

QUELQUES PRECISIONS SUR LE POLYMORPHISME DANS LA FAMILLE DES CARDIOCERATIDAE DOUVILLE (AMMONOIDEA)

par Didier Marchand*

RESUME

Il existe dans le genre *Quenstedtoceras* Hyatt, comme dans de très nombreux genres d'Ammonites, un dimorphisme certainement sexuel entre les formes microconques et macroconques. Les études statistiques entreprises ont montré qu'il existait aussi un trimorphisme non sexuel des formes macroconques lorsque l'on s'attache au seul caractère épaisseur. Plusieurs hypothèses sont émises pour interpréter ce résultat et une étude en partie bibliographique de la famille des Cardioceratidae fournit des éléments de réponses.

SOME PRECISE DETAILS ON THE POLYMORPHISM IN FAM. CARDIOCERATIDAE DOUVILLE (AMMONOIDEA)

SUMMARY

Among the *Quenstedtoceras* Hyatt genus as in many other Ammonites genera, there is a certainly sexual dimorphism between microconch and macroconch forms. Statistical studies presently in progress show that, considering only the thickness character, there also exists a non sexual trimorphism among macroconch forms. To interpret this finding various hypotheses are suggested and partly bibliographical investigation of the Cardioceratidae family gives clues to the answer.

Introduction

Depuis plus de trente ans, sous l'impulsion en particulier de Julian Huxley, la conception typologique de l'espèce en faveur depuis Linné (1758) a été remplacée par la conception biologique de l'espèce. Dans cette nouvelle optique, l'espèce n'est plus représentée par un type morphologique mais par un ensemble de populations interfécondes entre elles. Les études détaillées faites sur les espèces actuelles ont permis

* Institut des Sciences de la Terre, 6 bd. Gabriel, 21000 Dijon.

de montrer qu'il existait au sein de l'espèce une variabilité importante quantifiable par des méthodes statistiques. Ces études ont permis également la mise en évidence dans certains cas de groupes morphologiques distincts au sein d'une même espèce. Deux dans le cas du dimorphisme sexuel, souvent plusieurs dans le cas du polymorphisme intraspécifique.

En paléontologie et en particulier depuis les travaux de Buckman, la conception typologique de l'espèce était jusqu'à une époque récente la seule base de travail. Cette conception poussée à l'extrême par de nombreux auteurs portait en elle-même sa négation puisque chaque individu pouvait à la limite devenir l'holotype d'une nouvelle espèce. C'est pour lutter contre cette conception qui était biologiquement fausse que quelques rares paléontologistes décidèrent d'appliquer aux espèces fossiles la conception biologique de l'espèce vivante. Au critère d'interfécondité inutilisable en paléontologie, on a substitué les critères de variabilité et de discontinuité morphologiques. Les méthodes statistiques fournissent l'instrument de travail indispensable à cette étude. Ces méthodes appliquées aux céphalopodes fossiles ont mis en évidence un certain nombre de faits dont l'interprétation dans une conception biologique de l'espèce pourrait remettre en cause la notion d'espèce acceptée classiquement chez les Ammonites.

Etude du genre *Quenstedtoceras* Hyatt

Esquisse bibliographique

Au Callovien supérieur (zone à *Lamberti*) se développe dans une grande partie de l'hémisphère Nord, un genre d'Ammonite caractérisé par :

- des formes minces à ventre aigu ou arrondi, à côtes primaires fines et nombreuses ou fortes et peu nombreuses, à côtes secondaires libres ou reliées aux côtes primaires.
- des formes d'épaisseur moyenne à très forte, avec une costulation présentant le même type de variabilité que dans le cas des formes minces.

Cependant, l'observation directe montre qu'il existe tous les intermédiaires entre les formes les plus minces et les formes les plus épaisses. Cette constatation n'est d'ailleurs pas originale puisque Nikitin dès 1878, dans son étude sur le groupe de l'*Ammonites funiferus* qui correspond en grande partie à la famille des Cardioceratidae, écrit p. 109 : "Les formes réunies dans le groupe de l'*Ammonites funiferus* (Phill.), se distinguent par une tendance extraordinaire à la variabilité, variabilité elle-même extraordinaire pour des ammonites qui sont des organismes souvent variables".

C'est très certainement l'observation de cette importante variabilité qui a conduit les anciens auteurs à limiter le nombre des espèces au sein du genre *Quenstedtoceras*. Sowerby en 1819 décrit deux espèces d'épaisseur faible, *Ammonites lamberti* - *A. leachi* et une espèce renflée, *A. omphaloïdes*, dont l'épaisseur s'accroît rapidement avec l'âge. En 1827, il crée une nouvelle espèce, *A. sutherlandiae*, pour les formes renflées dont l'épaisseur augmente lentement avec l'âge.

En 1848, d'Orbigny qui possédait un abondant matériel en provenance essentiellement du Calvados (plus de 200 échantillons), dût être

impressionné par la grande variabilité de ce genre puisqu'il n'accepta que trois espèces : *Ammonites lamberti* (Sow.) qui correspond aux formes minces ou peu épaisses, *A. mariae* (d'Orb.) qui correspond à des formes d'épaisseur assez faible, adulte à un petit diamètre et *A. sutherlandiae* (Murch.) qui correspond aux formes assez épaisses (pl. 176 et pl. 177, fig. 1-2) et très épaisses (pl. 177, fig. 3-4).

Eichwald (1869) se contente de deux espèces : *Ammonites lamberti* (Sow.) dont il dit qu'il existe des variétés nombreuses qui sont suivant l'âge renflées ou comprimées et *A. carinatus*, forme renflée dont le dernier tour s'élargit de façon considérable.

Quenstedt (1886-87) décrit une seule espèce dans le genre *Quenstedtoceras* mais précise quatre variétés : *Ammonites lamberti* et *A. lamberti macer* pour les formes minces, *A. lamberti pinguis* pour les formes d'épaisseur moyenne et *A. lamberti inflatus* pour les formes très épaisses.

Weissermel (1895) dans sa révision du genre *Quenstedtoceras* note que les espèces qui composent le genre appartiennent soit à des formes épaisses soit à des formes minces sans préciser toutefois les rapports qui existent entre ces deux groupes. Il reconnaît 4 espèces caractérisées par des épaisseurs moyennes différentes : *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.) pour les plus minces, *Q. mariae* (d'Orb.), puis *Q. sutherlandiae* (Murch.) et enfin *Cadoceras* (= *Quenstedtoceras*) *carinatum* (Eich.), pour les formes les plus épaisses.

Par la suite, un certain nombre d'auteurs décriront quelques espèces nouvelles et reconnaîtront pour le genre un nombre plus ou moins grand d'espèces : 5 pour Nikitin (1881 et 1884), 10 pour Schellwien (1894), 8 pour R. Douillé (1912).

Avec Buckman, on assiste en quelques années à l'éclatement du genre *Quenstedtoceras* en 8 groupes dont quelques uns sont monospécifiques. *Eboraciceras* Buck., *Eichwaldiceras* Buck., *Lamberticeras* = *Bourke-lamberticeras* Buck., *Prorsiceras* Buck., *Quenstedtoceras* Hyatt, *Sutherlandiceras* Buck., *Vertumniceras* Buck., *Weissermeliceras* Buck.

Dès 1938, 5 des 8 genres de Buckman furent employés par Arkell et Maire comme des sous-genres du genre *Quenstedtoceras* au sens large, montrant ainsi que les coupures d'ordre générique effectuées par Buckman étaient beaucoup trop rigides et ne correspondaient pas à la réalité. Les trois autres genres furent mis en synonymie et donc abandonnés.

En 1952, cette subdivision en sous-genre est remise en question par Makowski qui pense pouvoir affirmer que "Buckman a distingué plusieurs sous-genres fondés sur des caractères qui semblent avoir seulement une valeur spécifique". Pour lui, il n'existe que deux sous-genres :

- 1). *Quenstedtoceras* s.st. Hyatt réunissant les espèces atteignant au maximum 65 mm de diamètre et dont la dernière chambre d'habitation est costulée.
- 2). *Bourkelamberticeras* Buck. auquel on peut attribuer les espèces atteignant des tailles plus grandes (jusqu'à 220 mm de diamètre) et ayant la dernière chambre d'habitation lisse.

Il conserve 2 espèces dans le sous-genre *Quenstedtoceras* : *Q. (Q.) vertumnum* (Leck) et *Q. (Q.) mariae* (d'Orb.) et 5 dans le sous-genre *Bourkelamberticeras* :

Q. (B.) henrici (Douv.), *Q. (B.) mologae* (Nik.), *Q. (B.) rybinskianum* (Nik.), *Q. (B.) carinatum* (Eich.), *Q. (B.) lamberti* (Sow.).

En 1962, Makowski va plus loin puisqu'il ne conserve pour le genre *Quenstedtoceras* que quatre espèces. Chaque espèce est constituée par des formes adultes à un faible diamètre (inférieur à 65 mm) qu'il assimile aux mâles et des formes adultes à un diamètre important (supérieur à 105 mm) qu'il assimile aux femelles. Les deux premières espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) correspondent aux formes minces, *Q. vertumnum* (Leck.) et *Q. mariae* (d'Orb.) aux formes plus épaisses (voir text plate V et VI, p. 37 et 39). L'espèce *Q. lamberti* (Sow.) appartient au groupe des formes minces puisqu'elle dérive de l'espèce *praelamberti* (Douv.) par évolution.

Enfin en 1963, J.H. Callomon écrit dans son ouvrage "Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites", p. 49 que "toute la série des macroconques qui va depuis des formes en disque *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) *lamberti* (Sow.) jusqu'à des formes en boulet de canon *Quenstedtoceras* (*Eboraciceras*) *grande* (Arkell) sont les parties d'une même espèce génétique". Il reconnaît par ailleurs l'existence d'un groupe microconque qui, cela est sous-entendu, appartient à la même espèce biologique.

Cette étude bibliographique succincte du genre *Quenstedtoceras* met en évidence les profonds changements intervenus quant à l'interprétation des faits. Si l'on ne tient pas compte des espèces qui sont en réalité des microconques, on s'aperçoit que pour les macroconques certains auteurs anciens (avant Buckman) n'admettent que deux espèces : l'une correspondant aux formes minces, l'autre aux formes à épaisseur soit moyenne soit forte (d'Orbigny, Eichwald) ; d'autres en admettent trois correspondant respectivement aux formes minces, moyennes, épaisses (Sowerby, De Haan, Quenstedt, Weissermel) ; d'autres enfin admettent un nombre d'espèces plus grand (Nikitin, Schellwein, Douvillé). On assiste donc peu à peu à une augmentation du nombre des espèces avant l'éclatement du genre en huit genres nouveaux au début du XXe siècle. A partir d'Arkell et de Maire, une tendance contraire se manifeste, tout d'abord par l'utilisation de cinq des huit genres de Buckman comme sous-genres, ensuite par la diminution du nombre des sous-genres employés, puis la diminution du nombre des espèces pour aboutir enfin à l'hypothèse d'une seule espèce biologique (J.H. Callomon 1963 et 1969).

Etude statistique du genre *Quenstedtoceras*

1) - Les formes macroconques.

Des études personnelles sur le genre *Quenstedtoceras** (plus de 1 200 individus mesurés ou observés) montrent, grâce aux méthodes statistiques, la présence constante au sein des populations étudiées de trois groupes statistiquement distincts (critère de discontinuité) pour le caractère épaisseur. Les autres caractères (hauteur, ombilic, nombre de côtes externes et internes) n'autorisent en aucun cas une telle subdivision.

A environ 30 km au Sud de Dijon, près de Magny, existe un gisement qui a fourni de très nombreux fossiles. L'étude de la faune permet d'affirmer que ce gisement représente un laps de temps assez court, de durée semble-t-il égale ou inférieure à celle d'une sous-zone d'ammonites.

* D. Marchand 1970. Les *Quenstedtoceras* de la zone à *Q. lamberti* en France. Thèse de 3e cycle.

On peut donc estimer que tous les individus appartiennent à une même population. L'étude de l'histogramme obtenu (pl. I, fig. 1), pour le rapport E/H (épaisseur par rapport à la hauteur) montre qu'il existe bien, comme l'a noté Callomon pour les formes anglaises, un passage sensiblement continu depuis des formes très minces jusqu'à des formes très épaisses. Mais cette étude montre également la prédominance des formes minces (90,2 %) par rapport aux formes d'épaisseur moyenne (6,3 %) et aux formes très épaisses (3,5 %).

Autour de Dijon existent un certain nombre de gisements, géographiquement proches et sensiblement de même âge. Sur les histogrammes E/H et $e (= 100 E/D)$ apparaissent les formes minces et les formes d'épaisseur moyenne (pl.I, fig.2). Les formes épaisses existent mais elles sont à l'état de fragments non mesurables et n'apparaissent pas sur ces histogrammes.

Les pourcentages obtenus sont les suivants :

Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
38,8 %	8,6 %	2,6 %

Un certain nombre de gisements très fossilières récemment découverts en Côte d'Or et actuellement en cours d'étude donnent les pourcentages suivants :

Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
Luxerois	83,6 %	9,8 %
Diénay (région de)	88 %	6,3 %
Hauteville	94,7 %	3,1 %

J'ai pu étudier, sur un matériel de collection très abondant, la faune de Villers-sur-Mer (Calvados). Les deux histogrammes e et E/H (pl.I, fig.3) mettent en évidence la même "structure tripartite" de la population bien que les trois groupes apparaissent moins nettement. L'explication de ce phénomène est simple. En effet, le gisement de Villers-sur-Mer représente très certainement la totalité de la zone à Lamberti, c'est-à-dire un temps beaucoup plus long qu'en Bourgogne : L'échantillon se trouve ainsi constitué par des individus de niveaux stratigraphiques assez différents ayant atteint des degrés évolutifs variés. L'évolution du genre *Quenstedtoceras* se faisant en outre par une diminution anagénétique de l'épaisseur, il est normal d'obtenir des histogrammes qui s'étalent vers les plus fortes valeurs comme cela apparaît nettement dans le cas des formes minces et épaisses.

Les pourcentages obtenus sont les suivants :

Formes minces	Formes moyennes	Formes épaisses
68,2 %	9,6 %	22,2 %

Il est intéressant de noter que des formes minces sont beaucoup plus rares qu'en Bourgogne où le pourcentage le plus bas atteint 83,6 %.

Plusieurs interprétations sont plausibles pour expliquer ce phénomène :

- l'échantillonnage a été fait de façon incorrecte par les anciens paléontologues qui récoltèrent de préférence les formes épaisses à cause de leur relative rareté.

- les formes épaisses étaient plus boréales que les formes minces et leur présence en Bourgogne marquerait simplement la limite Sud de leur extension ou de leur flottaison post-mortem.

- les gisements bourguignons représentent presque uniquement la sous-zone à Lamberti et ils peuvent être considérés comme contemporains. Le gisement de Villers-sur-Mer a fourni de très nombreux fossiles caractéristiques de la sous-zone à Poculum (moitié inférieure de la zone à Lamberti) comme *Quenstedtoceras henrici* (Douv.) et *Orionoides (Poculispinctes) poculum* (Leckenby) et de la sous-zone à Lamberti comme *Q. lamberti* (Sow.). On peut donc penser que les formes épaisses primitivement abondantes dans la sous-zone à Poculum sont devenues beaucoup plus rares dans la sous-zone à Lamberti.

2) - Les formes microconques.

A côté des formes macroconques qui ne sont adultes qu'à un diamètre important (supérieur à 105 mm) on trouve des formes microconques adultes à un diamètre très nettement inférieur (moins de 70 mm). Ces deux formes ont la particularité d'être identiques durant cinq tours et demi (Makowski, 1962). Le dernier demi-tour des microconques acquiert un certain nombre de caractéristiques propres à l'état adulte : l'ombilic se déroule, les dernières loges se rapprochent, la costulation se renforce, le ventre devient plus aigu et l'ouverture se prolonge ventralement par un rostre. A ce même stade, il ne se produit aucun changement dans la croissance des macroconques dont la coquille n'acquiert les caractéristiques de l'adulte qu'entre les septième et huitième tours (Makowski, 1962).

Je pense, comme de nombreux auteurs, que ces deux formes sont l'expression d'un dimorphisme sexuel accusé. En effet, leur répartition géographique identique, leur présence constante "côte à côté" dans tous les niveaux stratigraphiques, leurs stades jeunes similaires, leur évolution parallèle justifient à mon sens cette conclusion.

Les microconques sont très souvent difficiles à déterminer avec certitude lorsque la loge d'habitation de l'adulte est absente ou incomplète et les pourcentages obtenus n'ont donc aucune signification. J'ai construit les histogrammes e et E/H pour les microconques reconnus. Ces histogrammes, largement étalés, montrent simplement qu'il existe côté à côté des formes d'épaisseur différente reliées entre elles par un nombre élevé d'individus. En aucun cas il n'apparaît de discontinuité comme chez les macroconques bien qu'il soit aisé de distinguer par la section et l'ornementation les formes microconques qui correspondent aux formes minces et celles qui correspondent aux formes épaisses.

Makowski en 1962 a distingué quatre espèces de *Quenstedtoceras* dans le gisement de Łuków. Cependant, d'après l'étude biométrique effectuée à partir des individus microconques figurés (bien qu'ils ne représentent qu'une estimation partielle de la population), il semble que l'on ait une continuité parfaite entre les 4 espèces pour les caractères étudiés (100 H/D, 100 O/D, N/2, n/2). Ceci confirme l'opinion émise par Callomon en 1969.

Les formes les plus minces, à section ogivale et côtes nombreuses correspondent aux espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) alors que les formes plus épaisses, à section subpentagonale et côtes

moins abondantes correspondent aux espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.). Les histogrammes e et E/H n'ayant pu être construits, il est impossible de savoir si le caractère épaisseur introduit une hétérogénéité au sein de la population.

Les macroconques des espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.) sont d'après les figurations de Makowski (1962) caractérisés par des tours épais à tous les stades de la croissance. Les macroconques des espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) semblent caractérisés par des tours jeunes assez minces et une augmentation brutale de l'épaisseur après 80 mm de diamètre (Makowski 1962, Marchand 1970).

L'évolution du genre *Quenstedtoceras* se fait à partir de formes de type *henrici* par diminution progressive de l'épaisseur et apparition d'un ventre aigu limité aux seuls stades jeunes dans le type *praelamberti*, constant tout au long de la croissance dans le type *lamberti*. On peut donc assimiler les espèces *Q. henrici* (Douv.) et *Q. praelamberti* (Douv.) aux formes minces et les espèces *Q. mariae* (d'Orb.) et *Q. vertumnum* (Leck.) aux formes épaisses. Les pourcentages respectifs des deux groupes sont donc les suivants (d'après les chiffres donnés par Makowski p. 75, 76 et 78) : 62,5 % de formes minces contre 37,5 % de formes épaisses pour les macroconques et 79,8 % contre 20,2 % pour les microconques.

Ces résultats semblent confirmer non seulement l'abondance des formes minces par rapport aux formes épaisses mais également le fait que les formes épaisses sont proportionnellement beaucoup plus nombreuses à la base de la zone à *Lamberti* qu'au sommet. Il est en outre intéressant de constater que l'augmentation relative des formes minces dans la sous-zone à *Lamberti* semble se faire en même temps que l'extension géographique du genre *Quenstedtoceras* vers les régions mésogéennes (Marchand et Thierry 1974).

Conclusion à l'étude du genre *Quenstedtoceras*

Cette étude a permis de mettre en évidence deux faits très importants :

1. Il existe au sein des populations appartenant au genre *Quenstedtoceras* deux groupes distincts, microconques et macroconques, caractérisés principalement par la taille maximale des adultes. Cette dualité, très fréquente chez les Ammonoidés, semble être l'expression d'un dimorphisme sexuel.
2. Les macroconques présentent la particularité d'être fortement variables quant à l'épaisseur. Si ce caractère variait "uniquement sous l'action de causes multiples indépendantes et de faible amplitude, sa variation obéirait à une loi mathématique définie qui s'exprime par une courbe en cloche ou courbe de Gauss" (H. Tintant 1963, p.41). Les distributions obtenues pour les histogrammes e et E/H (pl.I, fig.1 à 3) ne s'adaptent en aucune façon à une telle courbe. Il existe donc au sein des diverses populations étudiées une hétérogénéité nette et constante dont l'interprétation s'avère très délicate.

Si l'on ne s'attache qu'aux seules formes minces, les plus abondantes, il apparaît que la distribution obtenue est assimilable à une courbe de Gauss. Elles semblent donc correspondre à un groupe homogène dont la variabilité répond parfaitement aux conditions énoncées ci-

dessus. L'étalement des histogrammes vers les plus fortes valeurs peut à mon avis s'expliquer facilement par l'action conjuguée des deux facteurs suivants :

- l'épaisseur relative de la coquille augmente peu à peu avec l'âge et un excès de formes d'assez grande taille perturbe la distribution,
- les fossiles étudiés ne sont pas suffisamment synchrones pour que l'on ne trouve pas côté à côté dans le gisement des formes plus anciennes d'épaisseur moyenne plus grande, et des formes plus récentes d'épaisseur moyenne plus faible.

Les individus qui s'écartent de ce groupe homogène se répartissent sur un nombre très élevé de classes dont le nombre excède le plus souvent le double de celui des formes minces. Dans le cas où le gisement représente un laps de temps court, comme c'est le cas à Magny (pl.I, fig.1), il semble bien exister une discontinuité entre les formes les plus épaisses ($E/H : 1,36$ à $1,88$) et les formes d'épaisseur moyenne ($E/H : 0,88$ à $1,28$). Cependant le peu d'individus récoltés ne permet pas de préciser si les mesures obtenues se répartissent ou non suivant une courbe de Gauss.

Il existerait donc, en plus du "dimorphisme sexuel", un trimorphisme constant des macroconques. Deux schémas explicatifs peuvent être retenus pour tenter d'interpréter ce phénomène :

- Le genre *Quenstedtoceras* est constitué de 3 espèces à dimorphisme sexuel accusé qui évoluent parallèlement durant toute la durée de la zone à Lamberti.
- Le genre *Quenstedtoceras* est constitué d'une seule espèce caractérisée par un polymorphisme intraspécifique important. Il est alors nécessaire de se demander quelle est l'origine de ce polymorphisme. Dans les espèces actuelles où il existe, ce polymorphisme est bien sûr d'origine génétique. Il se caractérise par : "La coexistence de deux ou plusieurs formes différentes d'une même espèce, présentant des caractères discontinus, dans des proportions telles que la plus rare ne puisse être conservée simplement par la répétition d'une même mutation" Ford 1945. Dans de nombreux cas, le polymorphisme est lié à des conditions écologiques différentes. Sacchi par exemple (1972) a pu montrer que le polymorphisme de la coquille des Littorines (*Littorina obtusata*, *mariae*, *saxatilis*) était en partie l'expression d'une adaptation à diverses niches écologiques.

Au Callovien supérieur (zone à Lamberti) le genre *Quenstedtoceras* représente dans de nombreux gisements la majeure partie de la faune d'Ammonites (Marchand, Thierry 1974). On peut se demander, dans l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique, si la niche écologique occupée par cette espèce très répandue était homogène ou si au contraire cette espèce colonisait soit une niche écologique plus ou moins hétérogène soit plusieurs "sous-niches écologiques" relativement distinctes. Dans cette dernière hypothèse, il faut supposer qu'une de ces "sous-niches" était plus favorable que les autres pour expliquer la grande abondance de l'un des groupes. Il serait en outre très possible que ces "niches écologiques" aient été situées dans une aire géographique assez restreinte si l'on suppose que leur répartition se faisait verticalement en fonction de la bathymétrie, ou horizontalement en fonction d'une adaptation à une vie pélagique plus ou moins poussée.

Dans tous les cas, il faut également penser que d'autres facteurs tels que la température et les ressources alimentaires en particulier pouvaient avoir leur importance.

Il convient maintenant d'étudier les genres *Cardioceras* et *Amoeboceras* (Oxfordien - Kimméridgien inférieur) afin de savoir si les phénomènes mis en évidence dans le genre *Quenstedtoceras* se retrouvent dans ces deux genres.

Etude du genre *Cardioceras* Neumayr et Uhlig

A la limite du Callovien supérieur - Oxfordien inférieur, on voit apparaître au sein du genre *Quenstedtoceras* des individus qui sont caractérisés par une carène ventrale rudimentaire. Cette carène de plus en plus marquée et de plus en plus fréquente dans la sous-zone à *Scarburgense* se trouve individualisée chez tous les individus, au sommet de la sous-zone à *Praecordatum* (J.H. Callomon 1963). Le passage d'un genre à l'autre se faisant de façon continue pour ce caractère, il est intéressant de savoir si les groupes distingués chez les macroconques du genre *Quenstedtoceras* se retrouvent chez les macroconques du genre *Cardioceras*.

Victor Maire a récolté à Authoison (Haute-Saône) un nombre important de *Cardioceratidés*, tous de petite taille, caractéristiques de la sous-zone à *Scarburgense* (base de l'Oxfordien inférieur). L'étude biométrique effectuée sur un échantillon important mais incomplet de la population récoltée par V. Maire indique très nettement pour les histogrammes e et surtout E/H l'existence d'une bimodalité caractéristique. Il existe donc côté à côté à l'Oxfordien inférieur (zone à *Mariae*) des formes minces et des formes épaisses, les premières étant sans doute possibles les plus nombreuses.

Une étude bibliographique montre clairement que dans les sous-zones à *Bukowskii* et *Costicardia* (zone à *Cordatum*) existent des formes minces (sous-genre *Cardioceras* Neum-Uhlig), des formes plus renflées (sous-genre *Pachycardioceras* Buck.) et des formes très épaisses (sous-genre *Goliathiceras* Buck.).

Le gisement de Neuvizy dans les Ardennes a fourni une importante faune de la sous-zone à *Cordatum* (zone à *Cordatum*). Les études entreprises montrent qu'il existe au sein de la population une variabilité continue et normale pour tous les caractères mis à part l'épaisseur. En effet les histogrammes obtenus (pl.II) indiquent qu'à côté des formes minces, les plus abondantes, existe un faible pourcentage de formes d'épaisseur moyenne ou forte. Ces histogrammes mettent également en évidence que les formes minces diminuent rapidement d'épaisseur jusqu'à 13 mm de diamètre environ, puis plus lentement jusqu'à 20 mm, diamètre à partir duquel les rapports e et E/H demeurent constants : les formes moyennes semblent garder une épaisseur constante tout au long de la croissance alors que les formes épaisses (très rares) semblent voir leur épaisseur augmenter peu à peu avec l'âge.

Les gisements de l'Oxfordien moyen (zones à *Plicatilis* et *Transversarium*) ont livré un nombre important de fossiles que l'on peut également rapporter très facilement à l'un de ces trois groupes.

Cette étude rapide et succincte du genre *Cardioceras* montre

non seulement la persistance, tout au long de l'Oxfordien inférieur et moyen, de la "structure tripartite" du genre *Quenstedtoceras*, mais également l'apparition simultanée d'un chevron ventral dans les trois groupes. Ce chevron se transforme par évolution en une carène bien individualisée chez les formes minces, en carène moins évelée chez les formes moyennes et en un chevron très marqué chez les formes les plus épaisses à ventre rond ou peu aigu.

On assiste donc, comme dans le cas du genre *Quenstedtoceras*, à une évolution parallèle de ces trois groupes durant l'Oxfordien inférieur et moyen.

Cet exemple se rapproche étrangement des évolutions parallèles constatées en particulier dans les familles des Reineckéidés (J. Bourquin 1968), des Kosmoceratidés (H. Tintant 1963), des Macrocephalitidés (J. Thierry) et des Pachyceratidés (N. Charpy 1975).

Etude du genre *Amoeboceras* Hyatt

Le genre *Amoeboceras* qui remplace progressivement le genre *Cardioceras* existe depuis la base de l'Oxfordien supérieur jusqu'au Kimmeridgien inférieur. Il semble, d'après l'étude bibliographique que j'ai effectuée, que ce genre soit caractérisé par la disparition des formes d'épaisseur forte et moyenne, bien que certains spécimens, tous de petite taille, figurés par Quenstedt et Salfeld pourraient correspondre aux formes d'épaisseur moyenne.

Si on retient pour le genre *Cardioceras* l'hypothèse de trois lignées génétiquement distinctes évoluant parallèlement, il faut admettre qu'une seule d'entre elles (peut-être deux) est à l'origine du genre *Amoeboceras*. Si l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique est retenue on peut envisager dans le cadre des hypothèses émises pour le genre *Quenstedtoceras*, une diminution de ce polymorphisme soit par la disparition de "sous-niches écologiques", soit, ce qui me semble plus vraisemblable, par un appauvrissement de la variabilité génique de l'espèce.

Il est intéressant de noter que parallèlement à cette diminution de la variabilité dans le genre *Amoeboceras* on assiste à une très nette régression de l'aire de répartition du genre qui n'occupe plus au Kimmeridgien inférieur qu'une faible partie de la province boréale (Messejnikov 1973, p.80, fig.2).

Etude bibliographique de la sous-famille des Cadoceratinæ Hyatt

Les travaux de Spath (1932) et de Callomon (1959, 1961, 1963) en particulier ont montré l'origine boréale et très ancienne de la famille des Cardioceratidés Douv. Celle-ci apparaît au Bajocien supérieur avec le genre *Cranocephalites*. Pour de nombreux auteurs, cette famille se divise en deux sous-familles : celles des Cadoceratinæ Hyatt qui regroupe les genres *Cranocephalites* Spath, *Arctocephalites* Spath, *Arcticoceras* Spath, *Cadoceras* Fischer, *Chamousetia* Douv. et celle des Cardioceratinæ Siemiradzki qui regroupe les genres *Quenstedtoceras* Hyatt, *Cardioceras* Neum-Uhlig et *Amoeboceras* Hyatt. La première s'étend du Bajocien supérieur au Callovien supérieur (zone à *Athleta*), la seconde du Callovien supérieur (zone à *Lamberti*) au Kimméridgien inférieur.

Le genre *Cranocephalites* Spath apparaît au Bajocien supérieur (zone à *Borealis*) et se poursuit jusqu'au Bathonien inférieur (zone à *Pompeckji*). Il est caractérisé par des formes dont le rapport e semble varier, d'après les individus figurés, de 54 à 78, ce qui représente 12 classes si l'on utilise les mêmes intervalles de classe que dans le genre *Quenstedtoceras*. Dans la zone à *Indistinctus* ce rapport semble varier de 46 à 70, ce qui représente également 12 classes. Dans la zone à *Pompeckji* le genre *Cranocephalites* est très abondamment représenté. Si l'on regroupe en un même ensemble les différentes espèces décrites par Spath en provenance des "Cranocephalites Beds", on constate qu'il existe une continuité parfaite entre la forme la plus mince *C. furcatus* (Spath) ($e = 35$) et la forme la plus épaisse *C. subbulatus* (Spath) ($e = 70$), ce qui représente une étendue de 19 classes. Il apparaît donc que le genre *Cranocephalites* se caractérise par une assez faible variabilité de l'épaisseur (en comparaison de celles observées dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*). Malheureusement, aucune étude statistique n'a été jusqu'à ce jour effectuée sur une population abondante provenant d'un niveau stratigraphique précis. Il est dans ces conditions impossible de savoir si la répartition des mesures se fait de façon normale, (selon une courbe de Gauss), ou s'il apparaît comme dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*, une hétérogénéité pour le caractère épaisseur.

Le genre *Arctocephalites* Spath très abondant au Groenland dans la zone à *Nudus* semble caractérisé par une variabilité de l'épaisseur voisine de celle des *Cranocephalites* : e varie de 34 à 68 ce qui représente une étendue de 17 classes. Comme dans le cas précédent, il est impossible de savoir si la population étudiée par Spath est homogène ou non pour le caractère épaisseur. En provenance des "Arctocephalites (?) Beds", Spath a également décrit un individu très épais ($e = 87$) sous le nom d'*Arctocephalites (?) platynotus* (Spath pl.XI, fig.6 a-b). Si cet exemplaire est bien un représentant du genre *Arctocephalites*, il convient de considérer que cette forme peut occuper vis-à-vis de la majorité des *Arctocephalites* une position analogue à celle qu'occupe les formes épaisses par rapport aux formes minces dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*.

Le genre *Arcticoceras* Spath, dont peu de représentants ont été figurés, semble caractérisé par des individus dans l'ensemble plus minces (e varie de 36 à 54). Si l'exemplaire figuré par Spath (1932, pl. XIX, fig.5) sous le nom de *Pleurocephalites (?) sp.ind.* est en réalité un *Arcticoceras* cela signifie qu'il existe, dans ce genre, au moins deux groupes caractérisés par leur épaisseur.

Le genre *Cadoceras* Fischer qui apparaît au sommet du Bathonien supérieur présente à mon avis trois caractéristiques importantes :

- La différence entre les formes les plus minces et les formes les plus épaisses s'accentue de façon très nette. On assiste donc à une augmentation importante de la variabilité du caractère épaisseur qui rappelle celle observée dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Ceci avait déjà été bien analysé par Smorodine qui écrivait dès 1926, p.111: "Toutes les espèces du genre *Quenstedtoceras* peuvent être classées dans une série commençant par les plus aplatis (*Qu. lamberti, flexicostatum*) et finissant par les plus renflées (*Qu. Pavlovi*). Les espèces du genre *Cadoceras* peuvent être groupées de même et former une série complète depuis les formes les plus aplatis jusqu'aux formes renflées".

- Il existe dans un même niveau stratigraphique des individus qui se distinguent essentiellement les uns des autres par deux modes de croissance semble-t-il assez bien individualisés. Certains d'entre eux tels *C. voronetsae* (Frebold), *C. glabrum* (Imlay), *C. frearsi* (d'Orb.) dans Sasonov, sont caractérisés par des stades jeunes assez minces et, grâce à un changement brutal dans la croissance, par un stade adulte épais. D'autres tels *C. septentrionale* var. *latedorsata* (Frebold), *C. modiolare* (Luid., dans Sasonov), *C. elatmae* (Nik.) se caractérisent par une épaisseur importante à tous les stades de la croissance. Ceci opposerait le genre *Cadoceras* aux genres *Cranocephalites*, *Arctocephalites* et *Arcticoceras* dans lesquels la croissance en épaisseur chez tous les individus figurés semble se faire de façon constante, ce que Makowski a pu observer à Lúkow ou ce que j'ai pu observer personnellement à Villers-sur-Mer dans le genre *Quenstedtoceras*. Ces observations confirment à mon sens celles de Kamicheva Elpatievskiaia (1969) qui pense pouvoir scinder le genre *Cadoceras* Fischer en deux : le genre *Cadoceras* Fischer pour les formes très épaisses comme *C. modiolare* (Luidius) et le genre *Rondiceras* Kamicheva-Elpatievskiaia pour les formes beaucoup plus minces comme *C. milachevischi* (Nik.). Le genre *Rondiceras* serait essentiellement du Callovien moyen et non du Callovien inférieur comme le genre *Cadoceras*.

- Le genre *Cadoceras* au s.l. a été trouvé en Grande-Bretagne, en France, en Allemagne, en Russie (région de Moscou) et même dans le Caucase, régions où les Cadoceratinés du Bajocien et du Bathonien sont absents. Il semble donc qu'il existe un certain parallélisme entre l'augmentation de la variabilité du caractère épaisseur dans le genre *Cadoceras* et sa progression vers les régions plus mésogéennes.

Conclusions

L'étude de la famille des Cardioceratidés entreprise ici à partir d'un abondant matériel et de nombreux documents bibliographiques met à mon avis en évidence plusieurs faits marquants dont l'interprétation est souvent délicate et parfois hypothétique. En effet, les observations effectuées dans cette famille comme dans d'autres, remettent en cause non seulement la notion d'espèce chez les ammonites mais également les schémas évolutifs précédemment établis et posent aux paléontologistes des problèmes taxonomiques difficiles à résoudre.

1. L'existence d'un dimorphisme entre des formes microconques et des formes macroconques déterminées à partir de la taille maximale des adultes et de la forme de leur ouverture constitue l'un de ces faits marquants. Makowski (1962) a mis en évidence ce dimorphisme tout d'abord dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cadoceras*. Callomon (1963) a montré son existence dès l'apparition de la famille des Cardioceratidés au Bajocien supérieur ainsi que sa persistance tout au long de l'évolution de la famille jusqu'au Kimméridgien inférieur. Mes recherches personnelles sur les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* (matériel de l'Ile de Skye) ont confirmé ces observations. L'hypothèse du dimorphisme sexuel est celle qui apparaît actuellement la plus plausible. Elle est à mon avis la seule qui permette d'expliquer d'une façon simple l'existence de ces deux lignées à évolution parallèle pendant une aussi longue durée. Elle permet également d'expliquer la similitude de leur répartition géographique ainsi que l'identité de leurs stades jeunes.

Cette constatation pose un certain nombre de problèmes taxonomiques. Plusieurs solutions peuvent être proposées pour les résoudre :

- l'hypothèse du dimorphisme sexuel est rejetée. Dans ce cas, microconques et macroconques seront rangés soit dans deux genres différents, soit dans deux sous-genres d'un même genre à moins qu'ils ne soient considérés comme deux espèces d'un même genre.

- l'hypothèse du dimorphisme sexuel est acceptée. De ce fait, microconques et macroconques sont les représentants d'une seule et même espèce.

Pour de nombreux auteurs tels J.H. Callomon (1963-1969) et H. Tintant (1963), la solution préconisée est la suivante : microconques et macroconques, regroupés en un même genre, correspondent à deux sous-genres distincts et donc à deux espèces différentes.

expl. : *Q. (Eboraciceras) carinatum* (Eich.)
Q. (Quenstedtoceras) vertumnum (Leck.)

ou

Q. (Cardioceras) highmoori (Arkell)
Q. (Subvertebriceras) densiplicatum (Boden)

Pour d'autres auteurs, tels Makowski (1962), Westermann (1964a), Palframan (1966, 1967, 1969) formes microconques et macroconques sont réunies en un même genre et en une même espèce mais sont affectées soit du signe ♂ soit du signe ♀

Expl. : *Quenstedtoceras henrici* (Douv.) ♂
Quenstedtoceras henrici (Douv.) ♀

Hecticoceras brightii (Pratt) ♂
Hecticoceras brightii (Pratt) ♀

2. L'étude des différents genres de la famille des Cardioceratidés a permis de montrer la grande variabilité qui existait quant à l'épaisseur des coquilles. Si l'échantillon provient d'un seul gisement et d'un niveau stratigraphique précis, on observe toujours un passage continu depuis les individus les plus minces jusqu'aux individus les plus épais. Dans ce cas, comme l'écrit J.H. Callomon (1963, p.49) "Le choix est clair : soit chaque individu est une espèce séparée, soit on emploie le même nom d'espèce pour tout le lot". Cependant, cette constatation qui me paraît tout-à-fait exacte, ne peut s'appliquer "telle quelle" aux genres étudiés ci-dessus. En effet, l'analyse statistique des populations appartenant aux genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* a montré l'existence d'une hétérogénéité nette et constante au sein de ces populations. En nous basant sur le critère de discontinuité statistique, on est amené semble-t-il à distinguer pour les macroconques trois groupes morphologiques différenciés par la valeur moyenne de leur épaisseur.

L'hypothèse d'un genre composé de trois espèces apparaît en première analyse la plus vraisemblable. Cependant elle se heurte à une certain nombre d'obstacles. Tout d'abord les faits obligent à admettre pour ces trois espèces une évolution parallèle pendant une durée très longue (environ cinq zones d'ammonites pour la lignée *Quenstedtoceras-Cardioceras*), ce qui semble peu vraisemblable pour des espèces génétiquement séparées. De plus ces espèces ont une répartition géographique identique. Dans la nature il est assez rare de trouver en un même lieu plusieurs

espèces appartenant à un même genre sauf si ces espèces sont adaptées à des niches écologiques différentes. Enfin, l'existence de formes intermédiaires entre ces 3 espèces, par ailleurs identiques pour tous les autres caractères, est difficile à concevoir dans le cadre de cette hypothèse.

La deuxième explication, émise précédemment, est celle du polymorphisme intraspécifique. Elle présente l'avantage, par rapport à l'hypothèse précédente, de répondre facilement aux trois objections énoncées ci-dessus. Mais il faut alors supposer que cette espèce présente un polymorphisme intraspécifique constant et que l'évolution des genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras* "se résume à l'évolution d'une seule espèce se modifiant plus ou moins rapidement avec une variabilité plus ou moins grande (H. Tintant 1963, p.476), du Callovien supérieur au Kimméridgien inférieur". Il va de soi que cette hypothèse pose des problèmes taxonomiques importants. Doit-on conserver pour ces groupes morphologiques les noms de genres créés par Buckman, soit comme genres soit comme sous-genres, ou préciser après les noms de genre et d'espèce, le nom de l'espèce à laquelle le morphotype se rattache.

expl. : *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.) morphotype *lamberti* (Sow.)
Quenstedtoceras lamberti (Sow.) morphotype *ordinarium* (Leck.)
Quenstedtoceras lamberti (Sow.) morphotype *carinatum* (Eich.).

Cette deuxième solution présente par rapport à la première un seul avantage : elle indique clairement l'appartenance des différents morphotypes à une seule espèce. En effet la première solution obligerait l'auteur à préciser qu'il considère les genres ou sous-genres employés comme des moyens de description et non comme l'expression d'une réalité biologique.

3. L'étude bibliographique de l'ensemble de la famille des Cardioceratidés a été effectuée en tenant compte des résultats obtenus dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Elle semble autoriser un certain nombre de remarques quant à l'évolution de cette famille. Il apparaît que celle-ci débute par des formes à ventre rond, d'épaisseur relativement variable (genre *Cranocephalites*) et se continue par des formes semble-t-il plus minces, de variabilité similaire, caractérisée entre autres soit par un ventre arrondi (genre *Arctocephalites*) soit par un ventre souvent plus aigu (genre *Arcticoceras*).

Avec le genre *Cadoceras*, au Bathonien supérieur et au Callovien inférieur, on voit apparaître les formes très renflées. La variabilité de l'épaisseur rappelle alors celle observée dans les genres *Quenstedtoceras* et *Cardioceras*. Au Callovien inférieur se produisent deux phénomènes qui me semblent importants. C'est tout d'abord l'arrivée dans des régions plus mésogéennes du genre *Cadoceras* où, je l'ai déjà signalé, les Cardioceratidés Bajocien et Bathonien sont inconnus. C'est ensuite l'apparition dans la zone à *Gracilis* (sous-zone à *Calloviense*) du genre *Chamouissetia* d'Orb. qui se caractérise surtout par un ventre aigu et qui représente à mon sens la première tentative vers le genre *Quenstedtoceras* (morphotype mince). Au Callovien moyen, le genre *Cadoceras* persiste et semble se caractériser non seulement par une variabilité importante de l'épaisseur mais également par le fait qu'il existe côté à côté des individus à stades adultes assez proches mais dont les tours internes sont souvent très différents.

Il semblerait, bien que les documents paléontologiques soient rares, qu'apparaisse au Callovien supérieur (zone à *Athleta*), le genre *Longaeviceras* Buck. caractérisé par une coquille dont les affinités avec les formes minces du genre *Quenstedtoceras* sont nombreuses (ventre aigu, faible épaisseur, costulation similaire). Si cette hypothèse est exacte, il s'agirait alors de la deuxième tentative vers le genre *Quenstedtoceras* (morphotype mince) :

A la limite des zones à *Athleta* et *Lamberti*, le genre *Cadoceras* passerait progressivement au genre *Quenstedtoceras* de la façon suivante : les formes à tours internes minces donneraient les formes déterminées par Douvillé comme *Q. henrici* (Douv.), celles à tours internes épais donneraient les formes du type *Q. carinatum* (Eich.). Puis c'est à partir de formes minces comme *Q. henrici* (Douv.) qu'apparaîtrait par évolution anagénétique le morphotype mince (D. Marchand, 1970). Le genre *Quenstedtoceras* atteint au sommet du Callovien supérieur (sous-zone à *Lamberti*) son maximum de variabilité au moment même où sa progression vers les régions mésogéennes est la plus nette.

Le genre *Cardioceras* à l'Oxfordien inférieur (zones à *Mariae* et *Cordatum*) présente une variabilité semblable à celle du genre *Quenstedtoceras* ainsi qu'une répartition géographique presque identique. A l'Oxfordien moyen (zones à *Plicatilis* et *Transversarium*) on assiste à l'abandon progressif des régions les plus mésogéennes, c'est-à-dire à une contraction de l'aire de répartition qui atteindra son maximum au Kimméridgien inférieur. Parallèlement il semble se produire une diminution de la variabilité de l'épaisseur surtout sensible dans le genre *Amoeboceras*.

C'est l'existence dans de nombreuses familles d'ammonites de lignées à évolution parallèle et à même répartition géographique qui a obligé un certain nombre de paléontologistes à envisager l'hypothèse du polymorphisme intraspécifique constant pour expliquer ces phénomènes. Seules la génétique et la dynamique des populations actuelles pourront apporter une crédibilité à cette hypothèse en faisant la preuve qu'une espèce abondante et variable peut, soit par les simples lois de la génétique soit par une adaptation à des milieux de vie variés, présenter un polymorphisme susceptible de demeurer constant.

Ouvrages cités

- ARKELL W.J., 1934-1947 - A monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds.
- ARKELL W.J., 1938 - The Ammonite succession at the Woodham brick company's Pit. Akeman Street Station Buckinghamshire, and its bearing on the classification of the Oxford Clay. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, 95, p.135-222, pl.VIII à XI.
- ARKELL, FURNISH, KUMMEL, MILLER, MOORE, SCHINDEWOLF, SYLVESTER-BRADLEY, WRIGHT, 1957 - Treatise on invertebrate paleontology. Part L., Mollusca 4, Cephalopoda Ammonoidea. *Geol. Soc. of America and Univ. Kansas Press.*
- BOURQUIN J., 1968 - Les Reineckeidés. Annales Scientifique de l'Université de Besançon. 3e série Géologie fasc.4.
- BOURQUIN J. et CONTINI D., 1969 - Découverte d'une espèce boréale : *Cadoceras (Stenocadoceras) nikitini* (Sokolov) dans le Callovien moyen du Jura. *Bull. Féd. Soc. Hist. Nat. de Franche-Comté*, 71, nelle série, p. 2-3.
- BUCKMANN S.S., 1909-1930 - (Yorkshire) Type Ammonites, vol.I à VII (parts 1-70, 1909-1928). Index (71-72), Morlay Daviès édit. (1930).
- CALLOMON J.H., 1959 - The ammonites zones of the middle Jurassic beds of East Greenland. *Géol. Mag.*, 96 (6), p.505-513, 2 pl.
- CALLOMON J.H., 1963 - The Jurassic Ammonites faunas of East Greenland. *Experientia, Suisse*, 19, (6), p.289-294.
- CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. of the Leicester literary and philosophical Soc.*, 57, p.21-56, 1 pl.
- CALLOMON J.H., 1969 - Dimorphism in Jurassic Ammonites : Some reflections: in Sexual dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. *Intern. Union of Geological Sciences*, sér.A, 1, p.111-125.
- CARIOU, ELMI, MANGOLD, THIERRY, TINTANT, 1971 - Zones de l'étage callovien en France. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7e sér., 13, p.38-45.
- CARIOU E., 1973 - Ammonites of the Callovian and Oxfordian. *Atlas of Palaeobiogeography* (Hallam). Elsevier Scientific Publishing Company.
- CORROY G., 1932 - Le Callovien dans la bordure orientale du Bassin de Paris. *Mém. Carte Géol. Fr.*, Paris, 337 p., 29 pl.
- CRICKMAY C.H., 1930 - Fossils from Harrison Lake area, British Columbia. *Nat. Mus. Canada*, 63, Geological série, 51, p.33-66, pl.8-23.
- DJANELIDZE A., 1932 - Matériaux pour la géologie du Radcha. I. Les ammonites jurassiques de Tessi. II. La faune jurassique de Kortha et son âge. *Bull. Inst. Géol. de Géorgie*, 1, (1).
- DONOVAN D.T., 1953 - The Jurassic and Cretaceous stratigraphy and Paleontology of Traillō, East Greenland. *Medd. o. Gronland*, 3, (4), Kobenhavn.
- DONOVAN D.T., 1957 - The Jurassic and Cretaceous systems in East Greenland. *Medd. o. Gronland*, 155, (4), Kobenhavn, 214, 25 fig., 4 pl.
- DOUVILLE R., 1912 - Etudes sur les Cardioceratidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. *Mém. Soc. Géol.*, 19, (45), 77 p., 5 pl.

- EICHWALD E., 1871 - Geognostische palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mangischalak und die Aleutischen Inseln. 200 p., 20 pl.
- ENAY, TINTANT, CARIOU, 1967 - Les faunes oxfordiennes d'Europe Méridionale. Essai de zonation. Coll. du Juras. Luxembourg, Mém. B.R.G.M., 75, p. 635-664.
- FORD E.B., 1945 - Polymorphism. *Biol. Rev.*, 20, p.73-88.
- FREBOLD H., 1957 - The Jurassic Fernie group in the Canadian Rocky Mountains and Foothills. *Geol. Survey of Canada, Mém.* 287 (2531).
- FREBOLD H., 1961 - The Jurassic Faunas of the Canadian Arctic. Middle and Upper Jurassic Ammonites. *Geol. Survey of Canada, Bull.*, 74, p.1-43, 21 pl.
- FREBOLD H., 1964 - Illustrations of Canadian fossils jurassic of Western and Arctic Canada. *Geol. Survey of Canada*, paper 63-4, 5 p., 51 pl.
- FREBOLD H., 1964 - The Jurassic faunas of the Canadian Arctic : Cadoceratinae. *Geol. Survey of Canada, Bull.*, 119, 27 p., 20 pl.
- FREBOLD H., MOUNTJOY, REED, 1959 - The Oxfordian beds of the Jurassic Fernie Group, Alberta and British Columbia. *Geol. Survey of Canada, Bull.*, 53, 47 p., 12 pl.
- FREBOLD H., MOUNTJOY W.E., TEMPELMAN-KLUIT D.J., 1967 - New occurences of jurassic rocks and fossils in central and northern Yukon Territory. *Geol. Survey of Canada*, paper 67-12, 28 p., 3 pl.
- FREBOLD H. et TIPPER H.W., 1967 - Middle Callovian sedimentary rocks and guide Ammonites from southwestern British Columbia. *Geol. Survey of Canada*, paper 67-21, 22 p., 3 pl.
- FREBOLD H. et TIPPER H.W., 1973 - Upper Bajocian-Lower Bathonian Ammonites fauna and stratigraphy of Smithers area, British Columbia. *Can. Journ. of Earth Sciences*, 10 (7), p.11909-11931, 8 pl.
- HAAN, 1825 - Ammonites et Goniatites Monographie. *Lugduni Batavorum*, 168 p.
- IMLAY R.W., 1953a - Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska, pl.1 Western interior United States. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 249 A, p. 1-37, pl. 1-24.
- IMLAY R.W., 1953b - Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska, pl.2, Alaska Peninsula and Cook Imlet regions. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 274 B, p.59-95, pl.8-13.
- IMLAY R.W., 1962 - Jurassic (Bathonian or Early Callovian) Ammonites from Alaska and Montana. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 374C, 29 p., 8 pl.
- IMLAY R.W., 1967 - Jurassic Ammonites succession in the United States. Coll du Juras. Luxembourg, Mém. B.R.G.M., 75, p.709-924.
- KHIMCHIACHVILY, 1957 - Faune du Jurassique supérieur de Géorgie. *Akademia Nauk SSR*, 309 p., 31 pl.
- KNYAZEV V.G., 1971 - Systématique de la famille des Cardioceratidae d'après la ligne de suture. *Geol. i Geofiz. SSSR*, 2, p.140-146.
- KRENKEL, 1914-1915 - Die Kelloway Fauna von Popilany in Westrussland. *Palaentographica*, 61-62.
- KUTEK J., MATYJA B.A., WIERZBOWSKI A., 1973 - Stratigraphical problems of the Upper Jurassic deposits in the Warsaw synclinorium. *Acta Geologica polonica*, 23 (3), p.549-575, 4 pl.

- LAHUSEN J.I., 1883 - Die Fauna der jurassischen Bildungen des Rjasenschen Gouvernments. *Mém. Com. Geol. Russie*, 1, p.43-51, pl.IV et V.
- LECKENBY, 1859 - Fossils of the Kelloway Rock of Yorkshire, *Q.J.G.S.*, 15, p.4-15, 3 pl.
- LOMINADZE T.A.- 1970 - On the migration of some Ammonites genera to the Early Callovian Basin of North Caucasus. *Bull. Acad. of Sci. of the Georgian SSR*, 57 (2), p. 501-503.
- MADSEN V., 1904 - On Jurassic fossil from East Greenland. *Medd. o. Gronland*, 29 Kobenhavn, p.157-210.
- MAIRE V., 1938 - Contribution à la connaissance des Cardioceratidés. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, sér. nouv., 15, Mém. 34, 134 p., pl.1-20.
- MAKOWSKI H., 1952 - La faune callovienne de Lukow en Pologne. *Palaeontol. Polonica*, 4, 64 p., 9 pl.
- MAKOWSKI H., 1962 - Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Palaeontol. Polonica*, 12, 92 p., 20 pl. h.t., 14 fig., 12 text.fig.
- MARCHAND D., 1970 - Les Quenstedtoceras de la zone à Quenstedtoceras lamberti (Etude systématique et quantitative). Thèse de 3e cycle, Dijon.
- MARCHAND D. et THIERRY J., 1974 - Les influences mésogéennes et boréales dans le Callovien de Bourgogne *B.S.G.F.*, 7e sér., 16 (4), p.476-489, 3 fig., 1 pl.
- MELEDINA S.V., 1969 - Sur la systématique des Ammonites boréales du Jurassique moyen. *Akad. Nauk SSSR, Sect. de Sibérie, Geol. Geofiz.*, 5, p. 11-21, 8 fig.
- MESSEJNIKOV, 1973 - Paléobiogéographie de l'Eurasie du Nord au Mésozoïque. *Akad. Nauk SSSR, Section Sibérie. Publ. de l'Inst. de Géol. et Géoph.*, 80, p.77-87.
- MUNIER-CHALMAS, 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *B.S.G.F.* 20 (3), p.170-174.
- NIKITIN S., 1880 - Die Jura-Ablagerungen zwischen Rybinsk. Mologa und Myischkin an der oberen Wolga. *Mém. de l'Acad. Impér. Sci. de St.-Pétersbourg*, 7e sér., 28 (5), 98 p., 7 pl.
- NIKITIN S., 1881-1885 - Der Jura der Umgegend von Elatma. *Nouveaux Mémoires Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou*, 14(2), p.85-133, 6 pl.
- NIKITIN S., 1884 - Carte Géologique de Russie. Blatt 56, Jaroslaw, *Mém. Com. Géol. Moscou*.
- NIKITIN S., 1884 - Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma. *Russ. k. Mineral. Ges.2 d.ser. 20*, p.13-88.
- ORBIGNY A., d', 1842-1851 - Paléontologie Française. Terrains Jurassiques. 1, Céphalopodes, Paris.
- ORBIGNY A., d', 1845 - Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural dans Murchinson, Verneuil et Keyserling.vol.II, 3e partie, Paléontologie. Paris, Londres.
- PHILLIPS I., 1829 - Illustrations of the Geology of Yorkshire, I à XVI, p.192, p.1 carte, 14 pl.
- PALFRAMAN D.F.B., 1969 - Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites. Morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt), in Sexual dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic implications. *International Union of geological Sciences*, sér.A, 1, p.126-154, pl.6 à 8, 11 text-fig.

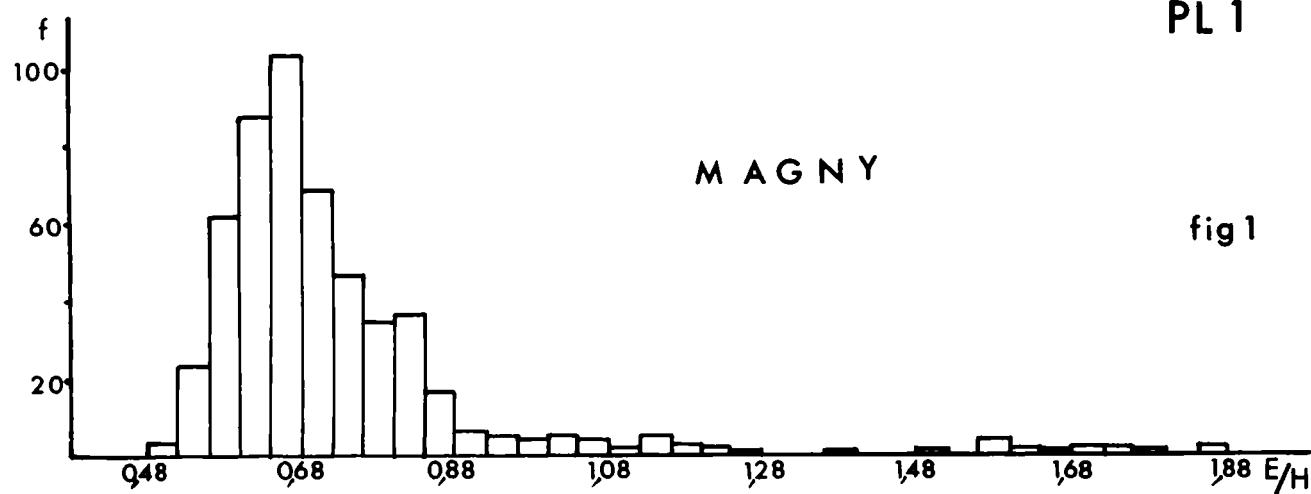
- PARYSHEV A.V., 1968 - Sur une nouvelle espèce du genre Quenstedtoceras du Callovien des dislocations de Kanev. *Geol. Zh. SSSR* 28 (1), p.103-113.
- POMPECKY J.F., 1900 - Jura fossiliens aus Alaska. *Verhandl. Russ. k. Mineral. Ges. St-Petersburg*, 38 (2), p.239.
- QUENSTEDT F.A., 1846-49 - Petrafaktenkunde Deutschland. Cephalopoden. 580 p., 36 pl. Tübingen.
- QUENSTEDT F.A., 1858 - Der Jura. Tübingen. Text. 842, Atlas 100 pl.
- QUENSTEDT F.A., 1867 - Handbuch der Petrefaktenkunde. Tübingen, 982 p., 86 pl.
- QUENSTEDT F.A., 1885-1888 - Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Stuttgart. 1140 p., 126 pl.
- REESIDE J.B., 1919 - Some American Jurassic Ammonites of the Genera Quenstedticas, Cardioceras and Amoebooceras. Family Cardioceratidae., *U.S. Geol. Survey, Prof. Paper*, 118, Washington, 38 p., 24 pl.
- REYMENT R.A., 1973 - Factors on the distribution of fossil Cephalopods. Part.3. Experiments with exact models of certain shell types. *Bull. Geol. Institut Univ. Uppsala. New-Series*, 4, p.133, p;7-41.
- ROUILLIER, 1846 - Explication de la coupe géologique des environs de Moscou. *Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou*, 19, (2) p.444-486, (4) p.359-467.
- SACCHI C.F., 1972 - Le polychromatisme des littorines (Gastropodes, Proso-branches) d'Europe : Points de vue d'un écologue. *Mém. Soc. Zool. France*, 37, p.61-101.
- SALFELD H., 1914 - Monographie der Gattung Cardioceras Neumayr und Uhlig. Teil.I, Die Cardioceraten des oberen Oxford une Kimmeridge. *Zeit. der Deutsch. Geol. Ges.*, 67, p.149-204, pl.16-20.
- SASONOV N.T., 1957 - Couches jurassiques de la région centrale de la plate-forme russe. Ouvrage du VNIGNI Leningrad.
- SASONOV N.T., 1962 - Stratigraphie des dépôts jurassiques de la plateforme russe. *Colloque du Jurassique Luxembourg*, p.787-807.
- SIEGRIED P., 1952 - Die Heersumer Schichten in Hildesheimer Jura. *Zug. Geol. Jahr.*, 67, p.273-360, 10 pl., 18 Abbildungen et 1 tabl.
- SMORODINE, 1926 - Etude sur les relations des ammonites de la famille des Cardioceratidés. *Bull. Ass. Rech. Sci. Fasc. Sci. Ire. Univ. Moscou*, I, p.97-114, pl.1.
- SOWERBY J. et J. de C., 1812-1846 - Mineral Conchology, pl.1-337 (1812, 1822, par J. Sow.) pl.338-648 (1822-1846), par J. de C. Sow.), 7 vol.
- SPATH L.F., 1932 - The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson-Land (East-Greenland). *Medd. o. Groenland*, 87 (7), 158 p., 26 pl., 14 text.fig.
- SURLYK F., CALLOMON J.H., BROMLEY R.G., BIRKELUND T., 1973 - Stratigraphy of the Jurassic-Lower Cretaceous sediments of Jameson land and Scoresby land, east Greenland. *Groenland geologiske un der Bull.*, 105, 37 fig., p.1-76, 3 tabl., 11 pl.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale. *Publ. de l'Université de Dijon*, 64, 500 p., 58 pl.

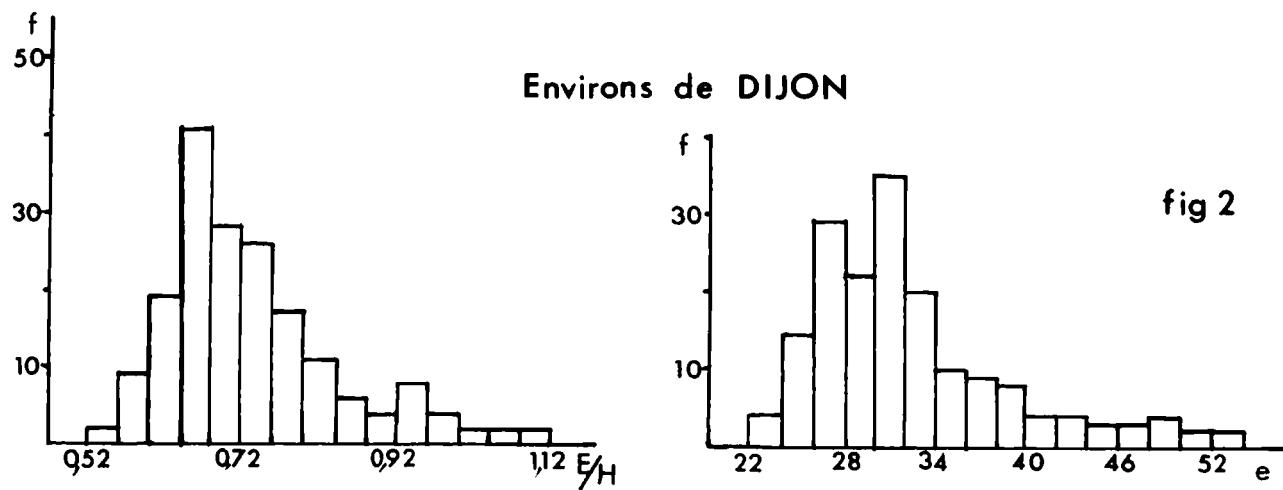
TUCHKOV I.I., 1967 - New data on stratigraphy of Middle Jurassic sediments on the lower course of the Lena river. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 75, p. 1355-1358, 3 fig., translated in Dokl. (Proc.) Acad. Sci. URSS (Earth Sci.), 175, p. 102-105.

WESTERMANN G.E.G., 1964a - Sexual dimorphismus bei Ammonoïden und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otoitidae. *Palaeontographica*, 124, Abt.A, Leifg.1-3, p.33-73, pl.6-9.

PL 1

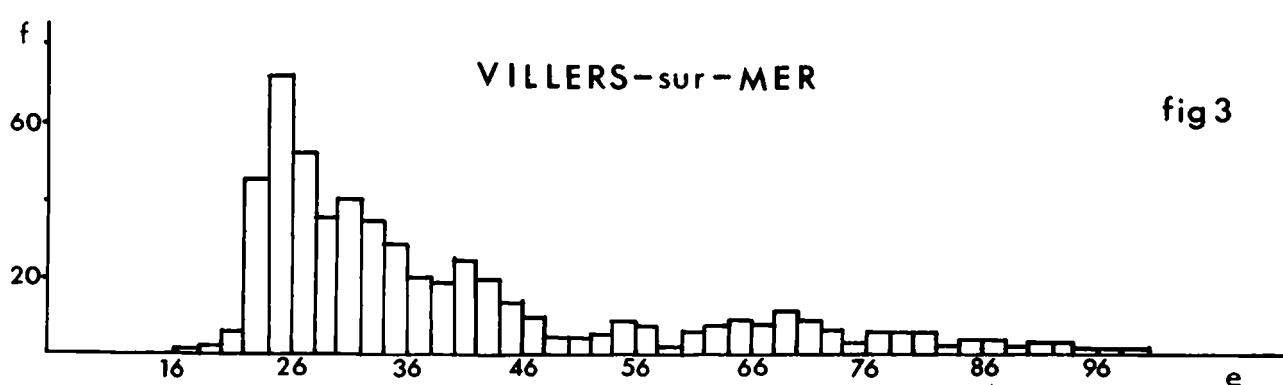


Environs de DIJON



VILLERS-sur-MER

fig 3



VILLERS-sur-MER

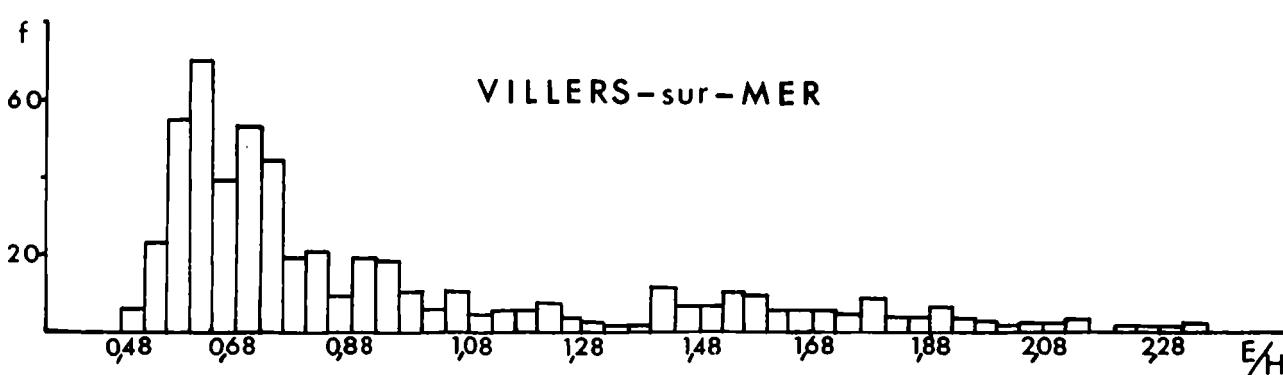


Planche I (fig. 1, 2 et 3) : explications dans le texte.



139

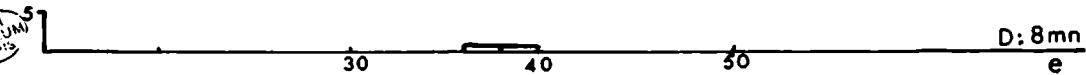
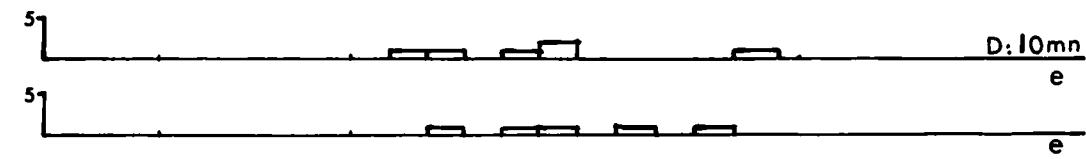
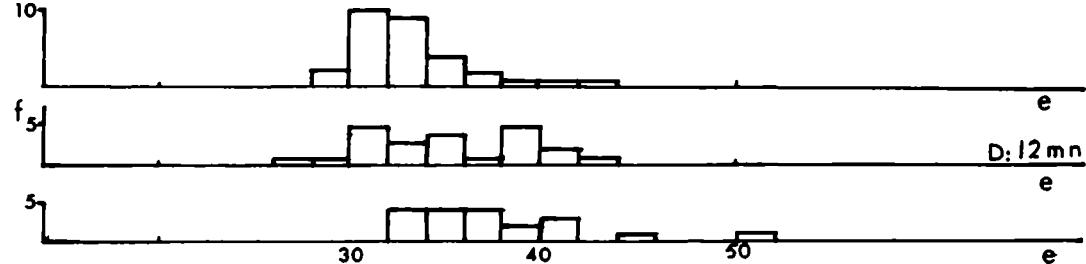
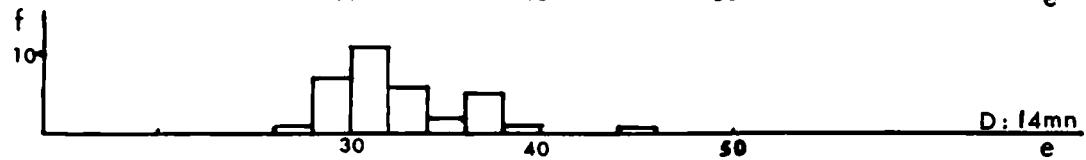
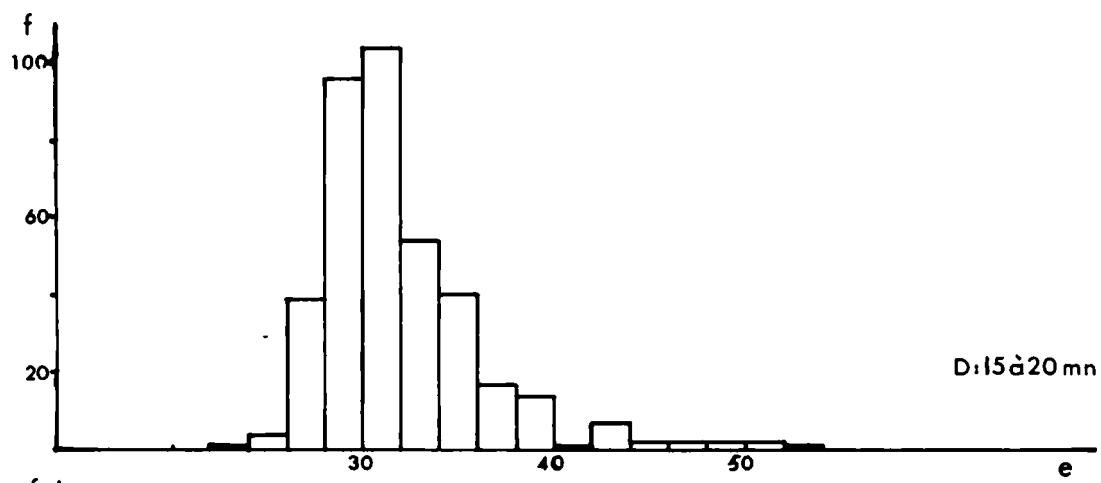
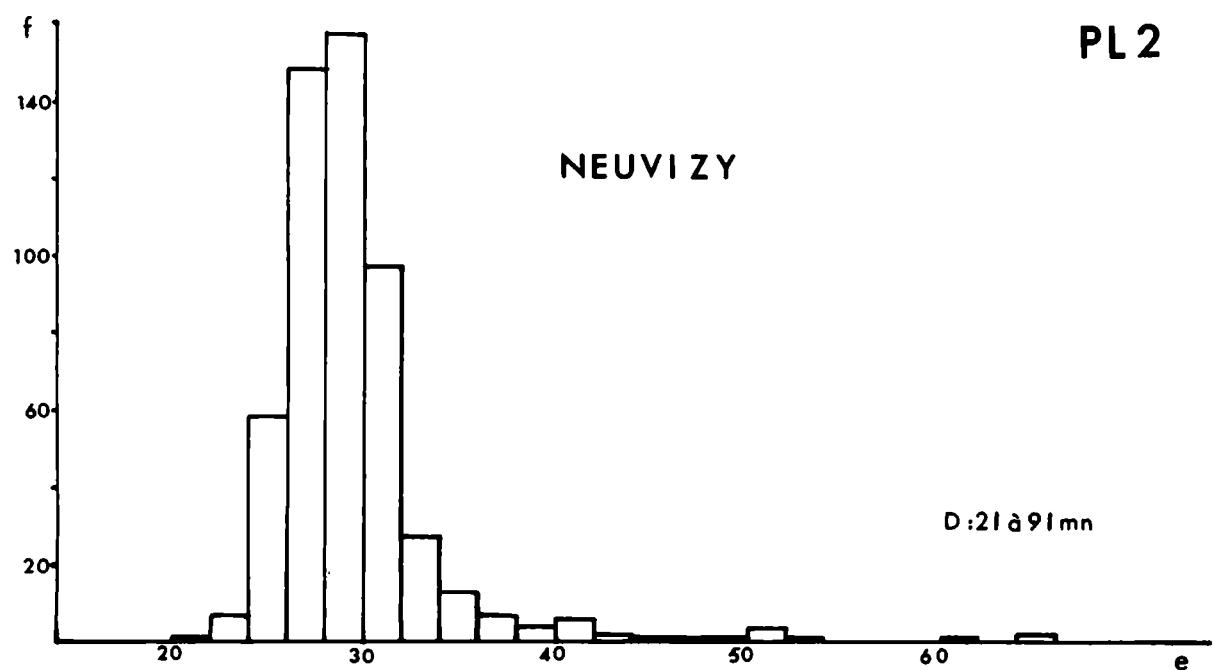


Planche II : explications dans le texte.