

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae

**Band:** 81 (1988)

**Heft:** 3

**Artikel:** Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea)

**Kapitel:** L'évolution des Amaltheidae

**Autor:** Meister, Christian

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-166202>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 15.10.2024

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

stade adulte chez les formes à ornementation un peu plus fine et dense. Cela n'apparaît pas dans la figure 18. Pour la densité costale à l'image de ce que nous avons toujours observé chez les Amaltheidae, l'itinéraire ontogénétique de la forme «grossière» est décalé et représente la tendance peramorphique par accélération par rapport à la forme «fine». Dans notre cas elle est mise en valeur entre 30 et 90 mm de diamètre.

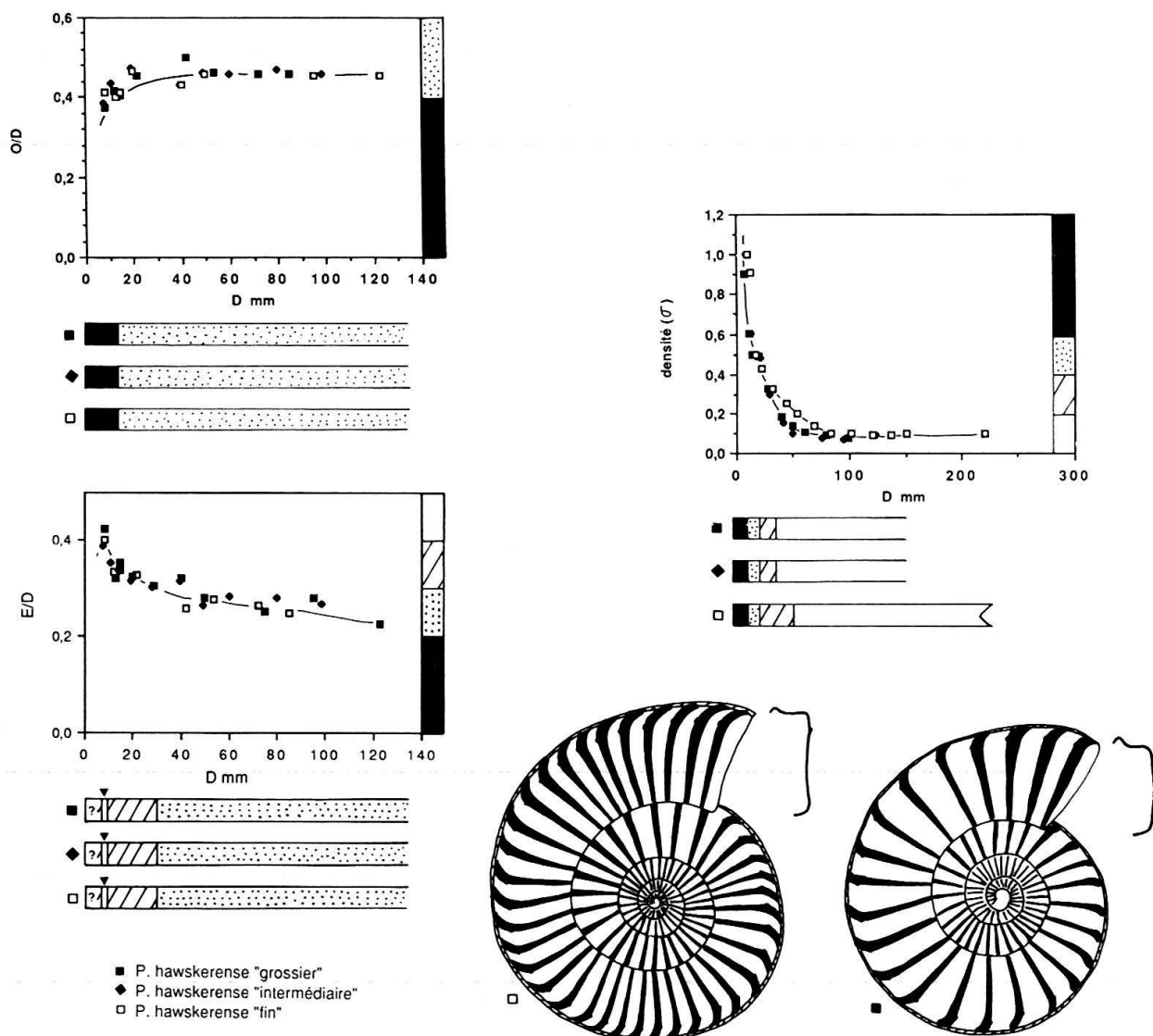


Fig. 18. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras hawskerense* (Y. & B.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

### 3. L'évolution des Amaltheidae

L'analyse ontogénétique des Amaltheidae permet de mieux interpréter la forte variabilité morphologique de cette famille et le nombre peu élevé de taxons qui en fait la composant. Pourtant il nous paraît préférable de maintenir l'usage de certains taxons, entre autres ceux utilisés jusqu'à présent dans la nomenclature biostratigraphique afin de

ne pas rendre ce travail hermétique à une approche purement typologique. A notre avis, il existe chez les *Amaltheus* une lignée principale composée de *A. bifurcus-stokesi*, *A. margaritatus* et *A. engelhardti*. Autour de *A. margaritatus*, il existe dans nos régions d'Europe moyenne à différentes époques du Domérien une exacerbation de certaines morphologies comme la propension à développer des morphologies épineuses et celle au contraire à acquérir une morphologie «lisse». Ces morphologies sont regroupées dans le spectre de variabilité de *A. margaritatus*, on a donc affaire à ce que nous considérons comme des *A. margaritatus* formes *evolutus-bondonniensis*, *striatus*, *subnodosus*, *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*. Pour *engelhardti*, comme nous l'avons déjà souligné, *lenticulare*, *laevigatus* et *reticularis* sont à mettre en synonymie avec l'espèce de D'ORBIGNY. Chez les *Pleuroceras* ce genre se compose de *P. transiens*, *P. solare*, *P. hawskerense* forme *elaboratum*, *P. hawskerense*. Autour de cette lignée principale gravitent les morphologies contrastées qui tendent vers un pôle «lisse» avec *P. solare* forme *apyrenum* qui semble être l'équivalent de ce que représente *striatus* voire peut-être *engelhardti* pour les *Amaltheus* ainsi qu'un pôle «grossier» avec *spinatum* et *yeovilense*, l'équivalent probable des formes *gloriosus*, *gibbosus* et *salebrosum*. A côté de cela, il existe deux formes progénétiques si l'on se réfère au critère de la taille pour en estimer l'âge: *Amauroceras wertheri* et *ferrugineum*.

Dans ce chapitre, nous allons donc analyser uniquement les lignées principales que nous avons citées plus haut.

### 3.1 Origine des *Amaltheus*

L'origine de ce groupe a été déjà abondamment discutée (entre autre par HOWARTH 1957; JORDAN 1960; DOMMERGUES 1984; MEISTER 1986; DOMMERGUES et al. 1986 ...) et pratiquement tous les auteurs modernes s'accordent pour en rechercher l'origine chez les Liparoceratidae «capricornes» appartenant au groupe des *Oistoceras*. MATTEI (1985) nuance cette position et en recherche l'origine chez des Liparoceratidae plus archaïques en liaison vraisemblablement avec son étude biostratigraphique peu précise (*Amaltheus carixiens*?).

Dans la figure 19 nous comparons la morphologie capricorne, représentée ici par *Aegoceras* (*Oistoceras*) gr. *figulinum* (SIMPSON) et celle oxycône de *Amaltheus bifurcus*, qui sont deux formes phylétiquement étroitement liées. La forme capricorne étant considérée comme la forme ancestrale et l'*Amaltheus* comme sa forme dérivée.

Pour l'ombilic (O/D), si les trajectoires ontogénétiques sont de même type, celle de *A. bifurcus* est nettement décalée: dans une première phase, la forme dérivée est nettement paedomorphique par néoténie dans les stades jeunes jusque vers un diamètre d'environ 25 mm, c'est-à-dire que l'ouverture de l'ombilic est fortement ralentie jusqu'à ce stade de croissance, puis au-delà du point d'inflexion, la pente des trajectoires ontogénétiques s'inverse illustrant l'installation de la phase de rééquilibrage morphologique. En terme de résultats morphologiques adultes, *Amaltheus* est légèrement peramorphique. En fait tout est pratiquement joué dans les stades jeunes autour de 25 mm, en une forte variation du taux de changement de forme, par la suite celui-ci tend à rester pratiquement constant au cours de l'ontogenèse.

C'est pour l'épaisseur relative des tours de spires (E/D) que la différence entre *Oistoceras* et *Amaltheus* est la plus importante. Leur déroulement ontogénétique est le même jusqu'à un diamètre de 60 mm. A partir de ce point leurs itinéraires divergent à

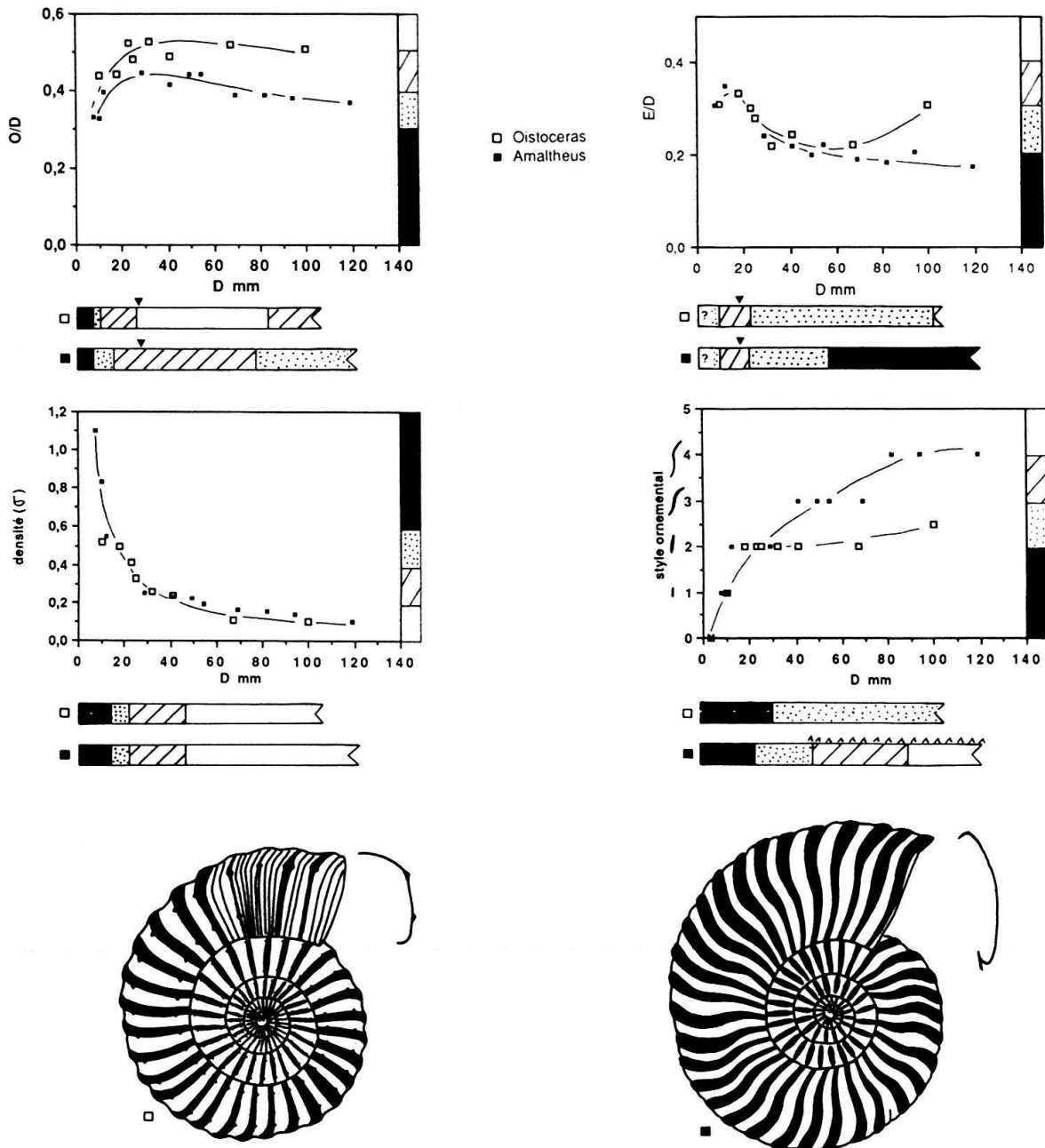


Fig. 19. Trajectoires ontogénétiques de *Oistoceras figulinum* (SIMPSON) et *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale ( $\sigma$ ) et le style ornemental par rapport au diamètre (D) - (O = absence de côtes; 1 = côtes simples; 2 = côtes tuberculées; 3 = côtes un peu flexueuses; 4 = côtes nettement flexueuses). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

cause de la persistance dans la morphologie adulte de tours pratiquement aussi hauts que larges chez la forme capricorne et à cause du développement de tours de plus en plus élevés par rapport à l'épaisseur pour *Amaltheus*. Cette divergence ou bifurcation détermine dans ce cas l'introduction d'un caractère phénotypique nouveau chez la forme dérivée: tours subogivaux ( $\rightarrow$ innovation tardive). Celui-ci est étroitement lié au développement des chevrons, pour ce caractère morphologique on a également affaire à une

innovation tardive (déjà esquissé dans la morphologie adulte des *Oistoceras*). Les deux caractères morphologiques sont relayés par une accélération (peramorphose) qui leur fait gagner des stades de plus en plus jeunes chez *Amaltheus* (voir DOMMERGUES et al. 1986, p. 353).

Concernant la densité costale, leurs itinéraires coïncident pleinement. Dans la figure 19, nous avons également essayé de montrer le changement dans le style d'ornementation. A partir de 20 mm de diamètre, l'itinéraire de la forme dérivée est décalé et représente la tendance peramorphique par prolongement de la phase ontogénétique de ce caractère associé à une innovation tardive (acquisition de côtes flexueuses).

De plus la taille adulte de ces *Amaltheus* est toujours sensiblement plus grande que celle de la forme ancestrale; cela est dû au fait que le moment de fin de croissance est retardé chez la forme dérivée (hypermorphose).

### 3.2 Les Amaltheidae oxycônes: *A. stokesi* (SOWERBY) – *A. margaritatus* (DE MONTFORT) – *A. engelhardti* (D'ORBIGNY)

Le développement de l'oxycônie chez *Amaltheus* trouve son aboutissement avec la morphologie *engelhardti* (fig. 20).

Les tailles adultes des *margaritatus* et des *engelhardti* doivent être sensiblement les mêmes, en effet la taille du *margaritatus* dessiné ici correspond seulement au tout début de la loge d'habitation (voir MEISTER 1986, pl. 22, fig. 1). Par contre *A. stokesi* est un adulte nettement plus petit qui représente la forme ancestrale de cette lignée.

Lorsque l'on considère l'ombilic (O/D), le développement de ce caractère se fait par un faible prolongement de la phase ontogénétique (peramorphose) dans les stades jeunes de *margaritatus* jusqu'au point d'inflexion; ensuite au-delà de ce point (à partir d'environ 10 mm de diamètre) les itinéraires coïncident. L'espèce de DE MONTFORT est de plus hypermorphique par rapport à l'espèce ancestrale *stokesi*.

L'itinéraire de la forme *engelhardti* par rapport à celui de *A. margaritatus* qui est sa forme ancestrale ne paraît décalé que dans ce que nous avons appelé la phase de rééquilibrage de la morphologie où se manifeste chez *engelhardti* une tendance peramorphique très marquée vers 20 mm de diamètre qui se manifeste morphologiquement par le développement à ce stade d'un ombilic plus fermé.

Pour (E/D), les itinéraires de *margaritatus* et de *stokesi* coïncident. Celui de *engelhardti* présente une légère peramorphose à nouveau par prolongation de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'à 10 mm de diamètre par rapport à *margaritatus*, ensuite les morphologies se ressemblent.

Pour l'intensité de la costulation, les itinéraires sont très complexes. Jusque vers environ 25 à 40 mm de diamètre la tendance qui se manifeste depuis *stokesi* jusqu'à *engelhardti* est la paedomorphose par néoténie. A partir des points d'inflexions qui correspondent à une inversion de tendance, la costulation tend à diminuer plus ou moins fortement en intensité et parfois à s'effacer au profit ou non d'une striation. Ici c'est au contraire la tendance peramorphique qui se développe et qui est de loin celle qui occupe la plus grande partie du développement ontogénétique de ces espèces. Elle se traduit par une costulation qui devient de plus en plus fine et de plus en plus évanescence. Cette tendance peramorphique se trouve encore exacerbée chez *engelhardti* par le fait qu'il perd assez

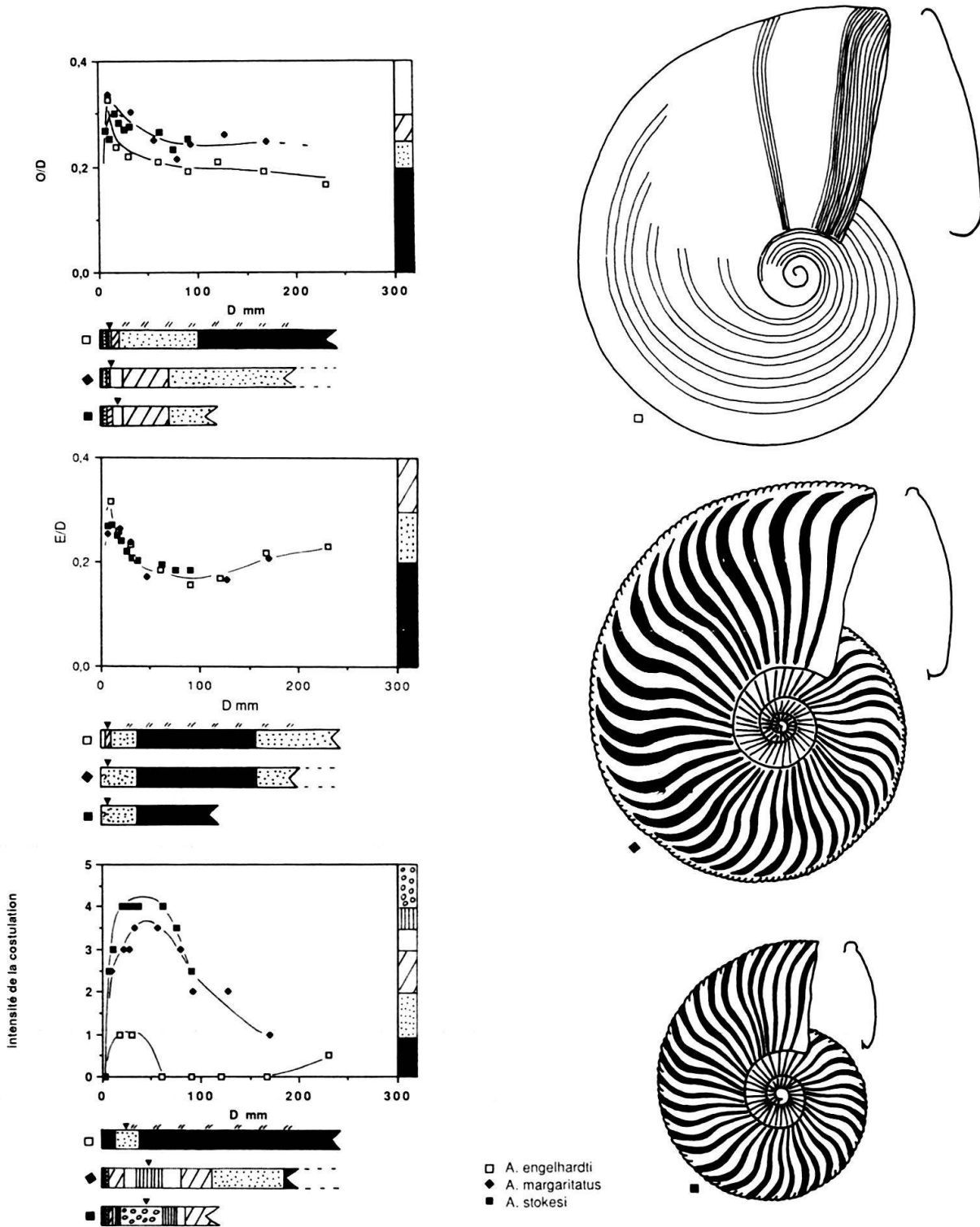


Fig. 20. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus stokesi* (SOW.), *A. margaritatus* (DE MONTFORT) et *A. engelhardti* (D'ORB.) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D), la densité costale ( $\sigma$ ) et le style ornemental par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques et les paires de traits obliques au-dessus des cartouches figurent les lyrae. - 0 = absence de costulation - 1 = striation - 2 = côtes fines - 3 = côtes moyennes - 4 = côtes fortes - 5 = côtes très fortes.

rapidement et complètement sa costulation. Celle-ci peut néanmoins réapparaître sous forme d'une striation chez les individus adultes mais à ce niveau les trajectoires ontogénétiques ne sont plus comparables. Comme nous l'avons dit précédemment *engelhardti* développe un caractère phénotypique nouveau au cours de sa croissance: les lyrae ne sont présents que dans les tours intermédiaires. Ce type de lyrae assez larges se distingue des lyrae étroits que l'on rencontre chez les *Liparoceras*, les *A. stokesi* et *A. margaritatus*.

### L'oxycônie chez les *Amaltheus*

En résumé au cours de l'histoire évolutive des *Amaltheus* (fig. 21), l'acquisition de l'oxycônie c'est-à-dire principalement le développement d'un petit ombilic et de tours comprimés se fait dans les stades ontogénétiques très jeunes vers une dizaine de mm de diamètre par modification du taux de changement de forme par pedomorphose par néoténie de ce caractère, cela des *Oistoceras* aux premiers *Amaltheus* représentés par *A. bifurcus*. Dans une deuxième étape au cours de l'histoire évolutive de ce groupe, l'accentuation de cette tendance s'effectue par raccourcissement de la phase ontogénétique pour O/D. Cela se manifeste par le développement d'un ombilic globalement plus fermé depuis *A. bifurcus* jusqu'à *A. stokesi*, où l'essentiel dans le développement d'un petit ombilic est alors acquis. De *A. stokesi* à *A. margaritatus*, l'altération ontogénétique reflète comme nous l'avons vu une peramorphose par prolongation de la phase ontogénétique de ce caractère jusqu'au point d'inflexion, c'est-à-dire que paradoxalement l'espèce de DE MONTFORT est plus évoluée dans les tours internes. Toutefois cette tendance est rapide-

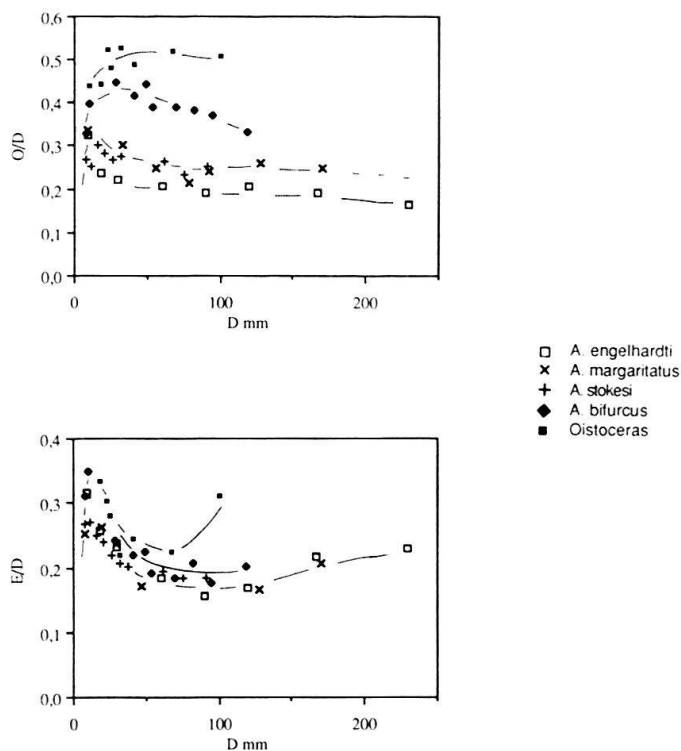


Fig. 21. Synthèse des trajectoires ontogénétiques de *Oistoceras figulinum* (SIMPSON), *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH), *Amaltheus stokesi* (SOW.), *A. margaritatus* (DE MONTFORT) et *A. engelhardti* (D'ORB.) pour l'ombilic (O/D) et l'épaisseur relative des tours (E/D).



ment compensée (dès 20 mm de diamètre) dans la suite du développement ontogénétique lors de la phase de rééquilibrage morphologique. Cela se traduit par la coïncidence des itinéraires ontogénétique de *stokesi* et de *margaritatus*. Pour aboutir à *A. engelhardti* qui est la forme dérivée ultime et qui représente la morphologie oxycône la plus achevée de cette lignée, le développement d'un ombilic plus fermé est un peu plus compliqué dans le détail. L'accentuation de la fermeture de la taille relative de l'ombilic s'exprime uniquement par la manifestation d'une tendance peramorphique, par rapport à *A. margaritatus*, qui débute vers 20 mm (à partir du point d'inflexion) dans la phase de rééquilibrage morphologique et qui s'intensifie jusque vers 40 mm où la taille relative minimale de l'ombilic est alors définitivement acquise (trajectoire ontogénétique stabilisée).

L'épaisseur des tours étant étroitement liée à la morphologie oxycône, nous avons également analysé ce qui se passait au niveau de E/D. Dans ce cas, l'épaisseur relative de la section chez les formes oxycônes est acquise en partie avec la morphologie *bifurcus*: elle se manifeste chez *A. bifurcus* à partir des *Oistoceras* durant la fin de la phase de rééquilibrage morphologique par peramorphose par innovation tardive. Par la suite, à nouveau tout se joue dans la phase de dynamique hétérochronique jusque vers 10 à 20 mm de diamètre; depuis *A. bifurcus* jusqu'à *A. stokesi* l'ontogenèse de l'épaisseur des tours est caractérisée par une paedomorphose par raccourcissement de la phase ontogénétique du développement de l'épaisseur relative des tours; c'est à ce stade que la morphologie des tours comprimés semble définitivement acquise. Entre *A. stokesi* et *A. margaritatus*, il n'y a pas de différence pour ce caractère. De *A. margaritatus* à *A. engelhardti* cette phase du développement ontogénétique révèle une peramorphose par prolongation de la phase ontogénétique du développement de ce caractère jusqu'au point d'inflexion. Les conséquences morphologiques de ce développement de tours plus épais sont rapidement compensées lors de la phase de rééquilibrage (coïncidence des itinéraires ontogénétiques).

Une hétérochronie du développement liée au développement germinale intervient dans le déroulement évolutif décrit plus haut: l'hypermorphose. La forme ancestrale *Oistoceras* étant la plus petite et la forme dérivée ultime la plus grande. Cette altération ontogénétique se déroule en deux étapes: l'une des *Oistoceras* au *A. bifurcus*, l'autre de *A. stokesi* à *A. margaritatus*.

### 3.3 *Amauroceras wertheri* (LANGE) et *A. ferrugineum* (SIMPSON)

Ces deux espèces progénétiques (fig. 22) présentent une différence pour l'ombilic (O/D) où l'itinéraire de *ferrugineum* est dans un premier temps nettement paedomorphique probablement par néoténie ou par raccourcissement de la phase ontogénétique du développement de ce caractère dans les stades jeunes (D = 15 mm) par rapport à la forme ancestrale *wertheri*. Au-delà du point d'inflexion, les itinéraires coïncident.

Pour E/D, il y a identité parfaite. La phase de dynamique hétérochronique n'est pas visible. L'analyse des itinéraires ontogénétiques pour la densité costale, montre l'existence d'une forte paedomorphose par néoténie jusqu'à 7–10 mm de diamètre; vers 17 mm de diamètre les itinéraires coïncident.

C'est en fait au niveau de la disparition de l'ornementation que la différence est la plus spectaculaire entre ces formes. Comme chez *bifurcus–stokesi–margaritatus–engelhardti*, la



forme dérivée ultime est une forme quasiment lisse. Le stade morphologique «lisse» a gagné des séquences ontogénétiques de plus en plus jeune de *ferrugineum* par accélération (peramorphose).

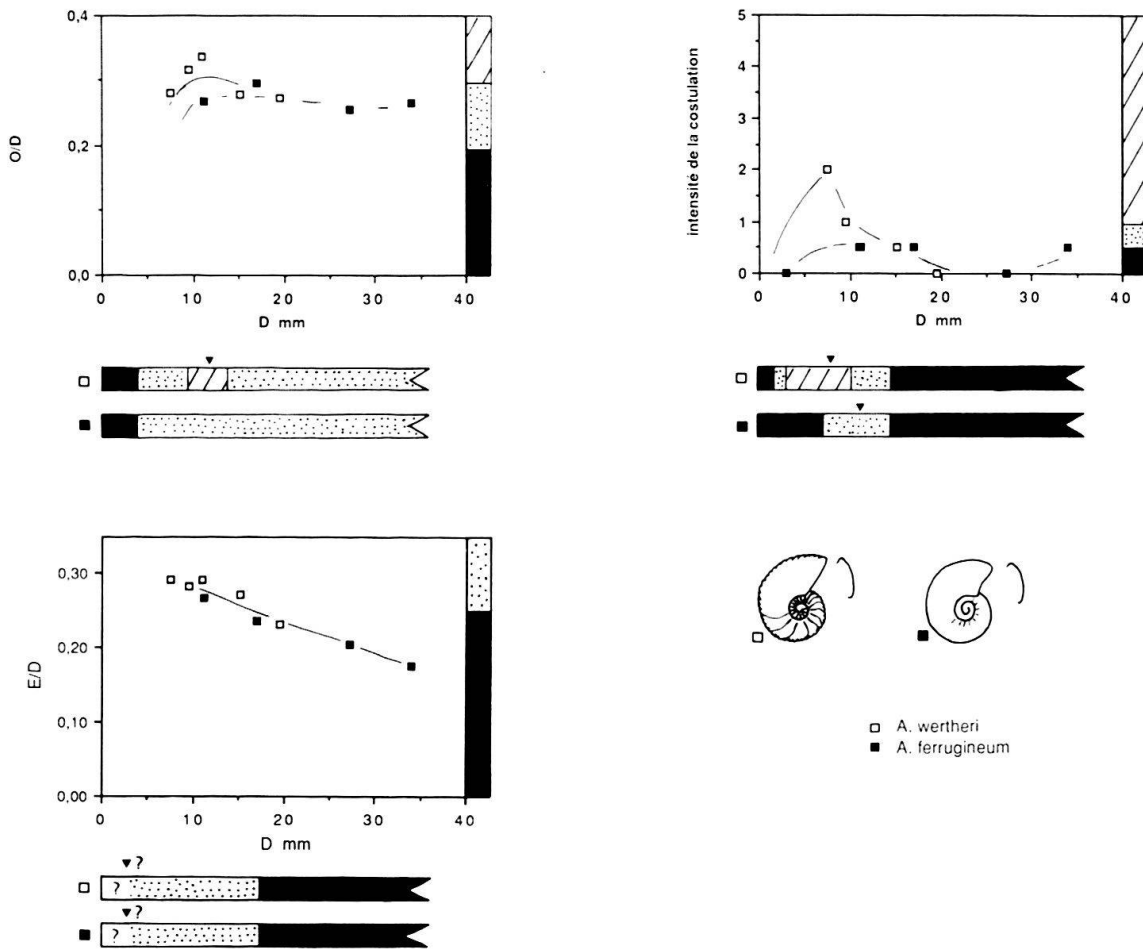


Fig. 22. Trajectoires ontogénétiques de *Amauroceras wertheri* (LANGE) et *A. ferrugineum* (SIMPSON) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la costulation par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques. – O = absence de costulation – 1 = striation – 2 = côtes fines.

### 3.4 Origine des Pleuroceras

Les formes de passages entre les *Amaltheus* et les *Pleuroceras* sont représentées par les *P. transiens* qui atteignent une taille adulte d'environ 40 mm et qui proviennent de l'extrême base de la zone à *Spinatum*. Ils sont vraisemblablement issus des *A. margaritatus* et sont à l'origine des *P. solare* (voir HOWARTH 1957, 1958, p. 35; JORDAN, 1960, appendice 17).

#### Passage évolutif *A. margaritatus* (DE MONTFORT) – *P. transiens* (FRENTZEN)

La différence de taille adulte entre ces deux groupes est importante, il peut aller jusqu'à 1:6. Manifestement *P. transiens* est une forme progénétique. Cette hétérochronie est un processus essentiel dans le passage *Amaltheus*–*Pleuroceras* (fig. 23).

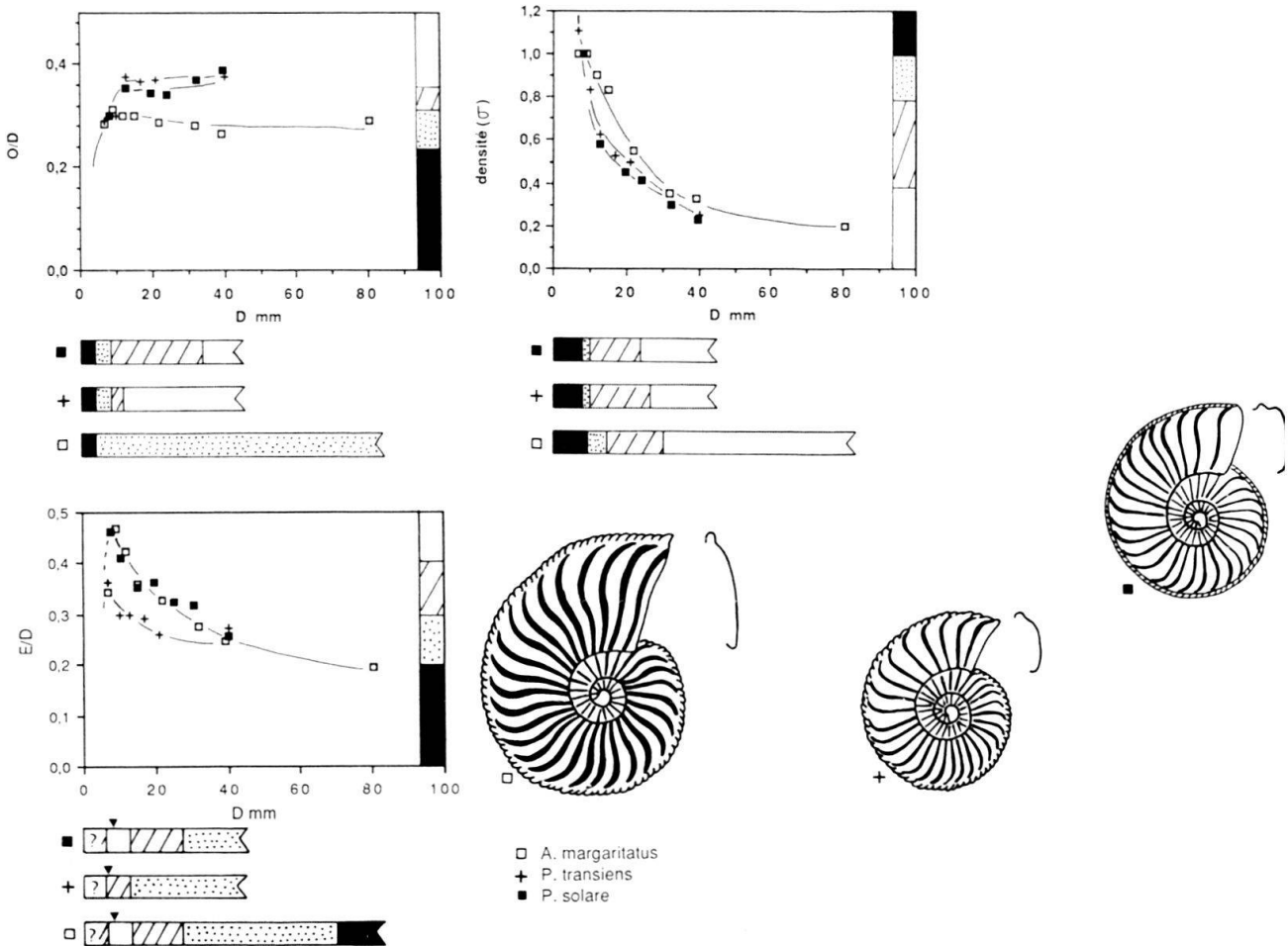


Fig. 23. Trajectoires ontogénétiques de *Amaltheus margaritatus* (DE MONTFORT), *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) et *P. solare* (PHILLIPS) pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

La trajectoire ontogénétique pour l'ombilic (O/D) est globalement la même. Tout se joue à des stades de croissance précoce vers 10 mm de diamètre, où le taux de changement (ALBERCH et al. 1979) de forme est plus important chez *P. transiens*. Cette première phase du déroulement ontogénétique est caractérisée du point de vue des hétérochronies du développement par une peramorphose par prolongement de la phase ontogénétique de ce caractère jusqu'au point d'inflexion; au-delà de ce point, les itinéraires sont stabilisés et aucune tendance morphologique ne semble se dégager. Ainsi *P. transiens* est nettement décalé vers le pôle évolutive par prolongement dans les stades juvéniles du développement d'un ombilic plus ouvert. La combinaison de la progenèse et de cette hétérochronie liée à cette phase dynamique évoque un pseudonanisme.

Pour E/D également, seule la phase de rééquilibrage des morphologies est apparente chez *P. transiens* d'après les données disponibles; morphologiquement elle se traduit par rapport à *margaritatus* par une peramorphose. Le taux de changement de forme induit dans les tours jeunes (lors de la phase de dynamique hétérochronique) est dû à une paedomorphose vraisemblablement (?) par raccourcissement de la phase ontogénétique de ce caractère. *A. margaritatus* présente tout au long de son ontogénèse des tours toujours plus épais que *P. transiens*. Le passage *Amaltheus*-*Pleuroceras* ne s'accompagne pas d'innovations morphologiques.

Pour la densité costale, la forme dérivée *P. transiens* est décalée du côté de la tendance peramorphique par accélération (→progenèse accélérée = pseudonanisme sensu DOMMERMIGUES et al. 1986, p. 347).

Ainsi l'apparition du genre *Pleuroceras* résulte d'un raccourcissement du développement germinal de l'ammonite (progenèse) combinée à différentes hétérochronies du développement qui induisent dans les stades jeunes (phase ontogénétique liée à la dynamique hétérochronique) un jeu de raccourcissement ou de prolongation ou encore de décalages ontogénétiques (accélération) du développement des caractères morphologiques considérés.

### 3.5 *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) – *Pleuroceras solare* (PHILLIPS)

La forme dérivée de *P. transiens* est de toute évidence *P. solare* qui lui succède stratigraphiquement. Pour comparer ces deux espèces nous avons choisi les formes appartenant au pôle «fin» (fig. 23).

Pour l'ombilic (O/D), *P. solare* est légèrement paedomorphique par raccourcissement de la phase ontogénétique lors de la phase de dynamique hétérochronique jusqu'à 11 mm de diamètre (ombilic plus fermé à ce stade); à partir du point d'inflexion, la phase de rééquilibrage morphologique révèle une très faible peramorphose entre environ 15 et 20 mm de diamètre qui s'atténue et disparaît chez l'adulte.

Concernant l'épaisseur relative des tours de spire (E/D), la phase de dynamique hétérochronique bien que peu apparente, présente une évidente peramorphose induite probablement par prolongation de la phase ontogénétique jusqu'au point d'inflexion chez *solare* par rapport à l'espèce ancestrale *transiens*. L'épaisseur relative des tours chez *solare* est donc nettement plus grande à ce stade. Seule la phase de rééquilibrage de la morphologie est bien visible et révèle une tendance paedomorphique jusque dans la morphologie adulte où les itinéraires coïncident, révélant à nouveau cette tendance, déjà observée chez les *Amaltheus*, à se ressembler en fin de croissance.

Pour ce qui concerne la densité costale, il existe également un léger décalage chez la forme dérivée, mais cette fois orienté vers le pôle peramorphique par accélération. Ainsi pour *P. solare*, la différence principale avec *P. transiens* réside dans l'épaisseur des tours liée à un épaulement de la partie externe et dans l'individualisation et l'affinement de la carène qui se fait à partir des stades adultes de *P. transiens* en gagnant des stades de plus en plus jeunes chez la forme dérivée *P. solare* (peramorphose par accélération).

### 3.6 La lignée évolutive principale des *Pleuroceras*: *P. solare* (PHILLIPS) s.s. – *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) – *P. hawskerense* (Y. et B.) s.s.

A cette lignée on peut associer la forme ancestrale *P. transiens* que nous avons discutée plus haut. Les différences essentielles entre *P. solare* et *P. hawskerense* s.s. résident dans le style de la costulation, dans le tour de spire dont les flancs ont tendance à présenter une certaine concavité chez *hawskerense*, principalement dans la morphologie adulte, et bien sûr dans leur taille adulte (fig. 24). *P. solare* s.s. est une forme plus petite que *hawskerense* forme *elaboratum* et que *hawskerense* s.s. Sa taille adulte atteint 40 mm alors que les deux autres formes atteignent facilement 100 voire 150 mm pour *P. hawskerense* s.s. *P. hawsker-*

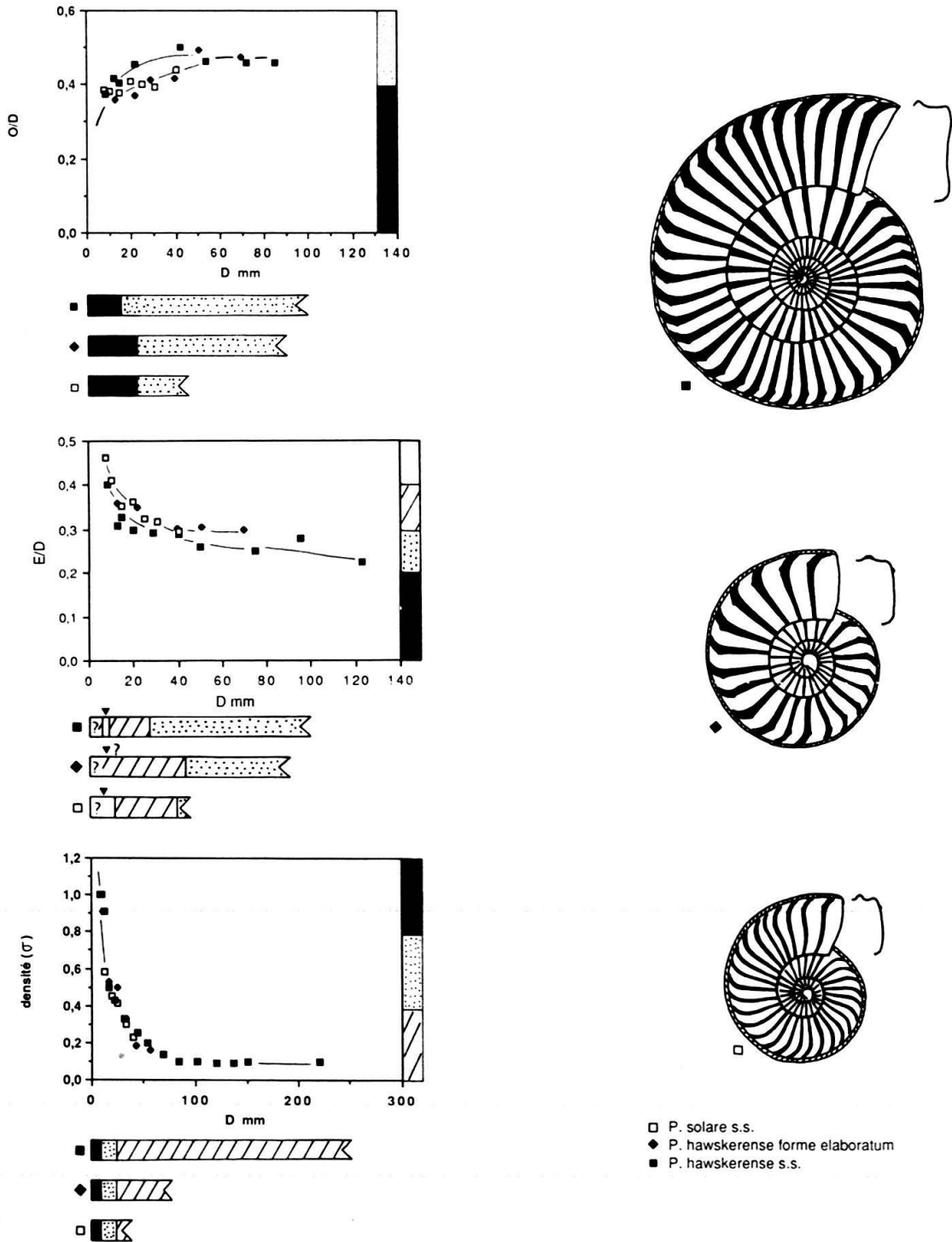


Fig. 24. Trajectoires ontogénétiques de *Pleuroceras solare* (PHILLIPS), *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) et *P. hawskerense* (Y. & B.) s.s. pour l'ombilic (O/D), l'épaisseur relative des tours (E/D) et la densité costale ( $\sigma$ ) par rapport au diamètre (D). Les cartouches illustrent directement les différents stades ontogénétiques.

*hawskerense* forme *elaboratum* possède une morphologie intermédiaire entre *solare* et *hawskerense* s.s. Proche de *P. solare*, il en possède encore l'ombilic assez ouvert, le tracé de la côte émoussé, voire le type de section.

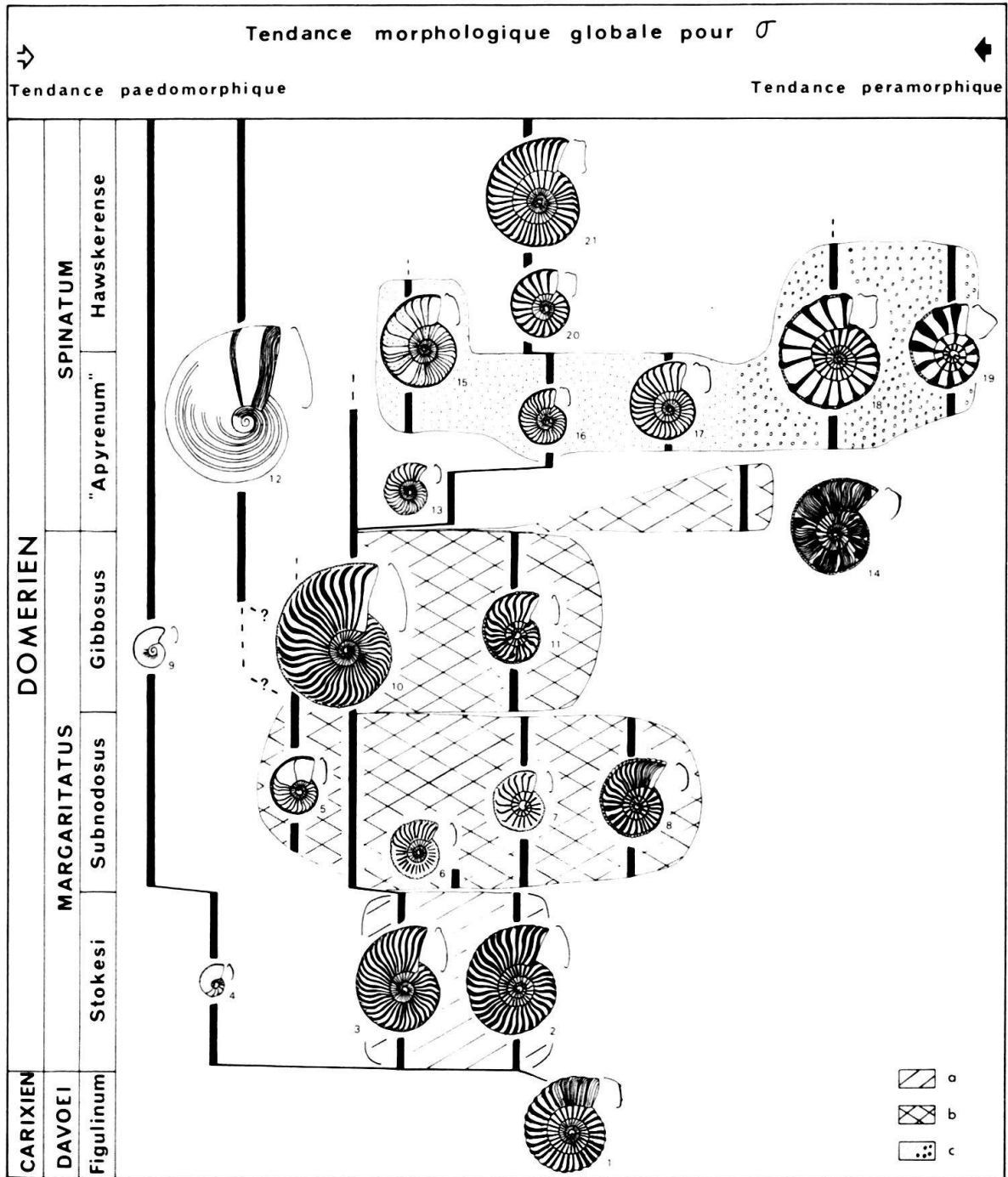


Fig. 25. Histoire évolutive des Amaltheidae. - 1) *Oistoceras figulinum* (SIMPSON) - 2) *Amaltheus bifurcus* (HOWARTH) - 3) *A. stokesi* (SOW.) - 4) *Amauroceras wertheri* (LANGE) - 5) *A. margaritatus* forme *striatus* (HOWARTH) - 6) *A. margaritatus* forme *bondonniensis* (MEISTER) - 7) *A. margaritatus* forme *subnodosus* (Y. & B.) - 8) *A. margaritatus* forme *gloriosus* (HYATT) - 9) *A. ferrugineum* (SIMPSON) - 10) *A. margaritatus* (DE MONTFORT) - 11) *A. margaritatus* forme *gibbosus* (SCHLOTH.) - 12) *A. engelhardti* (D'ORB.) - 13) *Pleuroceras transiens* (FRENTZEN) - 14) *A. margaritatus* forme *salebrosum* (HYATT) - 15) *P. solare* forme *apyrenum* (BUCKMAN) - 16) *P. solare* (PHILLIPS) - 17) *P. solare* forme *quadratum* (HOWARTH) - 18) *P. solare* forme *spinatum* (BRUGUIÈRE) - 19) *P. solare* forme *yeovilense* (HOWARTH) - 20) *P. hawskerense* forme *elaboratum* (SIMPSON) - 21) *P. hawskerense* (Y. & B.).  
 Domaines de variabilité des groupes *A. bifurcus-stokesi* (a), *A. margaritatus* (b) et *P. solare* (c).

*Remarque.* – *P. hawskerense* forme *elaboratum* sont les derniers représentants des *Pleuroceras* dans les assises du Domérien des Causses (MEISTER, sous presse).

Pour O/D et pour la densité costale, l'itinéraire ontogénétique de la forme dérivée *P. hawskerense* forme *elaboratum* ne montre pas de différence avec celui de *solare*. Il n'apparaît donc pas d'altérations ontogénétiques pour ces caractères: seule l'hypermorphose est présente. Pour E/D, le développement de l'épaisseur des tours est un peu abrégé par raccourcissement de la phase ontogénétique (paedomorphose) chez *elaboratum* dans une première phase ontogénétique; modification vite annulée au-delà du point d'inflexion ( $D = 10$  à  $15$  mm) lors de la phase de rééquilibrage ontogénétique où les itinéraires coïncident.

*P. hawskerense* s.s., dernier représentant connu des *Pleuroceras*, est peramorphique par prolongement de la phase ontogénétique jusqu'à un diamètre de 40 mm par rapport à sa forme ancestrale *hawskerense* forme *elaboratum*: *hawskerense* développe aussi un ombilic plus ouvert; ensuite ce décalage morphogénétique disparaît et le mode de croissance coïncide avec celui de la forme *elaboratum*. Pour E/D, la seule différence réside dans la phase de rééquilibrage morphologique où *hawskerense* est décalé vers le pôle comprimé (peramorphose). Pour la densité costale il n'y a pas de différence. Dans le style ornemental, il apparaît également une légère peramorphose par accélération due au développement, à partir de la morphologie adulte de *P. hawskerense*, de côtes plus rigides.

La figure 25 résume l'histoire évolutive des Amaltheidae et souligne les principales séquences de variabilité pour *Amaltheus stokesi-bifurcus*, *A. margaritatus* ainsi que pour *Pleuroceras solare*.

#### 4. Remarques paléobiogéographiques

La famille des Amaltheidae est caractérisée par une vaste répartition paléogéographique liée aux mers boréales et euroboréales (DONOVAN 1967; HOWARTH 1973; ENAY 1980; ENAY & MANGOLD 1982; DOMMERMUES 1982), elle est en particulier étroitement associée aux mers épicontinentales du nord-ouest de la province eurocaucasienne sensu SAPUNOV. A partir de ces régions, les Amaltheidae ont pu migrer et occuper de façon plus ou moins sporadique et souvent en quantité limitée des domaines plus pélagiques, entre autre comme la partie occidentale de la Téthys.

La reconstitution paléobiogéographique (fig. 26) s'appuyant sur la carte du Pliensbachien publiée par Decourt et al. (1985) est basée sur une distinction entre les Amaltheidae à morphologie «fine» (côtes fines et denses, tours relativement comprimés) et les Amaltheidae à morphologie «grossière» (côtes espacées, larges, tuberculées ou épineuses, tours assez larges). Il apparaît que les formes à morphologie «grossière» se situent préférentiellement dans les mers épicontinentales d'Europe moyenne et d'une partie de la marge Nord-Téthys (STEPHANOV 1960); c'est le biota euroboréal sensu DOMMERMUES & MARCHAND (1987). La seule exception à ce schéma sont les aires austro-alpines (voir entre autre WIEDENMAYER 1977/80; CANTALUPPI 1973) qui sont situées sur la rive sud de la Téthys et qui occupent une position clé dans les reconstitutions palinspastiques, entre les provinces eurocaucasienne et téthysienne. Les formes à morphologie «fine» (essentiellement *A. margaritatus* et *P. solare*) sont par contre largement distribuées dans les deux provinces (voir ELMi et al. 1982; ENAY 1980; ENAY & MANGOLD 1982). Toutefois dans la province téthysienne leur proportion reste presque toujours assez faible par rapport à la