

AUTOCHTONIE OU ALLOCHTONIE CHEZ LES CÉPHALOPODES

AUTOCHTONY OR ALLOCHTONY BY CEPHALOPODS

par

Henri TINTANT*

Mots clés. - Paléocéologie, Céphalopodes, Nautiloïdés, Jurassique, Actuel, Fossilisation.

Résumé. - Le problème de l'autochtonie ou de l'allochtonie des Céphalopodes à coquille cloisonnée est traité à partir, d'une part des données sur le mode de vie et les conditions de gisement des formes actuelles (Nautilus et Spirula), et d'autre part de l'analyse morpho-fonctionnelle des Ammonoïdés, qui permet d'éclairer le mode de vie de ces Céphalopodes.

Ces données récentes montrent que les Ammonites sphérocoènes, à cloisons très plissées et test peu orné, devaient correspondre à des formes pélagiques, planctonophages, susceptibles de mouvements verticaux importants, mais peu capables de déplacements horizontaux. Au contraire, les formes platycônes et certaines oxycônes, à ligne de suture très simplifiée, parfois cératitique, à test très orné, paraissent adaptées à une vie en eau peu profonde. Dans les gisements littoraux, les premières seraient souvent allochtones, tandis que les secondes se trouveraient en place.

Ces conceptions sont justifiées par l'observation de l'état de conservation des coquilles (absence ou conservation de la loge d'habitation, distribution des tailles) et surtout par la présence fréquente chez les formes sphérocoènes d'épizoaires installés dans la loge d'habitation des coquilles vides (épizoaires intrathalamés). La situation différente de ces derniers dans les formes sphérocoènes et serpenticônes suggère un comportement post-mortem différent de ces deux types de coquilles.

Abstract. - The problem of autochtony and allochtony by cephalopods with chambered shells has been treated in light of the information on the habits and occurrence conditions of the present-day forms (Nautilus and Spirula) on the one hand, and the morpho-functional analysis of Ammonoidea on the other hand, which helps us to understand the habits of these Cephalopods.

This recent information shows that the spherocoene Ammonites with very fluted septa and little ornamented tests should correspond to pelagic planctonophage forms, capable of large vertical movements, but not able to horizontal ones. On the contrary, the platycone forms and some oxycone with a very simplified and sometimes ceratitic suture line seem to be adapted to life in shallow water. In littoral sediments, the first would often be allochthonous while the second would probably be autochthonous.

These ideas are proved through observation of the state of preservation of the fossil shells (absence or preservation of body chamber, distribution of sizes), and above all by the frequent occurrence in spherocoene forms of epizoa living in the body chamber of empty shells (intrathalamous epizoa). The disposition of the latter in the spherocoene and serpenticone forms suggest a different post-mortem behaviour in these two types of shells.

INTRODUCTION

L'intérêt des Céphalopodes, tant pour l'étude de l'évolution que pour la datation des terrains, n'a pas besoin d'être souligné. Pour le paléontologiste, ils constituent un matériel de choix grâce à leur abondance qui permet l'étude des modalités évolutives, grâce enfin à leur structure accrétoire qui facilite la comparaison entre les processus de l'ontogenèse et de la phylogénèse.

Pour le stratigraphe, ils représentent un des meilleurs outils chronostratigraphiques connus qui donne matière, dans le Jurassique notamment, à des applications remarquablement fines pour la mesure du temps (Tintant, 1979).

Mais à côté de ces deux aspects classiques de la paléontologie, il en est un troisième qui tend à se développer beaucoup actuellement : c'est l'approche écologique, c'est-à-dire l'étude des rapports entre l'organisme et son milieu de vie, en vue de la reconstitution des paléoenvironnements dans lesquels ont vécu nos fossiles.

Cette démarche est délicate, d'une part parce que le paléontologiste, contrairement à l'écologiste actuel, ne peut agir sur le milieu, ni même le connaître directement. Il part de l'espèce (autécologie) ou de l'association (synécologie) pour interpréter le milieu. Mais l'écologie d'une espèce est un caractère spécifique, susceptible d'évolution au même titre que la morphologie, et l'inférence de conditions de vie identiques pour des espèces différentes, même proches, est toujours risquée. D'autre part, les associations que nous observons ne sont généralement pas des biocénoses, car elles présentent souvent de nombreuses déformations par rapport à l'association originelle : absence de certaines formes non ou peu fossilisables, déplacement, transport ou tri des individus.

Ces déformations sont particulièrement importantes dans le cas des organismes pélagiques (qu'ils soient planctoniques ou nectoniques) qui vivent de façon entièrement ou partiellement indépendante du fond. Or, tel est le cas pour la plupart des Céphalopodes à coquille cloisonnée qui représentent une adaptation à une vie nectonique active : la grande majorité des

* Institut des Sciences de la Terre, L. A. 157, 6, boulevard Gabriel - 21100 DIJON.

formes actuelles sont des nageurs actifs, carnivores et chasseurs. La présence, chez la plupart des Céphalopodes fossiles, d'une coquille externe cloisonnée semble impliquer un mode de vie nectonique. En outre, ces coquilles sont susceptibles d'une importante dispersion post-mortem, nécroplanctonique, si bien que l'emplacement où nous les trouvons fossilisées ne correspond pas forcément à leur milieu de vie.

Un bref survol de l'abondante littérature sur ce sujet (voir notamment Reyment, 1958, 1973) montre que les paléontologistes se divisent sur ce point en deux camps :

- pour les uns, il est probable que les coquilles de Céphalopodes sont en majeure partie fossilisées sur place dans les sédiments, sensiblement au point où ils ont vécu, de la même façon que les coquilles des Gastéropodes. On peut donc les utiliser en écologie au même titre que les autres groupes. C'est la théorie de l'*autochtonie*.

- pour d'autres, les coquilles vides ont pu flotter au gré des courants, après la mort de l'animal, et se disperser largement comme les coquilles du Nautilé actuel. Il n'y a donc aucun rapport direct entre le gisement et le milieu de vie originel de l'animal. C'est la théorie de l'*allochtonie*.

Tel est le problème sur lequel je voudrais apporter ici quelques réflexions en l'abordant sous trois points de vue complémentaires :

- le comportement des coquilles de Céphalopodes actuels,
- l'analyse morpho-fonctionnelle de la coquille des Céphalopodes fossiles,
- les caractères sédimentologiques des coquilles et de leurs gisements.

I – LE COMPORTEMENT DES CÉPHALOPODES ACTUELS

Deux genres de Céphalopodes actuels présentent des coquilles spiralées plus ou moins comparables à celle des Ammonoïdés : le Nautilé et la Spirule. De nombreux travaux récents, que je ne puis que résumer très brièvement, nous font mieux connaître leur mode de vie et le sort de leurs coquilles.

A – MODE DE VIE DU NAUTILE

Le Nautilé est le seul Céphalopode actuel à coquille cloisonnée externe comparable aux Ammonites, même si cette ressemblance n'implique aucune parenté directe et si elle ne résulte sans doute que d'une convergence.

Le genre *Nautilus*, strictement actuel, est représenté par 6 "formes", toutes assez étroitement localisées dans la région tropicale pacifique, dont le statut taxinomique reste à préciser (Iredale, 1944).

La forme la plus fréquente et la mieux connue est le *Nautilus pompilius* qui vit des Philippines aux îles Fidji et aux Samoa. Elle est caractérisée par sa grande taille, son ombilic clos et son ornementation. On peut sans doute y rattacher, à titre de sous-espèces géographiques, deux autres formes à ombilic fermé décrites sur les côtes sud-est (*N. alumnus*) et ouest (*N. repertus*) de l'Australie. Un autre groupe de formes est caractérisé par un ombilic plus ou moins largement ouvert : il comprend *N. macromphalus* Sow. (Nelle Calédonie et îles Loyautés) *N. stenomphalus* (Loyautés, E de l'Australie) et *N. scrobiculatus* (= *N. umbilicatus* Lam.). Ici encore, il pourrait s'agir de trois sous-espèces.

Seuls *N. pompilius* et *N. macromphalus* ont fait l'objet de recherches quant à leur mode de vie. Leurs différences écologiques sont encore mal connues. Le premier vit en eau assez profonde, entre 200 et 700 m, et ne remonterait qu'exceptionnellement en surface, en raison sans doute de la température trop élevée des eaux superficielles. Seuls de très jeunes individus, juste éclos (2,5 cm de diamètre, 7 à 8 loges), ont été récoltés dans ces conditions (Davies et Mohorter, 1973), près des îles Fidji.

Ces espèces sont susceptibles de mouvements horizontaux rapides, par effet de réaction lié à la contraction de la cavité palléale chassant l'eau par l'hyponome, et de mouvements verticaux très importants. La coquille aragonitique, renforcée par les cloisons, est capable de résister sans implorer à des pressions supérieures à 60 bars, ce qui correspond bien à la limite de 500-700 m où ont été pêchés ces Nautilés (Westermann, 1973).

Le mécanisme de ces mouvements verticaux est maintenant bien connu grâce aux travaux de Denton et al. (1966, 1974), de Ward et Martin (1978) et de Ward (1979). Des Nautilés capturés vivants montrent une légère flottabilité négative (1 à 2 grammes en moyenne). Maintenus en aquarium à la pression normale, ils acquièrent lentement une flottabilité positive (jusqu'à plus de 5 grammes). Or, on sait que, dans le Nautilé vivant, la dernière loge est remplie d'eau légèrement hypotonique par rapport à l'eau de mer, les trois ou quatre loges suivantes contiennent de moins en moins d'eau et les précédentes ne contiennent plus que du gaz. Il apparaît donc que l'animal est capable de modifier la teneur en eau de sa coquille et d'obtenir ainsi un équilibre hydrodynamique satisfaisant. Cette teneur en eau varie d'ailleurs suivant les espèces et, dans une espèce donnée, au cours de la croissance. Elle atteint environ 14 % du poids total.

Le mécanisme d'équilibrage paraît impliquer un pompage des ions Na^+ et Cl^- par la paroi poreuse du siphon, puis le départ de l'eau par osmose. Le mécanisme est rapide tant que le siphon est en contact avec l'eau ; puis se produit un "découplage" lorsque le niveau de l'eau baisse en-dessous du siphon, mais le pompage continue, bien que plus lentement, par la pellicule qui tapisse la paroi interne des cloisons.

Ce mécanisme est assez lent, mais semble suffisant pour assurer les variations diurnes de profondeur : le départ de 5 % du liquide intracaméral suffirait pour assurer une vitesse ascensionnelle de 5 cm/s.

B — DISPERSION POST-MORTEM DES COQUILLES

Il est certain que les coquilles de Nautilus subissent fréquemment, après la mort de l'animal, un transport plus ou moins important si bien que l'aire de dispersion des coquilles dépasse largement le domaine des formes vivantes (Reyment, 1973 ; Stenzel, 1964). Certaines espèces, comme *N. alumnus*, ne sont connues que par des coquilles flottées. D'autre part, *N. pompilius* se récolte sur les plages du Japon (Kobayashi, 1954) où il est amené par le courant du Kuroshio. Il a été trouvé sur les côtes de Thaïlande (Toriyama et al., 1966 ; Hamada, 1966), au fond du Golfe du Bengale (Teichert, 1970), au large de Ceylan, et jusque sur les côtes est de l'Afrique et de Madagascar où les coquilles flottées, sans être fréquentes, sont récoltées occasionnellement et souvent en très bon état (renseignement oral de C. Devillers). Dans ce dernier cas, on a supposé l'existence, possible mais entièrement gratuite, de gisements de Nautilus vivants dans l'Océan Indien. Il n'en est pas moins prouvé que les déplacements post-mortem des Nautilus, toujours dans le sens des courants, dépassent fréquemment 3000 kilomètres. Hamada (1966) a étudié en détail les coquilles flottées de Thaïlande. Celles-ci ne montrent jamais le péristome, et la loge d'habitation est fréquemment plus ou moins érodée. Le test est exfolié et décoloré. Enfin de nombreux épizoaires s'installent à l'intérieur de la loge d'habitation vidée de son occupant, surtout dans la partie postérieure de celle-ci ainsi que sur la dernière cloison : Ostréidés souvent de grande taille (jusqu'à 3 ans d'après Kobayashi), Serpules, Crustacés, Bryozoaires. Par contre les épizoaires ne se fixent que très rarement sur la face externe, trop lisse, de la coquille, sauf parfois dans la région ombilicale. Il n'y a aucune trace d'épizoaires recouverts par le dernier tour.

L'importance du déplacement des Nautilus, vivants ou morts, a été chiffré récemment (Saunders et Spinola, 1979) grâce au marquage d'individus de *Nautilus pompilius* capturés près de l'île de Palau (Carolines occidentales) et remis en liberté. Des exemplaires vivants ont été repris au bout de 332 jours à 150 km de leur lieu d'origine ; par contre des coquilles vides ont été retrouvées à plus de 1000 km après 138 jours, ce qui représente une vitesse journalière moyenne de plus de 7 km. Ces coquilles, malgré la distance, étaient dans un état remarquable de fraîcheur. Ce fait souligne l'importance et la rapidité du transport des coquilles vides de Céphalopodes sous l'action des courants marins.

Dans une note toute récente, Chamberlain et al (1981) contestent l'importance de la diffusion post-mortem des coquilles de Nautilus ; ils pensent que l'entrée rapide d'eau dans les loges par le siphon entraîne une chute rapide de la coquille vers le fond, notamment lorsque la mort se produit à une profondeur supérieure à 200 m. La séparation du corps et de la coquille est très rapide (moins de 12 h). Il est possible que tel soit en effet le sort de la majorité des coquilles, mais il n'est pas possible de contester les faits évoqués précédemment qui montrent l'importance et la fréquence des transports. Le rôle de ce phénomène ne doit pas être sous-estimé.

C — LA SPIRULE

Ce petit Céphalopode possède une coquille interne spiralée à tours disjoints, formée d'une vingtaine de loges, à cloisons concaves et siphon dorsal. L'animal vit en essaims de nombreux individus, dans les mers tropicales, entre 200 et 1200 m, avec d'importantes migrations verticales diurnes ou en fonction de l'âge. Ici encore, les dernières loges renferment un liquide intracaméral qui permet de contrôler la flottabilité.

Malgré sa fragilité apparente, la coquille est capable de résister à des pressions considérables (130 à 200 bars) avant d'imploser. Les coquilles se trouvent en grande abondance sur certaines plages apparemment éloignées des zones de vie du Céphalopode. Aucun gisement de Spirules vivantes n'est connu près des côtes de Madagascar ou de l'île Maurice, dont les plages livrent de nombreuses coquilles étudiées récemment par Dauphin (1979 a, b), et qui montrent des degrés variables d'usure et la présence, comme dans le cas du Nautilus, de nombreux épizoaires (Bryozoaires, Crustacés). De même pour les coquilles de Spirules récoltées sur les côtes de Bretagne ou des Îles Britanniques, une origine rapprochée peut être exclue et doit être recherchée dans la zone tropicale des Canaries, point le plus rapproché où des formes vivantes soient connues.

Pour ces Céphalopodes actuels, on peut donc admettre la conclusion de Reyment (1958) : "un fait est clair : la présence de Céphalopodes, à l'opposé de ce qui se passe pour les autres Mollusques, ne donne que rarement une idée de l'habitat originel de l'animal".

II — MODE DE VIE ET FLOTTABILITÉ DES AMMONITES

La similitude du plan d'organisation de la coquille des Ammonites par rapport à celle du Nautilé permet-elle d'étendre les observations faites sur ce dernier à l'ensemble des premières ? Ceci paraît d'autant plus tentant qu'en l'absence de tout rapport phylétique direct entre les deux groupes, cette ressemblance ne peut être que le résultat d'une convergence liée à l'adoption, par ces deux groupes, d'une solution identique à leurs problèmes hydrodynamiques, ce qui paraît impliquer un mode de vie comparable. Il y a peu de doute que la présence d'un phragmocône cloisonné et rempli de gaz corresponde à un flotteur et, sans faire de finalisme, on doit admettre que son rôle était de faire flotter la coquille. En l'absence d'observations directes sur un groupe depuis longtemps disparu, le problème de la flottaison peut être étudié, soit à partir de considérations morpho-fonctionnelles, soit par l'étude de la flottabilité de modèles exacts des coquilles. Il faut distinguer ici les études portant sur le mode de vie de l'animal vivant, et celles portant sur le comportement post-mortem de la coquille.

A — MODE DE VIE DES AMMONITES

Un bon point de départ est fourni par les recherches classiques de Trueman (1941) qui a cherché à déterminer la position de vie des Ammonites, en fonction des dimensions respectives du phragmocône et de la loge d'habitation. Pour cela, il a dû formuler quelques hypothèses sur le poids de la coquille, la densité des parties molles, la longueur exacte des deux parties du corps. Il détermine alors la position approximative des centres de gravité et de flottaison, dont la superposition sur une même verticale indique la posture de l'animal. Il montre ainsi que l'on arrive à des positions très proches de celles du Nautilé, le corps orienté vers le bas et l'ouverture vers l'avant. La position obtenue serait nettement plus stable dans les formes involutes et les hétéromorphes que dans les formes très évolutées.

Même si plusieurs des hypothèses de base de Trueman ont été reconnues erronées, les calculs repris sur des bases plus précises par divers auteurs (Raup et Chamberlain, 1967 ; Heptonstall, 1970 ; Reyment, 1973) confirment l'essentiel de ses résultats et conduisent à confirmer que "le rôle primaire de la coquille des Céphalopodes était sans doute de leur conférer une flottabilité voisine de zéro, c'est-à-dire une absence de poids dans l'eau", (Reyment, 1973), ce qui est la caractéristique des formes pélagiques.

Une des erreurs principales de Trueman est d'avoir négligé la présence d'eau dans le phragmocône. Or, il semble maintenant bien établi que, comme dans le cas du Nautilé et de la Spirule, les dernières loges des Ammonites présentaient une quantité d'eau importante. Les calculs d'Heptonstall, les expériences de Reyment, suggèrent en effet que ce volume était notablement plus important que dans le cas du Nautilé. Alors que dans ce dernier, il est de l'ordre de 14 %, il varierait chez les Ammonites de 20 % (*Gastrioceras*) à 52 % (*Ludwigia*). Il serait nettement plus élevé chez le jeune que chez l'adulte, dans les formes involutes que dans les espèces évolutées.

Il est vraisemblable que, comme le Nautilé, les Ammonites pouvaient faire varier la quantité de ce liquide intracaméral pour contrôler leurs mouvements verticaux. Les calculs d'Heptonstall indiquent que l'enlèvement d'une fraction de gramme suffirait à assurer une vitesse ascensionnelle de 5 cm/s. Le siphon intervient certainement dans ce mécanisme. Mais, chez les Ammonites, sa structure est différente de celle du Nautilé : gaine en phosphate de calcium, absence de porosité dans les dernières loges, position ventrale, largeur très variable. Tout ceci suggère une grande prudence dans l'explication des mécanismes.

L'absence de gaine poreuse dans les dernières loges pourrait s'expliquer par le fait que ces loges seraient entièrement remplies de liquide.

La position ventrale du siphon serait désavantageuse pour le pompage de l'eau dans les loges, en cas de loges d'habitation courtes (1/3 à 1/2 tour), car il se trouve alors au sommet de la loge et favorise le découplage. Au contraire elle devient avantageuse dans le cas de loges longues (2/3 à 1 1/4 tour), où il est alors en contact constant avec le liquide intracaméral. Ceci explique sans doute la grande fréquence des loges d'habitation longues dans beaucoup d'Ammonites.

Chez les sphérocoènes à loges d'habitation relativement courtes, les mouvements verticaux sont sans doute rendu possible par l'intense plissement des cloisons, et notamment par la formation d'un lobe suspensif décurrent qui accroît la surface des cloisons.

En effet, le siphon n'intervient certainement pas seul dans le pompage de l'eau. Comme dans les formes actuelles, la pellicule qui tapisse la surface interne des cloisons joue certainement un rôle actif. Le plissement accentué de celles-ci chez beaucoup d'Ammonites aurait donc un rôle physiologique important, en accroissant la surface d'échange et en facilitant le pompage de l'eau. Il présenterait alors un avantage sélectif important pour des formes vivant en eau profonde.

Les Ammonites paraissent donc pouvoir effectuer des mouvements verticaux importants. S'il est relativement facile de déterminer, chez les Céphalopodes à cloisons simplement concaves, la résistance des coquilles à l'écrasement et d'en déduire la profondeur maximale permise à ces formes (Westermann, 1973), cette évaluation est beaucoup plus difficile dans le

cas des coquilles à cloisons plissées. Il semble cependant bien établi qu'en plus de leur fonction physiologique évoquée précédemment, les plissements des cloisons ont aussi une fonction mécanique leur conférant une résistance accrue, ce qui parle en faveur d'une possibilité de vie très profonde. Westermann a envisagé (1971) une approche originale de ce problème en se basant sur la résistance du siphon, évaluée à partir du rapport entre l'épaisseur de sa paroi et son diamètre. Il montre que ce rapport qui est de 9 environ chez le Nautilé, atteint sa valeur maximale chez les Phyllocératidés et les Lytocératidés (10 à 19) ce qui suggère des profondeurs considérables, pouvant atteindre 800 à 1000 m. Chez les *Ammonitina*, il est généralement plus faible, entre 8 et 6,5, ce qui implique des profondeurs nettement plus faibles, entre 500 et 100 m.

Si les Ammonites paraissent donc susceptibles de déplacements verticaux importants, la possibilité de *mouvements horizontaux* actifs est plus douteuse. Mutvei et Reymont (1973) et Reymont (1973) mettent en doute l'existence dans ce groupe de la nage "par réaction" si caractéristique des Céphalopodes actuels.

Chez le Nautilé, en effet, cette propulsion est réalisée par la contraction des puissants muscles rétracteurs situés au-dessus, de part et d'autre de la large cavité palléale, et attachés à la paroi supérieure de la loge d'habitation ainsi qu'au cartilage céphalique. Leur fonction serait non seulement d'attacher le corps à la coquille, mais aussi, comme chez *Sepia* ou *Loligo*, de participer à la motricité.

La plupart des Ammonites ont au contraire un corps très allongé, pour ne pas dire vermiforme. La longueur de la loge d'habitation, très variable, va d'1/3 de tour à 1 tour 1/2, avec une distribution asymétrique montrant un mode vers 0,8-0,9 tour. La cavité palléale des Ammonites devait par suite être très longue et très étroite, et les muscles rétracteurs, observés dans plusieurs espèces en position dorsale comme chez le Nautilé, devaient en être totalement séparés et ne paraissent pas pouvoir jouer le même rôle natatoire que chez ce dernier. A ceci s'ajoute l'absence générale du sinus hyponomique chez la plupart des Ammonites, dont beaucoup montrent au contraire dans la région ventrale une projection vers l'avant. Il n'y aurait donc pas d'entonnoir.

Ceci indiquerait "que les Ammonites auraient été mal équipées pour la nage et mieux adaptées à des mouvements verticaux, sans doute en fonction d'un mode de vie lié aux migrations diurnes du plancton dont elles se seraient nourries" (Mutvei et Reymont, 1973). Contrairement au Nautilé, qui s'avère en définitive un assez mauvais modèle pour interpréter le mode de vie des Ammonites, ces dernières ne seraient donc pas des carnivores, mais des planctonophages. En ce même sens parle l'absence de mâchoires calcifiées. Celles-ci sont primitivement entièrement cornées et par la suite la mâchoire inférieure pourrait se calcifier, mais en se transformant en opercule (Kaiser et Lehmann, 1971). Lehmann (1971) a d'ailleurs analysé le bol alimentaire d'un *Amioceras* et montré qu'il était constitué essentiellement de petits Ostracodes et Foraminifères et peut-être aussi de Copépodes.

Cette image d'Ammonites vivant en milieu océanique, dans des eaux relativement profondes, capables d'effectuer d'importants mouvements verticaux s'applique tout spécialement au groupe des formes sphérocones, à coquille lisse ou peu ornée, à cloisons très plissées, souvent munies d'un lobe suspensif très décurrent (Phyllocératidés, Liparocératidés, Sphaérocératidés, Macrocéphalidés etc. . .). Mais sans doute ne faut-il pas le généraliser, sans nuances, à tous les groupes.

Les données paléogéographiques et sédimentologiques montrent en effet que d'autres groupes d'Ammonitoïdés peuvent s'adapter à des conditions de vie très diverses, entraînant des modifications morphologiques notables.

Un mode de vie benthique a même été suggéré pour certains groupes, notamment pour les hétéromorphes du Trias (Wiedmann, 1973) et du Dogger (Dietl, 1973), voire du Crétacé. Pour ces derniers cependant, les observations suggèrent plutôt une vie pélagique. Même dans le cas du curieux *Nipponites*, les travaux récents de Ward et Westermann (1977) montrent que, malgré leur analogie superficielle avec des formes fixées comme les Vermets, ces Céphalopodes avaient une large flottabilité positive et devaient mener une vie pélagique susceptible de les faire descendre jusqu'à - 600 m. De même, les *Turrilites* à enroulement trochospiral montrent une bonne adaptation à ce même mode de vie (Ward, 1980).

On peut donc considérer les hétéromorphes crétacés comme des formes adaptées aux régions mésopélagiques, en réponse à la compétition des Téléostéens en pleine expansion au Crétacé (Packard, 1972). Ce seraient des formes pélagiques passives, se nourrissant de Copépodes, mauvaises nageuses, mais susceptibles de mouvements verticaux importants.

Par contre, l'adaptation à une vie en eau peu profonde est probable pour beaucoup d'Ammonites platycônes ou oxycônes à coquille lourde et ornée, avec une ligne de suture simplifiée pouvant aller, dans le cas extrême de mers fermées ou confinées, jusqu'à des sutures cératitiques.

Dans ces eaux peu profondes en effet, l'utilité tant physiologique que mécanique du plissement des cloisons, facilitant les mouvements verticaux, perd toute utilité et la sélection cesse de jouer en sa faveur. Par contre, dans ces mêmes eaux peu profondes et donc fréquemment agitées, une ornementation vigoureuse renforçant la résistance mécanique de la coquille aux chocs peut devenir très avantageuse.

Dans ces conditions, les qualités hydrodynamiques ne jouent plus qu'un rôle secondaire, qui peut justifier l'abondance des formes oxycônes, mauvaises nageuses et sans doute proches du fond. Certaines de celles-ci, à suture très plissée (Haplocératidés, *Oppelia*) vivent sans doute encore à grande profondeur, mais de nombreux oxycônes à sutures simplifiées (*Staufenia*, *Leioceras*, *Clydoniceras*...) sont manifestement des formes spécialisées en eau très peu profonde.

Mutvei et Reymont (1973) évoquent sur ce problème le cas des Vascocératidés, du Turonien inférieur d'Afrique du Nord et de la Péninsule Ibérique, formes à sutures simplifiées vivant dans les mers pelliculaires issues de la transgression du Crétacé supérieur. Mais ce modèle évolutif peut être aussi bien appliqué aux vrais Cératidés du Trias, aux *Bouleiceras* du Lias supérieur, aux Thambitidés et Clydonicératidés du Dogger.

Dans le même esprit, il est frappant de comparer la cloison très simplifiée des Kosmocératidés du Callovien moyen de la plate-forme européenne (Tintant, 1963) avec celle, beaucoup plus complexe, de leurs ancêtres les *Keplerites* vivant à proximité du milieu océanique boréal du Callovien inférieur (Côte ouest des USA).

Dommergues (1980) a de même montré que, dans diverses lignées d'Ammonites du Lias moyen, l'adaptation de formes d'origine mésogéenne au domaine de plate-forme subboréal se traduit par un renforcement de l'ornementation et par une simplification significative de la ligne de suture.

B -- FLOTTABILITE DES COQUILLES VIDES D'AMMONITES

Ce problème a été traité de façon exhaustive, à l'aide d'expérimentations effectuées sur des modèles en plastiques de coquilles de Céphalopodes divers, par Reymont aux publications duquel (1958, 1973, 1981) on devra toujours se rapporter. Nous nous contenterons d'en rappeler ici quelques points essentiels.

1) Les coquilles vides des Ammonites présentent généralement une flottabilité nettement supérieure à celle du Nautilé. Pour maintenir leur équilibre hydrostatique, elles devaient donc inclure dans les premières loges une quantité d'eau nettement plus grande. Ce fait confirme les résultats énoncés précédemment.

2) La flottabilité de la coquille des Ammonites dépend de nombreux facteurs, dont les principaux sont liés à la forme du test. Les formes involutes flottent verticalement, comme le Nautilé, et se dispersent de façon analogue. La taille généralement réduite du siphon doit limiter les entrées d'eau dans les loges et ralentir le mécanisme d'immersion évoqué par Chamberlain et al. (1981).

Les formes très évoluées ont un comportement différent : si la loge d'habitation n'est pas trop longue (entre 3/4 et 1 tour 1/4), elles flottent à plat dans l'eau. Mais la présence d'eau dans les 4 dernières loges leur restitue une position verticale, qui était certainement celle de l'animal vivant (Reymont, 1981). Sans doute ces formes étaient-elles d'assez mauvaises nageuses, vivant en eau superficielle mais susceptibles d'incursions en eau profonde, si on en croit leur suture généralement très découpée et souvent munie d'un lobe suspensif (Hammatocératidés, Périssphinctidés).

L'influence du type d'enroulement sur la flottabilité est considérable : une analyse en composantes principales (Reymont, 1973) de quarante-cinq genres, basée sur 5 caractères, montre que ces formes se distribuent en plusieurs groupes discontinus qui paraissent correspondre aux qualités de flottabilité des coquilles : dans l'ensemble celle-ci s'accroît pour les formes involutes et épaisses ; elle diminue pour les formes serpenticônes et surtout pour les oxycônes. Ces observations basées sur le comportement des coquilles vides peuvent sans doute expliquer au moins partiellement celui des animaux vivants. La mauvaise flottabilité des oxycônes confirme leur localisation à proximité du fond (Debrand-Passard et Marchand, 1979).

3) Les différences de qualités hydrodynamiques des coquilles vides peuvent expliquer la disjonction, dans les gisements, de formes ayant vécu dans un même milieu. Peut-être faut-il lui attribuer la répartition différente, autour du massif du Ghar-Rouban, des coquilles de Macrocéphalitidés et d'Oppélidés dans le Callovien de ces régions, signalée depuis longtemps par Lucas (1942).

4) Le rôle de l'ornementation est très variable selon sa nature. Des carènes ou des tubercules creux peuvent améliorer la flottabilité. Au contraire ces mêmes ornements, quand ils sont pleins, des côtes vigoureuses et nombreuses, alourdissent l'animal et diminuent sa flottabilité.

5) Lorsque l'eau finit par entrer dans la coquille, soit par le siphon, soit à la suite de fractures ou de perforations, la coquille s'enfonce, d'abord verticalement, puis avec un mouvement oscillatoire. Lorsqu'elle touche le fond elle se couche généralement. Il n'est pas rare de trouver côte à côte la trace de la région ventrale de la coquille et son empreinte latérale.

La coquille ne peut rester en position verticale sur le fond que si le ventre est très large et la profondeur inférieure à 10 m. Encore faut-il un milieu très calme. En dessous de 10 m, l'eau pénètre dans les loges par le siphon et la coquille se couche (Weaver et Chamberlain, 1976).

Il existe cependant d'assez nombreux exemples de gisements dans lesquels les coquilles de Céphalopodes sont restées pour la plupart en position verticale. Reyment (1970) y a consacré un article. Je puis y ajouter deux exemples :

- Dans le Carixien de Bourgogne, un banc de calcaires marneux à Brault (Côte-d'Or) contient de nombreux exemplaires de *Beaniceras luridum* presque tous en position verticale. Il s'agit de moules internes avec la loge d'habitation, mais sans péristome (Dommergues, 1979).

- Dans le Toarcien supérieur de San Gião, près de Cantanhede (Portugal), j'ai observé avec R. Mousterde des bancs de calcaires argileux riches en *Pleydellia* dont beaucoup étaient plus ou moins verticales. Sur 81 exemplaires mesurés dans un de ces bancs, 18 (22 %) formaient avec l'horizontal un angle entre 90° et 65° ; 45 (56 %) étaient obliques (entre 65° et 100°) ; 28 (22 %) étaient subhorizontales (angle inférieur à 100°). Les coquilles montraient en outre une orientation préférentielle vers le S-W.

Dans les deux cas, il est peu probable que ces formes à ventre étroit ou même caréné aient pu rester verticales sur le fond. Plus vraisemblablement, elles sont tombées dans une vase déjà plus ou moins pâteuse où elles se sont enfoncées. Ce fait seul peut expliquer les orientations très variables des *Pleydellia* de San Gião.

III – RENSEIGNEMENTS TIRÉS DE LA FOSSILISATION DES CÉPHALOPODES

Beaucoup de renseignements utiles peuvent certainement être tirés de l'analyse des conditions de fossilisation et de gisement des coquilles de Céphalopodes. Je laisserai complètement de côté les problèmes de distribution paléogéographique des espèces, qui sortiraient largement du cadre de cet article, pour me contenter de quelques réflexions relatives à l'état des fossiles.

Les observations précédentes, basées essentiellement sur la morphologie fonctionnelle des coquilles, montrent que beaucoup d'Ammonites devaient vivre en milieu océanique, et que leur présence dans des sédiments littoraux ne peut résulter que de phénomènes de transport. D'autres au contraire paraissent adaptées à ces milieux peu profonds où ils sont en place. Existe-t-il des caractères permettant de mettre en évidence le transport ou l'autochtonie des coquilles ?

A -- PRÉSENCE D'ORGANES LIÉS AUX PARTIES MOLLES

La conservation à l'intérieur de la coquille d'organes ou de pièces liés aux parties molles de l'animal est un indice valable d'autochtonie.

On sait qu'aucune empreinte certaine des contours du corps ou des bras des Ammonoïdés n'est connue avec certitude, contrairement à ce qui se passe pour les Teuthidés. Cette absence peut être interprétée comme la preuve d'une disjonction très rapide du corps et de la coquille après la mort.

Exceptionnellement, des individus ont conservé dans leur loge d'habitation soit la radula, soit les mâchoires (Cloos, 1967 ; Lehmann, 1967a), soit la poche à encre (Lehmann, 1967b). Dans ces cas l'autochtonie est évidente.

Les mâchoires calcifiées du Nautilé (*Rhyncholite* et *Conchorhynchus*) sont fréquemment retrouvées, mais toujours séparées de la coquille et souvent en des gisements très différents. Un seul exemplaire de Nautilidé montrant un rhyncholite en place a été signalé jadis dans l'espèce *Syrionautilus libanoticus* (Foord et Crick, 1890). Très comparable est le cas de l'aptychus des Ammonites. Qu'il s'agisse d'un opercule ou de la mâchoire inférieure, ces pièces calcifiées se trouvent généralement isolées des coquilles, et dans des conditions de gisements différentes. Sans doute tombent-elles en même temps que les chairs sur le lieu de vie de l'animal, tandis que la coquille délestée de son occupant subit une dispersion nécroplanctonique.

Cette séparation a souvent été expliquée par une dissolution de la coquille aragonitique en eau profonde, tandis que les aptychus calcitiques résisteraient à de plus grandes profondeurs. Cette hypothèse est sans doute valable, dans certains cas, pour expliquer des gisements d'aptychus en milieu profond. Mais elle ne justifie pas l'abondance des gisements littoraux riches en Ammonites dépourvues de leurs aptychus.

La présence dans certains gisements d'Ammonites montrant encore l'aptychus en place dans la loge d'habitation ne peut s'expliquer que par l'autochtonie de ces Céphalopodes pris dans des pièges sédimentaires. Tel est le cas pour le gisement classique de Solenhofen, et sans doute aussi pour le Toarcien inférieur de la Haute-Marne où le faciès Schistes-Carton m'a livré récemment des *Harporceras serpentinum* associés à de nombreux *Cornaptychys* parfois encore en place.

B -- USURE DE LA LOGE D'HABITATION

D'autres indices peuvent être tirés de l'usure de la coquille. Chez le Nautilé (Hamada, 1966), un long transport s'accompagne habituellement d'une destruction du péristome, puis d'une usure de plus en plus prononcée de la loge d'habitation.

Il est donc vraisemblable d'admettre que les populations qui présentent un péristome intact, une loge d'habitation complète, n'ont subi qu'un transport peu important. Tel est le cas pour les *Kosmoceras* du Callovien moyen du Bassin de Paris où les apophyses latérales sont bien conservées malgré leur fragilité.

L'absence constante de loges d'habitation peut au contraire constituer un indice de transport important. C'est le cas pour les Phyllocératidés du Jurassique de Madagascar, toujours dépourvus de loges d'habitation (Joly, 1978) ou pour les rares représentants de cette famille trouvée en Bourgogne. Dans ces sédiments littoraux, ces formes d'eau profonde apparaissent vraiment étrangères et ont dû subir un long transport.

De même, les loges d'habitations sont exceptionnelles chez les *Macrocephalites* du Callovien malgache où Thierry (1978) n'a observé que 12 individus munis de leurs loges d'habitation sur plus de 4000 exemplaires étudiés. Par contre, cette loge est presque toujours présente chez les *Macrocephalites* du Portugal ou du Poitou, proches de l'Atlantique, tandis que le pourcentage des individus chambrés décroît dans les gisements européens en fonction de leur éloignement des provinces océaniques, atlantique ou mésogéenne.

Cependant, il ne faut pas oublier que l'absence de loges d'habitation peut être liée au mode de fossilisation, par exemple chez les formes pyriteuses dont seuls les tours internes sont généralement conservés.

La taille des exemplaires peut également donner des indications sur l'existence d'un transport (Hallam, 1967). Dans une population biologique autochtone où le développement ontogénique se fait sur place, la distribution des tailles suit généralement une courbe de survie, montrant une dominance des petits exemplaires et une raréfaction progressive des tailles croissantes. La dominance nette d'une classe de taille, autour de laquelle les dimensions varient suivant une distribution normale, indique souvent un tri au cours d'un transport.

Mais ce critère ne peut être utilisé qu'avec précaution : il peut y avoir eu destruction des jeunes, plus fragiles, ou non-fossilisation des formes de grande taille (cas de la pyritisation). En outre, chez les Céphalopodes actuels, il y a souvent séparation précoce des jeunes et des adultes qui forment des essaims séparés.

Pour la même raison, le rapport du nombre des microconques à celui des macroconques n'est guère plus fiable. En effet, chez les Céphalopodes, le *sex-ratio* est souvent très différent de l'unité, et les mâles sont souvent séparés des femelles. Sur une pêche de 48 *Nautilus pompilius* récoltés aux îles Fidji, on ne comptait que 8 femelles, soit un *sex-ratio* de 1/6.

C - LES ÉPIZOAIRES DES COQUILLES DE CÉPHALOPODES

L'observation des organismes fixés sur la coquille (épizoaires) fournit des indices de transport très intéressants. Chez le Nautilé, les coquilles flottées portent fréquemment de nombreux épizoaires : Huîtres, Serpules, Bryozoaires, Crustacés. Ceux-ci se fixent rarement sur la partie externe de la coquille, sans doute trop lisse et trop exposée (sauf exceptionnellement dans la région ombilicale) ; par contre ils abondent dans la partie postérieure de la loge d'habitation, rendue plus rugueuse par les empreintes musculaires, et sur la face interne de la dernière cloison, ces positions indiquant évidemment une coquille vidée des parties molles.

De nombreuses observations d'épizoaires fixés sur/ou dans les coquilles d'Ammonites ont été faites, mais elles ont souvent conduit à des interprétations contestables. Il convient de distinguer plusieurs cas.

1. Épizoaires fixés sur la face externe du test

Ce sont les seuls qui peuvent s'installer du vivant de l'animal. De tels cas ont été souvent évoqués, notamment par Seilacher (1960, 1967) et ses collaborateurs. En réalité, cette disposition paraît assez rare. Dans les gisements d'Ammonites à test aragonitique conservé intact (Skye, Lukow, Speeton), je n'en connais aucun exemple, et nous avons vu que dans le Nautilé actuel cette situation est exceptionnelle. On ne voit d'ailleurs pas bien comment des colonies importantes d'épizoaires pourraient s'installer sans compromettre le délicat équilibre hydrostatique de ces Céphalopodes. Les seuls exemples convaincants seraient ceux où l'épizoaire a été recouvert par la croissance du dernier tour (Hirano, 1981). Mais de tels cas sont exceptionnels et mériteraient une révision critique détaillée.

2. Épizoaires fixés dans la loge d'habitation ou épizoaires intrathalames (Tintant, 1980)

C'est là, nous l'avons vu, la position habituelle des épizoaires dans les coquilles flottées de Nautilés. Or ce cas, bien que rarement signalé jusqu'ici, semble très fréquent chez les Ammonites et les Nautilés fossiles. Ces épizoaires de "première génération" sont exclusivement localisés dans la loge d'habitation et ne pénètrent qu'exceptionnellement, à la faveur de cassures, dans le phragmocône. Au cours de la fossilisation, ils ont été englobés dans le remplissage de la loge d'habitation et, après disparition du test, ils apparaissent dans le moule interne, sans relief ou en creux, en montrant leur face interne. Ceci permet de les différencier facilement des épizoaires "de deuxième génération", fixés indifféremment sur la loge et le phragmocône, et qui sont en relief sans jamais pénétrer dans le remplissage.

Ces épizoaires que j'ai qualifiés d'*intrathalames* (Tintant, 1980) sont surtout des *Serpules* de toutes tailles, souvent associées à des *Spirorbis*. On y observe aussi des Ostréidés ainsi que de nombreux Bryozoaires cyclostomes. Ils se distribuent dans toute la loge, surtout à la face ventrale de celle-ci, mais parfois aussi sur son plancher dorsal : ils donnent alors souvent l'impression d'être recouverts par le dernier tour de la spire. On en observe également sur la face externe de la dernière cloison. Leur mode d'implantation peut varier suivant la morphologie de la coquille-hôte.

a) Chez les formes épaisses sphérocoènes à cadicoènes, elles se placent de préférence sur une portion de la face ventrale. Les tubes de *Serpules* souvent en U, s'allongent *transversalement* par rapport à la spire.

Cette disposition est particulièrement nette dans un grand exemplaire de *Gravesia* (Pl. I, photo 1) du Portlandien inférieur d'Auxerre (Yonne) dont la face ventrale est bourrée, sur une longueur d'un demi-tour, de tubes de *Serpules* de grande taille allongée parallèlement aux côtes dans le remplissage. Des Bryozoaires cyclostomes circulaires, de petite taille, se trouvent collés sur la face dorsale de la loge. L'absence de tout épizoaire sur la partie verticale des flancs et leur disposition symétrique permet d'imaginer que la coquille est restée verticale pendant toute la durée de la colonisation, soit qu'elle repose sur le fond (ce qui semble peu vraisemblable étant donné ce qui a été dit précédemment et en raison de la position toujours horizontale des fossiles dans les gisements portlandiens), soit qu'elle flotte comme celle du Nautilé. Le phénomène n'est pas isolé et s'observe sur la totalité des *Gravesia* de l'Yonne présentant leur loge d'habitation.

Des observations identiques peuvent être faites sur les nombreux *Erymnoceras* du Callovien moyen des environs de Nevers (Nièvre). Ici encore (Pl. I, photo 2) des *Serpules* de grande taille se disposent transversalement dans la partie ventrale de la loge d'habitation, mais elles sont accompagnées d'Ostréidés de grande taille, dont la longueur dépassant 4 cm indique un âge d'au moins deux ans. Les Huîtres sont fixées de façon systématique dans la cavité des tubercules. Des Bryozoaires se distribuent dans toute la loge.

Le même phénomène se retrouve dans beaucoup d'Ammonites plus ou moins sphérocoènes de l'Oolithe ferrugineuse de Bourgogne, appartenant au genre *Tornquistes* et à *Euaspidoceras babe anum*.

Enfin, ce type d'épizoaires est très constant dans les coquilles de Nautilidés, aussi bien dans les petits *Pseudaganides aganiticus* de l'Oolithe ferrugineuse, où nous l'avons observé pour la première fois (Marchand et Tintant, 1971) que dans les *Cenoceras* liasiques ou les grands *Paracenoceras* du groupe *giganteum* de l'Oxfordien.

b) La présence d'épizoaires intrathalames est également fréquente dans les coquilles serpenticônes à enroulement très évoluée (*Aegoceras* du Lias moyen, *Dactylioceras* du Toarcien et surtout Périssphinctidés de l'Oxfordien et du Kimméridgien), mais avec des modalités un peu différentes (Pl. II, photo 1-2).

Ici encore, les épizoaires sont surtout des *Serpules*, souvent accompagnées de *Spirorbis*, mais les tubes se disposent uniquement sur les flancs et sont généralement allongés dans le sens de la spire, leur ouverture tournée vers celle de l'Ammonite. Leur absence dans la région ventrale peut être liée en partie à l'étroitesse de celle-ci, peu favorable à la fixation. Mais l'orientation des *Serpules*, très différente de celle qu'on observe chez les formes sphérocoènes, fait penser à un comportement différent. Dans ce cas, la coquille a dû demeurer horizontale, soit posée sur le fond (mais la disposition symétrique des épizoaires sur les deux faces de la coquille serait alors difficilement explicable), soit flottante entre deux eaux. L'abondance des *Spirorbis*, habituellement épiplanctoniques, parle dans ce sens. Et nous avons vu que les expériences de Reyment indiquent que les coquilles serpenticônes tendent à flotter horizontalement en un équilibre peu stable qui leur permet des retournements fréquents.

Dans le cas des coquilles oxycônes les épizoaires intrathalames paraissent beaucoup plus rares. Ils sont pratiquement absents dans les grands *Cardioceras* de l'Oxfordien de Bourgogne. Par contre j'en ai observé, de petite taille il est vrai, et localisés près de l'ombilic, dans l'espèce kimméridgienne très oxycône *Aulacostephanus yo*.

3. Épizoaires fixés sur le moule interne

Il importe de bien distinguer des épizoaires intrathalames, strictement localisés dans la loge d'habitation, des épizoaires fixés sur un moule interne, ou sur des tests recristallisés ou des répliques. Ces épifaunes de "seconde génération" correspondent à un phénomène plus tardif, lié à des phases de reprise ou de remaniement du sédiment.

De nombreux exemplaires de Nautilidés, de *Phylloceras* ou de *Macrocephalites* du Callovien malgache sont ainsi recouverts de *Serpules*, d'Ostréidés parfois très grands et très nombreux fixés directement sur le moule interne, sans aucune trace de test interposée (Joly, 1978). L'idée d'une dissolution du test dans ces cas sans déplacement de l'épizoaire paraît peu plausible. D'ailleurs, dans beaucoup d'exemplaires, on peut constater la présence de *Serpules* passant sans discontinuité d'une zone recouverte d'un reste de test à une zone à l'état de moule interne, ou encore passant du flanc latéral à une cloison. Dans un exemplaire de *Phylloceras*, les épizoaires recouvrent des restes profondément érodés d'un tour externe, en grande partie disparu. Enfin, dans un exemplaire d'*Amaltheus stokesi* du Domérien de Bourgogne, on voit des *Serpules* passant en continuité du moule interne de l'Ammonite à des fragments de gangue recouvrant la région ventrale.

Tous ces exemples montrent le caractère très postérieur de ces épizoaires, et indiquent la complexité de l'évolution taphonomique de tels fossiles.

Remerciements. - Les idées émises dans cet article sont basées sur mes observations personnelles et sur l'interprétation d'une abondante littérature. Mais elles doivent beaucoup à des échanges et des discussions avec mes collaborateurs. Je tiens à remercier tout particulièrement MM. Mouterde, Thierry, Marchand, Dommergues de leurs suggestions et de leurs critiques.

RÉFÉRENCES CITÉES

- CHAMBERLAIN J.A. Jun. (1976). - Equations of motion for post-sinking cephalopod shells and the sinking of *Nautilus*. *Paleobiology*, vol. 2, n° 1, p. 8-18.
- CHAMBERLAIN J.A. Jun. (1976). - Flow pattern and drag coefficient of cephalopod shells. *Palaeontology*, vol. 19, n° 3, p. 539-563, pl. 84.
- CHAMBERLAIN J.A. Jun., WARD P.D. et WEAVER J.S. (1981). - Post-mortem ascent of *Nautilus* shells : implications for cephalopod paleobiology. *Paleobiology*, vol. 7, n° 4, p. 494-509.
- CHAMBERLAIN J.A. Jun. et WESTERMANN G.E.G. (1976). - Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornamentation. *Paleobiology*, vol. 2, n° 4, p. 316-331.
- CLOOS D. (1967). - Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay. *Pal. Zeitsch.*, Bd. 41, n° 1/2, p. 19-37, pl. I-III.
- COCHRAN K.J., RYE D.H. et LANDMAN N.H. (1981). - Growth rate and habitat of *Nautilus pompilius* inferred from radioactive and stable isotopic studies. *Paleobiology*, vol. 7, n° 4, p. 469-480.
- DAUPHIN Y. (1979a). - Contribution à l'étude de la formation des gisements de Céphalopodes. - I. Les coquilles de Spirules (Dibranchiata) de Nouvelle-Calédonie. *Cah. Indo-pacif.*, vol. 1, n° 2, p. 165-194, pl. I-III.
- DAUPHIN Y. (1979b). - *id.* -, II. Les coquilles de Spirules (Dibranchiata, Cephalopoda) de l'île Maurice (Océan Indien). *id.* -, vol. 1, n° 3, p. 335-351.
- DAVIES R.A. et MOHORTER W. (1973). - Juvenile *Nautilus* from Fiji Islands. *Journ. Pal.*, vol. 47, n° 5, p. 925-928, pl.
- DEBRAND-PASSARD S. et MARCHAND D. (1979). - Réflexions sur la répartition des Ammonoïdés dans l'Est et le Sud du Bassin parisien au Callovien supérieur (zone à Lamberti) et à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae). *Bull. B.R.G.M.*, 2ème sér., sect. IV, n° 2, p. 103-112.
- DENTON E.J. (1974). - On buoyancy and the life of modern and fossils Cephalopods. *Proc. R. Soc. London*, B, t. 185, p. 273-299.
- DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B. (1966). - On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. *Journ. Mar. biol. Assoc. U.K.*, t. 46, p. 723-759.
- DIETL G. (1973). - Middle Jurassic (Dogger) heteromorph Ammonites in Hallam, Atlas of Paleobiogeography, p. 283-285.
- DIETL G., IMMEL H. et WIEDMANN J. (1979). - Vergleichende Untersuchungen an heteromorphen Ammoniten. *Neu. Jahrb. Geol. Pal.*, vol. 157, p. 218-225.
- DOMMERGUES J.L. (1979). - Le Carixien bourguignon. Thèse 3ème cycle, Inst. Sc. Terre, Dijon.
- DOMMERGUES J.L. (1980). - Convergences évolutives chez les Ammonitina au Lias moyen ; relations avec la conquête du domaine subboréal par des lignées mésogéennes. *8ème Réun. ann. Sc. Terre*, Marseille, p. 131.
- FOORD A.H. et CRICK G.C. (1890). - On some new and imperfectly defined species of Jurassic, Cretaceous and Tertiary Nautilus contained in the British Museum (Nat. Hist.). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6ème sér., vol. 5, p. 388-409.
- HALLAM A. (1967). - The interpretation of size-frequency distribution in molluscan death assemblages. *Palaeontology*, vol. 10, n° 1, p. 25-42.
- HAMADA T. (1966). - Notes on the drifted *Nautilus* in Thailand. *Contrib. Geol. Pal. South-East Asia*, n° XXI, p. 215-278.
- HEPTONSTALL W.B. (1970). - Buoyancy control in Ammonoids. *Lethaia*, vol. 3, n° 4, p. 317-328.

- HIRANO H. (1981). - Growth rates in *Nautilus macromphalus* and Ammonoids. Its implications. *Int. Symp. Concepts and Method in Pal.*, Barcelona, p. 141-146.
- IREDALE T. (1944). - Australian pearly Nautilus. *Australian Zoologist*, vol. 10, p. 1-3.
- JOLY B. (1978). - Les *Phylloceratidae* malgaches au Jurassique. Généralités sur les *Phylloceratidae* et quelques *Juraphyllitidae*. *Docum. Lab. Geol. Fac. Sc. Lyon*, n° 67, 471 p., 70 pl., 147 fig.
- KAISER P. et LEHMANN U. (1971). - Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates in rezenter und fossilen Cephalopoden. *Pal. Zeitsch.*, vol. 45, n° 1/2, p. 18-32.
- KOBAYASHI T. (1954). - A contribution toward Paleo-Plumenology. Science of the Oceanic Current in the Past. *Japan. Jour. Geogr.*, vol. 25, p. 35-36.
- LEHMANN U. (1967a). - Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben. *Pal. Zeitsch.*, vol. 41, n° 1/2, p. 38-45, pl. IV.
- LEHMANN U. (1967b). - Ammoniten mit Tintelbeutel. *id.*, vol. 41, n° 3/4, p. 132-136.
- LEHMANN U. (1971). - Jaws, radula and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). *Palaeontology*, vol. 14, pt. 2, p. 338-341, pl. 81.
- LEHMANN U. (1979). - The jaws and radula of the Jurassic ammonite *Dactylioceras*. *Palaeontology*, vol. 22, pt. 1, p. 265-271, pl. 27.
- LUCAS G. (1942). - Description géologique et pétrographique des Monts de Ghar Rouban et du Sidi el Abed (frontière algéromarocaine). *Bull. Serv. Cart. Géol. Algérie*, sér. 2, t. 16, 539 p., 34 pl.
- MARCHAND D. et TINTANT H. (1970). - Études statistiques sur *Pseudaganides aganiticus* (Schlot.) et diverses espèces voisines. *Bull. scient. Bourgogne*, vol. XXVIII (1971) p. 111-169, 4 pl.
- MUTVEI H. (1957). - On the relations of the principal muscles to the shell of Nautilus in some fossil Nautiloids. *Ark. Miner. Geol.*, t. 2, p. 219-254.
- MUTVEI H. (1957). - On the relations of the principal muscles to the shell of Nautilus in some fossil Nautiloids. *Ark. Miner. Zool.*, t. 16, p. 226-278.
- MUTVEI H. et REYMENT R.A. (1973). - Buoyancy control and siphuncle fonction in Ammonoids. *Palaeontology*, vol. 16, n° 3, p. 623-636.
- PACKARD A. (1972). - Cephalopods and fish : the limits of convergence. *Biol. Rev.*, vol. 47, p. 241-307.
- RAUP D.M. (1973). - Depth inference from vertically inbedded cephalopods. *Lethaia*, t. 6, n° 3, p. 217-226.
- RAUP D.M. et CHAMBERLAIN J.A. (1967). - Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells. *Journ. Pal.*, t. 41, p. 566-574.
- RAUP D.M. et TAKARASHI T. (1966). - Experiments on strength of cephalopod shells. *Geol. Soc. Amer., Annual Meet.*, 1966, p. 172-3.
- REYMENT R.A. (1958). - Factors in distribution of fossil Cephalopods. *Stockholm Contrib. Geol.*, I, p. 97-184.
- REYMENT R.A. (1970). - Vertically inbedded cephalopod shells. Some factors in the distribution of fossil Cephalopods, 2. - *Paleogeog., Paleoclim., Paleoecol.*, vol. 7, p. 103-111.
- REYMENT R.A. (1973). - Factors in the distribution of fossil Cephalopods, pt. 3 : Experiments with exact models of certain shell types. *Publ. Paleont. Inst. Univ. Uppsala.*, n° 133, p. 1-44.
- REYMENT R.A. (1981). - Floating orientations of cephalopod shell models. *Palaeontology*, vol. 23, pt. 4, p. 931-936.
- SAUNDERS W.B. et SPINOSA C. (1979). - *Nautilus* movements and distribution in Palau, Western Caroline Island. *Science*, vol. 204, 15 juin 1979, p. 1199-1200.
- SAUNDERS W.B., SPINOSA C., TEICHERT C. et BANKS R.C. (1978). - The jaw apparatus of recent *Nautilus* and its palaeontological implications. *Palaeontology*, vol. 21, n° 1, p. 129-142.
- SAUNDERS W.B. et WEHMAN D.A. (1977). - Shell strength as a depth limiting factor. *Paleobiology*, vol. 3, n° 1, p. 83-84.

- SEILACHER A. (1960). - Epizoans as a key to ammonites ecology. *Journ. Pal.*, vol. 34, n° 1, p. 189-193.
- SEILACHER A. (1967). - Sedimentation process in Ammonitengehäuse. *Akad. Wiss. u. Litt. Mainz. Jahrg. 1967*, n° 9, p. 191-204, pl. I.
- STENZEL H.B. (1964). - Living *Nautilus* in Moore R.L., *Treatise Invert. Paleont.* part K, p. K59-K93.
- TEICHERT C. (1970). - Drifted *Nautilus* shells in the Bay of Bengale. *Journ. Pal.*, vol. 44, n° 6, p. 1109-1130.
- THIERRY J. (1978). - Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonitina, Jurassique) *Mém. géol. Univ. Dijon*, n° 4, 490 p., 36 pl.
- TINTANT H. (1963). - Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. *Publ. Univ. Dijon*, t. XXIX, 2 vol., 500 p., 58 pl.
- TINTANT H. (1979). - L'évolution et le temps : les fossiles chronomètres de l'histoire de la vie. *Rev. Quest. scientif.*, t. 149, n° 1, p. 27-54.
- TINTANT H. (1980). - Les épizoaires intrathalames, indice d'allochtonie des coquilles de Céphalopodes, *8ème Réun. ann. Sc. Terre*, Marseille, p. 348.
- TORIYAMA T., SATO T., HAMADA T. et KOMARLARJUM P. (1966). - *Nautilus pompilius* drifts on the west coast of Thailand. *Contrib. Geol. Pal. South-East Asia*, n° XX, p. 149-161.
- TRUEMAN A.E. (1941). - The ammonite body chamber with special reference to the buoyancy and mode of life of the living Ammonites. *Quat. Journ. Geol. Soc.*, London, t. 96, p. 339-383.
- WARD P. (1979). - Cameral liquid in *Nautilus* and Ammonites. *Paleobiology*, vol. 5, n° 1, p. 40-49.
- WARD P. (1980). - Functional morphology of Cretaceous helically-coiled Ammonite shells. *Paleobiology*, vol. 5, n° 4, p. 415-422.
- WARD P., GREENWALD L. et MAGNIER Y. (1981). - The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*. *Paleobiology*, vol. 7, n° 4, p. 481-493.
- WARD P. et MARTIN A.W. (1978). - On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. *Trans. exp. Zoology*, vol. 205, n° 1, p. 5-12.

PLANCHE I

- 1 - *Gravesia gravesiana* (d'Orb.). - Portlandien inférieur, Calcaire du Barrois, Auxerre (Yonne). Coll. Institut Sciences Terre Dijon, x 0,5, vue oblique.

Bel exemplaire adulte montrant, dans le remplissage de la partie adapicale de la loge d'habitation, une importante colonisation de Serpules intrathalames, dont les tubes en U sont disposés sur la région ventrale, perpendiculairement à la spire.

Lower Portlandien, Barrois Limestone, oblique view.

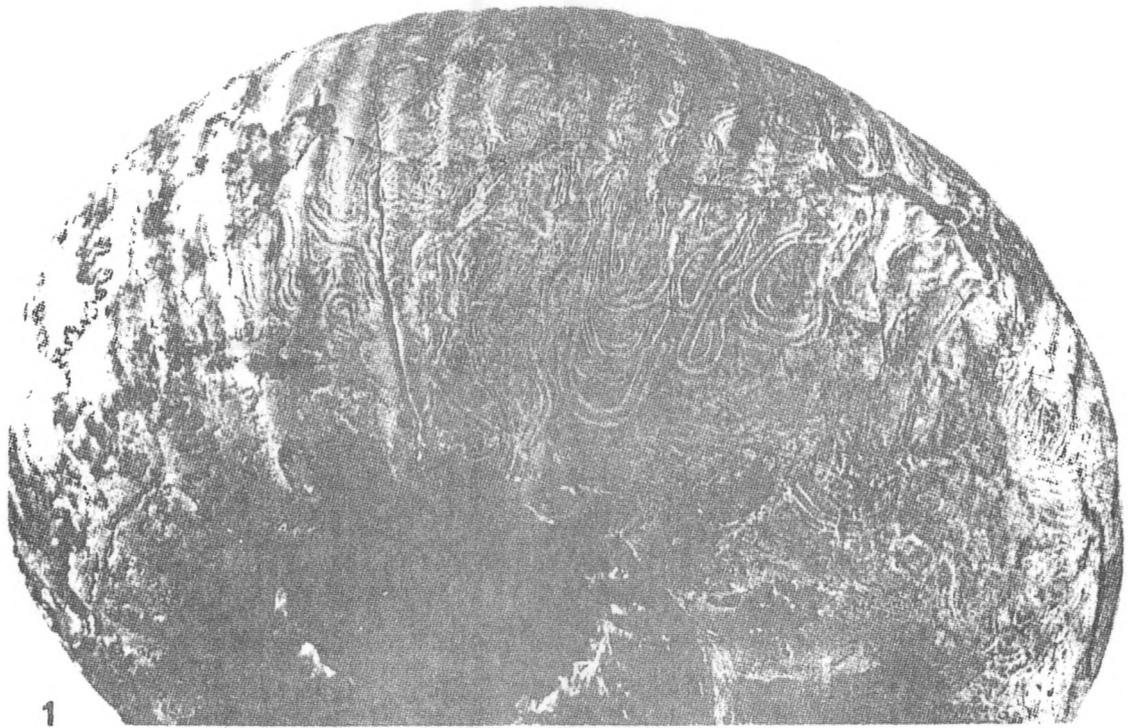
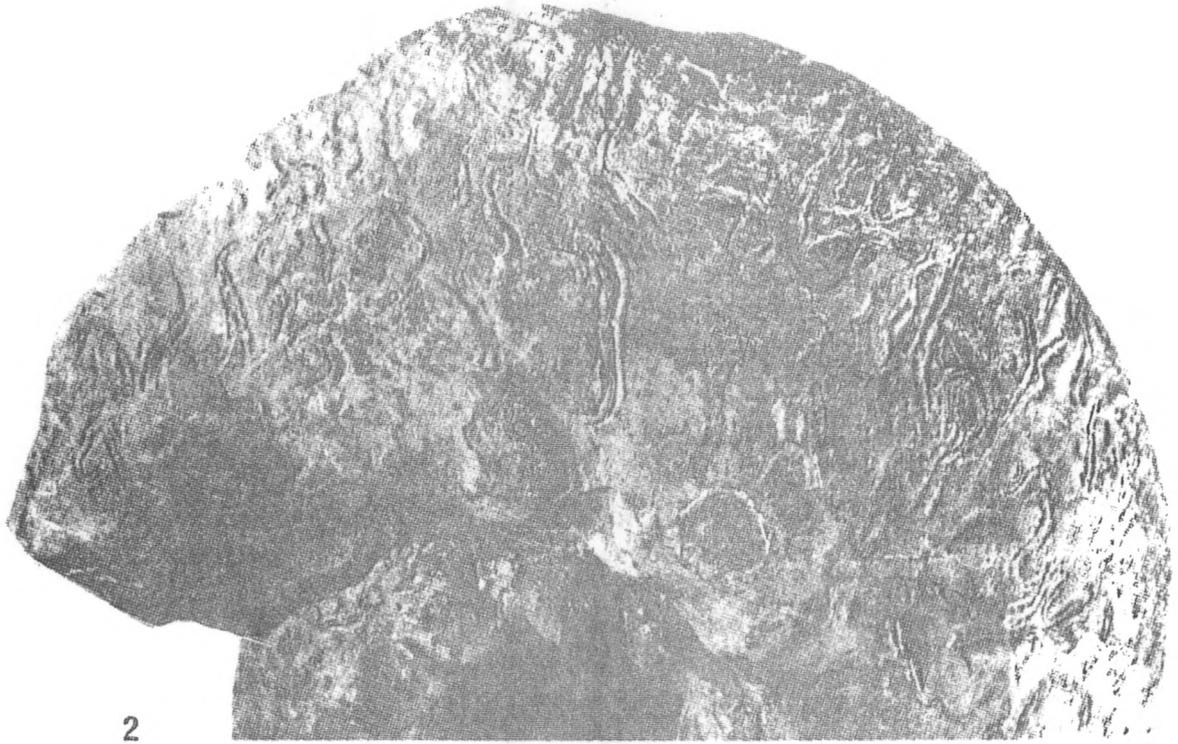
Adult specimen showing in the adapical part of the body chamber a large colony of intrathalameous Serpula whose U-shaped tubes are located on the ventral area perpendicular to the whorl.

- 2 - *Erymnoceras coronatum* (Brug.). - Callovien moyen (zone à Coronatum), Nevers (Nièvre). Coll. Institut Sciences Terre Dijon, x 0,5, vue oblique.

Exemplaire adulte, montrant dans le remplissage de la loge d'habitation de nombreuses Serpules transversales et de grandes Huîtres fixées sur la face interne du test.

Middle Callovian (Coronatum Zone), oblique view.

Adult specimen showing in the filling of the body chamber numerous transversal Serpula and large oysters attached to the inside surface of the test.



- WARD P., STONE R., WESTERMANN G.E.G. et MARTIN A. (1977). - Notes on animal weight, cameral fluid, swimming speed and color polymorphism of the cephalopod *Nautilus pompilius* in the Fiji Islands. *Paleobiology*, vol. 3, n° 4, p. 377-378.
- WARD P. et WESTERMANN G.E.G. (1977). - First occurrence, systematics and functional morphology of *Nipponites* (Cretaceous, *Lytocerotina*) from the America. *Journ. Pal.*, vol. 51, n° 7, p. 367-372, pl. I.
- WEAVER J.S. et CHAMBERLAIN J.A. jun. (1976). - Equation of motion for post-mortem sinking of cephalopod shells and the sinking of *Nautilus*. *Paleobiology*, vol. 2, n° 1, p. 8-10.
- WESTERMANN G.E.G. (1971). - Form, structure and function of shells and siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. *Life Sc. Contrib. Roy. Ontario Mus.*, n° 78, p. 1-39.
- WESTERMANN G.E.G. (1973). - Strength of concave septa and depth limits of fossil Cephalopod. *Lethaia*, vol. 6, n° 4, p. 383-407.
- WESTERMANN G.E.G. (1975a). - Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmocone and remarks on Ammonites. *Pal. Zeitsch.*, vol. 49, n° 3, p. 221-234.
- WESTERMANN G.E.G. (1975b). - Model for origin, function and fabrication of floated cephalopod septa. *Pal. Zeitsch.*, vol. 49, n° 3, p. 235-253.
- WESTERMANN G.E.G. (1975c). - Remarks on Mutvei and Reymont's hypothesis regarding ammonoid phragmocone. *Palaeontology*, vol. 18, n° 2, p. 437-439.
- WESTERMANN G.E.G. et WARD P. (1980). - Septum morphology and bathymetry in cephalopods. *Paleobiology*, vol. 6, n° 1, p. 48-50.
- WIEDMANN J. (1973). - Upper triassic Heteromorph Ammonites in Hallam, Atlas of Paleobiogeography, p. 235-244.

PLANCHE II

1 - *Decipia* sp. - Oxfordien supérieur (zone à Bimammatum), Lézennes (Yonne). Coll. Institut Sciences Terre Dijon, x 0,5, vue latérale.

Le remplissage de la loge d'habitation montre, sur les deux flancs, une importante colonisation de *Serpules* dont les tubes tendent à se disposer longitudinalement, avec leur ouverture tournée vers l'entrée de la loge.

Upper Oxfordian, lateral view.

The filling of the body chamber shows, on both sides, an important colon of Serpula whose tubes tend to be in a longitudinal position, with their opening turned toward the entrance of the chamber.

2 - *Perisphinctidé* sp. - Kimméridgien inférieur, La Rochelle (Charente-Maritime). Coll. Institut Géologie Poitiers, x 0,25, vue latérale.

Colonisation de la partie antérieure de la loge d'habitation par des *Serpules* de petite taille, tendant à se disposer longitudinalement et par de nombreux *Spirorbis*.

Lower Kimmeridgian, lateral view.

Colony of small Serpula in the front part of the body chamber tending to be in a longitudinal position, and with numerous Spirorbis.

