

Origine des sauts évolutifs chez les ammonites

Autor(en): **Guex, Jean**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **82 (1992-1993)**

Heft 2

PDF erstellt am: **10.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-280170>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Origine des sauts évolutifs chez les ammonites

par

Jean GUEX¹

Abstract.—GUEX J., 1992. Origin of the evolutionary jumps in ammonoids. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.2: 117-144.

Ammonoid lineages frequently start with evolute representatives which become more involute during their evolution. From a geometrical point of view, this trend can be regarded as an increase of the dimensionality of the shells. During periods of ecological stress, this trend is often reversed. In extreme cases, some end-forms can generate new groups which are globally simplified and of atavistic aspect. Such atavistic groups are often the source of new evolutionary lineages.

Temporal variations in the morphological complexity of ammonites are compared with those known in some other groups of invertebrates.

Résumé.—GUEX J., 1992. Origine des sauts évolutifs chez les Ammonites. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.2: 117-144.

La tendance évolutive la plus fréquente que l'on observe chez les ammonites est celle où le groupe ancestral a un ombilic ouvert (forme évolutive) et où le groupe descendant a un ombilic fermé (forme involute).

L'objet de cet article est de montrer que:

1.—d'un point de vue géométrique, cette tendance peut être assimilée à une augmentation de la dimensionnalité des coquilles et

2.—cette tendance est inversée lors d'épisodes de stress écologique. Dans les cas limites, certaines formes que l'on peut qualifier d'évoluées (aboutissement des tendances) donnent naissance à des formes globalement simplifiées et d'aspect atavique. Ces groupes ataviques sont souvent à l'origine de lignées évolutives nouvelles.

Certaines variations temporelles de la complexité morphologique des ammonites sont comparées avec celles que l'on connaît dans d'autres groupes d'invertébrés.

¹Institut de Géologie, BFSH-2, CH-1015 Lausanne.

1. INTRODUCTION

Par «tendance évolutive» les paléontologistes entendent qualifier les variations morphologiques orientées et plus ou moins unidirectionnelles (mais pas forcément graduelles) qui affectent les lignées évolutives au cours du temps. La littérature classique fournit de nombreuses descriptions détaillées de tendances à l'accroissement de taille («loi» de Cope), et à l'augmentation de la complexité ornementale ou géométrique (NEWELL 1949, BONNER 1988). On y trouve aussi de nombreuses mentions du caractère répétitif et récurrent de ces tendances (voir ci-dessous).

Les réductions de taille induites par des contraintes environnementales comme les régressions marines, les épisodes anoxiques, le stress thermique ou le stress nutritionnel ont également fait l'objet de nombreux travaux (SHIMER 1908, KUMMEL 1948, MANCINI 1978, HALLAM 1978 etc). Nous verrons plus loin qu'en elles-mêmes, les variations de taille sont sans influence sur les changements évolutifs majeurs.

Peu d'études sont en revanche consacrées à la façon dont certaines formes que l'on peut qualifier d'évoluées (aboutissement des tendances) donnent naissance à des formes globalement simplifiées et d'aspect primitif, un phénomène que nous avons longtemps assimilé à la paedomorphose (= rétention de certains traits juvéniles ancestraux chez les descendants) (GUEX 1973, p. 11).

L'objet du présent article est de montrer que, dans certains cas, ces formes simplifiées apparaissent lors de phases où le groupe souche «évolué» est affecté par un fort polymorphisme induit par une augmentation du stress écologique.

2. TENDANCES USUELLES OBSERVÉES CHEZ LES AMMONITES

Il est aujourd'hui banal de noter que la tendance évolutive la plus fréquemment observée chez les ammonites du Mésozoïque est celle où le groupe ancestral a un ombilic ouvert (forme évolutive) et où le groupe descendant a un ombilic fermé (involute). Cette tendance fut reconnue voilà plus de cent ans par HYATT (1889) chez des ammonites du Lias et elle s'est manifestée pour la première fois au Dévonien, dès le début de l'histoire de ce groupe (fig.1) (ERBEN 1966).

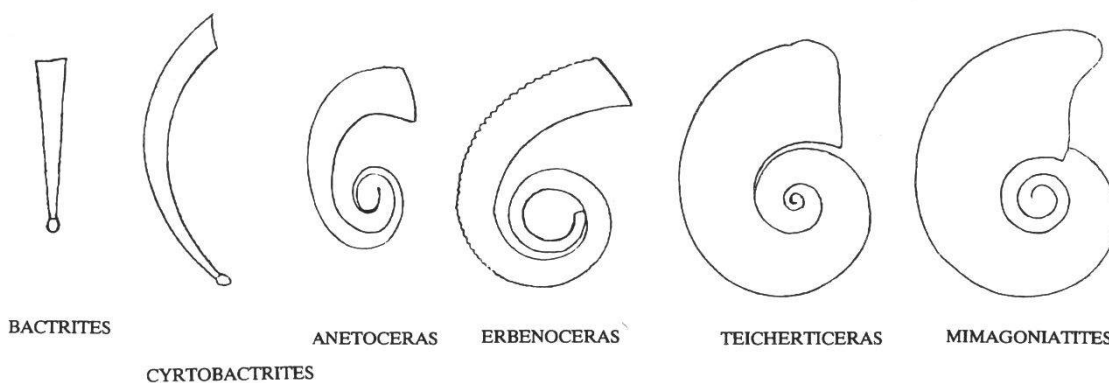


Figure 1.—Evolution des premières ammonites (d'après ERBEN 1966, simplifié, sans échelle).

Lorsqu'elle est totalement réalisée, la spiralisation croissante des coquilles initialement évolutives aboutit soit à la genèse de formes lenticulaires (oxycônes), soit à celle de formes plus ou moins sphériques (sphaerocônes).

Dans les années 40, SCHINDEWOLF (1940) et HAAS (1942) ont remarquablement bien décrit le caractère récurrent de cette tendance dans le but d'expliquer la multitude des homéomorphies hétérochrones que l'on observe au sein de ce groupe.

Dans un article très percutant, HAAS (1942 p. 643) écrivait notamment: «...not only types and groups of types reiterate themselves in the history of ammonites, but also certain evolutionary cycles, each proceeding along definite anagenetic trends, e.g. from evolute, sturdy forms with coarse and stiff costation to more involute and discoidal ones with a finer and more sigmoidal ribbing...»

Plus récemment, WIEDMANN (1969) a discuté le caractère réversible de ces tendances. Il attribue en particulier le déroulement de certaines ammonites hétéromorphes à des mutations spontanées inverses. Un certain nombre de variations inverses de celles qui sont évoquées par Haas ont d'autre part été décrites par ENAY (1983), CALLOMON (1985) et DOMMERGUES (1989).

D'une façon générale, on peut dire que les lignées d'ammonites qui sont affectées par une spiralisation croissante sont bien documentées dans l'enregistrement fossile: lorsque la documentation stratigraphique est bonne, ces lignées s'établissent sans grandes difficultés.

L'origine des groupes initiaux simples (évolutes et parfois de petite taille) qui engendrent ces lignées est par contre souvent difficile à trouver.

Les difficultés tiennent à plusieurs facteurs:

- 1.-caractère souvent brutal du passage d'une lignée à l'autre
- 2.-rareté ou absence de formes de transition (voir fig. 9).
- 3.-insuffisance des données concernant la variabilité intraspécifique.

Les exemples ci-dessous montrent comment des augmentations plus ou moins rapides de la variabilité (resp. du polymorphisme: voir remarque ci-dessous) intraspécifique peuvent produire les variants simples, sources de lignées nouvelles.

Remarque: On distingue habituellement deux types de variabilité:

- 1.-Celle qui s'exprime par un continuum morphologique (= variabilité au sens usuel);
- 2.-celle qui est discontinue et que l'on appelle polymorphisme.

Lorsque les deux pôles extrêmes d'une espèce affectée par une forte variabilité (ou par un polymorphisme) peuvent être respectivement décrits comme morphologiquement «simple» et «complexe», on dira que cette variabilité est *polarisée*.

3. EXEMPLES D'ÉVOLUTION

3.1. Les *Liparoceratidae* et les *Amaltheidae*

L'évolution des *Liparoceratidae* macroconques est schématisée dans la figure 2A. Ce schéma montre que le groupe sphaerocône de type *Liparoceras* dérive d'*Eoderoceratidae* évolutives via des formes appartenant au groupe des *Tetraspidoceras* (SPATH 1938).

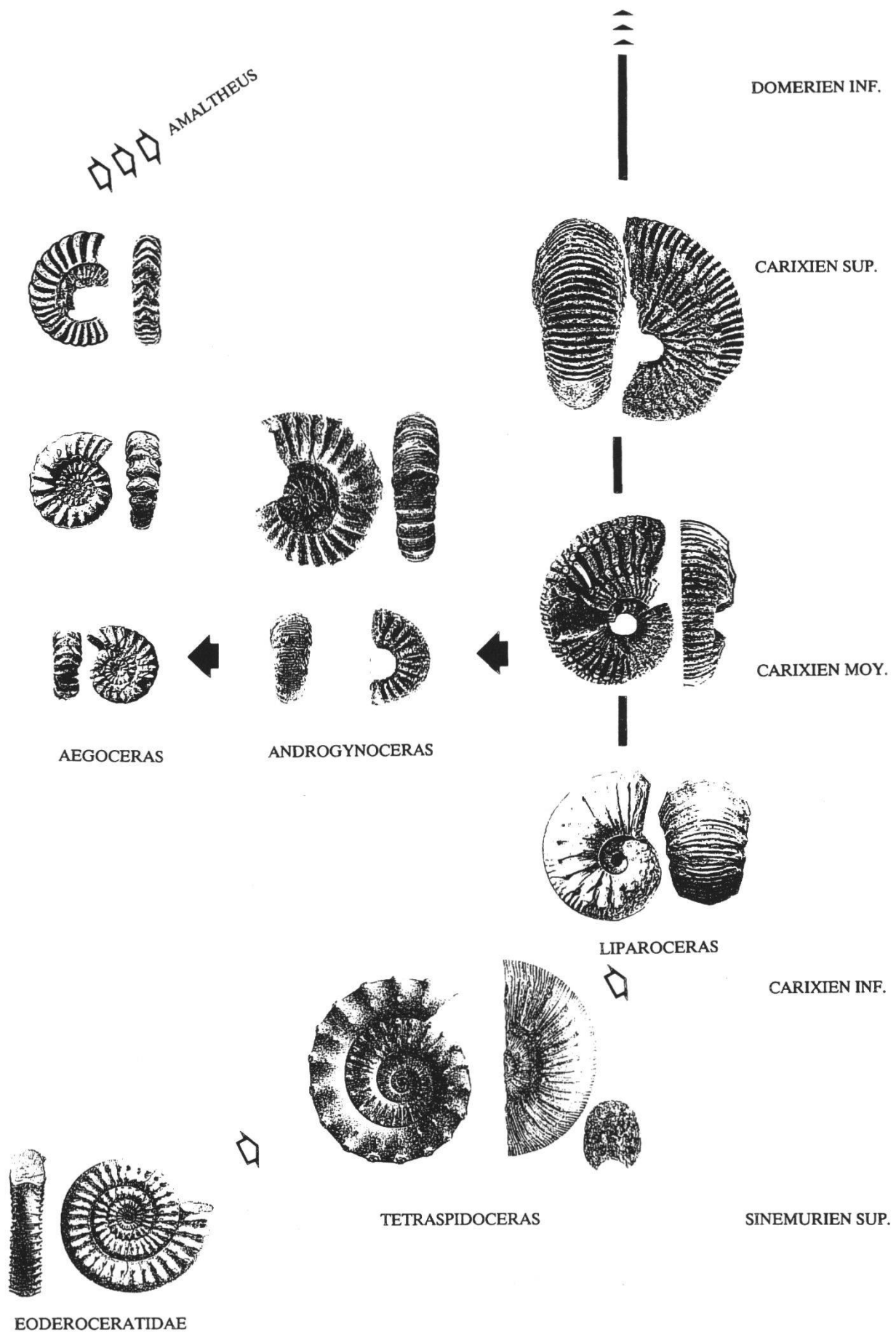


Figure 2A.—Evolution des *Liparoceratidae* (réinterprété, d'après les observations de SPATH 1936, MEISTER 1986 et DOMMERGUES 1987, sans échelle).

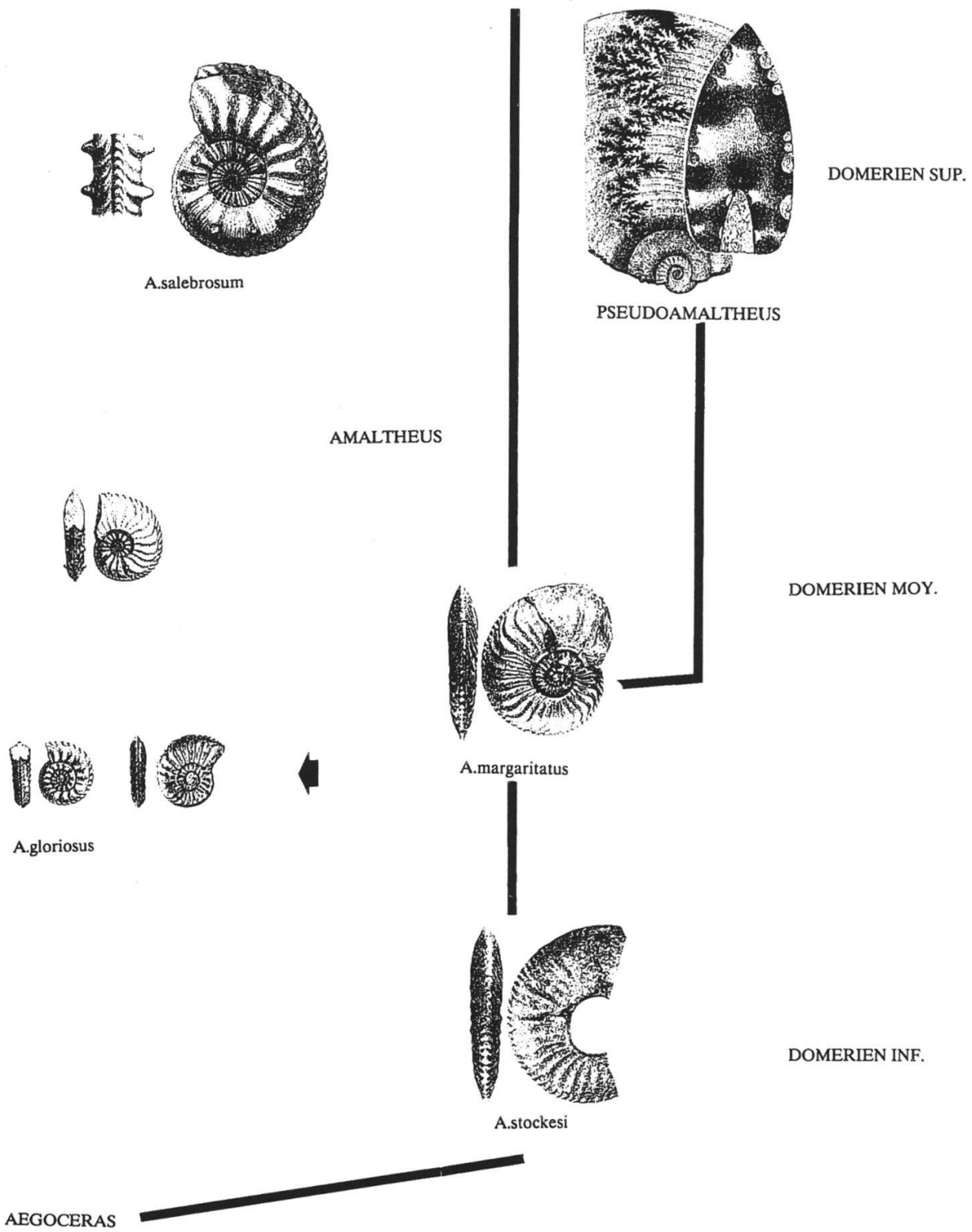


Figure 2B.—Evolution des *Amaltheidae* (d'après les données de MEISTER 1988, sans échelle) (voir texte).

Ces formes sphaerocônes persistent jusque dans le Domérien moyen avec des fluctuations géométriques et ornementales plus ou moins importantes qui ne nous intéressent pas ici.

Les observations stratigraphiques récentes de DOMMARGUES (1987) et de MEISTER (1986) montrent que la «diversité» des *Liparoceratidae* augmente de façon assez brutale vers le sommet du Carixien moyen. Dans la sous-zone à Maculatum (Carixien supérieur), *Liparoceras* coexiste avec une multitude de morphotypes assignés aux genres *Aegoceras* (formes évoluées à costulation relativement simple qualifiées de «capricornes») et *Androgynoceras* (forme juvénile capricorne et forme adulte de type *Liparoceras*).

Au passage Carixien moyen-Carixien supérieur, DOMMARGUES (1989, p. 13) observe que le stade juvénile capricorne est absent chez les variants involutes extrêmes des *Androgynoceras*: ces formes sont donc virtuellement indistinguables des *Liparoceras* auxquels elles sont associées (voir remarque ci-dessous).

Cette observation très importante suggère que, d'un point de vue purement morphologique, les *Liparoceratidae* du Carixien moyen et de la base du Carixien supérieur peuvent être ordonnés selon une morphocline «horizontale» allant d'un pôle évoluée à costulation relativement simple («capricorne») à un pôle involute sphaerocône (*Liparoceras*) via des formes intermédiaires de type *Androgynoceras* (fig. 2A).

Le passage des derniers représentants évolués des *Liparoceratidae* (*Aegoceras figulinum*) aux *Amaltheidae* est illustré dans le figure 2B.

Au Domérien inférieur, la transition morphologique entre les deux groupes est caractérisée par une nette augmentation de l'involution et par l'acquisition d'une section ogivale.

Des observations stratigraphiques récentes de MEISTER (1988) montrent que la variabilité intraspécifique des *Amaltheus* explose brutalement à la base du Domérien moyen: *Amaltheus margaritatus* «sécète» des variants évolués fortement tuberculés qui persistent jusque dans le Domérien supérieur.

Remarque: Les *Liparoceratidae* sont souvent interprétés comme étant constitués par deux lignées distinctes: *Liparoceras* sphaerocônes d'une part et *Aegoceras* + *Androgynoceras* «capricornes» d'autre part (NB: nous considérons *Beaniceras* et *Oistoceras* comme des sous-genres morphologiques de *Aegoceras* et *Becheiceras* comme un sous-genre de *Liparoceras*). Cette deuxième lignée est supposée s'enraciner chez «*Beaniceras*» *centaurus*, un groupe que nous considérons comme un *Liparoceratidae* microconque appartenant au morphogène *Cymbites* (de même que «*B.*» *rotundum* et «*B.*» *cottardiense*). Les observations récentes de Dommergues mentionnées plus haut donnent plutôt à penser que *Liparoceras* et *Aegoceras* représentent les deux pôles extrêmes d'un groupe fortement polymorphe, *Androgynoceras* étant le morphotype intermédiaire.

Notons que la fréquence relative des trois morphotypes sus-mentionnés varie énormément selon les endroits et selon les niveaux (tri hydrodynamique, environnements préférentiels pour certains variants etc.): DOMMARGUES (1987) a en particulier montré que les *Liparoceratidae* capricornes prédominaient nettement dans les régions septentrionales de la plateforme NW-européenne.

3.2. Les *Phymatoceratinae* et la lignée des *Pseudogrammoceras*

La figure 3A schématise l'évolution des *Phymatoceratinae*. Cette lignée s'enracine chez des formes évoluées appartenant aux *Hildaites* (partie

supérieure du Toarcien inférieur) et aboutit à des formes relativement involutes de type *Haugia*. Comme leur nom l'indique, les *Haugia* de la zone à *Variabilis* (partie supérieure du Toarcien moyen) montrent une forte variabilité et l'on connaît de nombreuses formes de passage de ce morphogène au groupe des *Denckmannia* qui persiste dans le Toarcien supérieur.

Du fait de leur grande rareté, la transition entre *Denckmannia* et *Podagrosites* est mal documentée dans la partie terminale du Toarcien moyen mais les formes de passage sont fréquentes à la base du Toarcien supérieur (voir remarque ci-dessous). Partant du pôle évoluée *Podagrosites*, quasiment homéomorphe des *Hildaites*, on observe une transition morphologique assez continue aux *Pseudogrammoceras* «intermédiaires» du groupe *aratum* et *bingmanni* qui donnent naissance aux *Pseudogrammoceras* involutes du groupe *fallaciosum* (fig. 3B).

On notera en passant que l'augmentation du degré d'involution du pôle involute des *Pseudogrammoceras* est plus marquée dans le stade submature que dans la géométrie adulte.

La lignée des *Pseudogrammoceras* passe assez rapidement aux *Phlyseogrammoceras* à costulation fasciculée qui engendrent eux-mêmes les *Hudlestonia*.

Remarque: Dans un travail par ailleurs fort bien documenté, GOY et MARTINEZ (1990) signalent des *Pseudogrammoceras* antérieurs aux premiers *Podagrosites*, ce qui tendrait à contredire nos conclusions. Sur les deux espèces qu'ils citent (*P. aratum* et *P. subregale*) une seule est figurée (*P. aratum*): il s'agit en fait d'un *Pseudomercaticeras*.

3.3. Le genre *Osperlioceras*

L'évolution des *Osperlioceras* représente également un cas assez spectaculaire de simplification globale de la morphologie.

Resté relativement stable au cours du Toarcien moyen, ce groupe suboxycône à tracé sutural complexe voit sa variabilité littéralement exploser au cours du Toarcien supérieur. Cette évolution, schématisée dans la figure 4, montre que le pôle simplifié ultime (*O. reynesi*) a l'aspect d'un *Harporceratinae* du Toarcien inférieur.

3.4. Le genre *Hammatoceras* et les *Graphoceratidae*

L'évolution des *Hammatoceras* est documentée de façon beaucoup plus fragmentaire que celle des *Osperlioceras*. Dans la partie supérieure de la zone à *Insigne*, on voit apparaître, à partir des *Hammatoceras* du groupe *speciosum*, des formes très évoluées que nous avons assignées à *H. bonarellii* (fig. 5). Ces *Hammatoceras* évolués pourraient donner naissance aux formes serpenticônes de type *Catullocceras vermiforme* qui sont à l'origine des *Graphoceratidae*. Une relation entre *Catullocceras* et un autre groupe d'*Hammatoceratidae* évoluée, *Erycites*, n'est toutefois pas exclue (voir CONTINI 1989 pour un compte-rendu détaillé de l'évolution de cette famille). A ses débuts, cette famille montre une évolution qui rappelle beaucoup celle des *Phymatoceratinae* et des *Pseudogrammoceras* (Fig. 3B). La fin de cette lignée n'est pas illustrée ici. On notera toutefois que les *Leioceras* donnent naissance à deux rameaux distincts: *Staufenia* d'une part et *Ludwigia-Bradfordia-Graphoceras-Hyperlioceras* d'autre part. Les derniers

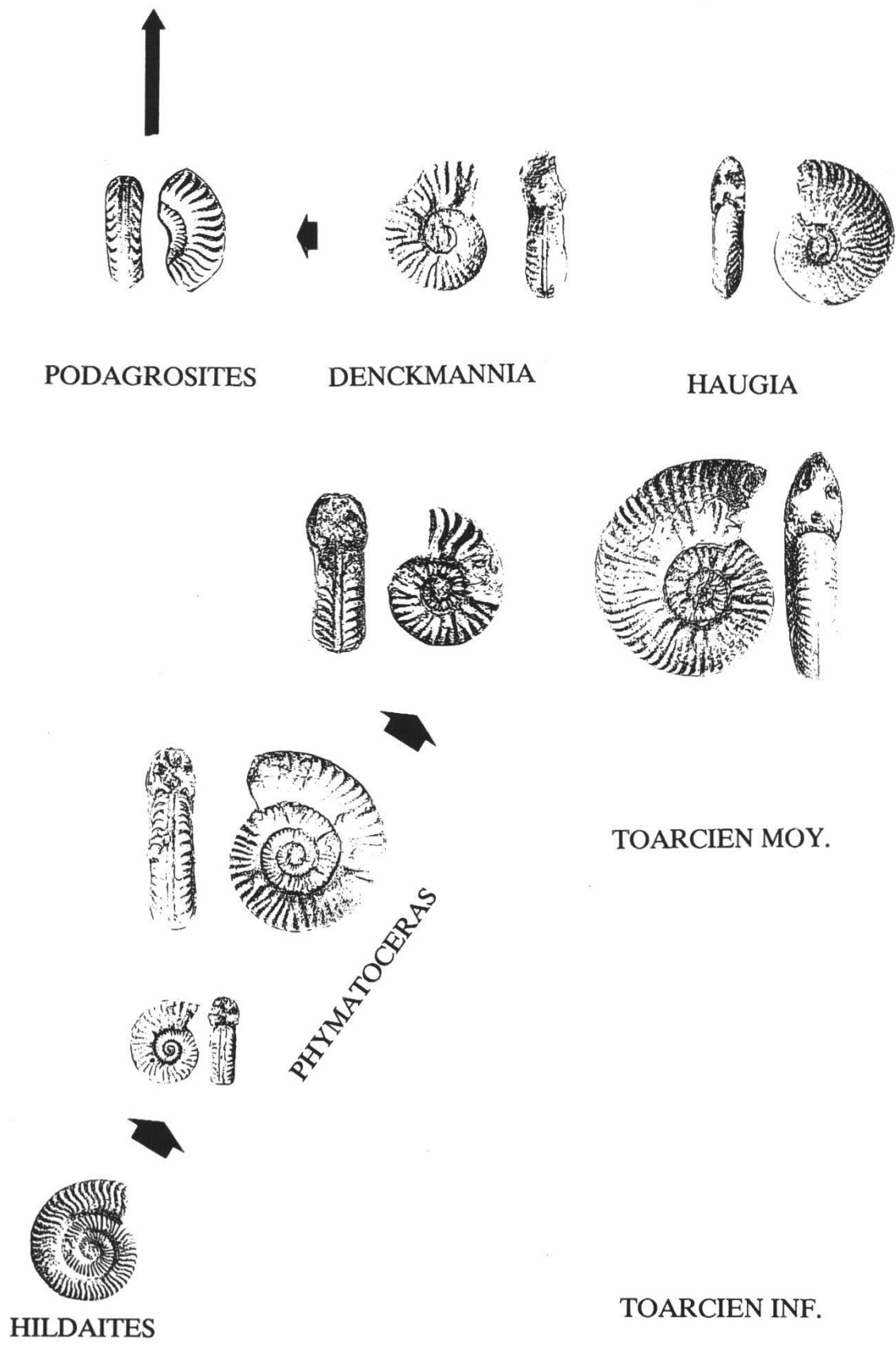


Figure 3A.—Evolution des *Phymatoceratinae* (d'après les données de GUEX 1972 et GABILLY 1975, sans échelle).

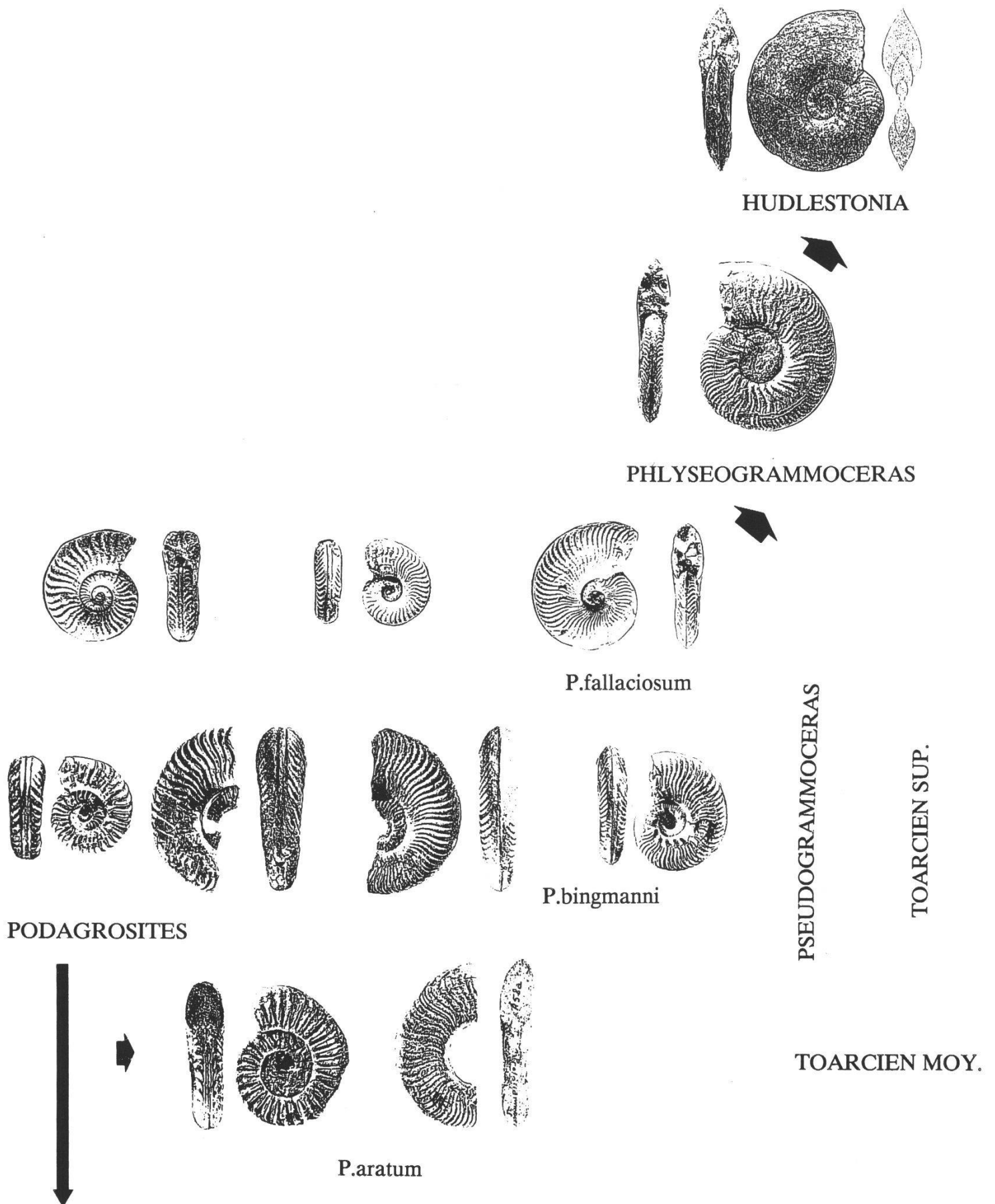


Figure 3B.—Evolution des *Pseudogrammoceras* (d'après les données de GUEX 1972, 1975 et de GABILLY 1975, sans échelle) (voir texte).

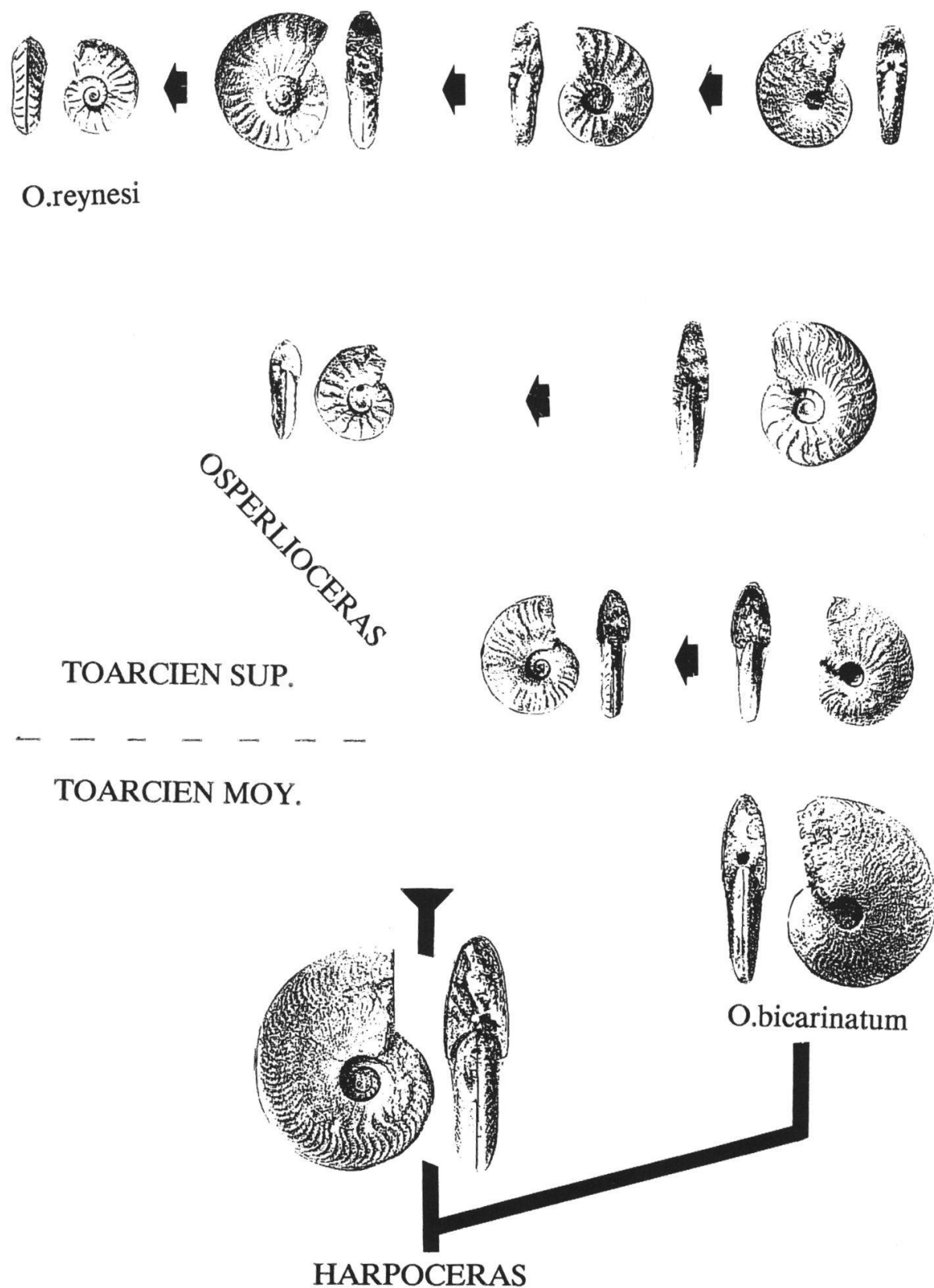


Figure 4.—Evolution des *Osperlioceras* (d'après les données de GUEX 1972 et 1975, sans échelle) (voir texte).

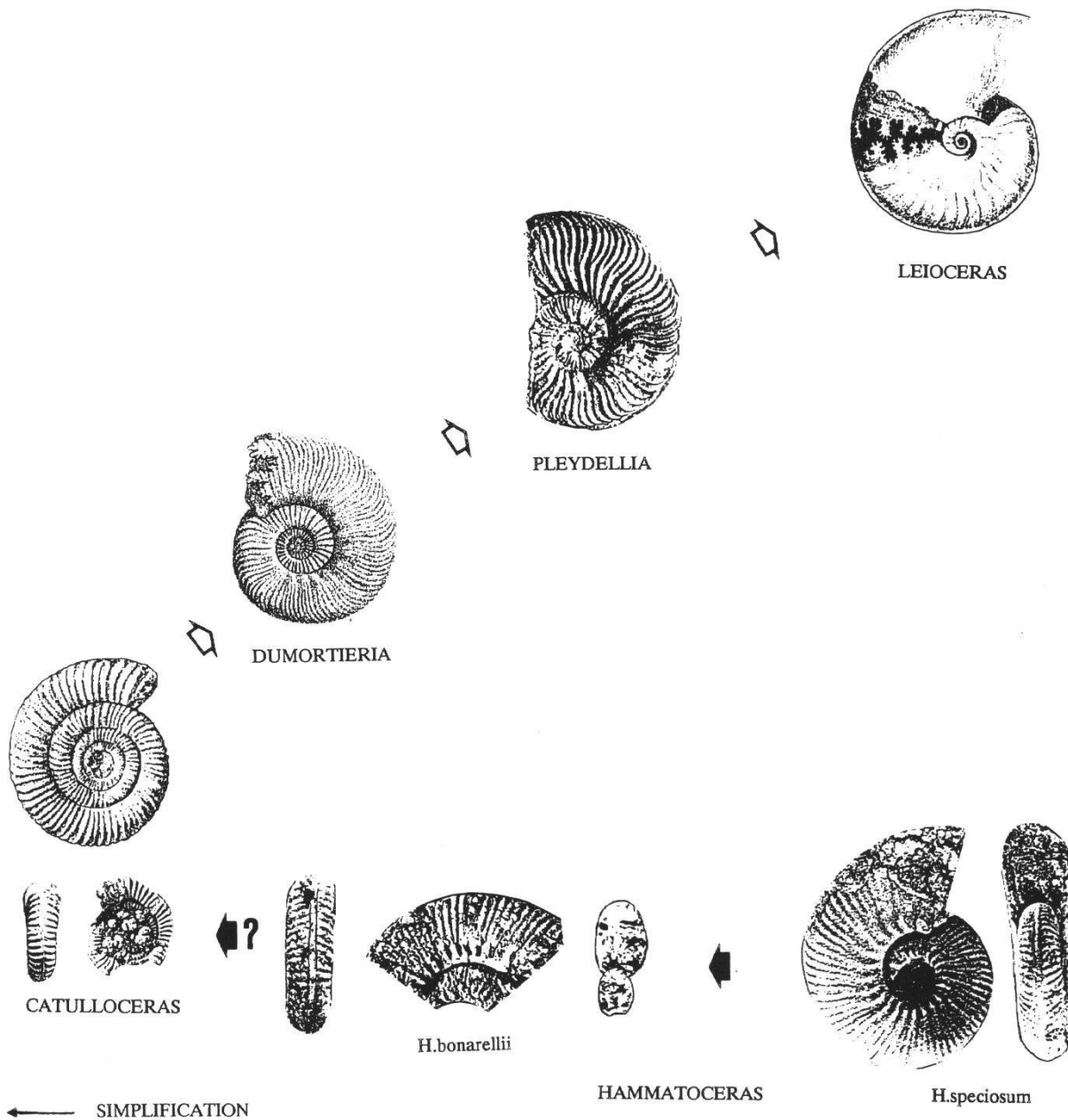


Figure 5.—Passage des *Hammatoceratidae* aux *Dumortieriinae* (*Graphoceratidae*) (d'après les données de GUEX 1975 et CONTINI 1989, sans échelle) (voir texte).

représentants des *Staufenia* et des *Hyperlioceras* sont oxycônes et leur tracé sutural est très simplifié (CONTINI 1989). Les dernières *Staufenia* montrent d'autre part une variabilité quasiment nulle (BAYER et MCGHEE 1984).

3.5. Les *Cardioceratidae*

L'évolution des *Cardioceratidae* a été admirablement décrite par CALLOMON (1985) et il est inutile de reproduire ici le détail de ses résultats. Callomon a montré que ce groupe s'enracine chez les *Erycites* (*Hammatoceratidae* évolutive) via les *Otoitidae* et les *Sphaeroceratinae*, des formes sphaerocônes très involutes. L'histoire des *Cardioceratidae sensu stricto* débute donc par un groupe qui représente l'aboutissement de la classique tendance évolutive → involute. A plusieurs reprises au cours de leur histoire, les *Cardioceratidae*

sont affectés par des épisodes d'extrême variabilité. L'un des plus spectaculaire est celui que montrent les *Quenstedtoceras* du Callovien supérieur dont les variants extrêmes sont sphaerocônes (*Eborariceras*) et oxycônes (*Lamberticeras*) (voir CALLOMON *loc.cit.* fig. 5). A la différence des groupes discutés plus haut, la variabilité de ces *Cardioceratidae* ne semble pas être nettement polarisée dans le sens d'une simplification de la géométrie des formes, même si le groupe montre des fluctuations temporelles assez importantes dans le degré d'involution et dans la taille des coquilles (voir sect. 4.2).

La principale tendance qui caractérise l'évolution de cette famille réside essentiellement dans l'acquisition protérogénétique d'une géométrie oxycône par complexification de plus en plus marquée (mais pas du tout régulière) de l'ornementation juvénile des morphotypes comprimés. Cette complexification commence de façon modérée par une accentuation de la projection des côtes sur le pourtour externe juvénile et elle aboutit à la formation d'une carène chez *Cardioceras*.

4. DISCUSSION

4.1. Complexité morphologique

Les notions de dimensionalité et de complexité que nous utiliserons ci-dessous doivent être conçues dans un sens assez large. Il est en effet difficile, actuellement, de quantifier la notion de «complexité morphologique» lorsqu'on utilise ce concept dans le cadre de discussions sur l'évolution.

Les processus de simplification discutés ici ne sont par exemple pas directement comparables à ceux qui relèvent du principe selon lequel la non-utilisation d'un membre ou d'un organe conduit souvent à son atrophie (voir par exemple KOSSWIG 1963). La complexification d'un aspect de la morphologie d'un organisme est d'autre part souvent concomitante de la simplification d'un autre trait de cet organisme. Deux exemples:

1.—L'augmentation de la courbure de certains radiolaires nassellaires est souvent accompagnée d'une réduction du nombre de leurs segments (SANFILIPPO et RIEDEL 1970).

2.—La spiralisation croissante des monoplacophores (comparable à celle qui affecte les ammonites au début de leur histoire) s'accompagne d'une réduction drastique du nombre de muscles pédaux (RUNNEGAR 1987, fig. 14.26).

Pour de nombreux auteurs, la complexité d'un organisme ou de son squelette augmente en fonction du nombre de ses parties (organes, types de cellules, éléments structuraux etc; voir MCSHEA (1991) pour une intéressante revue de cette question).

Peu d'auteurs, à notre connaissance, prennent en compte la dimensionalité des organismes (p. ex. dimension fractale ou dimension géométrique simple) pour caractériser leur complexité relative au sein d'une lignée phylétique. Or la littérature abonde en exemples de lignées évolutives qui sont caractérisées par un accroissement dimensionnel de la forme ou de l'ornementation au cours du temps.

La figure 6 montre quelques exemples de transformations évolutives que l'on peut légitimement imputer à une augmentation de la dimensionalité morphologique des organismes considérés (ou de certaines de leurs parties).

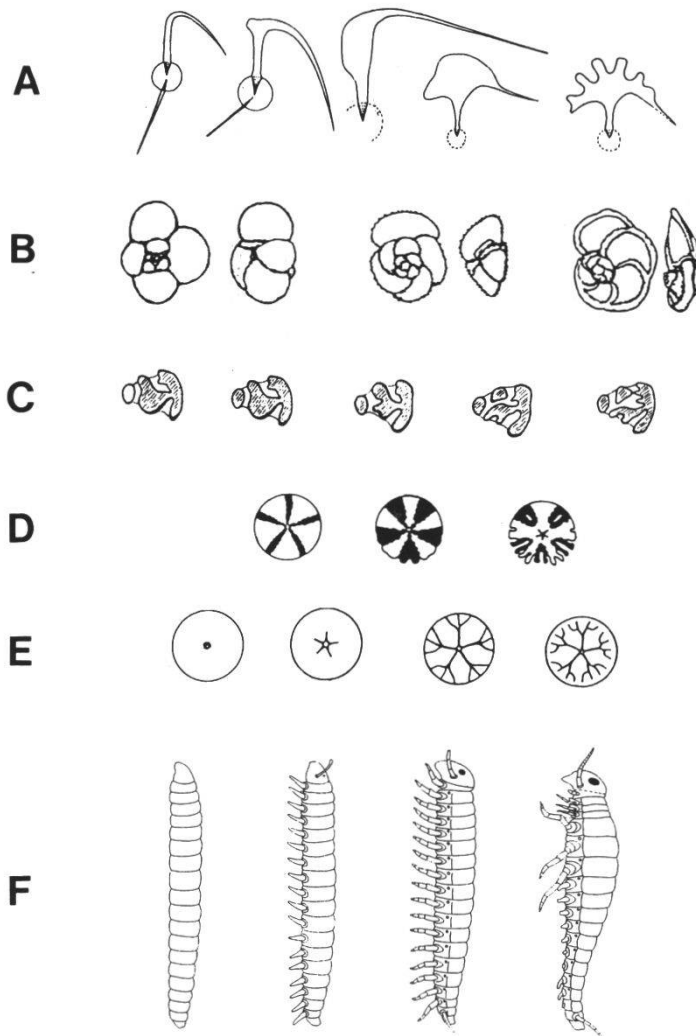


Figure 6.—A. Augmentation de la complexité du test chez les *Oertlisponginae* (d'après DUMITRICA 1970, simplifié, sans échelle).

B. Développement de la carination chez les foraminifères planctoniques (d'après CIFELLI 1969, simplifié, sans échelle).

C. Complexification de la dentition dans la lignée *Piezodus-Prolagus* (d'après HÜRTZELER 1962, simplifié, sans échelle).

D. Développement des encoches marginales chez les *Rotulidae* (d'après DURHAM 1966, simplifié, sans échelle).

E. Développement des sillons actinaux chez les *Proscutellidae* (d'après DURHAM 1966, simplifié, sans échelle).

F. Passage des annélides aux insectes via les onychophores et les myriapodes (d'après RAFF et KAUFMAN 1983, simplifié, sans échelle).

En ce qui concerne les ammonites, la complexité apparente des coquilles doit être considérée sous un double aspect, celui de la géométrie de l'enroulement et celui de l'ornementation, car les variations de ces deux critères sont souvent antinomiques. En caricaturant un peu, on peut dire que de nombreux groupes montrent une variabilité telle que les pôles extrêmes sont *involute lisse* d'une part et *évolute épineux* d'autre part: c'est la loi de covariation de BUCKMAN (1892) (voir les beaux exemples donnés par REESIDE et COBBAN 1960 et par WESTERMANN 1966). Cette antinomie entre la nature de l'enroulement et l'ornementation se retrouve également dans les variations évolutives des ammonites. Dans de nombreux cas, l'ornementation commence à se complexifier dans le stade juvénile des formes ancestrales (ce que l'on

appelle la protérogenèse) et la complexification gagne plus ou moins rapidement le stade mature des descendants (apparition d'épines ou de tubercules, de lignes paraboliques, de costulations fortement flexueuses etc). Cette migration protérogénétique (centrifuge) des ornements élaborés s'accompagne parfois de l'acquisition palingénétique (centripète) d'une géométrie involute (= complexification affectant d'abord le stade mature du groupe ancestral). Dans son étude fondamentale de l'évolution des *Hildocerataceae*, GABILLY (1976) a par exemple montré que l'acquisition juvénile du sillon latéral chez les *Hildoceras* primitifs est suivie d'une accentuation palingénétique du degré d'involution chez leurs descendants. Des variations inverses de celles-ci sont également fréquentes (p. ex. acquisition palingénétique de la carène dans la lignée *Alsatites - Pseudaetomoceras*).

Au plan géométrique, les coquilles d'ammonites montrent deux types extrêmes: droit ou complètement involute (avec le cas particulier des formes trochospiralées ou nipponitoïdes que nous ignorerons ici). Le passage d'une coquille droite à une coquille involute (sphaerocône ou oxycône) résulte évidemment d'une double augmentation de courbure:

1.-selon la direction de croissance et

2.-dans un plan continuellement orthogonal à celui de l'accroissement (fig. 7). Ces augmentations de courbure peuvent être réduites à une description schématique de la spirale ombilicale des coquilles. Chez les formes droites, cette spirale a un taux d'expansion infini (droite: dimension 1) et chez les formes à ombilic «fermé» elle a un un taux d'expansion nul (cercle: dimension 2).

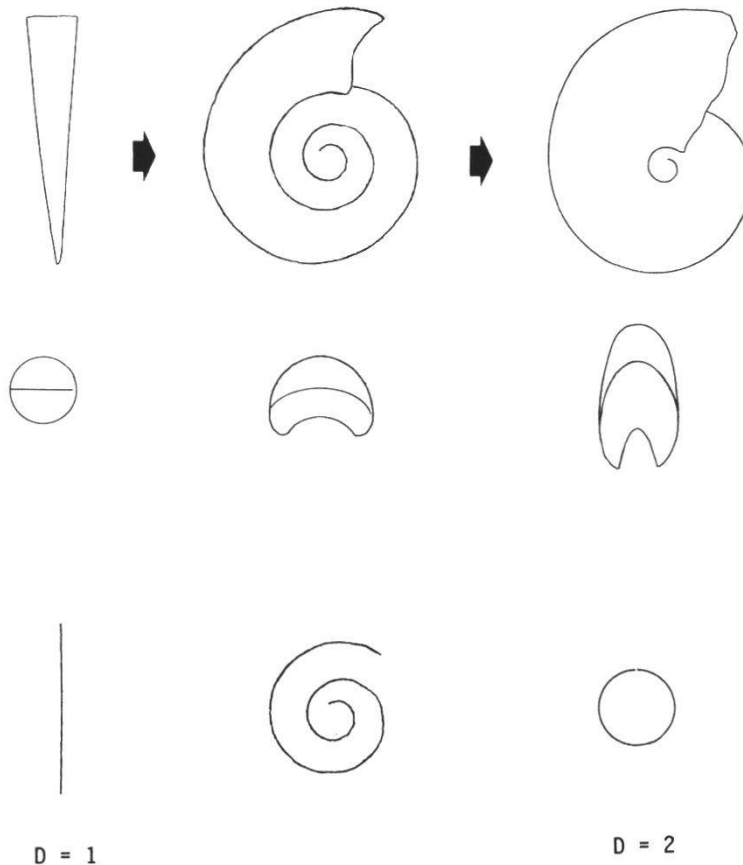


Figure 7. -Relation entre augmentation de la spiralisation des coquilles et «dimension» de la spire ombilicale.

Le passage d'une forme droite à une forme involute traduit donc une augmentation de la dimensionnalité des coquilles, autrement dit un accroissement de leur complexité géométrique.

Dans cette optique, on peut schématiser les principaux exemples d'évolution étudiés plus haut de la façon illustrée dans la figure 8.

4.2. Relation entre simplification géométrique et stress écologique

Rappelons qu'à l'aube de leur histoire, les ammonites s'enracinent chez des formes droites (fig. 1). D'un point de vue purement géométrique il est clair que ces formes initiales droites sont plus «simples» que les formes spiralées auxquelles elles donnent naissance. La spiralisation croissante qui s'observe si souvent chez les ammonites n'est qu'une répétition de cette tendance initiale. Celle-ci s'inscrit clairement dans un schéma d'augmentation de la dimensionnalité des coquilles, autrement dit dans un schéma de complexité croissante.

Les exemples d'évolution donnés plus haut montrent que la transition des ammonites involutes (qui sont l'aboutissement de la tendance) à des ammonites évoluées (qui peuvent être la source d'une lignée nouvelle) s'effectue souvent par le biais d'une forte polarisation de la variabilité (ou du polymorphisme) du groupe «évolué». Cette polarisation est souvent assez soudaine et va dans le sens complexe —> simple. On notera que cette transformation ne relève pas d'une simple hétérochronie (= changement dans le timing du développement ontogénique) comme la paedomorphose: le pôle simplifié de la morphocline ressemble souvent plus à l'ancêtre de son ancêtre qu'au juvénile de son ancêtre immédiat (p. ex homéomorphie entre *Podagrosites* et *Hildaites* avec un décalage temporel de près de 2 millions d'années: fig. 3).

Dans certains cas, les simplifications géométriques que l'on observe chez les ammonites sont clairement liées à des augmentations du stress écologique. En 1919, SPATH attribuait déjà certaines réductions de taille et certaines simplifications suturales observées chez des formes liasiques et crétacées à des instabilités environnementales.

Il est établi de longue date que les facteurs «stressants» les plus importants qui affectent les faunes marines sont les grandes régressions (NEWELL 1952, 1963, MOORE 1954, GINSBURG 1963, 1965, HALLAM 1978) et les variations climatiques majeures (VALENTINE 1968). Exemples:

1.—Lors de la grande régression du Norien, on observe une floraison d'ammonites déroulées comme les *Rhabdoceras* qui prolifèrent jusqu'au Rhétien. Les formes souches de ces ammonites appartiennent nécessairement à des groupes à enroulement «normal». Selon Spath (1933), ces formes droites dérivent des *Sympolycyclus*, un groupe planispiralé serpenticône (fig. 9).

2.—A la base du Bajocien supérieur (régression), on observe un cas similaire avec l'apparition des *Spiroceras* (déroulés) à partir des *Strenoceras* (planispiralés évolués) qui leur sont contemporains (SPATH 1933) (fig. 9: voir remarque ci-dessous).

3.—Au Rhétien supérieur, le passage des *Phylloceratina* (involutes à sutures complexes) aux *Psiloceratina* primitifs (évolués à suture relativement simple) est également caractérisé par une simplification drastique des formes, concomitante de la régression du Trias terminal (GUEX 1982).

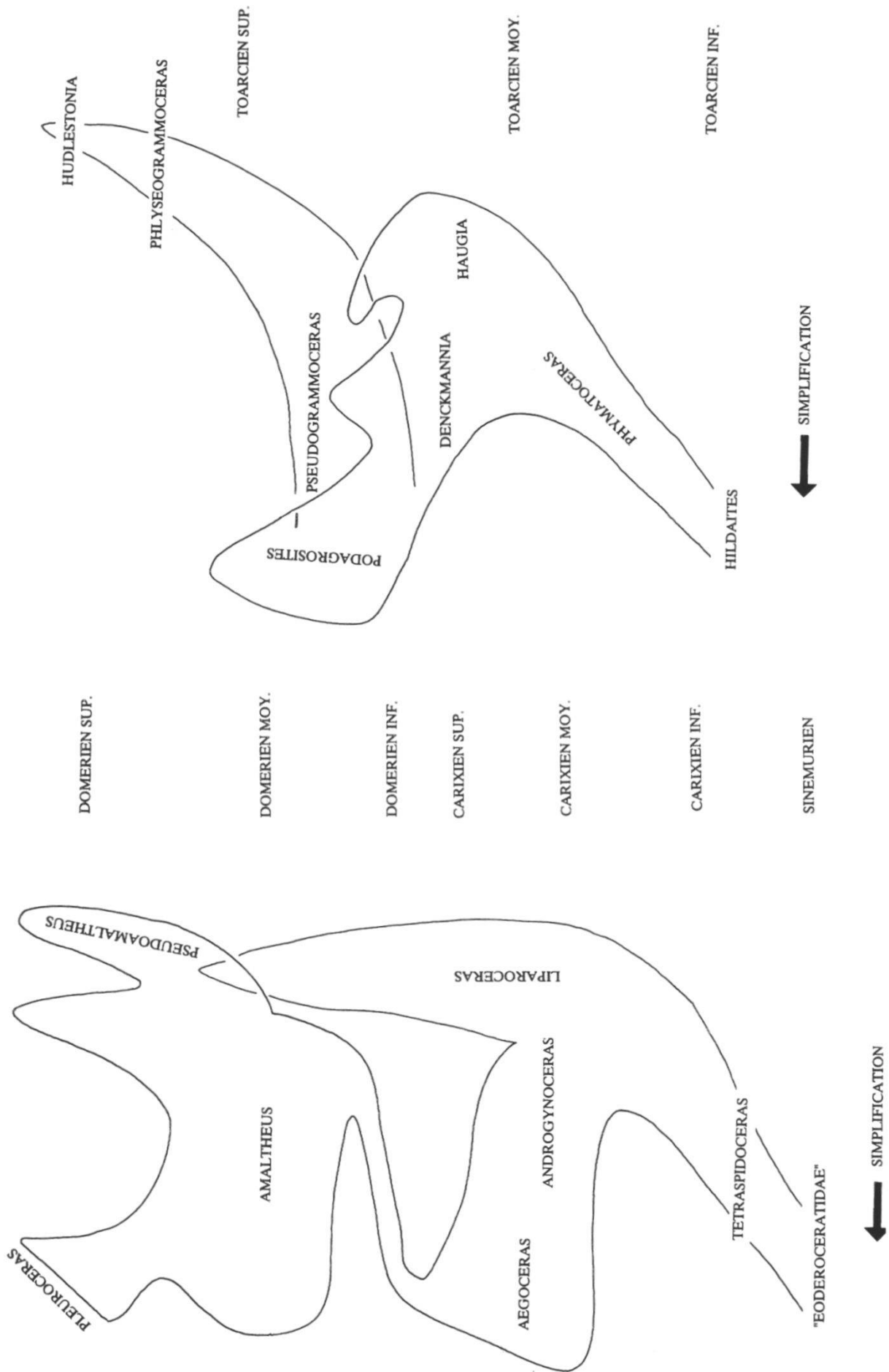


Figure 8.-Schématisation de l'évolution de l'enroulement chez les *Liparoceratidae* et les *Phymatoceratinae* (voir texte).

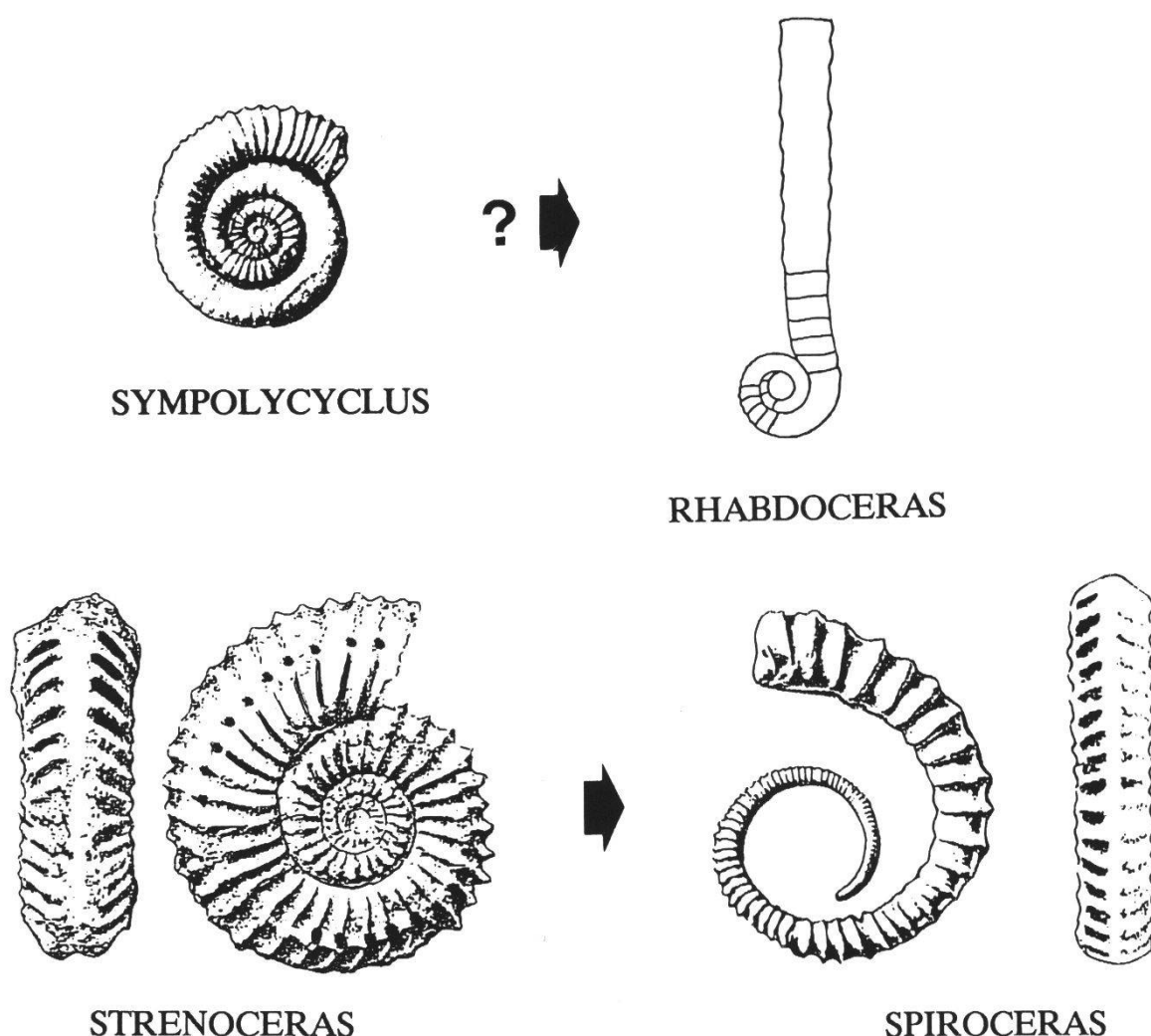


Figure 9.—Transition «catastrophique» entre des formes planispiralées et des formes droites ou déroulées (sans échelle).

4.—Les simplifications géométriques observées chez les *Phymatoceratinae* et chez *Osperlioceras* semblent pouvoir être mises en relation avec la régression régionale majeure induite par la surrection des épaulements de la Tethys alpine au sommet du Toarcien moyen (voir STAMPFLI 1993, sous presse).

5.—Dans la lignée des *Cardioceratidae*, il est également possible que l'apparition de *Cadoceras* très évolués (gr. *calyx* et *apertum*) au voisinage de la limite Bathonien-Callovien puisse être imputée à la régression du Bathonien terminal.

La colonisation d'une plateforme peu profonde par un groupe de mer ouverte semble avoir une influence comparable à celle des phases de régressions marines sur le développement des diverses formes d'ammonites:

1.—Au Carixien, les *Tropidoceras* méditerranéens (relativement involutes) qui parviennent à s'établir sur la plateforme NW-européenne engendrent les formes évoluées à suture simple de type *Acanthopleuroceras* (DOMMERMUES 1989).

2.—Il semble également probable que la colonisation de nos régions par les *Liparoceratidae* sphaerocônes (connus jusque dans le Pacifique) soit à

l'origine du polymorphisme que ce groupe développe dès le Carixien moyen. Cette hypothèse est confortée par les observations de DOMMERGUES (1987) selon lesquelles les morphotypes simplifiés (capricornes) étaient nettement prédominants dans les zones septentrionales de la plateforme NW-européenne.

3.—L'immigration des *Psiloceras* lisses de l'Hettangien basal sur cette même plateforme s'accompagne, chez ces formes, d'une simplification globale des tracés suturaires (NEUMAYR 1879). Les *Neophyllites* des confins nordiques de cette mer épicontinentale représentent une simplification extrême de ces *Psiloceras* lisses.

Plusieurs travaux récents montrent de façon convaincante qu'il existe une corrélation positive entre les augmentations de la diversité taxonomique des ammonites et les transgressions majeures (WIEDMANN 1988, HOUSE 1989, MOUTERDE *et al.* 1990). Les auteurs expliquent ces augmentations de diversité par l'ouverture de multiples niches écologiques nouvelles. Il est possible que le polymorphisme induit par le stress inhérent aux phases initiales de colonisation joue également un rôle dans cette relation.

On notera enfin que les changements de température ont une influence importante sur le développement des céphalopodes actuels et fossiles. MATYJA (1986) présente en particulier une intéressante analyse des résultats de ZUEV (1976) montrant que la taille adulte moyenne des *Sthenoteuthis* est fortement contrôlée par la température, les individus de grande taille prédominant dans les eaux froides (voir également WIEDMANN *et v.* BOLETZKI 1982). WIEDMANN (1988) a d'autre part montré de façon très élégante qu'à l'Albien la distribution des ammonites «lisses» et épineuses était nettement contrôlée par le facteur climatique: les formes peu ornées (leiostracées) ont tendance à prédominer dans les régions méridionales alors que les formes à ornementation robuste (trachyostracées) sont plus abondantes dans les régions boréales. ELMI *et al.* (1982) et MEISTER (1988) ont fait la même observation chez les Amaltheidés du Domérien: dans ce groupe, les formes épineuses ont une distribution biogéographique restreinte aux régions boréales alors que les formes leiostracées se trouvent jusqu'au Maroc.

D'un point de vue général, il semble que les lignées qui s'achèvent par des formes oxycônes ayant colonisé des environnements peu profonds sont souvent lisses et montrent des tracés suturaires simplifiés (*Staufenia*, *Hypasteroceras*, *Oxynticeras*; voir PIA 1914, TINTANT *et al.* 1982, BAYER *et* MCGHEE 1984, DONOVAN 1985), alors que les oxycônes profonds ont des sutures complexes.

Remarque: La terminologie standard des hétérochronies du développement n'est pas adaptée à une description correcte des changements évolutifs «catastrophiques» comme ceux qui sont illustrés dans la figure 9. Dans de tels cas, le déroulement des coquilles survient très tôt après le stade *ammonitella*: la simplification géométrique est globale et, sauf à jongler avec les mots, on ne peut la qualifier ni de paedomorphique ni de péramorphique.

5. COMPARAISON AVEC D'AUTRES GROUPES

Il est intéressant de comparer les simplifications géométriques discutées plus haut avec celles que l'on peut constater chez des groupes autres que les ammonites.

Dans une étude remarquable de l'évolution des brachiopodes du Jurassique moyen, LAURIN (1986) a montré que, dans des conditions environnementales calmes, l'évolution de certaines lignées calloviennes (*Septaliphoria orbignyana*, *Torquirhynchia royerana* et *Rhynchonelloidella spathica*) était caractérisée par un accroissement de la taille et de la convexité des valves, une tendance en tous points comparable aux phases «anagénétiques» (évolutive → involute) que l'on observe chez les ammonites. L'évolution de groupes comme *Burmihynchia thierachensis* (Bathonien) qui proliféraient dans des environnements peu profonds et instables montrent par contre une extrême variabilité morphologique. Laurin ne donne malheureusement pas d'indications sur une polarisation éventuelle de la variabilité des populations synchrones qu'il a étudiées dans les environnements très instables (prédominance d'un sens «évolué → primitif» ?).

Dans la figure 10, nous avons reproduit les variations de taille dans la lignée de «*Globigerina cretacea*» sensu Hofker (*Hedbergella infracretacea/delrioensis* - *H. gautieri* - *H. crassa* - *Archaeoglobigerina cretacea* - *Rugoglobigerina rugosa*) publiées par HOFKER en 1962. Dans la

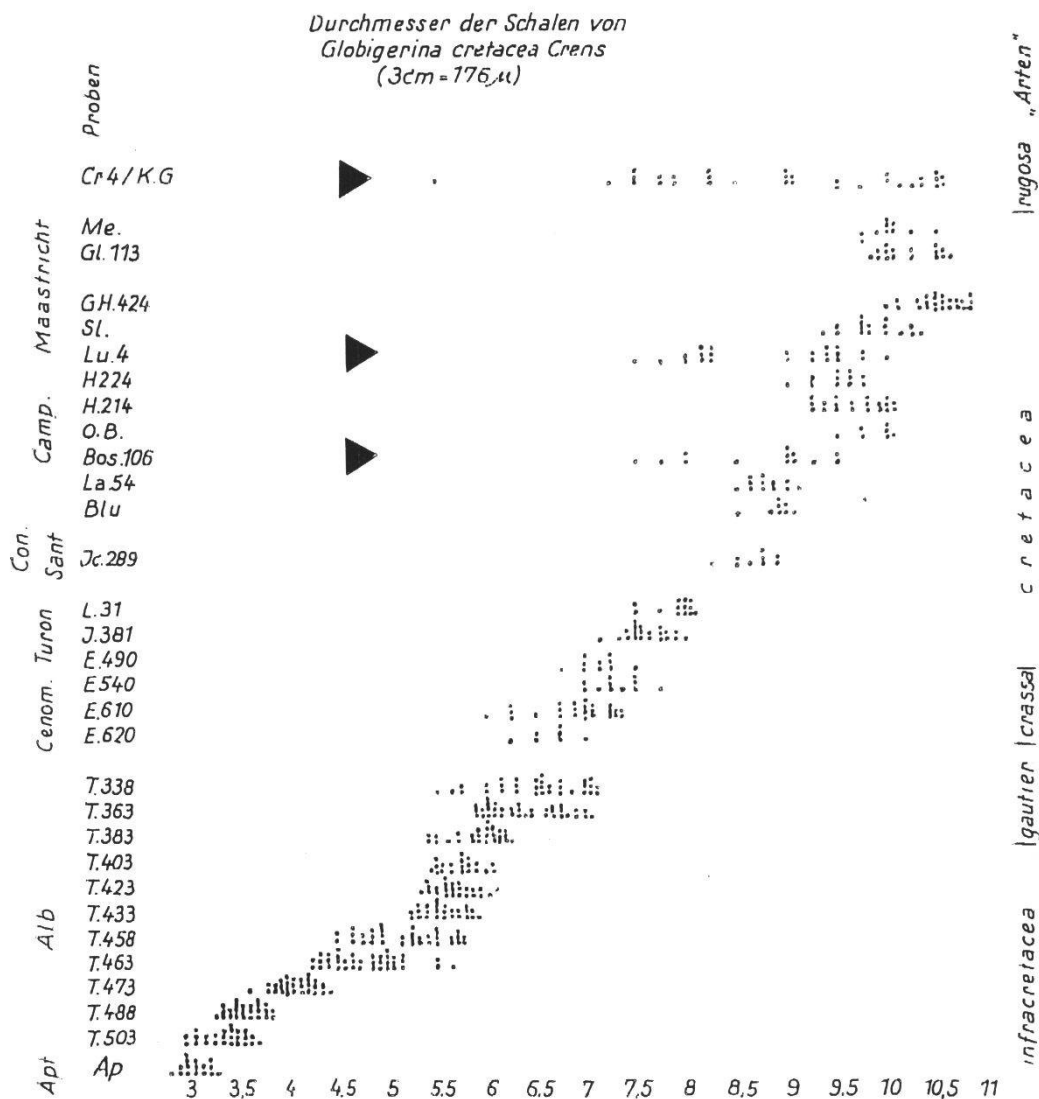


Figure 10.—Variations de la taille au sein de la lignée «*Globigerina cretacea*» (d'après HOFKER 1962). Les flèches indiquent les inversions de la tendance à l'augmentation de taille (voir texte).

mesure où la précision stratigraphique de ce diagramme le permet, il semble que l'on puisse corrélérer les principaux pics de diminution de taille avec certaines phases régressives du Crétacé supérieur (Campanien moyen; passage Campanien-Maastrichtien; Crétacé terminal: flèches dans la figure 10). Les données actuelles sur les paléotempératures du Crétacé ne sont pas suffisamment précises pour que l'on puisse exclure une corrélation de ces réductions de taille avec des périodes de refroidissement concomitantes de ces régressions (voir WEISSERT et LINI 1991 et FRAKES et FRANCIS 1990).

Les foraminifères benthiques sont réputés pour être souvent affectés par une extrême variabilité. La figure 11 montre la variation des diamètres des deutéroconques et la variabilité morphologique de l'appareil embryonnaire des Orbitolines au Crétacé moyen (d'après HOFKER Jr 1963). Les sauts qui caractérisent ces variations semblent pouvoir être corrélés avec les épisodes anoxiques de l'Aptien supérieur, de l'Albien supérieur et de la limite Cénomanién-Turonien mis en évidence par JENKYN (1980). Cette hypothèse est confortée par les observations de KUHNT *et al.* (1986) qui ont étudié en détail l'influence de l'épisode anoxique du passage Campanien-Turonien sur les faunes planctoniques et nectoniques: lors de cet événement, plusieurs groupes sont affectés par des réductions de taille et les formes géométriquement simples tendent à devenir prédominantes.

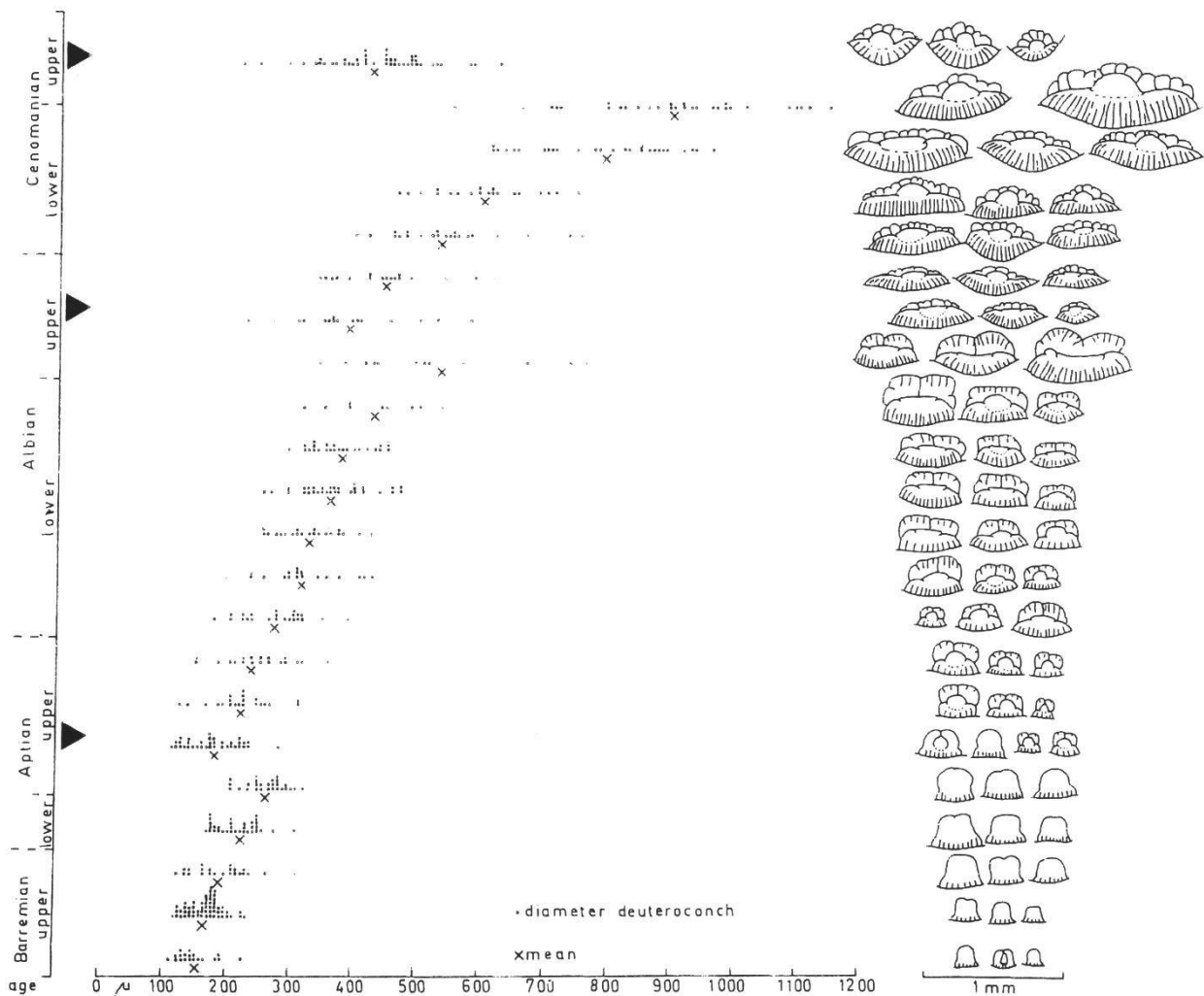


Figure 11.—Variations de la taille des deutéroconques et complexification de l'appareil embryonnaire chez les Orbitolines (d'après HOFKER Jr. 1963, simplifié).

Dans le cas des Orbitolines étudiées par Hofker, on remarque que les réductions sporadiques de la taille n'interrompent ni la tendance générale à la complexification progressive de l'appareil embryonnaire, ni la tendance à l'accroissement de sa taille. Cette constatation est à rapprocher des observations récentes de MALMGREN *et al.* (1983) sur l'évolution des *Globorotalia* du groupe *tumida* au Néogène: dans cette lignée, les réductions de taille ne sont pas non plus accompagnées par des simplifications concomitantes de la géométrie des tests. Ce point est important dans la mesure où il prouve qu'en elles-mêmes les diminutions de taille, totalement réversibles, sont sans incidence majeure sur les changements évolutifs importants.

Les résultats obtenus dans plusieurs études récentes donnent à penser qu'il existe souvent une polarisation de la variabilité en fonction du stress écologique. Dans les cas évoqués ci-dessous, cette polarisation se manifeste principalement par une colonisation différentielle des habitats, les formes simples ou archaïques étant plus fréquentes dans les environnements instables.

GRÜNIG (1984) a par exemple superbement démontré l'influence de la profondeur sur la distribution des divers variants de *Spiroplectammina* et *Uvigerina*: les formes complexes à ornementation saillante sont prédominantes dans les assemblages profonds (plateforme externe-bathyal supérieur) alors que les formes «lisses» prédominaient en eau peu profonde (fig. 12).

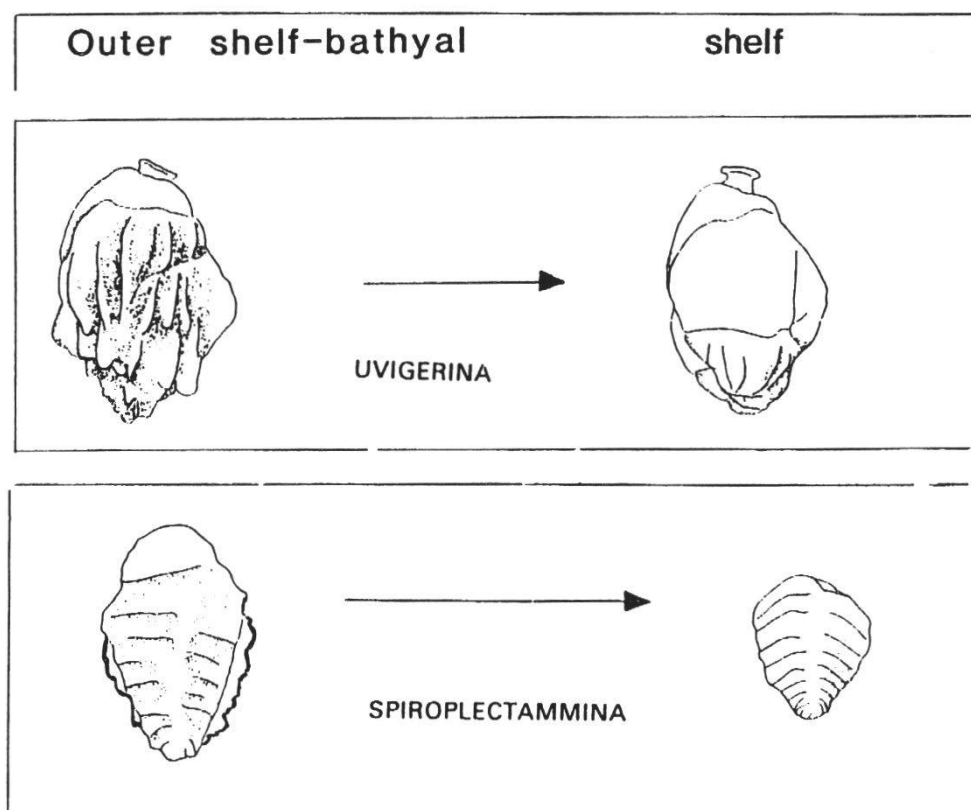


Figure 12.—Simplification morphologique chez les foraminifères benthiques *Uvigerina* et *Spiroplectammina* en fonction de la profondeur (d'après GRÜNIG 1984, simplifié, sans échelle).

GARGOURI et VACHARD (1988) et MEHL et NOE (1990) ont d'autre part montré l'existence d'une extrême variabilité chez les foraminifères porcelanés du Permien. Celle qui affecte *Hemigordius* (sensu lato) est particulièrement frappante puisque l'on trouve, dans ce groupe, des morphotypes qui vont d'un enroulement «en pelote» (glomospiroïde) à des formes de type *Hemigordius* s.s. (involutes) en passant par des variants planispiralés évolués de type *Cyclogyra* (fig. 13). D'après notre ami Aymon Baud (comm. pers.), les formes à enroulement en pelote sont clairement prédominantes dans les environnements sursaturés où rien d'autre ne peut survivre. Ces formes à enroulement désordonné sont en quelque sorte équivalentes à certaines ammonites hétéromorphes (p. ex. *Nipponites*).



Figure 13.—Variabilité morphologique au sein du genre *Hemigordius*. De gauche à droite: type *Glomospira* - type *Cyclogyra* - type *Hemigordius* - type «*Vidalina*» (d'après les observations de GARGOURI et VACHARD 1988 et de MEHL et NOE 1990, sans échelle).

REY *et al.* (1986) ont étudié les variations verticales de l'indice d'allongement de diverses alvéolines éocènes. Ces recherches les ont conduit à constater que cet indice fluctuait assez nettement en fonction des paléomilieus: les formes archaïques à faible élongation ont tendance à prédominer dans les environnements peu profonds alors que les formes évoluées (allongées) tendent à prédominer dans les environnements plus calmes et plus profonds.

Les observations de HART et BAILEY (1979) et de CARON et HOMEWOOD (1983) sur l'évolution des foraminifères planctoniques du Crétacé montrent également que l'on a une colonisation progressive de tranches d'eau de plus en plus profondes par des formes à géométrie de plus en plus complexe (apparition de carènes etc).

Plus récemment, KOUTSOUKOS *et al.* (1989) on publié des résultats très intéressants sur les variations écophénotypiques des hedbergellidés dans les environnements peu profonds et hypersalins du Crétacé moyen.

6. CONCLUSIONS

La grande majorité des tendances évolutives décrites dans la littérature concernent des transformations qui vont dans le sens d'une complexification croissante des organismes (NEWELL 1949, BONNER 1988).

L'orthodoxie néo-darwinienne conduit naturellement à attribuer ces tendances à des causes purement adaptatives. Dans ce cadre conceptuel, la tendance géométrique «évolutive → involute», qui caractérise tant de lignées chez les ammonites, est généralement expliquée par une plus grande résistance des coquilles, par une optimisation des performances hydrodynamiques, par une utilisation minimale de matériel coquillier etc.

Il est probable que ces diverses optimisations jouent un rôle dans l'évolution de ce groupe. Il est toutefois certain que les transformations géométriques inverses, qui vont dans le sens d'une simplification globale des formes, ne peuvent pas relever de la même cause car elles sont toujours concomitantes des tendances complexificatrices: les groupes «simplifiés» coexistent presque toujours avec leurs homologues «évolués» sur des intervalles de temps plus ou moins importants.

L'existence d'une relation entre stress écologique et augmentations de la variabilité a fait l'objet de publications récentes fort intéressantes. En 1981, WILLIAMSON a par exemple montré que la variabilité des mollusques lacustres du Cénozoïque supérieur du Turcana augmentait lors des périodes de régressions (voir également LAURIN 1986 pour les brachiopodes). Plus récemment, PARSONS (1987) a montré que la variabilité phénotypique et génotypique des *Drosophiles* augmentait dans des conditions de stress thermique. Le caractère souvent directionnel («simplificateur») de ces augmentations de variabilité liées au stress écologique a néanmoins été peu étudié jusqu'ici.

Les simplifications géométriques étudiées plus haut sont généralement associées à des réductions de taille. Il est important de noter en passant que l'inverse n'est pas vrai: ces réductions, entièrement réversibles (voir figures 10 et 11), ne sont pas nécessairement associées aux simplifications structurales discutées ici.

Il est banal de remarquer que les formes simplifiées générées dans des conditions de stress sont particulièrement aptes à résister à des crises écologiques majeures (métabolisme plus économe etc) et il n'est pas étonnant de les trouver fréquemment à la source de lignées phylétiques nouvelles.

La recherche des raisons pour lesquelles ces lignées nouvelles s'enracinent chez des formes de petite taille est un problème classique de la paléontologie évolutive (voir les travaux de STANLEY 1973 et de GOULD 1988 etc.). Pour expliquer ce phénomène, les auteurs invoquent des causes assez différentes de celles qui sont considérées ici.

La première fait intervenir l'existence de stocks primitifs persistants (les «petits opportunistes survivants») à partir desquels s'individualiseraient, de façon itérative, des lignées à morphologie plus élaborée (fig. 14). Cette explication (systématiquement invoquée dans le cas des foraminifères planctoniques du Crétacé et du Tertiaire) rappelle la théorie des «Rassenpersistenz» de STEINMANN (1908, 1909) qui fut immédiatement discréditée par DIENER (1908) et POMPECKJ (1910) et elle n'a aucune valeur en ce qui concerne l'évolution des ammonites: les groupes d'aspect primitif qui sont à la source des lignées nouvelles et hétérochrones sont systématiquement absents dans les intervalles stratigraphiques qui séparent les apparitions respectives de ces lignées.

Une deuxième «explication» est basée sur un constat purement statistique. Les organismes de petite taille sont infiniment plus abondants que ceux de grande taille et ils sont plus résistants aux extinctions: la probabilité de les trouver à la source de lignées nouvelles est donc très élevée. Cette constatation n'éclaire en rien la façon dont certains groupes évolués de grande taille peuvent engendrer des descendants géométriquement simples et de petite taille.



Figure 14.—Evolution itérative de souches morphologiquement complexes à partir d'un stock persistant primitif simple.

La troisième explication souvent avancée fait intervenir des hétérochronies comme la progenèse ou la néoténie (STANLEY 1973, p.15, fig. 4c, GUEX 1973, p. 11; 1981, p. 195-196): il est possible que de telles hétérochronies jouent un rôle dans la genèse des changements phylogénétiques majeurs mais nous pensons maintenant que leur rôle est secondaire par rapport aux simplifications globales qui surviennent dans des conditions de stress. Ces simplifications simulent parfois des hétérochronies mais elles ne relèvent probablement pas d'un même processus. Comme leur nom l'indique, les premières relèvent exclusivement de changements dans le timing du développement (sans incidence sur le fonds génétique des organismes considérés). On pourrait en revanche supposer que les secondes découlent d'une simplification concomitante du génome des organismes simplifiés (voir fig. 9).

Lorsque les conditions écologiques redeviennent favorables, ces groupes «simplifiés» au cours d'épisodes critiques récupèrent en général leur niveau de complexité morphologique antérieur, même si leur aspect peut avoir été profondément modifié.

D'un point de vue purement descriptif (évidemment simpliste), l'évolution des groupes que nous connaissons paraît être principalement contrôlée par deux facteurs antagonistes dont le produit est canalisé par la sélection naturelle: le nombre de générations et le stress externe.

Au cours des périodes écologiquement favorables, ces groupes semblent se comporter comme des systèmes autocomplicatifs dont l'évolution est essentiellement contrôlée par le nombre de générations: ils varient de façon assez régulière (dans le sens d'une complexité croissante, souvent protérogénétique en ce qui concerne l'ornementation et palingénétique en ce qui concerne la géométrie) jusqu'au moment où ils sont en «équilibre» avec leur milieu (il est évident qu'au-delà d'un certain seuil, la persistance d'une tendance peut conduire à l'extinction ou avoir un effet analogue à celui d'un stress externe).

Dans des conditions écologiques défavorables, le stress externe joue un rôle de frein à la complexification. Dans les cas limites, ce stress peut induire des réversions qui aboutissent à l'apparition de formes ataviques.

REMERCIEMENTS

Je remercie cordialement mes amis Arthur Escher, Spela Gorican, Henri Masson, Pascale Mallan, Luis O'Dogherty, François Reuse, François Rothen et Dave Taylor pour les intéressantes discussions que nous avons eues au sujet du présent article.

Ce travail est publié dans le cadre du projet 21.27464.89 du Fonds national suisse pour la recherche scientifique.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYER U. et MCGHEE G.R., 1984. Iterative evolution of middle Jurassic ammonite faunas. *Lethaia* 17: 1-16.
- BONNER J.T., 1988. The evolution of complexity. Princeton University Press. Princeton, N.J. 259 p.
- BUCKMAN S.S., 1887-1907. Monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series. *Paleontogr. Soc. London* 262. 456 p.
- CALLOMON, J.H., 1985. The evolution of the Jurassic ammonite family *Cardioceratidae*. *Spec. Pap. Paleont.* 33: 49-90.
- CARON M. et HOMEWOOD P., 1983. Evolution of early planktic foraminifers. *Marine Micropal.* 7: 453-462.
- CIFELLI R., 1969. Radiation of Cenozoic planktonic Foraminifera. *Syst. Zool.* 18: 154-168.
- CONTINI D., 1989. *Graphoceratidae* du Toarcien supérieur à la base du Bajocien. *Geobios* 22/1: 17-22.
- DIENER C., 1908. Die Stammesgeschichte der Ammoniten im Lichte der Abstammungslehre Steinmann's. *Centralbl. Min. Geol.* 7: 577-584.
- DOMMERGUES J.L., 1987. L'évolution chez les *Ammonitina* du Lias moyen en Europe occidentale. *Doc. Lab. Géol. Lyon* 98: 1-297.
- DOMMERGUES J.L., 1989. *Eoderocerataceae* euro-boréaux du Carixien. *Geobios* 22/1: 7-14.
- DONOVAN D.T., 1985. Ammonite shell form and transgression in the British Lower Jurassic. In *Sedimentary and Evolutionary Cycles* (BAYER U. et SEILACHER A. eds). Springer Verlag. p. 48-58.
- DUMITRICA P., 1982. Triassic *Oertlisponginae* (*Radiolaria*) from Eastern Carpathians. *Dari Seama Inst. Geol. Geof.* 67/3: 57-74.
- DURHAM J.W., 1966. Clypeastroids. *Treatise Invert. Paleont. Echinodermata* 3. Univ. Kansas Press: 450-491.
- ELMI S., ALMERAS Y., AMEUR M., ATROPS F., BENHAMOU M. et MOULA G., 1982. La dislocation des plateformes carbonatées liasiques en Méditerranée occidentale. *Bull. Soc. Géol. France.* 24/5-6: 1007-1016.
- ENAY R., 1983. Spéciation phylétique dans le genre d'ammonite téthysien *Semiformiceras* SPATH. In *Modalités, Rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Colloques Internationaux du CNRS* 330: 115-123.
- ERBEN H.K., 1966. Über den Ursprung der Ammonoidea. *Biol. Rev.* 41: 641-658.
- FRAKES L.A. et FRANCIS J.E., 1990. Cretaceous paleoclimates. In: *Cretaceous Resources, Events and Rythms* (GINSBURG R.N. et BEAUDOIN B. eds). *Nato Asi Series*, 304: 273-287.
- GABILLY J., 1975. Evolution et systématique des *Phymatoceratinae* et des *Grammocerotinae* (*Hildocerataceae*, *Ammonitina*) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. *Mém. Soc. Géol. France* 124: 1-196.
- GABILLY J., 1976. Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France. *Stratotypes français Vol.3*: 1-217.
- GARGOURI S. et VACHARD D., 1988. Sur *Hemigordius* et d'autres foraminifères porcelanés du Murghabien du Tebaga (Tunisie). *Rev. Paléobiol. Vol. Spéc.* 2: 57-68.

- GINSBURG L., 1963. Régressions marines ou catastrophes cosmiques: comment juger les théories sur l'extinction des Dinosaures. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine* 10/2: 433-436.
- GINSBURG L., 1965. Les régressions marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. *Bull. Soc. Géol. France* (7), 6: 13-22.
- GOULD S.J., 1988. Trends as changes in variance. *J. Paleont.* 62/3: 319-329.
- GOY A. et MARTINEZ G., 1990. Biozonacion del Toarciense en el area de La Almunia de Dona Godina-Ricla. *Cuad. Geol. Iberica*. 14: 11-53.
- GRÜNIG A., 1984. Phenotypic variation in Spiroplectamina, *Uvigerina* and *Bolivina*. *2nd Int. Symposium Benthic Foraminifera (Pau)*: 249-255.
- GUEx J., 1972. Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (France). *Ecl. Geol. Helv.* 65/3: 611-645.
- GUEx J., 1973. Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bull. Lab. Géol. Lausanne* 207: 1-14.
- GUEx J., 1975. Description biostratigraphique du Toarcien supérieur de la bordure sud des Causses (France). *Ecl. Geol. Helv.* 68/1: 97-129.
- GUEx J., 1981. Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles: un exemple intéressant. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 359 et *Bull. Lab. Géol. Lausanne* 255: 179-197.
- GUEx J., 1982. Relations entre le genre *Psiloceras* et les *Phylloceratida* au voisinage de la limite Trias-Jurassique. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 361 et *Bull. Lab. Géol. Lausanne* 260: 47-51.
- HAAS O., 1942. Recurrence of morphologic types and evolutionary cycles in mesozoic ammonites. *J. Pal.*, 16/5: 643-650.
- HALLAM A., 1978. How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiol.* 4: 16-25.
- HART M.B. et BAILEY H.W., 1979. The distribution of planktonic foraminiferidae in the Mid-Cretaceous of NW Europe. In: *Aspekte der Kreide Europas. IUGS, A/6*: 527-542.
- HOFKER J., 1962. Studien an planktonischen Foraminiferen. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 114/1: 81-134.
- HOFKER J.Jr, 1963. Studies on the genus *Orbitolina* (Foraminiferida). *Leides Geol. Meded.* 29: 181-254.
- HOUSE M.R., 1989. Ammonoid extinction events. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* B325: 307-326.
- HÜRTZELER J., 1962. Kann die biologische Evolution wie sie sich in die Vergangenheit abgespielt hat, exakt erfasst werden? *Schöpfungsglaube und biologische Entwicklungslehre.* 16: 15-36.
- HYATT A., 1869. Genesis of the *Arietitidae*. *Mus. Comp. Zool. Harvard Mem.* 16/3: 1-238.
- JENKYNs H., 1980. Cretaceous anoxic events: from continents to oceans. *J. Geol. Soc. London* 137: 171-188.
- KOSSWIG C., 1963. Genetische Analyse konstruktiver und degenerativer Evolutionsprozesse. *Zt. f. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.* 1: 205-239.
- KOUTSOUKOS A.M., LEARY P.N., HART M.B., 1989. *Favusella* Michael (1972): Evidence of ecophenotypic adaptation of a planktonic foraminifer to shallow-water carbonate environments during the mid-Cretaceous. *Journ. Foram. Research* 19.4: 324-336.
- KUHNT W., THUROW J., WIEDMANN J., HERBIN J.P., 1986. Oceanic anoxic conditions around the Cenomanian/Turonian boundary and the reponse of the biota. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg* 60: 205-246.
- KUMMEL B., 1948. Environmental significance of dwarfed cephalopods. *Journ. Sed. Petrology*, 18/2: 61-64.

- LAURIN B., 1986. Hétérochronies, variabilité morphologique et tendances évolutives chez les brachiopodes jurassiques. *Colloque International CNRS Dijon*. pp 299-314.
- MALMGREN B.A., BERGGREN W.A., LOHMANN G.P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Glogorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Palaobiol.* 9/4: 377-389
- MANCINI E.A., 1978. Origin of micromorph faunas in the geologic record. *Journ. Pal.* 52/2: 311-322
- MATYJA B.A., 1986. Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites. *Acta Geol. Polonica* 36, 1-3: 37-67.
- MC SHEA D.W., 1991. Complexity and evolution: what everybody knows. *Biol. Phil.* 6: 303-324.
- MEHL J.O et NOE S.U, 1990. Morphological investigations of *Miliolidae* (Foraminifera) from the Upper Permian of the Southern Alps. *Paläont. Zt.* 64: 173-192.
- MEISTER C., 1986. Les ammonites du Carixien des Causses. *Mém. suisses Paléont.* 109: 1-209.
- MEISTER C., 1988. Ontogénèse et évolution des *Amaltheidae* (Ammonoidea). *Ecl. Geol. Helv.* 81/3: 763-841.
- MIGNOT Y. et ELMY S., 1990. Compartimentage tectonique et différenciation paléobiologique: la miniaturisation de certaines ammonites liasiques. *C. R. Acad. Sci. Paris* 311: 1545-1551.
- MOORE R.C., 1954. Evolution of late Paleozoic invertebrates in response to major oscillation of shallow seas. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard* 112: 259-286.
- MOUTERDE R., CHEVALLIER T., CORNA M., SADKI D., 1990. Variations eustatiques et évolution des ammonites au Lias et au Bajocien. *Bull. Soc. Géol. France* 616: 985-988.
- NEUMAYR M., 1879. Zur Kenntnis der Fauna des untersten Lias in der Nordalpen. *Abh. k. k. Reichsanst.* 7/5: 1-46.
- NEWELL N.D, 1949. Phyletic size increase: an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution* 3/2: 103-124.
- NEWELL N.D, 1952. Periodicity in invertebrate evolution. *Journ. Paleont.* 26: 371-385.
- NEWELL N.D, 1963. Crisis in the history of life. *Scientific American* 208: 77-93.
- PARSONS P.A., 1987. Evolutionary rates under environmental stress. *Evol. Biol.* 21: 311-340.
- PIA J. v., 1914. Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras*. *Abh. k. k. Reichsanst.* 23/1: 1-179.
- POMPECKJ J.F., 1910. Zur Rassenpersistenz der Ammoniten. *Niedersächs. Geol. Ver. Jahresber.* 63-83.
- RAFF R.A. et KAUFMAN T.C., 1983. Embryos, genes, and evolution. Macmillan Publ. Co. 395 p.
- REESIDE J.B. et COBBAN W.A., 1960. Studies on the Mowry shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper* 355: 1-126.
- REY J., FONTAINE P. et JIMENEZ M.C., 1986. Relations entre changements des paléomilieus et fluctuations de caractères évolutifs chez des foraminifères benthiques éocènes. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine* 10/2: 369-382.
- RUNNEGAR B., 1987. Subphylum Cyrtostoma, class Monoplacophora. In Fossil Invertebrates (BOARDMAN R.S., CHEETHAM A.H., ROWELL A.J. édés). *Blackwell Scient. Publ.*: 297-304.
- SANFILIPPO A. et RIEDEL W.R. 1970. Post-Eocene «closed» theoperid radiolarians. *Micropal.* 16/4: 446-462.
- SCHINDEWOLF O.H., 1940. Konvergenz bei Korallen und Ammoniten. *Fortsch. Geol. Pal.* 12/41: 387-491.
- SHIMER H.W., 1908. Dwarf faunas. *Amer. Naturalist*, 42: 472-490.

- SPATH L.F., 1919. Notes on ammonites. *Geol. Mag.* 6/6: 27-35, 65-71, 115-122, 170-177, 220-225.
- SPATH L.F., 1933. The evolution of the Cephalopoda. *Biol. Rev.* 8/4: 418-462.
- SPATH L.F., 1936. The phylogeny of the Cephalopoda. *Pal. Zt.* 18: 156-180.
- SPATH L.F., 1938. A catalogue of the ammonites family *Liparoceratidae*. *British Mus. Nat. Hist. London.* 192 p.
- STAMPFLI G., 1993. Le Briançonnais, terrain exotique dans les Alpes? *Ecl. Geol. Helv.* (sous presse).
- STANLEY S.M., 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27/1: 1-26.
- STEINAMNN G., 1908. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. W. Engelmann, Leipzig. 284 p.
- STEINAMNN G., 1909. Rassenpersistenz bei Ammoniten. *Centralbl. Min. Geol.* 8: 225-232.
- TINTANT H., MARCHAND D., MOUTERDE R., 1982. Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoidés. *Bull. Soc. Géol. Fr.* 5-6: 951-961.
- VALENTINE J.W. 1968. Climatic regulation of species diversification and extinction. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 79: 273-276.
- WEISSERT H. et LINI A. 1991. Ice age interludes during the time of Cretaceous greenhouse climate? In: *Controversies in Modern Geology* (MÜLLER D.W., MCKENZIE J.A., WEISSERT H. édés). *Academic Press*: 173-191.
- WESTERMANN G.E.G., 1966. Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adicra* (Waagen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 124/3: 289-312.
- WIEDMANN J., 1988. Plate tectonics, sea level changes, climate - and the relationships to ammonite evolution. In *Cephalopods Present and Past*. Schweitzerbart'sche Verlag. Stuttgart: 737-765.
- WIEDMANN J. et v. BOLETZKI S., 1982. Wachstum und Differenzierung des Schulpes von *Sepia officinalis* unter künstlichen Aufzuchtbedingungen. *N. Jb. Geol. Pal. Abh.* 164: 118-133.
- WILLIAMSON P.G., 1981. Paleontological documentation of speciation in cenozoic mollusks from Turkana basin. *Nature* 293: 437-443.
- ZUEV G.V., 1976. Physiological variability of the females of the squid *Symplectoteuthis pteropus* (Steenstrup). (En Russe). *Biology of the Sea*, 38: 55-62.

Manuscrit reçu le 8 septembre 1992