

Enay R., 1983. Spéciation phylétique dans le genre d'Ammonites téthysien *Semiformiceras* Spath du Tithonique inférieur des chaînes bétiques (Andalousie, Espagne). Colloque international CNRS 330: Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, Dijon 1982, p. 115-132.

Colloques internationaux du C.N.R.S.  
N° 330 - MODALITÉS, RYTHMES ET MÉCANISMES  
DE L'ÉVOLUTION BIOLOGIQUE

## Spéciation phylétique dans le genre d'Ammonite téthysien *Semiformiceras* Spath du Tithonique inférieur des chaînes bétiques (Andalousie, Espagne).

par

Raymond ENAY \*

**Résumé.** Le genre *Semiformiceras* représenté par trois espèces connues par un petit nombre d'exemplaires a pu être étudié en détail en Espagne méridionale à partir d'un abondant matériel bien repéré. Les populations successives montrent un ensemble de modifications progressives portant sur la taille adulte, l'enroulement, le développement des tubercules marginaux et l'aspect de la région ventrale. Les changements ne paraissent pas contrôlés par les modifications d'un environnement relativement stable et les phases d'accélération de cette dérive anagénétique ne sont pas le résultat de lacunes ou d'un mauvais enregistrement sédimentaire de la succession faunique. La lignée *darwini-semiforme-fallauxi* est interprétée comme spéciation phylétique ou anagénétique dans une lignée évoluant par gradualisme phylétique.

**Abstract.** The genus *Semiformiceras* was known by three species only with a few number of specimens. It has been studied in detail with a well situated numerous material from Southern Spain. Successive populations demonstrate gradual changes concerning adult size, coiling and involution, marginal tubercles and structure of the ventral area, the last directly connected with change in coiling. These changes do not seem to be controlled by environmental modifications and the increasing of evolution are not the consequence of gaps in the record. The evolution of *Semiformiceras* proceeds by phyletic gradualism and the sequence *darwini-semiforme-fallauxi* is interpreted as phyletic speciation within a lineage evolving by anagenesis.

### 1. Introduction

Les espèces placées dans le genre *Semiformiceras* sont toutes connues depuis les travaux anciens de Oppel (1865), Zittel (1868, 1870) et Neumayr (1873). L'élément nouveau original réside dans leur succession et leurs relations phylétiques au sein d'une même série en condition de milieu homogène.

#### a) Le genre *Semiformiceras* et sa répartition dans la Téthys

**Espèce-type :** *Ammonites fallauxi* Oppel, 1865, p. 547. Figurée in Zittel, 1870, p. 61-62, pl. 4, fig. 4 à 6. Désignée par Spath, 1925.

**Autres espèces :** *A. semiforme* Oppel, 1865; *A. gemmellaroi* et *domoplicata* Zittel, 1870; *A. darwini* Neumayr, 1873.

D'emblée le genre a reçu les espèces de Oppel et de Zittel décrites et figurées par ce dernier dans sa monographie sur le Tithonique, mais sa conception s'appuie essentiellement sur l'espèce-type, *S. fallauxi*, et sur *S. semiforme*. L'enroulement, elliptique (ou œcotraus-lique) chez *S. semiforme*, régulièrement spirale (ou normal) chez *S. fallauxi*, n'est pas un caractère générique. La définition du genre repose surtout sur l'aspect de la loge d'habitation, en particulier le sillon ventral et les

tubercules (de 3 à 5) développés sur le début de la loge, en relation avec les côtes et tubercules latéraux quand ils existent. Les autres espèces séparées par Zittel (*gemmellaroi*, *domoplicata*) sont très proches de *S. fallauxi*.

*S. darwini* n'était connue jusqu'ici que par les figurations originales peu satisfaisantes. Les syntypes sont perdus. Le sillon ventral de la loge justifie la comparaison faite par Neumayr avec *S. semiforme*. Le matériel d'Espagne méridionale a d'abord été placé dans le genre *Neochetoceras*, attribution discutée par Barthel et Zeiss (cf. Enay et Geysant, 1975, p. 481). Les affinités avec *Neochetoceras*, présent dans le domaine bétique, sont maintenant moins certaines et les relations phylétiques avec *S. semiforme* plaident pour son rattachement à *Semiformiceras*.

Ces trois espèces n'avaient jamais été trouvées réellement ensemble ou en succession avant d'être reconnues en Espagne méridionale et sélectionnées (ou confirmées) comme espèces-indices des zones proposées en 1973 pour le Tithonique téthysien (Enay et Geysant, 1975). C'est seulement récemment (Kutek et Wierzbowski, 1979) qu'une étude détaillée du gisement type de Rogoznik montrait que *S. fallauxi* et *S. semiforme* y avaient la même répartition qu'en Espagne et la zonation proposée en 1973 adoptée également pour les Karpathes polonaises.

Selon sa définition *Semiformiceras* groupe uniquement des formes de petite taille, probablement des

\* Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, Lyon I et Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, associé au C.N.R.S. (L.A. 11), 27-43, boulevard du 11 novembre 1918 - F-69622 Villeurbanne Cedex.

microconques. Il devrait réunir aussi les formes macroconques (*griesbachiforme*, *paternoi*...) attribuées à *Neochetoceras* (Enay et Geysant, 1975; Oloriz, 1978) dont l'extension verticale correspond à celle de *Semiformiceras* *st.s.* Le matériel réuni pour ces macroconques n'est pas suffisant pour suivre leur évolution parallèlement à celle de leurs microconques.

La répartition paléobiogéographique de *Semiformiceras* est strictement téthysienne. Dans la reconstitution paléotectonique de la Téthys jurassique à la limite Jurassique-Crétacé (- 140 M.A.) proposée par Biju-Duval et alii (1977, pl. 4) le genre s'étend sur la bordure nord ou européenne de la Téthys, de la Crimée à l'Andalousie, la partie nord du bloc apulien (ou italo-dinarique) et la Sicile. La plupart des localités connues sont dans le domaine des faunes méditerranéennes intra-alpines. Les citations des régions les plus marginales ou extra-alpines sont plus rares et concernent surtout *S. fallauxi* qui est aussi l'espèce possédant la plus large répartition, la seule à être connue jusqu'en Sicile. A l'inverse, *S. darwini* pourrait être présent dans la faune tithonique de Saint-Concors (Savoie); par comparaison avec le matériel nouveau des chaînes bétiques, le plus grand des exemplaires

figurés comme *S. cf. semiforme* (Donze et Enay, 1961, fig. 113 et p. 62 \*) paraît proche de l'espèce de Neumayr mal connue à cette époque.

#### b) Le cadre stratigraphique de *Semiformiceras* en Espagne méridionale

L'évolution de *Semiformiceras* se déroule au cours du Tithonique inférieur, c'est-à-dire sur une durée d'environ 2 M.A. estimée à partir de la durée moyenne attribuée aux étages du Jurassique (J. van Hinte, 1976).

La zonation est celle proposée en 1973 (Enay et Geysant, 1975). La succession des faunes reconnues dans tous les profils étudiés a permis de distinguer quatre associations caractéristiques qui sont la base de la zonation proposée pour le Tithonique inférieur de la Téthys méditerranéenne. A la base, la zone à *Hybonotum* (déjà) bien connue, renferme *Neochetoceras*, mais aucun *Semiformiceras*. Ce dernier genre est présent dans

\* La mise en synonymie avec *S. fallauxi* par Oloriz (1978, p. 74) qui n'en donne pas les raisons est incompréhensible et injustifiée.

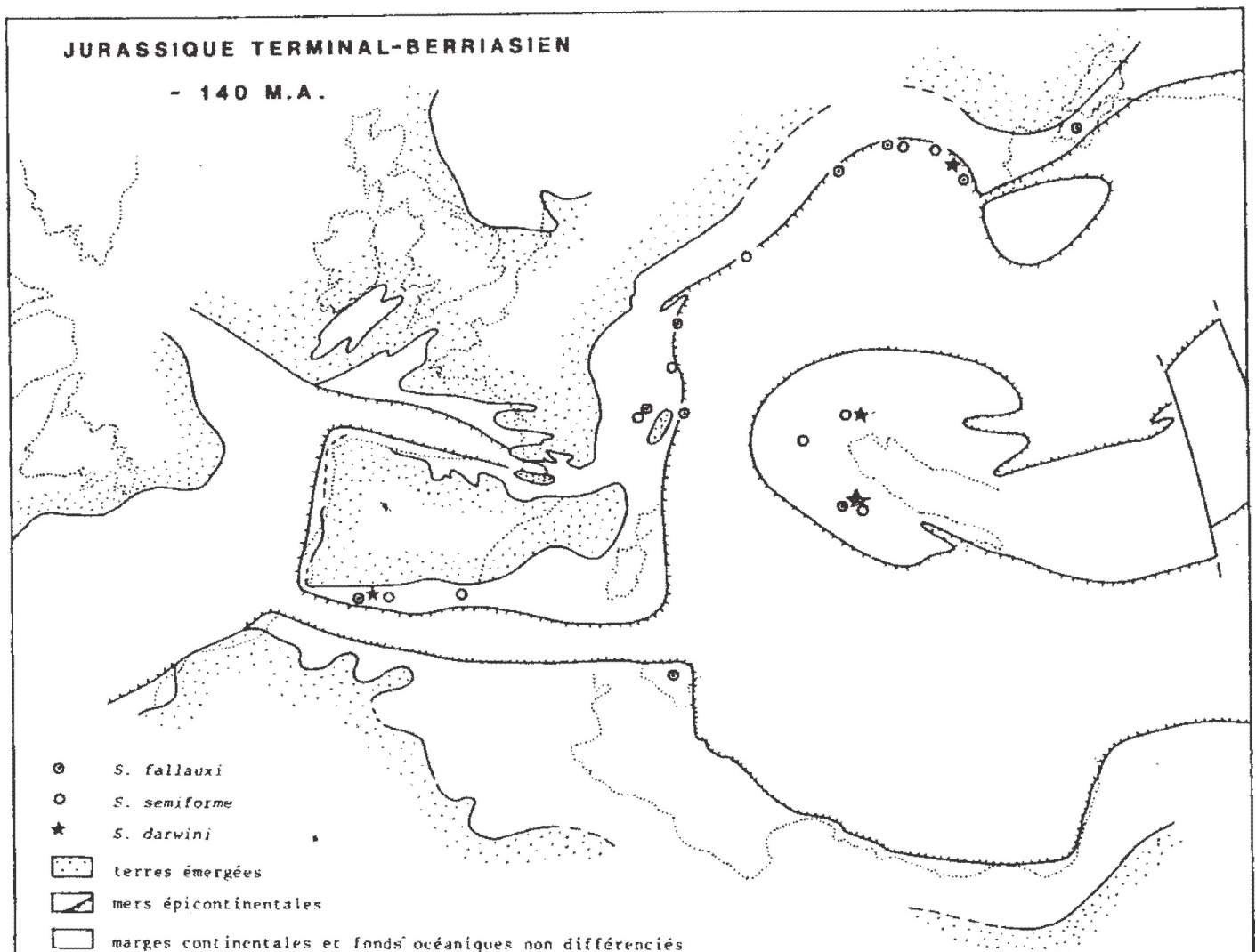


FIG. 1. - Répartition connue des principales espèces de *Semiformiceras*. Reconstitution de la Téthys méditerranéenne d'après Biju-Duval et al., 1977, pl. 4. Paléogéographie simplifiée.

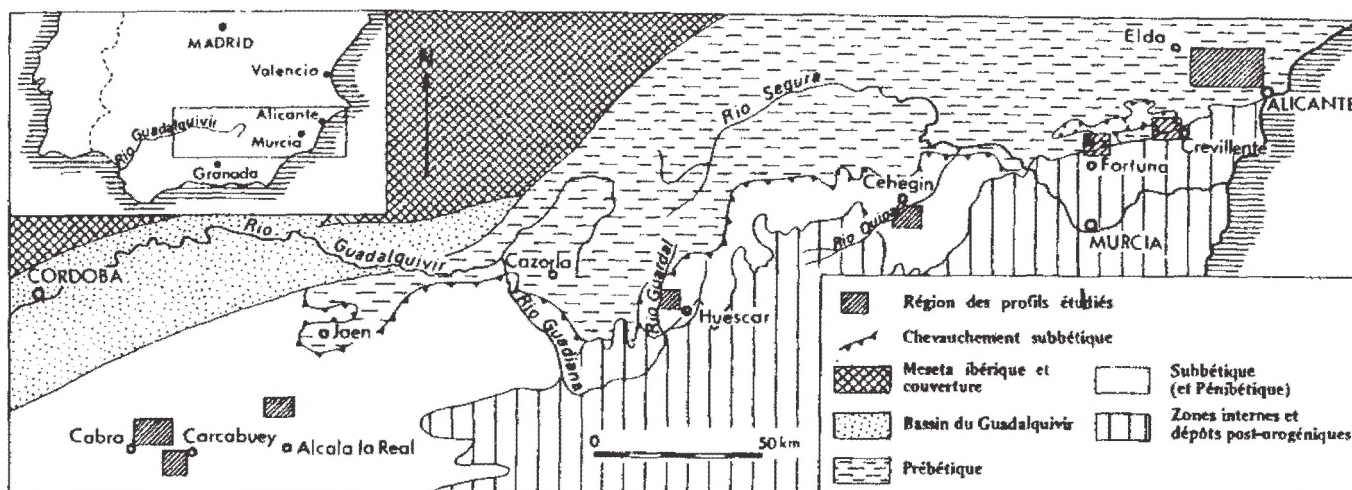


FIG. 2. - Localisation des secteurs étudiés dans les Cordillères bétiques. Repris de Enay et Geysant, 1975, fig. 1. Les *Semiformiceras* étudiés (cf. fig. 4) proviennent des régions de Cabra (profils 29 à 51/52), de Carcabuey (59-60) et de Huescar (61-62).

les trois zones suivantes dont les index sont successivement *S. darwini*, *semiforme* et *fallauxi*. Les faunes correspondantes ont été longtemps groupées en partie avec celle de la zone à *Hybonotum* ou dans une zone à *Semiforme l.s.* dont l'acception est maintenant plus réduite.

Plus de 200 individus des trois principales espèces de *Semiformiceras* ont été réunis à partir de collectes *in situ* : 39 pour *S. darwini*, 128 pour *S. semiforme*, 52 pour *S. fallauxi*, soit un total de 219, incluant les individus déterminés avec aff. ou cf. et quelques exemplaires trouvés en éboulis. Sur ce total plus de la moitié (131) proviennent des deux profils (n° 38 et 49) les plus riches et les plus exploités également ; bien que moins riche, le profil 51 est également complet, avec présence des trois espèces. La figure 4 regroupe les tableaux de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles ou grands groupes et celle des espèces de *Semiformiceras* pour ces trois profils. Les autres profils n'apportent que des données incomplètes sur les niveaux avec *S. darwini* et *S. semiforme* ou ceux avec *S. semiforme* et *fallauxi*. L'ensemble des données réunies est cohérent.

#### c) Faciès et milieu de dépôts des niveaux à *Semiformiceras*

Le faciès des séries correspondantes est homogène à la fois d'un profil à l'autre et dans un même profil. Ce sont toujours des calcaires et calcaires argileux noduleux rouges, rosés, blancs ou gris verdâtre, à texture noduleuse de type Knollen-Kalk ou Rosso-ammonitico. Le faciès noduleux et aussi la couleur rouge sont plus marqués dans les séries les moins épaisses. Pour l'intervalle étudié l'épaisseur varie de 8,5 m à 17,00 m.

Le jeu conjugué de plusieurs facteurs liés à la sédimentation de type Rosso-ammonitico (cf. Farinacci et Elmi, éd., 1981) est responsable de l'épaisseur réduite. Ces phénomènes se marquent par la nette polarité des bancs ; surfaces supérieures avec figures de corrosion plus ou moins accusées, usure de la face supérieure des ammonites disposées à plat dans le sédiment, seule la face inférieure étant généralement bien conservée.

Les discontinuités sont normales dans de telles séries ; elles sont même assez nombreuses, mais paraissent toujours peu importantes en durée. Un témoignage en est fourni par le passage latéral rapide, sur un même affleurement, de séries litées, dont chaque diastème ou surface de banc souligne ces interruptions du dépôt, à des séries massives à peu près totalement dépourvues de diastèmes, sans modification notable de l'épaisseur. De même, dans tous les profils a été trouvée la même succession de faunes avec les mêmes associations caractéristiques.

La faune compte presque exclusivement des ammonites. Les seuls autres groupes présents sont des bivalves, trop rares pour être significatifs, et des échinides, plus fréquents à certains niveaux. B. Clavel a reconnu plusieurs espèces significatives d'une profondeur relativement importante supérieure à 200 m.

Parmi les ammonites sont représentés les familles ou grands groupes suivants : *Phylloceratidae*, *Lytoceratidae*, *Haploceratidae*, *Oppeliidae*, *Aspidoceratidae*, *Simoceratidae* et divers *Perisphinctidés l.s.* En nombre d'individus, les *Phylloceratidae*, *Lytoceratidae*, *Haploceratidae* et *Oppeliidae* dominent toujours largement et les associations sont celles des milieux les plus profonds selon Ziegler (1967) estimés à plus de 200 m.

Ces données sont concordantes, mais ne signifient pas que les faunes étudiées vivaient à ces profondeurs ; seulement qu'elles évoluaient au sein d'un volume d'eau important au-dessus du fond, dans la partie externe des plates-formes ou sur la marge continentale, en bon accord avec la répartition biogéographique de *Semiformiceras* rappelée plus haut.

En résumé, autant que permettent d'en juger les éléments du faciès, les conditions de dépôt et le milieu paraissent relativement stables. Si des éléments du milieu sont recherchés pour expliquer et comprendre l'évolution des faunes ils n'apparaissent pas nettement dans le faciès des sédiments qui les contient.

#### d) L'origine de *Semiformiceras* et de l'espèce *S. darwini*

En Europe, les formes ancestrales les mieux indiquées appartiennent au genre *Neochetoceras* de la zone à

Hybonotum, en particulier *N. mucronatum* à structure ventrale tricarénée. Le genre est surtout présent dans les régions extra-alpines, mais l'espèce-type *N. steraspis* a été reconnue en Espagne méridionale où *N. mucronatum* est signalé également par Oloriz. La descendance à partir de cette espèce est envisageable tant du point de vue morphologique que chronologique, mais les modalités restent à découvrir.

Une autre forme tricarénée très proche de *S. darwini* a été décrite par Spath (1931, p. 471-472) sous le nom de *Streblites gajinsarensis*, des niveaux supérieurs de la formation de Katrol au Pakistan (Kuchh); l'holotype, presque entièrement cloisonné est remarquable par le « passage de la région ventrale arrondie avec une carène crénelée au ventre tricaréné de la loge d'habitation ». Les relations éventuelles avec *S. darwini* restent hypothétiques; d'autant que l'âge précis au sein du Tithonique est encore actuellement incertain.

## 2. Les populations successives de *Semiformiceras* en Espagne méridionale

L'évolution de *Semiformiceras* est plus nuancée que la simple succession des trois espèces utilisées pour caractériser les divisions du cadre biochronologique de référence. C'est au travers des populations successives avec leur variabilité propre que nous suivrons les transformations morphologiques et leur enchaînement.

### a) Les populations attribuées à *S. darwini* (Neumayr, 1873)

*Matériel* : 38 individus complets et fragments.

Les types de l'espèce sont perdus et il n'y a pas d'autre matériel au Musée fédéral de Vienne. L'espèce n'a été citée qu'une seule fois avant d'être reconnue en Espagne et sa position stratigraphique précisée (Enay et Geysant, 1975). Les figures originales sont insuffisantes pour une bonne compréhension de l'espèce; en l'absence

- et dans l'attente - d'éventuels topotypes elle est interprétée à partir du matériel d'Espagne méridionale.

Dans les profils étudiés cette espèce occupe toujours une épaisseur de dépôt faible et il n'a pas été possible de séparer des populations successives comme pour les deux autres espèces. Dans une seule coupe l'espèce est présente dans deux niveaux successifs (50-21 et 22) mais le petit nombre d'exemplaires (3) du niveau 21 ne permet pas d'affirmer que les différences constatées - en particulier la taille plus faible - traduisent une tendance évolutive.

1) Les populations les plus représentatives permettent de dégager les traits les plus constants, caractéristiques de l'espèce :

- *enroulement régulier*, « normal », avec un léger déroulement du dernier tour chez les individus adultes complets;

- *ornementation latérale* faible, absente ou à peine visible sur les moules internes, bien nette seulement quand le test (ou un pseudotest) est conservé :

• sur la partie cloisonnée, fine striation de la moitié externe des flancs couverts de côtes nombreuses;

• sur la loge d'habitation, côtes espacées, flexueuses, terminées par un nodule marginal ou épaissies sur la moitié externe du flanc en une sorte de tubercule cressentiforme étiré radialement (fig. 3.1);

- la *région ventrale*, très caractéristique, est imparfaitement connue et décrite chez les syntypes; elle montre trois étapes successives :

• les tours cloisonnés (fig. 3.3) portent une fine *carène crénelée* formée de petits nodules serrés placés dans le prolongement de la striation latérale; cette ornementation n'est conservée que sur les exemplaires pourvus de leur test (ou d'un pseudotest). Pour ces formes, Oloriz (1978, p. 64, pl. 5, fig. 3, 4) a créé une espèce nouvelle de *Neochetoceras*, *N. pseudodarwini*, les formes sans carène conservée étant seules attribuées à *N. darwini*. Il s'agit de deux aspects d'une même forme liés à la conservation déjà décrits à propos des *S. semiforme* de Saint-Concors (Donze et Enay, 1961, p. 61);

• le *stade tricaréné*, fugace, occupe la fin du phragmocône et le début de la loge d'habitation: la carène médiane prolonge celle des tours cloisonnés avant de disparaître; de part et d'autre s'élèvent deux carènes latérales qui, rapidement la dépassent en hauteur avant de subsister seules (fig. 3.2);

• sur le reste de la loge d'habitation la région ventrale est d'abord tronquée et creusée d'une *large gouttière concave* bordée par les carènes latérales, puis largement arrondie et incisée par un étroit sillon peu profond.

### 2) Variabilité intraspécifique et passage à *S. semiforme*.

Dans les populations précédentes, les individus diffèrent légèrement pour quelques caractères, en particulier :

- la taille adulte varie de 63 à 79 mm pour les individus complets avec un diamètre de fin de cloisonnement compris entre 38 et 55 mm;

- la région ventrale brusquement étroite, comme « pincée » vers le début de la loge, en relation le plus souvent avec le caractère suivant;

- l'enroulement elliptique accompagne la géniculation plus ou moins marquée du dernier demi-tour.

Ces différents aspects sont réalisés au sein des mêmes populations et il n'est pas possible de saisir une tendance évolutive. Sauf, peut-être dans le profil 49 où le niveau 3a, placé à la base de la zone à *Semiforme*, associe des formes proches de cette dernière espèce et de *S. darwini*. Parmi ces dernières la plus remarquable est celle citée dans les listes de 1973 (Enay et Geysant, 1975, p. 48) comme *Neochetoceras beticum* n. sp. Par l'essentiel de ses caractères elle est proche d'un des syntypes de *S. darwini* (Neumayr, 1873, pl. XXXIII, fig. 22d) « adulte (moule interne) avec la plus grande partie de la loge d'habitation », sauf pour la taille. *S. darwini beticum* est donc placé dans la variabilité de l'espèce de Neumayr comme sous-espèce chronologique. Elle est associée à des exemplaires typiques de l'espèce également de petite taille.

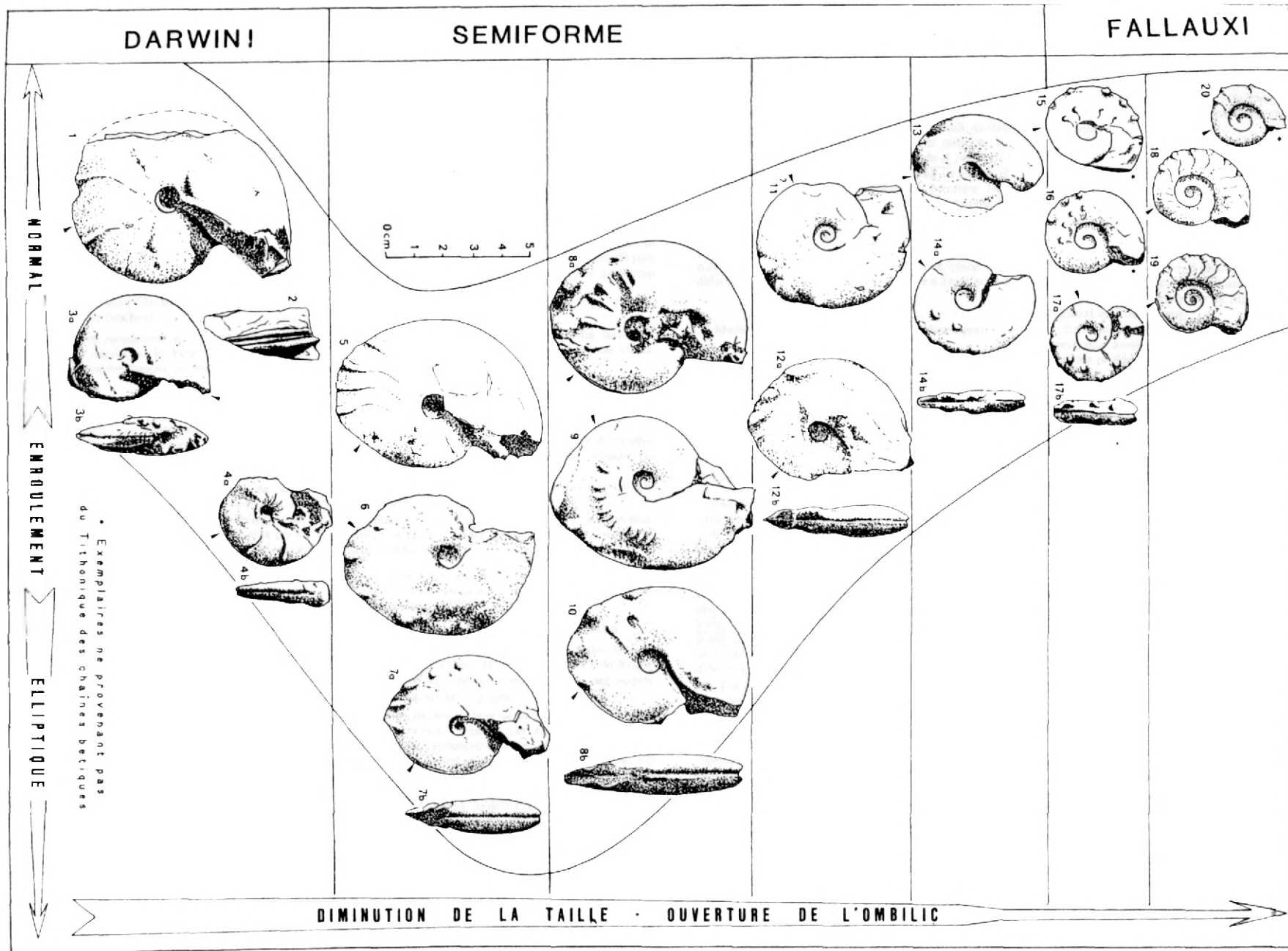


FIG. 3. — Principaux morphes et évolution des populations de *Semiformiceras* dans le Tithonique inférieur d'Espagne méridionale. La flèche indique le début de la loge d'habitation adulte.

b) *Les populations de S. semiforme (Oppel, 1865)*

*Matériel* : 128 exemplaires plus ou moins complets et fragments, incluant les déterminations approchées (cf. aff...) et les individus classés comme transients vers *fallauxi* (13).

Bien décrite et figurée par Zittel (1870a, b) et assez souvent citée après lui, sa position stratigraphique n'a été précisée que très récemment (Enay et Geysant, 1975). La série la plus complète de formes actuellement figurée est celle donnée par Oloriz (1978); il distingue plusieurs sous-espèces dont la validité est mal fondée.

Dans les séries étudiées, les individus typiques ou proches du type (= *S. semiforme semiforme* in Oloriz) occupent la partie moyenne de la biozone de l'espèce. Ils sont associés à d'autres variants incluant déjà de rares individus de la forme désignée en 1973 (Enay et Geysant, 1975) comme « *S. semiforme transiens fallauxi* » (= *S. semiforme rotundus* Oloriz) qui devient abondante seulement en fin de biochron.

– Les premières populations de *S. semiforme*, encore associées – au moins à la base – aux derniers *S. darwini*, groupent des formes variées mais bien caractérisées :

- taille très variable, comprise entre 73 mm et 53 mm;

- tubercules marginaux relativement peu développés, en particulier, jamais avec l'aspect de varices ou de bourrelets écrasés ventralement et allongés selon la spire des formes proches du type. Leur aspect paraît lié à la taille : les individus de petite taille portent de vrais tubercules saillants, punctiformes ou allongés pour les paires antérieures, disposés radialement ou obliquement, mais jamais selon la spire (fig. 3.7); chez les plus grandes formes (fig. 3.5, 6), il n'y a pas de tubercules mais plutôt des côtes radiales épaissies distalement (ou ventralement).

Ces derniers morphes sont peu différents des deux espèces du nouveau genre *Metastreblites* décrites par Oloriz (1978, p. 55-59, pl. 2, fig. 1-2 et 3; pl. 3, fig. 11), dont la présence dans le Kimméridgien inférieur, malgré la faune accompagnante de cet âge citée par Oloriz, est insolite. Au moins l'une des deux espèces, au nom évocateur, *M. praesemiformis* possède un sillon ventral sur la loge, absent ou non conservé (?) chez l'autre espèce, *M. ellipticus*. Si ce ne sont pas des *S. semiforme* mal replacées dans la stratigraphie, il s'agit d'une convergence remarquable avec *Semiformiceras* et *Cyrtosiceras*;

- pincement ventral en forme de carène lié à la géniculation du dernier demi-tour et départ du sillon ventral au-delà du tubercule antérieur.

– Les populations les plus nombreuses sont celles qui renferment les individus typiques ou très proches du type (*S. semiforme semiforme*).

- la taille adulte reste très variable avec des types extrêmes moins tranchés que dans les populations précédentes;

- l'enroulement est souvent très elliptique, « anguleux » même chez les individus présentant une réfraction du dernier demi-tour. Mais déjà, apparaissent en petit nombre des morphes *rotundus* (= transients *fallauxi* in

Enay et Geysant, 1975), caractérisés par l'acquisition d'un enroulement plus régulier.

- les forts tubercules margino-ventraux sont caractéristiques de ces populations; pour le reste de l'ornementation latérale, à côté de formes à costules nombreuses obliques correspondant au type (*S. semiforme*) (fig. 3.9), d'autres se rattachent à la « sous-espèce » *tuberosum* de Oloriz, à côtes moins nombreuses terminées par un petit tubercule médio-latéral (fig. 3.8).

– Les populations les plus élevées sont progressivement dominées par les formes assurant le passage vers *S. fallauxi* séparées comme « transients *fallauxi* » (Enay et Geysant, 1975), puis élevées au rang de sous-espèce par Oloriz (1978); le nom de *rotundus* peut être utilisé pour désigner ces morphes toujours associés à d'autres formes plus proches du type de l'espèce, souvent de plus petite taille que dans les populations plus anciennes (fig. 3.12).

Les morphes *rotundus* successifs (fig. 3.11, 13, 14) montrent :

- une diminution rapide de la taille adulte, associée à un enroulement de plus en plus régulier et une ouverture relative de l'ombilic;

- un renforcement de l'ornementation latérale comportant au moins les tubercules du milieu des flancs; les côtes internes inclinées vers l'avant et terminées sur les tubercules latéraux sont plus ou moins nettes;

- la réduction des tubercules marginaux étirés obliquement vers la région ventrale mais sans s'étendre sur celle-ci;

- parallèlement, l'extension postérieure du sillon ventral entre les tubercules marginaux.

Plusieurs de ces caractères et, surtout, leur développement lié dans les morphes *rotundus* annoncent réellement *S. fallauxi*.

c) *Les populations de Semiformiceras fallauxi (Oppel, 1865) et formes voisines : S. gemmellaroi et domoplicatum (Zittel, 1870)*

*Matériel* : 52 individus complets ou fragments.

Comme pour l'espèce précédente, la forme illustrée par les syntypes (Zittel, 1870, pl. 4, fig. 4-6), de Rogoznik (Pologne) ne représente qu'une partie des populations rencontrées en Espagne.

– Dans les populations de la partie inférieure de la zone sont surtout présents ces morphes relativement épais, à section subquadratique et ombilic profond, relativement peu ouvert, proches des types (fig. 3, 16, 17). Ils sont associés à des formes de taille souvent un peu plus grande mais surtout à section plus comprimée, d'où l'ombilic peu profond, toujours relativement peu ouvert, comparables à la forme du Pouzin figurée par Toucas (1980, pl. 13, fig. 8) (fig. 3.15).

– Dans les populations plus récentes dominant des formes plus évoluées, avec des côtes mieux marquées – sauf conservation déficiente – flexueuses et rétroverses sur la partie externe des flancs, terminées par des tubercules marginaux saillants, en forme de clavi étirés selon la spire (fig. 3.18, 19, 20).

Leur aspect rappelle *S. gemmellaroi*, forme proche de *S. fallauxi*, décrite également de Rogoznik et peu citée

en dehors de la localité-type. Blanchet (1927) a déjà insisté sur la difficulté à les séparer et souligne « les nombreux passages de l'une à l'autre de ces deux formes très voisines ». Les stries de la région ventrale indiquées sur les figures originales ne sont jamais visibles sur le matériel espagnol. Mais Blanchet a souligné également les conditions très particulières d'apparition de ce caractère qui serait lié à la structure du test. Plutôt qu'une véritable espèce je crois qu'il s'agit d'un morphe, au mieux d'une sous-espèce chronologique de *S. fallauxi*.

La principale objection vient du travail de Kutek et Wierzbowski (1979) qui ont, pour la première fois, donné la répartition des ammonites dans la série-type de Rogoznik. Ils y ont reconnu la même succession de faunes et adopté la zonation proposée en 1973 (Enay et Geysant, 1975) à partir des séries d'Espagne méridionale. Or, *S. gemmellaroi* y occuperait une place bien différente, à la partie inférieure de la zone à Semiforme !

### 3. Modalités de la spéciation chez *Semiformiceras*

Par leur succession stratigraphique en Espagne méridionale les trois formes déjà connues ont pu être replacées dans un ensemble de transformations progressives d'ampleur variée. Cette succession est tributaire de l'enregistrement sédimentaire et avant d'aborder l'aspect évolutif il convient d'apprécier l'incidence de ce facteur.

#### a) L'évolution sédimentaire ou celle du milieu de dépôt

Peuvent-elles expliquer – au moins en partie – les variations dans l'ampleur des changements observés ?

Nous savons déjà qu'il ne paraît pas y avoir de lacune importante dans les séries étudiées. Le taux de sédimentation y est toujours faible ce qui n'interdit pas des variations dans la vitesse de sédimentation ; c'est ainsi que la zone à Darwini nous paraît correspondre à une période de condensation ou de sédimentation très lente, au moins dans les profils où elle est riche en faune. Si les différences des taux de sédimentation peuvent être appréciées pour un niveau donné, la mesure d'éventuelles différences entre niveaux successifs n'est pas possible. Ce sont les changements fauniques qui nous fournissent la mesure du temps utilisé pour l'appréciation du taux de sédimentation et il n'est pas possible d'arriver ainsi à une conclusion ferme.

Une autre approche s'appuie sur la figure 4 et la répartition verticale quantitative des faunes dans les trois meilleurs profils.

La diminution de l'importance des *Aspidoceratidae* dès la zone à Darwini et, moins nettement, des *Oppeliidae* avec la zone à Fallauxi s'explique par l'histoire générale de ces familles qui sont déjà en voie d'extinction. Corrélativement les Périssphinctidés *l.s.* prennent une importance qui ira croissant au Tithonique supérieur.

Par contre, les variations d'effectif ou de composition des peuplements successifs traduisent un éventuel contrôle écologique ou/et les aléas conjugués de la fossilisation et de la collecte. Cependant, il ne semble pas se produire de « déséquilibre » entre les peuplements suc-

cessifs qui montrent des variations parallèles pour les groupes les plus constants et les mieux représentés, *Haploceratidae*, *Oppeliidae* et Périssphinctidés *l.s.* En particulier, dans la zone à Semiforme, les trois profils montrent deux maximums séparés par des niveaux moins riches (49) ou, même, à peu près sans faune (38, 51), permettant de préciser les corrélations entre ces profils, au moins pour cet intervalle.

En conséquence, entre les zones à Darwini et à Semiforme, la marge d'incertitude existant dans les profils 38 et 51 résulte seulement du manque de faune ou d'éléments caractéristiques dans les niveaux correspondants, compensé en partie par les premières faunes à Semiforme du profil 49 (niveau 3) où la réduction d'effectif frappe tous les groupes. Pour la zone à Fallauxi, seule une exploitation systématique répétée des niveaux correspondants a permis d'obtenir la continuité des faunes du profil 38, alors que dans les profils 49 et 51 subsiste une incertitude sur la séparation des zones à Fallauxi et à Semiforme.

En résumé, si l'enregistrement sédimentaire de la succession faunique n'est pas réalisé parfaitement dans tous les profils, sur l'ensemble il ne semble pas que les aléas de la sédimentation perturbe de façon essentielle la succession des faunes.

#### b) Signification des changements au sein de la lignée des *Semiformiceras*

Malgré l'inégalité de l'information la succession stratigraphique des représentants de *Semiformiceras* en Espagne méridionale montre une *transformation anagénétique* affectant un ensemble de caractères en partie liés dans leur modification au cours du temps :

– diminution de la *taille* adulte, surtout sensible pour *S. semiforme* et ses formes de transition vers *fallauxi*, moins nettement pour *S. darwini* et *S. fallauxi* ;

– passage d'un *enroulement* normal chez *S. darwini* à l'enroulement elliptique de *S. semiforme* et retour à l'enroulement régulier de *S. fallauxi* ;

– réduction en nombre et exagération des *tubercules marginaux* aboutissant à l'aspect très particulier de *S. semiforme*, en relation évidente avec la géniculation de la loge ; chez *S. fallauxi*, surtout les morphes *gemmellaroi*, le retour à l'enroulement spiral s'accompagne aussi d'une « normalisation » de l'ornementation latérale ;

– évolution de la *région ventrale* à partir de la structure tricarénée de *S. darwini*, en liaison également avec la géniculation et le développement des tubercules marginaux : le sillon est d'abord limité à la partie antérieure de la loge (*S. semiforme*) d'où il gagne à nouveau vers l'arrière au travers de la zone tuberculée (*S. fallauxi*).

Ces transformations sont progressives et traduisent une dérive anagénétique comparable à celle décrite par Ziegler (1958) pour *Creniceras dentatum*, un autre microconque de la sous-famille des *Streblitinae*. Mais l'ensemble des transformations atteint chez *Semiformiceras* une ampleur beaucoup plus grande que chez *C. dentatum* où les changements réalisés au cours du biochron de l'espèce sont du même ordre de grandeur que les variations observées dans chaque population successive et ces formes n'avaient jamais été séparées

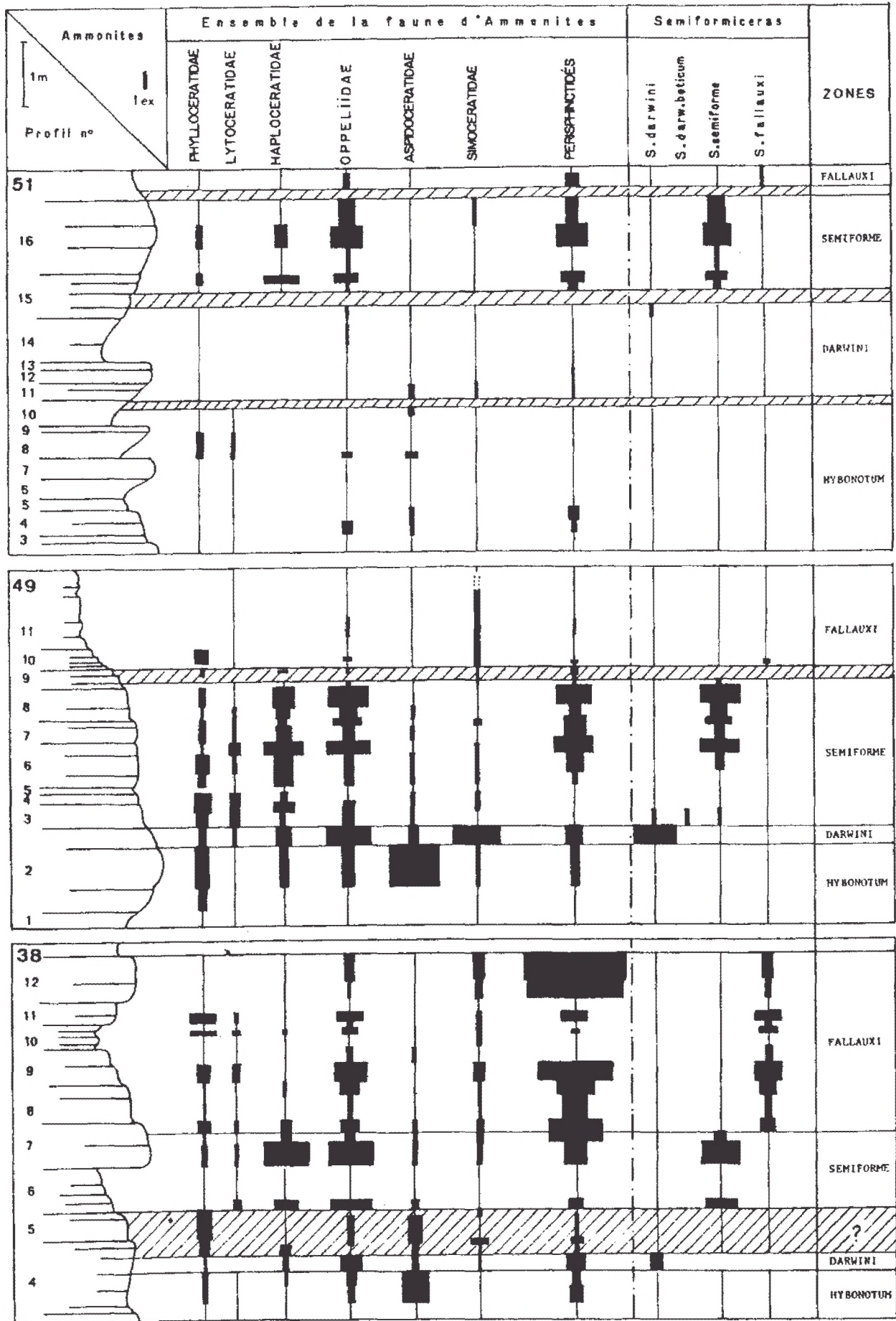


FIG. 4. - Tableaux de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles ou grands groupes et des espèces de *Semiformiceras* dans les profils 38, 49 et 51. Les zones hachurées indiquent l'incertitude sur la limite entre les faunes et les zones correspondantes.

comme espèces distinctes alors même que la dérive de *Cr. dentatum* au cours de son biochron était inconnue.

Que les trois noms spécifiques conservés ici préexistaient à la mise en évidence de transformations anagénétiques au sein de *Semiformiceras* n'est sans doute pas un argument pour affirmer l'existence de trois espèces successives et d'une spéciation par anagenèse. Cependant, malgré le choix aléatoire des types, les données de la stratigraphie confirment la séparation ancienne en trois espèces principales fondées sur des différences importantes de la morphologie.

S'il y a bien transformation progressive de Darwini à Fallauxi, les changements sont plus importants à certains niveaux, sans qu'on puisse mettre en cause le facteur sédimentaire; ils séparent des ensembles regroupant chacun plusieurs populations successives entre lesquelles les différences sont du même ordre de grandeur que la variabilité interne à chaque population. Pour chaque ensemble, cette variabilité spatio-temporelle s'organise autour de chacun des types de ces anciennes espèces qui sont ainsi bien limitées stratigraphiquement et morphologiquement.

En conclusion :

- L'évolution de *Semiformiceras* procède par phylétisme graduel avec des périodes d'accélération du taux d'évolution accentuant la divergence morphologique. La succession ou la lignée *darwini-semiforme-fallauxi* est interprétée comme spéciation phylétique ou anagénétique au sens de Mahé et Devillers (ce volume).

- Le choix entre : trois espèces paléontologiques (admettant des transients) nées par anagenèse ou une seule espèce chronologique, chronospecies ou diachron, regroupant ces espèces paléontologiques, n'est pas l'essentiel. Il ne modifie pas la signification de la lignée *Semiformiceras*.

- La relativement faible divergence morphologique de la lignée *Semiformiceras* va de pair avec la stabilité de son aire de répartition et sans doute des conditions de milieu. Bien que moins souvent rencontrée que les espèces plus récentes, *S. darwini* est présente ou citée en des localités éloignées couvrant assez bien l'aire de répartition connue du genre. Seule, *S. fallauxi*, qui a la plus large répartition, pénètre légèrement dans les régions extra-alpines qui ne sont pas l'habitat normal du genre.

## Bibliographie

- BLANCHET F. (1927). - Etude paléontologique d'un nouveau gisement fossilifère dans le Tithonique intra-alpin entre Briançon et Château-Queyras. *Ann. Univ. Grenoble, N.S.*, t. IV, n° 2, p. 259-295, pl. I.
- DONZE P. et ENAY R. (1961). - Les Céphalopodes du Tithonique inférieur de la Croix-de-Saint-Concors près Chambéry (Savoie). *Trav. Lab. Géol. Lyon, N.S.*, n° 7, p. 1-236, 59 text. fig., pl. I-22.
- ENAY R. et GEYSSANT J.R. (1975). - Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 86, p. 39-55, 4 text. fig.
- FARINACCI A. et ELMI S. edit. (1981). - Rosso Ammonitico Symposium Proceedings. Edit. Tecnoscienza, Roma, 604 p.
- GOULD S.J. et ELDREDGE N. (1977). - Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, Chicago, vol. 3, p. 115-151, 9 text. fig., 4 tabl.
- HECHT M.K., ELDREDGE N. et GOULD S.J. (1973). - Morphological Transformation, the Fossil Record, and the Mechanisms of Evolution: A Debate. In Dobzhansky T., Hecht M.K. and Steere W.C. edit.: *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, London, vol. 7, p. 295-309.
- JEKELIUS E. (1925). - Die mesozoischen Faunen der Berge von Brasso. III-VII. Die Dogger- und Malmfauna von Brasso. *Mitt. Jb. k. Ungar. Geol. Anst.*, Budapest, vol. XXIV, fasc. 2, p. 25-114, 21 text. fig., pl. I-III.
- KHIMCHIAHVILI N.G. (1967). - La faune jurassique tardive des Mollusques de la région criméo-caucasienne. *Akad. Nauk. Géorgie C.C.P.*, Metsnierba edit., Tbilissi, 172 p., 1 text. fig., 1 tabl., pl. I-XIII.
- KHIMCHIAHVILI N.G. (1976). - Les Ammonoïdés du Tithonique et du Berriasien du Caucase. *Acad. Sc. Rép. Géorgie, Inst. Paléobiol.*, Tbilissi, 180 p., pl. I-XXV.
- KUTEK J. and WIERZBOWSKI A. (1979). - Lower to Middle Tithonian ammonite succession at Rogoznik in the Pienniny Klippen Belt. *Acta geol. pol.*, Warszawa, vol. 29, n° 2, p. 195-205, 3 text. fig., 2 tabl.
- MAHÉ J. et DEVILLERS C. (1981). - Stabilité de l'espèce et évolution: la théorie de l'équilibre intermittent (« punctuated equilibrium »). *Géobios*, Lyon, n° 14, fasc. 4, p. 477-491, 4 text. fig.
- NEUMAYR M. (1873). - Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. *Abh. k. geol. Reichsanst.*, Wien, vol. V, fasc. 6, p. 141-257, pl. XXXI-XLIII.
- OLORIZ F. (1978). - Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el Sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). *Paleontologia, Biostratigrafia. Tesis Doctorales Univ. Granada*, n° 184, t. I, 758 p., 29 text. fig.; t. II, pl. 1-57.
- OPPEL A. (1865). - Die Tithonische etage. *Zeitsch. deutsch. geol. Ges.*, Berlin, vol. XVII, fasc. 3, p. 535-558.
- PATRULIUS D., AVRAM E. and MATEI V. (1970). - Nota asupra unei faune a Tithonicului inferior (zona Contiguus) din Carpatii orientali (valea Doftanei). *St. cerc. geol., geof., geogr.*, Bucuresti, sér. Géol., t. 15, n° 1, p. 135-148, pl. I-V.
- SPATH L.F. (1931). - Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). Part IV. *Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica*, Calcutta, N.S., vol. IX, Mem. n° 2, p. 279-550, pl. XLVIII-CII.
- THIEULOY J.P. (1963). - Nouveaux apports à la faune tithonique du col du Lauzon (Hautes-Alpes). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Grenoble*, vol. 39, p. 283-302, 4 text. fig., pl. II.
- TOUCAS A. (1890). - Etude de la faune des couches tithoniques de l'Ardèche. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 3, t. XVIII, p. 560-629, pl. 13-18, 1 tabl. h.t.
- VAN HINTE J.E. (1976). - A Jurassic Time Scale. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, Tulsa, vol. 60, n° 4, p. 489-497, 4 text. fig.
- ZIEGLER B. (1959). - Evolution in Upper Jurassic ammonites. *Evolution*, vol. XIII, n° 2, p. 229-235, 4 text. fig.
- ZIEGLER B. (1967). - Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geol. Rundschau*, Stuttgart, vol. 56, p. 439-464, 20 text. fig.
- ZITTEL K.A. (1870a). - Die Fauna der älteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen. *Palaeontographica*, Kassel, Suppl., p. 1-192, pl. I-XV + Atlas.
- ZITTEL K.A. (1870b). - Palaeontologische studien über die Grenzsichten der Jura and Kreide-Formation im Gebiete der Karpathen, Alpen und Apenninen. II. Die Fauna der älteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen. *Palaeont. Mitt. Mus. Bayer. Staat.*, München, vol. 2, p. I-VII, p. 1-192, pl. I-XV.