae* du Bathonien - Callovien.

Ils appartiennent au vaste ensemble des *Oppeliaceae* et ils sont affectés par un fort dimorphisme tant dimensionnel que qualitatif.

a. Caractères des microconques. Les microconques se différencient par une taille maximum nettement plus faible, par un péristome orné d'une spatule (oreillette) portée par un pédoncule plus ou moins long. L'enroulement est moins rapide que chez les macroconques; le stade adulte est marqué par des irrégularités de la croissance qui donnent une impression de "déroulement" ("enroulement oecotraustique"). Les particularités ornementales sont nettes ; elles s'accusent au cours de l'évolution alors qu'elles sont faibles dans le groupe-souche des *Oppeliinae* bajociens. Chez ces derniers, ce sont surtout les courbes de croissance de la hauteur H qui permettent de séparer les nucléus d'*Oecotraustes* microconques (H minorant) et ceux des *Oppelia* macroconques (H majorant) de même taille.

Chez les *Hecticoceratinae*, le dimorphisme peut être compliqué par un polymorphisme apparaissant dans les séries monomorphes. Ainsi, chez les *Hecticoceras* (*Chanasia*) macroconques de la sous-zone à *Ardescium* du Callovien inférieur, existent trois ensembles (S. Elmi, 1967, p. 789). Le diamètre maximum de *H. (C.) navense* Rom. ne dépasse guère 75 mm ; *H. (C.) chartroni* Pet. atteint 100 mm et la taille de *H. (C.) ardescicum* Elmi se situe autour de 150 mm. Des particularités ornementales s'ajoutent à ces différences dimensionnelles tranchées. *H. (C.) navense* ne possède jamais de tubercules latéraux ; les côtes internes sont tuberculées à la fin du phragmocône de *H. (C.) chartroni* ; chez

H. (C.) ardescicum, les tubercules latéraux existent sur tout le phragmocône. Ces différences sont de même nature que celles que l'on note dans certains groupes à dimorphisme peu marqué (Lias, Primaire).

En conséquence, quelles que soient les significations réelles de ces polymorphismes, il est difficile d'établir l'équivalence entre macroconques à péristome simple et microconques à languettes, que ce soit au niveau spécifique ou subgénérique. Les lignées monomorphes ont alors été considérées comme genres morphologiques distincts. L'hétérochronie des phases typogénétiques est un argument supplémentaire pour cette interprétation systématique.

b. Grandes lignes de l'évolution (cf. S. Elmi, 1967, p. 775-791). Les modalités évolutives les plus significatives affectent l'aire ventrale (externe). Au cours du Jurassique moyen, les *Hecticoceratinae* subissent trois typogénèses principales (apparition de caractères originaux) de la région externe (T2, T3, T4 ; cf. S. Elmi, 1967).

La typogénèse T2, à partir des *Oppeliinae*, provoque le renforcement de l'extrémité distale des côtes externes, conséquence de l'élargissement de l'aire ventrale (structure *Zeissoceras*). Puis (T3), on note l'acquisition de tubercules périmarginaux délimitant une aire ventrale tectiforme (structure *Prohecticoceras*). La typogénèse T4 amène la disparition des tubercules marginaux ; la section ventrale devient ovale ou ogivale (structure *Lunuloceras*).

c. Dimorphisme et évolution. L'acquisition des tubercules périmarginaux (T3) est nettement hétérochrone dans les deux ensembles monomorphes. La structure *Prohecticoceras* apparaît dès le Bathonien inférieur (S. Elmi, 1971) chez les macroconques - sous-genre *Hecticoceras* (*Prohecticoceras*) - tandis que d'autres groupes plus conservateurs gardent la livrée *Zeissoceras*.

Les microconques n'acquièrent de tubercules qu'au début du Callovien (*Jeanneticeras*). Les formes bathoniennes (*Paroecotraustes*, *Nodiferites*) montrent une tendance au renforcement distal des côtes. Il faut aussi remarquer que la tuberculisation s'accentue au cours de l'ontogénèse des macroconques. La petite taille des microconques est ainsi partiellement responsable de ce décalage évolutif.

Le déroulement de la typogénèse T4 montre aussi des anomalies. Avec le Callovien moyen apparaissent des structures à section ovale non tuberculée aussi bien chez les macroconques (*Lunuloceras*, *Putealiceras*) que chez les microconques (*Lemoineiceras*). Cependant, plusieurs ensembles macroconques possèdent encore la section de type *Prohecticoceras* (derniers *Prohecticoceras* et *Hecticoceras*, *Bonarellites*, *Ankobites*). Or, on ne connaît actuellement aucun microconque dont la morphologie reste aussi conservatrice.

Ce premier exemple montre que le taux d'évolution du caractère phylétique le plus important est différent chez les macroconques et chez les microconques. Mais le décalage évolutif n'est pas toujours dans le même sens. Pendant le Bathonien, ce sont les microconques qui restent conservateurs en même temps que les particularités liées au dimorphisme s'accentuent. Au Callovien moyen, au contraire, certains macroconques demeurent archaïques alors que, semble-t-il, les microconques ont acquis, dans leur très grande majorité, les structures

éolutives. Les différences morphologiques entre micro et macroconques de structure *Lunuloceras* s'atténuent alors.

D'une manière plus générale, le dimorphisme s'accuse progressivement chez les *Oppeliaceae*. Ils dérivent des *Euaptetoceras* qui ne semblent guère montrer qu'un dimorphisme dimensionnel, particulièrement sensible dans le groupe d'*E. klimakomphalum* (Vac.). La différenciation s'effectue par exagération péristoméale et par des décalages de l'évolution morphologique. Ainsi, peuvent apparaître des structures très différentes chez micro et macroconques.

La plus ou moins grande netteté du dimorphisme semble ainsi liée au mode et au taux d'évolution de chaque élément de la paire. Les divergences les plus fortes apparaissent quand les décalages sont cumulatifs et se combinent à ce que J. Guex (1970) a appelé le "retard ontogénique" des microconques.

2. Les *Graphoceratinae* (Aalénien moyen - Bajocien basal).

Ils sont affectés par un dimorphisme dimensionnel et qualitatif. Les microconques possèdent des péristomes auriculés, mais leur ornementation demeure assez proche de celle des macroconques bien que les divergences s'accentuent au cours de l'évolution de la sous-famille. Les ensembles monomorphes sont séparés au niveau subgénérique.

L'évolution d'ensemble a été retracée par D. Contini (1969). J'insisterai ici sur le tracé de la côte, en particulier dans sa région ventrale. Ce critère présente une évolution nettement polarisée : "les côtes primaires et les côtes secondaires forment un angle de plus en plus marqué au cours de l'évolution" (D. Contini, 1969, p. 80). Parallèlement, on passe de côtes projetées ventralement à une costulation rétroverse (fig. 1).

Chez les macroconques, le tracé de la costulation est d'abord falcoïde avec un arc externe nettement projeté vers l'avant. Cette structure projetée, héritée des *Leioceratinae* ancestraux, se maintient pendant l'Aalénien moyen (avec *Ludwigia* s.l.) et au début de l'Aalénien supérieur avec les premiers *Graphoceras* du groupe *concavum* (Sow.).

Quelques variantes montrent alors une tendance à la rétroversie de la partie externe de la côte. Cette structure rétroverse sera quasi-dominante au début du Bajocien (horizon à *Formosum*) avec, entre autres, *G. fallax* (Buckm.), *G. formosum* (Buckm.), *G. limitatum* (Buckm.). Enfin, sur les derniers représentants macroconques du groupe (*Hyperlioceras*), la costulation, falciforme sur le jeune, disparaît rapidement et l'aire ventrale forme un replat dominé par une haute carène.

Chez les microconques, la structure rétroverse, accompagnée par un angle marqué entre parties interne et externe de la costulation est dominante dès l'Aalénien moyen avec les *Pseudographoceras* et elle se maintient pendant l'Aalénien supérieur (majorité des *Ludwigella*). Puis, quand ce type d'ornementation devient prépondérant chez les macroconques (horizon à *Formosum*), les microconques (*Braunsina*) montrent une ornementation plus flexueuse avec un angle d'infexion moins aigu. Enfin la différenciation ventrale des *Hyperlioceras* ne semble pas avoir d'équivalent chez les microconques.

Donc, pour le caractère étudié (ornementation latérale), l'évolution est complètement décalée. La structure rétroverse apparaît très précocement sur les microconques, tout en n'étant pas exclusive. Elle est tardive chez les macroconques. Dans le même intervalle de temps, le dimorphisme dimensionnel s'accentue par diminution du diamètre maximum des microconques. En outre, les modalités de croissance sont différentes. L'enroulement est généralement plus lent chez les microconques dont la hauteur croît de façon minorante, alors qu'elle est majorante chez les macroconques (fig. 2).

L'étude des *Graphoceratinae* montre donc encore une accentuation du dimorphisme au cours de l'évolution : exagération du dimorphisme dimensionnel, décalages de l'évolution morphologique, effets de la divergence des courbes de croissance.

3. Les *Hildoceras* (Toarcien moyen).

Les *Hildoceras* sont affectés par un dimorphisme dimensionnel qui est longtemps passé inaperçu. Récemment, quelques auteurs l'ont signalé (J. Guex, 1970 ; J. Gabilly, 1973 ; S. Elmi *et al.*, 1974) sans l'utiliser comme critère taxinomique. Afin de mieux reconnaître ce dimorphisme, il convient d'abord de bien séparer les adultes des individus immatures.

a. Caractérisation de l'adulte. Les cloisons, d'abord fortement espacées, se resserrent en fin de croissance chez l'adulte, micro ou macroconque. Dans les cas extrêmes (pl. 4, fig. 6), la dernière cloison s'appuie presque sur la précédente. Au contraire, les individus immatures conservent des cloisons nettement écartées (pl. 4, fig. 1).

Outre les modifications de l'espacement cloisonnaire, le principal critère consiste en une spécialisation irréversible de l'ornementation. Le matériel exceptionnellement bien conservé des gisements dits de "La Verpillière" (Isère) et du Belaïch (horst de Rhar Roubane, Ouest algérien) en permet une bonne analyse.

Le bel *Hildoceras bifrons* (Brug.) macroconque de St-Quentin-Fallavier (Pl. 3, fig. 4) est un exemplaire complet muni du péristome ; il est recouvert d'un pseudo-test ayant parfaitement préservé les stries d'accroissement. La costulation s'affaiblit sur l'adulte jusqu'à disparaître pour faire place à une ornementation uniquement striée, récapitulant la forme des ouvertures successives. L'exemplaire 10 804 (fig. 3 b, f ; pl. 1, fig. 5) montre que la forme des stries d'accroissement n'est pas identique à celle des côtes. Quand il y a un sillon latéral, il s'efface progressivement sur la loge et disparaît près du péristome. Dans certains cas (pl. 4, fig. 6), le rebord externe du sillon s'exagère en même temps que ce dernier disparaît. On obtient alors une carène spirale qui se développe sur la loge.

La région péristoméale parfaitement conservée de l'exemplaire 11890 (pl. 3, fig. 4) permet de constater que la croissance se fait par adjonction de couches coquillières à l'intérieur de la paroi de l'ancien péristome. Les parties récentes s'encapuchonnent ainsi dans les parties anciennes. Les éventuelles cicatrices péristoméales, assez

fréquentes, dessineront alors des bourrelets sur le moule interne. Il est à souligner que ce mode d'accrétion de la coquille n'est pas général chez les ammonites. Les *Perisphinctidae* montrent le mécanisme inverse (renseignement de R. Enay).

Les cicatrices péristoméales sont assez rares chez les moules internes des macroconques (pl. 4, fig. 2). Par contre, elles sont fréquentes chez les microconques sur lesquelles elles provoquent un dessin tronçonné du sillon latéral lorsqu'il existe (fig. 3e ; pl. 1, fig. 9).

Le péristome macroconque montre un rostre ventral prononcé (fig. 3 a ; pl. 2, fig. 1) et une apophyse large, arrondie, peu accusée et développée au-dessous du milieu du flanc (fig. 3 b, pl. 3, fig. 4). Le péristome des microconques possède une apophyse nettement plus pointue (fig. 3 d-e ; pl. 1, fig. 1, 9).

Enfin, l'adulte macroconque donne fréquemment l'impression d'un déroulement qui n'est qu'une conséquence de la croissance minorante de la hauteur. Par contre, les microconques adultes, à l'exception des plus primitifs (groupe d'*Hild. sublevisoni*) ont tendance à rester plus involutes (croissance majorante ou harmonique de la hauteur). Cette répercussion du dimorphisme dans le mode de croissance est parfois très nette (fig. 4).

b. Caractères des microconques. En raison de la faible intensité du dimorphisme et de la forte variabilité du groupe, les caractères microconques portent surtout sur la petite taille associée au rapprochement cloisonnaire. La modification adulte de la costulation, intervenant à un faible diamètre, est aussi un excellent critère (pl. 3, fig. 1).

Les formes ornées d'un sillon latéral montrent une tendance fréquente au tronçonnement de cette rainure. Ce caractère est plus net sur les exemplaires munis d'un pseudotest. Il peut, exceptionnellement, se retrouver sur les macroconques (pl. 4, fig. 2) mais il est alors irrégulier et flou.

Les stries d'accroissement sont plus falciformes chez les microconques ; elles montrent un angle d'infexion aigu, ce qui est probablement dû à la forme du péristome. Cette zone de rebroussement est plus courbée chez les macroconques.

c. Grandes lignes de l'évolution. Nous prendrons en considération essentiellement des structures et des stades évolutifs concernant le sillon. Les données numériques concernant les peuplements ont été établies d'après des récoltes effectuées dans la coupe 4 du Djebel Nador de Tiaret (Algérie, S. Elmi *et al.*, 1974). Le matériel examiné vient du SE de la France (Mont d'Or lyonnais ; gisements dits de la Verpillière : Saint-Quentin-Fallavier, Panossas (Antouillet), Frontonas (Corbeyssieu) ; Ardèche), d'Algérie occidentale (horst de Rhar Roubane, Dj. Sekika, Dj. Nador de Tiaret) et d'Italie centrale (Ombrie-Marche). Des spécimens originaires des Causses (Aveyron, Lozère) et du Moyen-Atlas marocain (Oued Iblane) ont aussi été utilisés.

Dérivés des *Hildaites* par l'intermédiaire des *Orthildaites*, les premiers *Hildoceras* (stade *sublevisoni*) sont dépourvus de sillon latéral. Ensuite (stade *lusitanicum*) se développent d'abord des formes à

sillon rudimentaire et fugace. Puis, le sillon s'accuse en une gouttière (stade *bifrons*) qui migre progressivement vers le milieu du flanc en même temps que le degré d'involution s'accroît fortement (stade *semipolitum*).

Au point de vue stratigraphie, ces stades évolutifs sont la base de la subdivision en sous-zones dans le domaine méditerranéen, au moins en ce qui concerne les macroconques (sous-zones à *Sublevisorini*, à *Lusitanicum*, à *Bifrons* et à *Semipolitum*). *Hild. semipolitum* Buck. subsiste à la base de la zone suivante (zone à *Variabilis* d'Europe du NW, équivalente de la zone à *Gradata* des régions méditerranéennes).

d. Comparaison entre l'évolution des macroconques et celle des microconques. Les grandes lignes évolutives indiquées ci-dessous ont surtout été établies d'après l'étude des macroconques.

Au stade *sublevisorini* (*Hild. sublevisorini* Fuc., *Hild. caterinii* Bon., *Hild. tethysi* Geczy (1), les microconques présentent souvent une costulation plus courbée et généralement plus dense (*Hild. sublevisorini* f. *graecum* Renz, pl. 1, fig. 1, 2, 8). Cette livrée, sans sillon, se maintient alors que la plupart des microconques et la totalité des macroconques sont au stade *lusitanicum*. De plus, J. Gabilly (1973) a fait remarquer que les tours internes de quelques *Hild. sublevisorini* macroconques possèdent un replat annonçant le futur sillon. Ainsi la tendance à l'apparition du sillon apparaît préocemment chez certains macroconques alors que la livrée archaïque persiste sur quelques microconques de la sous-zone à *Lusitanicum* (*Hild. aff. sublevisorini* f. *graecum*, pl. 1, fig. 8). On a un net décalage des tendances évolutives dans les deux ensembles.

Dans les niveaux inférieurs de la sous-zone à *Lusitanicum*, on trouve donc de rares microconques à structure *sublevisorini* (3 %). Ces derniers disparaissent dans les niveaux supérieurs de la sous-zone où l'on note, au contraire, la présence de quelques individus (7 %) microconques, possédant déjà un sillon marqué et cloisonné (F. Venturi, 1972, fig. 2 c ; S. Elmi et al., 1974, pl. 3, fig. 6) ; ces microconques "précurseurs" sont connus en Afrique du Nord, en Italie centrale et en Ardèche.

Dans la sous-zone à *Bifrons*, le dimorphisme est bien marqué et une grande variabilité, portant sur la densité de costulation et sur la forme de la section, affecte micro et macroconques. Cependant, on note que certains morphotypes microconques présentent des caractères plus évolués. C'est le cas d'*Hild. bifrons* f. *angustisiphonatum* sensu Gallitelli Wendt (non Prinz), abondant en Mésogée, rare dans le Jura méridional et qui n'est pas signalé plus au Nord. Ce morphotype annonce la structure *semipolitum* par sa densité de costulation, par l'importance du stade strié et par une forte involution. Il ne s'agit pas d'un "transient" puisqu'il coexiste avec des microconques de type *bifrons* plus franc (S. Elmi et al., 1974, p. 62).

(1) Le léger sillon observable sur cette espèce n'a pas la même signification car il se situe sur la loge adulte, alors qu'il semble bien que le véritable sillon ait une évolution protérogénétique, apparaissant d'abord sur les tours internes.

Enfin, les derniers niveaux contenant des *Hildoceras semipolitum* (zone à Gradata ; sous-zone à Gemma, en Mésogée) livrent des microconques qui présentent une exagération des caractères *semipolitum*, paraissant ainsi plus évolués que les macroconques ; l'ornementation striée gagne palingénétiquement le phragmocône et l'involution est la plus forte de tout le groupe (*Hildoceras snoussi* nov. sp. ; pl. 4, fig. 3).

Ainsi, chez les *Hildoceras*, l'évolution n'est pas parallèle entre microconques et macroconques. A la fin de l'histoire du genre, elle aboutit à une accentuation du dimorphisme. On a ainsi l'illustration de la façon dont le dimorphisme a pu apparaître, puis se développer jusqu'à donner des "couples" fort disparates. De plus le mécanisme observé chez les *Hildoceras* se place à un moment privilégié de l'histoire des ammonites (Lias supérieur) au cours duquel le dimorphisme s'accentue avec début de différenciation péristoméale. Les *Hildoceras* montrent comment ont pu progressivement se différencier les péristomes microconques à languettes qui ne semblent pas connus de façon certaine avant le Toarcien supérieur. Ainsi, on passe progressivement d'un dimorphisme dimensionnel à un dimorphisme qualitatif.

e. Conséquences nomenclaturales. Sur le plan zoologique, le problème peut sembler simple. Si micro et macroconques sont bien les deux éléments d'un couple à signification réellement sexuelle, il faut les réunir en une seule espèce. La faible intensité du dimorphisme semble favorable à cette solution. Par ailleurs, le type d'évolution des *Hildoceras* montre bien que ce groupe constitue un cline affecté d'une dérive polarisée des caractères morphologiques au cours du temps. Le seul hiatus significatif se situe entre le groupe d'*Hild. sublevisoni* et celui d'*Hild. lusitanicum* avec une nette modification de la livrée et, surtout, des modalités de croissance des critères dimensionnels (fig. 4).

En raison du décalage chronologique de l'évolution ornementale, on se trouve obligé de tenir compte du dimorphisme sur le plan nomenclatural, pour des motifs tant biologiques que stratigraphiques. Prenons le cas des microconques (mâles ?) à sillon tronqué, associés à *Hild. lusitanicum* :

- . si on les rattache à l'espèce *bifrons*, ils n'ont pas - semble-t-il - vécu avec les macroconques (femelles ?) correspondants ; par ailleurs, s'il y a ressemblance très forte avec les formes plus récentes, l'identité morphologique est loin d'être parfaite, les microconques de *bifrons* ayant un cachet plus évolué ; enfin, le risque de confusions stratigraphiques devient trop grand sans avoir de contreparties zoologiques suffisantes ;
- . si on les rattache à l'espèce *lusitanicum*, on néglige l'importance des caractères phylétiques qui sont encore les meilleures bases de la systématique des ammonoides ;
- . au plan biologique, il semble bien s'agir de différences d'ordre spécifique ; nous aurions ainsi une espèce distincte (*Hild. nov. sp.*) ; le macroconque équivalent en est encore inconnu ou nous ne savons pas le reconnaître. L'ensemble *Hild. lusitanicum* et *Hild. nov. sp.* peut être comparé aux "espèces jumelles" de la faune actuelle.

Dans les derniers niveaux de la sous-zone à *Lusitanicum*, on peut actuellement reconnaître :

- *Hild. lusitanicum* (macroconques) ;
- *Hild. lusitanicum* (microconques) ;
- *Hild. nov. sp.* (microconques à structure *bifrons*).

Le nombre d'individus "évolués" (ou "conservateur") dans un peuplement donné, reste toujours très minoritaire ("élément accessoire" ; fig. 5).

4. Conclusions

La présente étude met en évidence certaines particularités du dimorphisme et du polymorphisme chez les ammonites jurassiques et pose le problème de l'origine de ces différenciations en apportant quelques éléments de réponse.

- a. Si certaines lignées microconques montrent un "retard ontogénique" par rapport aux macroconques (cf. J. Guex, 1970), ce n'est pas une règle générale. Ainsi, on retrouve, chez les *Hildoceras* microconques, les différents stades de morphogénèse connus chez les macroconques. Le dimorphisme n'apparaît donc pas obligatoirement par néoténie des microconques, bien que ce processus ne soit pas forcément toujours à exclure.
- b. Quand les phases de typogénèse sont hétérochrones, ce sont soit les microconques, soit les macroconques qui ont le taux d'évolution le plus rapide, en fonction du caractère étudié. Le dimorphisme s'accentue seulement quand les décalages deviennent cumulatifs. Ainsi, s'exagère-t-il chez les *Graphoceratinae* et les *Hildoceras* étudiés ici. Par contre, il passe par des phases d'accentuation et d'atténuation chez les *Hecticoceratinae*.
- c. Il faut donc admettre que la malléabilité évolutive de la coquille est différente, à certaines époques, chez les deux composants d'un "couple". La potentialité évolutive s'exprimera chez l'un et restera masquée chez l'autre. Ceci amène à s'interroger sur la nature sexuelle du dimorphisme de taille dans de nombreuses lignées "monomorphes". Comme ce polymorphisme (ou dimorphisme) dimensionnel est le seul connu dans de nombreux groupes, il a peut-être, lui, une réelle signification sexuelle (J. Stephanov, 1966 ; S. Elmi, 1967).
- d. Le dimorphisme micro-macroconques apparaît et s'accentue par décalage des typogénèses puis s'exprime par des différences dans le développement ontogénétique. Par exemple, la croissance de la hauteur est majorante chez les microconques d'*Hildoceras* alors qu'elle est moins rapide chez les macroconques. Comme l'évolution se fait par accentuation du degré d'involution de la coquille, les microconques paraîtront plus "évolués" relativement à ce caractère. On a donc accentuation des différences surtout quand la même tendance se maintient pendant l'évolution du groupe (fig. 5).

e. En conclusion, le dimorphisme de taille apparaît d'abord (dimorphisme dimensionnel primaire), puis il peut se compliquer par un dimorphisme qualitatif. Enfin, dans des lignées monomorphes différenciées peut ensuite apparaître un polymorphisme dimensionnel secondaire.

5. Appendice : *Hildoceras snoussi* nov. sp. (pl. 4, fig. 3).

Derivatio nominis : de la tribu des Beni-Snouss qui occupe la partie orientale des Monts de Rhar-Roubane (Algérie).

Locus typicus : Djorf Tissdoura, coupe n° 9.

Stratum typicum : partie moyenne du banc de calcaire à oncolithes du Toarcien.

Holotype : Fac. Sc. Lyon, n° 299 517, coll. Elmi.

Diagnose. *Hildoceras* très involute à ornementation striée sur la loge et la fin du phragmocône. Le sillon, très marqué sur les premiers tours, s'atténue à la fin de la partie cloisonnée, tout en restant net. Il est presque recouvert par l'enroulement des tours plus externes. Section comprimée à bord ombilical inexistant ou peu marqué ; mur ombilical arrondi ; région ventrale étroite.

Description complémentaire. L'*holotype* est un moule interne, en parfait état de conservation et partiellement recouvert d'un test de substitution. Il s'agit d'un individu incomplet possédant le début de la loge d'habitation. Les cloisons sont très resserrées, ce qui indique un individu adulte ou presque. Il s'agit donc d'un microconque dont la partie cloisonnée semble comporter cinq tours.

Sur le phragmocône, et jusqu'à un demi-tour de sa fin, les côtes sont très serrées ; leur relief est faible et irrégulier dans la partie externe ; elles passent sur le sillon latéral en formant des stries perceptibles surtout sur le pseudotest et en dessinant un coude aigu ou légèrement arrondi. Sur la partie distale du phragmocône, toute l'ornementation devient striée et très dense.

Les lignes de suture, partiellement visibles, sont conformes au modèle habituel chez les *Hildoceras*. Elles montrent cependant une allure plus persillée, due à une forte division des éléments essentiels.

Affinités. Par l'ensemble de ses caractères, l'espèce *H. snoussi* rappelle *H. semipolitum* Buckm. mais elle s'en différencie par l'accentuation des critères évolutifs : apparition précoce de la livrée striée, involution plus forte. L'association de ces deux particularités permet de la séparer nettement des *H. semipolitum* microconques les plus répandus en Afrique du Nord (pl. 4, fig. 3), sur lesquels la striation n'apparaît qu'à la fin de la loge. Certains *H. bifrons* microconques peuvent aussi posséder ce caractère dès le phragmocône, mais ils sont nettement plus évolutes. En conclusion, *H. snoussi* présente une morphologie d'*Hildoceras* hyperévolué, impression qui se retrouve aussi à l'examen de la ligne de suture.

Niveau stratigraphique. Toarcien moyen. Zone à *Gradata*, sous-zone à *Gemma*. L'exemplaire a été recueilli avec des *Collina gemma* Bon., des

Collinites, des *Porpoceras* et des *Merlaites*, dans la partie moyenne du banc à oncholites. La partie inférieure contient des *H. semipolitum* macroconques; la partie supérieure livre des *Merlaites*.

Références bibliographiques

- CONTINI D., 1969 - Les *Graphoceratidae* du Jura franc-comtois. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, sér.3, Géol.7, 95 p., 24 fig. XII tabl., XXIV pl.
- ELMI S., 1967 - Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 19, (1-3), 845 p., 206 fig., 17 pl.
- ELMI S., ATROPS F. et MANGOLD C., 1974 - Les zones d'ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. Première partie : Domérien-Toarcien. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 61, p.1-83, 17 fig., pl.1-5.
- GABILLY J., 1973 - Le Toarcien du Poitou. I - Lithologie et biostratigraphie des ammonites. II - Etude des *Hildocerataceae*. Thèse Univ. Poitiers, 4 vol., Annexe I, 24 fig.; Annexe II, fasc.1, 456 p.; fasc.2, LXIX pl.; fasc.3, 122 fig., 47 tabl.
- GUEX J., 1970 - Sur le sexe des ammonites. *Bull. Lab. Géol. Minér. Géophys. Mus. géol.*, Lausanne, 178, p.1-6.
- GUEX J., 1972 - Répartition biostratigraphique des Ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (France) et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier (1931). *Eclogae geol. Helv.*, Bâle, 65 (3), p.611-645, 2 fig., pl.I-XIII.
- STEPHANOV J., 1966 - The middle jurassic ammonite genus *Oecotraustes* Waagen. *Acad. Bulgare Sci. , Trav. Géol. Bulgarie*, sér. Paléon., Sofia, 8, p.29-69, texte-fig. A-B, pl.I-VII.
- VENTURI F., 1972 - Evoluzione dei gusci in "Hildoceratidae" e biostratigrafia del Toarciano al Monte Serano, Umbria. *Boll. Soc. geol. italiana*, 91, p.25-35, 4 fig.

Planches

Toutes les figures sont en vraie grandeur (X 1). Dimensions et rapports sont donnés dans l'ordre suivant (en millimètres) :

Dm = diamètre maximum ; Dc = diamètre conservé ; Ph = phragmocône ; D = diamètre correspondant aux mesures ; H = hauteur du tour (H/D) ; E = épaisseur du tour (E/D) ; O = diamètre ombilical (O/D).

Les flèches indiquent la fin des phragmocônes ; les croix marquent les principales cicatrices périostoméales.

Les exemplaires dont le niveau stratigraphique précis n'est pas donné proviennent de niveaux condensés ou mal repérés de la zone à *Bi-frons* (Toarcien moyen).

Photos Patricot, Lyon.

Tous les exemplaires figurés sont déposés dans les collections du Département des Sciences de la Terre de Lyon.

Fig. 1 - *Hildoceras sublevisoni* f. *graecum* Renz. Ammonitico-rosso du Djebel es-Sekika (Algérie). Coupe RDS, n° X20. Coll. Atrops, n° 229 501. Microconque complet avec l'ouverture ; noter la double constriction précédant le péristome. Moule interne. Dm= 32,5. A D=30 ; H= 10(0,33) ; O= 13(0,43). A D = 22,5 ; H= 8,5(0,33) ; O= 10,5(0,41). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 2 - *Hildoceras sublevisoni* f. *graecum* Renz. Même gisement. Coll. Atrops, n° 299 502. Microconque presque complet avec 2/3 de tour de loge. Moule interne. Dc= 42 ; Ph= env.28 . A D= 40,5 ; H= 13+(0,32) ; O = 17,5(0,43). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 3 - *Hildoceras sublevisoni* Fucini. Même gisement. Coll. Atrops, n° 299. 503. Macroconque immature avec près d'un demi-tour de loge conservé. Noter le fort espacement cloisonnaire. Moule interne. Mesures légèrement affectées par la déformation spirale. Dc= 59 ; Ph= 44. A D= 59 ; H= 18(0,30) ; E= env. 18 ; O= 27(0,45). A D= 44 ; H= 15(0,34) ; O= 19(0,43). Sous-zone à Sublevisoni.

Fig. 4 - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Ammonitico-rosso du Djebel Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 1, n° 96b. Coll. Atrops-Elmi, n° 299 504. Microconque adulte avec le début de la loge, montrant l'approximation des dernières cloisons. Moule interne. Dc= env.37 ; Ph= env.35.

Fig. 5 - *Hildoceras crassum* Mitzopoulos. Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.505. Macroconque adulte ; l'approximation des cloisons est nette sur le flanc non figuré. Noter les nombreuses cicatrices péri-stoméales. Moule interne partiellement recouvert d'un pseudotest. Dc= env.118; Ph= env.80. A D= 108 ; H= 36 ; E=23,5 ; O= 46,5. Mesures données à titre indicatif en raison de l'irrégularité du pseudotest.

Fig. 6 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Même gisement ; n° 299.506. Microconque adulte avec plus d'un demi-tour de loge conservé. Nombreuses cicatrices péri-stoméales donnant un net aspect tronçonné au sillon latéral. Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= 48 ; Ph= env.33. A D= 46 ; H= 17(0,37) ; E= 13 (0,28) ; O= 16+(0,35). A D= 41,5 ; H= 16(0,38) ; E= 12(0,28) ; O= 14(0,33).

Fig. 7 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse d'Hières-sur-Amby (Isère). Coll. Roman, n° 299.507. Microconque complet avec une partie de l'ouverture. L'individu est peut-être immature. Noter le tronçonnement du sillon. Moule interne partiellement recouvert d'un pseudotest. Dm= 37,5. A D= 36+ ; H= 12,5(0,34) ; E= 12(0,33) ; O= 14(0,38). A D= 30,5 ; H= 10+(0,32) ; E= 10(0,32) ; O= 12(0,39).

Fig. 8 - *Hildoceras aff. sublevisoni* f. *graecum* Renz. Dj. Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 4, n° 9. Coll. Elmi, n° 299.508. Microconque. Moule interne en calcaire argileux gris. A Dc= 29 ; H= 9,5(0,33) ; O= 11,5(0,30). A D= 24+ ; H= 9(0,37) ; E= 8(0,33) ; O= 9(0,37). Sous-zone à Lusitanicum.

Fig. 9 - *Hildoceras bifrons* Bruguière. Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.509. Microconque adulte ayant conservé un demi-tour de loge. Noter le tronçonnement du sillon lié aux cicatrices péri-stoméales que l'on observe aussi sur la loge où la costulation se resserre. Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= 56 ; Ph= env.43. A D= 53,5 ; H= 18,5(0,34) ; E= 13,5(0,25) ; O=22-(0,41). A D= 47 ; H= 16,5(0,35) ; E= env.12 ; O= 17,5(0,37).

Fig. 10 - *Hildoceras sublevisoni* Fucini. Ammonitico-rosso du Dj.es-Sekika (Algérie). Coupe RDS, n° X20. Coll. Atrops, n° 299.510. Macroconque immature. Moule interne. Dc= env. 77 ; Ph= env.62.

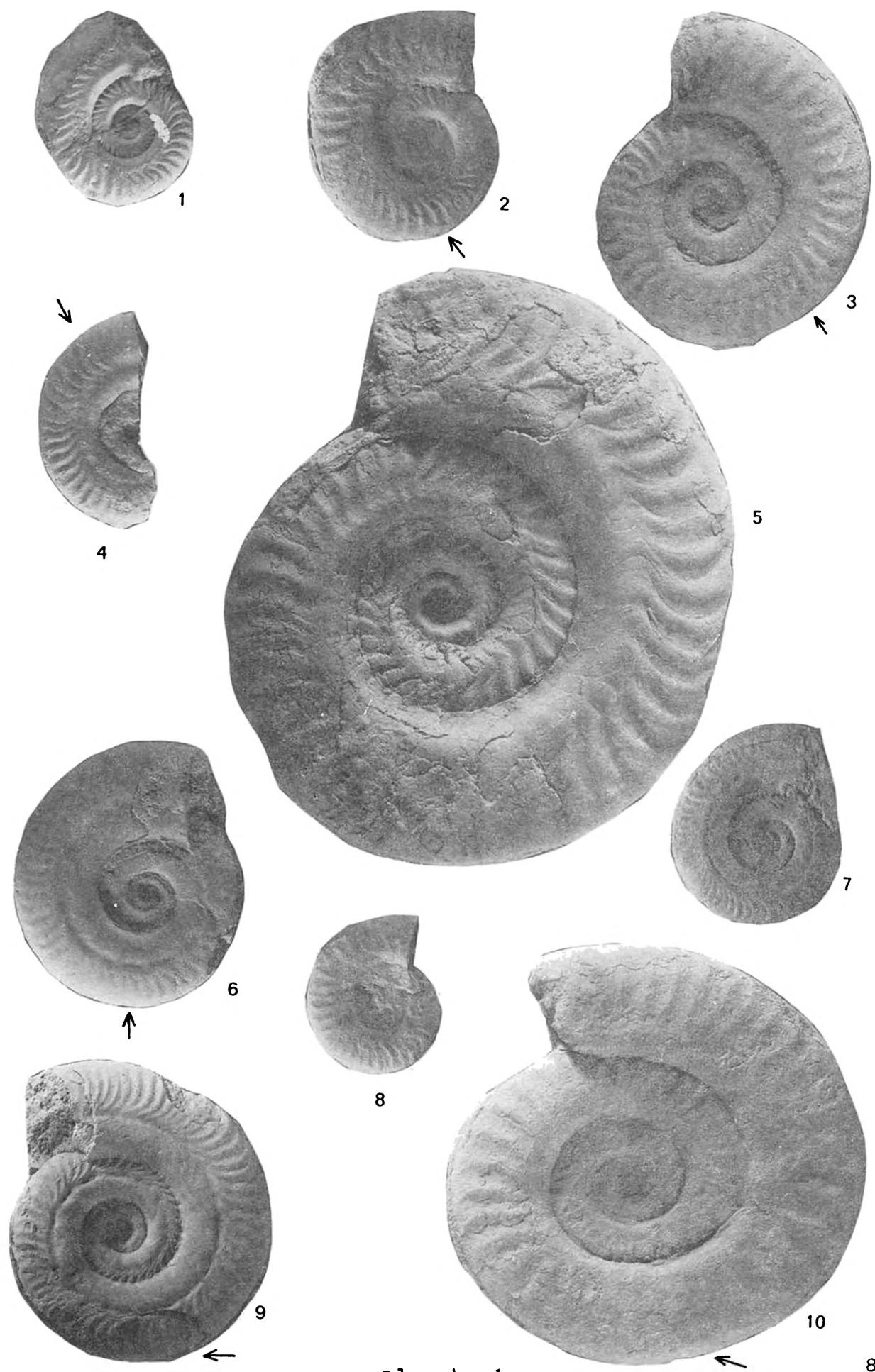


planche 1

Planche 2

Fig. 1 a, b - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Oolithe ferrugineuse d'Antouillet près Panossas (Isère), niveau 6. Coll. Elmi n° 14624. Macroconque adulte complet avec péristome et cicatrice péristoméale (X). Moule interne. Dm (à l'extrémité du rostre ventral du péristome) : 151 ; Ph= env. 105-110. A D= 145 ; H = 37(0,25) ; E= 24(0,16) ; O= 73(0,50). A D=125,5; H = 36(0,28) ; E= 21,5(0,17) ; O= 60,5(0,48). Sous-zone à *Lusitanicum*.

Fig. 2 - *Hildoceras lusitanicum* Meister. Environs de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.511. Macroconque adulte avec le début de la loge. Noter que l'approximation des cloisons se suit sur plus d'un quart de tour. Le diamètre du phragmocône est semblable à celui de l'exemplaire complet n° 14624 ; moule en calcaire gris. Dc= 120 mm ; Ph: 110. A D= 110 ; H= 33,5(0,30) ; O= 50(0,45) (à titre indicatif en raison de l'usure de la carène).

Fig. 3 a, b - *Hildoceras aff. semipolitum* Buckman. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 2, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299.512. Microconque adulte. Sur la loge, conservée sur plus d'un demi-tour, on remarque l'approximation et l'atténuation de la costulation. Moule interne calcaire gris-noir. Dc= 42 ; Ph= env. 25 ?. A D= 31,5 ; H= 13(0,41) ; E= 10(0,31) ; O= 9,5(0,30). Sous-zone à *Semipolitum*.

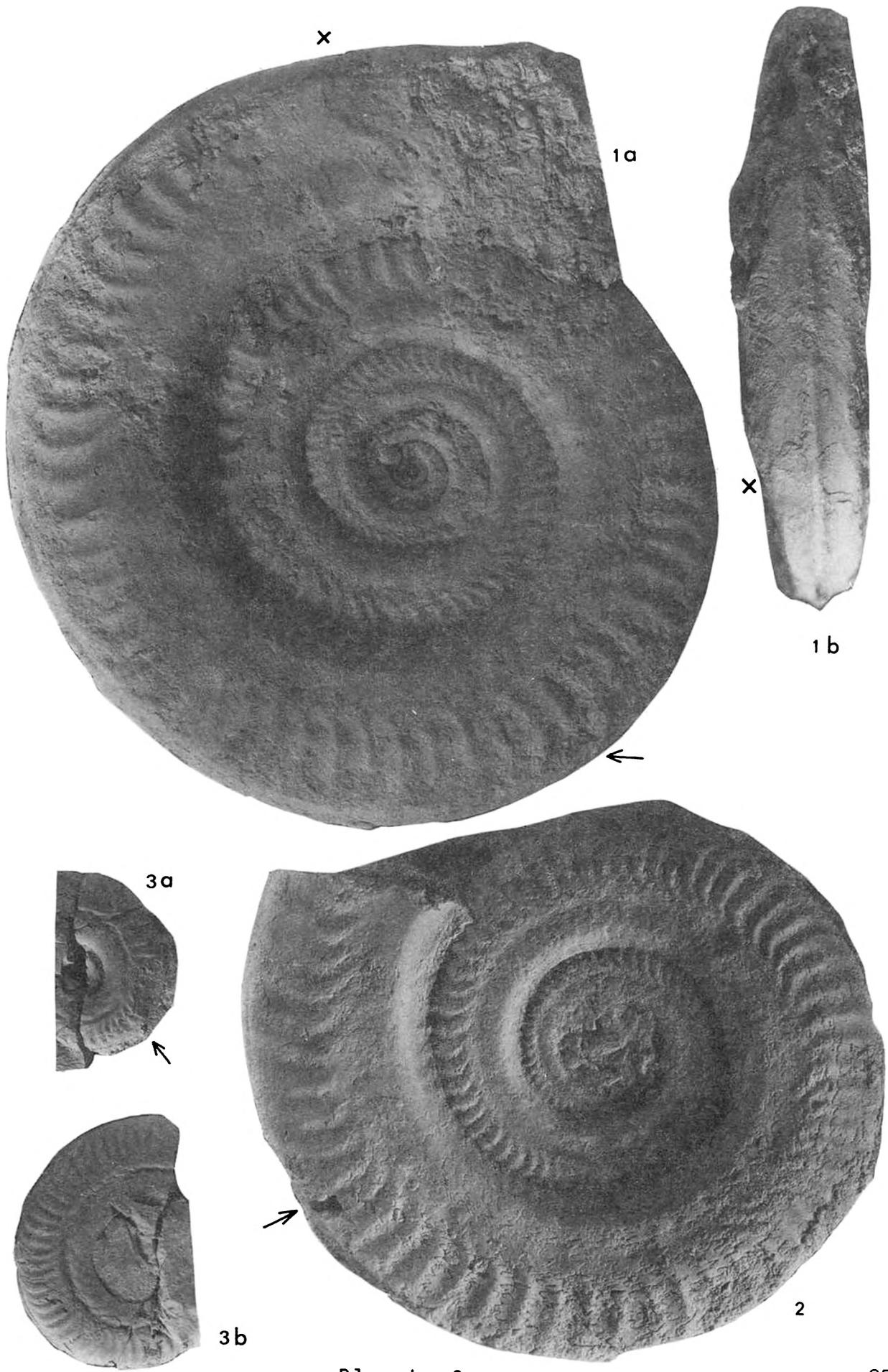


Planche 2

Planche 3

Fig. 1 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière), forme à stade adulte strié, voisine du morphotype *angustisiphonatum* (*sensu* Gallitelli-Wendt). Oolithe ferrugineuse d'Hières-sur-Amby (Isère). Coll. Roman, n° 299.513. Macroconque adulte avec une grande partie de la loge. Moule interne. $D_c = 54,5$. $A = 54,5$; $H = 19(0,34)$; $O = 21+(0,38)$. Remarquer la similitude des critères dimensionnels avec l'exemplaire n° 299.509 (pl.1, fig. 9) dont la costulation est pourtant très différente.

Fig. 2 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.514. Macroconque immature ; la loge est conservée sur 2/3 de tour. Les cloisons sont encore fortement espacées (caractère non visible sur le cliché). Noter les nombreuses cicatrices péristoméales à apophyse large et arrondie. Moule interne. $D_c = 61,5$; $Ph = \text{env. } 41$. $A = D = 61+$; $H = 20(0,32)$; $E = 18(0,29)$; $O = 26,5(0,43)$. $A = D = 54,5$; $H = 18,5(0,34)$; $E = 15,5(0,28)$; $O = 21(0,38)$.

Fig. 3 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Le Balduc (Lozère). Coll. Bernier, n° 299.515. Macroconque immature avec près d'un demi-tour de loge. Noter les cicatrices péristoméales (X) dont la partie latérale est plus arrondie que sur les microconques de taille comparable. Moule interne pyriteux. $D_c = 55$; $Ph = \text{env. } 42$. $A = D = 50$; $H = 18(0,36)$; $O = 19(0,38)$. $A = D = 44,5$; $H = 17(0,38)$; $E = 13,5(0,30)$; $O = 17(0,38)$.

Fig. 4 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 11.890. Macroconque complet avec péristome. Moule interne revêtu d'un pseudotest. $D_m = 188$. $A = D = 185$; $H = 49(0,27)$; $E = 33+(0,18)$; $O = 91,5(0,49)$. $A = D = 160$; $H = 46,5(0,29)$; $E = 31,5(0,19)$; $O = 72(0,45)$.



Planche 3

Planche 4

Fig. 1 - *Hildoceras semipolitum* Buckman. Lanuéjols (Lozère) ; n° 10. 801. Phragmocône d'un macroconque ; le fort espacement cloisonnaire indique un stade encore très juvénile. Moule interne pyriteux. Dc= 62. A D= 62 ; H= 25(0,41) ; E= 15,5(0,25) ; 0= 19,5(0,31). A D= 46 ; H= 20(0,43) ; E= 12,5(0,27) ; 0= 13,5+(0,30). Noter l'important hiatus séparant les critères dimensionnels H et 0 de ceux des macroconques d'*Hild. bifrons* de taille et de conservation comparables.

Fig. 2 - *Hildoceras bifrons* (Bruguière). Oolithe ferrugineuse de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; n° 299.516. Macroconque, probablement immature, avec le début de la loge. Remarquer les nombreuses empreintes péristoméales provoquant un léger tronçonnement du sillon sur les tours internes (phénomène rare chez les macroconques). Moule interne recouvert d'un pseudotest. Dc= env. 108 ; Ph= env. 80-85. A D= 101 ; H= 34(0,33) ; E= 23,5(0,23) ; 0= 40,5(0,40). A D= 87,5 ; H= 30-(0,34) ; E= 21,5(0,24) ; 0= 33,5(0,38).

Fig. 3 - *Hildoceras snoussi* nov. sp. Holotype. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 9, n° 8. Coll. Elmi, n° 299.517. Microconque adulte. Moule interne calcaire revêtu d'un pseudotest. Dc= 61 ; Ph= env. 45. A D= 60 ; H= 25(0,42) ; 0= 17+(0,28) . A D= 48- ; H= 21(0,43) ; 0= 13+(0,25). Zone à Gradata ; sous-zone à Gemma.

Fig. 4 - *Hildoceras semipolitum* Buckman. Dj. Nador de Tiaret (Algérie). Coupe 3, n° 58. Coll. Atrops-Elmi, n° 299.518. Microconque adulte presque complet. Moule interne en calcaire argileux gris-beige. Dc= env. 37. Sous-zone à Semipolitum.

Fig. 5 - *Hildoceras aff. semipolitum* Buckman. Variété fortement costée. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 2, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299.519. Microconque avec une partie de la loge. Nombreuses cicatrices péristoméales. L'apparence de costulation visible sur les tours internes est due au très fort tronçonnement du sillon. Moule interne en calcaire gris-foncé. Dc= 43. A D= 40,5 ; H= 16,5(0,40+) ; E= 13+(0,32) ; 0= 13(0,32). A D= 35 ; H= 14(0,40) ; E= 12+(0,34) ; 0= 11,5(0,33). Sous-zone à Semipolitum.

Fig. 6 a, b - *Hildoceras aff. bifrons* Bruguière. Forme très évoluée, proche de *H. semipolitum*. Djorf Tissdoura (Algérie). Coupe 1, n° 14b. Coll. Elmi, n° 299.520. Macroconque adulte ; loge conservée sur un demi-tour. Noter les cicatrices péristoméales (X) et la forte approximation des cloisons (fig. 6b). Moule interne en calcaire gris-foncé. Dc= 125, Ph= env. 85. A D= 117 ; H= 34,5(0,29) ; 0= 53(0,45). A D= 96,5 ; H= 31,5(0,32) ; 0= 40(0,41). Probablement : sous-zone à Semipolitum.

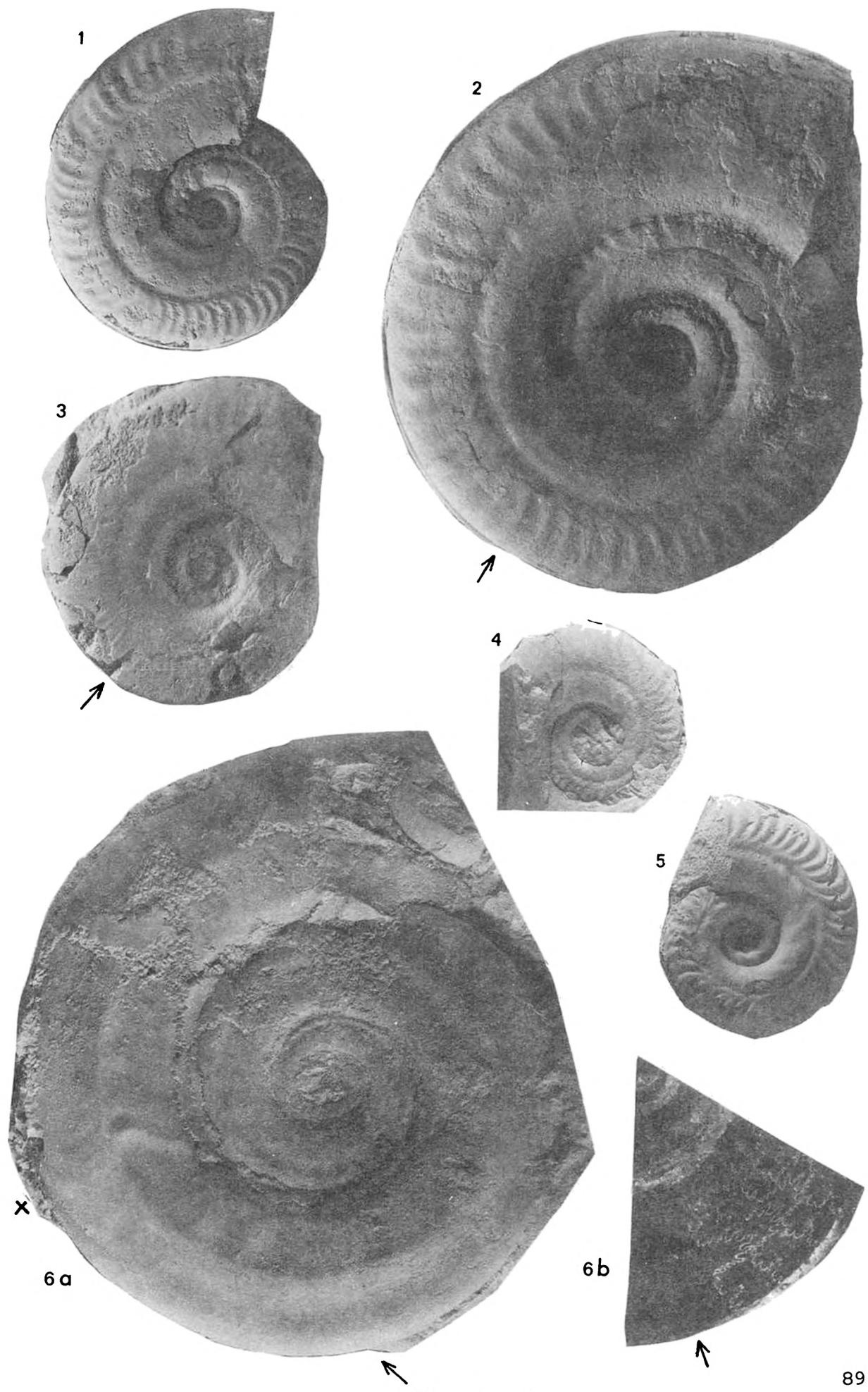


Planche 4

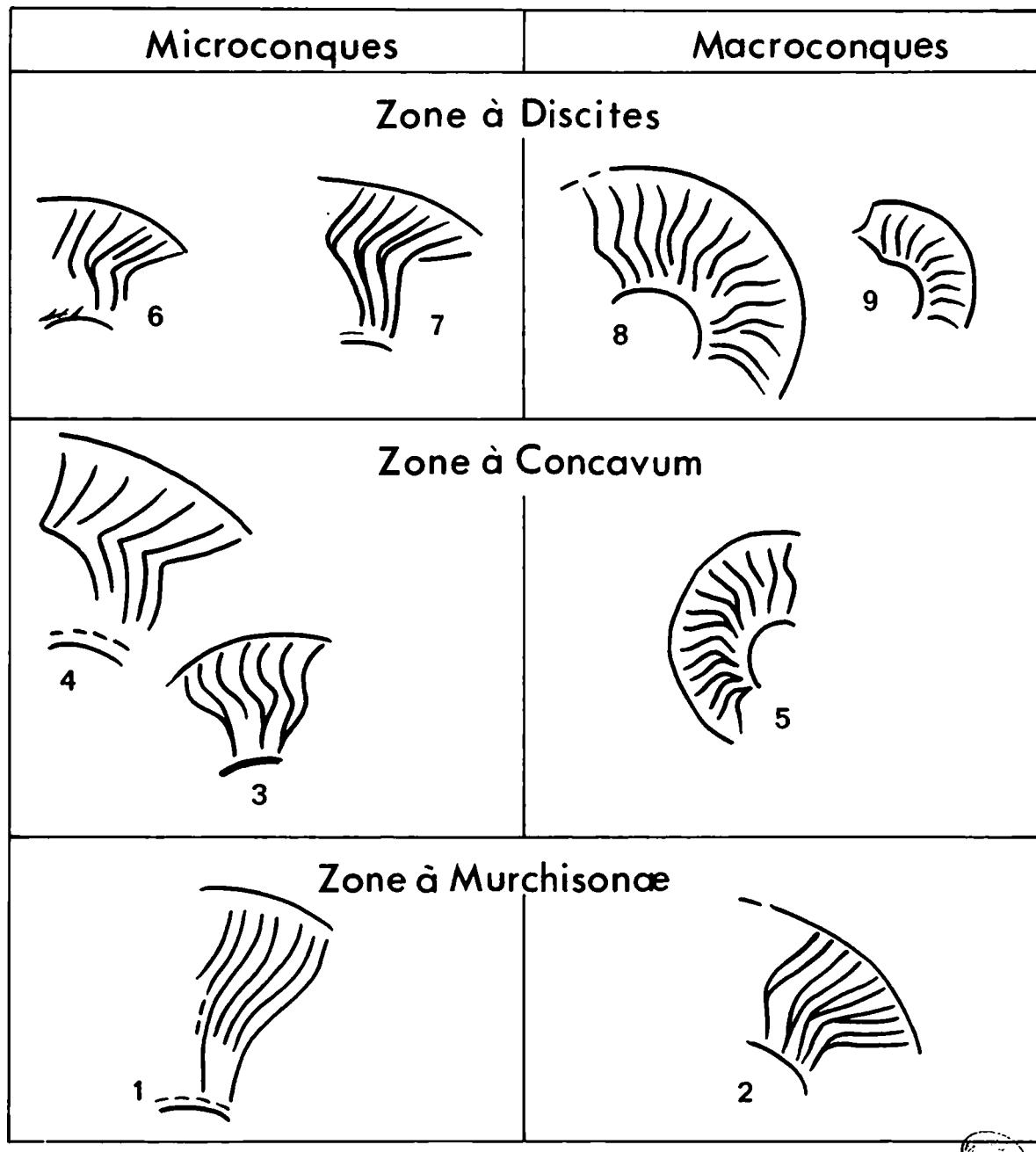


Fig. 1 : Schémas de costulation de quelques *Graphoceratinæ*. 1. *Ludwigia (Brasilia) bradfordensis* (Buck.) ; 2. *Pseudographoceras literatum* Buck. ; 3. *Graphoceras concavum* (Sow.) ; 4. *G. v. scriptum* (Buck.) ; 5. *Ludwigella subrufidis* (Buck.) ; 6 et 7. *G. limitatum* Buck. ; 8. *Braunsina contorta* Buck. ; 9. *B. aspera* Buck.

Dessins d'après S. Buckman (1887-1807) (1, 2, 4, 5, 7 à 9) et D. Contini (1969) (3, 6).

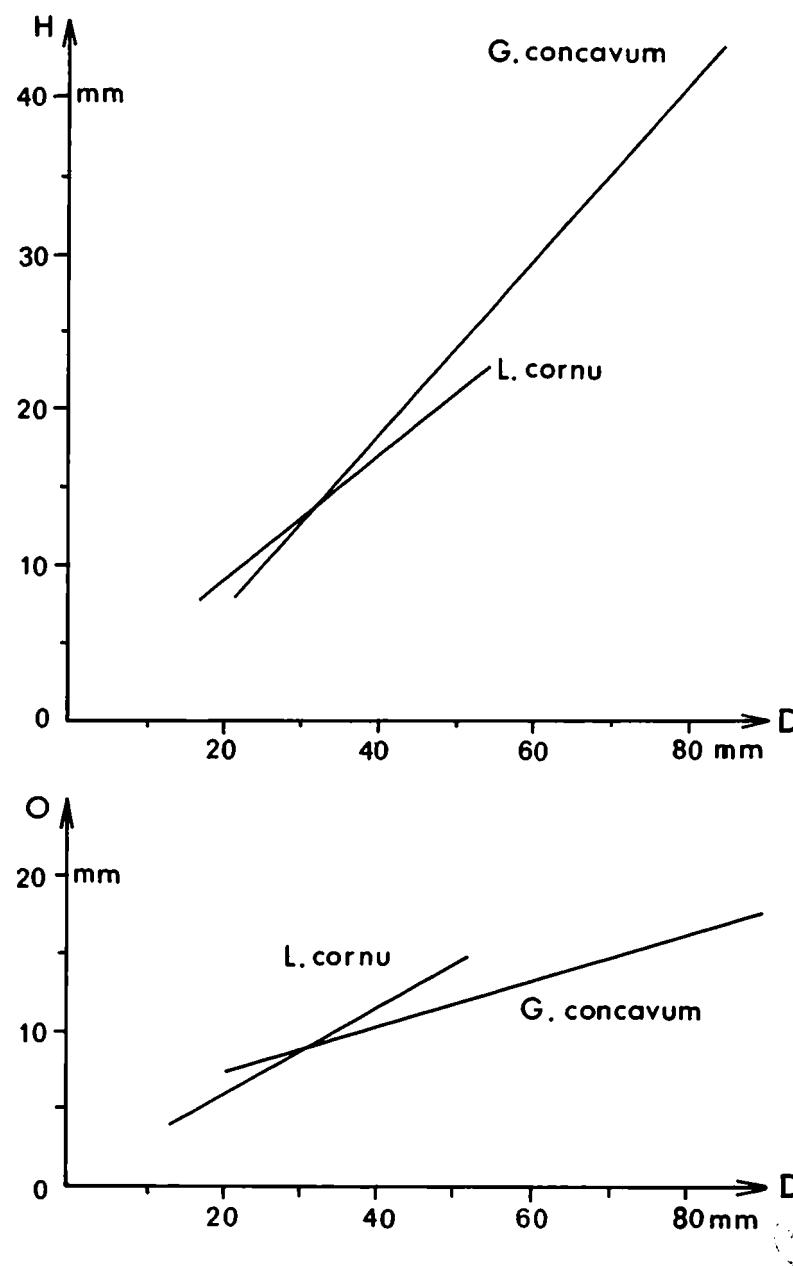


Fig. 2 : Comparaison des courbes de croissance supposées linéaires de la hauteur (H) et de l'ombilic (O) en fonction du diamètre D chez un microconque - *Ludwigella cornu* (Buck.) - et un macroconque - *Graphoceras concavum* (Sow). En partie d'après les données de D. Contini (1969).

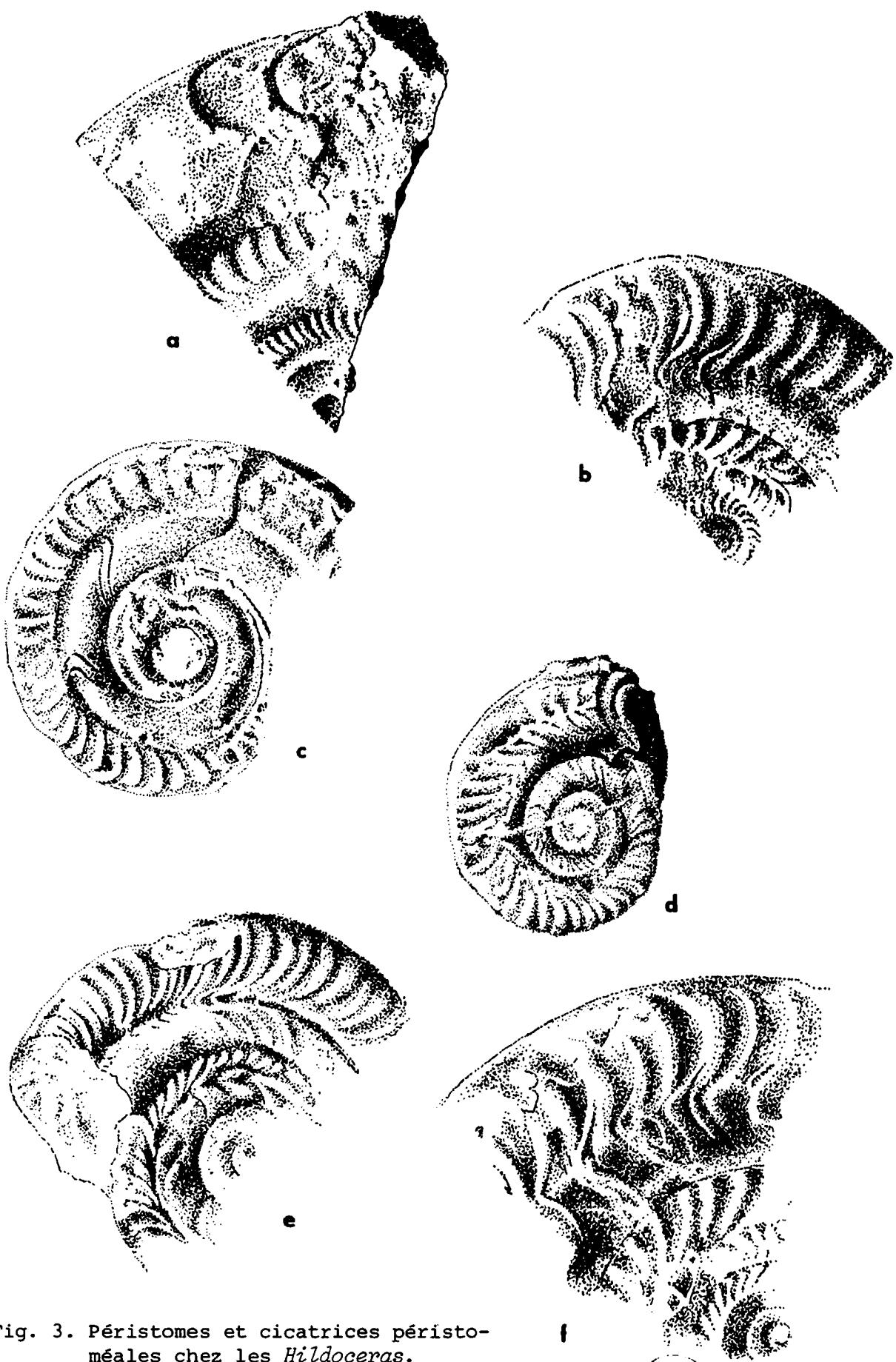


Fig. 3. Péristomes et cicatrices péristoméales chez les *Hildoceras*.

- a. *Hildoceras lusitanicum* Meist. (pl. 2 ; fig. 1).
 - b. *Hild. crassum* Mitz (pl. 1 ; fig. 5).
 - c. *Hild. bifrons* (Brug.) (pl. 3 ; fig. 3).
 - d. *Hild. sublevisoni* f. *graecum* Renz (pl. 1 ; fig. 1).
 - e. *Hild. bifrons* (Brug.) (pl. 1 ; fig. 9).
 - f. *Hild. crassum* Mitz (pl. 1 ; fig. 5).
- Fig. d à f : X 1,5.

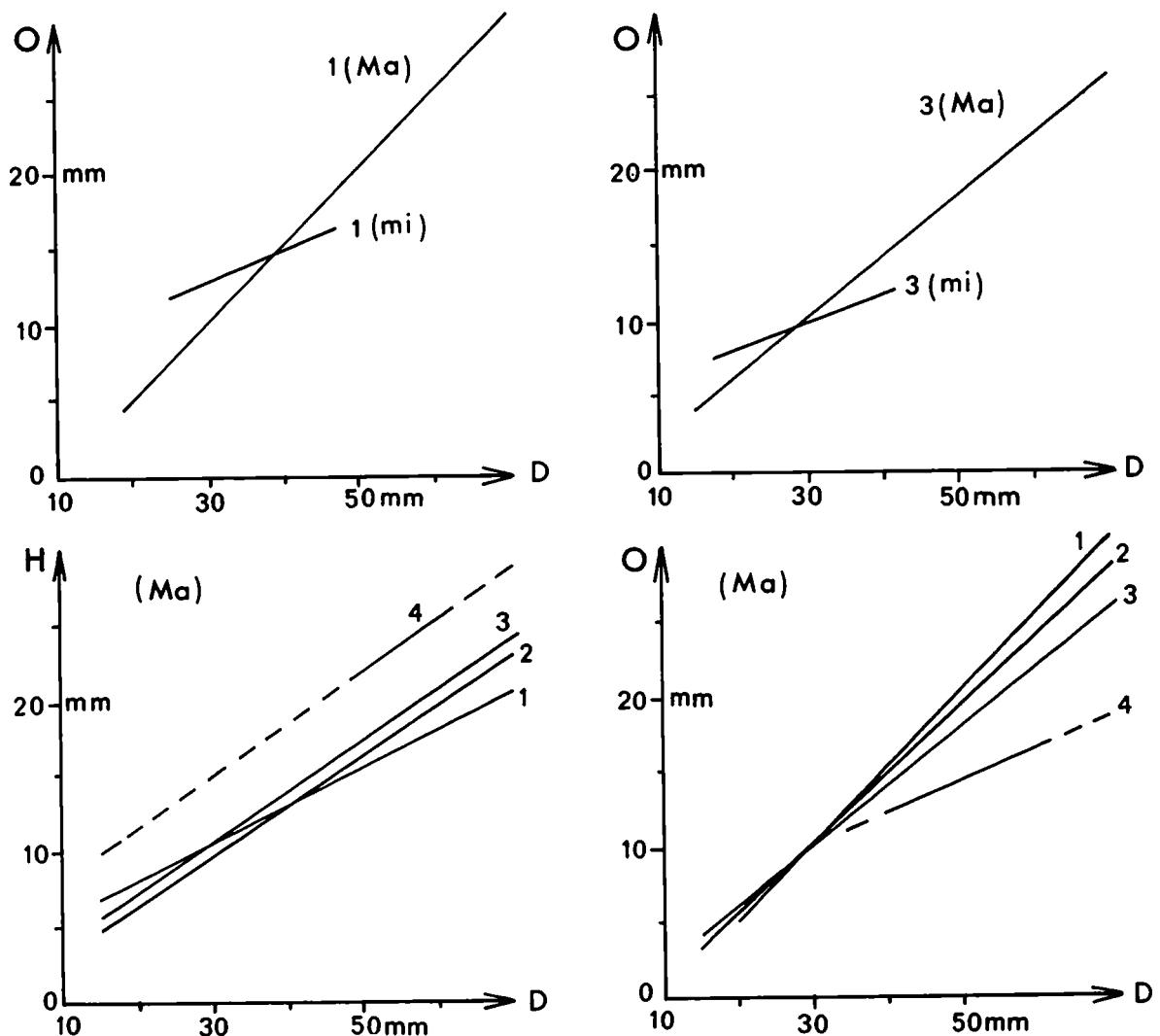


Fig. 4 - Comparaison des coubes de croissance supposées linéaires de la hauteur (H) et de l'ombilic (O) en fonction du diamètre (D), chez quelques *Hildoceras*. 1. *Hildoceras sublevisoris* Fuc., matériel du Dj. es-Sekika (Algérie) ; 2. *H. apertum* Gab., matériel de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; 3. *H. bifrons* (Brug.), matériel de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) ; 4. *H. snoussi* nov. sp. holotype du Djorf Tissdoura (Algérie). Ma = macroconques ; mi : microconques.

ME
MUSEUM
PARIS

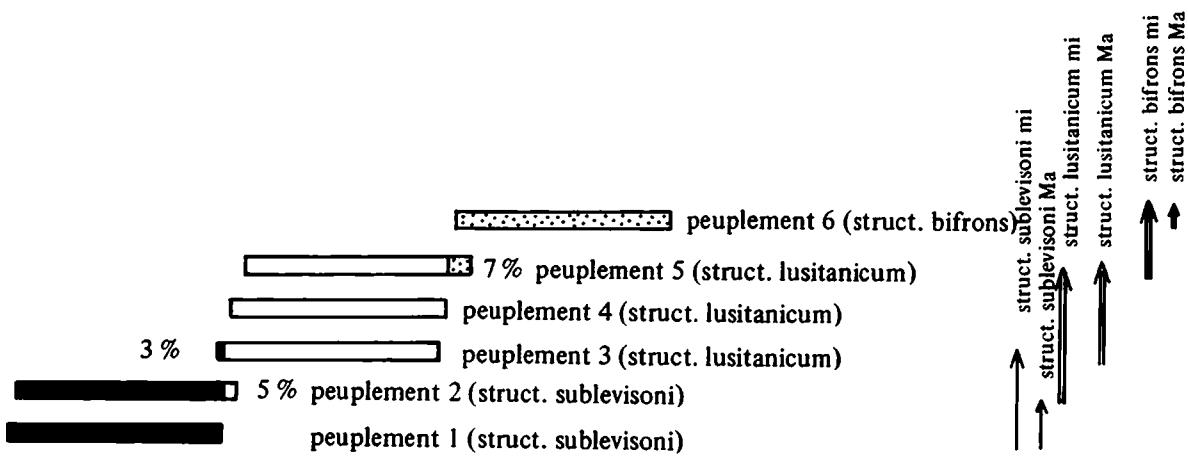


Fig. 5 - Variation verticale des peuplements d'*Hildoceras* dans la zone à Bifrons de la coupe 4 du Djebel Nador de Tiaret (Algérie). Peuplements 1-2 = sous-zone à Sublevisoni. Peuplements 3 à 5 = sous-zone à Lusitanicum. Peuplement 6 = sous-zone à Bifrons.
 En noir : structures sublevisoni.
 En blanc : structures lusitanicum.
 En pointillé : structures bifrons.



Sommaire

	Page
RESUME	70
1. LES <i>Hecticoceratinæ</i> DU BATHONIEN-CALLOVIEN	71
a. Caractères des microconques	71
b. Grandes lignes de l'évolution	72
c. Dimorphisme et évolution	72
2. LES <i>Graphoceratinæ</i> (AALENIEN MOYEN-BAJOCIEN BASAL).....	73
3. LES <i>Hildoceras</i> (TOARCIEN MOYEN)	74
a. Caractérisation de l'adulte	74
b. Caractères des microconques	75
c. Grandes lignes de l'évolution	75
d. Comparaison entre l'évolution des macroconques et celle des microconques	76
e. Conséquences nomenclaturales.....	77
4. CONCLUSIONS.....	78
5. APPENDICE : <i>Hildoceras snoussi</i> NOV. SP.	79
6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	81