Thierry J., 1983. Colloque international CNRS 330:
Modalités, rhytmes et mécanismes de lévolution biologique, Dijon 1982, p. 115-132.

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

Rythme d'évolution des caractères morphologiques chez les Macrocephalitidae (Cephalopoda, Ammonitina, Jurassique moyen)

par

Jacques THIERRY *

Résumé. Les variations dans l'espace et dans le temps des caractères morphologiques de la coquille des Macrocephalitidae, associées à la distribution géographique des taxons de cette famille, permet de diviser leur histoire en trois étapes. La première, s'effectuant exclusivement au Bathonien dans le domaine est-pacifique est caractérisée par une évolution graduelle. La seconde, marquée à son début par une très rapide dispersion dans le domaine téthysien, montre une seconde étape d'évolution graduelle pendant le Callovien inférieur; pour expliquer le passage entre ces deux étapes, il est nécessaire de faire appel à des modalités de spéciation quantique. La troisième étape, precedée par une réduction de la variabilité morphologique et du nombre des espèces, ainsi que par une restriction de l'aire de distribution géographique évoque l'effet « bottleneck »; cette troisième phase s'effectue alors exclusivement dans l'est du domaine téthysien, du Callovien moyen à l'Oxfordien et de nouveau suivant une évolution graduelle.

Abstract. The variation in space and time of morphological characters of Macrocephalitids' shell associated with geographical distribution may be divided into several steps. The first, taking place in east-pacific realm during Bathonien stage, consists in a gradual evolution. The second, separated from the first by a quick spreading of the group into the tethyan realm, shows an other gradual evolution during lower Callovian; to explain the passage between these two steps a quantic speciation is necessary. The third step, prececed by a restriction of morphological variability, number of specimens and geographical distribution evoking « bottleneck effect », consist of an other gradual evolution, taking place in middle-upper Callovian and Oxfordian, only in east tethyan realm.

Introduction

La famille des *Macrocephalitidae* a son origine chez les *Sphaeroceratidae* du Bajocien de la province Est-Pacifique. Son histoire qui s'étend sur un peu plus de 20 M.A., du Bajocien terminal à l'Oxfordien, se déroule en trois étapes au cours desquelles son aire de répartition géographique se déplace (J. Thierry, 1976*a*). La première étape, qui peut être qualifiée d'Est-Pacifique, montre que cette famille apparait au Bajocien; depuis l'Alaska, le Canada et l'Ouest des Etats-Unis d'Amérique, elle s'étend progressivement vers le Sud sur le Mexique et les Andes chiliennes et argentines qu'elle occupe jusqu'à la fin du Callovien inférieur. La seconde étape, dite Téthysienne, voit l'extension brusque et instantanée de cette famille sur toutes les marges de cette aire océanique (de l'Indonésie jusqu'à l'Afrique du Nord via la province Indo-malgache et du Pamir jusqu'en Europe occidentale via le Caucase); cette étape se place entièrement dans le Callovien inférieur. La troisième débute par une réduction brutale de l'aire de répartition et des effectifs; les Macrocephalitidés ne persistent que dans la province indo-malgache du Callovien moyen à l'Oxfordien supérieur.

Les variations morphologiques de la coquille et ces trois étapes, assez bien limitées dans l'espace et dans le temps, ont été utilisées pour distinguer quatre sous-familles au sein des *Macrocephalitidae* (J. Thierry, 1976*b*). Cette option taxinomique est aussi adoptée par J.H. Callomon (1981, p. 147); toutefois, ce dernier, considérant qu'il est parfois très difficile de séparer morphologiquement les derniers *Sphaeroceratinae* du Bajocien terminal des premiers *Macrocephalitinae* du Bathonien basal, préfère grouper toutes ces sous-familles dans une seule famille, les *Sphaeroceratidae*. Une telle position souligne bien les difficultés qui apparaissent au niveau de la position systématique des formes intermédiaires qui possèdent un certain nombre de caractères propres à un taxon tandis que d'autres caractères les rapprochent d'un autre taxon. Elle montre aussi les possibilités multiples de classification suivant les caractères morphologiques utilisés par les auteurs et la valeur systématique qu'ils leur donnent.

Je n'aborderai pas ici la question des *Sphaeroceratidae*. Je voudrais analyser surtout les rapports morphologiques existant entre les quatre taxons *Eurycephalitinae*, *Macrocephalitinae*, *Eucycloceratinae* et *Mayaitinae* actuellement admis et en déduire les modalités qui guident leur évolution. L'observation de la variation dans l'espace et dans le temps des caractères morphologiques servira de base à cette analyse et permettra surtout de discuter les connections existant entre les différents

* Institut des Sciences de la Terre et Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 157, 6, boulevard Gabriel, 21100, Dijon.

taxons du rang espèce et genre composant ces sous-familles.

Il faut enfin préciser que la plupart des espèces de *Macrocephalitidae* présentent au stade adulte un polymorphisme ou un dimorphisme du type macroconque microconque. Les morphes macroconques sont de grande taille et à ornementation évanescente sur la loge d'habitation; les morphes microconques sont de taille plus petite, de morphologie identique aux tours internes des macroconques, mais l'ornementation reste nette jusqu'au péristome.

Variation spatio-temporelle des caractères morphologiques : observations des faits

1. La ligne de suture

Trop souvent délaissé, ce caractère morphologique, peut être abordé chez les formes adultes ou étudié d'un point de vue ontogénique ce qui permet de suivre l'ordre d'apparition des divers lobes et selles. L'ontogenèse de la ligne de suture a été étudiée en détail chez les *Macrocephalitinae* et les *Mayaitinae* (J. Thierry, 1975). Chez les *Eucycloceratinae* et les *Eurycephalitinae* seules des sutures d'adultes ont pu être relevées.

Dans tous les cas on constate : la présence d'un lobe latéral interne U_n aussi bien chez les formes microconques que chez les formes macroconques, une augmentation du nombre des lobes ombilicaux au fur et à mesure qu'on s'élève dans le temps: la suture, radiale chez les formes les plus anciennes, devient ascendante chez les plus récentes (fig. 1).

Les *Eurycephalitinae* montrent au Bathonien supérieur une suture à 8 lobes, en position radiale, dont quatre lobes ombilicaux. La méconnaissance du développement sutural de ces formes andines interdit d'affirmer si le faible découpage observé entre les lobes U_1 et U_4 correspond à un lobe U_3 de petite taille ou à un simple lobule secondaire entaillant la selle entre U_1 et U_4 (fig. 1a).

Pendant tout le Callovien inférieur (environ 3 M.A.), les *Macrocephalitinae* montrent une suture à 9 lobes, dont cinq ombilicaux, disposés radialement (fig. 1b). Les caractères de cette suture sont alors quasi stasigénétiques: d'une part elle conserve toujours sa structure à 9 lobes et d'autre part la longueur relative des différents lobes (notamment E, L et U_2) ne montre pas de changement appréciable. On constate tout au plus que chez les coquilles les plus comprimées (genre *Macrocephalites*) les selles et les lobes sont un peu plus longs, un peu moins larges et plus profondément subdivisés secondairement. Les lobes sont nettement moins profonds et plus larges chez les formes déprimées (genre *Kamptokephalites*). Cet élargissement n'est peut être qu'une simple conséquence morphologique due à la forme de la section qui lorsqu'elle est comprimée conduit à des flancs plats où à peine bombés.

Une nouvelle disposition apparaît au Callovien moyen et supérieur avec les *Eucycloceratinae* qui conservent toutefois une structure à 9 lobes (fig. 1c) les éléments peu profonds et moyennement découpés, sont disposés légèrement ou nettement en position ascendante. Ce caractère mis à part, les différences avec les *Macrocephalitinae* restent très faibles.

Avec les *Mayaitinae* de l'Oxfordien, la disposition ascendante s'accentue (fig. 1d) fortement en même temps qu'apparaissent un ou deux lobes ombilicaux supplémentaires : leur nombre atteint alors 6 (ou 7) et la ligne

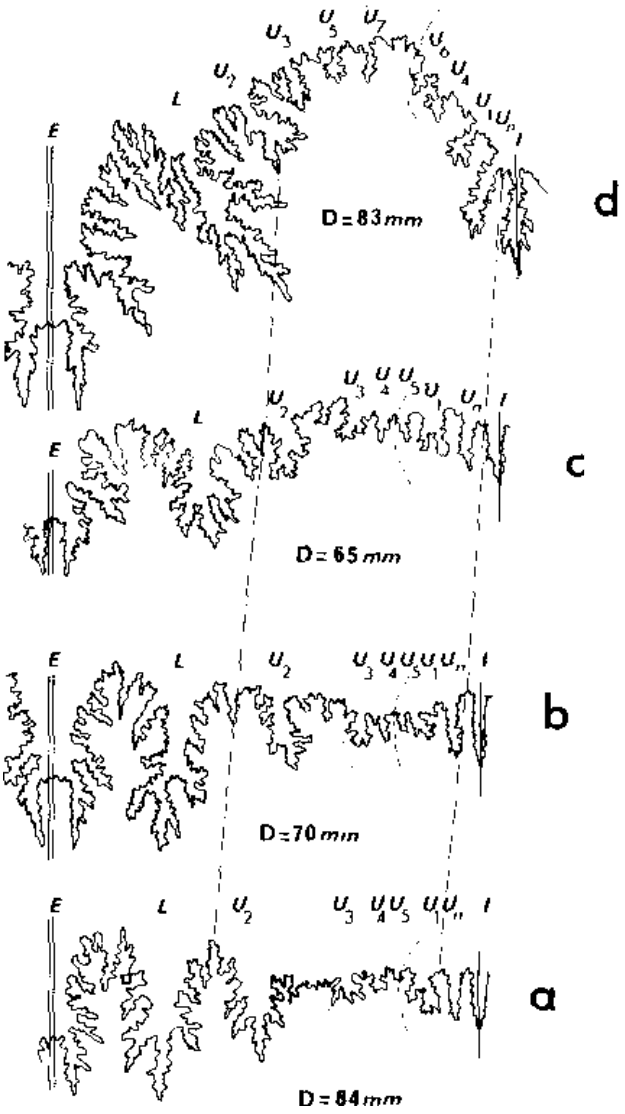

FIG. 1. – Variation du nombre de lobes ombilicaux et disposition générale des éléments de la ligne de suture adulte chez les diverses sous-familles de *Macrocephalitidae*. a : *Eurycephalites steinmanni* (Spath), Bathonien moyen et supérieur, Chili. b : *Macrocephalites macrocephalus* (Schlotheim), Callovien inférieur, Espagne. c : *Eucycloceras eucyclum* (Waagen), Callovien moyen et supérieur, Madagascar. d : *Epimayaites lemoinei* Spath, Oxfordien inférieur et moyen, Madagascar.

E : lobe ventral, L : lobe latéral, U_1, U_2, U_3... lobes ombilicaux, U_n : lobe latéral interne; I : lobe dorsal. Le diamètre au niveau duquel a été relevée la ligne de suture correspond à la fin du phragmocône. Le double trait matérialise le bord ventral: le trait simple, le bord dorsal. Le trait pointillé marque le rebord ombilical. Le trait tireté indique la soudure ombilicale: entre elle et le bord dorsal s'étend la portion masquée de la ligne de suture.

de suture passe ainsi à un total de 10 (à 11) lobes (J. Thierry, 1975).

Le nombre de lobes d'une ligne de suture est une variable semi-quantitative qui ne peut se modifier que par adjonction ou suppression d'une unité. C'est ce que nous observons depuis le Bathonien jusqu'à l'Oxfordien avec une augmentation progressive de 8 ou 9 lobes à 10 ou 11 lobes; le passage d'une disposition radiale à une disposition ascendante conduit à la création d'un véritable lobe suspensif, disposé cependant à l'inverse de celui des *Perisphinctaceae*. La finalité serait toutefois la même : une meilleure adaptation à la vie en eaux profondes (H. Tintant *et al.*, 1982). La variation dans le temps de ce caractère discontinu ne peut donc se faire que par sauts successifs, suivant une modalité de type quantique.

2. *L'ornementation*

Elle reste très simple chez l'ensemble des Macrocephalitidae qui montrent tous des côtes primaires légèrement flexueuses, droites ou proverses qui se bi- ou se trifurquent vers le tiers ou la moitié des flancs; entre ces dernières viennent se placer des côtes intercalaires. Ces côtes secondaires passent sans interruption sur le bord ventral. Il n'y a jamais de tubercules ou de constrictions; l'ornementation persiste jusque sur la loge d'habitation des formes microconques, et disparaît totalement sur celle des formes macroconques.

L'ornementation des stades initiaux du développement ontogénique montre que la loi de récapitulation ou palingenèse intervient; le jeune (tour interne) conserve des caractères ancestraux (côtes flexueuses) et les caractères nouveaux (côtes droites puis côtes proverses) apparaissent sur la loge d'habitation ou la fin du phragmocône. Au cours de l'évolution des lignées, les caractères nouveaux remontent progressivement vers les stades jeunes dans les taxons successifs suivant une orientation centripète. Cette tendance évolutive est particulièrement nette chez les espèces du genre *Macrocephalites* (fig. 2)

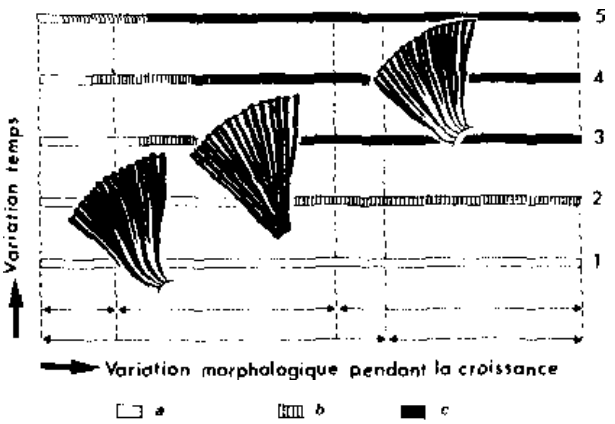

FIG. 2. – Schématisation de l'évolution palingénétique de la forme des côtes ornant la coquille chez cinq espèces consécutives *dans le temps (Callovien inférieur) du genre Macrocephalites*. Les caractères nouveaux, côtes droites (b) puis côtes proverses (c) apparaissent de plus en plus tôt au cours de l'ontogenèse et remplacent les côtes flexueuses (a). 1 à 5, espèces successives.

ou dans le genre *Kamptokephalites*. Elle s'observe toujours quelles que soient les séries observées et montre sans doute une réponse morphologique à une pression de sélection constante et orientée.

Quant au nombre de côtes, son évolution est de type anagénétique. Une variation lente et progressive au cours du temps peut être observée dans tous les taxons définis; cette variation n'est pas unidirectionnelle, elle peut montrer des retours en arrière. Chez *Eurycephalites* du Bathonien supérieur le nombre de côtes est moyen voir faible par rapport à *Macrocephalites* ou *Kamptokephalites* du Callovien inférieur où il peut être très élevé; chez *Eucycloceras* du Callovien moyen, ce nombre redevient moyen pour croître à nouveau chez *Mayaites* et *Epimayaites* de l'Oxfordien. Ce nombre de côtes est aussi en rapport avec leur finesse ou leur robustesse. Les taxons à côtes fines en ont un grand nombre, ceux à côtes grossières et massives en ont un petit nombre. Cette dualité d'ornementation se retrouve dans tous les taxons mais dans beaucoup de cas les deux morphologies ne sont pas toujours très nettement tranchées et il existe des intermédiaires qu'il est très difficile de classer.

Dans l'état actuel de nos connaissances, associée aux caractères dimensionnels dont on parlera plus loin, l'ornementation est utilisée pour séparer les genres ou les espèces. Ce caractère étant fortement variable dans l'espace (entre les dèmes isochrones rapportés à une même espèce) et dans le temps (entre transiants successifs ou sous-espèces chronologiques) son emploi est subordonné à l'utilisation de méthodes statistiques permettant d'apprécier le degré de similitude ou de différence décelé entre divers taxons. Les modifications dans le temps de cette variable (fig. 4 et 5) ont été suivies avec précision dans plusieurs coupes continues au Portugal et en Espagne pendant toute la durée du Callovien inférieur (J. Thierry, 1978).

3. *La taille de l'adulte*

Tant chez les formes macroconques que chez les formes microconques, la taille de l'adulte a tendance à croître au fur et à mesure qu'on s'élève dans le temps. Cette tendance semble d'ailleurs constante chez l'ensemble des *Macrocephalitidae* (fig. 3).

Chez les *Eurycephalitinae* du Bathonien moyen et supérieur, les morphes macroconques ont une coquille adulte qui atteint 120 à 140 mm de diamètre; les microconques voisinent entre 60 à 80 mm. Chez les *Macrocephalitinae* du Callovien inférieur on observe des phases d'augmentation brutale, des arrêts, voire même de légères décroissances immédiatement suivies d'une nouvelle augmentation. Enfin une très nette divergence existe aussi entre les rapports de taille des microconques et macroconques des deux genres de *Macrocephalitinae* : le diamètre des macroconques du genre *Macrocephalites* (180 à 300 mm) est généralement deux à deux fois et demi celui des microconques (80 à 120 mm); chez *Kamptokephalites* le macroconque (280 à 460 mm) peut être jusqu'à quatre fois plus grand que le microconque (100 à 150 mm).

Avec les *Eucycloceratinae* du Callovien moyen et supérieur indo-malgache il y a une brusque diminution

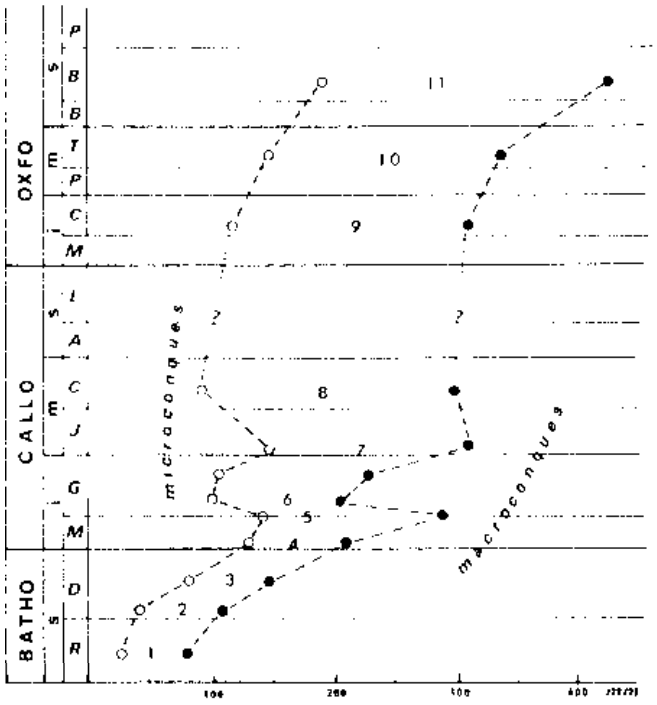

FIG. 3 – Variation de la moyenne de la taille adulte chez différentes espèces de *Macrocephalitidae* du Bathonien supérieur à l'Oxfordien moyen. 1 à 11 espèces successives; en abscisse diamètre moyen chez les couples dimorphes microconque-macroconque; en ordonnée biozonation des étages.

de la taille; celle-ci revient pratiquement à ce qu'elle était chez les formes du Callovien inférieur. Puis, de nouveau la taille augmente chez les *Mayaitinae* pour atteindre et dépasser en moyenne ce qu'elle était chez les plus grands *Macrocephalitinae* du Callovien inférieur.

Ces variations de la taille adulte des coquilles peuvent être comparées à celles observées chez d'autres ammonites (H. Tintant, 1980, D.M. Raup et R.E. Crick, 1981).

Chez les *Macrocephalitidae* ce caractère de la taille de l'adulte est utilisé pour distinguer entre eux les transiants d'une chrono-espèce (J. Thierry, 1978); mais comme pour l'ornementation, son utilisation reste liée à une définition statistique de sa variabilité qui est assez importante.

A l'image du nombre de côtes, la variation de la taille obéit à des modalités anagénétiques avec souvent des retours en arrière démentant catégoriquement que si l'accroissement de taille (ou loi de Depéret) est une modalité fréquente elle n'est pas obligatoire et que le cas inverse est très souvent réalisé (H. Tintant, 1982). De telles variations progressives, soit dans le sens d'une augmentation, soit dans le sens d'une diminution, sont sans doute la traduction d'une pression de sélection plus ou moins importante. Chez les *Macrocephalitidae*, il est intéressant de souligner que les diminutions de taille, correspondent aux périodes d'expansion maximum et d'abondance des taxons considérés.

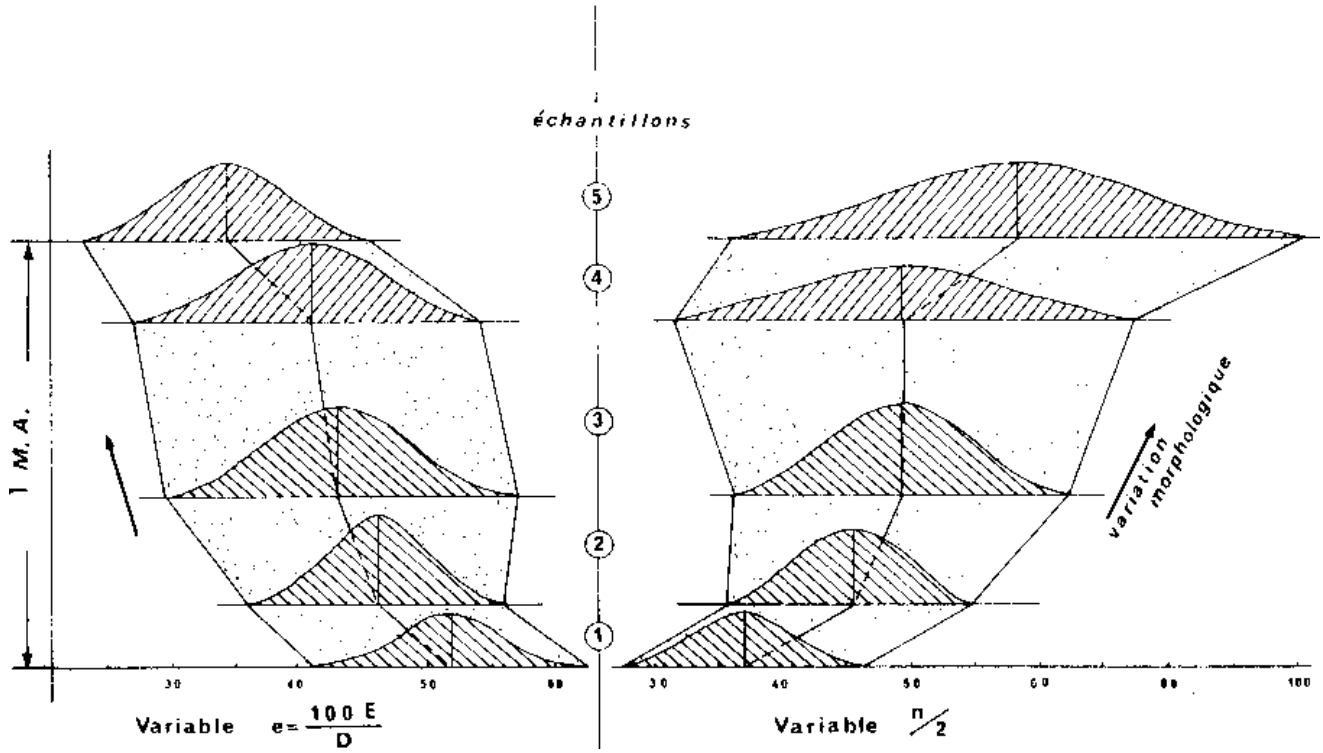

FIG. 4. – Variations morphologiques en fonction du temps entre cinq chronodèmes successifs du genre *Macrocephalites* pour le variables du rapport de l'épaisseur du tour au diamètre de la coquille (E/D) et le nombre de côtes externes par demi tour (n/2 Callovien inférieur du Cap Mondego (Portugal). Les cinq chronodèmes, d'effectif différent sont placés dans leur position exacte su la coupe dont l'épaisseur totale est d'environ 75 m. Les deux biozones de base du Callovien sont présentes; leur durée équivaut environ 1 million d'années.

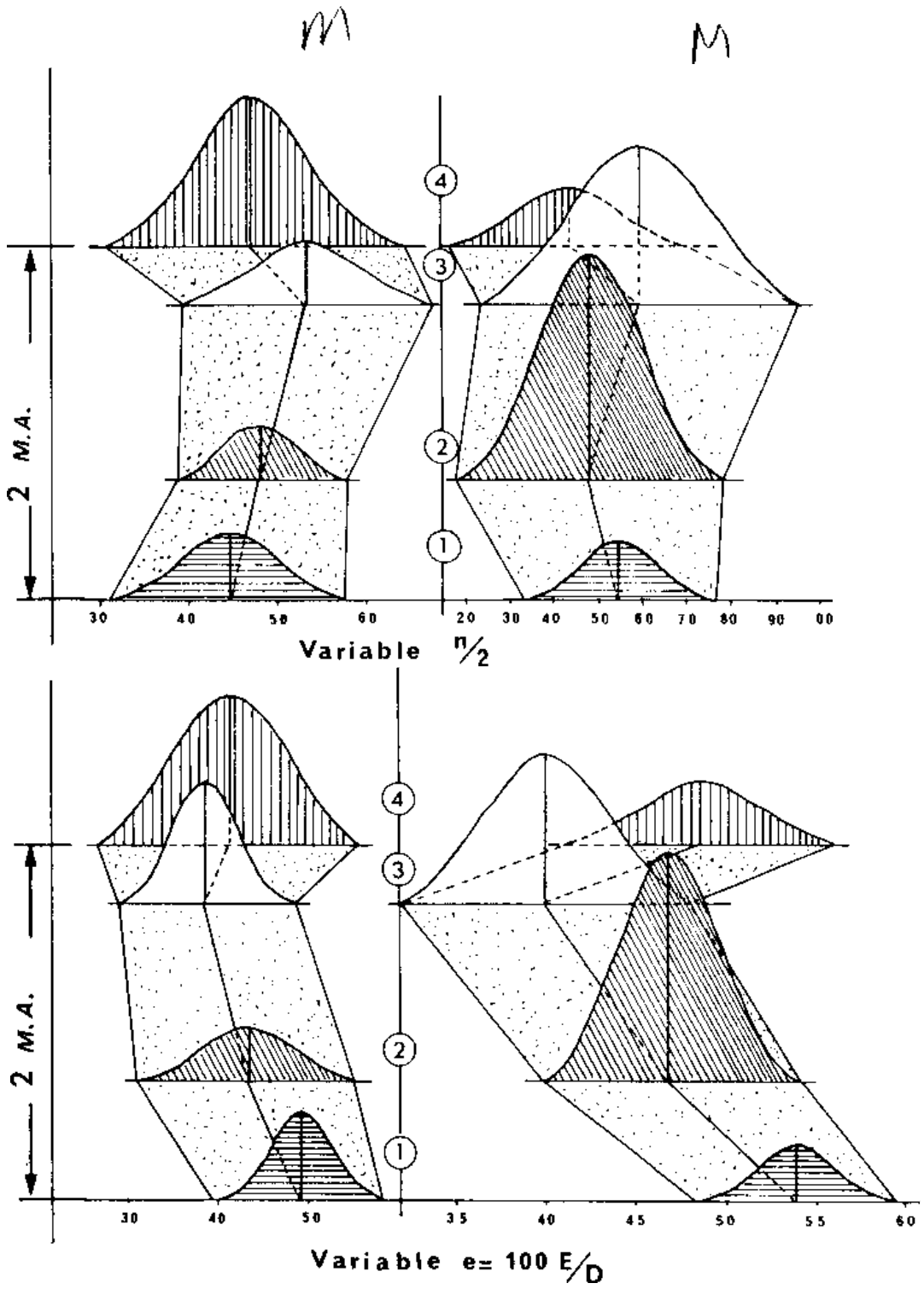

FIG. 5. – Variations morphologiques en fonction du temps entre quatre chronodèmes successifs du genre *Macrocephalites* pour les variables E/D et n/2. Callovien inférieur d'Ariño, Espagne. A gauche sont placés les morphes microconques et à droite les morphes macroconques. Les quatre chronodèmes sont récoltés dans une coupe condensée (5 m), dans quatre niveaux différents. Les trois biozones de base du Callovien sont présentes et leur durée équivaut à environ 2 M.A.

4. Les variations dimensionnelles

Un certain nombre de dimensions sont désormais classiquement relevées sur les coquilles d'ammonites : diamètre (D), hauteur de tour (H) épaisseur du tour (E), largeur de l'ombilic (O). Chacune de ces variables est classiquement rapportée à la taille (diamètre) afin de minimiser les effets de la croissance. Les rapports ainsi obtenus (h = hauteur du tour/diamètre; E/H = épaisseur/hauteur) se modifient graduellement avec le temps dans une direction donnée avec parfois des retours en arrière. Ces variations dans le temps peuvent être suivies avec une grande précision lorsqu'on dispose de séries fossilifères continues en un seul lieu (même coupe géologique); elles ont été suivies par exemple chez le genre *Macrocephalites* dans tout le Callovien inférieur (pen-

dant environ 2 M.A.) du Cap Mondego au Portugal (fig. 4), d'Arino en Espagne (fig. 5). Chaque variable se modifie de façon plus ou moins rapide : h et o sont très lentes, et E/H un peu plus rapides. A aucun moment pourtant il n'y a stasigenèse (absence de modification) puisqu'il y a toujours un, plusieurs ou la totalité des caractères de la coquille qui changent, mais il n'y a pas non plus de tachygenèse (accélération et apparition instantanée de type nouveau), puisqu'entre les dèmes successifs dans le temps, un certain nombre d'individus de l'un rappellent la morphologie de celui qui le précède, tandis qu'un certain nombre d'autres annoncent celui qui le suit.

Encore plus que pour les autres caractères morphologiques les proportions relatives entre dimensions de la coquille montrent une variabilité très importante nécessitant obligatoirement l'emploi des méthodes statistiques. De telles variables permettent toutefois de distinguer les transitions d'une même chrono-espèce ou des sous-espèces géographiques (J. Thierry, 1978).

Une dernière remarque doit être faite sur la variation ontogénique et la variation dans le temps de la forme de la section des tours de spire (en liaison avec les variables E et H) et la largeur de l'ombilic (O) : pour les Macrocéphalitidés calloviens elles suivent une modalité paligenétique. Les tours internes conservent toujours une section déprimée ou arrondie tandis que la loge d'habitation et la fin du phragmocône sont de plus en plus comprimés, ceci en position de plus en plus interne sur le phragmocône depuis les tavons les plus anciens jusqu'aux plus récents (fig. 6). Pour l'ombilic, on constate que celui-ci a tendance à se refermer de plus en plus tôt au cours de la croissance quand on s'élève dans une série stratigraphique.

Cette modalité se retrouve aussi et pour les mêmes caractères chez les *Eurycephalitinae* bathoniens et chez les *Mayaitinae* oxfordiens. Toutefois, on peut constater dans tous les cas examinés des périodes de tendance à l'inversion ou à l'arrêt du phénomène paligénétique.

Interprétation

1. Les points remarquables dans l'histoire des Macrocephalitidés

Un premier est illustré par le passage entre les *Eurycephalitinae* du Bathonien supérieur du domaine sud pacifique et les *Macrocephalitinae* du domaine téthysien au Callovien. *Eurycephalites steinmanni* Spath 1928 du Bathonien terminal Callovien basal (et son probable microconque décrit par Burckhardt sous les noms de « *Macrocephalites* » *andinus*, « *M.* » *araucanus*, « *M.* » *noetlingi* diffère du premier *Macrocephalitinae* téthysien (*Macrocephalites subtrapezinus* Waagen, 1875) du Callovien basal de Madagascar et d'Europe occidentale, par un doublement de la taille adulte et l'apparition d'un lobe ombilical supplémentaire dans la suture; aucun intermédiaire n'existe. On peut alors évoquer ici une modalité évolutive de type quantique correspondant à l'apparition soudaine (à l'échelle où le paléontologiste travaille, c'est-à-dire environ à 0,3 M.A. près) d'une morphologie nouvelle liée à la dispersion instantanée (toujours à l'échelle du paléontologiste) sur une nouvelle aire géographique préalablement non occupée par ce groupe. De nouvelles niches écologiques sont ouvertes dans le domaine téthysien à la suite d'une transgression généralisée qui débute avec l'étage Callovien. Il s'agit d'une spéciation allopatrique avec persistance de la lignée souche pendant le Callovien inférieur puisque les *Eurycephalitinae* se maintiennent dans les Andes (fig. 1) durant ce sous-étage.

Un deuxième point remarquable se place dans le Callovien moyen où les *Macrocephalitinae*, disparaissant totalement du domaine ouest-téthysien, ne persistent que dans le domaine est-téthysien (province indo-malgache). Dans cette aire restreinte ils sont suivis par les *Mayaitinae* qui en diffèrent peu (la validité de cette sous-famille est d'ailleurs mise en cause par J.H. Callomon, 1981, p. 146). Cette restriction géographique s'accompagne d'une restriction d'effectifs : dans les gisements malgaches où pullulent les *Macrocephalitinae*, les *Eucycloceratinae* se réduisent à quelques unités. Nous sommes très certainement ici en présence du phénomène décrit par S.M. Stanley (1978) sous le nom de « bottleneck effect ». Au Callovien moyen et supérieur (?) seules subsistent quelques espèces qui conduisent à une extinction presque totale. Durant cette période la grande variabilité morphologique, qui existait chez les *Macrocephalitinae* du Callovien inférieur, est considérablement réduite à tel point que seule la morphologie à côtes fines et tours comprimés subsiste, la morphologie à côtes fortes et tours déprimés est inconnue. Elle réapparaîtra à l'Oxfordien moyen (aucune preuve indéniable n'est encore apportée de l'existence de l'Oxfordien inférieur dans la province indo-malgache) avec les *Mayaitinae*. L'explosion de la variabilité à cette époque est telle que toutes les morphologies des coquilles de *Mayaitinae* rappellent celles de leurs ancêtres *Macrocephalitinae*. Seule la ligne de suture permet de les différencier et ces deux groupes ont longtemps été considérés comme homéomorphes.

Ces points particuliers de l'évolution des *Macrocephalitidae* sont précédés ou suivis de périodes où les processus anagénétiques sont la règle générale. Habituellement considérés comme très lents, ces processus n'ont pour certains auteurs qu'une faible valeur évolutive (N. Eldredge et S.J. Gould, 1972). Ils se situeraient au niveau de la microévolution et les faibles variations morphologiques observées ne seraient que la traduction des variations du pool génétique (petites mutations) en réponse sans doute à des variations du milieu : la recherche perpétuelle d'un équilibre. Il est en effet certain que pour la lignée des *Macrocephalitinae* du Callovien par exemple, on a une impression de grande stabilité. Il n'en est pas moins vrai aussi que dans cette lignée, dont l'histoire se déroule sur à peu près trois millions d'années, il a été possible de distinguer dans le genre *Macrocephalites* quatre espèces polytypiques et polymorphes qui se succèdent dans les six premières sous-zones du Callovien (J. Thierry, 1978); pour le genre *Kamptokephalites* on peut reconnaître sept espèces, elles aussi polytypiques et polymorphes. Le polytypisme qui se manifeste parallèlement dans les deux lignées *Macrocephalites-Kamptokephalites* est aussi de type allopatrique

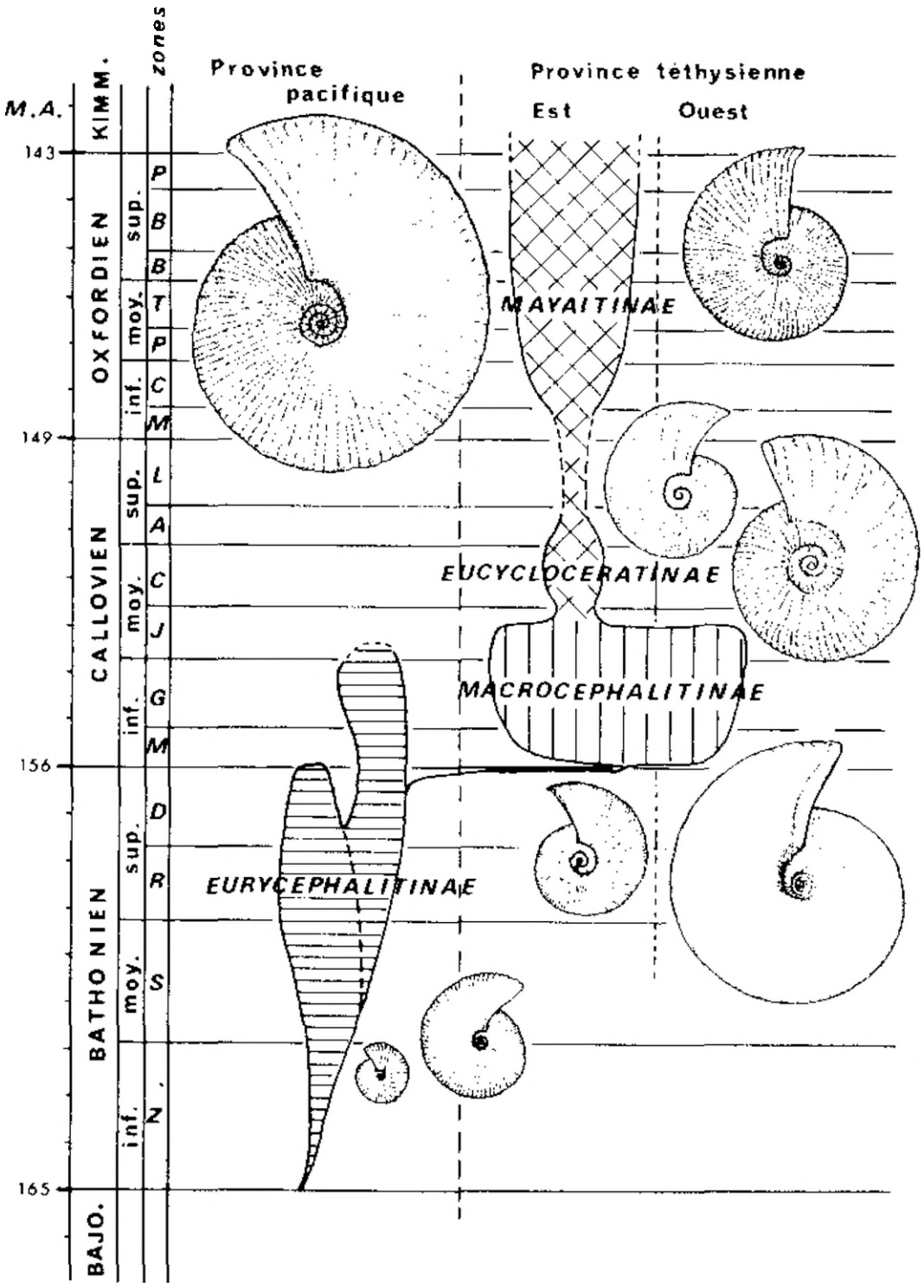

FIG. 6. – Schéma d'ensemble de la distribution et de la filiation dans l'espace et dans le temps des quatre sous-familles de *Macrocephalitidae*. La morphologie moyenne des dimorphes microconques et macroconques de chacune d'elles est représentée.

les espèces de l'Europe occidentale et celles du domaine indo-malgache occupent les deux extrémités de l'aire de répartition: elles divergent très lentement et se distinguent essentiellement par le nombre de côtes, l'épaisseur de la section et la taille de l'adulte.

2. La notion d'espèce en paléontologie des Ammonites

Une dernière remarque s'impose concernant la notion d'espèce du paléontologiste et les options taxinomiques qui en découlent : regroupement en genres, familles, etc. Le fait d'appeler « espèces » les stades successifs d'une lignée anagénétique où il n'existe aucune coupure, aucune discontinuité apparente est actuellement fortement critiqué. Seule une appréciation statistique permet de placer arbitrairement des limites (H. Tintant, 1980). Il ne faut pas oublier que ces « espèces », qui pourraient être considérées comme instantanées et qui correspondent à un ou plusieurs démes

isochrones, sont la plupart du temps placées à un niveau *intraspecifique (transiants, diachrons, sous-espèces chronologiques)* et qu'elles sont rassemblées dans une entité plus grande, la chrono-espèce. C'est ce que j'ai réalisé chez les *Macrocephalitinae* calloviens (J. Thierry, 1978); dans une telle optique il est aussi possible d'associer ces « espèces » dans un même « genre », sans bouleverser la nomenclature. Il ne faut pas oublier qu'une extension abusive dans le temps de la notion d'espèce biologique aurait pour conséquence de masquer ses variations et interdirait toute utilisation biostratigraphique. Or, dans beaucoup de cas (H. Tintant, 1963; J. Thierry, 1978) la reconnaissance de l'un des stades successifs d'une chrono-espèce permet une datation avec une très grande précision. L'idéal serait, car tout le problème est là, de trouver au niveau de la nomenclature, une solution permettant de caractériser aussi bien une espèce biologique (à un instant donné, c'est-à-dire actuelle) qu'une espèce paléontologique (extension dans le temps)! Sous prétexte des règles strictes de la nomenclature, il serait dommage de perdre toute l'information concernant la variabilité de l'espèce aussi bien dans l'espace que dans le temps.

Conclusions

Les variations dans l'espace et dans le temps des *caractères morphologiques de la coquille des Macrocephalitidae* montrent donc une série d'étapes caractérisées par des rythmes différents. Après une variation graduelle pendant tout le Bathonien du domaine est-pacifique, une phase évolutive de type quantique étend à la fois la variabilité morphologique et l'aire de distribution du groupe; l'apparition brutale de caractères nouveaux dans la ligne de suture, l'ornementation, la taille et les dimensions des coquilles adultes soulignent l'importance de cette étape évolutive. Au Callovien inférieur une nouvelle phase d'évolution graduelle qui se déroule dans *le domaine téthysien montre une certaine stabilité* accompagnée d'une grande variabilité morphologique. Au Callovien moyen cette variabilité se réduit considérablement conjointement avec l'aire de distribution du groupe, puis se diversifie à nouveau à l'Oxfordien dans le seul domaine est téthysien.

Les options taxinomiques adoptées pour décrire et classer les stades successifs de cette évolution résultent d'un choix sans doute critiquable parce qu'il n'est peut être pas toujours en accord notamment avec la conception biologique de l'espèce actuelle. Devons-nous perdre *tous les renseignements fournis par la description* des variations morphologiques d'un être vivant dans l'espace et dans le temps sous prétexte d'une nomenclature rigide et fermée? Devons-nous masquer les possibilités d'utilisation biostratigraphique fournies par les stades évolutifs d'une lignée anagénétique? Devons-nous écarter les possibilités d'utilisation future en paléobiogéographie des variations morphologiques dans l'espace?

Actuellement, l'emploi de la chrono-espèce (extension dans le temps de la notion d'espèce biologique) et de ses subdivisions (transiants, diachrons...) est une solution élégante qui répond aux soucis du paléontologiste et permet l'application des résultats à la biostratigraphie. Elle laisse intacte la description de la variabilité dans le temps; la variabilité dans l'espace reste toujours possible par l'utilisation des sous-espèces géographiques, des morphes ou des variants.

Bibliographie

DONOVAN D.T., CALLOMON J.H., HOWARTH M.K. (1981). – Classification of the Jurassic Ammonitina in « The Ammonoidea », M.R. House, J.R. Senior edit. *Syst. Assoc. Spec.*, vol. 18, p. 101-174, 4 fig.

ELDREDGE N., GOULD S.J. (1972). – Punctuated Equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In « *Models in Paleobiology* », Schopf T.J.M. Edit., p. 82-115. Freeman and Cooper and Co: San Francisco, California.

RAUP D.M., CRICK R.E. (1981). – Evolution of single characters in the Jurassic ammonite *Kosmoceras*. *Paleobiology*, vol. 7, n° 2, p. 200-215, 5 fig., 5 tabl.

STANLEY S.M. (1978). – Chronospecies longevities, the origin of genera, and the punctuational model of evolution. *Paleobiology*, vol. 4, n° 1, p. 26-40, 3 fig.

THIERRY J. (1975). – Ontogenèse de la ligne de suture et origine des *Mayaitidae* Spath 1928 (Ammonitina, *Stephanocerataceae*) de l'Oxfordien moyen de la province indo-malgache. *C.R.A.S.*, Paris, t. 280, p. 1543-1546, 1 fig.

THIERRY J. (1976a). – Paléobiogéographie de quelques *Stephanocerataceae* (Ammonitina) du Jurassique moyen et supérieur : une confrontation avec la théorie mobiliste. *Geobios*, t. 9, p. 291-331, 9 fig.

THIERRY J. (1976b). – Essai de Taxonomie et de Phylogenie de la famille des *Macrocephalitidae* (*Ammonitina, Stephanocerataceae*): Jurassique moyen). 4e *R.A.S.T.*, Paris, p. 375. S.G.F. édit.

THIERRY J. (1978). – Le genre Macrocephalites au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). *Mem. Geol. Univ. Dijon*, vol. 4, 490 p., 175 fig., 36 pl.

TINTANT H. (1963). – Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. 500 p., 92 fig., 58 pl., P.U.F., Paris.

TINTANT H. (1980). – Problématique de l'espèce en paléozoologie. in « Les problèmes de l'espèce dans le règne animal », t. III. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, n° 40, p. 321-372, 14 fig., 7 pl.

TINTANT H. (1982). – La paléontologie explique-t-elle l'Evolution ? (sous presse).

TINTANT H., MARCHAND D., MOUTERDE R. (1982). – L'évolution des Ammonoïdés au Jurassique en relation avec le milieu marin. *Bull. Soc. geol. Fr.* (à paraître).