

LE POLYMORPHISME INTRASPECIFIQUE EN PALEONTOLOGIE (EXEMPLES PRIS CHEZ LES AMMONITES)

par Henri Tintant *

RESUME

La question du polymorphisme intraspécifique, très étudiée par les zoologistes, ne se pose en Paléontologie que depuis l'introduction de la Systématique des populations.

Sa forme la plus fréquente est celle du dimorphisme sexuel, observé particulièrement chez les Ammonites, où il se manifeste de façon plus ou moins accentuée suivant les groupes.

Mais il semble exister également chez ces fossiles un polymorphisme non sexuel se traduisant pas la juxtaposition dans les mêmes gisements de formes morphologiquement très proches, mais séparées par un ou plusieurs caractères distincts. Des exemples d'un tel polymorphisme sont suggérés chez les *Kosmoceras* (formes avec ou sans tubercules latéraux), et chez les *Graphoceratidés* (dimorphisme de taille de la forme macroconque).

Chez les *Dactylioceratidés*, la coexistence de formes à tours internes épais et tuberculés, et de formes à tours internes comprimés et non tuberculés, pourrait s'expliquer par ce phénomène.

Les conséquences taxinomiques et évolutives du polymorphisme sont examinées.

INTRASPECIFIC POLYMORPHISM IN PALEONTOLOGY (EXAMPLES IN AMMONITES)

SUMMARY

The intraspecific polymorphism problem, which is very much studied by Zoologists, has existed in Paleontology only since the introduction of the Populations's Systematics concept.

Its more frequent pattern is sexual dimorphism, specially well studied in Ammonites, where its manifestation in more or less strongly felt depending on taxa.

A non-sexual polymorphism seems also to occur in this group, as shown by the juxtaposition in the same locality of morphologically very similar shells, distinguished by one or more distinct characters.

* Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, et Centre de Paléogéographie et de Paléobiologie évolutives, associé au C.N.R.S.
n° 157, 6, bd. Gabriel, 21000 Dijon.

Examples of such a polymorphism are suggested in *Kosmoceras* (shells with or without lateral tubercles), and in *Graphoceratidae* (size dimorphism by the macroconchs). In *Dactylioceratidae*, such an intraspecific polymorphism could explain the coexistence of shells with depressed and tuberculate inner whorls and of shells with compressed, non tuberculate inner whorls.

Taxonomic and evolutive consequences of the polymorphism are reviewed.

Introduction

Le développement des travaux entrepris récemment sur la structure et la nature de l'espèce dans le règne animal, a mis en évidence de grandes variations dans la composition de ce taxon fondamental, et montré la fréquence du polymorphisme.

Une espèce est dite polymorphe lorsqu'elle montre l'existence de plusieurs formes distinctes au sein d'une même population interféconde. Ces formes, plus ou moins discontinues, sont appelées "morphes" ou "morphotypes".

Il ne faut pas confondre polymorphisme et polytypisme ; ce dernier terme correspond à une espèce constituée de plusieurs populations distinctes, mais interfécondes (sous-espèces géographiques par exemple). A l'espèce polymorphe s'oppose plutôt le cas classique de l'espèce monomorphe, c'est-à-dire de l'espèce présentant dans ses populations un type moyen unique, autour duquel les individus fluctuent avec une variabilité, plus ou moins grande suivant les cas, mais toujours continue.

En conséquence, les zoologistes ont tendance à limiter le polymorphisme aux variations discontinues des caractères qualitatifs, dues à des gènes monofactoriels (ou oligofactoriels), comme dans le cas du polychromatisme, et à l'opposer aux phénomènes de variation continue des caractères quantitatifs à déterminisme multifactoriel ou polygénique.

Cette distinction, valable dans les cas extrêmes, ne doit cependant pas être interprétée de façon trop rigoureuse. D'une part, il y a passage continu entre ces deux types de variations : souvent, nous observons des intermédiaires entre les morphes, qui apparaissent alors sur les diagrammes de variation, comme de simples "maximums de densité", reliés par des intermédiaires moins fréquents, mais indiscutables (fig. 1).

D'autre part, certains polymorphismes parfaitement discontinus peuvent porter sur des caractères quantitatifs. Tel est le cas, par exemple, pour la forme la plus fréquente de ce phénomène qu'est le dimorphisme sexuel.

Sans doute, dans ces cas, l'analyse du phénomène est-elle plus difficile et la mise en évidence de leur déterminisme plus délicate, nécessitant tout l'arsenal des méthodes biométriques. Le phénomène n'en est pas moins important.

Les études récentes des zoologues ont mis en lumière la fréquence et l'importance de ce polymorphisme, auquel la Société Zoologique de France a consacré récemment une séance spécialisée et un mémoire d'un grand intérêt.

Des exemples de polymorphisme peuvent être cités dans presque tous les groupes d'animaux (Ch. Bocquet, 1974), mais c'est surtout chez les Crustacés (grâce aux travaux de G. Teissier et de ses élèves) et chez les Gastropodes (travaux de M. Lamotte, G. Ford, G. Sacchi) que les études sur le polymorphisme et son déterminisme génétique ont été particulièrement poussées. Il n'est pas dans mes intentions de développer ces aspects - pour lesquel le lecteur intéressé se reportera avec fruit au Mémoire précédemment cité de la Société Zoologique de France - mais de voir en quelle mesure la notion de polymorphisme intraspécifique peut trouver son application en Paléontologie.

Le polymorphisme en Paléontologie

Dans l'optique typologique, qui a longtemps dominé les études paléontologiques, où chaque phénomène était décrit et nommé comme une espèce distincte, le problème du polymorphisme ne se posait évidemment pas. Par la suite, l'application de la Systématique des populations en Paléontologie a souvent conduit à prendre comme critère spécifique l'homogénéité de la distribution. Lorsque celle-ci montre une allure unimodale, correspondant à un modèle simple, on admet généralement que cette distribution représente une espèce unique. Lorsqu'au contraire on observe au sein d'un échantillon des discontinuités bien nettes pour certains caractères, on a souvent tendance à considérer les éléments ainsi distingués comme autant d'espèces propres. Mais une telle position reviendrait à admettre comme une règle absolue la monomorphie des espèces fossiles.

Depuis longtemps, cependant, l'idée du Polymorphisme s'est introduite en Paléontologie, tout d'abord par le biais du dimorphisme sexuel. L'évidence de ce phénomène dans les formes actuelles devait incliner les paléontologues à le reconnaître parmi les formes fossiles, et de nombreux travaux lui ont été consacrés (voir notamment le Symposium de l'Union Paléontologique Internationale consacré à ce sujet, et édité par G. Westermann, 1969).

La reconnaissance de ce type de polymorphisme est évidemment plus aisée dans les groupes ayant des représentants actuels (par exemple chez les Gastropodes, cf. Ambroise et Geyssant, 1974) que dans les formes exclusivement fossiles comme les Ammonites. Mais, malgré les difficultés réelles qu'il pose, ce phénomène est généralement bien admis actuellement. Ce n'est que beaucoup plus récemment que la possibilité d'un polymorphisme stable, non sexuel, a été envisagée.

Plusieurs exemples, pris dans le groupe des Ammonites, vont me permettre d'exposer quelques problèmes liés au polymorphisme, et de montrer comment ce phénomène peut être mis en évidence dans ce groupe.

Le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés

Suggérée dès le début du 19ème siècle, notamment par A. d'Orbigny (1840, p. 375) qui envisage chez certains Ammonites crétacées un tel dimorphisme portant sur la forme plus ou moins comprimée de la section, l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel a été clairement formulée par Munier-Chalmas (1892).

Accueillie d'abord avec faveur, puis vivement critiquée en raison de sa constitution de "couples" mal formés, cette conception a été reprise récemment de façon beaucoup plus précise, à partir d'exemples bien analysés, par de nombreux auteurs (Callomon, 1963; Makowski, 1962; Westermann, 1964, etc.) dans des groupes très variés d'Ammonites surtout jurassiques, mais aussi crétacées. Ce polymorphisme se traduit en réalité de façon assez différente suivant les genres.

1. Dans les exemples les plus typiques, le dimorphisme est très accentué, tel est le cas, par exemple, chez les Kosmocératidés (Tintant, 1963). Pendant toute l'évolution du groupe, au Callovien moyen et supérieur, on trouve constamment associées deux formes différentiellement par la taille, mais aussi par la forme de l'ouverture, et par l'ornementation de l'adulte. On distingue ainsi une forme macroconque, de grande taille, à ouverture simple, à ornementation atténuée sur la loge d'habitation, et une forme microconque de taille maximale deux à trois fois plus faible, à ouverture munie de longues apophyses latérales, à ornementation persistant jusqu'à l'ouverture (Pl. I, fig. 3, 5).

La forme microconque n'est pas un jeune, car elle présente tous les caractères de l'adulte (modification de l'enroulement au voisinage de l'ouverture, rapprochement des dernières cloisons...). Sa ressemblance avec les tours internes de la forme macroconque au même diamètre est si grande qu'en l'absence du péristome, la distinction n'est pas toujours possible.

Enfin les deux formes présentent un parallélisme rigoureux tout au long de l'histoire évolutive du genre, les variations de la section, de l'ornementation, de la ligne de suture s'effectuant simultanément dans les deux types.

Bien qu'on ait encore coutume de ranger ces formes dans des espèces, et même dans des sous-genres distincts, les faits imposent l'idée d'un dimorphisme intraspécifique. L'interprétation de ce dimorphisme comme étant d'origine sexuelle reste par contre une hypothèse, extrêmement plausible, mais encore impossible à prouver. Encore plus hypothétique est l'attribution de chacune de ces formes à un sexe déterminé (même si le microconque est généralement regardé comme mâle et le macroconque comme femelle).

Des dimorphismes très accentués de ce type se retrouvent dans des groupes d'Ammonites très variés : Harpocératidés, Oppélidés, Cardiocératidés, Périsphinctidés, etc.

2. Mais dans d'autres genres, le dimorphisme, quoiqu'encore présent, est nettement moins accentué.

Tel est le cas, par exemple, dans la famille des Macrocéphalitides. Ici, le dimorphisme porte sur la taille des deux formes, et sur l'ornementation de l'adulte, mais non sur l'ouverture qui reste simple chez tous les individus. Les deux formes du "couple" ont été généralement placées dans des espèces et sous-genres distincts. C'est ainsi qu'à la forme macroconque *Macrocephalites (Macrocephalites) compressus* (Quenst.) correspond le microconque *M. (Dolikephalites) gracilis* (Spath).

De bons exemples de ce type de dimorphisme, dans le cas du genre *Pachyceras*, sont clairement exposés et illustrés dans la communication de J. Thierry et N. Charpy publiée dans ce mémoire.

Dans les groupes où l'ornementation ne se modifie pas au cours de la croissance, la différence ne porte apparemment que sur la seule taille adulte. Tel semble être le cas dans le genre *Erymnoceras*, ou dans les *Dactylioceras* dont il sera question plus loin. Ici, les morphes ont généralement été laissés dans la même espèce.

3. Il existe enfin des groupes entiers d'Ammonites où aucun dimorphisme n'a pu être mis en évidence jusqu'à ce jour, soit que le phénomène soit très réduit, soit qu'il ne se marque pas dans la morphologie de la coquille.

C'est le cas de nombreux genres liasiques comme *Psiloceras*, *Microderoceras*, etc., et surtout du gros ensemble des phyllocératidés où les variations signalées dans la forme de l'ouverture et parfois interprétées comme d'origine sexuelle, se distribuent de façon unimodale et ne correspondent donc pas à un dimorphisme.

Si le dimorphisme observé dans beaucoup d'Ammonites est très probablement d'origine sexuelle, il se manifesterait donc de façon très diverse, allant d'un dimorphisme très accentué à des variations à peine sensibles, comme chez le Nautile actuel, ou peut-être même nulles. Il ne faut donc pas généraliser hâtivement les observations effectuées dans certains groupes, et vouloir à tout prix constituer des couples sexuels plus ou moins justifiés. Les excès commis en ce domaine par certains auteurs ne peuvent que nuire à une théorie dans l'ensemble très satisfaisante. La mise en évidence d'un tel dimorphisme suppose des études très poussées portant non seulement sur la morphologie et l'analyse statistique de la croissance des formes confrontées, mais aussi sur leur distribution tant statigraphique que géographique. De bons exemples de telles études peuvent être pris dans les travaux de Palframan (1966-1967). On pourra aussi se reporter à l'étude du dimorphisme des *Subdiscosphinctes* publiée dans ce mémoire.

Une difficulté supplémentaire provient du fait que, dans deux espèces voisines, il arrive fréquemment que les caractères différenciels n'apparaissent qu'à la fin du développement ontogénétique, et ne se marquent donc que sur la forme complète (variation adulte). Ces espèces ne peuvent donc être reconnues, ni sur les individus immatures, ni sur les microconques dans lesquels une forme unique pourra correspondre à plusieurs espèces macroconques. C'est ainsi que *Kosmoceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.) représenterait le microconque de trois espèces distinctes : *Kosmoceras (Kosmoceras) balticum* Krenk., *K. trinode* Buck., et *K. castorinum* Tint. (Tintant, 1963, p. 468).

Notons enfin que, s'il s'agit bien ici d'un dimorphisme sexuel, le rapport du nombre des individus des deux formes en un même gisement (*sex-ratio*) est rarement égal à l'unité. Le plus souvent, comme chez les *Kosmoceras*, la forme macroconque est de beaucoup la plus abondante, et les microconques restent rares. Mais la proportion peut parfois s'inverser, et le microconque peut devenir prédominant, par exemple chez les *Macrocéphalitidés*. Ce phénomène peut être dû à des causes biologiques (dans les Céphalopodes, le *sex-ratio* peut être très variable), mais surtout à des phénomènes taphonomiques ou sédimentologiques (tri par les courants de coquilles de diamètres différents, destruction préférentielle des formes de faible diamètre, mode de fossilisation ne conservant que les petites coquilles ou les nucleus, etc.)

Polymorphisme non sexuel chez les Ammonoidés

Plus nouvelle, mais aussi plus difficile à mettre en évidence, est la possibilité de l'existence d'un polymorphisme non sexuel dans divers groupes d'Ammonites jurassiques. Trois exemples, pris dans des familles bien différentes, vont illustrer cette hypothèse.

a. Le polymorphisme des *Kosmoceras* :

En dehors du dimorphisme macroconque-microconque déjà signalé dans ce genre, on constate au cours de son évolution la permanence de deux lignées rigoureusement parallèles correspondant à des formes morphologiquement très semblables, mais séparées par un caractère qualitatif bien tranché : la présence ou l'absence d'un tubercule latéral au milieu des flancs. Nous sommes donc en présence ici d'une variation qualitative, discontinue, qui pourrait être d'origine génétique. Aucun intermédiaire n'a jamais été observé entre ces deux types, qui ont par suite été généralement considérés comme représentant deux unités taxinomiques distinctes, et traités soit comme des genres, soit comme des sous-genres autonomes, la forme tuberculée représentant le sous-genre *Kosmoceras* s.st. (pl.I, fig.2), la forme inerme le sous-genre *Zugokosmoceras* (pl.I, fig.4). Et naturellement les divers stades de l'évolution des deux groupes ont reçu des noms spécifiques distincts.

La question se pose pourtant de savoir s'il ne s'agit pas simplement de deux morphes distincts et constants au sein d'une même espèce. Deux arguments pourraient faire pencher le paléontologue en ce sens :

- d'une part le parallélisme très remarquable de ces deux lignées, qui montrent tout au long de leur histoire, pendant tout le Callovien moyen et supérieur, et dans tout leur domaine d'extension, des variations absolument concomitantes aussi bien dans leurs dimensions (taille, diamètre de l'ombilic, forme de la section) que dans leur orientation (avec notamment l'apparition au même instant de la fasciculation des côtes externes). L'évolution de la ligne de suture, marquée par l'allongement du lobe latéral (Tintant, 1963, p. 461, fig. 91) est également identique. Enfin, les phases de cladogénèse affectent au même moment les deux groupes.

On peut certes évoquer la "loi de Vavilov" (Vavilov, 1922) pour expliquer un tel parallélisme. Mais sa perfection est si grande

qu'il s'expliquerait beaucoup plus facilement par un cas de polymorphisme équilibré, permettant un échange génique constant entre les deux groupes.

- D'autre part, j'ai signalé voici quelques années (Tintant, 1969) l'existence d'un individu anormal, provenant du Callovien moyen de Corlay (71) dont les deux faces sont différentes, et correspondent chacune très exactement aux deux espèces contemporaines des deux lignées (*Zugokosmoceras jason* (d'Orb.) et *Kosmoceras baylei* Tint.) (pl. I, fig. 1a, b). Cet individu évoquerait un cas de gynandromorphisme, si nous n'avions vu précédemment que le dimorphisme sexuel se traduit tout autrement chez les Kosmocératidés. L'explication la plus probable du phénomène semble résider en une mutation somatique affectant un blastomère au tout début de la division cellulaire. Ceci montre que la réalisation des phénotypes des deux groupes correspond à une différence génétique très minime, et parle donc en faveur de la conspécificité des deux lignées en question. Dans cette hypothèse, l'évolution du genre *Kosmoceras* se réduirait à celle d'une seule chrono-espèce, d'une unique "gens" s'exprimant tout au long de son histoire par plusieurs formes stables, mais interfécondes.

Outre la simplification considérable de la nomenclature qu'elle entraînerait, cette solution pose d'une façon nouvelle le problème du parallélisme de l'évolution de certaines lignées proches.

b. Le trimorphisme des Graphocératidés :

Dans certains groupes d'Ammonites, ce ne sont pas seulement deux, mais trois formes distinctes qui semblent coexister. D. Contini (1969, p.11) cite plusieurs exemples d'un tel trimorphisme dans son étude sur les Graphocératidés du Jura franc-comtois. A côté de microconques typiques, à ouverture munie d'apophyses latérales, la population des macroconques se divise alors en deux ensembles différents par la taille maximale de l'adulte.

Ainsi, dans le genre *Graphoceras*, et correspondant toutes deux au microconque *Ludwigella corna*, il observe deux formes macroconques, l'une formant le groupe *concavum*, dont le diamètre adulte atteint 140 mm, l'autre le groupe *decorum*, dont la taille maximale ne dépasse pas 50 mm. Certaines petites différences dans la forme de la section et dans l'involution s'observent en outre, mais peuvent être attribuées au fait que la maturité est atteinte à des diamètres très différents chez ces deux formes (comparer par exemple, dans le travail de Contini, les figurations de "*concavum*" (pl. XXII, fig. 4-5) et de "*decorum*" (pl. XXII, fig. 2-3)).

S'agit-il de deux espèces différentes et synchrones, dont les formes microconques seraient indiscernables, ou de deux morphotypes distincts dans la forme macroconque d'une espèce unique ? Il est difficile de se prononcer et l'auteur du travail en question traduit ses hésitations en considérant les deux formes macroconques de l'exemple précédent comme deux vraies espèces, alors que dans le cas similaire de *Ludwigia (Bradfordia) similis*, il considère la forme intermédiaire *tutcheri* comme un simple morphotype (Contini, 1969, p.50).

Si, comme il a été dit précédemment, il arrive parfois que les microconques de deux espèces voisines soient indistinguables, il ne semble pas que ce soit ici le cas. En effet, il existe généralement un rapport constant entre les tailles maximales des deux formes : une espèce macroconque de grande taille aura normalement un microconque de taille relativement élevée, parfois supérieure à certains petits macroconques. Il est donc peu vraisemblable que deux formes de diamètre adulte aussi différent que *Graphoceras concavum* et *G. decorum* puissent avoir des microconques de même taille. Ceci parle plutôt en faveur d'un polymorphisme affectant uniquement la forme macroconque.

Des cas semblables, pouvant correspondre à un polymorphisme de la forme macroconque, ont été signalés dans divers groupes d'Ammonites.

c. Le problème des Dactyliocératidés :

Un troisième exemple, encore en cours d'étude, nous est fourni par les Dactyliocératidés du Toarcien inférieur. Dans la zone la plus ancienne de cet étage (zone à *Tenuicostatum*), les formes de cette famille abondent et d'importantes collections ont pu être constituées tant en Angleterre (Howarth, 1973) qu'aux environs de Dijon.

Dans ces gisements, nous trouvons toujours étroitement associées :

1. Des formes à tours internes comprimés, à ornementation faite de côtes minces, tranchantes, non tuberculées et divisées le plus souvent vers le sommet des flancs en deux côtes externes. L'ombilic est toujours très large. La croissance très régulière de la coquille modifie peu les proportions non plus que l'ornementation, et la forme de la section des tours demeure elliptique, avec une épaisseur inférieure ou au plus égale à la hauteur. Sur la loge d'habitation très longue (plus d'un tour), l'ornementation se modifie brusquement environ un quart de tour avant l'ouverture : elle devient plus dense et tranchante, tandis que les côtes demeurant simples deviennent plus fréquentes. Le péristome est précédé d'une zone déprimée et presque lisse. Ce type correspond au type "*Orthodactylites*" (pl.II, fig.4-6).
2. Un second groupe de formes, très semblable au précédent chez l'adulte, montre une ontogénèse toute différente ; les premiers tours possèdent une section très épaisse, coronatiforme (le rapport Epaisseur/Hauteur du tour pouvant dépasser 3), avec un ombilic étroit. Les côtes internes sont fortes, espacées et se terminent par un tubercule latéral situé sur le rebord ombilical. Ces côtes internes sont parfois "fibulées", c'est-à-dire que plusieurs peuvent aboutir à un même tubercule. Les côtes externes sont nombreuses, au nombre de 3 à 4 par tubercule interne. Par la suite, les proportions et l'ornementation se modifient de façon à se rapprocher de plus en plus du type précédent : la section s'arrondit, l'épaisseur relative diminue rapidement et, sur la loge d'habitation, elle décroît même en valeur absolue, de façon parfois spectaculaire. L'ombilic s'accroît, les côtes internes se rapprochent et s'allongent, les tubercules s'atténuent, mais il en reste souvent des traces jusque sur la loge d'habitation (voir pl.II, fig.1-3). A l'extrémité de cette dernière, apparaît la même modification de l'ornementation que dans la forme précédente, ce qui entraîne un remarquable exemple de "convergence adulte".

Ce groupe correspond au type "*Nodicoeloceras*", dont les tours internes ressemblent tellement aux vrais *Coeloceras* du Lias moyen qu'ils ont parfois été confondus avec ces derniers (cf. Schmidt-Effing, 1972, p.8).

Ces deux groupes ont généralement été considérés comme représentant deux genres (ou sous-genres) distincts (cf. Arkell, 1957 ; Schmidt-Effing, 1972 ; Guex, 1973, 1974, etc.). A l'intérieur de chacun existe une assez grande variabilité portant sur l'involution, sur le nombre et la forme des côtes, sur leur mode de division, sur l'infexion plus ou moins prononcée des côtes secondaires traversant le bord ventral ... Dans une perspective typologique, d'innombrables espèces ont été créées pour ces variants. C'est ainsi que, dans le seul gisement de Bettembourg (Luxembourg), P.L. Maubeuge (1957) décrit 26 espèces dont 12 nouvelles, créées parfois sur un simple fragment !

Cependant, lorsqu'on étudie plus attentivement la variabilité des formes provenant d'un même niveau, on constate une continuité remarquable entre les deux types extrêmes pourtant si différentes.

L'anglais Howarth (1973) vient de publier une étude fort importante des *Dactylioceras* du Toarcien inférieur de la côte du Yorkshire. Grâce à des récoltes patientes, de nombreuses ammonites de ce genre ont été récoltées *in situ*, dans quatre niveaux fossilières bien distincts. Chacun de ces horizons a fourni plusieurs centaines de *Dactylioceras* fort bien conservés et montrant une assez grande variabilité. Cependant Howarth, en raison du caractère continu de cette variabilité, admet la conspécificité des individus de chaque niveau, et reconnaît donc une succession de 4 espèces se succédant dans le temps, à savoir, de bas en haut *Dactylioceras crosbyi* (Simpson), *D. clevelandicum* How., *D. tenuicostatum* (Y. et B.) et *D. semicoelatum* (Simpson). A l'exception de la troisième de ces espèces, *D. tenuicostatum*, qui ne montre que des formes à section mince, toutes les autres montrent une énorme variabilité, allant de formes à tours internes coronatiformes, parfois fibulés (type *Nodicoeloceras*), à des formes à section comprimée dès les tours internes (type *Dactylioceras*).

Il est très regrettable que, malgré un matériel aussi riche et aussi bien conservé, le paléontologue anglais ne justifie par aucune étude de variabilité sérieuse des conclusions aussi importantes. Il en résulte que celles-ci ont soulevé des critiques (J. Guex, 1975).

Tout récemment, j'ai pu récolter à mon tour une très riche faune de ce groupe, dans les travaux de route express de Pouilly-en-Auxois à Dijon, au voisinage de Sombernon.

Au-dessus des calcaires à Gryphées géantes du Domérien supérieur, assez réduits et représentant seulement la sous-zone à Solare, le Toarcien inférieur débute par un mince niveau (10 à 15 cm) de marnes calcaires pyriteuses, terminées à leur sommet par une croûte mamelonnée de pyrite.

A la base de ce niveau, collés sur la surface des calcaires, ont été récoltés de nombreux exemplaires de *Paltarpites paltus*, à l'exclusion de tout *Dactylioceras*. Ceux-ci abondent au contraire environ 5 cm au-dessus de la base des marnes, où ils sont disposés à plat et forment un lit presque continu. Plus de 300 exemplaires, généralement bien conservés, ont été ainsi récoltés en place. Ils montrent une très grande variabilité (voir pl.II), comparable à celle des formes an-

glaises, et semblent se rapporter au second niveau (à *D. clevelandicum*) de Howarth. Plus haut, la croûte pyriteuse a livré deux exemplaires de *D. tenuicostatum*, puis viennent les "schistes-carton" de la zone à Falcifer.

La série est donc ici beaucoup plus réduite que dans le Yorkshire, mais l'important échantillon de *Dactylioceras* récolté peut être considéré comme représentant pratiquement une population.

Les mesures en cours sur cette population permettront prochainement une analyse statistique détaillée, multi et bivariée, qui apportera sans aucun doute des éclaircissements au curieux problème posé par ces ammonites. Dès maintenant, nos premières observations montrent clairement les points suivants :

- a. Présence d'un dimorphisme portant sur la taille adulte : à côté de grands exemplaires atteignant un diamètre de 100 à 130 mm, montrant souvent un péristome bien individualisé, on trouve des individus de taille beaucoup plus faible, de l'ordre de 50 à 70 mm, qui montrent également une loge d'habitation complète, à l'extrémité de laquelle se retrouve la modification caractéristique de l'ornementation déjà signalée, et précédée de cloisons rapprochées (pl.II, fig.6). Il pourrait s'agir d'adultes microconques. Cependant ces petits individus ne montrent jamais de péristome individualisé.
- b. Comme dans les faunes du Yorkshire, nous retrouvons la coexistence de formes à tours internes très épais, parfois fibulés, et de forme à tours internes très minces (comparer par exemple les formes figurées pl.II, fig.1, 2 et 4, 5). Entre ces deux types existent manifestement tous les intermédiaires, tant au point de vue des proportions que de l'ornementation. Mais les deux types extrêmes sont prépondérants et les formes intermédiaires sont nettement moins nombreuses. La distribution du rapport E/H en particulier, est nettement bimodale et non pas unimodale.
- c. Il existe une corrélation très élevée entre les caractères de l'ornementation et les proportions de la coquille. Les formes à section épaisse montrent en général un ombilic plus étroit, des tubercules plus accentués et des côtes secondaires plus nombreuses que les formes minces.
- d. Au cours de la croissance, les différences entre les deux formes, très marquées chez le jeune, s'atténuent rapidement et les loges d'habitation des adultes montrent une convergence remarquable.

Ces premiers résultats paraissent éliminer l'hypothèse d'une seule espèce monomorphe à grande variabilité. Mais s'agit-il d'une espèce polymorphe, ou de deux espèces appartenant à des sous-genres distincts et montrant une remarquable convergence dans leurs stades adultes ? Seule une étude très détaillée de la variabilité et de l'histoire de ces populations permettra de trancher.

Eléments d'une solution

Ces quelques exemples suffisent à montrer l'importance du problème du polymorphisme en Paléontologie. Il arrivera par exemple fréquemment, chez des Ammonites, de trouver, côté à côté, formes minces et formes épaisses, ou encore formes lisses et formes tuberculées, et de se demander s'il s'agit d'un simple polymorphisme ou de deux espèces distinctes. Un tel problème est-il susceptible de réponse ? A cet effet, deux voies essentielles me paraissent devoir être explorées.

1. La comparaison avec les données obtenues sur les espèces actuelles par les zoologistes et les généticiens. Quand le polymorphisme sera mieux connu, étudié dans les groupes les plus variés, quand son déterminisme génétique, son contrôle écologique, seront bien étudiés, sans aucun doute serons-nous mieux placés pour interpréter correctement les données paléontologiques.

Et il faut souhaiter que ces études sur l'actuel ne se limitent pas au polychromatisme, au polymorphisme des caractères qualitatifs, mais qu'elles abordent aussi le problème du polymorphisme quantitatif, même si son étude et notamment la mise en évidence de son déterminisme génétique polyfactoriel est plus complexe.

De là résulte la nécessité absolue, pour le paléozoologiste, d'une formation très poussée de biologiste et de généticien, et le souci constant de traiter ses fossiles comme des êtres vivants et non comme de simples "marqueurs".

D'où également la nécessité de contacts fréquents entre néo et paléozoologistes, à l'occasion par exemple de Colloques comme celui qu'organise ici la Société Française de Malacologie.

2. Une seconde voie, très féconde, pour résoudre le problème du polymorphisme, réside dans l'analyse dans le temps de l'évolution des populations.

Partons d'une population bimodale, où coexistent deux types qui peuvent être soit deux espèces sympatriques proches, soit deux morphes infraspécifiques. Trois cas peuvent se présenter, si nous pouvons suivre le sort de ces populations dans le temps, qui sont schématisées sur la fig. 2.

a. Les deux formes observées à un niveau donné divergent nettement dans les niveaux successifs, alors qu'au contraire elles se rapprochent ou se confondent vers le bas (fig. 2A). Dans ce cas, il y a indiscutablement cladogénèse et apparition de deux taxons nouveaux. Les formes en question peuvent être considérées comme des espèces incipientes.

b. Les deux formes évoluent de façon rigoureusement parallèle tout au cours de leur histoire (fig. 2B), sans montrer aucune tendance à s'écartier l'une de l'autre. Dans ce cas, il semble que l'interprétation de ces deux formes en tant que morphes infraspécifiques soit le plus probable. Ce cas est celui déjà cité de l'évolution des *Kosmoce-ras*.

c. La distribution des formes dans le temps est irrégulière et

se modifie d'un niveau à l'autre, certains morphes pouvant disparaître temporairement (fig. 2c). Ce cas serait celui des *Dactylioceras* où la forme épaisse semble manquer dans l'horizon à *Tenuicostatum*.

Une telle situation pourrait s'expliquer par la migration temporaire d'une des formes hors de la zone étudiée. Mais elle semble plutôt en faveur du polymorphisme, où l'expression des divers morphes est liée au rôle de la sélection diversifiante, qui peut agir de façon différente d'un niveau à l'autre, comme elle joue de façon différente d'une région à l'autre dans beaucoup d'espèces actuelles (voir par exemple la variabilité de la distribution des diverses formes de *Littorines* décrites par G.F. Sacchi, 1974).

Conclusions

Ces quelques considérations montrent que le problème du polymorphisme peut être abordé de façon scientifique par le paléontologue et que sa solution, au moins dans les cas favorables, n'est pas hors de notre atteinte. Il mérite en tout cas de recevoir de la part des chercheurs une attention soutenue. Il peut en effet présenter des conséquences importantes dans divers domaines. En mode de conclusion, je me contenterai d'en évoquer brièvement deux.

1. **Polymorphisme et taxinomie** : Les paléontologistes continuent à utiliser et même à créer, des noms d'espèces et de genres, parfois distincts pour des formes qui paraissent ne représenter que des morphes infraspécifiques. Chez les Ammonites, par exemple, la coutume persiste de placer dans des sous-genres différents les formes macroconques et microconques, (Callomon, 1963 ; Elmi, 1969) et bien des spécialistes qui admettent la réalité du dimorphisme sexuel dans ce groupe, n'en continuent pas moins à créer des taxons nouveaux pour ces formes. J'ai moi même employé jadis (1963) cette nomenclature, et je l'ai utilisée plus haut dans ce texte.

Cependant, il y a ici un illogisme foncier, en contradiction avec les règles de la nomenclature zoologique, conduisant à une utilisation totalement aberrante des unités fondamentales de la systématique que sont le genre et l'espèce. Il faudra bien se résoudre à réunir un jour dans la même espèce les formes diverses qu'elle peut présenter. Cette procédure est déjà préconisée par beaucoup d'auteurs (Palframan, 1966, 1967 ; Schmidt-Effing, 1975). La nomenclature y gagnera en clarté et en simplicité, sans que la valeur de l'information, ou l'utilité stratigraphique des taxons y perde rien. Car l'adoption d'une conception biologique plus large des espèces ne doit pas en appauvrir la connaissance, mais conduire au contraire à une analyse plus fine de leur structure et de leur évolution.

Il reste certes de nombreux cas où une telle modification est encore délicate. Il convient cependant d'éviter à tout prix une inflation d'espèces et de sous-genres purement typologiques et dépourvus de toute signification biologique.

2. Polymorphisme et évolution : Le polymorphisme tel que nous l'avons défini joue-t-il un rôle important dans l'évolution ? Les espèces polymorphes évoluent-elles plus facilement que les espèces monomorphes ? Tout dépend des mécanismes, non étudiés ici, qui expliquent ce phénomène. Dans la mesure où les thèses neutralistes, attribuant dans ce phénomène un rôle prépondérant au hasard, perdent du terrain et où le rôle de la sélection, et surtout de la sélection diversifiante semble fondamental (M. Lamotte et J. Coursol, 1974 ; G. Pasteur, 1974), certains morphes ne vont-ils pas se développer dans des conditions déterminées du milieu et, en éliminant les autres "solutions", donner naissance à de nouveaux taxons ?

C'est sans doute ce qui arrive dans le cas des *Dactylioceras*, si l'explication de leur variabilité par le polymorphisme s'avère bien fondé. En effet, au-dessus de la zone à *Tenuicostatum*, les morphes comprimés du type "*Orthodactylites*" disparaissent et seules persistent les formes du type *Nodicoeloceras*, qui peuvent alors être considérées comme formant un genre biologique. Ceci montrerait que certains morphotypes peuvent présenter un devenir évolutif réel et justifie la tendance qu'ont beaucoup de paléontologistes à les désigner par un nom latin.

La signification évolutive du polymorphisme est un des nombreux problèmes que le paléontologue doit poser aux généticiens, tout en cherchant la trace dans l'évolution des structures des espèces qu'il étudie dans le passé.

Bibliographie sommaire

Il faut tout d'abord citer deux importants ouvrages collectifs :

- Le Polymorphisme dans le règne animal. Volume publié sous la direction de Maxime LAMOTTE. *Mém. Soc. Zoologique de France*, 37, Paris, 1974, 562 p.
- Sexual Dimorphism in fossil Metazoa, and taxonomic implications. Edit. by G.E.G. WESTERMANN. *Intern. Union. Geol. Sci.*, sér. A, 1 ; Schwarzerbartsche Verl., Stuttgart, 1969, 252 p., 13 pl.

Ont été en outre cités dans cet article :

AMBROISE D. et GEYSSANT J.R., 1974 - Analyses biométriques univariée et multivariée du dimorphisme chez une population de Gastéropodes du Lutétien du Bassin de Paris (*G. Sycostoma*). *Bull. Soc. Géol. France* (7), 16, (4), p. 362-364, 3 pl.

ARKELL W.J., 1957 - Mesozoic Ammonites, in Moore R.C., *Treatise of Invertebrate Paleontology*, Part L ; Mollusca 4, p.80-490, fig. 124-558.

BOCQUET C., 1974 - Le Polychromatisme des invertébrés marins : approche qualitative du phénomène, in *Polymorphisme dans le règne animal. Mém. Soc. Zool. France*, 37, p. 15-40.

CALLOMON J.H., 1963 - Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites, *Trans. Leicester lit. phil. Soc.*, 57, p. 21-56.

CONTINI D., 1969 - Les *Graphoceratidae* du Jura franc-comtois, *Ann. Scient. Univ. Besançon, Géologie*, 7, 95 p., 24 pl. (atlas).

ELMI S., 1969 - Remarques sur la Nomenclature appliquée aux "Dimorphes" chez les Ammonites jurassiques in *Sexual dimorphism in fossil Metazoa, Intern. Union. Geol. Sci.*, sér. A, 1, p. 165-166.

GUEX J., 1973 - Dimorphisme des *Dactylioceratidae* du Toarcien, *Eclog. Geol. Helv.*, 66, (3), p. 545-583, 47 fig., 3 pl.

GUEX J., 1974 - Un nouveau problème de classification chez les *Dactylioceratidae (Ammonitina, Cephalopoda)*, *Eclog. Geol. Helv.*, 67, (2), p. 419-425, 2 fig., 1 tabl.

HOWARTH M.K., 1973 - The stratigraphy and ammonite Fauna of the Upper liassic gray shales of the Yorkshire Coast, *Bull. British. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, 24, (4), p. 237-277, 6 fig., 9 pl.

LAMOTTE M. et COURSOL J., 1974 - Mutation, sélection diversifiante et fluctuations fortuites comme facteurs de maintien du Polymorphisme in *Polymorphisme dans le règne animal. Mém. Soc. Zool. France*, 37, p. 443-471.

MAKOWSKI H., 1962 - Problems of Sexual Dimorphism in Ammonites, *Paleont. Polonica*, 12, p. 1-92.

MAUBEUGE P.L., 1957 - Les Ammonites de la zone à *Dactylioceras semicelatum-tenuicostatum* dans l'Est de la France et plus spécialement dans le Grand-Duché de Luxembourg. *Arch. Sect. Sc. Inst. Grand-Duché Luxembourg*, N.S., 24, p. 189-226, 30 pl.

MUNIER-CHALMAS E.P., 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme chez les Ammonitidés, *Bull. Soc. Géol. France* (3), 20, p. CLXX-CLXXIC.

ORBIGNY A. d', 1840 - Paléontologie Française, Terrains crétacés, Céphalopodes, Paris, 662 p., 148 pl.

PALFRAMAN D.F., 1966 - Variation and ontogeny of some Oxfordian Ammonites. *Taramelliceras richei* (de Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel) from Woodham Buckinghamshire. *Palaeontology*, 9, pl. 2, p. 290-311, pl. 48-52.

PALFRAMAN D.F., 1967 - Variation and ontogeny of some Oxford clay Ammonites *Distichoceras bicostatum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orb.) from England, *Palaeontology*, 10, pl. 1, p. 60-94, pl. 10-13.

PASTEUR G., 1974 - Génétique biochimique et populations ou : Pourquoi sommes-nous polymorphes ? in Polymorphisme dans le règne animal, *Mém. Soc. Zool. France*, 37, p. 473-531.

SACCHI G.F., 1974 - Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe : points de vue d'un écologue in Polymorphisme dans le règne animal, *Mém. Soc. Zool. France*, 37, p. 61-101.

SCHMIDT-EFFING R., 1972 - Die *Dactylioceratidae*, eine Ammoniten-Familie des unteren Jura, *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, 25/26, 255 p., 19 pl.

SCHMIDT-EFFING R., 1975 - Taxonomie und Dimorphismus bei Unterjura Ammoniten, Eine Erwiderung zu GUEX' "Dimorphisme des *Dactylioceratidae* du Toarcien", *Eclog. Geol. Helv.*, 68 (1), p. 79-86.

TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de Paléontologie quantitative, *Publ. Univ. Dijon*, 29, 500 p., 58 pl. (atlas).

TINTANT H., 1966 - La notion d'espèce en Paléontologie, *Mises à jour Scient.*, 1, p. 273-294.

TINTANT H., 1969 - L'espèce et le temps : point de vue du Paléontologue, *Bull. Soc. Zool. France*, 94 (4), p. 559-576.

VAVILOV V., 1922 - The law of homologous series in variation, *Journ. Genet.*, 19, p. 47-87.

WESTERMANN G.E.G., 1964 - Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der *Otoitidae*, *Palaeontographica*, Abt. A, 124, p. 389-412.

Légende de la planche I :
Polymorphisme des *Kosmoceras*

Fig. 1 : *Kosmoceras* sp., forme anormale (x 1,4)

1a : face fourvée de forts tubercules latéraux, identique à *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* Tintant.

1b : face dépourvue de tubercules latéraux, proche de *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *jason* (d'Orb.)

Callovien moyen (zone à Jason), Corlay (Saône-et-Loire).

Coll. Pertuizot, Institut des Sciences de la Terre, Dijon.

Fig. 2 : *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* Tint., (x 1)

forme macroconque à tubercules latéraux bien développés.

Callovien moyen, Mamers (Sarthe) Coll. d'Orbigny, Inst. Pal. Musée Paris.

Fig. 3 : *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *gulielmii* (Sow.), (x 1)

forme microconque à tubercules latéraux bien développés, dimorphe du précédent.

Callovien moyen, Jugy (Saône-et-Loire), Coll. Inst. Sci. Terre, Dijon.

Fig. 4 : *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *jason* (d'Orb.), (x 0,9)

forme macroconque dépourvue de tubercules latéraux.

Callovien moyen, Jugy (Saône-et-Loire). Coll. Inst. Sci. Terre Dijon.

Fig. 5 : *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *complanatum* Tint., (x 1)

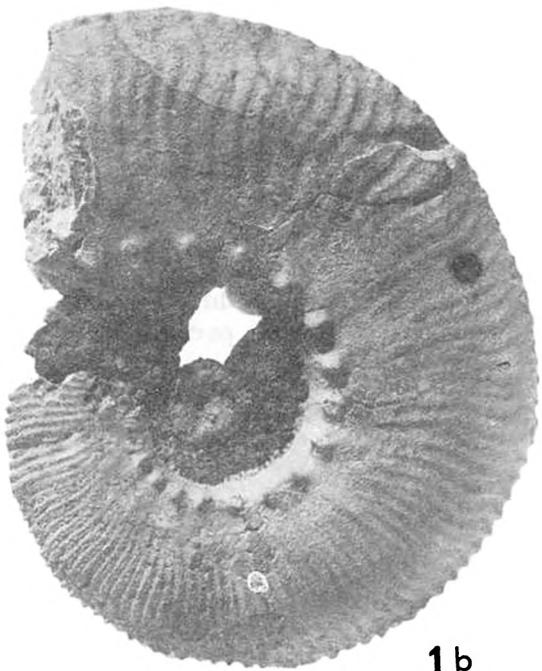
forme microconque, dépourvue de tubercules latéraux, dimorphe de la précédente.

Callovien moyen, sous-zone à *Obductum*, le Grand Four, Mâcon (Saône-et-Loire). Coll. Inst. Sci. Terre Dijon.

Toutes ces formes proviennent du même niveau (zone à Jason, sous-zone à Jason), à l'exception de la dernière dont le type provient de la sous-zone immédiatement supérieure, mais qui a été également trouvée dans la zone à Jason. Bien qu'attribuées généralement à des espèces et des sous-genres différents, elles ne représentent sans doute que quatre formes d'une même espèce.



1 a



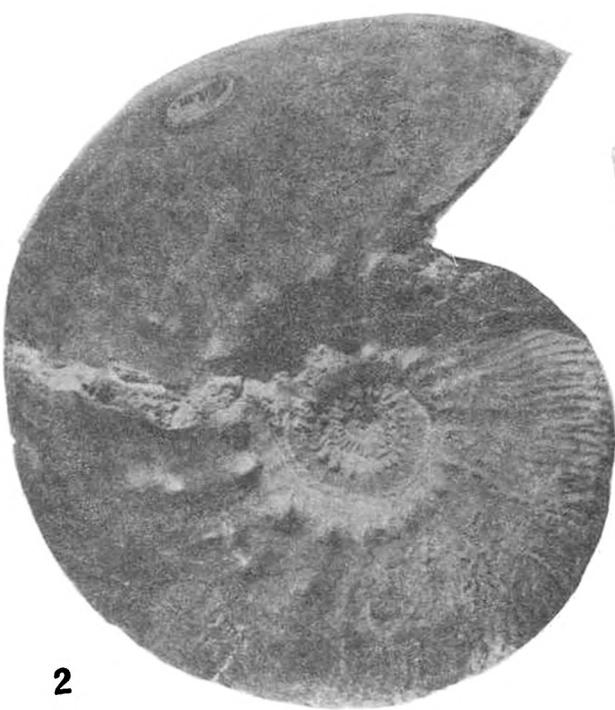
1 b



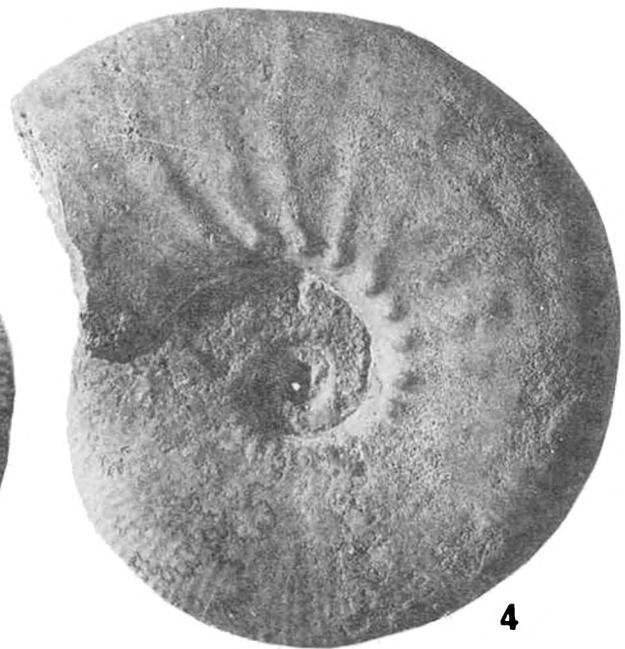
3



5



2



4

Légende de la planche II :
Polymorphisme des Dactylioceratidés

A. Morphé épais (type *Nodicoeloceras*)

Fig. 1 : grand individu macroconque, à tours internes très épais et tuberculés, proche de *N. acanthicum* (d'Orb.).

fig. 1a : vue latérale
fig. 1b : vue orale.

Fig. 2a, b : nucleus à section très épaisse, côtes internes fibulées et tubercules très développés (cf. *D. (Orthodactylites) clevelandicum* Howarth, 1973, pl.3, fig.2).

fig. 2a : vue latérale
fig. 2b : vue orale.

Fig. 3 : Microconque à section épaisse. Noter la diminution considérable de l'épaisseur dans le dernier tour, et la persistance des tubercules.

B. Morphé comprimé (type *Orthodactylites*)

Fig. 4 : Macroconque à section comprimée dès les tours internes, à côtes fines et non tuberculées, proche de l'holotype de *D. (O.) clevelandicum* (Howarth, 1973, pl. 3, fig. 1a, b).

fig. 4a : vue latérale
fig. 4b : vue ventrale
fig. 4c : vue ventrale du nucleus.

Fig. 5 : Nucleus à section comprimée, très semblable aux tours internes de l'exemplaire précédent.

fig. 5a : vue latérale
fig. 5b : vue ventrale.

Fig. 6 : Petit microconque adulte, avec loge d'habitation longue d'un tour et quart et montrant la modification caractéristique de l'ornementation sur sa partie distale.

fig. 6a : vue latérale
fig. 6b : vue ventrale.

Tous les individus sont figurés en grandeur nature ; ils proviennent tous de la tranchée de la route express de Pouilly-en-Auxois à Dijon, commune d'Echanay, près Sombernon, et sont originaires du même horizon (zone à *Tenuicostatum*, sous-zone à *Clevelandicum*). Collections Institut des Sciences de la Terre, DIJON.

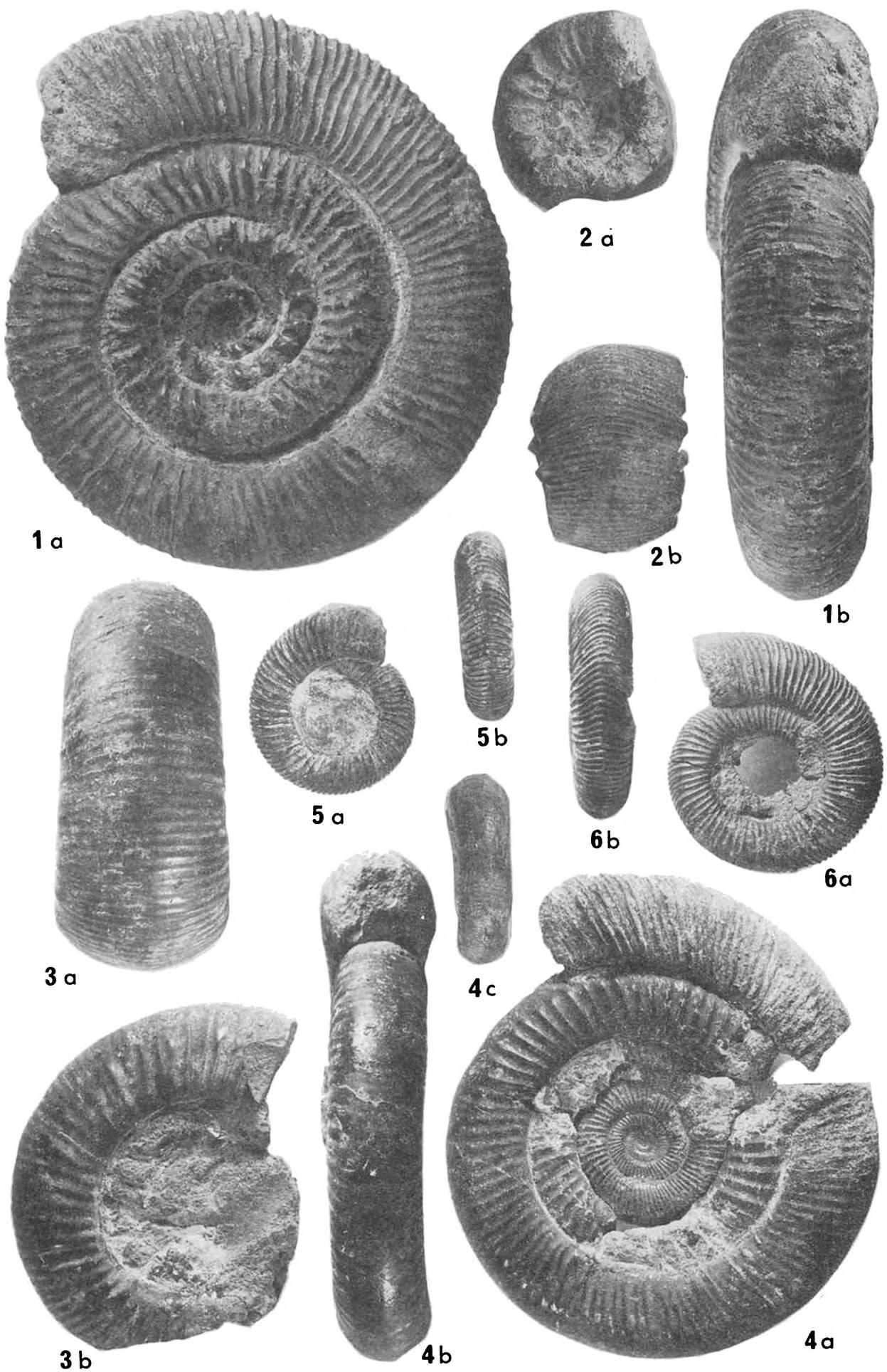
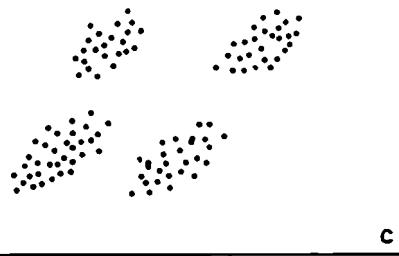


Planche II



Légende des figures

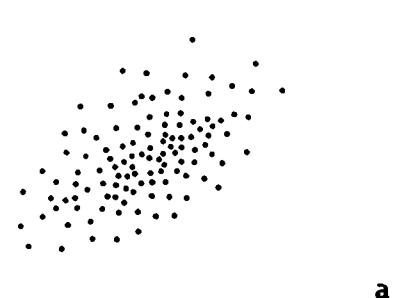
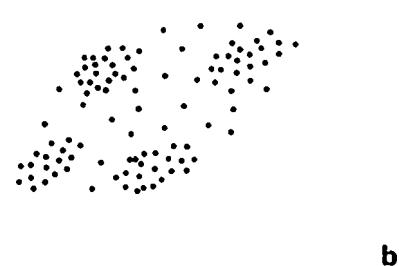


Fig. 1. Diverses structures possibles d'une population, schématisée en diagrammes de dispersion.

A - population homogène, monomorphe.

B - population montrant un polymorphisme imparfait : les individus se concentrent en 4 nuages réunis par des intermédiaires plus ou moins abondants.

C - population polymorphe, formée de 4 nuages nettement séparés.

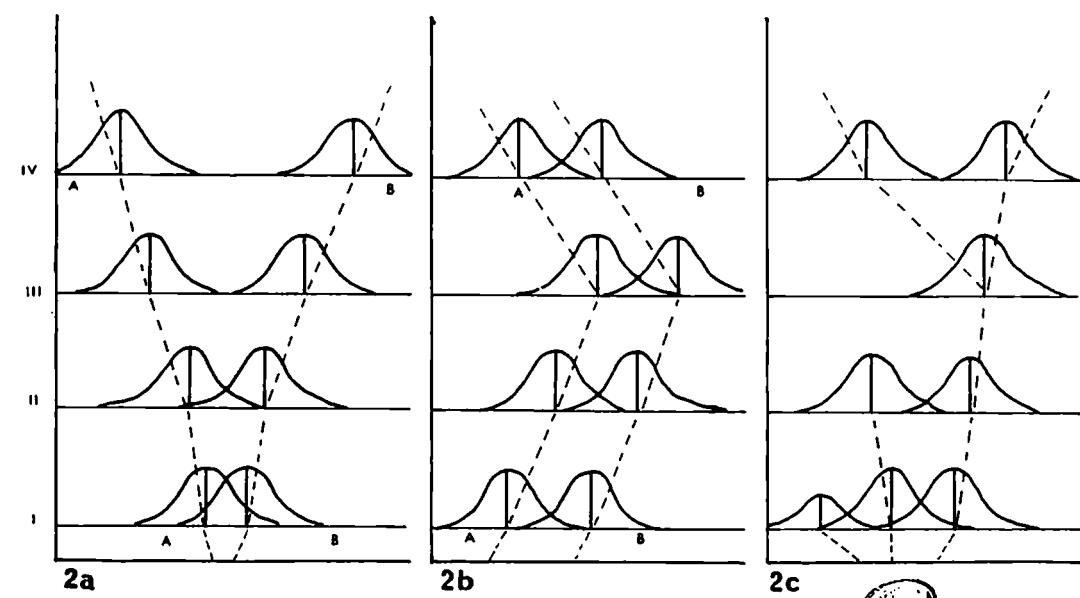


Fig. 2. Evolution d'une population dimorphe.

2a - les deux formes A et B divergent progressivement. Il y a présomption de cladogénèse, et les deux formes peuvent être considérées comme des espèces.

2b - les deux formes évoluent de façon rigoureusement parallèle. Il y a ici présomption de dimorphisme intraspécifique.

2c - les formes A, B, C se distribuent de façon différente à chaque niveau. Il y a en ce cas présomption de polymorphisme.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	50
LE POLYMORPHISME EN PALEONTOLOGIE	51
LE DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LES AMMONOIDES	52
POLYMORPHISME NON SEXUEL CHEZ LES AMMONOIDES	54
a. Le polymorphisme des <i>Kosmoceras</i>	54
b. Le trimorphisme des Graphocératidés	55
c. Le cas des Dactyliocératidés	56
ELEMENTS D'UNE SOLUTION	59
CONCLUSIONS	60
BIBLIOGRAPHIE	61