

Université de Bourgogne
UFR Sciences de la Terre
et de l'Environnement

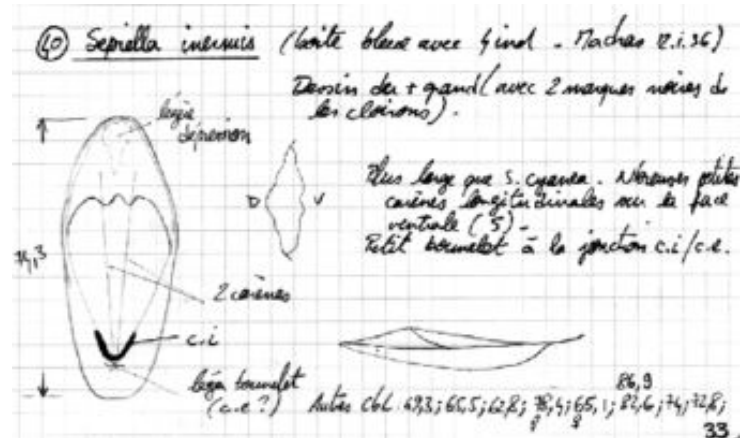
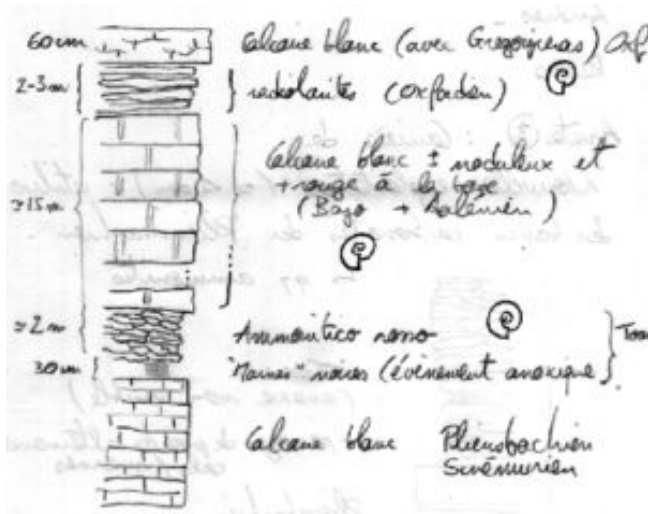
UMR CNRS 5561
Biogéosciences
Equipe "Macroévolution et
dynamique de la biodiversité"

Ecole doctorale IMON
Images et Modélisation
des Objets Naturels

Patterns et processus macroévolutifs : le modèle céphalopode

Pascal Neige

Habilitation à diriger des recherches



Juin 2004

Soutenue devant le jury composé de :

Sigurd von Boletzky - UMR CNRS 7628, Banyuls-sur-Mer
Antonio Checa - Université de Grenade, ESPAGNE
Bruno David - UMR CNRS 5561, Dijon
Jean-Louis Dommergues - UMR CNRS 5561, Dijon
Neil H. Landman - American Museum of Natural History, New York, USA
Pascal Tassy - Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

Sommaire

Sommaire.....	1
Avant propos	3
I — Curriculum vitae.....	7
II — Problématique	11
III — Choix des modèles et des méthodes	21
IV — Résultats	43
V — Perspectives.....	199
VI — Liste des travaux, missions de terrain et études de collections.....	209
VII — Administration et animation de la recherche	217
Références bibliographiques.....	223
Table des matières.....	229

Avant propos

Il est un jour où l'idée paraît plus crédible que la veille : rédiger son Habilitation à Diriger les Recherches ! C'était en mai 2003. L'idée n'était pas nouvelle... Des tentatives de plans, des brouillons, des idées avaient déjà été lancés çà et là. Mais ce mois de mai était singulier : l'éditeur du *Journal of Biogeography* acceptait mes corrections et par là même un article pour moi central [voir p. 123] : *Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World*. Central parce qu'il est ma première production «*en solo*» sur les céphalopodes actuels, et ce dans une problématique au cœur de mes recherches : la construction d'un pattern de disparité morphologique à l'échelle macroévolutive et son interprétation (ou plutôt sa tentative d'interprétation). Il devenait alors possible de défendre — sur la base de résultats publiés — un projet de recherches dont l'objet d'étude dépassait le seul cadre de la paléontologie pour s'étendre à des exemples actuels : l'exploration des patterns macroévolutifs. Les travaux appliqués aux ammonites [*e.g.* voir p. 107, 119 & 169] avaient déjà permis de dégager des voies de recherches à venir dans le domaine macroévolutif, mais je considère que les exemples actuels apportent une dimension irremplaçable à mon travail à venir. Ainsi travailler sur des exemples actuels et fossiles est pour moi la seule méthode efficace pour réellement aborder des questions d'évolution biologique à de grandes échelles.

Si mes travaux de recherches n'ont donc pas de restriction temporelle (j'étudie à la fois des organismes actuels et fossiles), ils en possèdent une taxinomique. J'ai focalisé mes travaux passés et mon projet de recherches à venir sur les céphalopodes. Il est clair que ce choix fut en partie guidé par héritage suite à ma thèse. C'est une singularité de paléontologue que de s'investir sur un taxon donné : d'en connaître l'anatomie, la systématique, les méthodes d'études usuelles. Cet investissement est apprécié de nombreux collègues qui ne sont pas des paléontologues, lorsque le taxon objet de toutes les attentions possède un pouvoir biostratigraphique. C'est le cas par exemple des vertueuses ammonites qui pourraient être faussement considérées comme de simples objets propices à dater les terrains ! Sans sous-estimer cet aspect biostratigraphique — qui est particulièrement important dans le cadre de collaborations avec d'autres aspects des Sciences de la Terre —, il est parfaitement évident que les ammonites sont un matériel de choix dans l'analyse des phénomènes évolutifs. Mais cet investissement peut avoir une conséquence néfaste : l'hyperspécialisation qui entraîne une distorsion de la vision du monde biologique et de son fonctionnement. J'espère ne pas être tombé dans ce piège.

Parallèlement à mes travaux sur les céphalopodes, j'avais engagé un travail de synthèse sous forme d'un texte autour de la thématique macroévolutive et de ces aspects novateurs. C'est ainsi que la partie "problématique" de ce mémoire est née [voir p. 11]. L'organisation du colloque en hommage à Stephen J. Gould (Paris, Janvier 2003) qui m'avait permis de présenter mon travail sur la biogéographie des seiches me permit également de publier cette réflexion sur la thématique macroévolutive dans le numéro thématique des *C. R. Palevol* «*Les chemins de l'évolution*» sur les pas de Stephen Jay Gould qui suivit le colloque. Cet article fut proposé pour publication en Mai 2003.

Faire rimer céphalopodes avec macroévolution est le fruit d'une longue période de réflexion qui est tout sauf personnelle... Ce sont plusieurs chercheurs du laboratoire Biogéosciences qui ont poussé vers la thématique macroévolutive. Les céphalopodes ne sont évidemment pas

mieux adaptés (ni moins d'ailleurs) que d'autres modèles pour l'étude des patterns macroévolutifs. Au sein du laboratoire, d'autres développent des travaux similaires sur des rongeurs, des échinodermes ou des gastéropodes. Les céphalopodes sont simplement complémentaires. Cette double orientation — macroévolution / céphalopodes fut renforcée par les savoir faire de ce laboratoire et les résultats acquis depuis de nombreuses années, déjà bien avant mon arrivée.

Mai 2003 fut donc la date de départ concrète de ce mémoire d'HDR. La version présentée ici se décline en sept parties principales (neuf en ajoutant les avant-propos et les références bibliographiques).

La première partie [Curriculum vitae, p. 7] donne un aperçu bref de mon cursus et de mes activités en dehors de la recherche. La deuxième partie [Problématique, p. 11] est également publiée aux *C. R. Palevol* (cf. ci-avant). Elle pose le problème général, sans référence particulière au modèle d'étude choisi ici (les céphalopodes). La troisième partie [Choix des modèles et des méthodes, p. 21] permet de dégager l'intérêt des céphalopodes pour établir et explorer les patterns et processus macroévolutifs. Elle explicite également les méthodes choisies dans ce type d'études. Cette troisième partie comprend la reproduction *in extenso* d'un article de méthode co-publié avec l'ensemble des paléontologues du laboratoire Biogéosciences. La quatrième partie [Résultats, p. 43] synthétise les résultats obtenus depuis la fin de ma thèse (les résultats de la thèse sont délibérément exclus puisque déjà soutenus). J'ai choisi de reproduire *in extenso* à la fin de cette partie onze articles représentatifs de mes recherches. Les «*canons*» de construction d'une HDR prévoient en général de placer ces articles dans un second volume du mémoire, ou au mieux en annexe d'un volume unique. Puisque l'HDR «*sanctionne la reconnaissance du haut niveau scientifique du candidat, du caractère original de sa démarche dans le domaine de la science, de son aptitude à maîtriser une stratégie de recherche dans un domaine scientifique ou technologique suffisamment large et de sa capacité à encadrer de jeunes chercheurs*» (Document de l'Université de Bourgogne «*Habilitation à diriger les recherches*»), j'ai considéré mes publications comme partie intégrante de ce mémoire. C'est la raison de leur présence au sein même du texte. La cinquième partie [Perspective, p. 199] présente les orientations que je souhaite développer dans les quelques années à venir. Suivent les sixièmes et septièmes parties [respectivement p. 209 et p. 217] consacrées pour la première à la liste de mes productions scientifiques, aux missions de terrain et aux études de collections et pour la seconde à mes différentes activités d'animation de la recherche. C'est dans cette dernière que le lecteur trouvera mes encadrements d'étudiants de troisième cycle. J'ai longuement hésité pour savoir où devaient figurer ces encadrements. Ils étaient initialement placés dans la partie «*Résultats*». Après tout, former des étudiants à la recherche et publier avec eux est peut être l'aboutissement ultime pour un enseignant-chercheur. Cependant, cette présentation rendait le mémoire plutôt confus. Je propose donc ici une septième partie «*Administration et animation de la recherche*» qui est très largement consacrée à mes productions scientifiques «*humaines*».

Mes remerciements s'adressent à de nombreuses personnes (de peur d'en oublier je ne citerai ici aucun nom...). Par avance je les adresse aux membres du jury pour leurs futures remarques. Ils vont également à mes collègues enseignants-chercheurs, chercheurs et doctorants du laboratoire Biogéosciences, mais aussi à ceux des laboratoires «*donnexes*» liés comme Biogéosciences à l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne. J'adresse des remerciements spéciaux aux étudiants encadrés, de troisième cycle ou d'avant. Ils me forcent à apprendre, à comprendre et à voir le monde d'un autre angle. Mes remerciements vont également aux personnels techniques de différentes spécialités, toutes

plus importantes les unes que les autres : comment faire une bonne recherche sans un service de comptabilité hors pair dont les personnels manient avec une dextérité sans faille le concept administratif si complexe du «Bon de commande» ? ou encore comment faire de la bonne recherche dans un bureau sale ? Bref merci à ceux dont le nom n'apparaît pas en haut de la page de garde ou dans les remerciements des articles. En dehors de mon environnement proximal dijonnais, de nombreux collègues ont permis des travaux sur le terrain ou des recherches dans des collections. Qu'ils soient ici remerciés de leur disponibilité. Au-delà des personnes, il me faut bien sûr remercier les institutions qui ont financé directement la recherche ou qui l'ont permise dans des conditions le plus souvent favorables : l'UMR CNRS 5561 Biogéosciences, l'UFR des Sciences de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne, l'Ecole Doctorale IMON, le GDR Morphométrie, le programme CRISEVOLE et l'INSU.

Toutes ces considérations réfléchies ne doivent pas masquer une autre réalité qui a guidé probablement encore davantage mes orientations scientifiques dont ce mémoire est la synthèse. Ceux qui me connaissent savent que l'aspect humain et relationnel des sciences et de la recherche professionnelle est de loin ma première motivation□ il est des rencontres qui orientent une carrière certainement plus fortement que la lecture d'une publication remarquable. Je considère avant tout que la science est une activité humaine. Ces rencontres m'ont guidé consciemment ou non sur des routes dont le bilan est présenté dans ce mémoire. Je sais ne pas avoir besoin de nommer ces collègues pour qu'ils se reconnaissent.

Si la science est une chose, la vie en est une autre, plus belle encore... merci à mes quatre chéries.

I – Curriculum vitae

Pascal Neige
né le 25 novembre 1966
Marié, 3 enfants

Adresse professionnelle

Centre des Sciences de la Terre &
UMR CNRS 5561 Biogéosciences
Université de Bourgogne
6 boulevard Gabriel
F-21000 Dijon

Tel ☐ 03 80 39 63 57

Fax ☐ 03 80 39 63 87

e-mail ☐ Pascal.Neige@u-bourgogne.fr

A. Situation actuelle

- Maître de Conférences à l'Université de Bourgogne
— UFR des Sciences de la Terre et de l'Environnement
— attaché à l'UMR CNRS 5561 Biogéosciences

B. Coursus post-thèse

- ATER (Décembre 1995 – Août 1996), Université de Bourgogne
- ATER (Septembre 1996 - Août 1997), Université de Bourgogne
- Maître de Conférences à l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (36^{ème} section) ☐ nomination le 1^{er} septembre 1997 ☐ titularisation le 1^{er} septembre 1998, rattaché à l'UMR CNRS 5561 «Biogéosciences-Dijon»
- Passage à la première classe des Maîtres de Conférences au CNU le 01/09/2000
- Reclassement dans la classe unique (fusion classe 1 et classe 2) des Maîtres de Conférences le 01/06/2001

C. Thèse

- Thèse de doctorat soutenue le 12 janvier 1996 à Dijon ☐ «Morphométrie des coquilles d'ammonites ☐ applications ontogénétiques, paléobiologiques et phylogénétiques». Mention Très Honorable avec Félicitations du Jury.

Directeurs de thèse ☐ J.L. Dommergues & D. Marchand

Rapporteurs de thèse☐ Ph. Janvier (MNHN, Paris)
 N.H. Landman (AMNH, New-York)
 Examineurs☐ S. v. Boletzky (Laboratoire ARAGO, Banyuls-sur-Mer)
 S. Elmi (Université Lyon 1)
 B. Laurin (Université de Bourgogne)

- Allocataire pendant la thèse (Novembre 1993 – Novembre 1995)
- Moniteur de l'enseignement supérieur (Novembre 1993 – Novembre 1995)

D. Enseignement

Les enseignements (de la première année de DEUG au DEA) couvrent les domaines suivants☐ paléontologie, statistiques, terrain, géologie générale.

• Année 1997/1998☐ 192 HETD	(CM☐0	TD☐65	TP☐190	Σ☐255)
• Année 1998/1999☐ 192 HETD	(CM☐6	TD☐73	TP☐166	Σ☐245)
• Année 1999/2000☐ 211 HETD	(CM☐19	TD☐73	TP☐164	Σ☐256)
• Année 2000/2001☐ 205 HETD	(CM☐29	TD☐67	TP☐143	Σ☐238)
• Année 2001/2002☐ 213 HETD	(CM☐40	TD☐69	TP☐125	Σ☐234)
• Année 2002/2003☐ 227 HETD	(CM☐32	TD☐94	TP☐128	Σ☐254)
• Année 2003/2004☐ 205 HETD	(CM☐38	TD☐63	TP☐131	Σ☐232)

Développement d'un site internet d'enseignement (partie paléontologie)☐ Vademecum en ligne des fossiles et des microfaciès sédimentaires. En collaboration avec C. Durllet (microfaciès sédimentaire), C. Château (anglais scientifique) et A. Godon (graphisme et programmation du site).

Adresse du site☐<http://www.u-bourgogne.fr/terre-enviro/MicroOuverture.html>

E. Administration et animation de l'enseignement

1. Gestion pédagogique

- Responsable de filière : Licence des Sciences de la Terre et de l'Univers (depuis Juin 1999) :
 — organisation pratique et pédagogique ;
 — président du Jury.
- Porteur du projet LICENCE des Sciences de la Terre (réforme LMD) pour l'Université de Bourgogne en co-responsabilité avec J. Thierry pour les 2 premières années.
- Membre de la commission de validité des acquis.
- Président de Jury de Bac : série scientifique, Nevers, Juin 1999.

- Tuteur pédagogique de doctorants allocataires moniteurs.

2. Gestion des carrières

- Membre élu CSE de Dijon (35^{ème} & 36^{ème} section) depuis Novembre 2001.
- Membre nommé (suppléant) CSE de Lyon 1 (35^{ème} & 36^{ème} section) depuis Novembre 2001.

3. Gestion des structures d'enseignement

- Membre élu du Conseil d'UFR : collège Maître de conférences (UFR des Sciences de la Terre, Dijon).

II – Problématique

Le texte qui suit est une discussion préparée pour ce mémoire qui permet de dégager la problématique générale. Ce texte est également publié aux *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, pour le numéro spécial *Palevol* réalisé en hommage à Stephen J. Gould (Vol 2, 6/7, p. 423-433), suite au colloque du 23 et 24 janvier 2003. Il y porte le titre suivant :

Le débat macroévolutif : apports de la disparité morphologique

Le texte principal de l'article est reproduit ici sans modifications. Je remercie Paul Alibert pour son aide dans les premiers stades de rédaction de cet article. Mes remerciements s'adressent également aux deux rapporteurs : Gunther Eble et Loïc Villier pour leurs remarques très constructives lors de l'évaluation du manuscrit.

A. Introduction

Dans le cadre initial de la théorie synthétique de l'évolution et en simplifiant quelque peu, le fait évolutif était considéré comme la résultante de trois étapes : (1) le matériel génétique subit des modifications (e.g. mutations) lors de sa réplication et/ou de sa transmission qui (2) sont transcrites en une variation phénotypique entre les individus au sein des populations. Se produit alors (3) un tri déterministe (par opposition à un tri aléatoire) par le processus de sélection naturelle qui a pour effet de sélectionner les individus les mieux adaptés au regard des conditions ambiantes. Ainsi à tout moment et en tout lieu, le couple mutation/sélection conduit au phénomène d'adaptation permettant aux individus de rester le mieux adaptés possible aux conditions environnementales du lieu où ils vivent. Dans les premières étapes de la théorie synthétique, ces processus ont été considérés suffisants pour expliquer l'ensemble des patterns observés dans les archives fossiles, qu'ils soient au niveau des espèces ou au-delà (Simpson 1944). Certains auteurs, par l'analyse des données paléontologiques (e.g. Gould & Eldredge 1977, Stanley 1979, Eldredge & Cracraft 1980, Cracraft 1981, Eldredge 1982, 1995, Valentine & Erwin 1983, Vrba & Gould 1986, Jablonski 2000, Gould 2002,) ont critiqué cette vision très large des effets des processus impliqués au niveau de l'individu au sein des populations dans la théorie synthétique de l'évolution. Sous cet aspect, cette dernière fut alors qualifiée de réductionniste puisqu'elle ne prenait pas en compte la dimension hiérarchique du monde vivant (voir Grantham 2001). Cette vision initiale de la théorie synthétique est enrichie si l'on tient compte de cette organisation hiérarchique, permettant de présupposer des processus évolutifs opérant à large échelle : à l'échelle macroévolutive. En outre, il est intéressant de noter que d'autres données que celles issues de la paléontologie plaident pour une prise en compte de cette hiérarchie : la macroécologie qui associe écologie et évolution à large échelle en est un exemple frappant (e.g. Gaston 2000, Gaston & Blackburn 2000, Nee 2002).

D'autres processus venant enrichir la théorie synthétique de l'évolution ont également été démontrés (*e.g.* au plan moléculaire, la dérive génétique est un mécanisme alternatif à la sélection naturelle permettant d'expliquer le fait évolutif). Même si pour certains auteurs ces aspects ne sont pas entièrement indépendants de la théorie macroévolutive (voir par exemple les développements de Kimura (1991) qui lie la théorie neutraliste de l'évolution et la macroévolution) seul le deuxième aspect (macroévolution) est considéré dans le présent article — il s'agira de retracer brièvement l'émergence et les différentes conceptions de la théorie macroévolutive puis d'envisager en détail deux métriques (taxinomique et morphologique) permettant de décrire et de quantifier les faits évolutifs observables à de larges échelles, notamment dans les séries fossilifères. Finalement, nous verrons que la comparaison entre ces métriques de description de la biodiversité offre des perspectives importantes dans la compréhension — en termes de processus — des patterns évolutifs à large échelle, qu'ils soient envisagés dans le temps ou dans l'espace.

B. Objectifs et champs d'application de la théorie macroévolutive

D'un point de vue pragmatique, l'une des critiques de la théorie synthétique fut portée par Eldredge & Gould (1972) et Gould & Eldredge (1977) lors de la publication de la théorie des équilibres ponctués. Comme l'a expliqué Gould (1983, 2002), cette dernière n'était pas proposée *a priori* comme une théorie biologique générale. Elle venait affirmer que les périodes de stases dans les archives fossiles sont des faits communs, et que les événements de modifications morphologiques correspondent à des spéciations. Cette théorie des équilibres ponctués sous-entend en fait (1) que les espèces sont des entités qui suivent des modalités évolutives propres et (2) que l'événement fondamental de l'évolution est la spéciation. Elle sous-entend également que les archives fossiles sont exploitables pour analyser le fait évolutif, dans ses rythmes et ses modalités, en particulier à une échelle large couvrant des clades entiers. Il est à noter que les exceptions à la règle du changement graduel, trouvées dans les archives fossiles, furent longtemps considérées comme des biais dus à la nature même des données paléontologiques, jugées alors beaucoup trop partielles pour documenter quelque processus évolutif que ce soit (Stanley 1979, Gould 1983). Même s'il est bien évident que ces deux propositions ne sont pas exemptes de problèmes (voir ci-après), la théorie des équilibres ponctués et ses implications peuvent donc être vues comme un événement libérateur qui a permis le développement d'une théorie dite macroévolutive. Elle s'intéresse à un niveau hiérarchique au-delà de l'espèce, par opposition à la théorie dite microévolutive où la population est le niveau central de l'évolution. Ce développement ne signifie d'ailleurs pas que l'échelle macroévolutive n'avait jamais été abordée avant l'apparition de la théorie des équilibres ponctués, mais qu'elle pourra dorénavant l'être sous des aspects descriptifs (patterns) et mécanistes (processus).

Différentes définitions de l'objectif et du champ d'application de cette théorie macroévolutive peuvent être trouvées dans la littérature (voir Gould 2002 pour un développement). On la qualifie généralement d'analyse des patterns et des processus évolutifs à l'échelle de l'espèce et au-delà (Eldredge & Cracraft 1980) ou encore d'analyse de l'évolution due à la spéciation et à la sélection entre les espèces (Stanley 1979). Dans ce cadre, l'espèce devient un niveau opérationnel de l'évolution. Cette conception, en se fondant en particulier sur l'observation des innovations morphologiques au cours des temps géologiques, propose que le processus de sélection naturelle qui agit sur les individus, ne peut à lui seul expliquer le pattern évolutif

observé dans les archives fossiles (Stanley 1979, Eldredge & Cracraft 1980). Depuis maintenant une trentaine d'années, de nombreux aspects (en termes de patterns ou de processus) de la macroévolution ont été documentés (voir Gould 2002, Eble 2003 pour une bibliographie et des développements abondants) □ l'existence de tendances dans la dynamique d'apparition et d'extinction des espèces, l'existence de radiations évolutives ou encore le processus de sélection spécifique (Duda & Palumbi 1999). Un autre point de vue peut être illustré par les travaux de Levinton (2001) qui, sans pour autant abandonner l'idée d'une théorie macroévolutive, critique ces définitions. Il les juge réductionnistes puisqu'elles se fondent sur une dichotomie *a priori* entre micro- et macroévolution, alors que cette dichotomie est pour lui inutile et infondée. Il considère que la discipline macroévolutive doit conduire à la compréhension des processus impliqués dans les changements taxinomiques de grande ampleur, mais il reste persuadé que les patterns macroévolutifs observés peuvent être générés par les processus évolutifs impliqués dans la théorie synthétique.

Quelles que soient les conceptions des différents auteurs, il est clair que la théorie macroévolutive s'intéresse au fait évolutif par l'analyse des patterns à large échelle et la recherche des processus les ayant façonnés, que ces processus soient propres à cette échelle ou non. C'est là l'objet classique du débat concernant les relations microévolution/macroévolution. Au-delà de ces définitions, de nombreuses questions restent aujourd'hui encore débattues, notamment sur l'existence même du découplage entre micro- et macroévolution (Arnold *et al.* 2001, Hendry & Kinnison 2001). De nombreuses méthodes ont été élaborées afin de mettre en évidence et d'interpréter les patterns macroévolutifs (Alroy 2000) : par exemple en étudiant les innovations morphologiques, leur histoire et leur devenir au cours des temps géologiques, ou encore en analysant les rythmes de spéciation et d'extinction. Depuis une dizaine d'années, et en partie grâce aux travaux de Gould (1989, 1991), le concept de disparité morphologique (qui passe par la définition d'une métrique de diversité des organismes basée sur la morphologie) est venu élargir la palette des méthodes efficaces pour étudier ces patterns évolutifs à large échelle. Cette métrique morphologique vient en complément de la métrique taxinomique qui s'est longtemps imposée comme la plus adaptée à l'analyse des fluctuations de la biodiversité au cours des temps géologiques (Valentine 1985).

C. Une métrique établie : la diversité taxinomique

L'histoire des clades a été particulièrement étudiée à travers le système descriptif le plus fédérateur à l'échelle du vivant □ la classification linnéenne. Ce système fondamentalement hiérarchique permet de dénombrer les éléments contenus à un rang taxinomique et de suivre leurs fluctuations au cours des temps géologiques (cependant d'autres types de mesures, basées sur l'analyse des phylogénies : comptage de lignées ou de groupes monophylétiques, peuvent être utilisées). Cette mesure de la biodiversité peut être qualifiée au sens large de diversité taxinomique. A l'échelle macroévolutive, cette diversité a permis de mettre en évidence des extinctions majeures ainsi que de documenter globalement les modalités d'augmentation des espèces au cours des temps phanérozoïques (Sepkoski & Hulver 1985, Benton 2001). Il ressort que les modalités de diversification varient selon différents paramètres comme le milieu de vie (Benton 2001) □ la diversification continentale semble être contrôlée par un modèle exponentiel, alors que celle en mer le serait par un modèle logistique comportant une (ou des) phase(s) de plateau (phase d'équilibre entre les extinctions et les spéciations).

Les auteurs de ces études insistent généralement sur la nature fondamentalement incomplète et/ou biaisée de leurs données. Les patterns de diversité à l'échelle macroévolutive doivent donc être vus comme des étapes transitoires nécessitant la prise en compte des biais lors de leur analyse. Ces biais peuvent être regroupés en deux grands ensembles□ l'un concerne la nature des fossiles et de leur découverte, et l'autre la nature de la taxinomie. Ceux liés à la nature des fossiles sont par exemple le volume de sédiments à l'affleurement par tranche de temps, ou par zone écologique (*e.g.* les sédiments abyssaux datés du Cénozoïque étant rarissimes à l'affleurement, la diversité des organismes de cette zone et de cet âge sera perçue comme étant très faible, qu'elle le soit réellement ou non), les conditions de préservation et de partition des sédiments (Behrensmeyer *et al.* 2000, Holland 2000), l'intérêt paléontologique des taxons (nombre de spécialistes contribuant à la connaissance d'un groupe, Signor 1985) ou encore l'origine paléogéographique des organismes (certaines zones paléogéographiques ont été largement étudiées, d'autres sont encore largement inexplorées). Puisque ces biais sont susceptibles de modifier notre perception de la biodiversité fossile, certains auteurs se sont clairement questionnés sur la pertinence des bases de données à large échelle construites à partir de données paléontologiques (*e.g.* Benton 1999). Des résultats montrent cependant que ces biais ne sont pas rédhibitoires et que les études à large échelle peuvent répondre de manière pertinente à de nombreuses questions générales de l'histoire de la vie (Benton 1999, Foote 2001). Sepkoski (1993) par exemple, a démontré que les résultats issus de sa base de données sur les familles marines fossiles n'étaient pas significativement modifiés après dix ans de données et d'analyses paléontologiques supplémentaires (nouvelles découvertes paléontologiques, révisions taxinomiques et augmentation de la résolution stratigraphique).

Les biais liés à la pratique taxinomique sont d'un autre ordre□ on peut s'interroger par exemple sur la pertinence de l'utilisation — particulièrement en paléontologie — d'une taxinomie qui inclut de nombreux groupes paraphylétiques. Patterson et Smith (1987) par exemple démontrent que la périodicité des extinctions envisagée par d'autres auteurs chez différents taxons, n'est valable que pour 25 % des cas qu'ils réévaluent (des échinodermes et des poissons). Les 75 % restants ne sont que des effets de biais dus à des pseudo-extinctions (extinctions de groupes non monophylétiques) ou à des données imprécises. Pour tester l'effet de l'utilisation de groupes paraphylétiques, Sepkoski et Kendrick (1993) ont d'abord simulé des phylogénies puis des classifications (*i.e.* des taxons) contenant des groupes paraphylétiques. Ils comparent ensuite les patterns de fluctuation de la diversité construits à partir des données concernant les lignées évolutives, les taxons et les clades. Leurs résultats montrent que les groupes paraphylétiques renferment l'information des lignées (en particulier ils rendent bien compte des phases de diversification et d'extinction en masse), et concluent que les genres et les familles classiquement admis dans la systématique des taxons fossiles peuvent être utilisés tels quels, c'est-à-dire sans les redéfinir sur des bases cladistiques, impliquant alors l'utilisation stricte de groupes monophylétiques. Ils montrent également que différents paramètres — comme le nombre, la taille et la distribution des taxons — introduisent des biais dans l'étude des patterns temporels de diversité. Pour Robeck *et al.* (2000), en dehors même du débat monophylie vs. paraphylie, il convient d'abandonner les échantillonnages basés sur un seul rang taxinomique. Ils estiment qu'un dénombrement pertinent de la diversité ne peut être réalisé qu'à partir d'un échantillonnage associant différents niveaux taxinomiques de la classification, selon la qualité de l'enregistrement fossile.

Finalement, comme le remarque Foote (2001) il ressort que la diversité taxinomique est une métrique parfaitement adaptée à l'analyse des données paléontologiques dans la mesure où

ces biais sont pris en compte et quantifiés, par exemple par l'élaboration de modèles de préservation tenant compte à la fois de la proportion de taxons préservés et de la probabilité de préservation de ces taxons aux différents moments de leur histoire. Par contre, cette métrique n'indique pas l'amplitude des différences morphologiques□ qu'un gisement contienne deux fois plus d'espèces qu'un autre n'indique pas s'il possède des organismes morphologiquement deux fois plus variés (alors que l'amplitude des différences morphologiques est une donnée particulièrement informative, par exemple dans l'analyse des stratégies adaptatives). Cette métrique taxinomique ne représente donc qu'une partie de l'information véhiculée par les organismes et par leur distribution dans le temps et dans l'espace.

D. Une métrique complémentaire□ la disparité morphologique

La contribution de Gould lors du développement du modèle de diversification et de décimation (Gould 1989, 1991) porte également sur une distinction fondamentale de notre perception de la biodiversité. Il y reprend le concept de disparité morphologique, alors émergent (Jaanusson 1981) et qu'il juge particulièrement fécond pour étudier l'évolution à l'échelle macroévolutive. Pour lui, la disparité exprime les différences fondamentales entre les plans de construction des organismes□ une forte disparité exprimera donc la présence de nombreux plans de construction différents. Pour Gould (1989, 1991), il existe une disparité morphologique plus importante à Burgess (*i.e.* au Cambrien) qu'aujourd'hui. Il synthétisa cette observation dans son modèle évolutif de diversification et de décimation. Même si cette proposition est largement débattue, et si diverses opinions existent (Wills *et al.* 1994), elle éclipsera presque, dans l'ouvrage de Gould (1989) l'immense potentiel du concept de disparité morphologique. En effet, ce concept (qui s'applique maintenant le plus souvent au sein même d'un plan de construction) est aujourd'hui un support quasi incontournable à l'analyse macroévolutive (Foote 1997, Neige *et al.* 1997, Gould 1991, Eble 2003) : il permet d'exprimer des différences morphologiques, de quantifier ces différences et de suivre précisément l'émergence, l'augmentation ou l'érosion de la diversité des formes au cours du temps qui, comme nous l'avons dit, est l'une des composantes de la problématique macroévolutive.

L'émergence et l'utilisation de ce concept de disparité ont largement bénéficié du développement de la morphométrie. Cette dernière permet l'analyse précise des morphologies et leur quantification à travers différents systèmes descriptifs. Sans entrer dans les détails nous pouvons les regrouper en quatre familles□(1) les descripteurs qualitatifs, qui permettent de décrire par des termes les différentes parties des organismes ainsi que les différents états de ces parties, (2) la morphométrie traditionnelle, qui consiste à décrire les morphologies par des séries de dimensions (longueurs, surfaces ou volumes) ou des ratios de dimensions, (3) la morphométrie géométrique, dont on trouvera les principes fondateurs chez D'A. W. Thompson (1917), qui consiste à décrire la forme par le repérage de points homologues sur l'organisme. Les positions relatives des points homologues des différents organismes sont ensuite comparées par des techniques qui visent à quantifier la différence de forme pure entre eux (Bookstein 1991), et enfin (4) l'analyse de contour dont le principe est de générer sur un contour un ensemble de points descriptifs, puis d'en utiliser les coordonnées pour calculer une fonction périodique et d'en déterminer les paramètres ou harmoniques□c'est le principe des analyses de Fourier (Lestrel 1997). Bien évidemment, toutes ces méthodes descriptives, qu'elles soient quantitatives ou non, s'appuient sur des hypothèses d'homologie, ce qui

restreint les analyses à la comparaison de formes construites selon un même plan de construction. Pour Gould (1991) cet aspect est le problème fondamental qui empêche une quantification de la disparité à l'échelle du vivant.

A l'échelle d'un même plan de construction, la disparité des formes ainsi décrites s'exprime sur des espaces morphologiques, véritables cartographies quantitatives des morphologies ou de leurs différences (Neige *et al.* 1997, McGhee 1999). Deux grands ensembles d'espaces morphologiques sont classiquement distingués : les espaces morphologiques théoriques (McGhee 1999, Eble 2000a et voir les travaux précurseurs de Raup 1966, 1967) qui sont basés sur des modèles mathématiques et qui intègrent en général peu de paramètres morphologiques, et les espaces morphologiques empiriques. Pour ces derniers, le principe de construction est de synthétiser l'information morphologique fournie par de nombreux descripteurs morphologiques à l'aide de techniques statistiques le plus souvent multivariées. Ces techniques permettent une projection graphique (parfois associée à une réduction du nombre de variables) par le calcul des coordonnées des individus d'origine sur des nouveaux axes multivariés. Ces axes expriment ainsi les principales directions de variations morphologiques exprimées par le clade étudié. L'espace morphologique défini à partir de ces axes peut ensuite être sérié en sous-espaces temporels (Foote 1991, Eble 2000b, Neige *et al.* 2001), spatiaux (Roy *et al.* 2001, Neige 2003) ou encore ontogénétiques (Ciampaglio 2002, Eble 2003, Zelditch *et al.* 2003). L'étape suivante consiste simplement à réaliser un suivi quantitatif de l'occupation de ces sous-espaces. Cette quantification peut être réalisée à partir de différents paramètres (Foote 1991, 1993, Ciampaglio *et al.* 2001) : indices de position (*e.g.* minimum, maximum ou encore moyenne sur les axes de l'espace morphologique) ou de dispersion (*e.g.* variance totale : somme des variances des différents axes de l'espace des formes). Les études publiées plaident pour une utilisation conjointe de plusieurs de ces paramètres descriptifs pour cerner précisément l'ensemble des caractéristiques de l'occupation des espaces morphologiques. Par exemple, deux assemblages morphologiques peuvent présenter une même disparité totale, quantifiée par un paramètre de dispersion (par exemple par la variance totale) mais peuvent être localisés dans des portions différentes de l'espace morphologique. Dans ce cas, seule l'utilisation d'indices de position (par exemple le minimum et le maximum des axes de l'espace) permettra de rendre compte de la différence. Comme tout paramètre, ceux-ci n'échappent pas à certains biais qui s'y exercent plus ou moins fortement. Le plus contraignant semble être l'effet de l'effectif sur la valeur brute du paramètre calculé. Lorsque le paramètre est fortement influencé par cet effectif, on pourra alors corriger ce biais par une procédure de raréfaction. Cette procédure prédit la valeur du paramètre probablement observée pour un effectif plus faible, et peut donc être utilisée pour éliminer l'effet de l'effectif sur la valeur du paramètre (Foote 1992). Par ailleurs l'utilisation de technique de rééchantillonnage (bootstrap) permet d'affecter à l'ensemble de ces paramètres une marge d'erreur quantifiée.

E. Un programme de recherche en macroévolution : comparer la diversité et la disparité

Tout l'intérêt de la métrique morphologique (*i.e.* la disparité morphologique) est qu'elle vient en complément de la diversité taxinomique. Cette distinction n'est en aucun cas une question de rhétorique. La disparité considère la morphologie pour elle-même et permet de quantifier l'amplitude des différences entre organismes sans considérer leur position taxinomique ni interpréter le type de ressemblance morphologique. La diversité est fondée sur un système

fondamentalement hiérarchique (la taxinomie) et dénombre les éléments présents dans un taxon (par exemple la richesse spécifique). Depuis une dizaine d'années, les relations entre ces deux métriques ont été étudiées abondamment dans une perspective temporelle (*e.g.* Foote 1991, 1993, Wills *et al.* 1994, Eble 2000b, Wills 2001). Bien évidemment les deux métriques sont partiellement corrélées, mais les analyses montrent fréquemment des découplages importants, et il est considéré qu'elles sont suffisamment différentes pour que leur confrontation ait un sens (Roy & Foote 1997). Par exemple, il est souvent observé que le pic de disparité arrive plus précocement dans l'histoire d'un clade que le pic de diversité (Wills *et al.* 1994, Eble 2000b), même si l'inverse existe (Foote 1993). Dans le premier cas, cela signifie que le début de l'histoire d'un clade est marqué par la présence de taxons présentant des morphologies bien différentes (l'espace morphologique est saturé dès le début de la radiation). Certains de ces découplages sont liés à des biais d'échantillonnage ou de préservation (Foote 1999), mais nombre d'entre eux sont considérés comme un reflet fiable de l'histoire morphologique et taxinomique des clades. Certains auteurs (Jablonski 2000) ont également insisté sur le rôle prépondérant de la répartition géographique dans l'histoire des clades. Les rares études envisageant une comparaison diversité/disparité dans un contexte géographique montrent clairement elles aussi des relations différentes entre les deux métriques selon les zones biogéographiques (Roy *et al.* 2001, Neige 2003 pour des exemples sur des faunes actuelles).

Les relations diversité/disparité dans le temps ou dans l'espace peuvent être modélisées (Gould 1989, Foote 1993, Roy & Foote 1997, Neige 2003). Ces modèles permettent d'interpréter les tendances morphologiques et taxinomiques observées dans le registre fossile ou pour des taxons actuels notamment en retraçant précisément l'histoire des extinctions ou des radiations qu'elles soient globales ou à l'échelle des clades. Cette démarche visant à étudier les patterns macroévolutifs pour eux-mêmes constitue un véritable programme de recherche en macroévolution. Pour les extinctions, il s'agira de comprendre s'il existe une extinction sélective de certaines formes lors des phases de déclin des clades. Foote (1993) définit quatre modèles de déclin □ (1) une contre-sélection des extrêmes morphologiques qui conduit à une décroissance mutuelle de la disparité et de la diversité, (2) de même une contre-sélection d'un morceau de l'espace morphologique qui conduit là encore à une décroissance mutuelle de la disparité et de la diversité, (3) une extinction non sélective (c'est-à-dire aléatoire dans l'espace des formes) qui conservera à peu près le même niveau de disparité pour une décroissance de la diversité et enfin (4) une extinction des formes intermédiaires qui se traduit par une augmentation de la disparité (par une augmentation de la variance totale due à la création de deux sous-groupes dans l'espace des formes) et une diminution de la diversité. Pour les phases de radiation, il s'agira de comprendre si certains pôles morphologiques sont préférentiellement occupés par rapport à d'autres. Trois modèles sont définis par Foote (1993) □ (1) la radiation contrainte où les extrêmes morphologiques ne sont pas exprimés et qui conduit à une augmentation de la diversité sans augmentation importante de la disparité (les formes restent globalement toutes similaires), (2) la radiation favorisant l'expression des extrêmes qui se traduit par une augmentation — dès l'origine de la radiation — de la disparité (l'espace morphologique va d'abord être occupé par les extrêmes morphologiques, augmentant ainsi drastiquement la disparité) associée à une augmentation moins rapide de la diversité et enfin (3) la radiation sans contraintes qui provoque une augmentation parallèle (mais pas nécessairement au même taux) de la diversité et de la disparité. Au-delà des modèles temporels, il est également possible de prédire la réponse du découplage diversité/disparité par des modèles intégrant le contexte géographique, notamment en tenant compte des possibilités d'immigration d'espèces dans une zone biogéographique (Neige 2003).

Comme le souligne Jablonski (2000), la connexion entre ces différents modèles macroévolutifs et la mécanique évolutive reste en partie spéculative, notamment lorsqu'il s'agit de mettre en évidence les effets des processus propres à cette échelle. Néanmoins, l'attendu majeur de ce programme macroévolutif (voir Foote 1997) — qui consiste à comparer la diversité et la disparité — est de montrer s'il existe des patterns de radiation et d'extinction des clades qui sont préférentiels, et sous quels contextes temporels et géographiques, en dehors des considérations taxinomiques — existe-t-il des patterns récurrents quel que soit le taxon étudié? Récemment, certains auteurs (Ciampaglio 2002, Eble 2003, Zelditch *et al.* 2003) ont également montré le rôle important des trajectoires ontogénétiques dans l'expression de la disparité morphologique et donc dans l'interprétation des patterns macroévolutifs. Ces analyses des trajectoires ontogénétiques s'inscrivent dans le débat qui vise à comprendre un pattern macroévolutif classique (voir ci-avant) — la décroissance de la disparité au cours des temps géologiques, que ce soit chez les métazoaires ou chez les métaphytes (Ciampaglio 2002). Deux hypothèses permettent d'expliquer ce pattern — (1) la décroissance des niches écologiques disponibles au cours des temps géologiques (Valentine 1995) et (2) l'augmentation des contraintes de construction des organismes au cours des temps géologiques (Gould 1991). Là encore, la disparité morphologique — en l'analysant au cours de l'ontogenèse des organismes, par exemple avant et après des phases de crise de la biodiversité — devient une donnée performante pour interpréter les patterns évolutifs observés à large échelle.

F. Conclusions

Par la prise en compte de l'organisation hiérarchique du monde vivant, la théorie macroévolutive offre des perspectives d'étude importante dans le domaine de l'évolution. En particulier, elle donne à la paléontologie un cadre conceptuel et théorique majeur, largement absent de la théorie synthétique de l'évolution (Gould 2002). Elle n'a pas pour objet de remplacer ou de s'opposer à la théorie synthétique de l'évolution, mais au contraire, en intégrant la hiérarchie du vivant dans l'analyse et la mise en évidence des mécanismes de l'évolution de l'enrichir (Gould 1983, Jablonski 2000, Levinton 2001, de Ricqlès 2002) — elle n'est donc pas anti-darwinienne. Le point de débat le plus sensible est probablement de démontrer l'existence de processus évolutifs agissant spécifiquement à cette échelle et qui pourraient être exprimés sous forme de lois. Nous avons vu que les opinions sur ce point divergent. Comme l'ont remarqué Gould (2001) et Levinton (2001) le caractère quasi unique de chacun des événements macroévolutifs ne facilite pas l'élaboration de lois mécanistes universelles qui pourraient expliquer les patterns observés. Pour Gould (2001) la plupart des événements évolutifs observés en paléontologie sont ainsi contingents — ils ne peuvent pas être prédits par l'analyse des conditions préalables à leur avènement, mais peuvent être expliqués seulement *a posteriori* par des lois générales. Ainsi, nous pourrions être conduits à considérer que puisque chaque pattern macroévolutif est sous-tendu par des circonstances particulières, il est illusoire de chercher à en tirer des règles générales de mise en place. Cependant, comme nous l'avons vu, la démarche qui consiste à l'échelle des clades à découpler les composantes morphologique (disparité) et taxinomique (diversité) conduit à la formulation de modèles de fluctuation de la biodiversité, notamment dans les phases de radiation et d'extinction. Ce type de recherche est clairement nomothétique (nous recherchons les aspects récurrents des phénomènes) et devrait conduire à la formulation de règles générales de fonctionnement de la biodiversité sous-tendant les patterns observés.

Dans ce contexte, la paléontologie évolutive — qui se positionne à la charnière entre les disciplines biologiques et géologiques — trouve, par le renouveau des méthodes d'étude du registre fossile qu'elle envisage (découplage diversité/disparité), une place de premier ordre dans les débats concernant les processus et les patterns évolutifs (voir Gould 1980, Jablonski 1999). Cette place ne devrait en aucun cas être restreinte à la simple documentation factuelle des différentes étapes de la vie au cours des temps géologiques, même si cela restera toujours le domaine incontournable de notre discipline.

III – Choix des modèles et des méthodes

A. Introduction □ modèle biologique et modèle d'inférence

Deux conceptions différentes du terme ‘organisme modèle’ sont utilisées dans les sciences de l'évolution. Pour les biologistes travaillant sur des taxons actuels, l'organisme modèle désigne un organisme (en général une espèce) sur lequel se concentrent un grand nombre de recherches et de laboratoires. On peut citer par exemple la drosophile *Drosophila melanogaster* en génétique des populations, l'oursin *Paracentrotus lividus* en biologie du développement, ou encore la seiche *Sepia officinalis* pour l'analyse du comportement. Ces modèles peuvent être désignés sous le terme de **modèle biologique**. Comme le précisent Kellogg & Shaffer (1993) le choix de tel ou tel modèle biologique est contraint soit par la disponibilité des individus dans la nature, soit par les possibilités d'élevage en laboratoire (*e.g.* milieu de vie facile à reproduire, cycle de vie court, reproduction facile à maîtriser), tout en gardant à l'esprit que l'argument majeur dans le choix d'un modèle biologique réside dans la possibilité de généraliser les résultats d'étude à d'autres organismes. L'intérêt majeur d'une démarche basée sur ce type d'organisme modèle est de concentrer les recherches (*e.g.* mise en commun d'outils, de compétences, de bibliographie) autour d'un objet commun afin d'accélérer la connaissance de telle ou telle question scientifique. Le principal reproche pouvant lui être associé est donc la vision réductrice du monde vivant et des mécanismes qui le régissent. Cette démarche est donc diamétralement opposée à celle qui est utilisée en systématique et qui vise à étudier la diversité du vivant.

En paléontologie, un organisme modèle désigne un taxon actuel utilisé pour inférer sur les caractéristiques inconnues d'un taxon fossile. Cet organisme modèle, nommé ici **modèle d'inférence**, est choisi soit sur sa proximité phylétique avec le taxon fossile, soit sur sa similarité fonctionnelle indépendamment du contexte phylétique (voir Bryant & Russell 1992). Dans le premier cas, les inférences se basent sur des caractères homologues qui reflètent un ancêtre commun, alors que dans le deuxième, elles se basent sur des analogies □ des ressemblances morpho-fonctionnelles. Bien évidemment, plus ce modèle d'inférence est connu, meilleures seront les reconstitutions. En ce sens, le modèle d'inférence idéal du paléontologue devrait être le modèle biologique du biologiste.

Nous pouvons ajouter un troisième type de modèle en sciences de l'évolution, plus rarement envisagé explicitement dans la littérature et qui soutiendrait des travaux situés à l'échelle macroévolutive □ un taxon fossile ou actuel qui possède des caractéristiques d'étude favorables (*i.e.* bon *fossil record*, nombreux exemplaires trouvés sur le terrain, répartition géographique variée) et dont les résultats d'étude sont généralisables. Nous pouvons citer les bivalves dans l'analyse des contraintes géographiques (*e.g.* latitudinales) sur les fluctuations de la biodiversité au cours du temps ou encore les bryozoaires dans l'analyse des rythmes de l'évolution. Dans la section qui suit, je développe et défends l'idée que les céphalopodes actuels et fossiles peuvent fournir de remarquables modèles biologiques et paléontologiques dans l'étude des patterns et des processus macroévolutifs. Les intérêts et inconvénients d'études basées sur de tels **modèles macroévolutifs** sont les mêmes que pour ceux qui sont basés sur un modèle biologique (voir ci avant).

B. Les céphalopodes – un modèle en science de l'évolution

1. Diversité des céphalopodes

Seules les caractéristiques principales du groupe sont données ici. Une littérature abondante permettra d'obtenir des détails supplémentaires hors de propos dans ce mémoire.

Parmi les mollusques, les céphalopodes constituent un groupe singulier présentant un développement direct (un nouveau-né possède déjà les caractéristiques anatomiques et comportementales d'un adulte, dont par exemple une capacité à la nage active) et un système nerveux central très développé associé à des yeux très similaires à ceux des vertébrés.

Certaines espèces débutent leur stade post-embryonnaire (post-éclosion) mélangées au plancton, y compris des espèces possédant un stade adulte benthique. D'un point de vue général, Boletzky (1977, 1992) propose que le mode de vie post-embryonnaire planctonique soit un caractère phylogénétique primitif à l'échelle des octopodes incirrates (*Jelly-like pelagic octopuses*, *Argonauts and their relatives* & *Bottom-living (benthic) octopuses* de la Fig. 1), et donc que le mode de vie benthique post-embryonnaire soit dérivé. Dans une analyse expérimentale, Villanueva *et al.* (1995) montrent que le poulpe *Octopus vulgaris* — à stade adulte benthique — passe 47 et 54 jours en phase planctonique suite à son éclosion, soit environ 10 à 15% de sa longévité totale (données expérimentales dans des conditions estivales Nord-Ouest méditerranéennes), lui assurant une capacité de dispersion importante. D'autres céphalopodes actuels ne montrent pas ce type de modification importante du mode de vie au cours de l'ontogenèse. C'est le cas par exemple des seiches (*cuttlefishes* de la Fig. 1) qui sont inféodées au fond marin tout au long de leur vie (sans y être toujours strictement à proximité), y compris à l'état embryonnaire (œufs fixés) et dans les premières phases post-embryonnaires. Pour Young *et al.* (1998) cette absence de stade planctonique limite leur dispersion. A l'opposé, certains calmars ont un mode de vie entièrement séparé du fond marin – œufs insérés dans des capsules pélagiques flottantes ou mélangées individuellement au plancton (*e.g.* *Enoploteuthidae*, voir Sweeney *et al.* 1992) et mode de vie post-embryonnaire nectonique.

Au-delà de ces quelques exemples, il est d'usage de considérer les céphalopodes actuels comme étant largement diversifiés au sein du domaine marin (*e.g.* morphologie, distribution géographique, profondeur de vie, durée de vie, stratégie de reproduction, capacités migratoires, voir Boletzky 1999 et Fig. 1).

A partir du plus ancien représentant connu (*Plectronoceras* au Cambrien), l'histoire des céphalopodes se présente comme un remarquable cas de radiation lié au développement d'un système de flottabilité (voir House 1981), permettant à ces organismes de s'affranchir (plus ou moins nettement selon les groupes) des commodités du fond marin. Si la coquille cloisonnée est le symbole anatomique de cette adaptation, il ne faut pas oublier que de nombreux céphalopodes actuels (et probablement nombre de leurs ancêtres) assurent leur flottabilité par d'autres adaptations qui ne nécessitent pas la présence d'une coquille. Pour Clarke (1988) quatre adaptations permettent ainsi d'assurer une flottabilité neutre –

1. la présence de gaz piégé dans une coquille (cas des nautilus, des spirales et des seiches mais aussi des ammonites et des bélemnites pour les représentants fossiles)☐
2. le remplacement des sels métalliques par des sels ammoniacaux moins denses dans les cellules du corps☐
3. la séquestration de substances huileuses dans le foie☐
4. le remplacement dans le corps de l'animal d'ions sulfates par des ions chlorés moins denses.

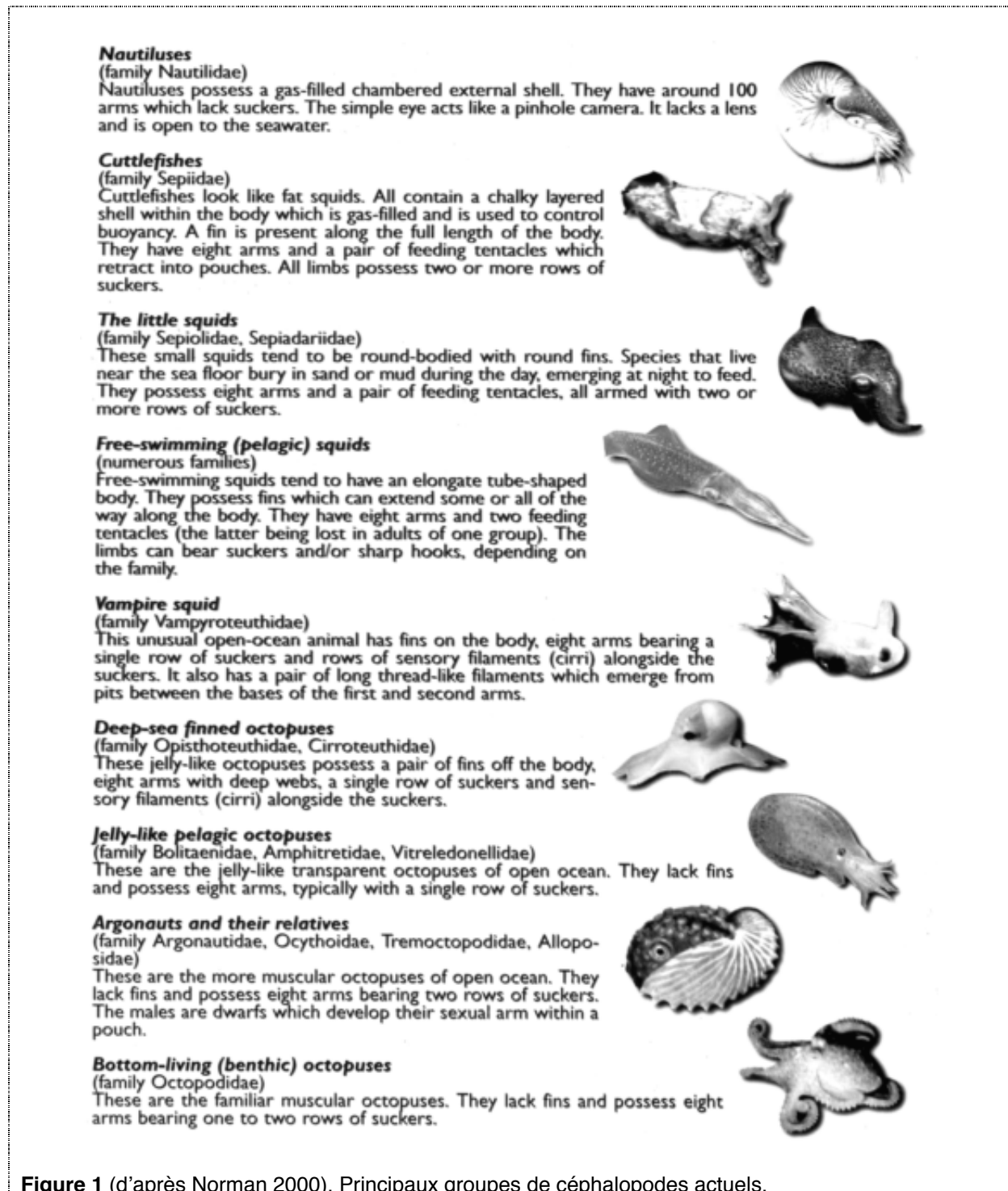


Figure 1 (d'après Norman 2000). Principaux groupes de céphalopodes actuels.

2. Phylogénèse des céphalopodes et des taxons étudiés

Les céphalopodes sont traditionnellement étudiés par deux communautés scientifiques qui interagissent dans de rares cas. Un cas spectaculaire d'interaction fut celui qui concerne l'étude du nautilus actuel, réalisée dans les années 1980 par les biologistes en collaboration avec des paléontologues spécialistes d'ammonites (voir par exemple Saunders & Landman 1987 et Ward 1988), pour pallier les manques de connaissances de cet organisme alors relativement peu étudié. En outre, il n'est pas exagéré de considérer que les céphalopodes actuels et les céphalopodes fossiles (ou tout au moins ceux qui sont fossilisés) représentent deux ensembles morphologiquement bien distincts (mis à part le groupe des nautilus à morphologie fortement conservatrice). Le paléozoïque et le mésozoïque incarnent la période des céphalopodes à coquille bien développée (groupes primitifs, ammonites et bélemnites), la période actuelle incarne les céphalopodes à coquille réduite ou absente (calmars, poulpes), malgré une exception notable (seiches). Le cénozoïque incarne paradoxalement la quasi-absence de céphalopodes (voir Doyle 1993) (ce qui pourrait suggérer en fait que les céphalopodes à coquilles réduites ou absentes soient bien développés dès le début du cénozoïque mais qu'ils n'y sont pas — ou peu — fossilisés). Ce renouvellement parmi les céphalopodes accentue davantage cette absence d'interaction entre biologistes et paléontologues. En conséquence, il n'est pas étonnant que les classifications qui concernent les céphalopodes actuels et celles qui concernent les céphalopodes fossiles soient le plus souvent indépendantes (et ceci alors que ces classifications traitent des mêmes taxons d'ordre supérieur).

Traditionnellement les paléontologues divisent les céphalopodes en trois grands ensembles (c'est le cas par exemple dans *The fossil record II* de Benton 1993), en général considérés comme des sous-classes :

1. les Nautiloidea, qui regroupent la « lignée » qui aboutit au nautilus actuel mais également de nombreux autres groupes paléozoïques
2. les Ammonoidea, qui regroupent les ammonites au sens large et incluent parfois le sous-ordre des Bactritina
3. les Coléoïdea, qui regroupent tous les céphalopodes actuels hormis le nautilus (*e.g.* seiches, calmars, poulpes), leurs ancêtres et quelques groupes exclusivement fossiles dont les bélemnites.

La phylogénie complète la plus pertinente disponible actuellement me semble être celle de Jacobs & Landman (1993). Elle exprime les relations de parentés classiquement admises à l'échelle des grands groupes de céphalopodes actuels et fossiles mais dans un contexte de formulation cladistique (Fig. 2).

Cette vision des relations de parentés modifie considérablement les points de vue antérieurs. On notera par exemple la proximité phylétique entre ammonites et coléoïdés, qui sont les taxons sur lesquels s'appuient mes travaux. On notera également que dans ce contexte l'ancien groupe des Nautiloidea peut être mis en équivalence avec la classe des céphalopodes dans son ensemble.

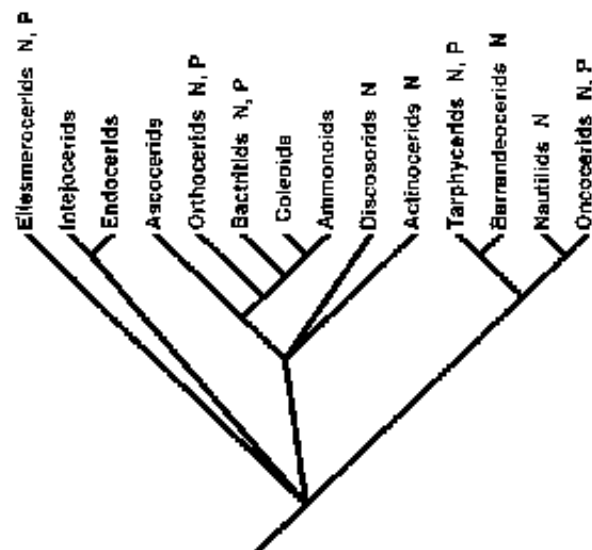


Fig. 2. Phylogenetic relationships embedded in House's (1981, p. 11, Fig. 3) figure 'evolutionary relationships of the major cephalopod groups'. The important point is that the coleoids and ammonoids are sister taxa grouped in the Angustatulata of Kullmann (1967) and that the Angustatulata are separated by a number of branching events from the nautilids, the taxon that includes modern Nautilus. Members of the subclass Nautiloidea are labeled N, and P indicates those orders that are paraphyletic (they give rise to other taxa not included within them). Examination of the phylogenetic relationships indicates that the subclass Nautiloidea and the order Ellesmerocerida both give rise to all other taxa; consequently, in a strict phylogenetic sense they are equivalent to the class Cephalopoda as a whole. It is this artificial nature of the classification, that it does not reflect the accepted phylogenetic relationships, which is misleading and may underlie the assumption of many paleontologists that Nautilus and ammonoids are closely related.

Figure 2. Relations phylogénétiques chez les céphalopodes (d'après Jacobs & Landman 1993). Selon cette représentation, la relation proche entre coléoïdés et ammonites apparaît clairement. Par ailleurs, la sous-classe des Nautiloidea ("N" sur la figure), traditionnellement utilisée, apparaît équivalente à la classe des céphalopodes dans sa globalité.

a. Ammonoidés

Les ammonites constituent un groupe monophylétique (Engeser 1996, Klfak *et al.* 1999) connu depuis le Dévonien jusqu'à la fin du Crétacé. Leurs principales apomorphies sont :

1. des lignes de suture plissées. Ce caractère sera poussé à son paroxysme chez les ammonites mésozoïques ;
2. un tube siphonal en position marginale (en principe ventral). Ce caractère est exprimé plus ou moins précocement au cours de l'ontogenèse ;
3. une prosuture possédant une selle dorsale ;
4. une morphogenèse de la coquille embryonnaire non-accrétionnaire. Cette caractéristique est envisagée par Klfak *et al.* (1999) qui la considèrent comme une apomorphie supplémentaire du groupe.

La classification de House (1985) est l'une des plus complètes et synthétiques (Fig. 3). D'autres classifications plus récentes existent, mais ne s'intéressent qu'à une partie de l'histoire des ammonites (Becker & Kullmann 1996, Page 1996). Celle de House (1985) reflète bien le caractère très particulier de la systématique supra-spécifique chez les ammonites, qui contient de nombreux groupes paraphylétiques (45 % à l'échelle des superfamilles d'après Rouget 2002, en se basant sur la classification de House 1985).

Au sein des ammonites, les grandes lignes de la systématique (et de la phylogénie) se fondent sur l'analyse des lignes de sutures et des modes d'enroulement. A une échelle plus fine (famille, genre, espèce) un poids prépondérant est en général donné à la succession stratigraphique, dans un contexte de ressemblance morphologique, et seules de rares études envisagent des relations de parentés fondées sur des critères morphologiques seuls (*e.g.* par une analyse cladistique).

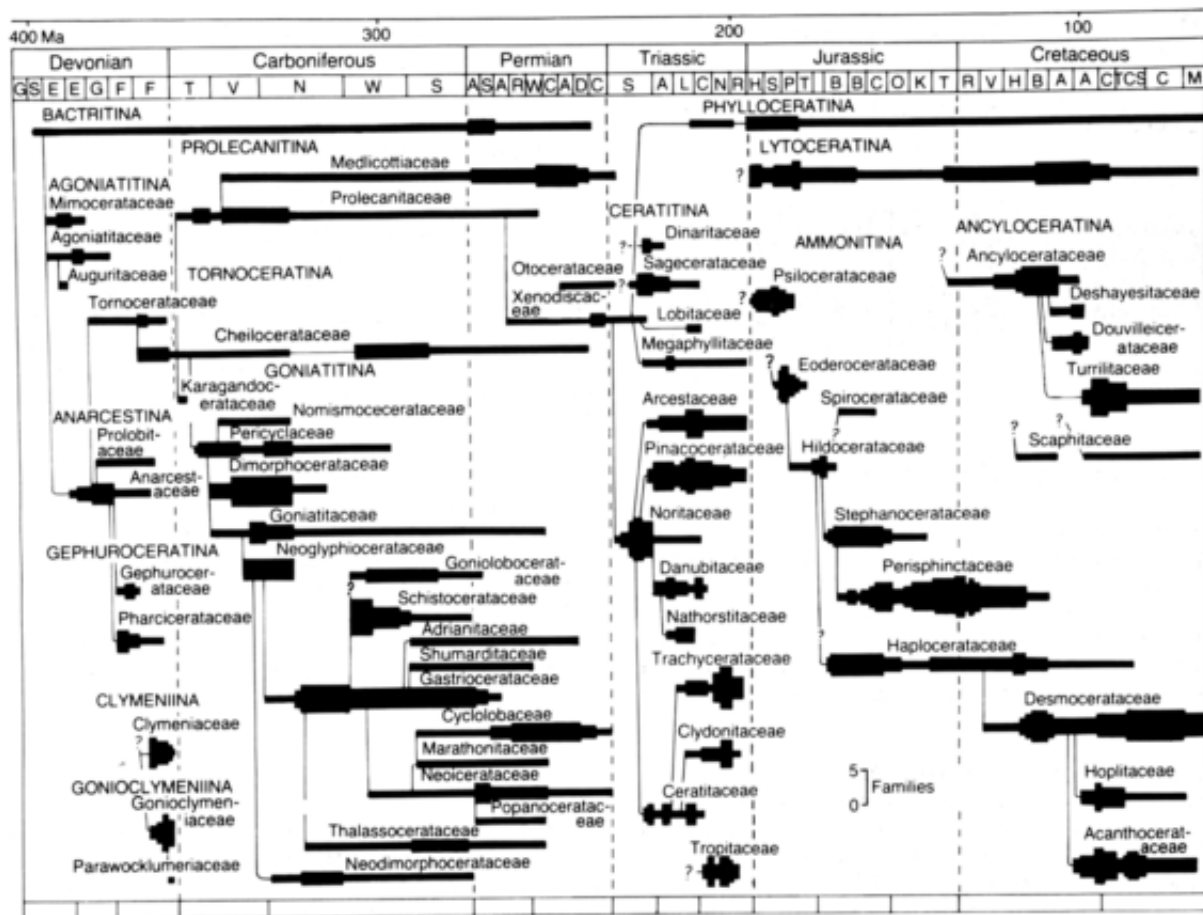


Figure 3 (d'après House 1985). Relations phylogénétiques au sein des ammonites.

b. Coléoïdés

Ces coléoïdés regroupent l'ensemble des céphalopodes actuels (excepté le nautilus), leurs ancêtres directs ainsi que quelques groupes strictement fossiles dont les bélemnites. Ce groupe présente ses premiers représentants dès le Carbonifère (Young *et al.* 1998). Les principales synapomorphies des coléoïdés sont

1. une coquille interne, qui peut être bien développée, ou disparaître secondairement
2. un manteau musculeux
3. une couronne brachiale à 10 «bras» tous identiques à l'origine du groupe. La quatrième paire (bras ventraux-latéraux) est différenciée en tentacules chez les décapodes (Boletzky 1999). Pour Young *et al.* (1998) cette transformation représente la seule apomorphie des décapodiformes (*e.g.* seiches, calmars, sépioles). La deuxième paire (bras dorso-latéraux) est différenciée en filaments rétractiles chez les vampyromorphes ou définitivement supprimée chez les octopodes (Boletzky 1999)
4. une poche à encre (Young *et al.* 1998).

Les coléoïdés actuels (seiches, sépioles, spirules, calmars, poulpes) constituent un groupe extrêmement diversifié (voir Fig. 1). Ils regroupent entre 750 et 800 espèces et sous-espèces réparties en 50 familles environ (Sweeney & Roper 1998 et voir la ressource Internet

suivante <http://www.mnh.si.edu/cephs/newclass.pdf> pour un inventaire et une classification mis à jour régulièrement). Les relations phylogénétiques au sein du groupe sont globalement encore assez peu contraintes (Fig. 4).

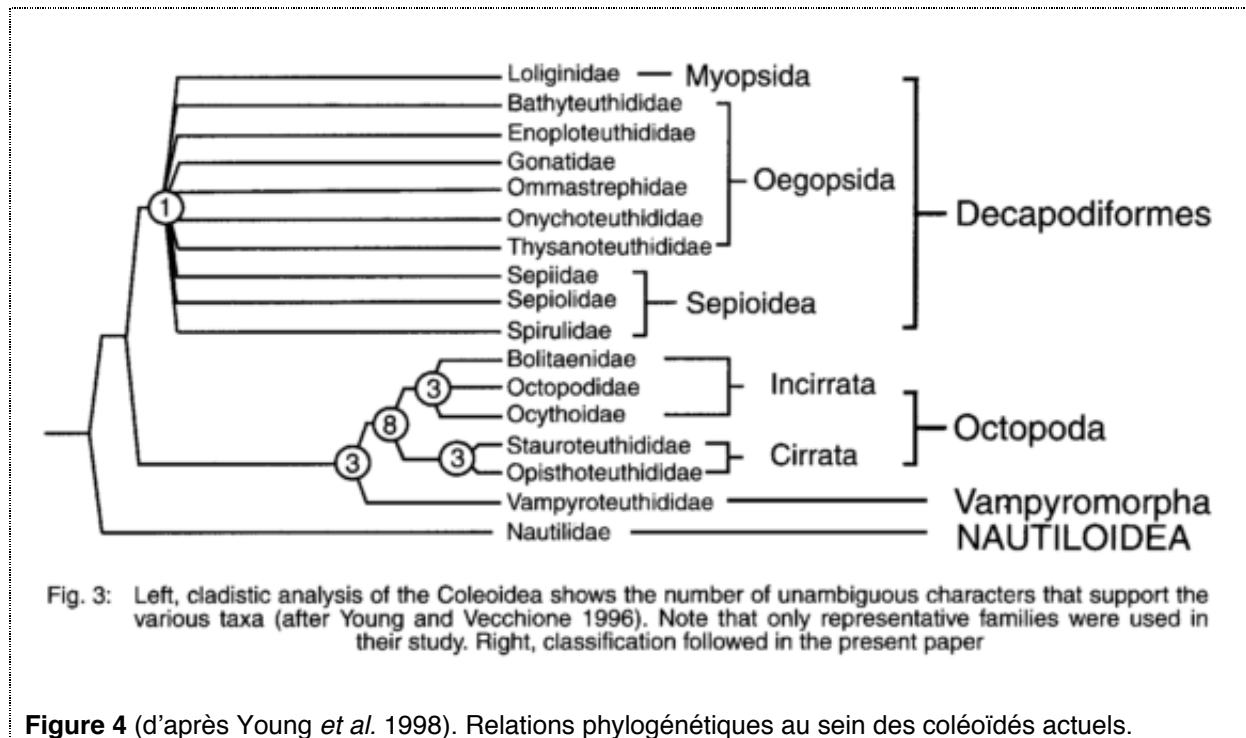


Figure 4 (d'après Young *et al.* 1998). Relations phylogénétiques au sein des coléoïdés actuels.

2. Application à l'étude des phénomènes macroévolutifs

Je considère que les ammonites sont de bonnes candidates au titre de modèle paléobiologique leur *fossil record* est excellent, elles montrent des variations morphologiques quasi permanentes au cours des temps géologiques, leur histoire est parsemée de crises et de radiations, elles sont abondantes dans les couches géologiques.

J'utiliserai donc les ammonites principalement comme modèle paléobiologique dans l'analyse des patterns macroévolutifs.

Pour reconstituer certaines caractéristiques biologiques des ammonites, il sera nécessaire de se baser sur un modèle d'inférence, même si l'analyse des coquilles d'ammonites seules permet déjà d'en reconstituer certaines (voir les résultats présentés ici sur l'ontogenèse des ammonites). Ceci permettra par exemple de mieux cerner leurs capacités migratoires et ainsi de mieux comprendre leurs patterns paléogéographiques.

Depuis longtemps (et pour différents objectifs) les auteurs ont cherché un modèle d'inférence pour reconstituer les caractéristiques inconnues des ammonites (*i.e.* milieu et mode de vie, type de reproduction). Même si différents céphalopodes actuels ont initialement joué le rôle de modèle d'inférence (voir Makowski 1962), on note dans la bibliographie que les auteurs se focalisent assez précocement sur le nautilus (voir Moore 1957). Trueman (1941), par exemple, fait explicitement référence aux nautilus pour reconstituer les tailles des chambres

d'habitation et les positions de vie des ammonites. Cette référence est parfaitement valide puisqu'il s'agit pour lui de reconstruire des caractéristiques directement contraintes par la présence d'une coquille externe spiralée. L'utilisation du modèle d'inférence nautilé était devenu un paradigme dans l'étude des ammonites.

Jacobs & Landman dans leur article de 1993 viendront dénoncer ce paradigme (voir Fig. 2). A partir d'une formulation cladistique des relations de parentés classiquement admises à l'échelle des grands groupes de céphalopodes actuels et fossiles, ils vont montrer la relation phylétique proche (groupes frères) entre ammonites et coléoidés et par là même montrer la distance phylétique importante entre les nautilés et les ammonites. Ce schéma phylétique était déjà largement connu (e.g. House 1981, Engeser 1990) mais la publication de Jacobs & Landman (1993) prend une importance particulière en dénonçant explicitement ce paradigme. La réponse de Saunders & Ward (1994) à cet article illustre parfaitement la difficulté de la communauté des ammonitologues à accepter ce changement de modèle d'inférence (et voir la réponse à ces derniers par Jacobs & Landman 1994). Jacobs & Landman (1993) proposent alors d'utiliser les coléoidés pour reconstituer différentes caractéristiques inconnues des ammonites. Cette proposition est illustrée dans leur article par une réinterprétation du mode de nage et de déplacement des ammonites à la lumière du nouveau modèle d'inférence. Le déplacement des ammonites pourrait alors être lié à une contraction importante des muscles du manteau, comme les coléoidés actuels, leur conférant de bien meilleures capacités de nages que celles qui étaient envisagées auparavant par une comparaison avec les nautilés.

Un autre exemple de réinterprétation du mode de vie des ammonites peut être illustré par la découverte récente d'un «conflit» plus ou moins intense entre les systèmes respiratoire et locomoteur chez *Nautilus* lié à un déplacement des branchies pendant l'expulsion d'eau permettant le déplacement (Bizikov 2002). Ce déplacement — en retour — freine la fonction respiratoire qui ne permet donc pas l'intensification de la fonction d'expulsion d'eau. D'après Bizikov (2002) la réponse apportée par le nautilé à ce conflit (*the dilemma «to breathe or to move»*, Bizikov, 2002, p. 28) est le développement d'un mode respiratoire particulier associé à un mode de nage lent (les jets d'eau permettant le déplacement sont alors provoqués par un déplacement de la tête de l'organisme dans la cavité du manteau). Une organisation anatomique interne différente permet aux branchies des coléoidés de fonctionner quels que soient les activités de l'organisme en particulier lors de déplacements intenses et continus. L'interprétation du mode de déplacement des ammonites pourrait ainsi être fondamentalement différente selon le modèle d'inférence envisagé : nage lente par référence au nautilé versus nage rapide par référence aux coléoidés.

J'ai choisi d'utiliser les coléoidés comme modèle d'inférence dans la reconstitution des caractéristiques biologiques inconnues des ammonites. Mon approche se base soit sur l'analyse des données de la littérature, soit sur des recherches originales permettant une meilleure compréhension des variations morphologiques de diverses parties anatomiques des organismes (becs, statolithes, sépion).

Quoi qu'il en soit, proposer d'utiliser les coléoidés comme modèle d'inférence n'est pas un aboutissement, simplement parce qu'il n'est pas possible de transposer directement des caractéristiques biologiques d'un organisme actuel sur un fossile. En outre, les coléoidés (voir Fig. 2) constituent un groupe qui est largement diversifié, rendant de fait encore plus difficile

l'inférence sur les caractéristiques biologiques des ammonites. La présence d'une coquille cloisonnée chez les ammonites a favorisé l'utilisation d'un coléoïdé actuel à coquille cloisonnée (en particulier pour tenir compte de la spécificité de cette coquille, impliquant des particularités de mode de déplacement ou de capacité migratoire). Deux groupes monophylétiques sont disponibles : le genre *Spirula* et les seiches. Le genre *Spirula* est monospécifique, peu connu, difficile à maintenir en aquarium (Boletzky 1977) et présente un mode de vie très particulier (aire de répartition circum-tropicale et mode de vie macroplanctonique, voir Boletzky 1999). A l'inverse, les seiches sont biologiquement assez connues, présentent de nombreuses espèces de formes variées et sont couramment élevées en aquarium (Boletzky & Hanlon 1983, Boletzky 1989). Par contre, et c'est un paradoxe, l'analyse des variations morphologiques de leur coquille interne (le sépion) n'est encore que peu étudiée par des méthodes morphométriques modernes permettant une comparaison avec les ammonites. Il n'est donc pas possible d'utiliser les seiches comme modèle d'inférence uniquement en se servant de la littérature.

J'ai donc choisi de développer des recherches plus particulièrement sur les seiches par les mêmes méthodes que celles qui sont envisagées dans l'analyse des patterns anciens afin d'établir un pattern macroévolutif actuel de référence.

Ces recherches ont abouti à des résultats généraux (par exemple dans l'analyse des contraintes géographiques dans la diversification d'un groupe) en dehors de toutes considérations d'inférence sur les ammonites. Les seiches seront donc également considérées ici comme un modèle dans l'analyse des patterns macroévolutifs.

C. Méthodes d'étude

Etudier les patterns macroévolutifs sous-entend d'établir au préalable un système descriptif de la biodiversité. Bien évidemment, différents systèmes complémentaires existent (e.g. diversité, disparité, voir II. Problématique).

Nous expliciterons ici, les méthodes d'études utilisées concrètement dans le cadre d'applications aux céphalopodes actuels et fossiles (les parties plus conceptuelles concernant ces méthodes peuvent être trouvées dans II. Problématique).

1. Base de données

L'un des points essentiels pour établir un signal à l'échelle macroévolutive est l'échantillonnage (voir Benton 1999). On trouve dans la littérature plusieurs approches. L'une consiste à agglomérer des informations de terrain, de publications ou de collections pour constituer la base de données de référence (Foote 1993). L'intérêt est la relative rapidité de constitution de la base. Un des risques d'une telle approche est d'omettre certains taxons ou certaines formes. Le risque principal est d'utiliser des clades dont la systématique n'est pas homogène—certains auront fait l'objet d'une révision, d'autres non (voir II, 3. Une métrique établie—la diversité taxinomique). L'autre approche consiste à établir un échantillonnage exhaustif de l'information taxinomique pour ensuite en tirer une base de données homogène (même niveau de révision des espèces). Cette deuxième approche a été préférée, même si elle est relativement plus lente.

Pour mes travaux sur les ammonites et sur les seiches, deux bases de données ont été réalisées (voir Fig. 5, 6). Elles permettent une gestion de l'information taxinomique (nom d'auteur, année de création du nom d'espèce, de genre, ...), mais également des informations stratigraphiques et iconographiques pour les ammonites. Le développement des bases de données sera explicité en perspectives.

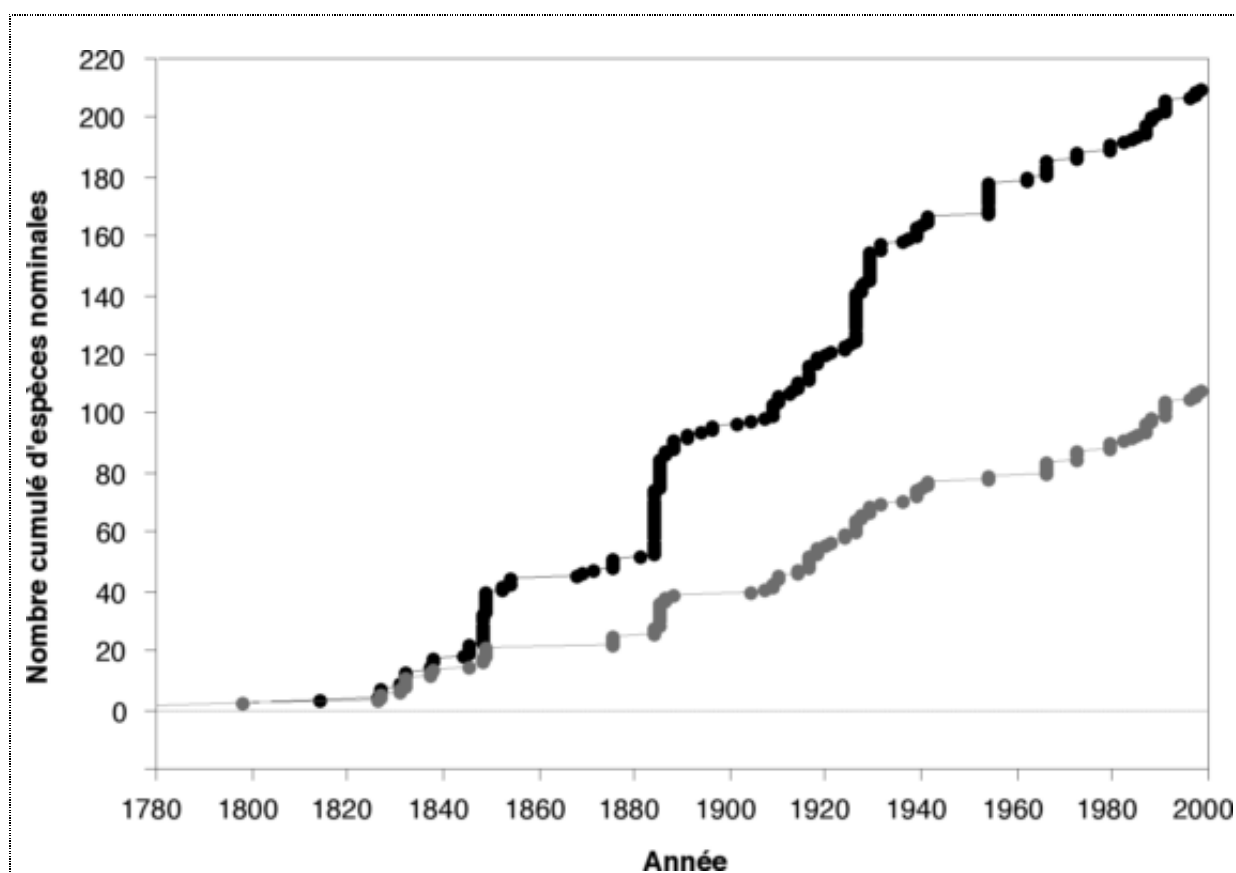


Figure 5. Exemple d'utilisation de la base de données "Sepiidae" pour comparer le nombre d'espèces valides (gris) et d'espèces nominales (noir) de seiches actuelles au cours des temps historiques.

Il est bien évident que des biais affectent les données compilées à large échelle (voir différents aspects chez Patterson & Smith 1987, Foote 1992, Jablonski *et al.* 2003). Les effets de ces biais ont fait l'objet d'analyses détaillées (voir Résultats).

2. Morphométrie et disparité morphologique

a. Descriptions morphologiques

Diverses techniques de description des morphologies ont été appliquées à la description des coquilles d'ammonites, des statolithes et des becs de coléoïdés et des os des seiches. Je ne reviendrais pas ici sur le détail d'utilisation des méthodes morphométriques dans les divers travaux réalisés (les choix, avantages, inconvénients et les détails techniques des méthodes utilisées peuvent être trouvés directement dans mes publications).

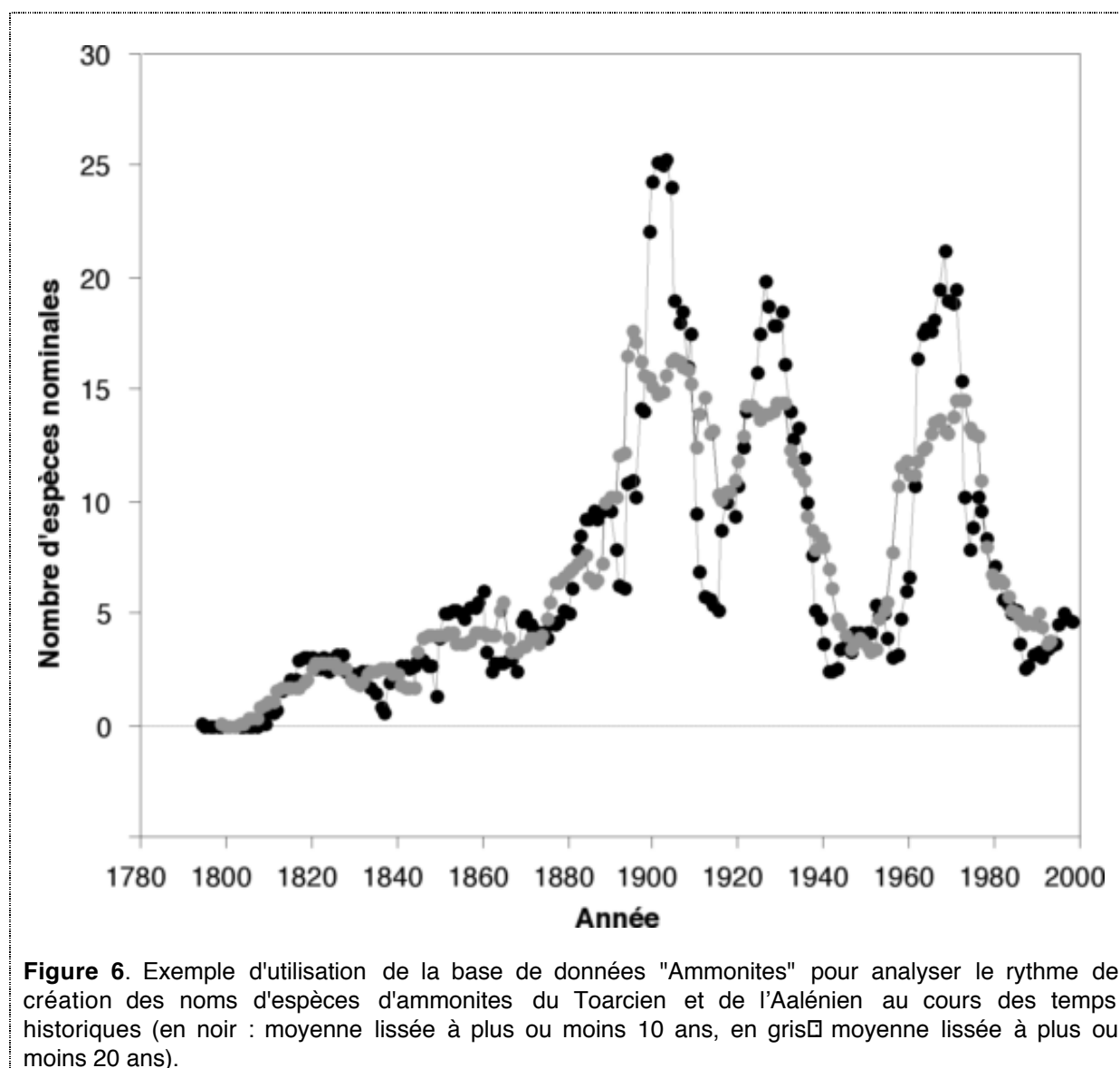


Figure 6. Exemple d'utilisation de la base de données "Ammonites" pour analyser le rythme de création des noms d'espèces d'ammonites du Toarcien et de l'Aalénien au cours des temps historiques (en noir : moyenne lissée à plus ou moins 10 ans, en gris : moyenne lissée à plus ou moins 20 ans).

Pour les ammonites, les méthodes descriptives fondées sur la reconnaissance de points homologues et développées pendant ma thèse (*e.g.* Neige & Dommergues 1995) n'ont pas été réutilisées par la suite. Elles se révèlent inadaptées à l'exploration de signaux macroévolutifs chez les ammonites parce qu'elles ne s'appliquent que pour décrire des morphologies proches. Par contre ces méthodes se sont révélées particulièrement adaptées à la description des os de seiches, des statolithes et des becs de coléoïdés chez qui ces structures sont construites selon des caractéristiques anatomiques assez proches.

Les paramètres qualitatifs ont autorisé une description précise des morphologies chez les ammonites, en particulier des caractères ornementaux (*e.g.* côtes, carène, tuberculation). Si ces paramètres semblent *a priori* moins contraints que des méthodes fondées sur des mesures quantitatives, ils se révèlent parfaitement adaptés si on les accompagne d'une analyse anatomique détaillée. La taille des ammonites a été déterminée par un volume calculé à partir de dimensions linéaires.

b. Disparité morphologique et disparité des tailles

Les techniques permettant de quantifier la disparité morphologique ont été longuement développées dans la deuxième partie de ce mémoire [voir II. Le débat macroévolutif – apports de la disparité morphologique, et page 35 – Neige *et al.* 1997, *Geobios*]. Je ne rappellerai ici que les principales étapes –

1. description des morphologies –
2. calcul d'espaces morphologiques (en général par des techniques statistiques multivariées) proposant une vision ordonnée et quantifiée des ressemblances morphologiques. Ces espaces expriment la disparité morphologique sous forme graphique. Ils peuvent être sériés en sous-espaces temporels, géographiques ou ontogénétiques –
3. quantification de l'occupation de ces sous-espaces par divers paramètres statistiques – paramètres de position (*e.g.* moyenne, minimum, maximum) ou de dispersion (*e.g.* variance totale, volume occupé). Ces paramètres peuvent être assortis d'un calcul d'erreur par des techniques de rééchantillonnage (*e.g.* Bootstrap)

3. Diversité taxinomique et phylogénie

Il est clair que la systématique des ammonites n'est pas une systématique phylogénétique, mais qu'elle est au contraire largement «*éclectique*». Ce constat simple est lourd de conséquences lorsque nous cherchons à établir un pattern de diversité taxinomique pour en étudier les fluctuations dans le temps ou dans l'espace. Ainsi, utiliser des genres ou des familles pour établir des patterns de biodiversité reviendrait alors à étudier les fluctuations des noms taxinomiques et pas nécessairement celles de clades monophylétiques. Pour certains auteurs, cet état de fait biaise clairement les résultats, pour d'autres non (voir II. 3. Une métrique établie : la diversité taxinomique). Que ce soit pour les ammonites ou pour les seiches, j'ai principalement utilisé le rang espèce qui n'est pas affecté par la structuration taxinomique, pour établir un pattern de diversité taxinomique.

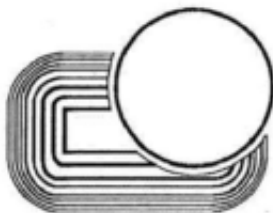
Quoi qu'il en soit, il est clair qu'une classification phylogénétique serait plus informative que l'actuelle classification dans l'analyse des patterns macroévolutifs. Ainsi, différents travaux spécifiques à la reconstitution des phylogénies chez les ammonites ont été menés, par une démarche cladistique (voir IV. Résultats). Pour les seiches, la monophylie du groupe complet (sous-famille des Sepiinae) est bien acceptée et soutenue par la présence d'une coquille interne, mais il n'existe en fait que peu de tentatives d'analyses phylogénétiques à l'intérieur même du groupe constitué de 111 espèces valides pour l'instant réparties en trois genres (mais voir Khromov 1987). Les sous-genres proposés (ou *species complex*, voir Khromov *et al.* 1998) ne sont probablement pas tous monophylétiques. Un projet d'analyse phylogénétique des seiches sera explicité en perspectives.

D. Publications

Publication reproduite in extenso ci-après□

Neige, P., Chaline, J., Chone, T., Courant, F., David, B., Dommergues, J.L., Laurin, B., Madon, C., Magniez, F., Marchand, D. & Thierry, J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios, mémoire spécial* 20, 415-422.

p. 35



LA NOTION D'ESPACE MORPHOLOGIQUE, OUTIL D'ANALYSE DE LA MORPHODIVERSITÉ DES ORGANISMES

PASCAL NEIGE, JEAN CHALINE, THÉRÈSE CHONE, FRÉDÉRIC COURANT, BRUNO DAVID,
JEAN-LOUIS DOMMERGUES, BERNARD LAURIN, CÉLINE MADON, FRANÇOISE MAGNIEZ-JANNIN,
DIDIER MARCHAND & JACQUES THIERRY

NEIGE P., CHALINE J., CHONE T., COURANT F., DAVID B., DOMMERGUES J.-L., LAURIN B., MADON C.,
MAGNIEZ-JANNIN F., MARCHAND D. & THIERRY J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de
la morphodiversité des organismes. [Morphospace as a tool for analysing the morphological diversity of organisms].
GEOBIOS, M.S. n° 20 : 415-422.

RÉSUMÉ - L'analyse de la morphologie des organismes est une base essentielle dans la mise en évidence des changements évolutifs. La morphologie est maintenant fréquemment abordée par des procédures quantitatives, dont certaines permettent de construire de véritables cartes morphologiques où les dissemblances et ressemblances de formes entre les organismes sont directement lisibles et quantifiées. La notion d'espace morphologique, illustrée ici par différents exemples, se révèle particulièrement féconde pour comprendre comment la diversité morphologique d'un ensemble d'organismes (stades ontogénétiques, populations, clades) se structure, et par conséquent pour interpréter en termes évolutifs ou adaptatifs des changements de formes.

MOTS-CLÉS : ESPACE MORPHOLOGIQUE, POINTS HOMOLOGUES, MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE, DIVERSITÉ.

ABSTRACT - Analysis of organism morphology is essential for highlighting evolutionary changes. Morphology is now frequently investigated using quantitative procedures, some of which can be used to produce morphological maps from which differences and similarities in shape between organisms can be read and quantified directly. The concept of morphological space, as illustrated here by different examples, is especially useful for understanding how the morphological diversity of a set of organisms (ontogenetic stages, populations, clades) is structured and consequently for interpreting shape changes in terms of evolution or adaptation.

KEYWORDS : MORPHOSPACE, LANDMARKS, GEOMETRICAL MORPHOMETRY, DIVERSITY.

INTRODUCTION

L'analyse des questions telles que la caractérisation des convergences morphologiques dans une phylogénèse, les interactions écologiques à l'échelle locale, l'adaptation, ou encore tout phénomène évolutif dans son cadre temporel, suppose une description synthétique de la biodiversité morphologique (morphodiversité). Il est alors nécessaire de caractériser au mieux les ressemblances ou dissemblances entre organismes au sein du champ de variation de leur groupe. A cet effet, la notion d'espace morphologique se révèle être un concept particulièrement fécond.

Historiquement, les formes ont d'abord été appréhendées par des descripteurs qualitatifs (la description des formes reposant sur de simples images), dont les modalités de variation sont par-

fois difficilement interprétables. Cette approche a progressivement été remplacée par des techniques de biométrie qui se sont révélées particulièrement puissantes, notamment dans l'analyse des allométries de croissance. Parmi ces méthodes, les analyses multivariées ont démontré leur efficacité (e.g. Saunders & Swan 1984 ; Marcus 1990). Cependant, lorsque les morphologies rencontrées sont complexes, les descripteurs biométriques classiques (e.g. dimensions linéaires, angles, surfaces, paramètres semi-quantitatifs) sont insuffisamment informatifs. Il existe maintenant des méthodes de quantification, basées sur d'autres descripteurs, qui permettent une bonne exploration de la morphodiversité. Les méthodes de morphométrie géométrique (Sneath 1967 ; Bookstein *et al.* 1985 ; Bookstein 1991) permettent, à partir du repérage de points remarquables sur les orga-

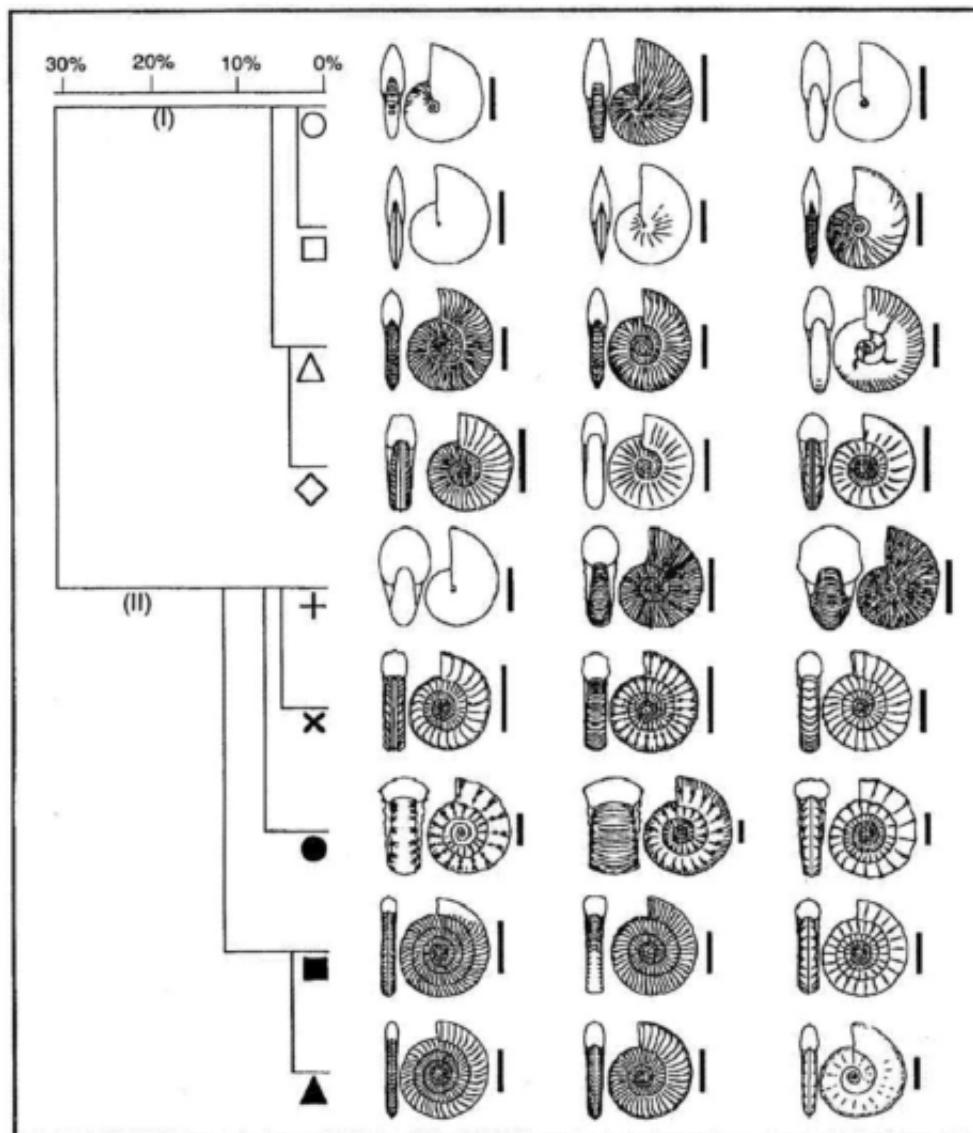
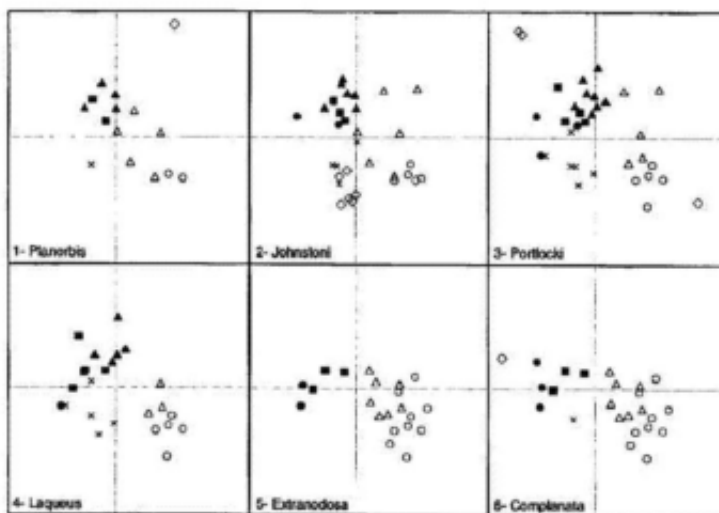


FIGURE 1 - Structuration en neuf ensembles principaux de l'espace morphologique des ammonites des trois premiers étages du Lias (modifié d'après Dommergues, Laurin & Meister 1996). La longueur du trait vertical est proportionnelle au diamètre adulte. Structuring in nine main clusters of the morphological space of ammonites from the first three geological stages of the Lias. Length of vertical lines is proportional of adult diameter.

nismes (points homologues), de localiser et de quantifier leurs différences morphologiques. Ces méthodes trouvent leurs fondements dans la

brillante analyse de Thompson (1917), qui montre qu'il est plus important de quantifier les différences entre les formes que de quantifier les

FIGURE 2 - Occupation de l'espace morphologique des ammonites (exprimé ici dans un plan factoriel) au cours des 6 premières sous-zones du Lias (Hettangien): diversification jusqu'à Portlocki; déflation à partir de Laqueus (modifié d'après Dommergues, Laurin & Meister 1996). Occupation of the morphospace of ammonites (expressed here in a factorial plane) during the first six sub-zones of the Lias (Hettangian): morphological diversification until Portlocki; morphological reduction from Laqueus to Complanata.



formes elles-mêmes.

Avec l'apport de ces procédures de quantification, il devient possible de représenter l'ensemble de la morphodiversité d'un groupe d'organismes par des espaces morphologiques qui en donnent des représentations ordonnées et synthétiques. Ce sont les analyses multivariées, et les analyses par les techniques de morphométrie géométrique qui se révèlent à ce propos les plus efficaces, puisqu'elles produisent les représentations mathématiques les plus fidèles de la diversité morphologique (David & Laurin 1991). Les espaces morphologiques se présentent sous forme de plans factoriels pour les analyses multivariées, et sous forme de champs vectoriels (exprimés dans un système de coordonnées morphologiques), ou d'arbres phénétiques, lors d'utilisation de techniques de morphométrie géométrique.

Cet article présente quelques applications de cette notion d'espace morphologique à travers différents exemples développés par l'équipe de Paléontologie Analytique de Dijon.

ESPACE MORPHOLOGIQUE MULTIVARIÉ : APPLICATION A L'ÉTUDE DE LA RADIATION LIASIQUE DES AMMONITES

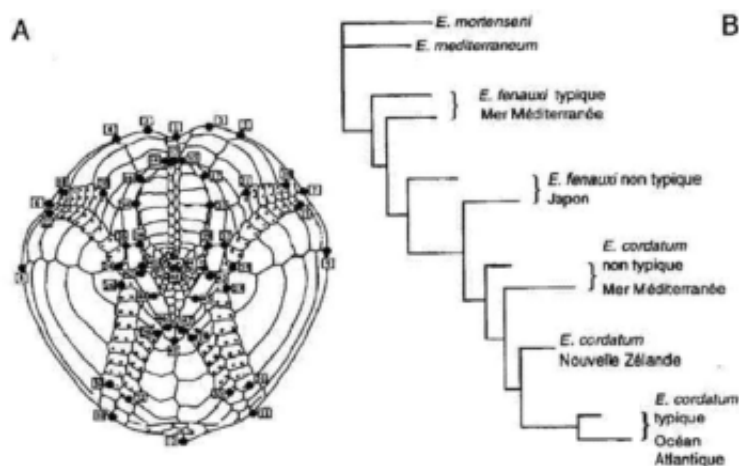
Le but de cette étude (Dommergues *et al.* 1996) a été de construire un espace morphologique permettant de suivre pas à pas, et à l'échelle globale,

la radiation des Ammonitina au Lias succédant à la quasi-extinction triasique. 436 espèces d'ammonites réparties entre 156 genres ont été utilisées. Elles sont représentatives de tous les groupes morphologiques rencontrés dans les trois premiers étages du Lias, soit 36 sous-zones. La morphologie des ammonites a été abordée à partir d'un descripteur associant des paramètres classiques de la spire (*e.g.* taux d'expansion spirale, épaisseur relative, diamètre ombilical) et des paramètres semi-quantitatifs (*e.g.* hauteur relative du flanc, morphologie de l'ombilic). La taille a été codifiée selon une échelle logarithmique. Sur cette base, une analyse factorielle des correspondances a permis de construire un espace morphologique indépendant de toute classification taxinomique.

Une classification ascendante hiérarchique calculée sur les scores factoriels a permis d'identifier 9 groupes morphologiques principaux (Fig. 1). Une fois ces groupes définis, leur histoire a été suivie au fil des sous-zones successives. Au cours de l'Hettangien par exemple, deux tendances se succèdent (Fig. 2). Dans un premier temps (sous-zone à Planorbis à sous-zone à Portlocki), à partir d'un petit groupe de formes à l'origine de la diversification liasique, on assiste à une expansion isotrope de la diversité morphologique. Ensuite (à partir de la sous-zone à Laqueus), commence une érosion sélective de cette diversité, qui se traduit par une réduction des morphologies réalisées.

Plus généralement, l'analyse de la distribution de ces groupes à travers les 36 sous-zones a permis

FIGURE 3 - A. Points homologues utilisés dans l'analyse morphométrique chez *Echinocardium*. B. Arbre phénétique montrant les relations morphologiques entre différentes populations du genre *Echinocardium* (modifié d'après Laurin, David, Féral & Derelle 1994). A. Landmarks used for the morphometric analysis of *Echinocardium*. B. Phenetic tree showing morphologic relationships between some populations belonging to the genus *Echinocardium*.



de démontrer que la diversification des ammonites du Lias, en terme de morphologie, n'est ni isotrope, ni constamment croissante au cours du temps, c'est-à-dire que les morphologies réalisées ne combinent pas toutes les possibilités de combinaisons des caractères, et que les innovations morphologiques ne sont pas toutes assurées d'une pérennité à travers la période - relativement courte - étudiée.

ESPACE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMÉTRIE GÉOMÉTRIQUE

Lorsque la morphologie des organismes s'y prête, on peut utiliser comme descripteur des points homologues localisés sur les organismes (Bookstein *et al.* 1985 ; Bookstein 1991 ; David & Laurin 1991). Le traitement des coordonnées de ces points par des techniques de morphométrie géométrique (Bookstein 1991) permet ensuite de construire des espaces morphologiques variés (e.g. champs vectoriels, phénogrammes). Ces techniques aboutissent à des comparaisons de formes sans considération de taille et d'orientation. Les images construites sont alors des reflets directs des distances morphologiques entre les groupes étudiés. Dans les exemples présentés ici, les ajustements morphologiques sont effectués avec le logiciel Procrustes (David & Laurin 1992), et les arbres phénétiques sont construits avec l'algorithme Fitch du logiciel Phylip (Felsenstein 1990). Dans le cas de la technique de la baseline, les ajustements sont réalisés sur un tableur, en suivant la procédure de Bookstein (1991: 130).

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DE DEUX ESPÈCES CHEZ *ECHINOCARDIUM*

Le but de l'étude (Laurin *et al.* 1994 ; David & Laurin 1996) a été de comprendre la structuration d'un couple d'espèces (*E. cordatum* versus *E. fenauxi*), avec comme unité de travail la population locale, et ceci en associant les approches morphologiques et moléculaires. Préalablement à cette étude, *E. cordatum* était connue pour avoir une répartition mondiale, de l'Atlantique Nord à l'Australie, la Nouvelle-Zélande et le Japon. Au contraire, *E. fenauxi*, était considérée comme endémique de la Méditerranée occidentale.

La morphologie du test de ces spatangues a été caractérisée par 49 points homologues localisés sur la face dorsale des oursins (Fig. 3A). Des ajustements morphologiques (LSTRA, Sneath 1967) ont permis une quantification des écarts morphologiques entre les formes comparées. Cet ajustement LSTRA consiste à superposer au mieux les points d'une forme avec leurs homologues sur l'autre forme, afin de minimiser les écarts morphologiques entre les organismes comparés. La différence morphologique résiduelle peut être exprimée sous forme graphique par un champ vectoriel, ou sous forme arithmétique par la somme des longueurs des vecteurs. En répétant cette approche sur une série de spécimens, les distances morphologiques calculées pour tous les individus pris deux à deux remplissent une matrice qui permet de calculer un arbre de relation phénétique (phénogramme). Cet arbre est une représentation de l'espace morphologique des populations analysées. L'examen du phénogramme

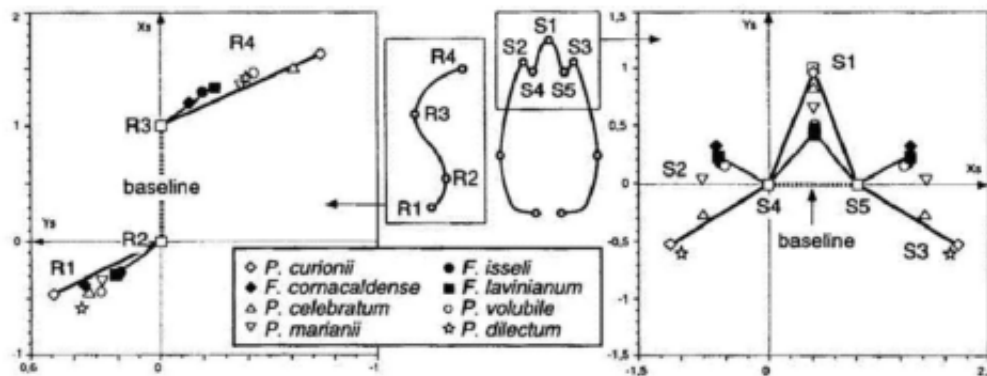


FIGURE 4 - Espaces morphologiques des premiers Harpoceratinae (méthode de la baseline) fondés sur les côtes et les aires ventrales (modifié d'après Neige & Dommergues 1995). Morphological space of the first Harpoceratinae (baseline method) based on ribs and ventral areas.

me obtenu pour différentes populations d'*E. cordatum* et d'*E. fenaxi* a montré qu'il existe une continuité morphologique entre les populations (Fig. 3B), continuité qui remet en question la ségrégation en deux espèces indépendantes. Au-delà de ce résultat, il est apparu que chaque population conserve néanmoins sa propre identité morphologique, et que leur distribution ne s'organise pas selon un cline géographique harmonieux, ce que confirme d'ailleurs les résultats des analyses moléculaires (Laurin *et al.* 1994).

Des analyses en cours, intégrant d'autres populations et d'autres caractères morphologiques, suggèrent que les formes australes sont plus distinctes qu'il n'apparaît sur ce phénogramme, et qu'il n'est pas possible d'interpréter la variation observée comme une succession de formes menant de *E. fenaxi* à *E. cordatum*.

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ LES PREMIERS HARPOCERATINAE

Huit espèces représentatives du début de l'histoire de la sous-famille des Harpoceratinae sont sélectionnées. Elles appartiennent aux genres *Protogrammoceras* et *Fuciniceras*. Traditionnellement, *Protogrammoceras* est défini par une aire ventrale monocarénée et des côtes sinueuses, et *Fuciniceras* par une aire ventrale tricarénée et des côtes relativement tendues. L'objectif a été tout d'abord de quantifier la morphologie des coquilles de ces ammonites, en particulier le style de tracé costal et la morphologie de l'aire ventrale, puis de proposer une histoire évolutive pour ces huit espèces (Neige & Dommergues 1995).

Les morphologies des côtes et des aires ventrales ont été respectivement caractérisées par 4 et 5

points homologues. La technique utilisée a été celle de la baseline (Bookstein 1991), qui consiste à sélectionner deux points homologues parmi l'ensemble pour définir un segment de référence. Les coordonnées de ces deux points sont ensuite ramenées par translation, rotation et homothétie à (0,0) et (0,1) dans un système de coordonnées morphologiques. Celles des autres points sont alors recalculées en tenant compte de ces trois opérations. Les vecteurs joignant les points d'un organisme à leurs homologues sur un autre organisme expriment alors la distance morphologique entre les organismes comparés. L'application de cette technique a abouti à la construction de deux espaces morphologiques (le premier pour la forme des côtes, le second pour celle de l'aire ventrale) rendant compte de la variation au sein des 8 espèces (Fig. 4). Les espèces rattachées aux deux genres se chevauchent (en particulier pour l'aire ventrale et le segment ombilical de la côte), démontrant une continuité morphologique entre les espèces appartenant aux deux genres. L'utilisation de ces caractères comme critères taxinomiques n'est donc pas univoque, et peut porter à confusion. En outre, cette analyse a permis de montrer l'existence d'une polarité morphologique, ordonnée selon la succession stratigraphique, de l'angle entre les segments ombilicaux et médians des côtes, ce qui n'avait pas été décelé par les analyses traditionnelles.

Dans un deuxième temps, cette analyse morphométrique a servi de base à l'élaboration d'une hypothèse phylétique pour ces huit espèces, fondée sur l'analyse de l'angle du segment ombilical (voir ci-dessus). Cette hypothèse s'est appuyée sur deux arguments : (1) la polarité stratigraphique de ce caractère, et (2) sa position sur la

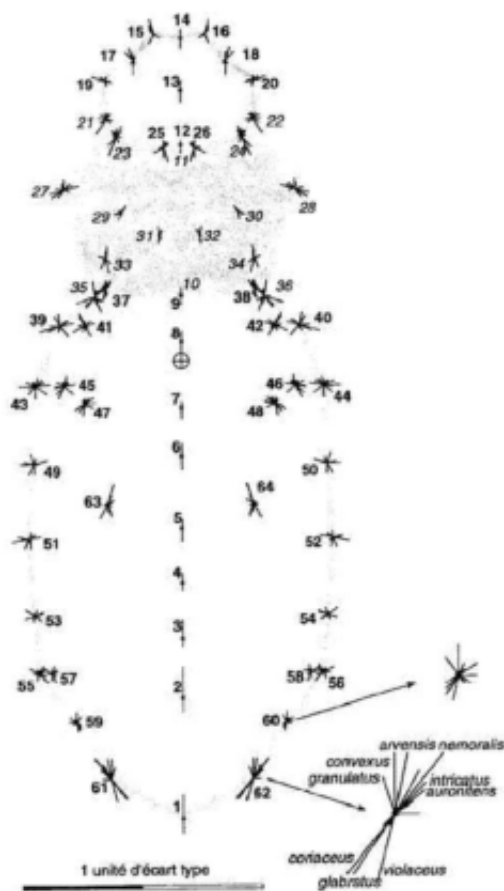


FIGURE 5 - Espace morphologique des 15 espèces du genre *Carabus* construit par la technique des champs vectoriels généralisés (GLS) (modifié d'après David, Dommergues & Magniez 1996). Morphological space of the 15 species of the genus *Carabus* constructed with GLS procedure.

coquille, éloignée de l'aire ventrale et rendant donc ce caractère indépendant des changements morphologiques qui peuvent affecter cette partie de la coquille, et qui sont probablement directement contrôlés par l'hydrodynamisme. La reconstitution phylétique proposée a démontré qu'aucun des deux genres n'est un groupe monophylétique.

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ *CARABUS*

L'objectif de cette étude était de mettre en évidence la structuration des morphologies au sein de 15

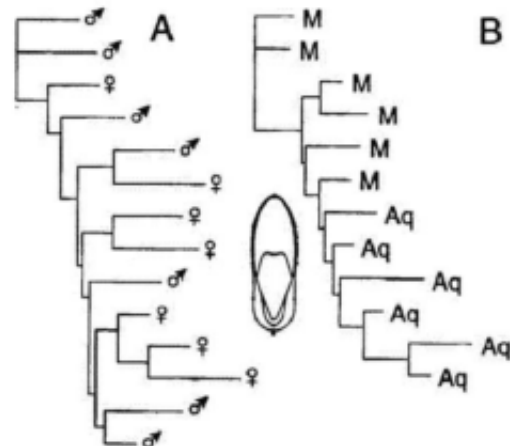


FIGURE 6 - Arbres phénétiques de différents individus de *S. officinalis*. A. Mâles et femelles. B. Individus capturés en mer (M) et individus sous-alimentés en aquarium (Aq), (d'après Neige & Boletzky, en prép). Phenetic tree of different individuals of *S. officinalis*. A. Males and females. B. Individuals captured in the sea (M) and individuals underfed and reared in aquarium (Aq).

espèces congénériques de carabes (coléoptères) du Nord-Est de la France, soumis à des conditions écologiques variables.

Chaque espèce a été décrite à partir de 64 points homologues. L'espace morphologique a été construit par la technique des champs vectoriels généralisés (GLS, Bookstein 1991). Cette approche consiste à calculer, à partir de l'ensemble des espèces à comparer, un spécimen consensuel moyen. On compare ensuite chaque espèce à ce spécimen consensuel (ici par la technique LSTRA), ce qui permet d'obtenir pour chaque point une série de vecteurs. L'ensemble des vecteurs reliant en chaque point l'individu consensuel à chacune des 15 espèces constitue une cartographie de la diversité morphologique du groupe (Fig. 5). L'analyse de la distribution angulaire des vecteurs permet d'observer la structuration de la diversité morphologique. En certains points, la dispersion angulaire quasi-aléatoire des vecteurs indique des régions morphologiquement peu contraintes (par exemple le point 60, Fig. 5). Au contraire, une dispersion angulaire resserrée selon une ou des directions préférentielles indique que la morphologie est localement contrainte (par exemple le point 62, Fig. 5).

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE CHEZ *SEPIA OFFICINALIS*

Le but de cette analyse était de mettre en évidence les ressemblances et différences morpholo-

giques de l'os de seiche (sépiole) chez *S. officinalis* en fonction de différents facteurs internes (ontogénèse, sexe) ou externes (conditions de développement et de nutrition).

Chaque sépiole a été décrite à partir de 14 points homologues. Une double analyse (plans ventraux et latéraux) a été envisagée pour obtenir la meilleure localisation possible des différences de formes.

La méthode des moindres carrés (LSTRA) a permis de construire une matrice des distances, à partir de l'ensemble des comparaisons de tous les individus pris deux à deux. Cette matrice a servi de base au calcul d'arbres phénétiques.

Les résultats ont montré : (1) l'absence de dimorphisme sexuel du sépiole (Fig. 6A) et (2) l'existence d'un dimorphisme lié aux conditions de développement (Fig. 6B) : individus capturés en mer versus individus élevés en aquarium avec un régime de sous-alimentation stricte (protocole d'élevage in Boletzky 1974).

CONCLUSIONS

Ces quelques exemples illustrent l'intérêt de la notion d'espace morphologique pour étudier la morphodiversité des organismes. D'une manière générale, ce type d'approche requiert plusieurs étapes successives.

La première est une analyse d'anatomie comparée la plus fine possible. Cette étape est essentielle puisqu'elle permet de discuter des homologues entre les caractères, mais elle n'est généralement pas suffisante puisqu'elle ne fournit que des données qualitatives, souvent difficiles à interpréter. En outre, si elle autorise une structuration de la morphodiversité à une large échelle, elle se révèle parfois peu propice à l'analyse de variations morphologiques plus ténues, notamment à l'échelle du genre, de l'espèce ou des populations.

La deuxième étape consiste à définir des paramètres quantitatifs permettant une description morphologique des organismes. Deux types ont été illustrés dans cet article (dimensions linéaires et paramètres de formes ; points homologues). La forme est alors transcrite en l'objet mathématique le plus représentatif possible.

La troisième étape consiste à construire des espaces morphologiques. C'est l'élaboration d'une véritable cartographie des formes fondée sur des techniques de traitement multivarié des descripteurs ou sur des techniques de morphométrie géométrique. Ces cartes autorisent alors une lecture directe des ressemblances et dissemblances entre les organismes. L'ajout de données extrinsèques à l'analyse (e.g. données stratigraphiques,

écologiques, ontogénétiques, biologiques) permet d'aboutir à une meilleure compréhension des variations de forme des organismes dans leur contexte spatial et temporel. En outre, la comparaison de cartes morphologiques, établies à partir de différents caractères pris sur les mêmes individus, permet de comprendre la structuration des morphologies : agencement des différents caractères les uns par rapport aux autres, et surtout raisons de cet agencement.

Enfin, la notion d'espace morphologique amène également une structuration de notre démarche analytique et devrait permettre des analyses plus fiables de la morphodiversité et de son interprétation en termes évolutifs ou adaptatifs.

Remerciements - Cet article est une contribution au thème "Signal morphologique de l'évolution" de l'UMR CNRS 5561 "Paléontologie analytique et Géologie sédimentaire".

RÉFÉRENCES

- BOLETZKY S.V. 1974 - Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **99** (4) : 667-673.
- BOOKSTEIN F.L. 1991 - *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. 435 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- BOOKSTEIN F.L., CHERNOFF B., HUMPHRIES J.M., SMITH G.R. & STRAUSS R.E. 1985 - *Morphometrics in evolutionary biology*. 277 p., The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Ann Arbor.
- DAVID B. & LAURIN B. 1991 - Modèles morphométriques en paléontologie évolutive. *Geobios*, **M.S. 13** : 91-96.
- DAVID B. & LAURIN B. 1992 - Procrustes : an interactive program for shape analyses using landmarks. Version 2.0. *Paléontologie Analytique publisher*.
- DAVID B. & LAURIN B. 1996 - Morphometrics and cladistics : measuring phylogeny in the sea urchin *Echinocardium*. *Evolution*, **50** (1) : 348-359.
- DAVID B., DOMMERGUES J.-L. & MAGNIEZ-JANNIN F. 1996 - Exploration d'un espace morphologique. Les carabes (Coleoptera) du Nord-Est de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la vie*, **319** : 835-842.
- DOMMERGUES J.-L., LAURIN B. & MEISTER C. 1996 - Evolution of ammonoid morphospace during the early Jurassic radiations. *Paleobiology*, **22** (2) : 215-236.
- FELSENSTEIN J. 1990 - PHYLIP (Phylogeny inferences package), version 3.3. *University of Washington*.
- LAURIN B., DAVID B., FERAL J.P. & DERELLE E. 1994 - Polytypism in the spatangoid sea urchin *Echinocardium* : a morphological vs molecular approach. In DAVID B., GUILLE A., FERAL J.P. & ROUX M. (eds.) : *Echinoderms through time*. Balkema : 739-745.
- MARCUS L.F. 1990 - Traditional morphometrics. In ROHLF F.J. & BOOKSTEIN F.L. (eds.), *Proceedings of the*

- Michigan Morphometrics Workshop*. The University of the Michigan Museum of Zoology, S.P. 2 : 77-122.
- NEIGE P. & DOMMERGUES J.-L. 1995 - Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **196** (3) : 411-438.
- SAUNDERS W.B. & SWAN A.R.H. 1984 - Morphology and morphologic diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. *Paleobiology*, **10** (2) : 195-228.
- SNEATH P.H.A. 1967 - Trend-surface analysis of transformation grids. *Journal of Zoology*, **151** : 65-122.
- THOMPSON D'A.W. 1917 - *On Growth and Form*. 793 p., Cambridge University Press, Cambridge.
- P. NEIGE, J. CHALINE, T. CHONE, F. COURANT, B. DAVID, J.-L. DOMMERGUES, B. LAURIN, C. MADON, F. MAGNIEZ-JANNIN, D. MARCHAND & J. THIERRY**
 Centre des Sciences de la Terre
 UMR CNRS 5561
 Université de Bourgogne
 6 bd. Gabriel
 F - 21000 Dijon

IV – Résultats

Je présente ici les résultats acquis depuis mon recrutement (septembre 1997). Ces résultats s'appuient principalement sur les publications déjà parues. Pour alléger la lecture et éviter des redondances inutiles, j'ai choisi de reproduire les publications les plus importantes *in extenso*. Dans ces cas, seuls des rappels très brefs sont ajoutés dans ce mémoire. Des paragraphes encadrés sont ajoutés après certains résultats. Ils correspondent à des perspectives et sont développés dans la partie V qui suit. Cette présentation m'est apparue intéressante pour montrer les continuités (ou les ruptures) entre les travaux déjà réalisés et les perspectives de recherches développées dans le cadre de cette HDR.

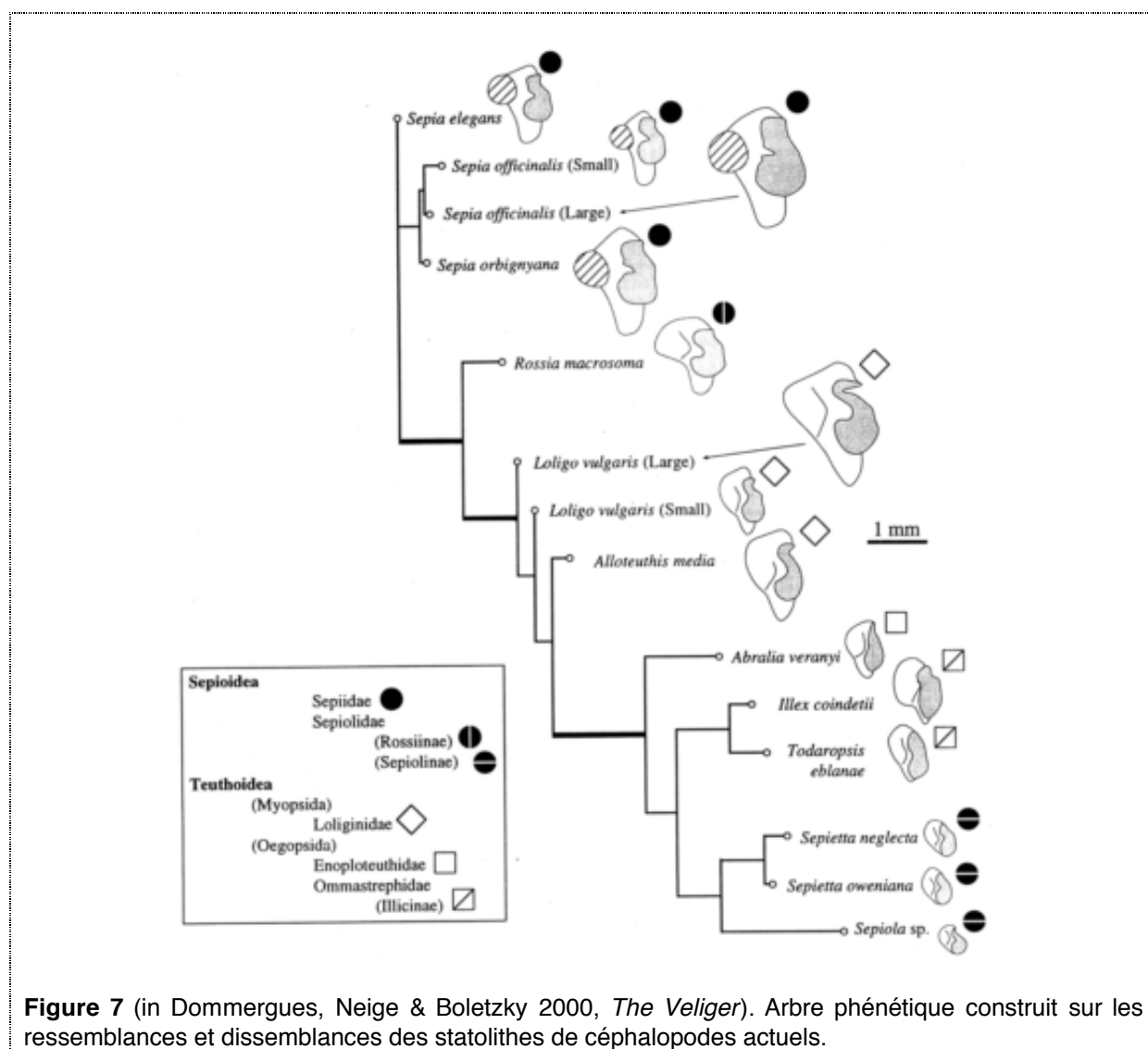
A. Ontogenèse et processus hétérochroniques

L'ontogenèse de la coquille des ammonites est maintenant bien connue depuis les stades embryonnaires jusqu'aux stades adultes (*e.g.* Landman *et al.* 1996, Neige 1997). Pourtant il n'existe que très peu d'analyses de la variabilité intraspécifique des structures embryonnaires. Pour pallier cette absence de données et pour tester l'effet de la variabilité embryonnaire sur la croissance post-embryonnaire, j'ai développé des recherches en collaboration avec Isabelle Rouget dans le cadre de son DEA (DEA Pal & Sed, Université de Bourgogne). Isabelle a ainsi démontré qu'il existe en fait une très grande variabilité dans la taille des structures embryonnaires chez les ammonites, ce qui n'était pas (ou peu) envisagé jusque-là [voir page 13, Rouget & Neige 2001, *Palaeontology*, et voir une étude similaire récente sur des ammonites du Crétacé (Tanabe *et al.* 2003)]. Cette variabilité pourrait présenter des effets importants sur la suite de la croissance.

La reconnaissance de processus hétérochroniques ont connu un fort développement en paléontologie dans les années 1970 et 1980 (*e.g.* Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, Dommergues *et al.* 1986, McNamara 1986, 1995, McKinney *et al.* 1990). A l'échelle macroévolutive, les processus hétérochroniques ont des effets particulièrement visibles (1) lorsqu'ils agissent dans la durée (péramorphoclines ou paedomorphoclines), modifiant alors durablement l'aspect morphologique des organismes au cours des temps géologiques, (2) lorsqu'ils conduisent à la sélection de formes «juvéniles» permettant un renouveau morphologique, ou encore (3) lorsqu'ils conduisent à l'expression d'innovations morphologiques.

Dans mes travaux, l'effet des processus hétérochroniques a été envisagé à la fois chez des ammonites et chez des coléoïdés actuels. Pour les ammonites, il s'agissait de comprendre les processus conduisant à l'expression d'une morphologie extrême (enroulement scaphitomorphe) associée à une très petite taille des individus (phragmocone adulte moyen de 9,5 mm avec un minimum à 4,5 mm) chez des ammonites de l'Oxfordien (Jurassique supérieur). Une progenèse complexe (*sensu* Landman *et al.* 1991) pourrait expliquer le pattern observé : réduction de taille et troncation du développement associé à l'apparition de caractères adultes nouveaux (*e.g.* l'enroulement scaphitomorphe) [voir page 15 : Neige, Marchand, Rossi & Lance 1997, *C. R. Acad. Sci. Paris*].

L'analyse sur les coléoidés a été menée en collaboration avec Sigurd von Boletzky (DR CNRS, Banyuls-sur-Mer) et Jean-Louis Dommergues (DR CNRS, Dijon). Nous avons observé une dissociation morphologique des statolithes chez les sépioles (Sepiolidae, Fig. 7) associée à une convergence morphologique entre certaines sépioles (Fig. 7 Sepiolinae) et des calmars (Fig. 7 Teuthoidea). Sans véritablement pouvoir expliquer cette dissociation, nous avons envisagé l'existence d'une relation entre la taille des statolithes et leur différenciation morphologique. Ainsi, une pedomorphose agissant sur les statolithes conduirait pour ce caractère à un « mimétisme » morphologique pour des groupes phylétiques distincts, alors qu'une pérarmorphose conduirait à une différenciation morphologique au sein d'un groupe monophylétique [voir page 9 Dommergues, Neige & Boletzky 2000, *The Veliger*].



La dissociation morphologique des sépioles a également été observée lors de l'analyse des becs [voir page 1 Neige & Dommergues 2002, *Abhandlungen der geologischen bundesanstalt*] ces dernières ont des becs supérieurs proches de ceux des seiches, et des becs inférieurs proches de ceux des calmars (Fig. 8). Là encore les résultats désignent le caractère singulier de ces céphalopodes montrant globalement une taille plus petite que les autres groupes.

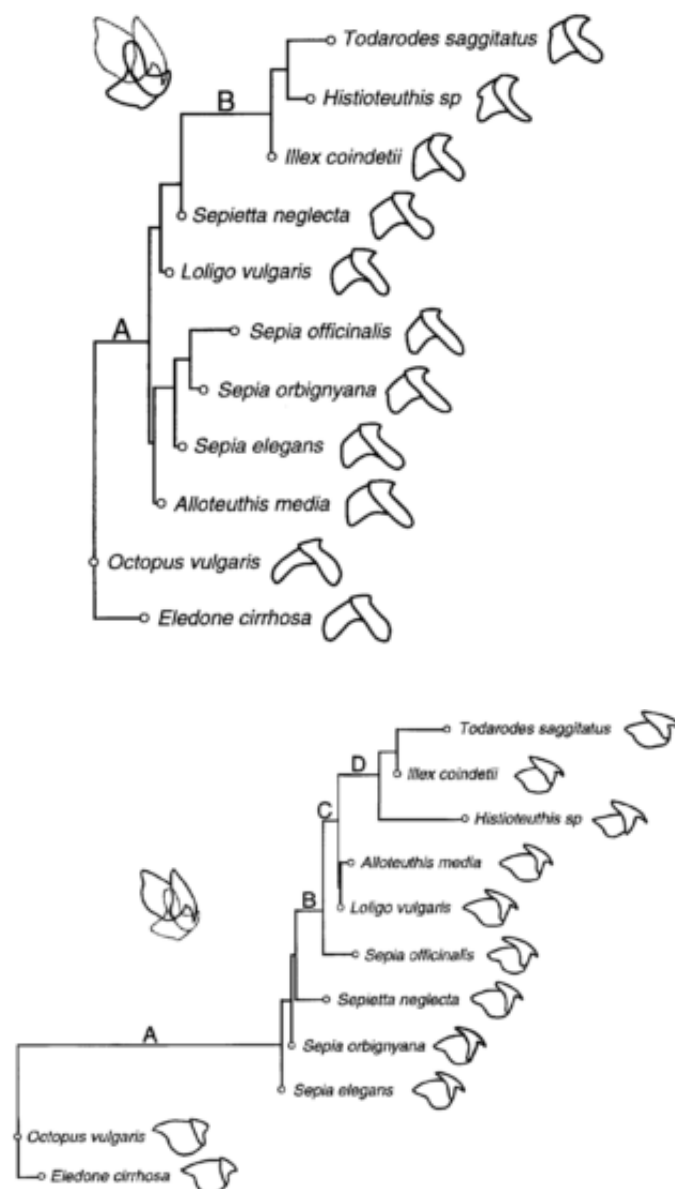


Figure 8 (in Neige & Dommergues 2002, *Abhandlungen der geologischen bundesanstalt*). Arbres phénétiques des becs supérieurs (en bas) et inférieurs (en haut) chez des coléoidés actuels de méditerranée.

En résumé –

- la variabilité intraspécifique embryonnaire des ammonites a été largement sous estimée dans la littérature. Les conséquences de cette variabilité sur la croissance post-embryonnaire sont à évaluer
- les processus hétérochroniques de type pédomorphique conduisent chez les céphalopodes à des morphologies qui ne sont pas de simples répliques juvéniles des ancêtres, mais qui possèdent leur propres associations de caractères.

En perspective –

- **l'étude de l'ontogenèse trouve actuellement un renouveau pour identifier la cause du pattern de décroissance (ou de stagnation) de la disparité des clades au cours des temps géologiques, pattern le plus souvent observé dans les données paléontologiques. Deux hypothèses sont avancées : (1) la décroissance des niches écologiques disponibles au cours des temps géologiques (e.g. Valentine 1995) et (2) l'augmentation des contraintes de construction des organismes au cours des temps géologiques (e.g. Gould 1991).**
- **un test possible consiste à étudier la dynamique ontogénétique de la disparité morphologique (voir Ciampaglio 2002, Eble 2003, Zelditch *et al.* 2003 pour des exemples), notamment avant et après des crises majeures.**

B. Les biais en macroévolution

Il existe des fortes présomptions pour affirmer que les données macroévolutives sont biaisées (par exemple par le nombre d'auteurs qui étudient tel ou tel taxon, ou par les conditions de fossilisation de tel ou tel milieu, voir II. Problématique). Quiconque ayant étudié des bases de données à large échelle devrait admettre que ces présomptions sont fondées. Par contre, la question essentielle, maintenant de plus en plus étudiée (e.g. Benton, 1999, Foote & Sepkoski, 1999, Jablonski *et al.* 2003), semble être la suivante : ces biais influencent-ils significativement les patterns observés de fluctuation de la biodiversité ?

La première analyse des biais agissant à l'échelle macroévolutive a été menée en collaboration avec Serge Elmi (Université Lyon 1) et Louis Rulleau (chercheur libre). Elle concerne le renouvellement faunique important observé vers la limite Jurassique inférieur/Jurassique moyen (limite Toarcien/Aalénien). Si l'on se réfère aux listes taxinomiques des ammonites (voir par exemple O'Dogherty *et al.* 2000), on pourra établir que ce renouvellement s'exprime à l'échelle des espèces, des genres (e.g. extinction de *Pleydellia*, apparition de *Leioceras*) et plus discrètement à l'échelle des familles. Il sous-entend l'existence d'une crise à la fin du Jurassique inférieur et d'une radiation au début du Jurassique moyen. Nous avons testé l'existence de cette crise en faisant l'analyse de la disparité morphologique au passage Jurassique inférieur/Jurassique moyen [voir page 99 Neige, Elmi & Rulleau 2001, *Bull. Soc. Géol. France*]. Les résultats indiquent que cette limite ne s'inscrit pas dans une crise en termes d'expression morphologique, mais qu'elle s'inscrit au contraire dans un événement de grande ampleur caractérisé par un accroissement important et progressif de la disparité morphologique. Même si ces deux résultats ne sont pas incompatibles (une crise de la diversité n'est pas nécessairement accompagnée d'une crise de la disparité), dans ce cas précis, il est clair que cet antagonisme pose la question de la validité des événements reconnus à travers une taxinomie éclectique, comprenant de nombreux groupes paraphylétiques.

Un deuxième test a concerné l'effet des biais liés à l'histoire de l'étude taxinomique et morphologique des clades. J'ai proposé, en co-encadrement avec Isabelle Rouget, un sujet de DEA (DEA GEE – Université de Bourgogne), réalisé sur des ammonites du Toarcien (Hildoceratinae) par Elise Nardin, et soutenu en juin 2003. Il ressort que la disparité est plus

rapidement appréhendée que la diversité au cours de l'histoire de l'étude des clades □ par exemple en 1915 (après environ 130 ans d'études), l'espace morphologique connu aujourd'hui est déjà connu à 80% alors que seulement 40% des espèces valides reconnues aujourd'hui sont nommées. Ce déphasage indique que les paramètres de disparité sont biaisés pendant un temps plus court que la richesse spécifique (Fig. 9).

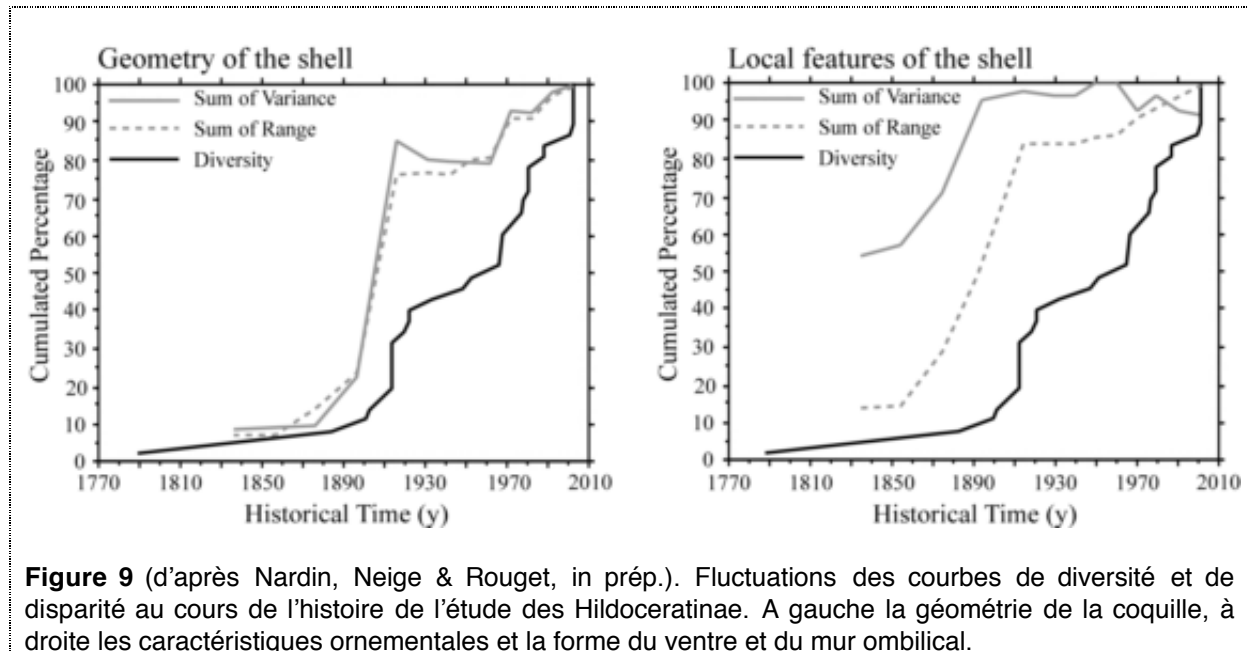


Figure 9 (d'après Nardin, Neige & Rouget, in prép.). Fluctuations des courbes de diversité et de disparité au cours de l'histoire de l'étude des Hildoceratinae. A gauche la géométrie de la coquille, à droite les caractéristiques ornementales et la forme du ventre et du mur ombilical.

En résumé –

- les renouvellements fauniques établis sur la métrique taxinomique ne correspondent pas nécessairement à des renouvellements morphologiques. Les premiers pourraient être de purs artéfacts liés à la nature de la taxinomie chez les ammonites □
- les biais liés à l'effort d'échantillonnage perdurent plus longtemps sur le signal de diversité que sur celui de disparité au fur et à mesure de l'accroissement de connaissance □

En perspectives –

- un travail de recherches axé sur l'effet de la localisation géographique des recherches sur notre lecture de la biodiversité des ammonites et des seiches sera développé en perspectives □
- une comparaison des usages taxinomiques (taux d'invalidation et de revalidation d'espèces) entre paléontologistes et néontologistes sera menée □
- enfin un autre axe de recherche sera développé sur les contraintes des régimes de fossilisation (rôle des biais géologiques).

C. Dynamique macroévolutive

L'histoire de la biodiversité est parsemée d'événements. A côté du flux d'extinctions et de spéciations permanents, il existe des événements bien marqués comme les extinctions en masse et les phases de radiations majeures. Comme le souligne entre autres Jablonski (1999), le couple extinction/radiation peut être vu comme une expérimentation naturelle. Les modifications environnementales provoquent une crise (une extinction massive) qui est suivie d'une radiation à la faveur de la «place» laissée vacante par l'extinction qui la précède.

L'ensemble de ces phénomènes (*e.g.* extinctions, spéciations, radiations), qu'ils soient brusques ou pas, provoquent des fluctuations de la biodiversité visible à l'échelle macroévolutive, et sont donc contraints par différents facteurs extrinsèques (*e.g.* environnementaux, climatiques) et intrinsèques (*e.g.* dynamique de reproduction, capacités migratoires). Les étudier offre donc la possibilité de tester l'existence de patterns récurrents de fluctuation de la biodiversité, et ainsi de mieux comprendre la dynamique macroévolutive.

J'ai mené des travaux abordant différents aspects des fluctuations de la biodiversité et à différentes échelles de temps et d'espace. J'ai choisi de présenter ci-après mes résultats en trois parties (1) radiations et crises, (2) pattern macroévolutif et environnement et (3) pattern macroévolutif et géographie. Ce découpage est nécessairement en partie superficiel (nombres d'analyses présentées ci-après pourraient entrer dans chacune des trois catégories), mais il permet de dégager les principaux résultats.

1. Radiations et crises

L'analyse des radiations s'est basée sur deux exemples. Le premier concerne la radiation des *Cardioceratidae* (Bajocien supérieur au Callovien, Jurassique moyen) qui se déroule dans le bassin arctique en quasi-absence de compétition avec d'autres ammonites. Cette radiation est donc analogue à celles se déroulant suite à une crise les organismes peuvent coloniser des niches écologiques vacantes.

Cette étude a été menée dans le cadre du DEA de Nicolas Navarro, co-encadré avec Didier Marchand. Les résultats montrent que la disparité morphologique du groupe augmente d'abord progressivement pour ensuite atteindre un plateau. Les phases d'augmentation de la disparité peuvent être reliées (1) à des transgressions fauniques (des représentants du clade atteignent la plate-forme russe et nord-ouest européenne et subissent une diversification morphologique) et (2) à une diversification morphologique *in situ* (dans l'aire de répartition initiale du groupe) interprétée par les auteurs comme une marque de dimorphisme sexuel. Des phases de diminution ou de modification de la disparité peuvent être liées à l'arrivée d'ammonites nouvelles dans l'aire de répartition géographique des *Cardioceratidae*. Cette analyse montre ainsi clairement que les modalités de radiation d'un clade sont particulièrement liées aux fluctuations du contexte géographique dans lequel il évolue.

Le deuxième exemple de radiation concerne le groupe des *Hammatocerataceae*. Ces ammonites du Jurassique moyen ont des représentants dès la fin du Jurassique inférieur (Toarcien) et présentent une remarquable phase de diversification à la limite Aalénien/Bajocien mais également pendant le Bajocien et le Bathonien (la diversification est reconnue à travers les taxons d'ordre supérieur, voir House 1989). Ce groupe est en fait

paraphylétique, puisqu'il semble donner l'ensemble des Ammonitina post-aaléniennes, classées sous d'autres noms (voir ci-après □ D. Phylogénie). La particularité de la radiation est de se dérouler dans un contexte global ne montrant pas de crise majeure. Ces travaux ont été menés en grande partie en collaboration avec des étudiants de troisième cycle □

1. Frédéric Gaudry (DEA GEE, co-encadré avec Serge Elmi, Université Lyon 1) □
2. Sébastien Moyne (doctorat, co-encadré avec D. Marchand).

Nous avons testé les aspects taxinomiques, morphologiques et phylogénétiques (voir ci-après □ D. Phylogénie) de cette diversification. La composante morphologique n'a été pour l'instant abordée que pour le début de l'histoire du groupe (DEA de Frédéric Gaudry, voir les résultats ci-après et voir □ 3. Patterns macroévolutifs et géographie). La suite est en cours d'étude par Sébastien Moyne dans le cadre de sa thèse.

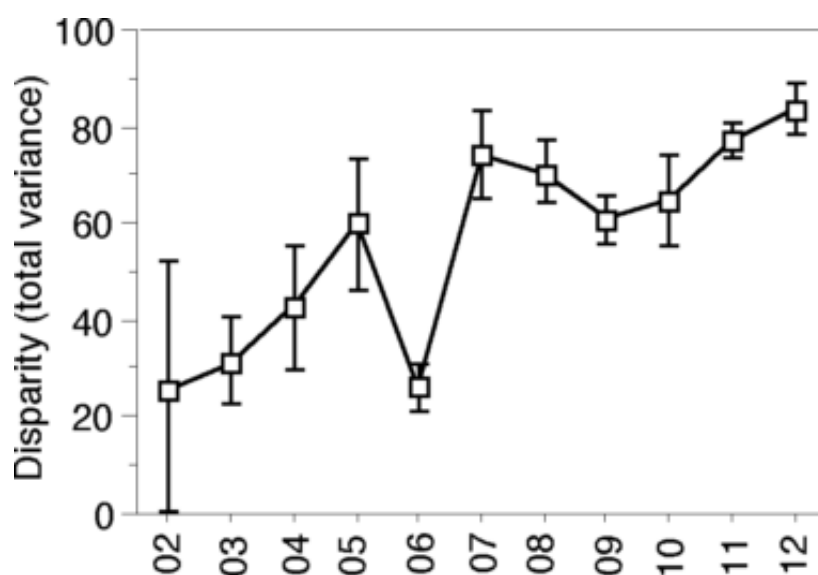


Figure 10 (d'après Gaudry, Neige & Elmi, *in prép.*). Disparité morphologique (somme des variances) des Hammatocerataceae au cours du temps (02 à 07 □ Toarcien, 08 à 11 □ Aalénien, 12 □ Bajocien). La baisse observée dans la zone 06 (zone à Pseudoradosa) est un événement qui affecte l'ensemble des ammonites (voir Neige *et al.* 2001).

Les résultats préliminaires (pour le début de la radiation, avant la phase de diversification majeure de l'Aalénien supérieur) indiquent que la disparité morphologique présente un pattern associant (1) une phase d'augmentation (diversification morphologique) intense et rapide jusqu'à la fin du Toarcien (avec cependant un événement de nette décroissance un peu avant), suivie (2) d'une phase de plateau pendant l'Aalénien (Fig. 10). La comparaison avec la composante taxinomique (diversité spécifique) montre clairement que cette dernière n'augmente pas aussi rapidement (elle n'atteint son premier pic de diversité qu'au milieu de l'Aalénien, soit avec environ 4 millions d'années de retard). La prise en compte des descendants du groupe dans l'analyse devrait préciser si ce plateau constitue déjà le maximum de disparité (donc atteint avant la radiation taxinomique majeure de la fin de l'Aalénien) ou seulement une phase de transition.

En parallèle aux analyses morphologiques et taxinomiques, j'ai développé en collaboration avec Jean-Louis Dommergues (DR CNRS, Dijon) et Sophie Montuire (MCF EPHE, Dijon) une analyse des fluctuations temporelles de la taille des ammonites. L'exemple s'appuie sur la radiation des ammonites suite à la crise Trias/Jurassique [voir page 107 Dommergues, Montuire & Neige 2002, *Paleobiology*]. Cette radiation est caractérisée par une récupération spectaculaire de la disparité morphologique (Dommergues *et al.* 1996). Nous avons suivi les variations de la taille des coquilles tout au long du Jurassique inférieur, soit sur environ 28 millions d'années. La taille moyenne des ammonites par biozone fluctue tout au long des 22 biozones étudiées, sans pouvoir être reliée à une tendance particulière (*e.g.* il n'y a pas de «*bi de Cope*»). Par contre, le début de la radiation (environ 5 millions d'années) est caractérisé par une augmentation particulièrement marquée de la disparité des tailles (Fig. 11). Nous avons interprété cette tendance comme l'expression de la colonisation de nouvelles niches écologiques (en particulier sur les mers épicontinentales) laissées libres suite à la crise de la fin du Trias. Cette augmentation de la disparité semble correspondre à une radiation phylétique puisque toutes les ammonites du Jurassique basal dérivent d'un petit groupe d'espèces homogènes et de taille moyenne. Dans de telles conditions (peu d'espèces initiales de tailles moyennes et disponibilité de niches écologiques), la tendance à l'accroissement de la disparité des tailles peut être comprise comme un système passif : la disparité des tailles augmente parce que les changements de taille sont possibles dans deux directions (plus petit et plus grand) par rapport à la taille moyenne des espèces initiales, sans l'intervention de contraintes environnementales.

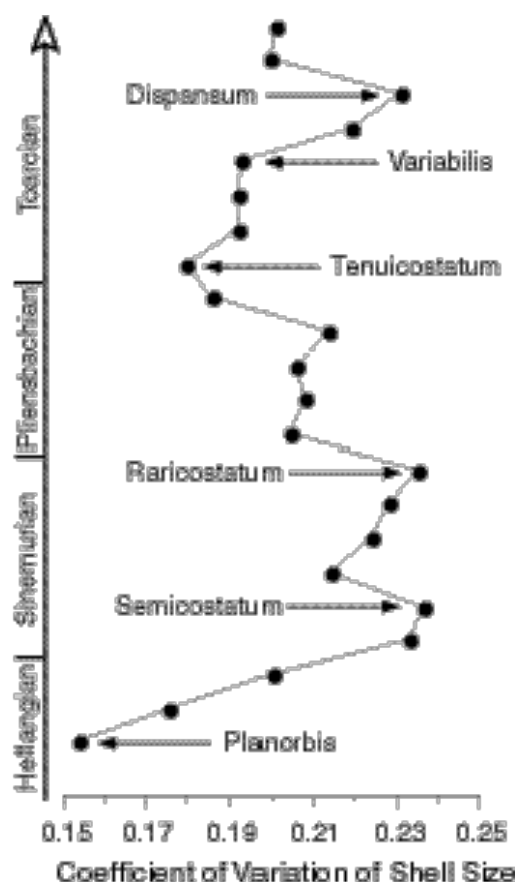


Figure 11 (in Dommergues, Montuire & Neige 2002, *Paleobiology*). Coefficient de variation de la taille des coquilles d'ammonites au cours du Jurassique inférieur.

2. Pattern macroévolutif et environnement

Trois exemples sur les ammonites ont été explorés. Le premier a consisté à tester le rôle des variations eustatiques chez des ammonites du Callovien (Jurassique moyen) dans un contexte transgressif et sur une durée de 2 millions d'années [voir page 19 Neige, Marchand & Bonnot 1997, *Geological Magazine*]. Pour minimiser les biais taxinomiques sur le signal de biodiversité, nous avons quantifié un signal morphologique par un échantillonnage représentatif des prélèvements sur le terrain (ainsi l'effectif de chaque espèce dans l'analyse est directement contraint par sa proportion d'individus récoltés sur le terrain). Les résultats montrent que les variations eustatiques influencent le type de morphologie dominante (serpenticône *versus* oxycone), mais n'influence que très peu l'étendue des formes vivant dans le milieu (les formes serpenticônes et oxycones sont toujours présentes quel que soit le contexte eustatique).

Un deuxième exemple [Lachkar, Dommergues, Meister, Neige, Izart & Lang 1998, *Geobios*] a permis l'exploration des relations entre les morphologies d'ammonites et le taux d'argilosité des séries du Sinémurien supérieur du Jebel-Bou-Hamid (Haut-Atlas Central, Maroc). Les résultats montrent un parallélisme entre le pôle morphologique dominant et l'argilosité : morphologies sphaerocônes et oxycônes dominantes en période de forte argilosité, morphologies platycônes en période d'argilosité modérée, suggérant là encore une relation entre les morphologies dominantes chez les ammonites et le contexte environnemental.

Le rôle des variations eustatiques a également été envisagé lors de l'analyse des tailles des ammonites à une échelle et un pas de temps plus grand (28 millions d'années, à l'échelle de la biozone) dans le contexte de la radiation des ammonites suite à la crise Trias/Jurassique [voir ci-avant et voir page 07 Dommergues, Montuire & Neige 2002, *Paleobiology*]. Les résultats montrent l'absence de parallélisme entre la taille moyenne ou la variabilité de taille des ammonites et le signal eustatique.

3. Pattern macroévolutif et géographie

Depuis de nombreuses années, biologistes et paléontologues ont montré l'existence d'une structuration géographique à grande échelle de distribution de la biodiversité (*e.g. hotspots, coldspots*, gradients latitudinaux). Ces patterns sont maintenant de mieux en mieux connus que ce soit dans le domaine marin ou sur le continent, mais trouver les mécanismes qui les ont façonnés reste un problème largement non résolu (Gaston 2000, Gaston & Blackburn 2000). La très grande majorité de ces travaux est basée sur l'analyse des distributions de taxons (en général des espèces) dans l'espace, mais il existe peu d'exemples traitant spécifiquement de la structuration morphologique. Mes travaux dans ce domaine ont été menés à la fois sur des ammonites et des coléoidés (seiches), et en se focalisant principalement sur la composante morphologique de la biodiversité.

Une analyse spatiale de la disparité morphologique, a été menée sur les seiches actuelles (Sepiidae) [voir page 23 Neige 2003, *Journal of Biogeography*]. Après avoir établi une liste d'espèces considérées valides, j'ai effectué une compilation des distributions géographiques à partir de la bibliographie (dont la synthèse récente sur la biogéographie des céphalopodes actuels Voss *et al.* 1998). Pour chaque zone biogéographique (Fig. 12), j'ai calculé deux paramètres de biodiversité : la diversité spécifique et la disparité morphologique du sépion.

Ces deux paramètres ont alors été analysés indépendamment puis confrontés. Les résultats montrent (1) l'absence de gradients latitudinaux et longitudinaux, que ce soit pour la diversité ou la disparité (tests de pentes des régressions linéaires avec correction de Bonferroni), (2) la présence de *hotspots* différents pour les composantes taxinomiques et morphologiques et (3) l'absence de corrélation entre les deux métriques. Deux zones géographiques présentent des patterns particuliers □ (1) le pourtour Sud-africain, toujours caractérisé par une forte disparité morphologique, quelle que soit la diversité taxinomique, et (2) la zone est-indienne toujours caractérisée par une forte diversité mais associée à une disparité morphologique relativement faible (Fig. 13). A titre d'hypothèse, je suggère que ces deux patterns résultent de processus de vicariance et de dispersion □

1. la fermeture de la Téthys occidentale à la fin de l'Eocène provoque une modification drastique des voies de migration possible pour les seiches (par la fermeture du corridor méditerranéen). Ceci aurait pu produire deux ensembles d'espèces phylogénétiquement distincts □ l'un en Europe et le long des côtes Ouest africaines et l'autre dans l'Océan Indien. Le mixage de ces deux ensembles pourrait provoquer le pattern observé en Afrique du Sud □
2. un centre d'origine dans la zone est-indienne.

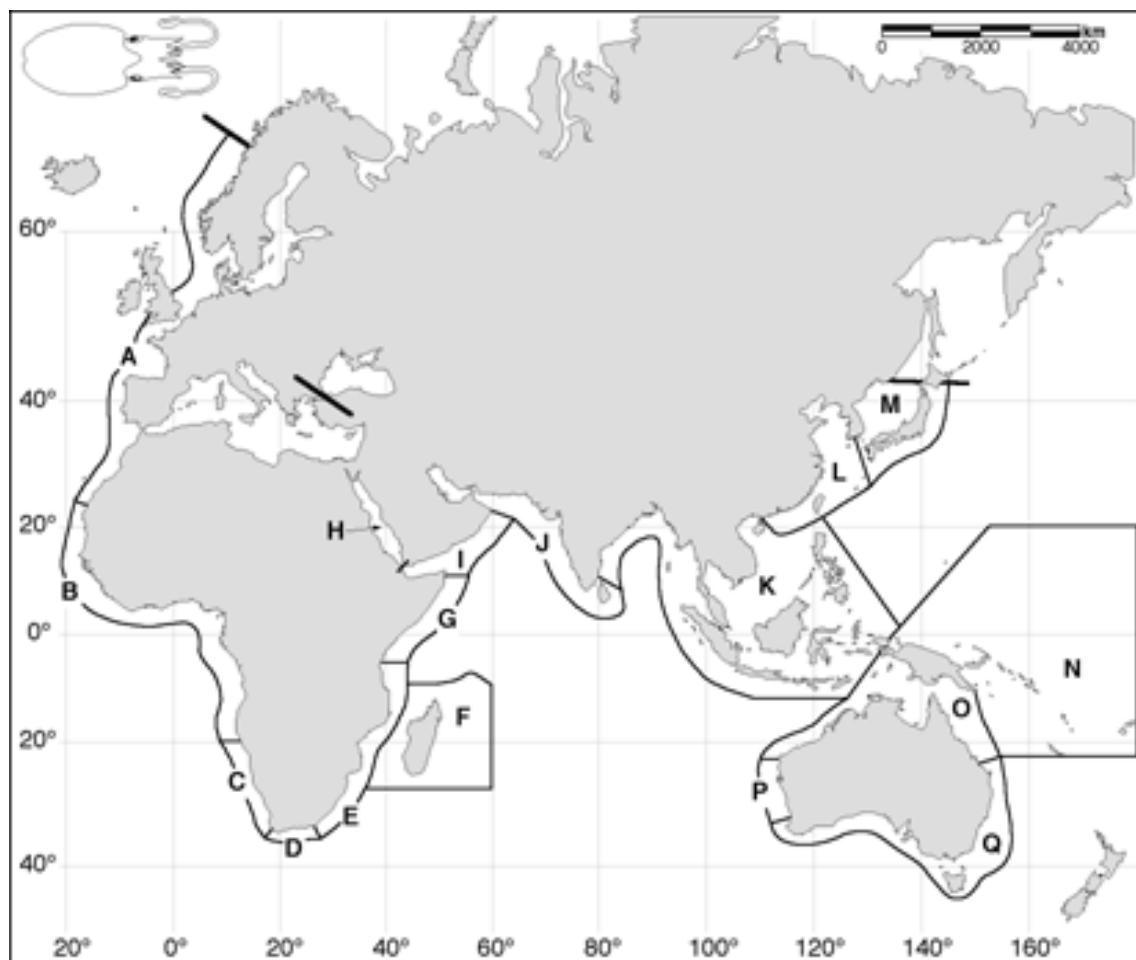


Figure 12 (in Neige 2003, *Journal of Biogeography*). Distribution géographique des Sepiidae et unités biogéographiques sélectionnées (A à N).

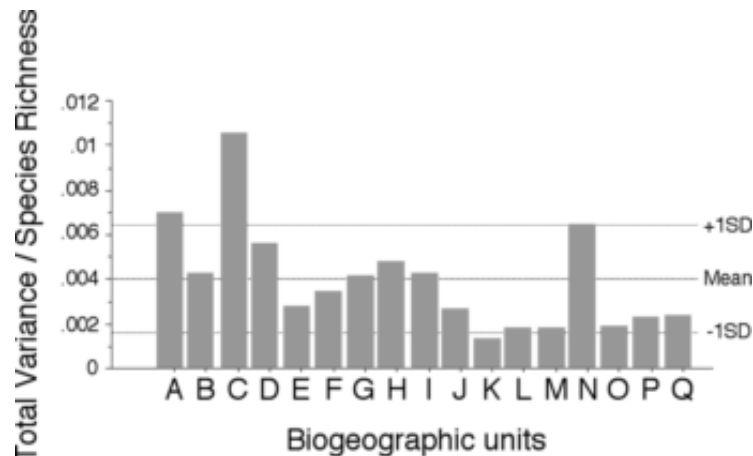


Figure 13 (in Neige 2003, *Journal of Biogeography*). Valeurs du ratio disparité/diversité par unité biogéographique (voir Fig. 12).

Le pattern de distribution géographique des faunes d'ammonites au cours du temps a été analysé à partir de deux exemples tirés de la radiation majeure des Hammatocerataceae (voir ci-avant)□

1. l'un se focalise sur le début de la radiation au Jurassique inférieur et moyen, pour retracer l'histoire de sa dispersion (pendant environ 13 millions d'années). Ce travail a été l'objet du DEA de Frédéric Gaudry□
2. l'autre traite l'ensemble du groupe au Jurassique moyen (de la fin de l'Aalénien à la fin du Bathonien, soit environ 15 millions d'années) pour dégager des ressemblances et dissemblances entre les différentes zones paléogéographiques et explorer la dynamique spatio-temporelle de diversification taxinomique. Ce travail fait partie intégrante de la thèse de Sébastien Moyne, et est mené en collaboration avec Jacques Thierry (Pr, Dijon).

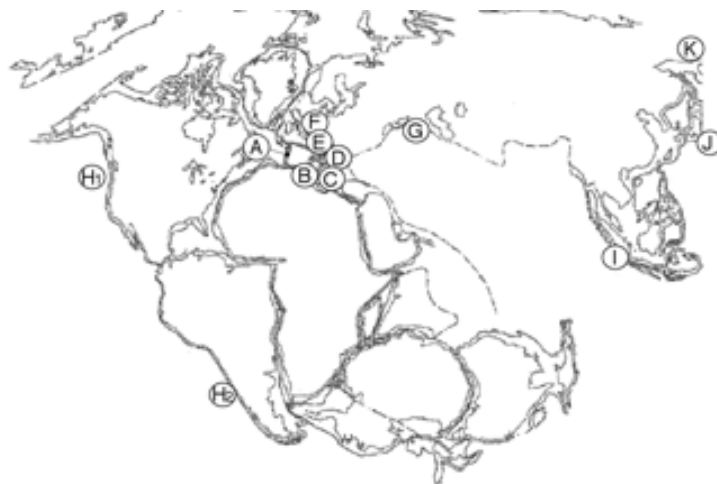


Figure 14 (d'après Gaudry, Neige & Elmi, *in prep.*). Carte paléogéographique (Jurassique inférieur, d'après Owen 1983) et unités paléogéographiques sélectionnées (A à K).

Dans les premières étapes de l'histoire du groupe différents patterns de fluctuations de la disparité existent selon l'unité paléogéographique analysée (Fig. 14, 15). Les principaux patterns sont (1) phase précoce d'augmentation de la disparité avec ou sans crise pendant la zone à *Pseudoradiosa* (Fig. 15 — respectivement *South of the N-W european platform* et *North Iran*), suivie d'une phase de plateau, (2) phase d'augmentation unique et progressive de la disparité (Fig. 15 — *Apennins, center of Italy*) ou encore (3) pattern discontinu (Fig. 15 — *East Pacific*) probablement lié à des lacunes d'enregistrement. Ces patterns sont générés en particulier par des phases d'immigrations différentes (en termes de taxons et d'âges) mais également par le devenir *in situ* des faunes et montrent donc — là encore — l'importance de la structuration géographique dans l'histoire initiale du groupe.

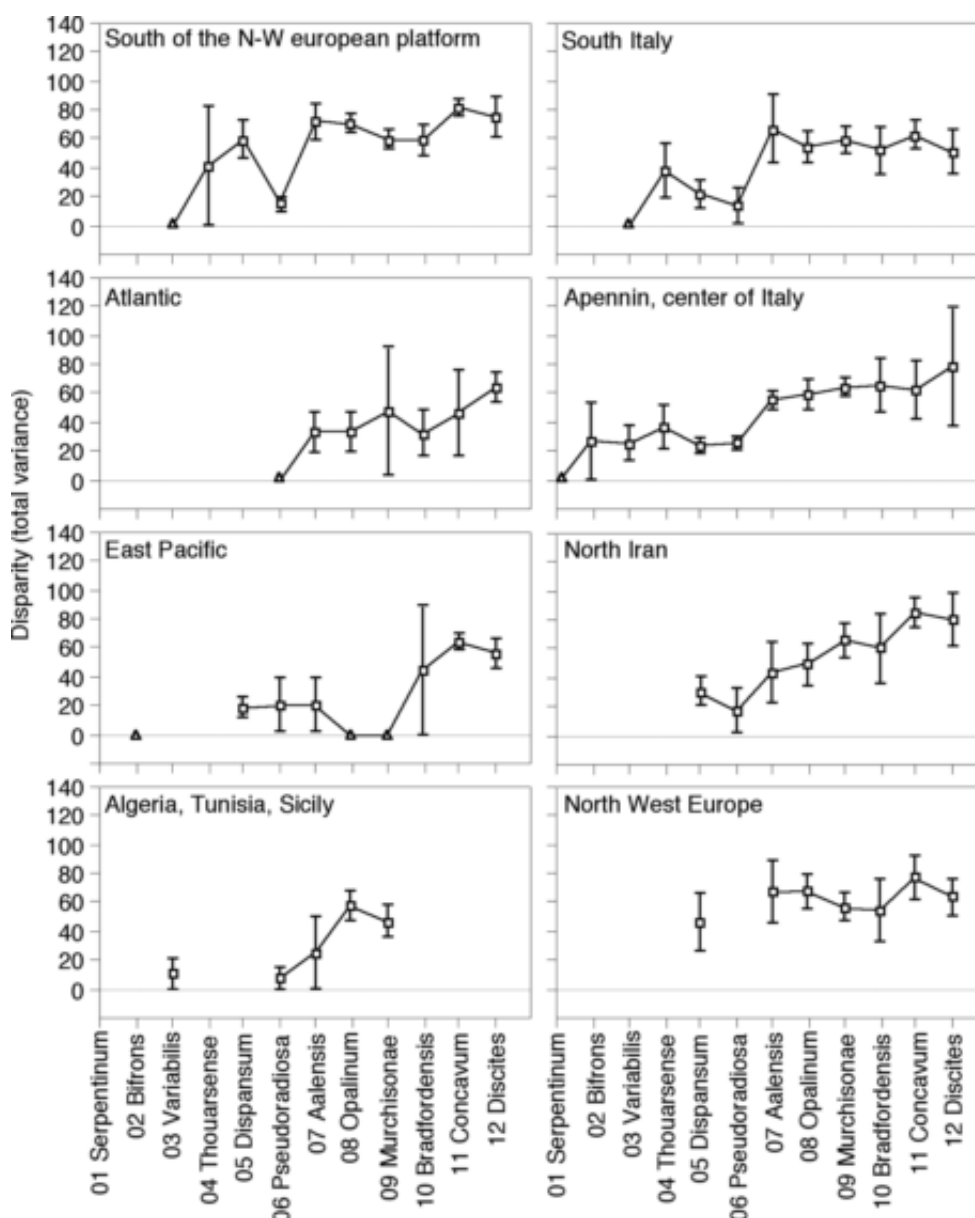


Figure 15 (d'après Gaudry, Neige & Elmi, *in prép.*). Disparité morphologique au cours du temps pour 8 zones paléogéographiques. Les triangles indiquent la présence d'un seul morphotype d'ammonite (la disparité est nulle car la variance est nulle). L'absence de figuré indique l'absence d'ammonites dans le registre fossile (la disparité est nulle par absence de données).

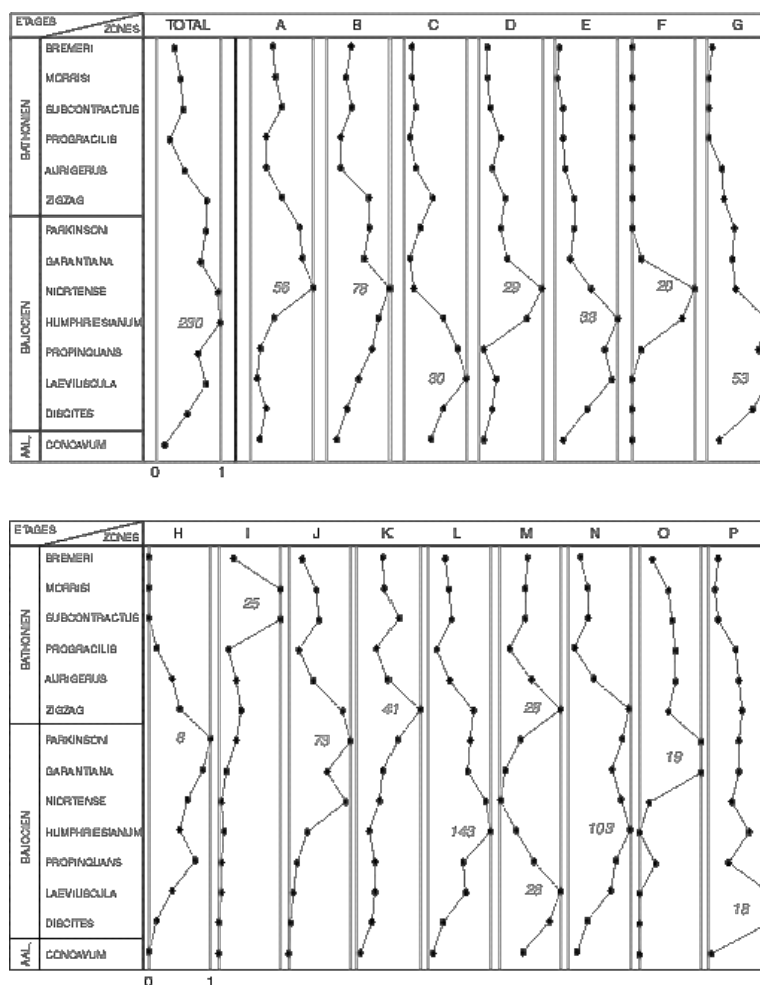


Figure 16 (d'après Moyne, Neige, Marchand & Thierry, *Bull. soc. géol. France*, sous presse). Variations de la biodiversité totale au cours du temps pour chaque province paléogéographique. Pour chaque province les valeurs sont normalisées les chiffres grisés correspondent au nombre d'espèces de la biozone ayant le maximum de diversité (A □ Nord du seuil méditerranéen, B □ Seuil méditerranéen médian, C □ Marge Sud téthysienne africaine, D □ Bordure Sud de la Téthys, E □ Amérique du Sud et Antarctique, F □ Amérique centrale, G □ Amérique du Nord, H □ Japon et Est de la Russie, I □ Tibet et Asie du Sud-Est, J □ Bordure Nord-Est téthysienne, K □ Bordure Nord téthysienne, L □ Sud de la plate-forme Nord-Ouest européenne, M □ Bassins atlantiques, N □ Nord de la plate-forme Nord-Ouest européenne, O □ Boréal, P □ Australie).

La diversification majeure au passage Aalénien/Bajocien est étudiée à partir d'une analyse taxinomique. Deux études croisées ont été réalisées □ (1) l'analyse de la dispersion géographique des ammonites et l'exploration des voies de communications possibles entre provinces et (2) l'analyse des fluctuations de la composition taxinomique par province paléogéographique et la comparaison entre les provinces. Les résultats montrent que diverses voies de communication ont probablement joué un rôle dans le pattern observé (e.g. corridor hispanique, Sud du Gondwana). Néanmoins, certains patterns de distribution restent largement incompris.

Le suivi de la diversité totale au cours du temps est exprimé par le comptage des espèces répertoriées pour chaque biozone. Un signal global est obtenu, puis il est subdivisé par province paléogéographique (Fig. 16). La comparaison des signaux taxinomiques montre des

différences de fluctuation de la diversité entre les provinces, en particulier pour les pics de maximum de diversité qui sont souvent diachrones (*e.g.* Bajocien inférieur en Amérique du Nord, Bajocien supérieur sur la plate-forme Nord-Ouest européenne). Les ressemblances entre les provinces sont abordées à travers l'analyse de la richesse spécifique des 23 sous-familles d'ammonites répertoriées (Fig. 17). Les provinces Nord-Ouest téthysiennes ont de fortes similitudes entre elles et avec les provinces de la marge Sud-Ouest de la Téthys (Maghreb), les provinces du Circum Pacifique sont regroupées entre elles et les provinces Boréal et Sud-Téthys sont chacune isolées.

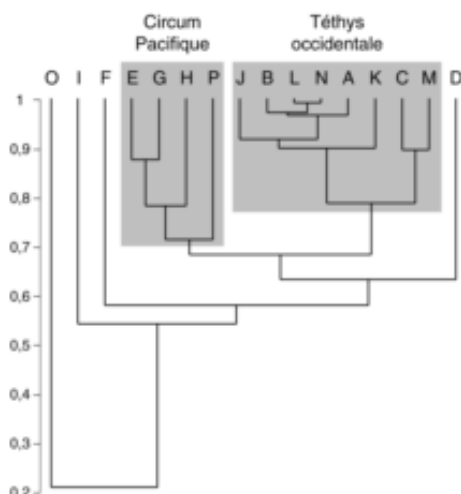


Figure 17 (d'après Moyne, Neige, Marchand & Thierry, *Bull. soc. géol. France*, sous presse). Classification ascendante hiérarchique réalisée à partir de la matrice du nombre d'espèces par sous-famille et par province paléogéographique. (mêmes provinces que dans la figure 17).

En résumé –

- les histoires taxinomiques et morphologiques des radiations ne sont pas identiques, ni dans le temps, ni dans l'espace
- les fluctuations du cadre paléogéographique des ammonites est une composante essentielle des modifications de la biodiversité. Elles permettent l'émergence de nouvelles morphologies par l'accès à de nouvelles zones géographiques (i.e. de nouvelles conditions environnementales) ou au contraire la réduction des morphologies exprimées dans un clade par la mise en concurrence avec des faunes immigrantes
- certaines tendances observées à l'échelle macroévolutive en début de radiation ne sont pas contraintes par une modification des conditions environnementales mais par les caractéristiques fauniques du début de la radiation
- les fluctuations de l'environnement proximal des ammonites jouent plus sur les proportions relatives des différents morphotypes de coquilles que sur la présence ou l'absence de ces morphotypes.

En perspectives –

- les différents résultats obtenus et résumés ici montrent que la métrique morphologique de la biodiversité (disparité) est une composante particulièrement informative pour étudier et explorer les patterns de fluctuations de la biodiversité. Elle n'est pas redondante, mais est au contraire complémentaire, de la métrique taxinomique.
- la disparité morphologique doit s'imposer comme métrique complémentaire à la diversité taxinomique d'étude de l'histoire des clades dans le temps, mais également comme outil d'analyse de la répartition des organismes actuels
- la disparité morphologique doit permettre d'explorer le rôle de processus évolutifs envisagés à l'échelle macroévolutive.

D. Phylogénie

La méthode cladistique est encore peu utilisée chez les ammonites. Deux arguments indépendants me semblent impliqués dans cette "frilosité" :

1. l'importance accordée aux données stratigraphiques (impliquant le rejet de toute hypothèse phylogénétique en désaccord avec une succession stratigraphique) ;
2. l'acceptation *a priori* que les coquilles sont particulièrement sujettes aux homoplasies (impliquant l'idée que l'analyse cladistique ne saurait résoudre des problèmes de phylogénie chez les ammonites).

Des exemples montrent cependant qu'il est possible de proposer des hypothèses phylogénétiques fondées sur une analyse cladistique n'impliquant pas nécessairement de fortes divergences avec les données stratigraphiques (Monks 1999, 2000).

Des travaux préliminaires ont concerné la comparaison entre une phylogénie cladistique et une phylogénie traditionnelle (essentiellement basée sur l'acceptation de la succession stratigraphique) chez des ammonites

1. la thèse d'Isabelle Rouget, co-encadrée par Jean-Louis Dommergues et moi-même. Cette thèse a été soutenue le 13 décembre 2002
2. une double analyse phylogénétique (cladistique et traditionnelle) chez des ammonites du Toarcien [voir page 37 Rulleau, Bécaud & Neige 2003, *Geobios*].

Les travaux d'Isabelle Rouget avaient pour objectifs : (1) de tester l'analyse cladistique sur un groupe d'ammonites (le genre *Dayiceras* du Jurassique inférieur) et de rechercher les éventuelles congruences ou conflits entre les hypothèses phylogénétiques déduites des analyses cladistiques et éclectiques et (2) d'évaluer l'adéquation entre les arbres phylogénétiques construits à partir de la méthode cladistique et l'enregistrement fossile.

Les résultats de l'analyse cladistique montrent à la fois des cohérences et des incohérences avec l'hypothèse éclectique pré-établie. Deux questions sont alors soulevées : (1) l'évolution des *Dayiceras* est-elle restreinte au bassin lusitanien comme nous le pensions jusqu'ici et (2)

l'enregistrement fossile des *Dayiceras* est-il aussi complet que nous le supposions ? L'estimation de l'ajustement entre les cladogrammes et les données de l'enregistrement fossile a été réalisée à partir des indices de cohérence stratigraphique (e.g. *Gap Excess Ratio*, *Manhattan Stratigraphic Measure*). Les résultats montrent que les cladogrammes sont relativement cohérents avec les données stratigraphiques par rapport à l'ensemble des hypothèses phylogénétiques possibles pour les données des *Dayiceras*.

Il existe au Toarcien un ensemble d'ammonites caractérisé par des lignes de suture à morphologies « simplifiée ». Ces ammonites ont été traditionnellement rangées dans un même taxon (Bouleiceratinae), mais récemment Macchioni & Venturi (2000) ont proposé sur des bases d'analyses morphologiques et stratigraphiques de scinder ce groupe en deux. La synthèse phylogénétique et taxinomique que j'ai menée sur ce groupe, en collaboration avec Louis Rulleau et Marc Bécaud (chercheur libre) est en partie le fruit du hasard. Nous avons indépendamment (Louis et Marc d'un côté et moi de l'autre) initié une série d'analyses sur cette problématique respectivement (1) à partir d'une analyse de terrain et d'un repérage biostratigraphique et paléogéographique des taxons et (2) à partir d'une analyse de parcimonie des caractères morphologiques seuls (Fig. 18). Il nous est apparu essentiel de comparer nos résultats et de les publier dans un même article [voir page 37 Rulleau, Bécaud & Neige 2003, *Geobios*]. Les deux approches convergent quant au caractère polyphylétique des Bouleiceratinae. Certains points divergent, notamment pour l'origine des Paroniceratinae (*Hildaites* pour l'approche classique, *Tauromenicer* pour l'approche cladistique).

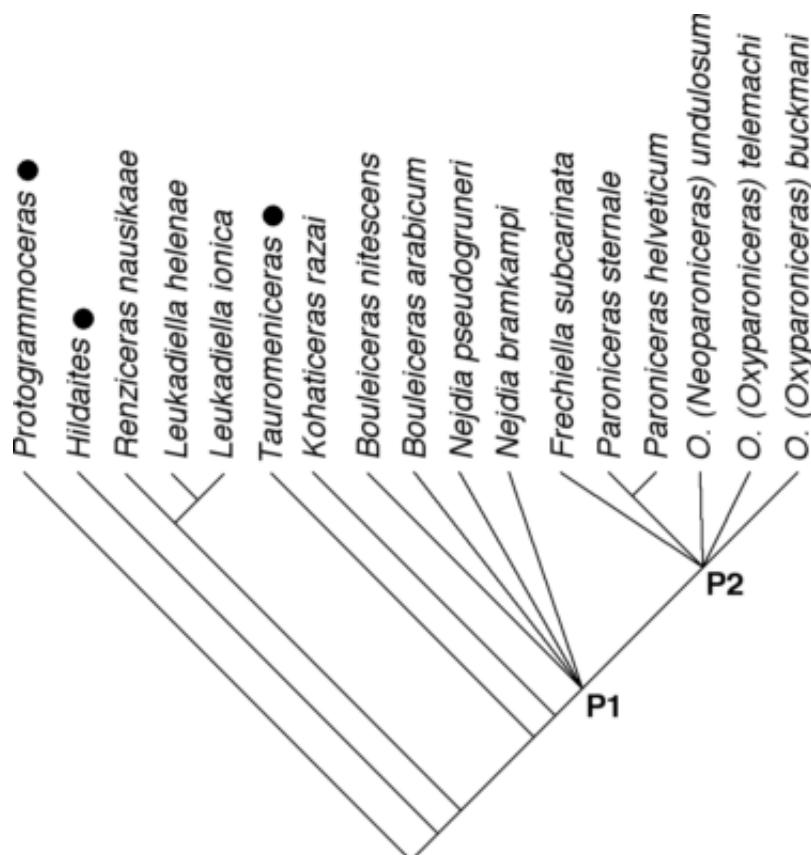


Figure 18 (in Rulleau, Bécaud & Neige 2003, *Geobios*). Phylogénèse supposée des genres rangés traditionnellement dans les Bouleiceratinae (approche cladistique – arbre de consensus strict).

Une analyse cladistique des Hammatocerataceae et de leurs descendants a été menée en collaboration avec Sébastien Moyne [voir page 169 Moyne & Neige, *Geological Magazine*]. Ce travail s'inscrit dans le cadre de la thèse de Sébastien Moyne. Là encore les arbres de parcimonie obtenus permettent de proposer des relations de parentés qui ne sont pas en désaccord flagrant avec les données stratigraphiques. La topologie de l'arbre indique que la radiation des Hammatocerataceae résulte en fait de la diversification de deux groupes phylétiques (Fig. 19) séparés dès le Toarcien.

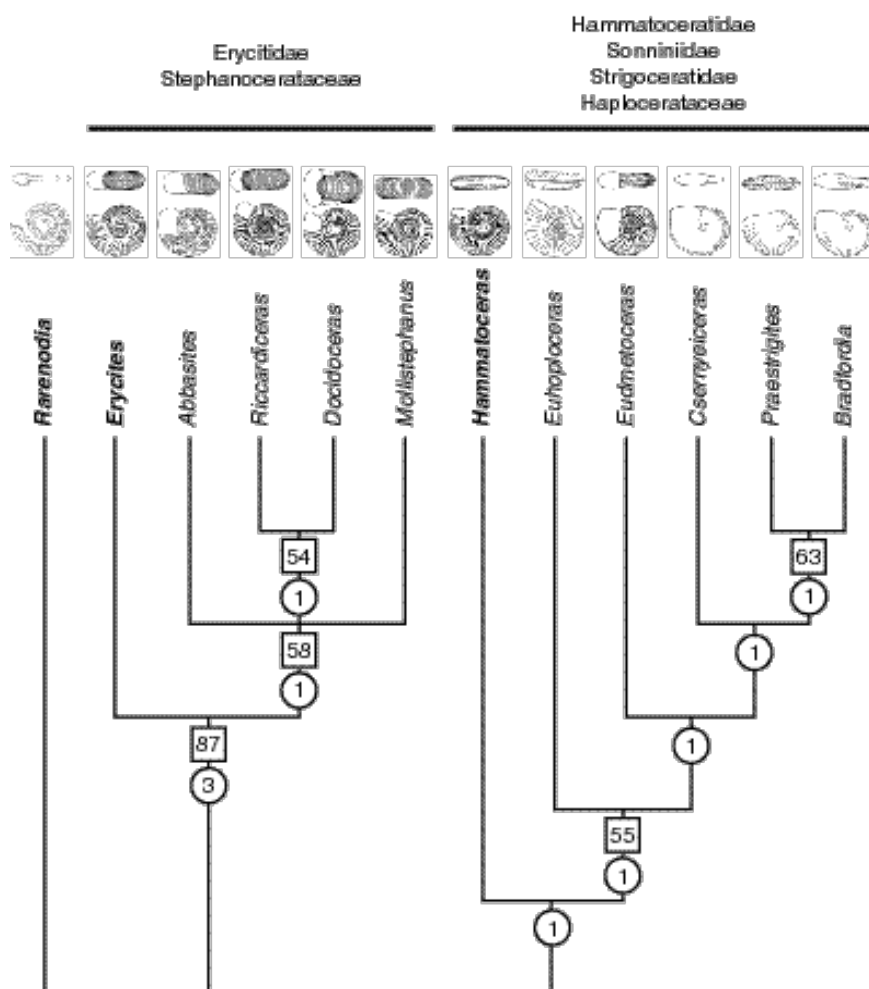


Figure 19 (d'après Moyne & Neige, *Geological Magazine*). Arbre de consensus strict. Valeurs de *bootstrap* (carrés) et de Bremer (ronds). Les *outgroups* sont en caractères gras.

En résumé –

- la méthode cladistique est parfaitement applicable aux ammonites. Son application entraîne des remises en cause profondes de leur systématique
- les reconstructions phylogénétiques ainsi formulées ne sont pas nécessairement en désaccord profond avec les données stratigraphiques. Lorsqu'ils existent, ces désaccords peuvent être vus comme de nouvelles données à explorer.

En perspectives –

- **l'objectif principal de mes travaux de recherches étant l'analyse des patterns macroévolutifs, il est clair que les résultats de mes travaux doivent dépasser le cadre de la communauté des spécialistes d'ammonites ou de céphalopodes actuels (même si ceux-ci peuvent apporter la validation des spécialistes)[]**
- **si les phylogénies éclectiques semblent assez proches des phylogénies cladistiques, il n'est cependant maintenant plus acceptable (pour des raisons de validité de la démarche scientifique) de fonder des travaux macroévolutifs sur des phylogénies éclectiques qui – en outre – ne seraient pas acceptées par les autres paléontologues ou biologistes[]**
- **en conséquence, il est nécessaire de développer des analyses cladistiques visant à démontrer les liens de parenté et à réévaluer la classification des ammonites, mais également des seiches actuelles.**

E. Biostratigraphie

Des résultats plus spécifiques aux ammonites ont été publiés. Il s'agit essentiellement d'analyses d'ordre biostratigraphique et/ou monographique suite à des missions de terrain. Ces travaux ne sont pas détaillés ici, ce qui ne sous-entend pas qu'ils soient moins importants. Ils le sont évidemment tout autant puisqu'ils représentent une part des informations utilisées dans les analyses macroévolutives. Mon expertise dans le domaine biostratigraphique est pour l'instant liée aux ammonites du Toarcien et de l'Aalénien (Jurassique).

Les callages biostratigraphiques, en dehors même de permettre le tracé de lignes temps et de proposer des corrélations participent également à l'analyse des patterns macroévolutifs. Ce sont en particulier les bancs non datés dans les coupes (Fig. 20) qui renvoient à une question encore relativement peu étudiée (mais voir Kidwell & Holland 2002)[]quelles sont les causes des hiatus paléontologiques (*i.e.* existe-t-il — et si oui quelle est l'intensité — des biais dans le signal biostratigraphique[])[]

1. les bancs ne sont pas datés car nous n'y avons pas encore trouvé les ammonites pourtant présentes. Dans ce cas, le signal biostratigraphique obtenu est incomplet. Le biais est lié à l'effort d'échantillonnage[]
2. les bancs ne sont pas datés car les ammonites n'y ont pas été conservées. Le biais est lié aux processus diagénétiques et de fossilisation[]
3. les bancs ne sont pas datés car aucune ammonite n'était potentiellement présente aux conditions de temps et d'espace des dépôts étudiés.

Si le premier biais devrait être minimisé, les deux suivants ne peuvent qu'être constatés. Leur analyse peut fournir des données précieuses dans l'interprétation du signal macroévolutif. D'autres processus peuvent compliquer le signal, notamment lorsqu'il existe un non dépôt lié au régime de partitionnement des sédiments, ou encore une érosion post-dépôts. Dans les trois cas, la présence de biais met à mal les méthodes phylogénétiques fondées sur l'utilisation du critère de la précedence géologique [voir page[]79[]Neige & Rouget 2002, *Geodiversitas*].

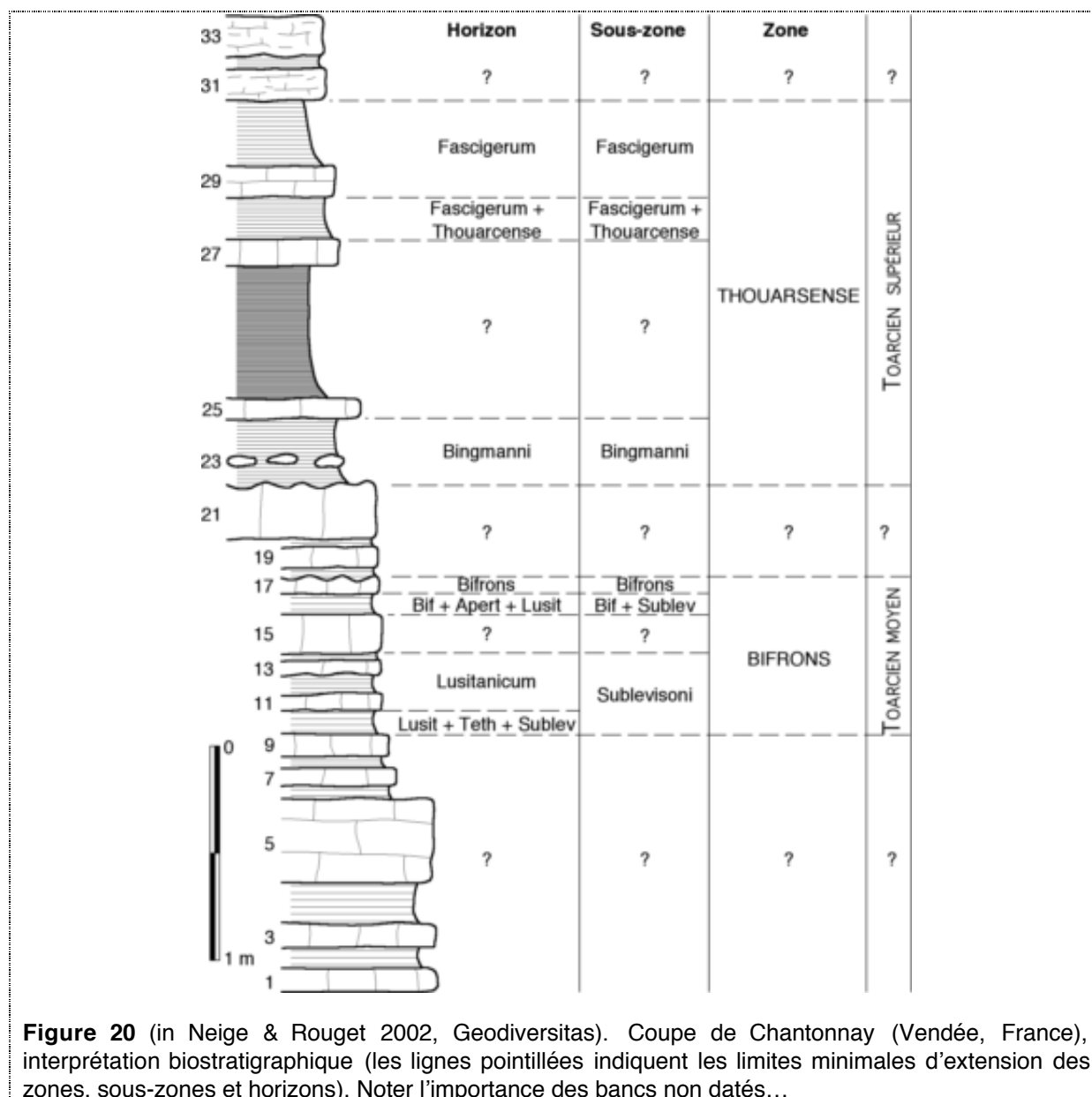


Figure 20 (in Neige & Rouget 2002, *Geodiversitas*). Coupe de Chantonay (Vendée, France), interprétation biostratigraphique (les lignes pointillées indiquent les limites minimales d'extension des zones, sous-zones et horizons). Noter l'importance des bancs non datés...

Les travaux biostratigraphiques et monographiques publiés auxquels j'ai participé sont les suivants (les références complètes des articles cités ci-dessous peuvent être trouvées dans la partie VI de ce mémoire)☐

1. Thierry *et al.* 1997 (*Cahiers de l'Université Catholique de Lyon*)☐ biostratigraphie des formations bajociennes du Nord-Ouest de la Bourgogne☐
2. Bonnot *et al.* 1999 (*Annales de Paléontologie*)☐ monographie des Oppeliidae (Ammonitina) du Callovien supérieur de Côte-d'Or☐
3. Durllet *et al.* 2001 (*Géologie Méditerranéenne*)☐ biostratigraphie (Toarcien – Aalénien) du transect d'Amellago (Haut-Atlas Central, Maroc)☐
4. Gaudry & Neige 2002 (*Bulletin scientifique de Bourgogne*)☐ biostratigraphie et ammonites du Toarcien du Charollais et du Brionnais (Bourgogne)☐
5. Neige & Rouget 2002 (*Geodiversitas*)☐ biostratigraphie et ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée).

En résumé –

- les ammonites permettent de dater les terrains□
- les absences d'ammonites dans certains bancs constituent des données à explorer.

En perspectives –

- des collaborations avec des problématiques sédimentologiques et/ou stratigraphiques seront développées via une expertise biostratigraphique (ammonites du Toarcien et de l'Aalénien)□
- des travaux de recherches visant à explorer les relations entre les fluctuations paléoclimatiques et paléoenvironnementales et les fluctuations de la biodiversité compléteront ces collaborations.

F. Publications

Liste des publications reproduites in extenso ci-après par ordre d'apparition dans le mémoire□

- Rouget, I. & **Neige, P.** 2001. Embryonic ammonoid shell features: intraspecific variation revisited. *Palaeontology* 44(1), 53-64. p. 63
- Neige, P.**, Marchand, D., Rossi, J. & Lance, J. 1997. Apparition d'une morphologie scaphitomorphe par miniaturisation chez une ammonite oxfordienne : *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la terre et des planètes* 325, 281-284. p. 75
- Dommergues, J.-L., **Neige, P.** & Boletzky, S. v. 2000. Exploration of Morphospace using Procrustes Analysis in Statoliths of Cuttlefish and Squid (Cephalopoda: Decabrachia) - Evolutionary Aspects of Form Disparity. *The Veliger* 43(3), 265-276. p. 79
- Neige, P.** & Dommergues, J.L. 2002. Disparity of beaks and statoliths of some coleoids: a morphometric approach to depict shape differentiation. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 57, 393-399. p. 91
- Neige, P.**, Elmi, S. & Rulleau, L. 2001. Existe-t-il une crise au passage Lias – Dogger chez les ammonites□ Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la Société géologique de France* 172(2), 125-132. p. 99
- Dommergues, J.L., Montuire, S. & **Neige, P.** 2002. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation. *Paleobiology* 28(4), 423-434. p. 107
- Neige, P.**, Marchand, D. & Bonnot, A. 1997. Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. *Geological Magazine* 134(2), 261-264. p. 119
- Neige, P.** 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *Journal of Biogeography* 30(8), 1125-1137. p. 123
- Rulleau, L., Bécaud, M. & **Neige, P.** 2003. Les ammonites traditionnellement regroupées dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratidae, Toarcien)□ aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques. *Geobios* 36(3), 317-348. p. 137
- Moyne, S. & **Neige, P.** 2004. Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation. *Geological Magazine* 141(2), 115-223. p. 169
- Neige, P.** & Rouget, I. 2002. Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France)□ analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas* 24(4), 765-784. p. 179

EMBRYONIC AMMONOID SHELL FEATURES: INTRASPECIFIC VARIATION REVISITED

by ISABELLE ROUGET and PASCAL NEIGE

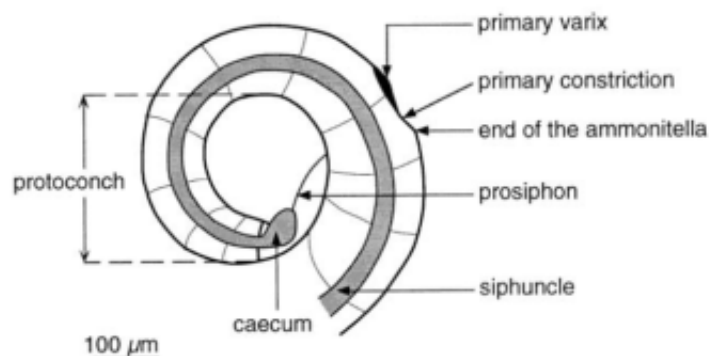
ABSTRACT. Two samples of ammonoids belonging to the Oppeliidae, *Sublunuloceras virguloides* and *Hecticoceras (Brighii) canaliculatum*, are analyzed to estimate the intraspecific variability of embryonic shell features. The study of embryonic shell characters reveals two main shapes of protoconch, flattened and round. Prosiphons may be straight or slightly curved. New parameters for area are added to the linear parameters commonly found in the literature. Prosiphon length and caecum area vary greatly whereas protoconch and ammonitella diameter vary only slightly, and the ammonitella angle is almost constant. The protoconch-to-ammonitella size ratio behaves differently in each species, suggesting different patterns of embryonic growth. We compare our results with published data and discuss their significance for species determination and ontogenetic interpretation. The main finding is that intraspecific embryonic variation is greater than was previously believed.

KEY WORDS: ammonoid, embryonic shell, intraspecific variation, Callovian, Hecticoceratinae.

MANY palaeontologists have investigated the ontogenetic development of ammonites through the microstructure of the shell and the morphology of the early whorls (e.g. Druschits and Khiami 1970; Kulicki 1974; Dauphin 1978; Tanabe *et al.* 1979; Landman 1987). The embryonic shell (or ammonitella) consists of a spheroidal or ellipsoidal initial chamber (or protoconch), followed by a planispiral whorl (Text-fig. 1). At approximately one whorl, a characteristic constriction of the tube (primary constriction) and associated thickening of the shell outer wall (primary varix) mark the end of the ammonitella phase. The siphuncle originates as a bulbous caecum attached to the inner wall of the protoconch by prosiphonal sheets (prosiphon).

Earlier investigations (Birkelund and Hansen 1968; Druschits and Khiami 1970; Kulicki 1974, 1979; Druschits *et al.* 1977; Bandel and Boletzky 1979; Tanabe *et al.* 1980; Druschits and Doguzhaeva 1981; Bandel *et al.* 1982; Landman 1982; Tanabe 1989) and analogy with recent cephalopods (Boletzky 1974) support the hypothesis that ammonoids developed directly without a larval stage. Most workers divide ammonite development into embryonic (secretion of the ammonitella) and post-embryonic (secretion of the remaining shell) stages. The transition point between the two stages is marked by sudden changes in surface ornament, the appearance of a nacreous layer, and acceleration of growth (e.g. Erben *et al.* 1969; Birkelund and Hansen 1974; Kulicki 1974, 1979; Dauphin 1978; Landman 1987; Tanabe *et al.* 1993; Neige 1997). This transition point corresponds to the ammonite hatching event.

All these findings are summarized in the review paper (Landman *et al.* 1996a) of the latest ammonoid palaeobiology 'red' book (Landman *et al.* 1996b). It mainly reflects published data and concentrates on (1) variations in the shape and size of the protoconch and ammonitella (mostly data from before 1985) and (2) the effect of such variation on early life history (mainly Tanabe and Ohtsuka 1985, but see also Kulicki 1974; Druschits *et al.* 1977). This gives the impression that the diversity of ammonoid embryonic features has been well described from whole ammonoids (bauplan disparity) to the operational evolutionary unit (population or species). In fact most studies of the early ontogeny of ammonoids have concentrated on interspecific variation in the size of the protoconch and ammonitella (Druschits *et al.* 1977; Tanabe *et al.* 1979; Tanabe and Ohtsuka 1985; Ohtsuka 1986; Tanabe *et al.* 1994), rather than on intraspecific variability: intraspecific data relate to small and sometimes undefined numbers of specimens (Text-fig. 2). This may be because of the difficulties of analysis and of obtaining well-preserved material.



TEXT FIG. 1. Basic morphology and terminology of the early internal shell structure of an ammonoid (in median section).

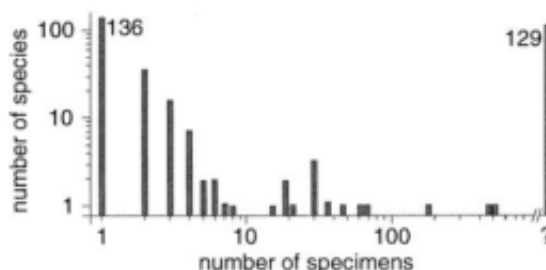
The shortage of intraspecific data raises two related questions: (1) can embryonic features be used for species identification, and (2) can the diversity of embryonic features at species level tell us more about ammonoid development?

In this paper we attempt to characterize intraspecific variability of the embryonic shell (ammonitella and protoconch size and shape), as well as of the caecum and prosiphon. Two species in the Oppeliidae are studied: *Subanuloceras virguloides* (Spath, 1928) and *Hecticoceras (Brightia) canaliculatum* (Quenstedt, 1846). Although these two sympatric species belong to two different genera, they are closely related and both have a hecticoceratoid shape (Elmi 1967). The results for these two species are compared first and then further compared with published data for other Ammonitina. We conclude by discussing the use of embryonic data as clues to ammonoid development and as an aid to species identification.

MATERIAL AND METHODS

Sample collection

The observation of ammonoid embryonic structures and the study of their intraspecific variability require a large, well-preserved sample. The two species under review are from the Callovian Stage [Middle Jurassic of



TEXT FIG. 2. Synthesis of the number of specimens measured for each species studied in previous embryonic ammonoid studies (for example embryonic measurements for 136 species are known from a single specimen). It is based on all Ammonoidea, and covers 350 species and more than 1800 specimens. The total number of specimens could not be calculated for 129 of the 350 species cited in the literature because it was not possible to find the relevant information in the publications.

Burgundy (Athleta Zone, Collotiformis Subzone; see Bonnot *et al.* 1999). The specimens were all collected from a 10-cm-thick limestone bed. The specimens are well preserved (intact lappets, absence of intra-thalamic epizoans) and many of the associated fauna (gastropods, bivalves, scaphopods, brachiopods) exhibit fragile structures such as spines or intricate ornamentation. The good state of preservation is indicative of rapid burial, suggesting that the assemblage is an accurate census of the former living community.

In the sample examined, specimens of *S. virguloides* are rather small. The shell is discoidal, oxycone, more or less involute, and ogival in section. The flanks are slightly convex. The venter is narrow and unicarinate. The inner whorls are smooth at first and then proverse primary ribs appear. These ribs arise at the umbilical edge and bifurcate near the venter. Secondary and intercalated ribs arise near the middle of the flank. The occurrence of two different adult morphologies (presence of lappet on small specimens), exhibiting similar juvenile stages suggests sexual dimorphism (Bonnot *et al.* 1999).

H. (B.) canaliculatum is thinner than *S. virguloides*. It also has a marked lateral sulcus, and finer ornamentation. Its flanks are almost parallel and the ventral area is thin with a sharp keel. The inner whorls are smooth and unicarinate. After several whorls, tubercles and fine ribbing appear below and above the sulcus respectively. The ribs are initially retroverse and then clearly proverse towards the venter. No dimorphic pattern is assumed, although one was suggested by Bonnot *et al.* (1999).

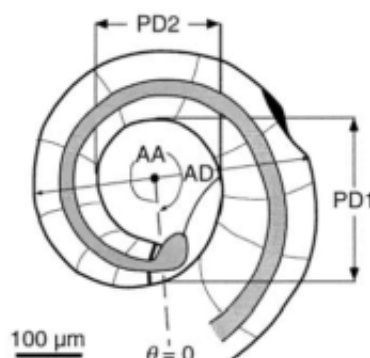
The material used in this study is housed at the Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne (number prefix GD).

Sample preparation

The material was prepared in median polished section to expose the first whorls. A number of thin sections were prepared. Embryonic shells could be studied in 52 specimens (34 *S. virguloides*, 17 macroconchs and 17 microconchs, and 18 *H. (B.) canaliculatum*) of the 104 polished sections.

Method of measuring

The following linear (μm) and surface area (mm^2) measurements were made on the median sections (Text-fig. 3): maximum and minimum protoconch diameter (PD1 and PD2 respectively); protoconch area (PS); caecum area (CS); prosiphon length (PL); ammonitella diameter (AD); ammonitella angle in degrees (AA). Measuring the diameters of the protoconch and ammonitella involved locating the centre of the protoconch. This was taken here as the centre of the circle inscribed in the basal part of the protoconch (Grandjean 1910; see Landman 1987 and Neige 1997 for a discussion of this choice).



TEXT FIG. 3. Measurement of the early internal shell structure of ammonoids in median cross-section through the ammonitella.

TABLE 1. Measurement data of selected internal shell characters in the two species studied. N, number of specimens; SD, standard deviation; CV, coefficient of variation.

	N	Mean	SD	Range	CV
PD1 <i>S. virguloides</i>	34	363	25.4	303–413	0.07
PD1 <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	390	28.0	355–452	0.07
PD2 <i>S. virguloides</i>	34	284	22.4	237–333	0.08
PD2 <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	302	21.5	266–348	0.07
PS <i>S. virguloides</i>	33	0.082	0.012	0.054–0.102	0.14
PS <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	0.093	0.011	0.078–0.123	0.12
CS <i>S. virguloides</i>	33	0.0034	0.001	0.001–0.008	0.37
CS <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	0.0043	0.001	0.002–0.006	0.29
PL <i>S. virguloides</i>	24	166	0.046	88–269	0.28
PL <i>H. (B.) canaliculatum</i>	12	188	0.059	81–302	0.31
AD <i>S. virguloides</i>	34	600	43.1	491–706	0.07
AD <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	664	54.3	589–738	0.08
AA <i>S. virguloides</i>	34	259	14.1	225–298	0.05
AA <i>H. (B.) canaliculatum</i>	18	257	14.5	234–288	0.05

RESULTS

Intraspecific comparisons

Within the range of variation for *S. virguloides* (Table 1), there are no significant differences in the size of the protoconch (PD1) between the dimorphs (303–400 μm for the microconch and 303–413 μm for the macroconch). For *H. (B.) canaliculatum*, PD1 ranges from 355 to 452 (Table 1). Protoconch maximum and minimum diameters are significantly different at the 1 per cent level for both species (Table 2). This reflects the elliptical shape of the protoconch as is consistently described for all Ammonitina (Landman *et al.* 1996a). Two main types of protoconch shape can be distinguished: (1) an irregular protoconch, with a rounded basal part and flattened upper part (Pl. 1, figs 1–2); and (2) a subspherical protoconch, with regularly curved basal and upper parts (Pl. 1, figs 3–4). These two shapes occur both in the microconchs and in the macroconchs, and for large or small protoconchs. The mean area of the protoconch (Table 1) is 0.082 mm² for *S. virguloides* and 0.093 mm² for *H. (B.) canaliculatum*. The larger protoconchs may be twice the size of the smaller ones, implying very variable volume of the initial chamber within the same species.

All the observed caecum look elliptical. The mean area (CS) is 0.0034 mm² for *S. virguloides* and 0.0043 mm² for *H. (B.) canaliculatum* and the coefficient of variation indicates wide variability in both species (Table 1). Caecum area accounts for around 5 per cent of the protoconch surface, but there is no link between the two (r close to 0.5 for both species, Tables 3–4).

TABLE 2. Student's *t* test of the mean of maximum and minimum protoconch diameters within species. ****, significant at 1 per cent level.

	DDL	t	p
<i>S. virguloides</i> (PD1, PD2)	63	–13.008	****
<i>H. (B.) canaliculatum</i> (PD1, PD2)	34	–10.547	****

TABLE 3. Matrix of correlation of the selected internal shell characters in *S. virguloides*. Significant values are underlined.

	PD1	PD2	AD	AA	PL	PS	CS
PD1	1.00	<u>0.87</u>	<u>0.87</u>	0.10	0.39	<u>0.95</u>	0.49
	PD2	<u>1.00</u>	<u>0.80</u>	0.12	0.38	<u>0.93</u>	0.46
		AD	<u>1.00</u>	0.26	0.23	<u>0.87</u>	0.28
			AA	<u>1.00</u>	0.05	<u>0.12</u>	0.33
				PL	<u>1.00</u>	0.30	0.04
					PS	<u>1.00</u>	0.51
						CS	<u>1.00</u>

Most prosiphons observed in *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum* are straight (Pl. 2, figs 1–2). Several specimens, however, have slightly curved prosiphons (Pl. 2, figs 3–4). The coefficient of variation (Table 1) indicates wide variation in prosiphon length within species (Pl. 2, figs 5–6). Such intraspecific variation in prosiphon size and shape is not reported in previous studies.

A Student's *t* test indicates no significant difference between the two dimorphs for ammonitella diameters of *S. virguloides* (491–693 μ m in the microconch and 524–706 μ m in the macroconch). Ammonitella angle ranges from 225 to 280 degrees for the microconch and 240 to 298 degrees in the macroconch with a mean value of 259 degrees (Table 1). No correlation was found between ammonitella diameter and ammonitella angle for *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum* (Tables 3–4). However, ammonitella diameter and protoconch diameter are closely correlated for the two species (Tables 3–4). This result is consistent with other published findings at different taxonomic levels (Tanabe *et al.* 1979; Tanabe and Ohtsuka 1985; Landman 1987; Tanabe *et al.* 1994).

Interspecific comparisons

A Student's *t* test of (1) protoconch diameter, (2) protoconch area, (3) caecum area, and (4) ammonitella diameter indicates that *H. (B.) canaliculatum* is significantly larger than *S. virguloides* (Table 5). The same test indicates the length of the prosiphon and the angle of the ammonitella are not significantly different between the two species (Table 5).

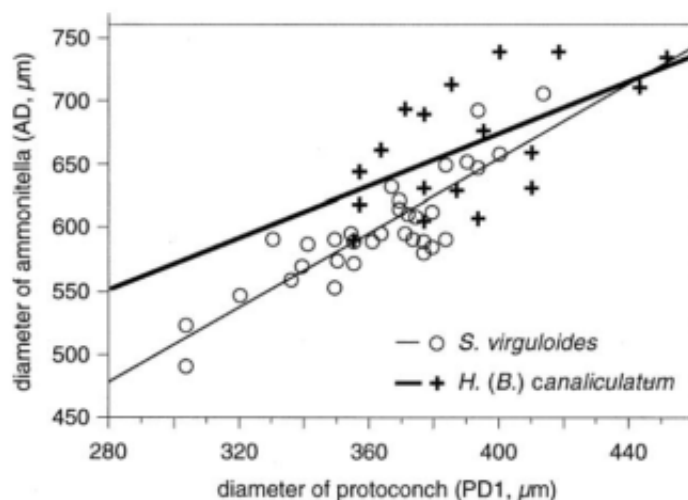
The linear relationship between protoconch and ammonitella diameter seems to be different between both species (Text-fig. 4). A Z test to define isometry and allometry statistically (Hayami and Matsukuma 1970) reveals that for *S. virguloides* the AD:PD1 ratio remains constant as PD1 increases, whereas for *H. (B.) canaliculatum* the AD:PD1 ratio decreases with increasing protoconch diameter. This also means that for *H. (B.) canaliculatum* embryonic size variability was proportionally lower at hatching than at the start of embryonic growth. These results suggest (1) that differences in embryonic size between species

TABLE 4. Matrix of correlation of the selected internal shell characters in *H. (B.) canaliculatum*. Significant values are underlined.

	PD1	PD2	AD	AA	PL	PS	CS
PD1	1.00	<u>0.87</u>	<u>0.60</u>	0.08	0.68	<u>0.92</u>	0.45
	PD2	<u>1.00</u>	<u>0.47</u>	0.07	0.66	<u>0.93</u>	0.56
		AD	<u>1.00</u>	0.36	0.54	<u>0.59</u>	0.27
			AA	<u>1.00</u>	0.19	<u>0.09</u>	0.14
				PL	<u>1.00</u>	0.70	0.46
					PS	<u>1.00</u>	0.50
						CS	<u>1.00</u>

TABLE 5. Student's *t* test of means of embryonic shell measurement (PD, AD, AA, PS, CS, PL) in *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum*. ****, significant at 1 per cent level; ***, significant at 5 per cent level; NS, not significant.

	DDL	t	p
PD1	50	3.578	****
AD	50	4.890	****
AA	50	-0.086	NS
PS	49	3.139	***
CS	49	2.834	***
PL	34	1.230	NS



TEXT FIG. 4. Plot of the diameter of the ammonitella versus the diameter of the initial chamber in *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum*. Regression lines show intraspecific linear relationships.

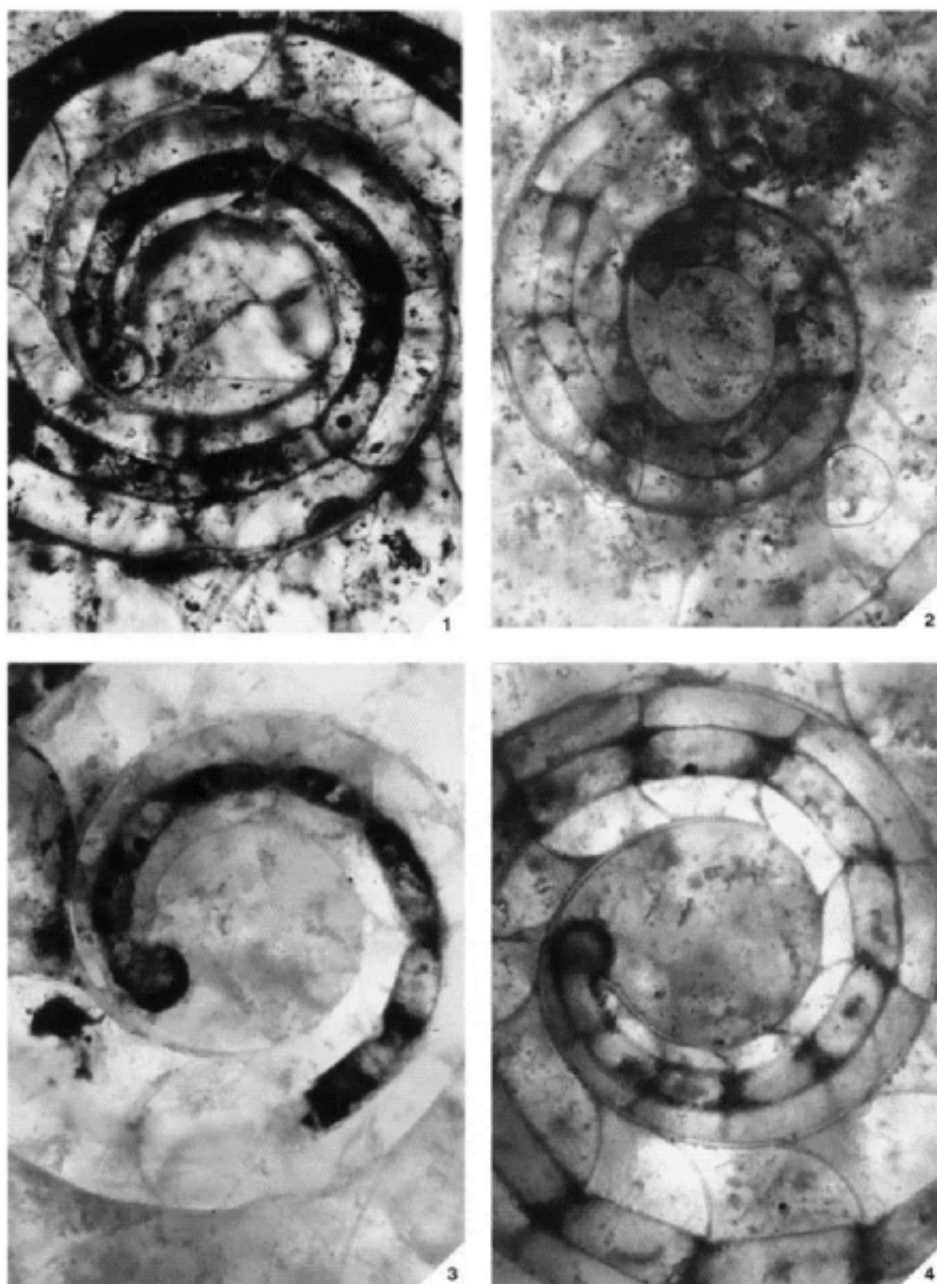
were greater in the early growth stages than at hatching and (2) that the embryonic pattern of growth was probably not the same for each species.

DISCUSSION

Reconstructing the early life history of ammonoids remains difficult. Previous authors have used evidence from specimens preserved at early ontogenetic stages or from the early whorls of larger specimens. As

EXPLANATION OF PLATE I

Figs 1-4. *Subtunuloceras virguloides* (Spath 1928). 1-2, GD1730-H18 (macroconch), $\times 120$ and GD1729-H24 (microconch), $\times 110$, embryonic shell in median section with a basal part of the protoconch round and the upper part flattened. 3-4, GD1727-H17 (microconch) and GD1728-H9 (macroconch), subspherical protoconch; $\times 120$. All specimens from the Athleta Zone (Callovian, Jurassic) Burgundy.



ROUGET and NEIGE, *Subhondloceras*

claimed by Landman *et al.* (1996a), data from comparative anatomy, microstructural study and morphometry are complementary in determining the sequence of embryonic development.

Broad taxonomic surveys suggest differences among higher taxa (e.g. ammonitella angle, ammonitella diameter, prosiphon length and caecum shape) and probably assume only slight intraspecific variation (Tanabe and Ohtsuka 1985; Ohtsuka 1986; Tanabe *et al.* 1994). However, our findings show high intraspecific variation for some features.

Among Ammonoidea as a whole, protoconch diameter varies from 250 μm to 1.6 mm (Landman *et al.* 1996a). Except for the Agoniatitidae, the mean protoconch diameter does not vary between suborders (Landman *et al.* 1996a). Ammonitina protoconch size ranges from 250 to 700 μm . Protoconch size as reported for eight species of Oppeliidae (Palframan 1966, 1967, 1969; Druschits and Khiami 1970; Druschits and Doguzhaeva 1981; Neige 1997) is small (250–450 μm) compared with other Ammonitina (Text-fig. 5). However, intraspecific variability of the two species studied here is almost as great as that found for the Oppeliidae as a whole (Text-fig. 5). This suggests that protoconch size is not as stable a character at species level as was previously thought.

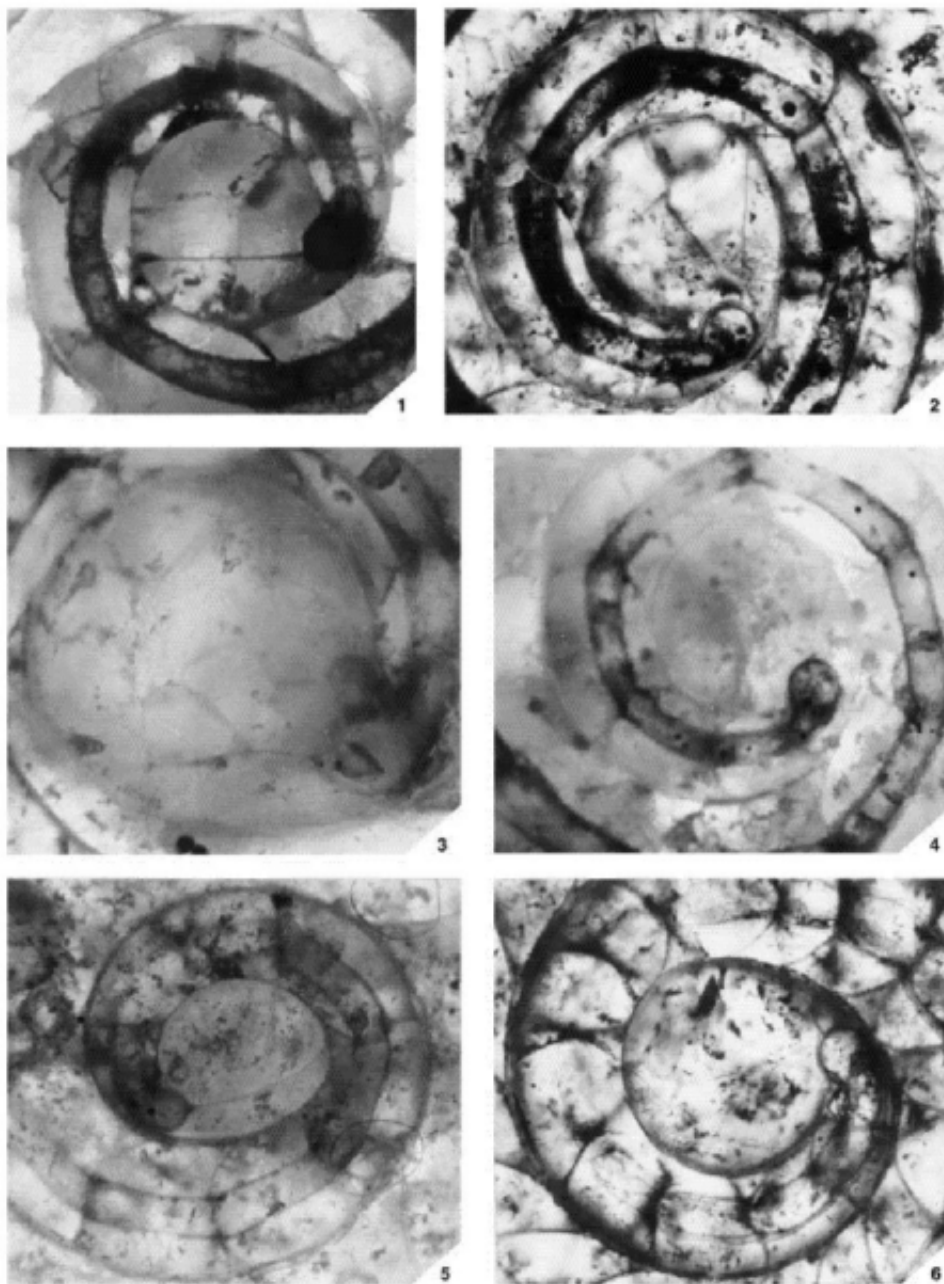
Earlier authors have assumed that the protoconch provided buoyancy. It was believed to be filled originally with cameral liquid which was discharged and replaced by gas just before or after hatching. Thereafter the newly hatched, neutrally buoyant, ammonoid supposedly led a planktic mode of life (Kulicki 1974, 1979; Druschits *et al.* 1977; Tanabe *et al.* 1980; Bandel 1982; Landman 1985; Tanabe and Ohtsuka 1985). The volumetric relationship between protoconch and ammonitella, indicating an almost constant volume ratio in many ammonoids, supports the neutral buoyancy hypothesis (Shigeta 1993). The large variation in protoconch area reported in this paper could mean that the initial chamber volume may have varied widely between and within species. Assuming the initial chamber was completely full of cameral liquid at the beginning of development, our findings suggest that the volume of cameral liquid varied greatly within species. This could have been directly related to the regulating factors of a planktic mode of life such as the rate of cameral liquid discharge (Shigeta 1993). Consequently, it would be worthwhile comparing protoconch and siphuncular areas in further studies.

Caecum and prosiphon. Published data about the caecum and prosiphon are rare. However, in the summary paper by Landman *et al.* (1996a), the caecum of several Ammonitina are described as elliptical. Available bibliographic data distinguish two main types of prosiphon (Landman *et al.* 1996a): (1) a long, nearly straight prosiphon in most Ammonitina except for the Amaltheidae, Collignoceratidae and Placenticeratidae; and (2) a short, curved prosiphon in Ancyloceratina, Bacritina, Goniatitina, Lytoceratina, Phylloceratina and Prolecanitida. For *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum* the caecum observed are all elliptical and shape seems to be constant within and between species. In contrast, the prosiphon may be straight or slightly curved and length varies greatly: prosiphon length and caecum size are the most variable quantitative characters of all embryonic features.

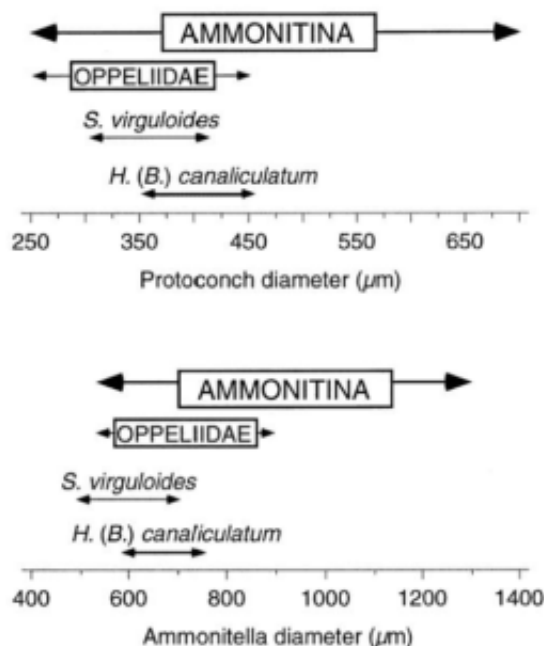
Ammonitella. Previous authors have suggested that most ammonoids hatched with a relatively small embryonic shell. Variation in ammonitella diameter was reported among (1) the different suborders of Ammonoidea and (2) species of the same suborder (e.g. Goniatitina). It has also been shown that the size of the ammonitella varies little within species (Hirano 1975; Tanabe and Ohtsuka 1985). In the suborder Ammonitina, the diameter of the ammonitella ranges from 520 μm to 1.3 mm (Text-fig. 5). In the Oppeliidae,

EXPLANATION OF PLATE 2

Figs 1–6. *Sublunuloceras virguloides* (Spath 1928). 1–2, GD1733-H30 (microconch) and GD1730-H18 (macroconch), prosiphon long and straight; $\times 120$. 3, GD1731-H1 (macroconch), prosiphon long and slightly curved; $\times 200$. 4, GD1732-H2 (macroconch), prosiphon slightly curved; $\times 120$. 5, GD1729-H24 (microconch), small protoconch; the prosiphon is long and straight, but curves near the point of attachment to the wall; $\times 120$. 6, GD1734-H8 (microconch), prosiphon short and straight; $\times 120$. All specimens from the Athleta Zone (Callovian, Jurassic) Burgundy.



ROUGET and NEIGE, *Subholoceras*



TEXT FIG. 5. Comparisons of the variation in the diameter of the protoconch and ammonitella at different taxonomic levels: Ammonitina, Oppeliidae (bibliographical data excluding the present study), and *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum*.

shells are small at hatching (520–900 μm) compared with the Ammonitina. Our results show that intra-specific variation of *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum* partly overlaps with that of the Oppeliidae (Text-fig. 5). We also report that (1) intraspecific variability was not as stable as assumed by earlier workers (as for protoconchs), and (2) size at hatching may have differed between phylogenetically close species.

The angle of the ammonitella is the most variable embryonic shell character at the scale of the suborder (Druschits and Khiami 1970; Tanabe and Ohtsuka 1985; Tanabe *et al.* 1994; Landman *et al.* 1996a). However, at lower taxonomic levels, this variation is largely reduced (Tanabe *et al.* 1979; Landman 1987). Results obtained for *S. virguloides* and *H. (B.) canaliculatum* are consistent with this view. Coefficients of variation are smaller for ammonitella angle than for protoconch and ammonitella diameters and the mean ammonitella angle is similar in both species.

Therefore, as demonstrated here, size and even shape cannot be used for identifying characters at species level. For example, individuals of the same species may have either long, straight or short, curved prosiphons. Moreover, size ranges (e.g. diameter of protoconch and ammonitella) within the families as generally reported in the literature are similar to size ranges at the species level. This suggests that data about ammonoid families reflect the state-of-the-art rather than reality. In contrast to the large variation in size and shape at species level, anatomical characters are extremely stable in terms of position and occurrence. We consider that within-species size and shape data are not a sound basis for tracing embryonic development. As summarized by Landman *et al.* (1996a), shell-wall microstructure, ornamentation and general anatomy are the three main strands of evidence used by authors to reconstruct embryonic development sequences. Quantitative measurements have yielded information solely about a sudden change in mode of life at the embryonic/post-embryonic event (change in rate of shell growth: see Landman 1987; Neige 1997).

This analysis shows the need to extend our knowledge of intraspecific embryonic variation. Studies on the relationship between embryonic and post-embryonic development (e.g. the effect of size and coiling variation of the former stage on the rest of development) are essential for a complete understanding of ammonoid growth.

Acknowledgements. We thank D. Marchand for providing some of the material studied, N. H. Landman and N. Monks for their reviews of the manuscript, and C. Sutcliffe for assistance with the English. This paper is a contribution to the theme 'Signal Morphologique de l'Evolution' of the UMR-CNRS 5561 'Biogéosciences'.

REFERENCES

- BANDIL, K. 1982. Morphologie und bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. *Facies*, **7**, 1–198.
- and BOLETZKY, S. V. 1979. A comparative study of the structure, development, and morphological relationships of chambered cephalopod shells. *Veliger*, **21**, 313–354.
- LANDMAN, N. H. and WAAGE, K. M. 1982. Microornament on early whorls of Mesozoic ammonites: implications for early ontogeny. *Journal of Paleontology*, **56**, 386–391.
- BIRKELUND, T. and HANSEN, H. J. 1968. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. *Meddeleser fra Dansk Geologisk Forening, København*, **18**, 71–78.
- — 1974. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, **20** (6), 1–34.
- BONNOT, A., MARCHAND, D. and NEIGE, P. 1999. Les oppelidae (Ammonitina) de l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta) de la région Dijonnaise (Côte d'Or, France). *Annales de Paléontologie*, **85**, 241–263.
- BOLETZKY, S. V. 1974. The 'larvae' of Cephalopoda: a review. *Thalassa Jugoslavia*, **10**, 45–76.
- DAUPHIN, Y. 1978. Croissance individuelle de *Beudanticeras beudanti* (Brongniart) et *Desmoceras latidosatum* (Michelin) (Ammonitina, Albien). Comparaison avec le nautilus et la spirule. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **511**, 1–36.
- DRUSCHITS, V. V. and DOGUZHAIEVA, L. A. 1981. *Ammonites under the electron microscope*. Moscow University Press, Moscow, 240 pp. [In Russian].
- and KHAMIS, N. 1970. Structure of the septa, protoconch walls and initial whorls in early Cretaceous ammonites. *Paleontological Journal*, **4**, 26–38.
- DOGUZHAIEVA, L. A. and MIKHAYLOVA, I. A. 1977. The structure of the ammonitella and the direct development of ammonites. *Paleontological Journal*, **11**, 188–199.
- ELMI, S. 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, **19**, 1–845.
- ERBEN, H. K., FLAJS, G. and SIEHL, A. 1969. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleaten Cephalopoden. *Paleontographica Abteilung A*, **132**, 1–54.
- GRANDJEAN, F. 1910. Le siphon des ammonites et des bélemnites. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **10**, 496–519.
- HAYAMI, I. and MATSUKUMA, A. 1970. Variation of bivariate characters from the standpoint of allometry. *Palaeontology*, **13**, 588–605.
- HERANO, H. 1975. Ontogenetic study of the late Cretaceous *Gaudryceras tenuiliratum*. *Memoirs of the Faculty of Sciences, Kyushu University, Series D*, **22**, 165–192.
- KULICKI, C. 1974. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. *Acta Palaeontologica Polonica*, **19**, 201–224.
- 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. *Palaeontologica Polonica*, **39**, 97–142.
- LANDMAN, N. H. 1982. Embryonic shells of *Baculites*. *Journal of Paleontology*, **56**, 1235–1241.
- 1985. Preserved ammonitellas of *Scaphites* (Ammonoidea, Ancyloceratina). *American Museum Novitates*, **2815**, 1–10.
- 1987. Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian, Santonian) scaphitid ammonites from the Western Interior of North America: systematics, developmental patterns and life history. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **185**, 117–241.
- TANABE K. and SHIGETA Y. 1996a. Ammonoid embryonic development. 343–405. In LANDMAN, N. H., TANABE, K. and DAVIS, R. A. (eds). *Ammonoid paleobiology*. Plenum Press, New York and London, 857 pp.
- — 1996b. *Ammonoid paleobiology*. Plenum Press, New York and London, 857 pp.

- NEIGE, P. 1997. Ontogeny of the Oxfordian ammonite *Creniceras renggeri* from the Jura of France. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **90**, 605–616.
- OHITSUKA, Y. 1986. Early internal shell microstructure of some Mesozoic ammonoidea: implications for higher taxonomy. *Transactions and Proceedings of the Paleontological Society of Japan*, **141**, 275–288.
- PALFRAMAN, D. F. B. 1966. Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richi* (De Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel), from England. *Palaeontology*, **9**, 290–311.
- . 1967. Variation and ontogeny of some Oxford clay ammonites: *Distichoceras* (Stahl) and *Horioceras bauggeri* (d'Orbigny), from England. *Palaeontology*, **10**, 60–94.
- . 1969. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt). 126–157. In WESTERMANN, G. E. G. (ed.). *Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications*. International Union of Geological Sciences, Series A, No. 1, Stuttgart, 250 pp.
- SHIGETA, Y. 1993. Post-hatching early life history of Cretaceous Ammonoidea. *Lethaia*, **26**, 133–145.
- TANABE, K. 1989. Endocochliate embryo model in the Mesozoic Ammonitina. *Historical Biology*, **2**, 183–196.
- , FUKUDA, Y. and OBATA, I. 1980. Ontogenetic development and functional morphology in the early growth stages of three Cretaceous ammonites. *Bulletin of the National Science Museum, Series C*, **8**, 9–26.
- , LANDMAN, N. H., MAPES, R. H. 1994. Early shell features of some late Paleozoic ammonoids and their systematic implication. *Transactions and Proceedings of the Paleontological Society of Japan*, **173**, 384–400.
- , and FAULKNER, C. J. 1993. Analysis of a Carboniferous embryonic ammonoid assemblage from Kansas U.S.A. — implications for ammonoid embryology. *Lethaia*, **26**, 215–224.
- , OBATA, I., FUKUDA, Y. and FUTAKAMI, M. 1979. Early shell growth in some Upper Cretaceous ammonites and its implications to major taxonomy. *Bulletin of the National Science Museum, Series C, Geology, Paleontology*, **5**, 153–176.
- , and OHITSUKA, Y. 1985. Ammonoid early internal shell structure: its bearing on early life history. *Paleobiology*, **11**, 310–322.

ISABELLE ROUGET

PASCAL NEIGE

Centre des Sciences de la Terre

UMR CNRS 5561

Université de Bourgogne

6, boulevard Gabriel

F-21000 Dijon, France

e-mail Isabelle.Rouget@u-bourgogne.fr

Pascal.Neige@u-bourgogne.fr

Typescript received 31 January 2000

Revised typescript received 28 June 2000

Apparition d'une morphologie scaphitomorphe par miniaturisation chez une ammonite oxfordienne : *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853)

Appearance of scaphitomorph morphology through miniaturization in an Oxfordian ammonite: *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853)

Pascal NEIGE¹, Didier MARCHAND¹, Jacques ROSSI² et Jacques LANCE³

¹ Université de Bourgogne, Centre des sciences de la terre, UMR CNRS 5561 (paléontologie analytique et géologie sédimentaire), 6, bd. Gabriel, F-21000 Dijon ;

² 16, allée du Suebot, F-21800 Quétigny ;

³ 18, av. Paul-Paqueriau, F-21700 Nuits-Saint-Georges, France

RÉSUMÉ

Dans les marnes à fossiles pyriteux du Jura (Oxfordien inférieur), il existe une ammonite remarquable par sa taille adulte (inférieure à 16 mm) et par l'enroulement scaphitoïde de sa loge d'habitation qui mime certains Scaphitaceae du Crétacé. L'analyse anatomique et ontogénétique permet de démontrer l'unité spécifique de ces individus rattachés à *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853). Le genre *Scaphitodites* dériverait de *Taramellicerus* par un processus de progonèse complexe (sensu Landman et al., 1991).

Mots clés : Ontogénèse, Miniaturisation, Scaphitomorphe, Ammonites, Oxfordien, Jura

ABSTRACT

The pyritized fossil-bearing marls of the Jura (Lower Oxfordian) contain an ammonite that is remarkable because of its tiny adult size (less than 16 mm) and of the scaphitoid coiling of its body chamber, which is similar to that of certain Cretaceous Scaphitaceae. Anatomical and ontogenetic analysis demonstrates that these individuals, which are ascribed to *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853), formed a single species. We argue that the genus *Scaphitodites* derived from *Taramellicerus* by a complex process of progonesis (sensu Landman et al., 1991).

Keywords: Ontogenesis, Miniaturization, Scaphitomorph, Ammonites, Oxfordian, Jura

1. Introduction

Parmi les ammonites pyriteuses des Marnes à *Creniceras renggeri* du Jura français, on trouve — outre d'abondants *nuclei* de diverses espèces — des individus adultes de petite taille (micromorphes). Parmi ceux-ci, existe l'espèce scaphitomorphe *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853) qui ne dépasse pas 16 mm de diamètre, et

dont la loge d'habitation adulte est constituée d'une hampe suivie d'une crosse (figure 1).

Les ammonites micromorphes sont connues dans divers groupes taxinomiques au Jurassique comme au Crétacé, mais n'ont jamais fait l'objet d'une large étude. Au-delà de l'analyse de *S. scaphitoides* (anatomie de la coquille, ontogénèse, taxinomie), ce travail a donc pour objet d'envisager les processus qui conduisent à des ammonites miniatures.

Note présentée par Philippe Taquet

Note remise le 17 février 1997, acceptée après révision le 26 avril 1997

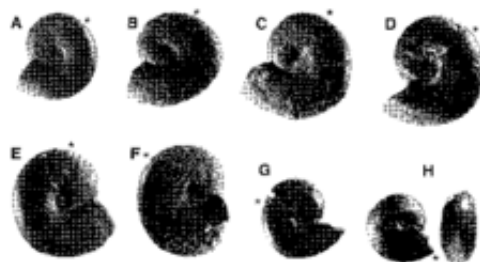


Figure 1. *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853). Échelle x2 (l'astérisque indique la fin du phragmocone adulte). A, E : Arc sous Monténat (25) ; B, F : la Billaude (39) ; C, D, H : Crouzet Migette (25) ; G : Andélot en Montagne (39) ; (A, B, E, F : coll. PN, C, D : coll. JR, G : coll. DM ; H : coll. JL). Clichés A. Godon.

Scaphitodites scaphitoides (Coquand, 1853). Scale x2 (asterisk indicates the end of adult phragmocone). A, E : Arc sous Monténat (25) ; B, F : la Billaude (39) ; C, D, H : Crouzet Migette (25) ; G : Andélot en Montagne (39) ; (A, B, E, F : coll. PN, C, D : coll. JR, G : coll. DM ; H : coll. JL).

II. Matériel

Nos récoltes *in situ* nous permettent de disposer d'un échantillon de 150 spécimens dont 105 adultes (resserrement des deux dernières cloisons). Dans la majorité des cas, il s'agit de moules internes à sutures bien visibles. Ces ammonites (1-3 % de la faune ammonitique) proviennent des départements du Jura et du Doubs : gisements situés entre Châpois et Crouzet Migette, tous datés de l'Oxfordien inférieur (zone à *Mariae*, sous-zone à *Praecordatum*).

III. Description anatomique

Ammonitella

Protoconque ellipsoïdale (grand axe en moyenne de 320 µm, et petit axe en moyenne de 220 µm), se situant parmi les plus petites observées chez les Ammonoidea (Landman et al., 1996). Constriction primaire (marquant la fin de l'ammonitella) située en moyenne à 270° de tour après l'ouverture de la protoconque. Siphon médian à l'ouverture de la protoconque, qui atteint peu à peu sa position ventrale entre 450° et 540° tours de spires.

Phragmocone

Phragmocone planispiralé à ombilic ponctiforme. Ornementation absente sur les flancs ou représentée par quelques renflements péri-ombilicaux. Sillon ventral, en moyenne sur les cinq dernières loges du phragmocone, atteignant sa profondeur maximale à la fin du phragmocone. Sauf exception, il ne s'étend jamais sur la loge d'habitation de l'adulte. Le tube siphonal est toujours situé sous ce sillon. Une fine carène non crénelée peut exister sur le phragmocone avant que ne débute le sillon. Les

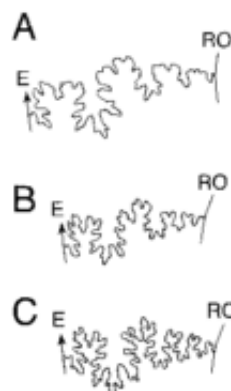


Figure 2. Lignes de suture. A et B : *Scaphitodites scaphitoides*. C : *Taramellicerias richei* (E = lobe externe, RO = rebord ombilical, échelle : x 5).

Suture lines. A and B : *Scaphitodites scaphitoides*. C : *Taramellicerias richei* (E = external lobe, RO = umbilical edge. Scale: x5).

cloisons sont espacées (cinq à six par demi-tour) et les sutures peu découpées et peu profondes (figure 2A et 2B).

Loge d'habitation

Loge d'habitation (un demi-tour en moyenne), toujours « scaphitomorphe » : formée d'une hampe s'achevant par une crosse. La morphologie du déroulement de cette loge est particulièrement variable : 1) longueur et démarrage variables de la hampe et 2) taille et forme variables de la crosse d'un individu à l'autre (figure 1). Dans tous les cas, la loge d'habitation reste en contact avec le tour précédent, bien que l'ouverture ombilicale passe de 2-3 % du diamètre sur le phragmocone à un maximum de 20 % à la fin de cette loge. Une fine carène ventrale, parfois légèrement tuberculée au début, peut prendre le relais du sillon sur la loge d'habitation. Elle est parfois encadrée de deux carènes latérales toujours peu marquées.

IV. Analyse quantitative

Phragmocone adulte

La taille du phragmocone adulte varie de 4,5 à 11,6 mm (tableau), avec une variation gaussienne (figure 3A) autour d'une moyenne de 9,42 mm. La taille des individus à loge d'habitation complète ne dépasse pas 16 mm. Les hauteurs et les épaisseurs des phragmocones adultes présentent également des valeurs réparties selon un modèle de variation gaussien (figures 3B et 3C).

Ontogenèse

Le coefficient de corrélation entre la hauteur (H) et le diamètre (D) est de 0,95, avec une faible dispersion du nuage de points (figure 4A). A l'opposé, le coefficient de

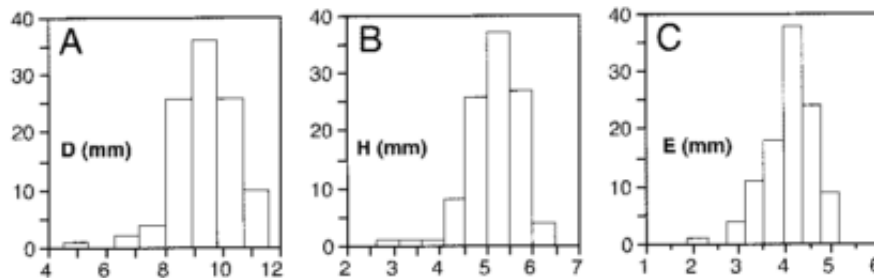


Figure 3. Histogrammes de répartition du phragmocone adulte. A : diamètre, B : hauteur du tour et C : épaisseur du tour.

■■■■■

Bar charts of adult phragmocone distribution. A: diameter, B: whorl height and C: whorl thickness.

Table. Données statistiques pour les stades adultes (D : diamètre, H : hauteur du tour et E : épaisseur du tour).

■■■■■

Statistical data for adult stages (D: diameter, H: whorl height and E: whorl thickness).

	Moyenne	Écart type	Effectif	Minimum	Maximum
D (mm)	9,42	1,08	105	4,47	11,60
H (mm)	5,19	0,58	105	2,62	6,46
E (mm)	4,12	0,54	105	1,90	5,18

corrélation entre l'épaisseur (E) et le diamètre est de 0,74, avec une dispersion croissante, jusqu'à la séparation en deux ensembles (figure 4B). L'interprétation de cette bimodalité de l'épaisseur du tour — et par conséquent sa traduction taxinomique — reste problématique. Certains auteurs (e.g. Kennedy et Cobban, 1976 ; Contini et al., 1984) ont interprété ce phénomène comme résultant d'un polymorphisme intraspécifique non sexuel, réservant l'hypothèse du dimorphisme sexuel, lorsque les diamètres adultes des deux morphes sont différents. Cependant, chez certains Scaphitaceae du Crétacé, un dimorphisme sexuel a été démontré pour des dimorphes de taille adulte presque identique, et de déroulement différent de leur chambre d'habitation : régulier chez le microconque versus irrégulier (hampe droite marquée suivie d'une crosse) chez le macroconque (e.g. Landman et Waage, 1993). Chez *S. scaphitoides* — et aussi bien dans le morphe mince que dans le morphe épais — tous les déroulements intermédiaires existent entre les deux modes observés chez les Scaphitaceae. Pour cette raison, et pour l'absence de bimodalité de la taille adulte, nous considérons les deux morphes de *S. scaphitoides* comme résultant d'un polymorphisme intraspécifique non sexuel.

V. Synonymie

Ces ammonites micromorphes ont été appelées *Ammonites scaphitoides* par Coquand (1853), puis refigurées par de Loriol (1898, 1900) sous le nom d'*Oekotraustes sca-*

phitoides (Coquand, 1853). C'est Haas (1955) qui rangera cette espèce dans le genre *Scaphitodites* de Buckman (1924) à partir d'une étude sur des ammonites de l'Oxfordien inférieur du Mont Hemon (Proche Orient). Leurs caractères sont similaires à ceux observés sur les spécimens du Jura : sillon ventral similaire à la fin du phragmocone, tailles adultes compatibles, sutures similaires (selles peu profondes et cloisons espacées). Malgré l'éloignement géographique, les formes de Haas et les nôtres semblent donc conspécifiques, d'autant plus que leur âge est probablement similaire (présence de *Creniceras renggeri* dans les deux gisements).

Par ailleurs, de Loriol (1898, p. 60, pl. V, figure 1) crée l'espèce *Oppelia ? puellaris* pour un spécimen épais qui se révèle être un variant extrême de *S. scaphitoides*. Une autre espèce scaphitomorpe a été décrite dans l'Oxfordien inférieur de Pologne (base de la zone à *Cordatum*) sous le nom d'*Oppelia paucirugata*, par Bukowski (1887). Il nous semble cependant prématuré, comme le fait Haas (1955), de la mettre en synonymie avant son étude quantitative détaillée. Nous proposons donc la synonymie suivante :

- 1853 *Ammonites scaphitoides* Coquand, p. 442-443, Pl. XIV, figures 9-10
- ? 1887 *Oppelia paucirugata* Bukowski, p. 117-119, Pl. XXVI, figure 3
- 1898 *Oppelia ? puellaris* de Loriol, p. 60, figure 23 ; Pl. V, figure 1
- 1898 *Oekotraustes scaphitoides* (Coquand), de Loriol, p. 68-69, figure 25 ; Pl. V, figure 14
- 1900 *Oekotraustes scaphitoides* (Coquand), de Loriol, p. 54-55, Pl. IV, figures 13-15 et 12 ?
- 1924 *Scaphitodites navicula* Buckman, T. V, Pl. CDLIX
- 1955 *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand), Haas, p. 115, Pl. 17, figures 38-47 et Pl. 18, figures 1-21
- ? 1983 *Scaphitoides paucirugatus* (Bukowski), Tarkowski, Pl. II, figures 12-13
- 1990 *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand), Czigli, Pl. 4, figure 4

VI. Conclusions

Arkell et al. (1957) rangent *Scaphitodites* dans la sous-famille des *Taramelliceratinae*. Cette prise de position nous semble exacte, car nous avons observé les faits suivants :

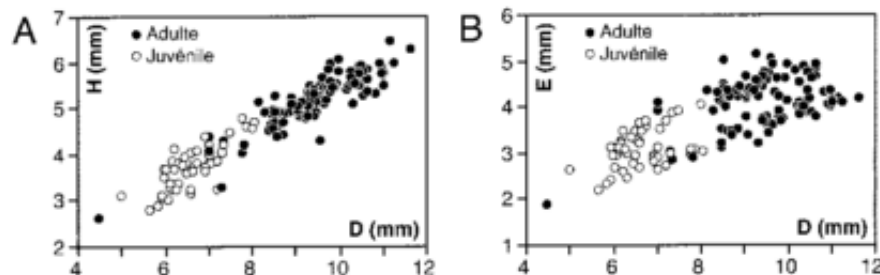


Figure 4. A. Diagramme de dispersion de la hauteur du tour en fonction du diamètre. B. Diagramme de dispersion de l'épaisseur du tour en fonction du diamètre.

10111111

A: Whorl height dispersion versus diameter. B: whorl thickness dispersion versus diameter.

– chez un individu de *S. scaphitoides*, une rangée de tubercules axiaux (comme chez *Taramellicer*) à la place du sillon ventral ;
– à l'inverse, le remplacement des tubercules axiaux par un sillon chez des formes minces du genre *Taramellicer* ;
– une suture, bien que simplifiée, proche de celle du genre *Taramellicer* (figure 2C). Nous proposons donc d'ériger le genre *Scaphitodites* dans le genre *Taramellicer*. Le processus hétérochronique qui permet le passage du genre *Taramellicer* au genre *Scaphitodites* n'est pas ce-

pendant une simple progenesis sensu Gould (1977) : arrêt précoce de la croissance, d'où une petite taille et une troncature du développement. En effet, outre la réduction de taille, il y a apparition d'une morphologie adulte inconnue dans le genre souche (logé d'habitation scaphitomorphe). Cette miniaturisation s'apparenterait donc à une progenesis complexe — phénomène déjà démontré chez d'autres ammonites (Landman et al., 1991) — où caractères juvéniles et caractères adultes nouveaux sont associés. L'exemple détaillé ici confirme donc la nature souvent complexe de la progenesis chez les ammonites.

Remerciements : Les ammonites sont conservées au Centre des sciences de la terre de l'Université de Bourgogne. Cet article est une contribution au thème « Signal morphologique de l'évolution » de l'UMR CNRS « Paléontologie analytique et géologie sédimentaire ».

RÉFÉRENCES

- Atoll W.J., Kummel B. et Wright C.W. 1957. Mesozoic Ammonitoida, in: MOORE, R.C., (ed), *Treatise on invertebrate paleontology*, Geol. Soc. Amer. and Univ. Press, Lawrence, L80-L465.
- Buckman S.S. 1924. Type ammonites, Wheldon et Wesley, LTD., Part XLV, Pl. CDLIX.
- Bukowski G. 1887. Jurabildungen von Czeszochau, Beitr. Pal. Geol. Ost. Ung., 4, 75-171.
- Contini D., Marchand D. et Thierry J. 1984. Réflexions sur la notion de genre et de sous-genre chez les ammonites : exemples pris essentiellement dans le Jurassique moyen, *Bull. Soc. géol. France*, 7 (4), 653-661.
- Coquand H. 1853. Description d'espèces nouvelles de Coquilles fossiles du musée de Besançon, *J. Conchyliol.*, 4, 439-443.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, 501.
- Haas O. 1955. Revision of the Jurassic ammonite fauna of Mount Hermon Syria, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 108, 1-260.
- Kennedy W.J. et Cobban W.A. 1976. Aspects of ammonite biology, biogeography and biostratigraphy, *Spec. Papers Paleontol.*, 17, 1-97.
- Landman N.H., Dommergues J.-L. et Marchand D. 1991. The complex nature of progenesis species - examples from Mesozoic ammonites, *Lethaia*, 24, 409-421.
- Landman N.H., Tanabe K. et Shigeta Y. 1996. Ammonoid embryonic development, in Landman N.H., Tanabe K. et Davis R.A., (eds.), *Ammonoid paleobiology*, Plenum Press, New York, 343-405.
- Landman N.H. et Waage K.M. 1993. Scaphitid ammonites of the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hills formation in South Dakota and Wyoming, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 215, 1-257.
- Loral P. de 1898. Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou zone à *Ammonites renggeri* du Jura Bernois, *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, 25, 3-115.
- Loral P. de 1900. Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou zone à *Ammonites renggeri* du Jura Lédonien, *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, 27, 3-196.

Exploration of Morphospace Using Procrustes Analysis in Statoliths of Cuttlefish and Squid (Cephalopoda: Decabrachia)—Evolutionary Aspects of Form Disparity

JEAN-LOUIS DOMMERGUES AND PASCAL NEIGE

Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne & UMR CNRS 5561, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France

AND

SIGURD V. BOLETZKY

Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire Arago, UMRCNRS 7628, F-66651 Banyuls-sur-Mer, France

Abstract. This paper reports on a pilot study using, for the first time, a Procrustes type analysis of shape in exploring the morphospace of cephalopod statoliths. A total of 12 species of cuttlefish and squid (Decabrachia) from the Mediterranean were analyzed, based on 18 homologous points (landmarks) chosen on the anterior statolith surface. For two species (one cuttlefish, one loliginid squid) size ranges were sufficiently large to reveal ontogenetic trends in statolith. Comparisons between species resulted in four well-defined sets of statolith morphology corresponding, respectively, to (1) sepiid cuttlefish, (2) *Rossia* (a large sepiolid squid), (3) myopsid squids, (4) oegopsid squids and small sepiolids. The morphological "dissociation" of large and small sepiolids suggests a relation between statolith size and shape "distinctness," and draws attention to the possibly paedomorphic shapes at the lower end of the size scale.

INTRODUCTION

Statoliths are calcareous particles that are attached to an epithelial receptor complex inside the paired statocysts of cephalopods. They grow by periodic addition of aragonite layers crystallized from the statocyst fluid. They are part of the macula/statolith system for the detection of gravity and other linear acceleration. This gravity receptor system functions along with a complementary angular acceleration receptor system, which occupies the greater part of the statocyst (Budelman et al., 1997). The statoliths have been studied intensively since the beginning of the 1960's (e.g., Young, 1960; Clarke & Maul, 1962; Lombarte et al., 1997). In recent years, much attention has been given to the growth layers observed in squid statoliths as potential age markers (Jereb et al., 1991; Arkhipkin & Bizikov, 1997; Bizikov & Arkhipkin, 1997).

Clarke & Maddock (1988a, b) came to the conclusion that the shape of the statoliths depends little on their function and heavily on the phylogeny. In contrast, the overall structure of the statocysts apparently reflects rather strongly the respective life style and locomotor activity of a species (Young, 1988, 1989). Thus the question remains open whether statolith form, even if it appears to depend little on the function of the statolith (Clarke & Maddock, 1988b), might nevertheless reflect some physical constraints related to the movement of the endolymph inside the statocyst.

Our study reconsiders the conclusion of Clarke & Maddock (1988b) as to phylogenetic information provided by statolith morphology, in (1) exploring morphospace patterns in statoliths of several decabrachian groups, considering variability at different levels from intraspecific to intergroup (family) level, (2) assessing biological form disparity between statoliths in terms of morphological distances that are testable against the phylogenetic trees derived from molecular methods, and (3) identifying likely homoplasies by comparing traditional taxonomy, exploitation of molecular patterns and statolith morphology. This approach should allow us to consider two evolutionary aspects complementary to one another, namely adaptive significance versus genetic fixation of statolith morphology.

Form disparity needs to be described in morphological terms applied to the disparity definition proposed by Raff (1996), according to which disparity is the measure of how fundamentally different organisms are. Methods of geometric morphometry (Procrustes analysis) have proved interesting on theoretical grounds (Bookstein, 1991) and efficient in their applications to various zoological groups (e.g., Tabachnik & Bookstein, 1990; Laurin et al., 1994; Neige & Dommergues, 1995; David & Laurin, 1996; Neige & Boletzky, 1997). These methods are based on the utilization of anatomically conspicuous points (landmarks *sensu* Sneath, 1967; Bookstein et al., 1985; Bookstein, 1991). A given set of landmarks serves

Table 1

Traditional classification of the studied taxa (after Mangold & Portmann, 1989), and number of individuals (n) used for analysis.

Order	Suborder	Family	Subfamily	n
SEPIOIDEA	Sepiidae		<i>Sepia officinalis</i> Linnaeus, 1758	11
			<i>Sepia elegans</i> d'Orbigny, 1835	11
			<i>Sepia orbignyana</i> Férussac, 1826	11
	Sepiolidae	Rossiinae Sepiolinae	<i>Rossia macrosoma</i> (Dele Chiaje, 1829)	03
			<i>Sepietta neglecta</i> Naef, 1916	05
			<i>Sepietta oweniana</i> (Pfeffer, 1908)	07
			<i>Sepioida</i> sp.	01
TEUTHOIDEA	Myopsida	Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i> Lamarck, 1798	32
			<i>Alloteuthis media</i> (Linnaeus, 1758)	31
	Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Abralia veranyi</i> (Rüppell, 1844)	01
		Ommastrephidae	<i>Illex coindetii</i> (Vérany, 1837)	09
			<i>Todaropsis eblanae</i> (Ball, 1844)	02

as a morphological descriptor. Comparison of the relative positions of these landmarks warrants localization and quantification of morphological differences between ontogenetic stages, individuals, or taxa. Such a representation is called a morphospace (Neige et al., 1997); here it is given in the form of a phenogram for cephalopod statoliths.

MATERIALS AND METHODS

Our analysis covers nine genera: four Sepioidea, five Teuthoidea (Table 1). This sample represents a wide range of decabrachian diversity and covers the greater part of taxa studied recently with molecular methods (Bonnaud et al., 1996, 1997; Boucher-Rodoni & Bonnaud, 1996). All the specimens were caught in the area of Banyuls-sur-Mer (western Mediterranean).

Landmarks

Although the statoliths of decabrachian cephalopods show a wide variety of forms, their structure is sufficiently constant to permit recognition of homologies. In our study, homologies are derived from a subdivision of the whole statolith in four basic compartments according to the terminology of Clarke (1978): attachment area or wing, ventral rostrum, lateral dome, and dorsal dome (Figure 1A). Nevertheless our approach of morphology using landmarks is different from the one chosen by Clarke & Maddock (1988b) who took linear measurements for subsequent processing by multivariate analysis.

In this study, only the anterior side of the statolith is analyzed. Apart from the fact that the attachment area, which is one of the most important structural elements, is entirely exposed only on the anterior side, this side has the advantage of showing a clear partitioning, which allows one to recognize a large number of homologous points (Figure 1B). Since the position of maximum sur-

face curvature in the lateral dome (Point 17) is used, our descriptor also provides some information on the relief of the anterior face. Figure 1C gives the localization and assessment of the 18 landmarks as adopted in this study, taking into account the terminology of Bookstein (1991).

Data Acquisition and Morphometric Treatment

Homologous points, localized on camera lucida drawings of statoliths, were seized using a digitizer (3SPACE® DIGITIZER). The adjustments permitting form comparisons were achieved with the LSTRA algorithm of the Procrustes program (David & Laurin, 1992). The phenetic trees derived from a distance matrix, calculated with the Procrustes program (see Appendix 1, 2, 3), were obtained using the Fitch algorithm of the PHYLIP program (Felsenstein, 1990).

The first step of the analysis was to compare all the individuals in pairs (Pairwise analysis of Procrustes software) within each species. In some cases, this step could allow one to surmise an ontogenetic trend in statolith morphology. To test the veracity of this observation, a phenetic tree is established that summarizes all the pairwise comparisons. If such a trend is confirmed, the sample is represented for the following interspecific analysis by two categories: one for small specimens, the other for large ones.

To compare species, an average individual is calculated (Consensus Analysis option of Procrustes software) from all individuals included in the species, except in ontogenetically marked species where two average individuals are calculated: one for small specimens, the other for large ones.

RESULTS

Variation within Species

For *Loligo vulgaris*, if the largest individual is compared with the smallest, the adult statolith appears rela-

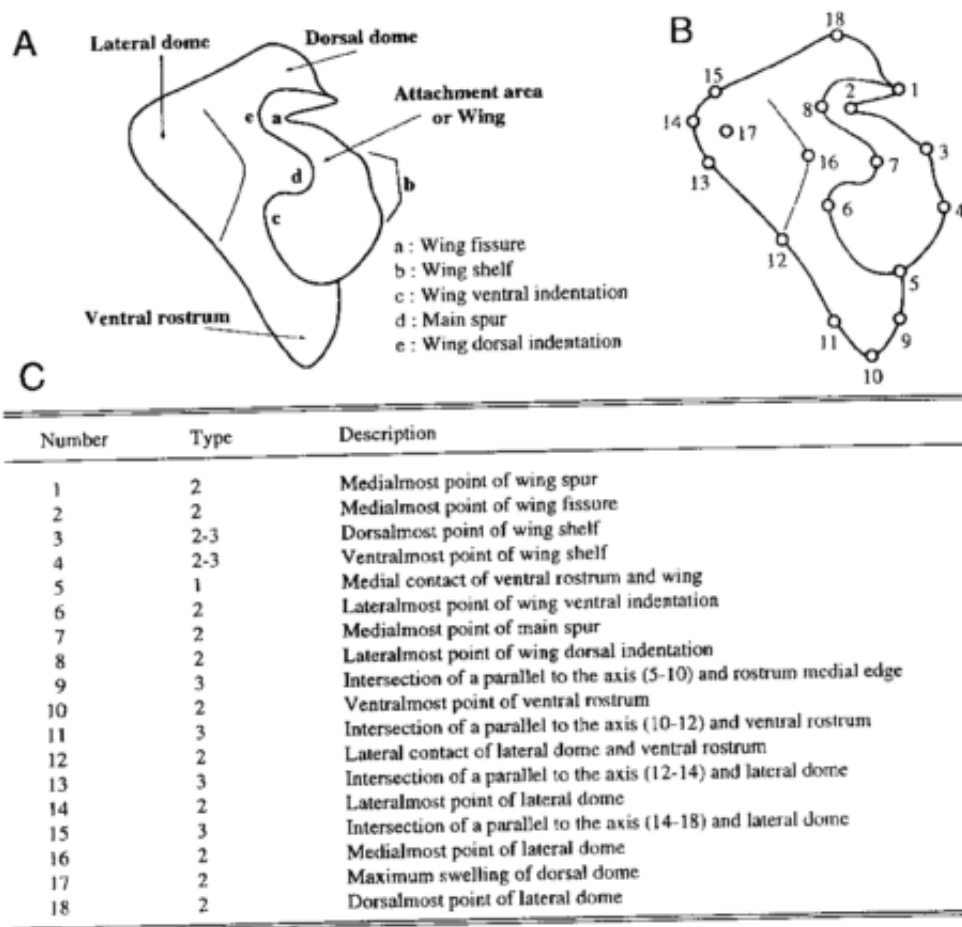


Figure 1

A. Statolith morphology. B. Localization of homologous points used. C. Definitions and respective types (*sensu* Bookstein, 1991) of the 18 homologous points used.

tively wider (Figure 2). The tree constructed from the distance matrix (Appendix 1) is arranged from the smallest to the largest individuals (Figure 3). Thus the feeble morphological modification during growth is indeed a directed one. The same obtains in *Sepia officinalis*. In our sample, there is progressive shortening of the rostrum and widening of the attachment area (Appendix 2, Figure 4). Thus for the interspecific analysis *Loligo vulgaris* and *Sepia officinalis* are represented by two categories each:

SMALL (smaller than 120 mm ML in *L. vulgaris*, smaller than 130 mm ML in *S. officinalis*) versus LARGE.

The statoliths of other species analyzed under identical conditions (*Sepia elegans*, *S. orbignyana*, *Alloteuthis media*) do not reveal growth-related morphological modifications. *Rossia macrosoma*, *Sepietta neglecta*, *S. oweniana*, *Sepioia* sp., *Abraia veranyi*, *Todaropsis eblanae*, *Illex coindetii* are not represented by sufficiently different ranges of sizes to allow an ontogenetic analysis. Never-

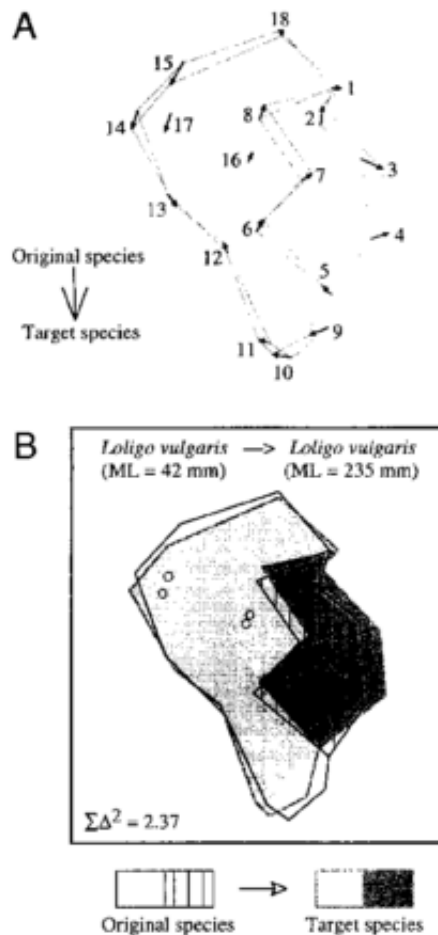


Figure 2

An example of comparison using LSTRA (comparison between two individuals of *Loligo vulgaris* of different sizes). A. Vector field resulting from Procrustes adjustment. B. Presentation used in this analysis.

theless, for *Illex coindetii*, recent data from a very wide range of sizes reveal an ontogenetic change of statolith shape (Gonzalez & Guerra, 1997). Our present data correspond to stage 2 described by these authors.

Even when sexes were distinguishable in sufficiently large numbers of individuals (*Sepia elegans*, *S. orbignyana*, *Illex coindetii*), no sexual dimorphism was detect-

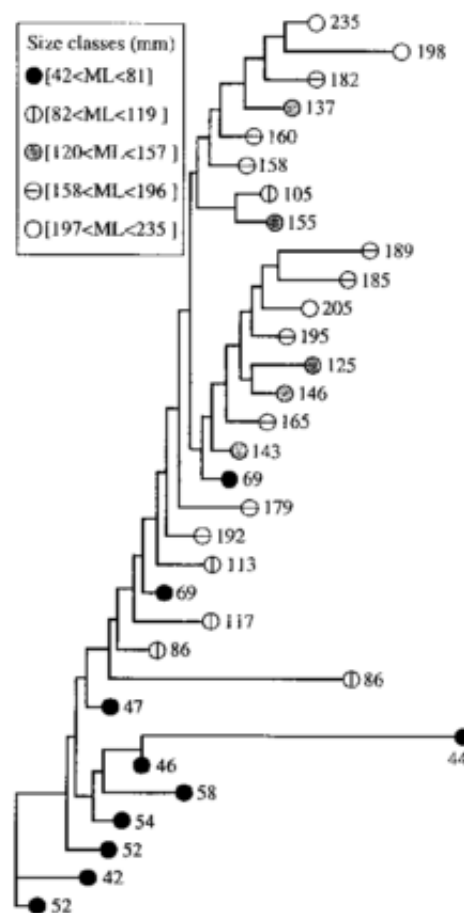


Figure 3

Phenetic tree for *Loligo vulgaris* showing the hierarchy of statolith morphologies as a function of mantle length (ML).

able in statolith morphology; males and females never clustered separately in the phenograms.

Variation between Species

Pairwise analyses among loliginids (*Alloteuthis media* and *Loligo vulgaris*) show that statoliths of *Alloteuthis media* of any size resemble more closely the SMALL *Loligo vulgaris* than the LARGE ones (Figure 5A, B). Differences are rather modest (max. $\Sigma\Delta^2 = 1.58$, Appendix 3) and are expressed mainly by the overall form of

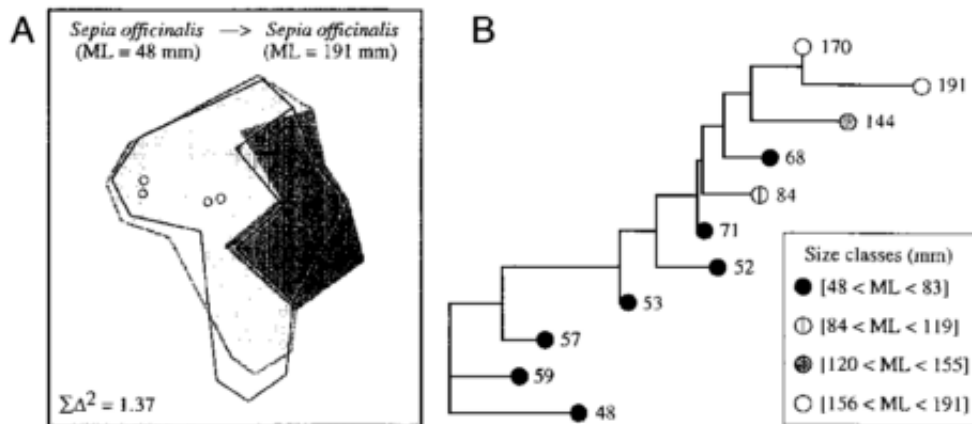


Figure 4

A. Comparison between two individuals of *Sepia officinalis* of different mantle lengths. B. Phenetic tree for *Sepia officinalis* showing the hierarchy of statolith morphologies as a function of mantle length (ML).

the statolith, which is more slender in *Alloteuthis media* and in SMALL *Loligo vulgaris*, and by the lateral and ventral expansion of the lateral dome, which is very marked in LARGE *Loligo vulgaris*. In contrast, the ventral rostrum shows only very few morphological modifications. This result suggests an ontogenetic heterochrony: *Alloteuthis media* having pedomorphic statoliths compared to *Loligo vulgaris*.

The morphological differences between oegopsid squids (*Abralia veranyi*, *Illex coindetii*, *Todaropsis eblanae*) are undeniable (max. $\Sigma\Delta^2 = 3.38$, Appendix 3), but they do not affect the general pattern of statolith morphology (Figure 5C): the ventral rostrum is short, the attachment area is long compared to the rest of the statolith, the overall form is slender, and the lateral dome is rather indistinct.

A comparison between the two teuthoid groups (Myopsida versus Oegopsida) reveals notable differences (for example a $\Sigma\Delta^2$ of 3.73 between LARGE *Loligo vulgaris* and *Illex coindetii*; Figure 5D, Appendix 3). In comparison with *L. vulgaris*, *I. coindetii* has statoliths in which the rostrum is markedly reduced, the lateral dome truncated laterally, but well developed dorsally and ventrally, and which has a longer attachment area.

The three species of *Sepia* Linnaeus, 1758, have very similar statoliths (max. $\Sigma\Delta^2 = 1.53$, Appendix 3), always with a lateral dome forming a very distinct subspherical structure (which sets them apart from all the other taxa studied), a long and broad rostrum showing a truncated or broadly rounded end, and a large, massive attachment area (Figure 5E). The Sepiolineae form another group with high morphological coherence, although interspecies dis-

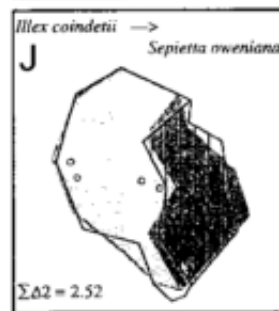
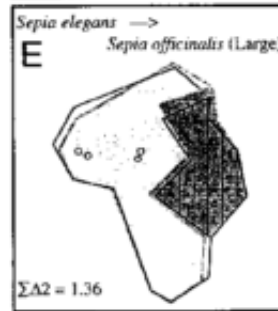
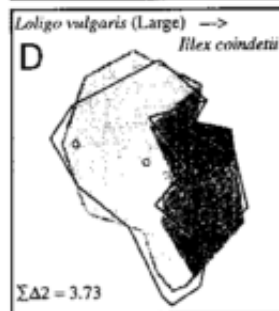
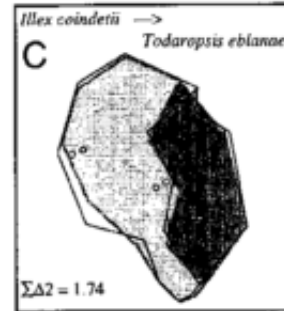
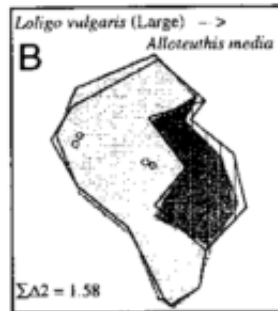
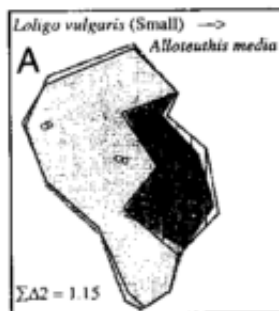
tances are larger (max. $\Sigma\Delta^2 = 2.49$, Appendix 3). Their statoliths are characterized by the lack of a ventral rostrum (which implies superposition of points 5, 9, 10, 11; Figure 5F), a strongly (especially dorsally) reduced attachment area, and by a well-developed dorsal dome, which is only poorly demarcated from the lateral dome, however. The overall outline is slender in the statoliths of the Sepiolineae.

The analyses reveal particularly marked differences between Sepiidae and Sepiolineae (max. $\Sigma\Delta^2 = 5.05$, Appendix 3). An intermediary position between these two sets is held by the sepiolid *Rossia macrosoma* (Figure 5G, H), which appears closer to the sepiids (max. $\Sigma\Delta^2 = 3.02$, Appendix 3) than to the Sepiolineae (max. $\Sigma\Delta^2 = 4.43$, Appendix 3). Apart from the lack of a (typically sepiid) subspherical lateral dome, the main difference between *Rossia macrosoma* and sepiid statoliths is the smaller rostrum with a more rounded end and a wider lateral dome.

Moreover, the pairwise analyses performed between *Sepia elegans* and *Rossia macrosoma*, on the one hand (see Figure 5G), and between *Loligo vulgaris* and *Rossia macrosoma*, on the other (Figure 5I), highlight the intermediary position of *R. macrosoma* between the Sepiidae and myopsid Teuthoidea. In contrast, the Sepiolineae appear closer to the oegopsid Teuthoidea, as shown by the comparison between *Illex coindetii* and *Sepiella oweniana* (Figure 5J).

DISCUSSION

The phenetic tree derived from the distance matrix (Appendix 3) gives a quantitative representation of relations



between statolith morphologies in the species studied (Figure 6). It reflects many of the taxonomic divisions traditionally accepted (Voss, 1977; Mangold & Portmann, 1989; Sweeney et al., 1992).

For the Teuthoidea, the phenetic tree topology obtained with our method suggests a clear separation of Myopsida (with loliginid genera *Loligo* Lamarck, 1798, and *Alloteuthis*, Wülker, 1920) and Oegopsida (represented by two families, the Enoploteuthidae with *Abralia* Gray, 1849, and the Ommastrephidae with *Illex* Steenstrup, 1880, and *Todaropsis* Girard, 1890). In contrast, the Sepioidea do not cluster. *Sepia* and *Rossia macrosoma*, on the one hand, differ from the Sepiolineae (*Sepioida* Leach, 1817, *Sepietta* Naef, 1912), on the other. Thus the statoliths of the Sepioidae fall under two distinct morphologies, which correspond to the Rossiinae and Sepiolineae, respectively.

Clarke & Maddock (1988b:182) concluded that statoliths largely confirm a broad pattern as expected from general systematic studies. However, for the Sepioidae, they note that *Heteroteuthis* and *Rossia* are closer to the Sepiidae than is *Sepioida*.

The morphological similarity between the statoliths of *Rossia macrosoma* and *Sepia* could be related to similarities in both animal and statolith sizes between *Sepia* and *Rossia macrosoma*, but the adult size of *Heteroteuthis* Gray, 1849, is closer to that of *Sepioida* or *Sepietta*. This has to be kept in mind in attempts to interpret the disparity between the statolith morphologies of Rossiinae and Sepiolineae in relation to functional constraints. Likewise, the morphological similarity between statoliths of Sepiolineae and of oegopsid squids could be related to similarities in statolith size, but it cannot be related to the adult sizes of the animals, which are very different. Thus the question arises whether this similarity of statolith morphology might reflect a close phylogenetic relationship. This has to be discussed in relation to other published data, and especially with a close look at *Idiosepius* Steenstrup, 1881.

Various data now call for a redefinition (or abandonment) of the higher taxa Sepioidea and Teuthoidea. Within the Teuthoidea, the suggested transfer of *Chtenopteryx* Appellöf, 1890, from the Oegopsida to the Myopsida (to join the loliginids, as suggested by Young, 1991, and Brierley et al., 1996), is a minor change, but it may foreshadow greater rearrangements. The removal from the Sepioidea, either of the Sepioidae together with the Sepiadariidae and the Idiosepiidae (Fioroni, 1981), or of the Sepioidae with the Idiosepiidae only (Clarke, 1988), has already launched a reassessment of sepioid relationships

(Boletzky, 1995). The resulting systematic changes within the former Sepioidea, or within the Decabrachia as a whole, are now highlighted by the possible transfer of *Idiosepius* to the Oegopsida based on nucleotide and amino acid sequences processed with the Neighbour Joining method, Bonnaud et al. (1997).

Provided that this new position of *Idiosepius* is not due to an artefact of data processing (especially relating to use of a distance method), the similarity of the statoliths of *Idiosepius* (Jackson, 1988) with those of Sepiolineae suddenly appears in new light. Indeed these statoliths are similar not only to those of Sepiolineae, but also to those of ommastrephid and enoploteuthid squids. Of course, this observation should not be taken to mean that the Sepiolineae or the whole family Sepioidae would now have to follow in the wake of *Idiosepius* in view of the other similarities (cf. Fioroni, 1981; Clarke, 1988).

In contrast to the new position of *Idiosepius* suggested by the above-mentioned molecular study, phylogenetic relationships of the Sepioidae change depending on which subfamilies are included in the analysis: when represented by *Sepietta* and *Heteroteuthis* the Sepioidae cluster with the Sepiidae (Bonnaud et al., 1997), when represented by *Rossia* Owen, 1834, and *Sepioida*, they cluster with a group containing ommastrephids along with loliginids and sepiids, the latter two forming terminal sister groups (Boucher-Rodoni & Bonnaud, 1996).

An interesting parallel appears in the distribution of morphological characters in decabrachian spermatozoa. Healy (1989, 1990) observed that the respective forms in the cuttlefish *Sepia*, in the loliginids *Loligo* and *Alloteuthis*, and in the sepioids *Rossia* and *Sepietta* are similar for the differentiation of a mitochondrial spur at the flagellar basis. In contrast, the acrosome comes in two forms, one (rounded) showing greater similarity between sepiid cuttlefish and loliginid squids, the other (elongate) showing greater similarity between different sepioids (including *Heteroteuthis*). However, the spermatozoa of *Heteroteuthis* are different from those of *Rossia* and *Sepietta*; they have a perillagellar mitochondrial sleeve instead of a mitochondrial spur. Surprisingly, this mitochondrial sleeve is very similar to what exists in *Spirula* Lamarck, 1799, whereas the (elongate) acrosomes of spirulid spermatozoa are in their turn similar to those of the sepioid spermatozoa in general. But other morphological and molecular data do not suggest *Spirula* to be the closest relative of sepioids.

In both instances, statolith morphology and spermatozoan morphology, one has to cope with a mosaic of features. This situation necessitates a careful reassessment of

←

Figure 5

Some examples of pairwise comparisons selected to illustrate the morphological differences within studied Decabrachia.

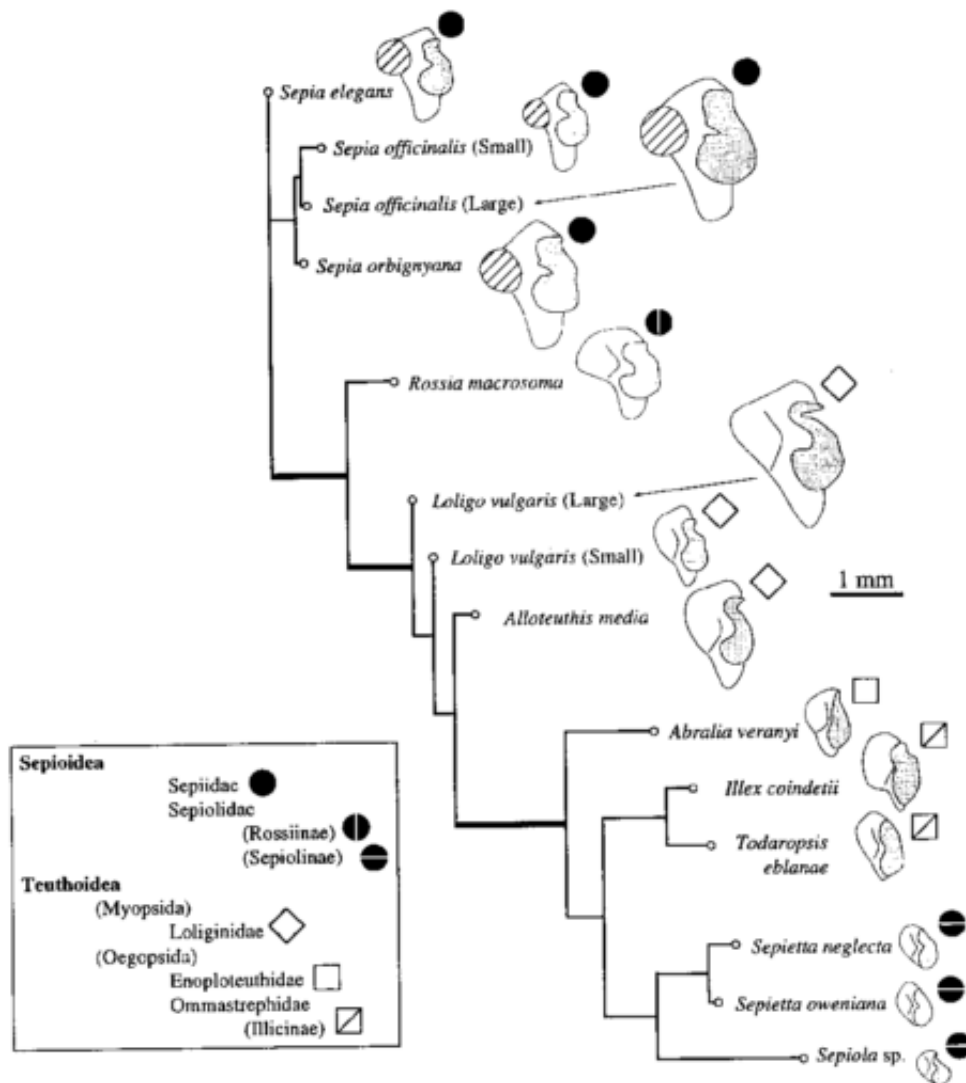


Figure 6

Phenetic tree constructed from the quantification of differences and similarities in the statoliths of 12 analyzed species. All statoliths are drawn to the same scale. Note the overall size decrease from the top to the bottom of the figure.

each of the characters considered. As to statolith morphology, the subglobular shape of the lateral wing in *Sepia* then appears as a truly distinctive feature (a likely synapomorphy) that is much more significant as a phylogenetic signature than the overall structure of the statolith. For the rest, it is the lack of such distinctive features that leads to an ostensible mixture of systematic groups, similarity of form being inversely related to statolith size (Figure 6). More data from the subfamily Rossinae, especially from the small juvenile statoliths, are needed to see whether the statoliths of the Sepiolinae represent pedomorphic forms derived from an ancestral situation closer to that of *Rossia*, or whether the latter results from hypermorphosis *sensu* Gould (1977). Complementary sets of ontogenetic data from the Heteroteuthinae might also be instructive.

Of course, statoliths have to be viewed also on the background of statocyst morphology and related functional constraints. Describing the different statocysts in the three subfamilies of Sepiolidae, Young (1989:224) noted that the statocysts are basically all alike in being the shortest among all cephalopods relative to volume. Only in *Rossia*, some emphasis on the horizontal channel occurs (supposedly related to turning in the yawing plane). Discriminant analysis separates these statocysts from those of *Sepia* and places them close to those of the non-buoyant teuthoids. Perhaps this description of the statocysts provides some insight into the peculiar form of statoliths in *Rossia*; the well-developed lateral wings might reflect the emphasis on the horizontal channel and its supposed role in monitoring turning in the yawing plane. It also highlights similarities between sepiolids and non-buoyant teuthoids such as loliginids, onnastrephids, and enoplateuthids.

In conclusion, morphological studies using Procrustes analysis do not escape the inherent limitations of phenetic clustering in phylogeny reconstruction (de Queiroz & Good, 1997). In contrast, morphospace defined by Procrustes analysis based on different ontogenetic stages provides a highly objective (reproducible) representation of specific structures through developmental time. This analysis sharpens our view for detecting trends in ontogenetic form change and for relating them to the functional integration of organ complexes. More detailed knowledge of physical (especially rheological) statocyst/statolith adjustments (by coaptation) in different cephalopods may yield new character state definitions that are phylogenetically significant.

LITERATURE CITED

- ARKHIPKIN, A. I. & V. A. BIZIKOV. 1997. Statolith shape and microstructure in studies of systematics, age and growth in planktonic paralarvae of gonatid squids (Cephalopoda, Oegopsida) from the western Bering Sea. *Journal of Plankton Research* 19(2):1993–2030.
- BIZIKOV, V. A. & A. I. ARKHIPKIN. 1997. Morphology and microstructure of the gladius and statolith from the boreal Pacific giant squid *Moroteuthis robusta* (Oegopsida, Onychoteuthidae). *Journal of Zoology, London* 241:475–492.
- BOLETZKY, S. V. 1995. The systematic position of the Sepiolidae (Mollusca: Cephalopoda). Pp. 99–104 in S. v. Boletzky (ed.), *Mediterranean Sepiolidae*. Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco, Numéro spécial 16.
- BONNAUD, L., R. BOUCHER-RODONI & M. MONNEROT. 1996. Relationship of some coleoid cephalopods established by 3' end of the 16S rDNA and cytochrome oxidase III gene sequence comparison. *American Malacological Bulletin* 12(1/2):87–90.
- BONNAUD, L., R. BOUCHER-RODONI & M. MONNEROT. 1997. Phylogeny of cephalopods inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogeny and Evolution* 7:1:44–54.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press: Cambridge. 435 pp.
- BOOKSTEIN, F. L., B. CHERNOFF, J. M. HUMPHRIES, G. R. SMITH & R. E. STRAUSS. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Academy of Natural Sciences, Philadelphia. Ann Arbor. 277 pp.
- BOUCHER-RODONI, R. & L. BONNAUD. 1996. Biochemical and molecular approach to cephalopod phylogeny. *American Malacological Bulletin* 12(1/2):79–85.
- BRERLEY, A. S., M. R. CLARKE & J. P. THORPE. 1996. *Chrysoteuthis viridis*, a bathypelagic loliginid squid? *American Malacological Bulletin* 12(1/2):137–143.
- BUEDELMANN, B. U., R. SCHIFF & S. V. BOLETZKY. 1997. Cephalopoda. Pp. 119–414 in F. W. Harrison (ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, Vol. 6A, Wiley-Liss, New York.
- CLARKE, M. R. 1978. The cephalopod statolith—An introduction to its form. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58:701–712.
- CLARKE, M. R. 1988. Evolution of recent cephalopods—a brief review. Pp. 331–340 in M. R. Clarke & E. R. Trueman (eds), *The Mollusca*, Volume 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods. Academic Press: San Diego.
- CLARKE, M. R. & L. MADDOCK. 1988a. Statoliths of fossil coleoid cephalopods. Pp. 153–168 in M. R. Clarke & E. R. Trueman (eds), *The Mollusca*, Volume 12: Paleontology and Neontology of cephalopods. Academic Press: San Diego.
- CLARKE, M. R. & L. MADDOCK. 1988b. Statoliths from living species of cephalopods and evolution. Pp. 169–184 in M. R. Clarke & E. R. Trueman (eds), *The Mollusca*, Volume 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods. Academic Press: San Diego.
- CLARKE, M. R. & G. E. MAUL. 1962. A description of the "scaled" squid *Lepidoteuthis grimaldi* Joubin 1895. *Proceedings of the Zoological Society of London* 139:97–118.
- DAVID, B. & B. LAURIN. 1992. *PROCRUSTES*: an interactive program for shape analysis using landmarks. Version 7.0. *Paléontologie Analytique*, Dijon.
- DAVID, B. & B. LAURIN. 1996. Morphometrics and cladistics: measuring phylogeny in the sea urchin *Echinocardium*. *Evolution* 50(1):348–359.
- DE QUEIROZ, K. & D. A. GOOD. 1997. Phenetic clustering in biology: a critique. *The Quarterly Review of Biology* 72(1):3–30.
- FEISFENSTEIN, J. 1990. *PHYLIP* (Phylogeny Inferences Package). Version 3.3. University of Washington, Seattle.
- FIORONI, P. 1981. Die Sonderstellung der Sepioliden, ein Vergleich der Ordnungen der rezenten Cephalopoden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik* 108:178–228.

- GOULD, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press: Cambridge. 501 pp.
- GONZALEZ, A. F. & A. GUERRA. 1997. Ontogenic variation of statolith shape in the shortfinned squid *Illex coindetii* (Mollusca, Cephalopoda). *Iberus* 15:131-138.
- HEALY, J. M. 1989. Spermatozoa of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis infernalis* Chun: ultrastructure and possible phylogenetic significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 323:589-600.
- HEALY, J. M. 1990. Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Spirula spirula* (L.): systematic importance and comparison with other cephalopods. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 44:109-123.
- JACKSON, G. D. 1988. The use of statolith microstructures to analyse life-history events in the small tropical cephalopod *Lutosepius pygmaeus*. *Fishery Bulletin* 87(2):265-272.
- JERER, P., S. RAGONESE & S. V. BOLETZKY. 1991. Squid age determination using statoliths. NTR-ITPP Special Publication, 128 pp.
- LAURIN, B., B. DAVID, J. P. FÉRAL & E. DERELLE. 1994. Polytypism in the spatangoid sea urchin *Echinocardium*: a morphological vs molecular approach. Pp. 739-745 in B. David, A. Gaillic, J. P. Féral & M. Roux (eds.), *Echinoderms through Time*. Balkema: Rotterdam.
- LOMBARTI, A., P. SÉNCHÉZ & B. MORALES-NIN. 1997. Intraspecific shape variability in statoliths of cephalopods. *Vie et Milieu* 47(2):165-169.
- MANGOLD, K. & A. PORTMANN. 1989. *Systématique*. Pp. 643-713 in P.-P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie*. Volume 5(4) *Céphalopodes: Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson: Paris.
- NEIGE, P. & S. V. BOLETZKY. 1997. Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca, Cephalopoda): intra- and interspecific variation. *Zoologische Beiträge*, NF 38:xxx.
- NEIGH, P., J. CHALINE, T. CHONE, F. COUBANT, B. DAVID J.-L. DOMMERGUES, B. LAURIN, C. MADON, F. MAGNIEZ-JANNIN, D. MARCHAND & J. THIERRY. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios, mémoire spécial* 20:415-422.
- NEIGE, P. & J.-L. DOMMERGUES. 1995. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 196(3):411-438.
- RAFF, R. A. 1996. *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. University Chicago Press: Chicago. 520 pp.
- SNEATH, P. H. A. 1967. Trend-surface analysis of transformation grids. *Journal of Zoology, London* 151:65-122.
- SWEENEY, M. J., C. F. E. ROPER, K. M. MANGOLD, M. R. CLARKE & S. V. BOLETZKY (eds). 1992. "Larval" and Juvenile Cephalopods: A Manual for Their Identification. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 513:1-282.
- TABACHNICK, R. E. & F. L. BOOKSTEIN. 1990. The structure of individual variation in Miocene *Globorotalia*. *Evolution* 44(2):416-434.
- VOSS, G. L. 1977. Classification of Recent Cephalopods. Pp. 575-579 in M. Nixon & J. B. Messenger (eds), *The Biology of Cephalopods*. Symposia of the Zoological Society of London 38. Academic Press: New York.
- YOUNG, J. Z. 1960. The statocysts of *Octopus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 152:3-29.
- YOUNG, J. Z. 1988. Evolution of the cephalopod statocyst. Pp. 229-239 in M. R. Clarke & E. R. Trueman (eds), *The Mollusca*. Volume 12: Paleontology and Neontology of Cephalopods. Academic Press: San Diego.
- YOUNG, J. Z. 1989. The angular acceleration receptor system of diverse cephalopods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 325:189-237.
- YOUNG, J. Z. 1991. *Ctenopteryx* the comb-fin squid is related to *Loligo*. *Bulletin of Marine Science* 49(1-2):148-161.

Appendix 1
Distance matrices ($\Sigma\Delta^2$) for 32 individuals of *Loilo vulgaris* (#: collection numbers).

#001	#002	#003	#009	#010	#011	#017	#018	#019	#021	#022	#023	#024	#025	#027	#028	#030	#031	#041	#042	#043	#052	#077	#079	#080	#089	#101	#104	#105	#110
#002	1.55																												
#003	1.35	1.20																											
#009	1.75	1.45	1.18																										
#010	1.90	1.52	1.23	1.30																									
#011	1.54	1.19	1.10	0.92	1.45																								
#017	1.28	1.30	1.20	1.43	1.52	1.07	1.23																						
#018	1.20	1.40	1.26	1.54	1.90	1.53	1.23	1.46																					
#019	1.55	0.89	1.09	1.38	1.66	1.15	1.10	1.46	1.42																				
#021	1.57	1.43	1.30	1.50	1.55	1.24	1.25	1.29	1.42	1.05																			
#022	1.28	1.46	0.95	1.37	1.39	1.31	1.37	1.16	1.45	1.05	1.39																		
#023	1.41	1.23	1.22	1.41	1.70	1.41	1.10	1.14	1.26	1.39	1.20	1.42																	
#024	1.51	1.44	0.90	1.04	1.45	1.20	1.20	1.64	1.36	1.40	1.22	1.40	1.62																
#025	2.14	1.94	1.57	1.41	1.27	1.44	1.67	1.92	1.66	1.69	1.72	1.40	1.62	1.96															
#027	1.15	1.02	1.18	1.32	1.85	1.10	1.04	1.35	1.16	1.33	1.27	1.29	1.21	1.47	1.06														
#028	1.24	1.19	0.84	1.25	1.46	1.23	1.26	1.16	1.30	1.25	0.89	0.82	1.15	1.47	1.26	1.21													
#030	1.77	1.41	1.32	1.42	1.77	1.31	1.48	1.63	1.43	1.77	1.74	1.32	1.60	1.52	1.25	1.25	1.63												
#031	1.58	1.68	1.31	1.81	1.76	1.56	1.44	1.42	1.45	1.36	1.25	1.67	1.50	2.07	1.54	1.63	1.95	2.95											
#041	2.01	2.54	2.24	2.08	2.02	2.19	2.65	2.26	2.52	2.77	2.75	2.46	2.39	1.73	2.55	2.50	2.55	2.55	2.11										
#042	1.95	1.49	1.47	1.02	1.33	1.09	1.55	2.05	1.48	1.78	1.75	1.54	1.46	1.06	1.52	1.48	1.32	1.34	1.56	2.11									
#043	2.37	2.53	1.84	1.95	1.80	2.07	2.33	2.53	2.50	2.15	1.94	2.42	1.95	2.32	2.30	2.24	2.52	1.84	2.48	2.11									
#052	2.04	1.68	1.40	1.12	1.22	1.13	1.69	1.88	1.81	1.40	1.46	1.50	1.44	1.28	1.59	1.37	1.62	1.91	2.02	1.84	1.59								
#077	1.79	1.53	1.23	1.43	1.76	1.26	1.36	1.48	1.41	1.35	1.16	1.33	1.47	1.71	1.41	1.34	1.64	1.61	2.51	1.69	2.01	1.59	1.49						
#079	1.74	1.43	1.28	1.42	1.61	1.22	1.00	1.49	1.45	1.50	1.42	1.19	1.24	1.42	1.47	1.18	1.53	1.52	2.52	1.84	2.13	1.99	1.49	1.39					
#080	1.70	1.25	1.21	1.22	1.14	0.97	1.31	1.77	1.37	1.47	1.49	1.36	1.39	1.31	1.39	1.29	1.26	1.72	1.74	2.03	2.03	0.98	1.58	1.39	1.35				
#089	2.20	2.11	1.65	1.46	1.07	1.60	2.10	2.40	1.80	2.09	2.01	2.06	1.59	1.55	2.15	1.92	1.72	2.16	1.95	1.29	2.09	1.48	1.82	2.00	1.35	1.39			
#101	1.64	1.34	1.38	1.68	2.05	1.35	1.21	1.50	1.35	1.43	1.46	1.50	1.57	1.55	1.44	1.36	1.52	1.74	2.52	1.71	2.47	1.75	1.10	1.45	1.46	2.16	1.70		
#104	1.40	1.27	1.51	1.66	2.21	1.43	1.08	1.45	1.26	1.45	1.55	1.03	1.68	1.74	1.27	1.25	1.50	1.56	2.69	1.84	2.62	2.06	1.36	1.35	1.65	2.37	1.94	1.08	
#105	1.36	1.25	1.22	1.45	1.76	1.36	1.21	1.00	1.31	1.24	1.02	1.12	1.37	1.80	0.96	1.06	1.35	2.74	1.76	2.50	1.62	1.09	1.43	1.86	2.17	1.78	1.44	1.20	
#110	1.87	1.56	1.77	2.36	2.70	1.95	1.41	1.65	1.51	2.18	2.25	1.58	2.16	2.16	1.77	1.87	1.85	2.16	2.21	3.07	2.59	2.02	1.70	2.00	2.60	2.35	1.56	1.26	1.23
#111	1.49	1.29	0.91	1.34	1.34	1.26	1.16	1.29	1.16	1.13	1.35	1.39	1.35	0.93	1.11	1.39	2.19	1.38	2.22	1.31	1.29	1.24	1.16	1.59	1.32	1.33	1.49	1.20	1.73

Appendix 2

Distance matrices ($\Sigma\Delta^2$) for 11 individuals of *Sepia officinalis* (#: collection numbers).

	#044	#046	#047	#048	#050	#112	#113	#114	#116	#117
#046	1.55									
#047	1.36	1.20								
#048	1.76	1.46	1.18							
#050	1.90	1.92	1.23	1.20						
#112	1.54	1.19	1.10	0.92	1.45					
#113	1.28	1.30	1.20	1.43	1.82	1.07				
#114	1.20	1.40	1.26	1.84	1.99	1.53	1.23			
#116	1.56	0.89	1.09	1.38	1.68	1.15	1.10	1.46		
#117	1.57	1.43	1.30	1.50	1.55	1.24	1.25	1.29	1.42	
#134	1.25	1.46	0.95	1.37	1.39	1.31	1.37	1.16	1.40	1.05

Appendix 3

Distance matrices ($\Sigma\Delta^2$) for 12 decapachian species studied.

	Ameda	Icoin	Seleg	Sorby	Sepsp	LvulS	LvulL	SoftS	SoftL	Rmacr	Snegl	Sowen	Todsp
Icoin	3.43												
Seleg	3.06	5.18											
Sorby	3.42	5.25	1.27										
Sepsp	4.43	4.15	4.72	5.05									
LvulS	1.15	3.31	2.85	3.10	4.27								
LvulL	1.58	3.73	2.11	2.44	4.31	1.01							
SoftS	3.41	5.29	1.53	1.34	5.11	3.11	2.49						
SoftL	3.63	5.49	1.36	0.96	4.82	3.33	2.68	1.11					
Rmacr	3.01	4.43	2.28	2.74	4.43	2.56	2.39	3.02	2.9				
Snegl	3.49	2.87	4.44	4.68	2.47	3.38	3.64	4.62	4.56	3.75			
Sowen	3.11	2.52	4.55	4.78	2.49	3.05	3.41	4.67	4.67	3.87	1.31		
Todsp	3.63	1.74	5.70	5.76	4.01	3.57	4.18	5.83	6.02	4.85	3.03	2.77	
Avera	3.15	3.38	4.30	4.37	4.05	3.15	3.49	4.39	4.39	4.47	3.77	3.69	3.08

Disparity of Beaks and Statoliths of Some Coleoids: A Morphometric Approach to Depict Shape Differentiation

PASCAL NEIGE & JEAN-LOUIS DOMMERGUES*)

6 Text-Figures and 3 Tables

*Cephalopods
Beaks
Statoliths
Morphometry*

Contents

Zusammenfassung	393
Abstract	393
1. Introduction	394
2. Material	394
3. Method of Quantification	394
4. Results	395
4.1. Beaks	395
4.1.1. Data Acquisition	395
4.1.2. Morphospace	396
4.2. Statoliths	397
4.2.1. Data Acquisition	397
4.2.2. Morphospace	397
5. Conclusion	398
Acknowledgements	399
References	399

Unterschiede der Schnäbel und Statolithen einiger Coleoiden: Eine morphometrische Annäherung an Gestaltdifferenzierung

Zusammenfassung

Die Morphologien des Schnabels und der Statolithen repräsentativer Proben von Arten des Kladus Coleoidea wurden verglichen und zueinander in Beziehung gesetzt. Unterschiede zwischen den Spezies wurden mit Hilfe einer Näherungsmethode quantifiziert, die auf einem Markierungssystem beruht. Die erhaltenen Stammbäume wurden als morphologische Karten betrachtet, mit deren Hilfe die morphologische Ungleichheit analysiert werden kann. Die Resultate zeigen

- 1) große Unterschiede zwischen Octopoda und anderen Formen,
- 2) gute Übereinstimmung innerhalb des Kladus Oegopsida, dessen Spezies nicht unterscheidbar beisammen liegen und
- 3) eine doppeldeutige Position der Sepioliden, die mit Sepiiden (oberer Schnabel) oder Myopsiden (unterer Schnabel) zusammengefasst werden könnten oder aufgrund der Statolithen in zwei getrennte Cluster gesplittet werden könnten.

Abstract

Beak and statolith morphologies of representative samples of species belonging to the coleoid clade are compared and contrasted. Differences between species are quantified by a landmark-based approach. The phenetic trees computed are considered to be morphological maps from which to analyze morphological disparity. The results indicate

- 1) large differences in shape between the octopods and other forms,
- 2) good coherence of the oegopsid clade whose species are invariably clustered together, and
- 3) an ambiguous position for the sepiolids which may be clustered with sepiids (upper beak), myopsids (lower beak), or split into two separate clusters (statoliths).

*) Author's address: Dr. PASCAL NEIGE & Dr. JEAN-LOUIS DOMMERGUES, Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences-Dijon, Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, F-21000 Dijon.

1. Introduction

The concept of morphological space is especially useful for understanding how the disparity (morphological expression of differences) of a set of organisms is structured and consequently for interpreting shape changes in terms of evolution or adaptation: disparity is the measure of how fundamentally different organisms are (RAFF, 1996). It is considered here to be a complement to the traditional analysis of taxonomic diversity. To be as useful as possible, the morphological space (representing disparity) must be based on quantification of the shape differences among the taxa under study. The result is a description in terms of morphological diversity metrics that is different from the strictly taxonomic description or from phylogenetic diversity metrics (ROY & FOOTE, 1997). This concept is illustrated here by exploring the disparity of some coleoid beaks and statoliths. Statoliths are calcareous particles whose shape is suspected to depend little on function but very much on evolutionary relationships (CLARKE & MADDOCK, 1988). Statoliths are involved in detecting gravity and in linear acceleration. Beak shape might be expected to be related principally to feeding habit, and less to evolutionary relationships. However, as suggested by CLARKE & MADDOCK (1988), there do not seem to be sufficient differences in the food of the cephalopods (at least for their sample) to account for shape differences of the beaks. They reached the conclusion that lower beak shape could be a very useful pointer to relationships among the living coleoids.

The present study quantifies similarities and differences in shape of these two features. Three morphospaces are computed for:

- 1) upper beak (lateral side),
- 2) lower beak (lateral side) and
- 3) statolith (anterior side).

These three morphospaces are then compared and contrasted, their differences discussed and placed in the context of phylogenetic relationships within the coleoid clade.

2. Material

Our analysis covers 13 genera, four belonging to the Sepioidea, seven to the Teuthoidea and two to the Octopoda (Table 1). This sample covers a wide range of coleoids including many taxa recently studied by molecular methods (BONNAUD et al., 1996, 1997; BOUCHER-RODONI & BONNAUD, 1996). Two different sets of the 13 genera (n1 and n2 in Table 1) are used in the two analyses (respectively statoliths and beaks) depending on the state of preservation of the material. However, sufficient overlap occurs to allow comparisons between beak and statolith disparity. All the specimens were caught in the area of Banyuls-sur-Mer (Western Mediterranean).

3. Method of Quantification

Methods of geometric morphometry (Procrustes analysis) have proved interesting on theoretical grounds (BOOKSTEIN, 1991; ROHLF & MARCUS, 1993) and effective in their applications to various zoological groups (e.g. see NEIGE & DOMMERGUES, 1995; EL HARIRI et al., 1996; NEIGE & BOLETZKY, 1997; NEIGE, 1999, for examples on cephalopods). These methods are based on the utilization of anatomically conspicuous points (landmarks sensu SNEATH, 1967; BOOKSTEIN et al., 1985; BOOKSTEIN, 1991). A given set of landmarks serves as a morphological descriptor. By comparing the relative positions of these landmarks it is possible to localize and quantify morphological differences between ontogenetic stages, individuals or taxa. Such a representation is termed a morphospace (NEIGE et al., 1997; ROY & FOOTE, 1997). Landmarks are localized on drawings of the specimens, and their coordinates determined in a two-dimensional reference system.

In the present work, the LSTRA technique (Least Square Theta Rho Analysis) was applied using MacMorpho/Consensus software (DAVID & LAURIN, 1996). The technique consists in superimposing, with the best possible fit, the set of points of one shape over homologous points of the

Table 1.
Classification of the studied taxa (after MANGOLD & PORTMANN, 1989), and number of individuals used for analysis (n1 for statoliths and n2 for beaks).

ORDER	SUBORDER	FAMILY	SUBFAMILY		n1	n2
Sepioidea		Sepiidae	Rossiinae Sepiolinae	<i>Sepia officinalis</i>	11	03
				<i>Sepia elegans</i>	11	03
				<i>Sepia orbignyana</i>	11	03
		Sepiolidae		<i>Rossia macrosoma</i>	03	01
				<i>Sepietta neglecta</i>	05	
				<i>Sepietta oweniana</i>	07	
				<i>Sepiola sp</i>	01	
Teuthoidea	Myopsida	Loliginidae	Illicinae Todarodinae	<i>Alloteuthis media</i>	31	11
	Oegopsida	Enoploteuthidae		<i>Loligo vulgaris</i>	32	13
				<i>Abralia verany</i>	01	06
		Omnastrephidae		<i>Illex coindetii</i>	09	
				<i>Todaropsis eblanae</i>	02	
		Histioteuthidae		<i>Todarodes sagittatus</i>		
	<i>Histioteuthis sp</i>				01	
Octopoda	Incirrata	Octopodidae	Octopodinae	<i>Octopus vulgaris</i>		02
			Eledoninae	<i>Eledone cirrhosa</i>		02

other shape, regardless of size and orientation (SNEATH, 1967; BOOKSTEIN, 1991). The remaining differences are then characterized by a vector field extending from each point of one shape to the homologous point of the other shape. The distance between the two shapes may also be expressed arithmetically (in standard deviation units) as the sum of vector lengths ($\sum \Delta$). The set of such distances between all the taxa taken two-by-two forms the distance matrix. The distance matrices can be converted into phenetic trees, allowing the morphologically closest taxa to be grouped together. Phenetic trees were calculated here with the Fitch2 algorithm of Phylip2 software (FELSENSTEIN, 1995). This algorithm seeks out the non-rooted tree and estimates the length of the branches providing the closest fit with the distance matrix. The nodes obtained between taxa do not represent ancestral states but merely degrees of morphological similarity.

Supplementing the computation of phenetic trees, simultaneous analysis of all individuals makes it possible to visualize the set of morphologies expressed. This was done using the generalized least square technique (GLS, BOOKSTEIN, 1991) computed with the GLS option of Mac-Morpho/Consensus software (DAVID & LAURIN, 1996). Here the difference between each individual and the mean consensus individual (calculated from the entire population) is represented by a straight bar. The shape of the bar cloud at each landmark indicates whether there are

any preferential shape changes at the scale of the population.

4. Results

4.1. Beaks

4.1.1. Data Acquisition

Following CLARKE (1986), a strict laboratory examination of samples was made. Beaks were extracted from fresh or thawed specimens, and then stored with the remainder of the specimen in alcohol. Camera lucida drawings were used for the analysis. Specimens were attributed to genera and species based on classical characters (e.g. general shape, tentacular club organization) excluding beaks.

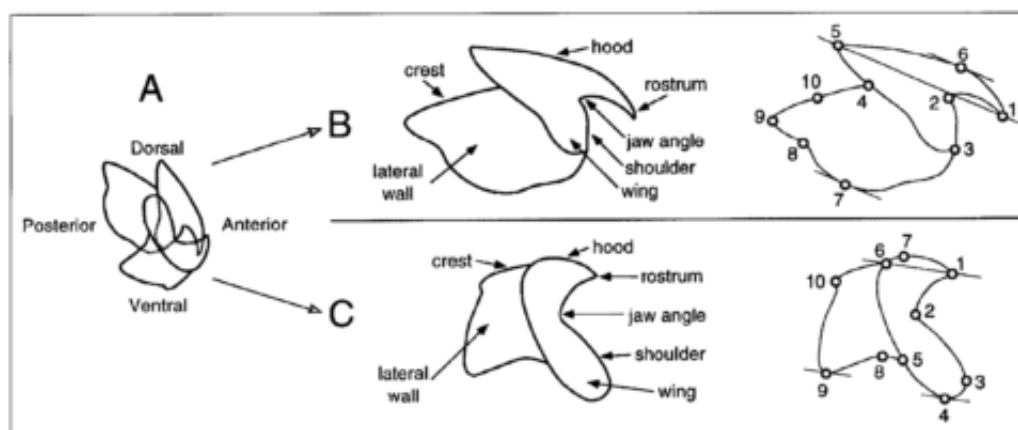
The recommendations of CLARKE (1986) were followed, namely, using the same axis of projection for all the drawings, and constantly wetting the beak with water to prevent major distortions when drawing (see CLARKE, 1986: Fig. 5). However, we did not follow CLARKE (1986: 9) with regard to the statement that

"... in most instances it is only necessary to identify and measure either the upper or the lower beak since they will give the same information."

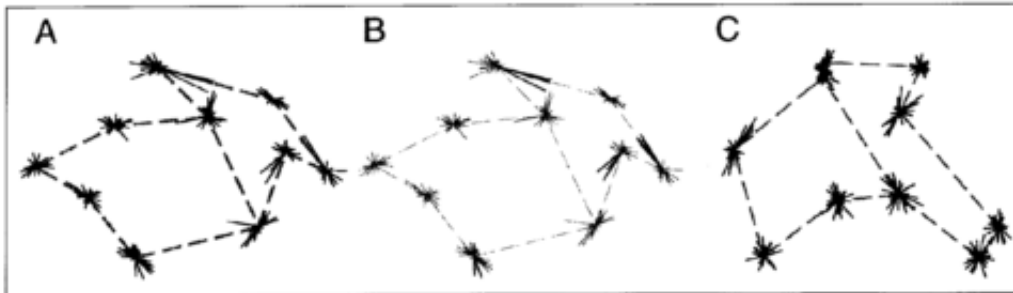
On the contrary, we constructed two independent morphospaces for the upper and lower beak so CLARKE's claim could be tested.

Table 2.
Description of landmarks defining beak shape.

UPPER BEAK		LOWER BEAK	
Point	Description	Point	Description
1	Anterior tip of rostrum	1	Anterior tip of rostrum
2	Position of jaw angle	2	Position of jaw angle
3	Anterior contact wing/lateral wall	3	Maximal curvature of shoulder
4	Dorsal contact wing/lateral wall	4	Dorsalmost point of wing
5	Posterior end of hood	5	Dorsal contact wing/lateral wall
6	Tangent point (anterior) on hood to the axis 1-5	6	Ventral contact wing/lateral wall
7	Tangent point (posterior) on lateral wall to the axis 1-5	7	Tangent point (ventral) on hood to the axis 1-6
8	Maximal depression between points 7 and 9	8	Maximal depression between points 5 and 9
9	Posterior end of lateral wall	9	Tangent point (posterior) on lateral wall to the axis 1-6
10	Maximal curvature of the crest	10	Posterior end of lateral wall



Text-Fig. 1.
Beak morphology in lateral view (A) and location of upper (B) and lower (C) beak landmarks.



Text-Fig. 2.
Comparison of the upper (A & B) and lower (C) beaks for the entire population.
Very differently shaped octopod beaks produce the long vectors for upper beaks illustrated in B: black vectors for octopods, grey for others.

The landmarks selected to describe beaks are depicted in Text-Fig. 1, and described in Table 2. This description adopts the conventional morphology used by earlier workers (e.g. NAEF, 1923; CLARKE, 1962, 1986).

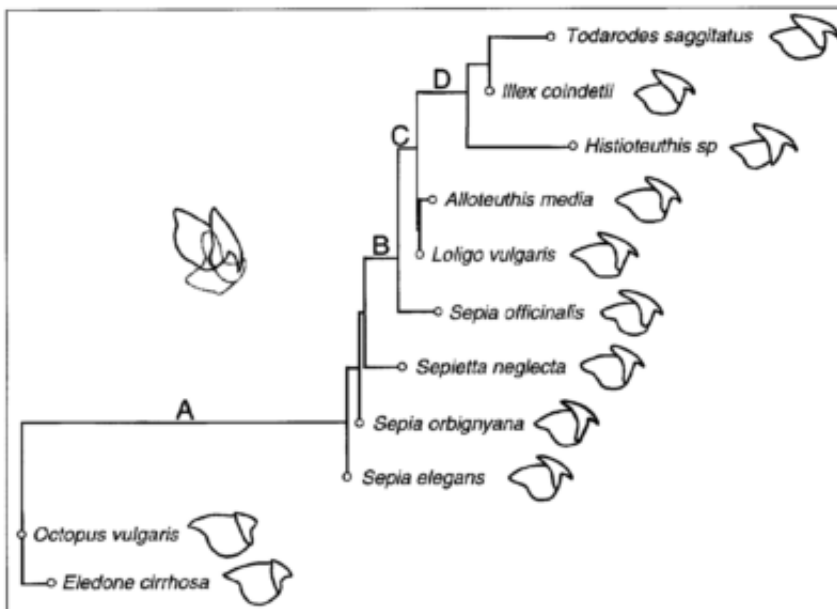
4.1.2. Morphospace

As a first step, a generalized least square (GLS) analysis was performed in order to explore the structure of the data. This computation allows all the individuals of a same morphospace to be compared (Text-Fig. 2). Each line represents the distance after adjustment between the mean individual (first target calculated from all individuals) and each individual (second target). These lines represent vectors of deformations at each point between the two targets. The longest vectors are for upper beaks (specifically for points 1 and 5), yielding an anisotropic distribution of vectors for some points (e.g. points 1, 2, 3, 5, 6, 7). The distribution of vectors for points on lower beaks seems comparatively isotropic (i.e. well distributed around mean shape), suggesting only slight differences of

shape within the sample. Comparison of upper and lower beak morphospaces therefore suggests a better structuration of shape for the former. The longer vectors are generally associated with the large differences in shape between octopod and decapod clades. This is illustrated for four points of the upper beak (Text-Fig. 2). *Octopus* and *Eledone* beaks are distinguishable from decapod beaks in having a short rostrum and hood.

The next step was to detect intraspecific variability for species represented by several individuals (see Table 1). No clear ontogenetic or sexual pattern was discovered for the range of size under study. Thus for interspecific comparisons, a mean shape was calculated for each species (GLS procedure) represented by more than one specimen. For others, the single specimen was considered to be representative of the shape of the species.

After computing the distance (the sum of vector lengths) between all species two by two (LSTRA procedure) for upper and lower beaks, two phenetic trees were constructed.



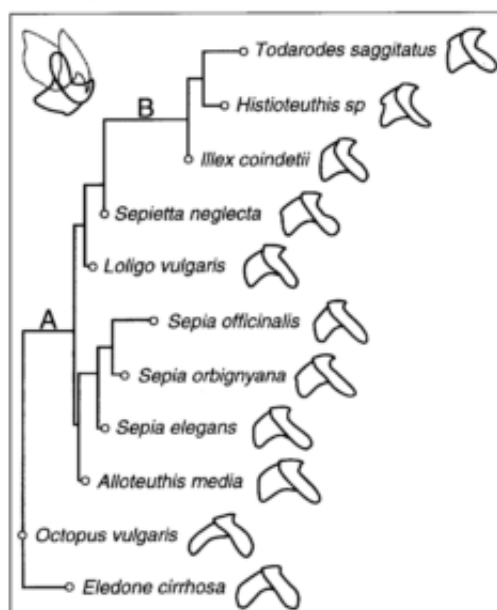
Text-Fig. 3.
Phenetic tree computed for upper beaks.
The horizontal bars show morphological distances between species.

The upper beak tree (Text-Fig. 3) confirms the large difference between the octopods (*Octopus vulgaris*, *Eledone cirrhosa*) and the decapods (see length of bar A, Text-Fig. 3). In short, shape modification from octopods to oegopsids is marked by increases in the rostrum, hood and wing to the detriment of the lateral wall. Within the decapods, a complex pattern can be seen, despite the general arrangement into Sepioidea – Myopsida – Oegopsida. The difference in shape seems to be greater between the latter and the two former (compare length of bars C and D, Text-Fig. 3). Although the nodes reflect the differentiation between these three main groups, there is still a large distance between *Sepia elegans*, *Sepia orbignyana* and *Sepietta neglecta* on the one hand and *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* and *Alloteuthis media* on the other hand.

The phenetic tree for the lower beak is less informative (Text-Fig. 4). The arrangement is slightly disrupted, with an exchange of position in the tree between *Alloteuthis media* and *Sepietta neglecta*. Consequently three main groups occur: octopods, sepioids plus myopsids, and oegopsids, separated by a relatively long bar (see bars A and B, Text-Fig. 4). Shape alteration from octopods to oegopsids is marked by modification of lateral wall shape (long and narrow for the former, short and wide for the latter), and by modification of jaw angle (indistinct and near the rostrum for the former, pronounced and distant from the rostrum for the latter). The fact that upper and lower beaks do not yield exactly the same trees suggests that each provides complementary information and warrants individual study, contrary to the assertion of CLARKE (1986).

4.2. Statoliths

Disparity of statoliths has been studied in detail elsewhere (DOMMERGUES et al., 2000). Only the general results will be reported here for guidance.



Text-Fig. 4.
Phenetic tree computed for lower beaks.
The horizontal bars show morphological distances between species.

Table 3.
Description of landmarks defining statolith shape.

STATOLITHS	
Point	Description
1	Medialmost point of wing spur
2	Medialmost point of wing fissure
3	Dorsalmost point of wing shelf
4	Ventralmost point of wing shelf
5	Medial contact of ventral rostrum and wing
6	Lateralmost point of wing ventral indentation
7	Medialmost point of main spur
8	Lateralmost point of wing dorsal indentation
9	Intersection of a line parallel to the axis 5-10 and rostrum medial edge
10	Ventralmost point of ventral rostrum
11	Intersection of a line parallel to the axis 10-12 and ventral rostrum
12	Lateral contact of lateral dome and ventral rostrum
13	Intersection of a line parallel to the axis 12-14 and lateral dome
14	Lateralmost point of lateral dome
15	Intersection of a line parallel to the axis 14-18 and lateral dome
16	Medialmost point of lateral dome
17	Maximum swelling of lateral dome
18	Dorsalmost point of dorsal dome

4.2.1. Data Acquisition

In this study, the anterior side of the statolith was analyzed. This side has the advantage of showing a clear partitioning, meaning a large number of homologous points can be identified. The locations of the 18 landmarks adopted in this study are shown in Text-Fig. 5, with descriptions in Table 3. As with the beaks, the chosen points take into account traditional morphology as described by earlier workers (e.g. CLARKE, 1978; CLARKE & MADDOCK, 1988). Because octopod statoliths are shaped very differently (see CLARKE, 1998: Fig. 2), this clade is omitted here.

4.2.2. Morphospace

A similar approach to the foregoing one was used, the main difference being that an ontogenetic pattern was found for *Sepia officinalis* and *Loligo vulgaris*. These two species were therefore included twice in the subsequent analysis (one shape for small and another for large specimens). The phenetic tree obtained (Text-Fig. 6) reflects overall many of the traditionally accepted taxonomic divisions. The separation between myopsids and oegopsids stands out clearly (see bar C, Text-Fig. 6). Sepiids are clustered together and stand closer to myopsids than to oegopsids. By contrast, the Sepiolidae are not clustered. While *Rossia macrosoma* occurs in an intermediary position between sepiids and myopsids, the Sepiolinae (*Sepietta*, *Sepioida*) are clustered near the oegopsids. This reflects the ambiguous position of members of the Sepiolidae and questions the validity of the Sepioidea order (grouping Sepiidae plus Sepiolidae), already discussed by several authors (see BOLETZKY, 1995). Shape differences between sepiids and oegopsids are marked by

Text-Fig 5.
Statolith morphology in
anterior view (A) and loca-
tion of landmarks (B).

- 1) a drastic modifi-
cation of the lat-
eral dome (bul-
bous for the sepi-
ids, less marked
for oegopsids),
- 2) development of the attachment area, ventrally, and
- 3) a change in the relative position of the attachment area
compared with the remainder of the statolith.

5. Conclusion

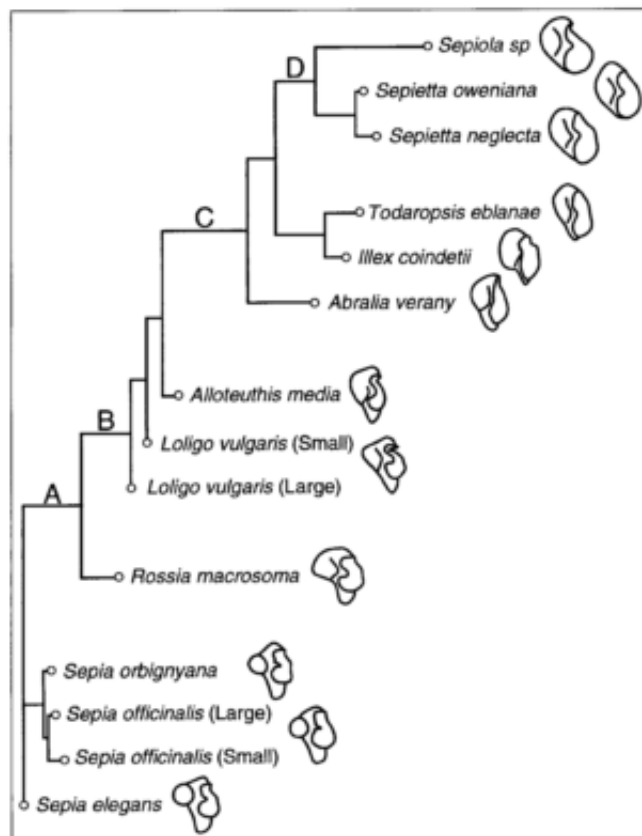
Similarities can be recognized in the patterns of the three phenetic trees. First is the split between Octopoda and the other orders (Sepioidea and Teuthoidea). This split is quantified here for beaks only. However, the fact that it was not possible to find homologous points for the statoliths of these two groups emphasizes their wide differences. Second is the consistently close clustering of the oegopsids reflecting similarity within the group and

distinctiveness from other species. Third is a varying degree of mixing between species representing Sepioidea and Myopsida. This is particularly the case for the Sepiolidae, which are clustered with sepiids (upper beak), myopsids (lower beak) or split into two separate clusters when the sample of species is larger (statoliths). This analysis therefore suggests, on the basis of two different characters, that sepiolids do not constitute a coherent morphological group. This was also observed by HEALY (1990) from spermatozoa shape. Genetic data also produce different sepiolid clustering depending on the species under study (BOUCHER-RODONI & BONNAUD, 1996; BONNAUD et al., 1997).

Finally, the present study suggests systematic diversity and morphological disparity approaches are complemen-

tary. The former establish coherent sets of clades to be grouped (e.g. on the basis of morphological, ecological or geographical data) whereas the latter analyze similarities and differences of shape for common features and authorize comparisons with external data (e.g. shape versus genetics) and also within morphological data (comparison of different features within the same set of species).

We now consider that the time has come to combine complementary investigations of the coleoid clade with the same dataset of species (as done by OGDEN et al. [1998] for octopodids). A first interesting focus could be the position of sepiolids which is clearly ambiguous in traditional systematics. A combined use of comparative anatomy and shape disparity analysis in the context of adult and ontogenetic variation would be particularly valuable in exploring the process of differentiation within clades (e.g. heterochronic). Subsequent comparison with phylogenetic relationships inferred from molecular studies would authorize investigation of the patterns of differentiation.



Text-Fig. 6.
Phenetic tree computed for statoliths.
The horizontal bars show morphological distances
between species.

Acknowledgements

This paper is a contribution to the theme "Signal Morphologique de l'Evolution" of the UMR CNRS Biogéosciences – Dijon. Our thanks to the participants in the Cephalopod Parasites Workshop at Banyuls-sur-Mer (November 1996) for providing most of the material utilized in this study, and to S. v. BOLETZKY for inviting us to participate to this Workshop.

References

- BOLETZKY, S. v., 1995: The systematic position of the Sepiolidae (Mollusca: Cephalopoda). – In: S. v. BOLETZKY (ed.): *Mediterranean Sepiolidae*, Bull. Inst. océanographique, Monaco, no. spécial 16, 99–104.
- BONNAUD, L., BOUCHER-RODONI, R. & MONNEROT, M., 1996: Relationship of some coleoid cephalopods established by 3' end of the 16S rDNA and cytochrome oxidase III gene sequence comparison. – *Am. Malac. Bull.*, 12, 87–90.
- BONNAUD, L., BOUCHER-RODONI, R. & MONNEROT, M., 1997: Phylogeny of cephalopods inferred from mitochondrial DNA sequences. – *Mol. Phyl. and Evolution*, 7, 44–54.
- BOOKSTEIN, F.L., 1991: *Morphometric tools for landmark data. – Geometry and biology*, Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- BOOKSTEIN, F.L., CHERNOFF, B., HUMPHRIES, J.M., SMITH, G.R. & STRAUSS, R.E., 1985: *Morphometrics in evolutionary biology. – Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, Ann Arbor, 277 p.
- BOUCHER-RODONI, R. & BONNAUD, L., 1996: Biochemical and molecular approach to cephalopod phylogeny. – *Am. Malac. Bull.*, 12, 79–85.
- CLARKE, M.R., 1962: The identification of cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight. – *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 8 (10), 419–480.
- CLARKE, M.R., 1978: The cephalopod statolith – An introduction to its form. – *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58, 701–712.
- CLARKE, M.R., 1986: *A handbook for the identification of cephalopod beaks. – Clarendon Press*, Oxford, 273 p.
- CLARKE, M.R., 1998: The value of statolith shape for systematics, taxonomy, and identification. – In: N.A. VOSS, M. VECCHIONE, R.B. TOLL & M.J. SWEENEY (eds.): *Systematics and Biogeography of Cephalopods*, Smithsonian Cont. Zool., Washington, 586, 69–76.
- CLARKE, M.R. & MADDOCK, L., 1988: Statoliths from living species of cephalopods and evolution. – In: M.R. CLARKE & E.R. TRUEMAN (eds.): *The Mollusca*, Vol. 12, *Paleontology and Neontology of Cephalopods*, San Diego, 169–184.
- DAVID, B. & LAURIN, B., 1996: MacMorpho/Consensus: an interactive program for shape analyses using landmarks. – *Paleontologie Analytique Publ.*, Dijon.
- DOMMERGUES, J.-L., NEIGE, P. & BOLETZKY S. v., 2000: Exploration of morphospace using Procrustes analysis in statoliths of cuttlefish and squid (Cephalopoda: Decabrachia) – a discussion of evolutionary aspects of form disparity. – *The Veliger*, 43 (3), 265–276.
- EL HARIRI, K., NEIGE, P. & DOMMERGUES, J.L., 1996: Morphométrie des côtes chez des Harpoceratinae (Ammonitina) pliensbachiens. Comparaison des formes du Haut-Atlas (Maroc) avec celles de l'Apennin central (Italie). – *C.R. Acad. Sci. Paris*, 322, 693–700.
- FELSENSTEIN, J., 1990: PHYLIP (Phylogeny inferences package), version 3.3. – University of Washington.
- HEALY, J.M., 1990: Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Spirula spirula* (L.): systematic importance and comparison with other cephalopods. – *Helgolander Meer.*, 44, 109–123.
- MANGOLD, K. & PORTMANN, A., 1989: Systématique. – In P.-P. GRASSE (ed.): *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*, Paris, V (4), 643–713.
- NAEF, A., 1923: *Die Cephalopoden. – Fauna Flora Golf.*, Neapel, 35, 863 p.
- NEIGE, P., 1999: The use of landmarks to describe ammonite shape. – In F. OLÓRIZ & F.J. RODRIGUEZ-TOWAR (eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*, Kluwer Acad. /Plenum Pub., New York, 263–272.
- NEIGE, P. & BOLETZKY, S. v., 1997: Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca: Cephalopoda): intra- and interspecific variation. – *Zool. Beitr. N. F.*, 38 (2), 137–156.
- NEIGE, P., CHALINE, J., CHONE, T., COURANT, F., DAVID, B., DOMMERGUES, J.-L., LAURIN, B., MADON, C., MAGNIEZ-JANNIN, F., MARCHAND, D. & THIERRY, J., 1997: La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. – *Geobios*, M.S. 20, 415–422.
- NEIGE, P. & DOMMERGUES, J.-L., 1995: Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 196 (3), 411–438.
- OGDEN, R.S., ALLCOCK, A.L., WATTS, P.C. & THORPE, J.P., 1998: The role of beak shape in octopodid taxonomy. – *S. Afr. J. mar. Sci.*, 20, 29–36.
- RAFF, R.A., 1996: *The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form. – The University of Chicago Press*, Chicago, 520 p.
- ROHLF, F.J. & MARCUS, L.F., 1993: A revolution in morphometrics. – *TREE*, 8 (4), 129–132.
- ROY, K. & FOOTE, M., 1997: Morphological approaches to measuring biodiversity. – *TREE*, 12 (7), 277–281.
- SNEATH, P.H.A., 1967: Trend-surface analysis of transformation grids. – *J. Zool.*, 151, 65–122.



Existe-t-il une crise au passage Lias – Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique

PASCAL NEIGE¹, SERGE ELM² et LOUIS RULLEAU²

Mots clés. – Ammonites, Toarcien, Aalénien, Disparité morphologique, Morphométrie.

Résumé. – Les changements de forme observés chez les ammonites à la limite Lias – Dogger (Toarcien – Aalénien) sont analysés. Les deux dernières zones du Toarcien (Pseudoradiosa et Aalensis) et la première de l'Aalénien (Opalinum) sont prises en compte. Elles forment un ensemble de sept sous-zones qui représente une durée totale d'environ 2 Ma. Nous avons sélectionné pour cette étude autant d'espèces que nécessaire dans le but de couvrir de manière exhaustive l'ensemble des morphologies présentes à l'échelle de la sous-zone et du monde, soit en tout 64 espèces caractéristiques. Notre travail est fondé sur une analyse morphométrique visant à quantifier la disparité morphologique des ammonites (dimension morphologique de la biodiversité), et non la diversité taxonomique (dimension taxonomique de la biodiversité). Chaque espèce est décrite par 35 paramètres morphologiques (30 correspondant à la fin du phragmocone et 5 à la loge d'habitation). La disparité morphologique est exprimée graphiquement par des espaces morphologiques (plans factoriels d'une analyse factorielle des correspondances) et arithmétiquement par le calcul d'un indice d'occupation de ces espaces (somme des variances des 15 premiers axes factoriels, représentant 90% de l'information contenue dans la matrice d'origine). En tenant compte des extensions stratigraphiques (FAD et LAD) des 64 espèces sélectionnées, il est possible d'étudier l'évolution de ces espaces morphologiques à l'échelle de la sous-zone. Les résultats montrent que pour l'ensemble des Ammonoidea la plus faible occupation de l'espace morphologique correspond à la sous-zone à Levesquei (base de la zone à Pseudoradiosa), la plus forte aux sous-zones à Comptum et Bifidatum (fin de la zone à Opalinum). Entre ces deux extrêmes, la disparité morphologique augmente plus ou moins rapidement, sans changements particulièrement brusques à la limite Lias – Dogger. Ces résultats indiquent que la limite Lias – Dogger telle qu'elle est envisagée actuellement n'est pas le moment d'une crise majeure pour les ammonites, mais qu'elle s'inscrit dans un événement de plus grande ampleur qui démarre deux zones auparavant (zone à Pseudoradiosa) et qui continue après (base de la zone à Opalinum). Cet événement – qui se déroule sur trois zones d'ammonites – est caractérisé par un accroissement important et progressif de la disparité morphologique.

Crisis – What crisis ? Quantification of the morphological disparity of ammonites at the Lias-Dogger boundary

Key words. – Ammonites, Toarcian, Aalenian, Morphological disparity, Morphometry.

Abstract. – Morphological changes observed in ammonites at the Lias – Dogger (Toarcian – Aalenian) boundary are analyzed here. The study covers all known ammonites worldwide over some 2 m.y. (the last two biozones of the Toarcian: Pseudoradiosa and Aalensis and the first biozone of the Aalenian: Opalinum). Ammonite taxonomy at this boundary is still open to question, the main disagreements being over groupings at family or super-family level. The evolutionary schema developed by Tintant and Moutere [1981] shows two main sets of Ammonitina for the time: (1) the dominant Hammatocerataceae (Graphoceratidae – Hammatoceratidae) and (2) the final representatives of the Hildocerataceae. Two conservative ammonite stocks coexisted alongside these Ammonitina: Phylloceratina and Lytoceratina. The ammonites under review are those that made the transition from the «typically Liassic stock» to the «post-Liassic stock» prefiguring all subsequent Jurassic ammonites.

A morphometric procedure is used to quantify ammonite morphological disparity rather than taxonomic diversity. A set of 35 characters were considered, corresponding to the end of the phragmocone and to the body chamber. We selected 64 morphologies covering the entire range of shapes found at the subzone scale. Morphological disparity is expressed graphically by morphospaces (first factorial plane of correspondence analysis) and arithmetically by a space occupation index (sum of variances on the factor axes). The FAD and LAD of the selected species allow us to study morphospace changes at the subzone scale. The results clearly show changes occurring in the course of the seven subzones. The earliest subzone (Levesquei) has points weakly grouped around two poles (negative and positive F1 values) with an isolated point characterized by a very negative F2 value. Changes in this morphospace from the Pseudoradiosa subzone to the Lugdunensis subzone are marked by increased dispersion around the two poles. By contrast, an increasing number of morphologies have clearly negative F2 values. The Lias – Dogger boundary displays further dispersion of the two morphological poles, leading to them becoming indistinct. Continuation after the boundary shows a very similar pattern with shapes scattered and covering most of the morphospace.

¹ Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon.

² UFR des Sciences de la Terre & UMR CNRS Paléoenvironnement et paléobiosphère, Université Claude Bernard – Lyon I, 43 bd du 11 novembre, F-69622 Villeurbanne cedex.

Manuscrit déposé le 6 juin 2000 ; accepté après révision le 19 septembre 2000.

The morphospace changes analyzed previously were quantified by the sum of variances of the first 15 factorial axes, representing more than 90% of the information contained in the original matrix. For the Ammonoidea as a whole, the poorest coverage of the morphospace occurred in the Levesquei subzone, while the best coverage occurred in the Comptum and Bifidatum subzones. Between-times, morphological disparity increased at varying rates with no drastic changes at the Lias – Dogger boundary. A similar procedure was performed for the Ammonitina only. Indeed, the occurrence of two conservative sets (Lytocerotina and Phyllocerotina) could be suspected of inducing – at least initially – two peculiar morphological poles and introducing a bias into the quantification. The results are similar, bringing out more clearly the increase in morphological disparity at the end of the Lias, and its stagnation thereafter.

It is difficult to say why morphological disparity increased as it did. The main problem is the lack of any clearly resolved phylogeny for the ammonites under study. However, if we accept the hypothesis of Tintant and Moutere [1981] recognizing five homogeneous clusters for ammonites of these times, it can be seen that two of them alone (Graphoceratidae first, and Hammatoceratidae later) account for the increased disparity. Within this phylogenetic assumption, it is improbable that external constraints alone, such as eustasy or physico-chemical phenomena, could have brought about the increase, for they would probably have affected all of the ammonoids, or at least the three Ammonitina groups that were initially quite similar in shape (in the Levesquei sub-zone). It is more likely then that internal factors (e.g. heterochrony) leading to two consecutive biological «explosions» (Graphoceratidae and Hammatoceratidae) were instrumental in bringing about this increased disparity.

Finally, if the Lias – Dogger boundary is clearly marked by changes at any taxonomic level, our results – based on a quantification of morphological disparity and not on taxonomy – show that changes in ammonites can only be properly understood in a broader context: there was some morphological change at the Lias – Dogger boundary but it was initiated at the beginning of the Pseudoradiosa subzone. The Lias – Dogger event was thus not an unusual or major one, but more the end of a sustained event initiated two zones earlier. This period of time (final two zones of the Toarcian) witnessed progressive growth in disparity, which ceased only at the beginning of the Dogger.

INTRODUCTION

L'exploration dans le temps des crises biologiques nécessite une définition préalable de la biodiversité. Le système descriptif le plus couramment utilisé s'appuie sur le dénombrement d'espèces ou de taxons supra spécifiques (= diversité taxonomique), ou sur la proportion relative des taxons en terme d'individus. Cette démarche présente l'inconvénient d'être en partie subjective par la nature même des données utilisées: un rang taxonomique pouvant représenter des degrés de biodiversité différents selon les auteurs ou selon les concepts utilisés (e.g. espèce typologique *versus* espèce biologique, classification électorique *versus* classification phylogénétique). En outre des désaccords entre spécialistes sur la classification supra-spécifique peuvent finir de brouiller le message biologique. Il en résulte parfois une difficulté d'étude et un biais de l'expression de la biodiversité sous sa forme taxonomique.

Il existe un autre système descriptif, complémentaire du premier, qui s'appuie sur la dimension morphologique de la biodiversité. Ce système est fondé sur une quantification des morphologies et conduit à une mesure de la disparité morphologique [Raff, 1996; Roy et Foote, 1997]. C'est celui choisi ici pour explorer le passage Lias – Dogger chez les ammonites. La démarche consiste [voir Neige *et al.*, 1997a et b]: (1) à décrire la morphologie des organismes par des mesures quantifiées de caractères, des états de caractères ou encore par le repérage de points anatomiques singuliers (points homologues [voir Neige, 1999 pour une application aux ammonites]), (2) de traiter l'information recueillie par des techniques statistiques (e.g. Analyse en composantes principales, Analyse factorielle des correspondances) permettant de résumer au mieux le tableau de données et enfin (3) d'exprimer graphiquement (par des espaces morphologiques) ou arithmétiquement (par le calcul d'indices d'occupation des espaces morphologiques) la disparité morphologique rencontrée. Le double intérêt d'une telle méthode réside (1) dans la description plus objective des morphologies présentes (pas de présuppositions taxo-

nomiques), et (2) dans l'expression des résultats qui sont quantifiés et qui ne font pas appel aux connaissances des noms de taxons, connus seulement des spécialistes. L'application de cette méthode d'analyse est encore relativement rare chez les ammonites [e.g. Saunders et Swan, 1984; Dommergues *et al.*, 1996; Neige *et al.*, 1997b] bien que déjà initiée dans les travaux de Raup [1967].

L'objet de la présente étude est de déterminer l'ampleur et les modalités des modifications subies par les ammonites au passage Lias – Dogger en s'appuyant sur une quantification de la disparité morphologique de leurs coquilles. Nous explorerons ces modifications à l'échelle mondiale et pour l'ensemble des ammonites (sous classe des Ammonoidea).

CADRE STRATIGRAPHIQUE, TAXONOMIQUE, ET PALÉOGÉOGRAPHIQUE

Stratigraphie

La limite Toarcien – Aalénien (i.e. Lias – Dogger), telle qu'elle est considérée actuellement, est marquée principalement chez les ammonites par un relais évolutif entre les genres *Pleydellia* et *Leioceras*. Même si les auteurs s'accordent à considérer ce relais comme étant difficile à observer sur le terrain, nous considérons ici comme acquis ce découpage biostratigraphique conformément à la synthèse biostratigraphique du Jurassique [Elmi *et al.*, 1997; Contini *et al.*, 1997]. Le lecteur pourra se référer à d'autres travaux pour un historique de cette limite [e.g. Moutere, 1961; Westermann, 1979; Elmi *et al.*, 1994].

Les deux dernières zones du Toarcien (Pseudoradiosa et Aalensis) et la première de l'Aalénien (Opalinum) sont prises en compte. Elles forment un ensemble de sept sous-zones qui représente une durée totale d'environ 2 Ma [d'après les données de Gradstein *et al.*, 1995 en considérant arbitrairement une durée égale pour chaque zone d'un même étage].

Taxonomie

La taxonomie des ammonites présente au passage Lias – Dogger est très largement débattue, le principal point de désaccord portant sur les regroupements au niveau des familles et des superfamilles [voir par exemple Géczy, 1966, 1967; Gabilly, 1976; Donovan *et al.*, 1981; Tintant et Mouterde, 1981; Howarth, 1992].

Si l'on se réfère au schéma évolutif proposé par Tintant et Mouterde [1981], les Ammonitina de cette époque sont représentées par deux grands ensembles : (1) les Hammatocerataceae qui dominent : Graphoceratidae (e.g. succession *Dumortieria*, *Pleydellia*, *Leioceras*) et Hammatoceratidae et (2) les Hildocerataceae, dont on trouvera les derniers représentants : Hildoceratidae (genres *Hudlestonia*, *Pseudolioceras* et *Osperlioceras*). En plus de ces représentants des Ammonitina, coexistent en permanence deux stocks d'ammonites à morphologie fortement conservatrice à l'échelle du Jurassique : Phylloceratina et Lytoceratina.

La présente analyse se situe ainsi à une période charnière de l'histoire des ammonites : l'installation d'un nouveau stock « post-liasique » issu des Hammatocerataceae, suite à la quasi-extinction du stock ancien « liasique » (sauf quelques rares cas, cf. plus haut) qui a vu la succession (1) des Psiloceratataceae essentiellement de l'Hettangien et du Sinémurien, (2) des Eudocerataceae du Pliensbachien et de la base du Toarcien et finalement (3) des Hildocerataceae déjà présents au Pliensbachien et dominant au Toarcien.

Paléogéographie

L'ensemble des domaines paléogéographiques est pris en compte : domaine téthysien et péri-téthysien ainsi que plate-forme nord-ouest européenne, et autres domaines possédant des ammonites de la limite Toarcien – Anélien (e.g. « bassins atlantiques », Amérique du sud et du nord, Asie du sud-est). Seul le domaine « circum-pacifique » a fait l'objet d'une révision récente [Westermann, 1992] et d'une compilation homogène des ammonites présentes. Pour les autres régions paléogéographiques, se référer à l'article de synthèse de Page [1996].

MORPHOMÉTRIE

Description des morphologies

Dans l'exemple traité ici, les morphologies des ammonites sont codées puis saisies dans une base de données [Neige et Bouchet, 1999] sous forme d'états de caractères. Un ensemble de 35 caractères est pris en compte correspondant à la morphologie de la fin du phragmocône (30 caractères), et de la loge d'habitation (5 caractères) :

- modalités d'enroulement des coquilles (e.g. taux d'expansion spirale, degré d'involution);
- taille du phragmocône;
- forme détaillée de la section du tour (e.g. forme générale, forme de la région ventrale, des flancs, du rebord latéro-ventral et latéro-ombilical);
- forme et complexité de la ligne de suture;
- costulation (e.g. forme, force, orientation, densité des côtes, présence-absence de tubercules);

- forme de la loge d'habitation (e.g. déroulement, forme de l'ouverture, épaississement).

Echantillonnage

L'échantillonnage a consisté tout d'abord à recenser l'ensemble des espèces citées dans la littérature (tabl. I, #1). Ceci a été possible par la réalisation de bases de données sur fiche compilant les informations publiées par l'ensemble des auteurs depuis environ deux siècles. Il n'est pas envisageable ici de citer de manière exhaustive l'ensemble des articles consultés [voir par exemple Buckman, 1887-1907; Elmi, 1963; Géczy, 1966, 1967; Jakobs et Smith, 1996; Rulleau et Mouterde, 1997]. Une liste restreinte (tabl. I, #2) est alors constituée tenant compte des révisions classiquement admises. Cette liste pourrait être largement réduite après révision de certains genres. Nous avons ensuite sélectionné autant d'espèces que nécessaire dans le but de couvrir de manière exhaustive l'ensemble des morphologies présentes à l'échelle de la sous-zone. Lorsque deux espèces ou plus sont morphologiquement très proches, une seule est retenue, représentant alors un ensemble de taxons. Ce fut le cas notamment pour les genres *Dumortieria*, *Pleydellia* et *Leioceras* où le nombre d'espèces a été pulvérisé abusivement par des auteurs tel que Buckman [1887-1907]. Cette démarche a abouti à la sélection de 64 morphologies (soit 22,9% des espèces citées, tabl. I, #3) jugées représentatives de l'ensemble des ammonites présentes dans les trois zones considérées. Un seul individu par espèce a été choisi pour le codage des caractères, si possible l'holotype, sinon un individu adulte représentatif (à cette échelle d'analyse, la prise en compte de la varia-

TABLE I. – Liste des genres d'ammonites rencontrés à la limite Lias – Dogger (voir texte). #1 : nombre d'espèces citées dans la littérature; #2 : nombre d'espèces après révision; #3 : nombre d'espèces sélectionnées.
TABLE I. – List of ammonite genera at the Lias – Dogger boundary (see main text). #1 : number of species in the literature; #2 : number of species after revision; #3 : number of selected species.

Genre	#1	#2	#3
AMMONITINA			
<i>Aspidella</i>	1	1	0
<i>Bredia</i>	5	5	2
<i>Calliceras</i>	9	4	1
<i>Chamaeceras</i>	3	3	2
<i>Dumortieria</i>	71	64	14
<i>Erythra</i>	25	22	3
<i>Gaczyras</i>	1	1	0
<i>Hammatoceras</i>	9	9	1
<i>Hudlestonia</i>	4	2	1
<i>Leioceras</i>	35	28	5
<i>Nadolites</i>	1	1	1
<i>Osperlioceras</i>	2	2	1
<i>Paradumortieria</i>	2	2	1
<i>Pseudammonitoceras</i>	6	4	1
<i>Pleydellia</i>	39	49	14
<i>Pseudammonitoceras</i>	5	7	2
<i>Pseudolioceras</i>	2	2	2
<i>Rhodoceras</i>	3	3	2
<i>Sphaeroceras</i>	1	1	0
<i>Timoceras</i>	3	2	1
<i>Trochile</i>	1	1	0
LYTOCERATINA			
<i>Aspidoceras</i>	1	1	1
<i>Lytoceras</i>	2	2	1
<i>Megalyticeras</i>	3	3	1
<i>Pachylyticeras</i>	11	5	3
<i>Phylloceras</i>	1	1	1
PHYLLOCERATINA			
<i>Calliceras</i>	4	3	2
<i>Phylloceras</i>	3	3	0
<i>Ptychophylloceras</i>	3	2	1
Σ =	270	253	64

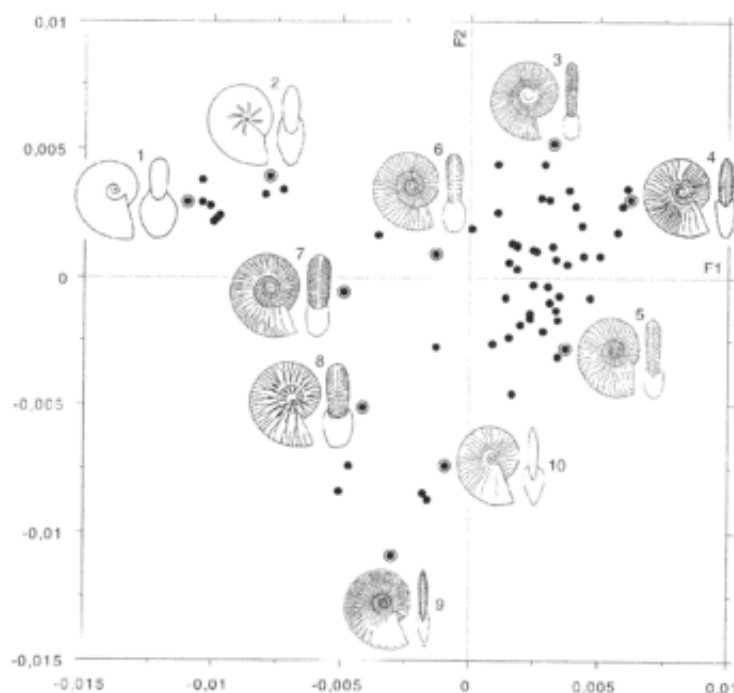


FIG. 1. – Espace morphologique (plan factoriel F1/F2) des ammonites pour les zones à *Pseudoradiosa* et *Aalenis* (Toarcien) et à *Opalinum* (Aalénien). Espèces illustrées (sans échelle) : *Pachylotoceras wrighti* (1), *Calliphylloceras supraliasicum* (2), *Dumortieria lantenosi* (3), *Leioceras comptum* (4), *Pleydellia folleata* (5), *Tmetoceras scissum* (6), *Erycites exulatus* (7), *Bredysia alleoni* (8), *Csernyeiceras verpillierense* (9), *Pseudolloceras beyrichi* (10).

FIG. 1. – Ammonite morphospace (factorial plane F1/F2) for the *Pseudoradiosa* and *Aalenis* (Toarcian) and *Opalinum* (Aalenian) zones. Species illustrated (no scale) : *Pachylotoceras wrighti* (1), *Calliphylloceras supraliasicum* (2), *Dumortieria lantenosi* (3), *Leioceras comptum* (4), *Pleydellia folleata* (5), *Tmetoceras scissum* (6), *Erycites exulatus* (7), *Bredysia alleoni* (8), *Csernyeiceras verpillierense* (9), *Pseudolloceras beyrichi* (10).

bilité intraspécifique – lorsqu'elle est répartie autour d'un pôle central – n'apporte aucune information supplémentaire).

Quantification et espaces morphologiques

Le tableau final de données (64 morphologies $\times$ 35 caractères) est traité par une analyse factorielle des correspondances (AFC). Cette méthode statistique [Benzécri, 1973] permet l'exploration de données multifactorielles. Elle permet – par le biais d'une réduction du nombre d'axes d'origine (correspondant au nombre de variables) et le calcul de nouveaux axes (axes factoriels) sur lesquels sont replacées les morphologies – de proposer un support graphique (plan factoriel) facilement interprétable où une bonne partie de l'information initiale est retranscrite.

Dans notre cas, les deux premiers axes factoriels (F1 et F2) représentent 41,12% d'inertie (tabl. II); c'est-à-dire que 41,12% de l'information de la matrice de départ peuvent être résumés en seulement deux axes factoriels. Le plan factoriel correspondant (plan F1/F2) servira de base à l'analyse des résultats. L'axe F1 est essentiellement contrôlé par la force de la carène (forte à absente), la complexité de la ligne de suture (simple à complexe), l'orientation de la costulation latérale (proverse à rétroverse vs absente), la

courbure de l'aire ventrale (légèrement bombée à pincée), l'angulosité de l'aire ventrale (non anguleuse à fortement anguleuse), la force de la costulation latérale (nulle à grossière) et la densité de la costulation latérale (très dense à nulle). L'axe F2 est contrôlé par l'orientation de la costulation latérale, la force de la carène, la complexité de la ligne de suture, le profil de la costulation latérale (nulle à tranchant) et la forme des flancs (plats à très bombés).

RÉSULTATS

Disparité globale

Une projection des 64 morphologies dans le plan factoriel F1/F2 est effectuée, correspondant donc à un espace morphologique montrant l'ensemble des formes d'ammonites présentes pour les trois zones biostratigraphiques considérées. Cet espace montre une structuration générale en deux unités (fig. 1) : (1) une unité de 10 points les plus à gauche de F1 et dans les valeurs positives de F2 (exemple des ammonites 1 et 2), qui correspondent à des ammonites sans carènes et sans côtes, à flancs arrondis et ligne de suture complexe et (2) le reste des points qui présentent un nuage dispersé correspondant à des valeurs positives ou faible-

ment négatives sur F1 (exemple des ammonites 3 à 6), avec des points périphériques pour les valeurs les plus négatives sur F2 (exemple des ammonites 9 et 10), ou négatives sur F1 (exemple des ammonites 7 et 8). Ce deuxième ensemble correspond à un gradient de formes, respectivement (a) à carène moyenne, flancs plats ou légèrement bombés et côtes moyennement fortes, (b) à carène forte et tranchante et ventre étroit et (c) à côtes fortes et flancs et ventre arrondis.

D'un point de vue taxonomique, le premier grand ensemble regroupe *Lytocercatina* et *Phylloceratina*, et le reste rassemble les *Ammonitina*.

Evolution de la disparité au cours du temps

En tenant compte des extensions stratigraphiques (FAD et LAD) des 64 espèces sélectionnées, il est possible d'étudier l'évolution de cet espace morphologique à l'échelle de la sous-zone : (1) à l'approche de la limite Lias - Dogger : sous-zones à *Levesquei*, *Pseudoradiosa* et *Mactra*, (2) au passage Lias - Dogger : sous-zones à *Lugdunensis* et *Opalinum* et (3) à la suite de cette limite : sous-zones à *Comptum* et *Bifidatum*.

Les résultats (fig. 2) montrent clairement l'existence de changements au cours des sept sous-zones. La plus ancienne (*Levesquei*) montre une faible dispersion des points qui sont centrés autour de deux pôles : (a) un pôle pour des valeurs sur F1 fortement négatives et (b) un pôle pour des valeurs sur F1 positives. Il existe en outre un point isolé caractérisé par sa forte valeur négative sur F2. L'évolution de l'espace morphologique entre la sous-zone à *Pseudoradiosa* et la sous-zone à *Lugdunensis* est marquée par l'augmentation de la dispersion des pôles précédents, qui restent cependant individualisés. Par contre, de plus en plus de morphologies se singularisent vers des valeurs franchement négatives sur F2 venant renforcer la zone jusque-là occupée par une seule morphologie. Le passage Lias - Dogger (passage sous-zone à *Lugdunensis* - sous-zone à *Opalinum*) montre toujours une augmentation de la dispersion des pôles morphologiques précédents, conduisant cette fois à une perte de la singularité de ceux-ci : il existe dans la sous-zone à *Opalinum* un gradient de forme ininterrompue le long des axes F1 et F2. De plus nous observons une densité de points plus faible. La suite de cette limite (sous-zones à *Comptum* et *Bifidatum*) est très peu différente de la sous-zone à *Opalinum*. Les morphologies y sont dispersées et couvrent fortement l'espace morphologique.

D'un point de vue taxonomique, les deux pôles individualisés depuis la sous-zone à *Levesquei* jusqu'à la sous-zone à *Lugdunensis* correspondent aux *Lytocercatina* et *Phylloceratina* d'une part et aux *Ammonitina* d'autre part. Il est remarquable de noter que le point isolé de la sous-zone à *Levesquei* correspond à une espèce du genre *Hudlestonia*, considéré comme l'un des derniers représentants du stock « liasique » (*Hildocerataceae*). De même, un deuxième point isolé (genre *Pseudoliticeras*) proche de ce dernier et présent dans la sous-zone à *Mactra* appartient aussi à cet ancien stock, alors que les autres morphologies venant se rapprocher par la suite de ce point ou participant à la dispersion croissante du pôle *Ammonitina* sont toutes des membres des *Hammatocerataceae*.

Les modifications de l'espace morphologique précédemment mises en évidence peuvent être quantifiées. Il s'agit d'exprimer par un paramètre mathématique la quanti-

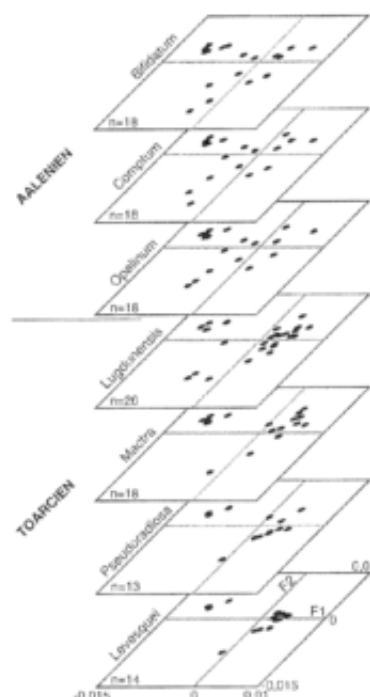


FIG. 2. - Evolution de l'espace morphologique des ammonites à la limite Lias - Dogger.

FIG. 2. - Ammonite morphospace changes at the Lias - Dogger boundary.

té d'espace morphologique occupé au niveau de chaque sous-zone. Le principe consiste à calculer la variation des coordonnées des points le long des axes (dans notre cas les axes factoriels); le nombre d'axes choisis devant représenter une part importante de l'information contenue dans la matrice d'origine. L'un des paramètres les plus efficaces pour cette quantification est la variance [voir Wills *et al.*, 1994]: elle permet d'estimer parfaitement la dispersion des points le long d'un axe. Pour une quantification précise, nous avons calculé la variance des 15 premiers axes de l'AFC, qui totalisent plus de 90% de l'information de la matrice d'origine (tabl. II). Le paramètre de disparité morphologique utilisé dans la suite de l'étude est donc la somme des variances des 15 premiers axes factoriels. Afin d'évaluer l'éventuel biais dans les résultats dû au nombre d'espèces sélectionnées, nous avons effectué un test de corrélation entre ce nombre d'espèces et la somme des variances. Ce test est non significatif (coefficient de corrélation de rang de Spearman = 0,61; test-Z sur le coefficient non significatif: $p = 0,14$) marquant l'indépendance entre la quantité d'espace morphologique occupé et le nombre d'espèces sélectionnées.

Les calculs (fig. 3) confirment les résultats précédents déterminés à partir de l'analyse du plan factoriel F1/F2 (fig. 2). Pour l'ensemble des *Ammonoidea* (fig. 3) la plus faible occupation de l'espace morphologique correspond à la sous-zone à *Levesquei*, la plus forte aux sous-zones à

TABLE II. – Résultats de l'analyse factorielle des correspondances (dimension, valeur propre, pourcentage d'inertie pour chaque axe et pourcentage d'inertie cumulée pour les 15 premiers axes).

TABLE II. – Results of factorial correspondence analysis (dimension, eigenvalue, percentage of inertia and cumulated percentage of inertia for the first 15 axes).

Dim.	Val. propre	%inertie	%cumulé
1	2,4 10 ⁻⁵	26,76	26,76
2	1,3 10 ⁻⁵	14,36	41,12
3	0,9 10 ⁻⁵	10,06	51,18
4	0,7 10 ⁻⁵	8,07	59,25
5	0,5 10 ⁻⁵	5,55	64,81
6	0,4 10 ⁻⁵	4,41	69,22
7	0,4 10 ⁻⁵	4,41	73,64
8	0,3 10 ⁻⁵	3,47	77,11
9	0,3 10 ⁻⁵	2,90	79,99
10	0,2 10 ⁻⁵	2,71	82,70
11	0,2 10 ⁻⁵	2,90	84,57
12	0,2 10 ⁻⁵	1,81	86,38
13	0,2 10 ⁻⁵	1,64	88,02
14	0,1 10 ⁻⁵	1,39	89,41
15	0,1 10 ⁻⁵	1,48	91,00

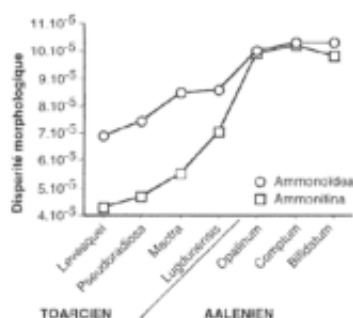


FIG. 3. – Quantification de la disparité morphologique des ammonites à la limite Lias – Dogger (disparité morphologique mesurée par la somme des variances sur les 15 premiers axes factoriels : voir texte).

FIG. 3. – Quantified morphological disparity of ammonites at the Lias – Dogger boundary (morphological disparity measured as the sum of variances for the first 15 factorial axes : see main text).

Comptum et Bifidatum. Entre ces deux extrêmes, la disparité morphologique augmente plus ou moins rapidement, sans changements particulièrement brusques à la limite Lias – Dogger. La même procédure a été utilisée en tenant compte cette fois uniquement des Ammonitina. En effet, il pourrait être supposé que la présence des deux stocks pérennes (Lytocerotina et Phyllocerotina) qui induisent – au moins à l'origine – deux pôles morphologiques bien distincts vienne biaiser les quantifications. Les résultats (fig. 3) sont parfaitement compatibles, marquant encore davantage l'augmentation de la disparité morphologique à la fin du Lias, et sa stagnation ensuite.

CONCLUSIONS

Si la limite Lias – Dogger est marquée par des changements taxonomiques de tout ordre (famille, sous-famille, genre, espèce), nos résultats – fondés sur une quantification de la

disparité morphologique et non sur la taxonomie – montrent que les modifications subies par les ammonites à cette limite ne peuvent être réellement comprises que dans un contexte temporel large. En effet, s'il existe bien des modifications au passage Lias – Dogger (principalement une augmentation de la disparité), il est clair que ces modifications sont initiées depuis le début de la zone à Pseudoradiosa. L'événement du passage Lias – Dogger n'est donc pas singulier et majeur mais plutôt la fin d'un événement de plus grande ampleur initié deux zones auparavant. Cette tranche de temps (deux dernières zones du Toarcien) marque une augmentation progressive de la disparité. Ce n'est qu'avec le début du Dogger (zone à Opalinum) que cette disparité cessera d'augmenter.

À la vue de ces résultats, la phase de crise majeure pourrait être située entre la zone à Pseudoradiosa et la zone immédiatement plus ancienne (zone à Dispersum), ce qui expliquerait la remarquable homogénéité des Ammonitina au tout début de la zone à Pseudoradiosa (fig. 2, sous-zone à Levesquei). Des travaux complémentaires devront maintenant tester cette hypothèse. De même, une étude plus large de l'Aalénien devrait permettre de comprendre comment se structure l'espace morphologique pour donner les morphologies caractéristiques des trois super-familles (Perisphinctaceae, Stephanocerataceae et Haplocerataceae) qui sont issues des Hammatocerataceae étudiés ici.

Les travaux présentés ici s'accordent bien aux conceptions développées par Haug [1892] qui en se basant sur des critères d'ordre purement paléontologiques avait proposé de débiter l'étage Aalénien par la zone à *Dumortieria pseudoradiosa*. Ce découpage était supporté par le renouvellement important se produisant entre cette zone et la précédente : extinction des Grammatoceratinae et apparition des *Dumortieria*. En dehors du problème de la limite Lias – Dogger (des données paléontologiques ne pouvant à elles seules résoudre un tel problème de limite de sous-système ou d'étage), nos résultats confirment l'absence d'un événement majeur d'ordre morphologique chez les ammonites à la limite Lias – Dogger telle qu'elle est envisagée actuellement.

La question du moteur responsable de cette augmentation de la disparité reste difficile à résoudre. En particulier, l'absence de phylogénie clairement résolue chez les ammonites étudiées ici rend toute explication spéculative. Si nous acceptons l'hypothèse qu'il existe cinq groupes homogènes dans la période considérée [voir Tintant et Moutere, 1981] : Graphoceratidae, Hammatoceratidae, Hildoceratidae, Lytocerotina et Phyllocerotina, nous noterons que deux d'entre eux (Graphoceratidae et Hammatoceratidae) expliquent presque à eux seuls l'augmentation de la disparité à la limite Lias – Dogger (fig. 4). Au sommet du Toarcien (de Levesquei à Mactra), cette augmentation est exclusivement due aux Graphoceratidae, alors que la partie terminale du Toarcien (Lugdunensis) est marquée par l'extension morphologique des Hammatoceratidae. Suivra alors une « compétition » d'occupation de l'espace morphologique entre Graphoceratidae et Hammatoceratidae, depuis la sous-zone à Opalinum jusqu'à la fin de la période étudiée ici (sous-zone à Bifidatum). Cette « compétition » n'aura que peu d'effet sur la disparité (voir fig. 3) puisque l'espace morphologique est globalement toujours rempli de manière identique (voir fig. 4), mais par des ammonites de groupes taxonomiques différents. Dans le cadre de cette hypothèse,

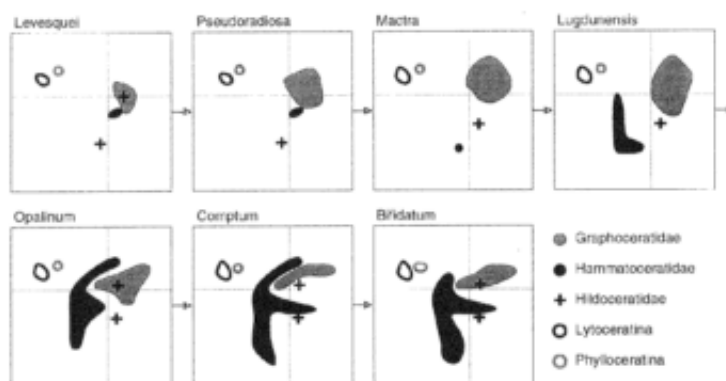


FIG. 4. – Evolution de l'espace morphologique des ammonites à la limite Lias – Dogger par groupe taxonomique (mêmes échelles que pour les figures 1 et 2).

FIG. 4. – Ammonite morphospace changes at the Lias – Dogger boundary by taxonomic unit (same scale as in figures 1 and 2).

il est donc peu probable que l'augmentation observée, soit contrainte par des phénomènes physico-chimiques seuls (e.g. variation du niveau marin, climat) qui agiraient probablement sur l'ensemble des formes, ou au moins sur les trois groupes d'Ammonitina : Graphoceratidae, Hammatoceratidae et Hildoceratidae dont les morphologies diffèrent initialement assez peu (dans la sous zone à Levesquei). Il paraît plus probable que l'augmentation de la disparité soit contrainte par une explosion biologique (dont les causes réelles restent à définir, e.g. hétérochronie du développement) issue d'un des groupes d'ammonites présents (Graphoceratidae), puis par l'extension d'un second groupe (Hammatoceratidae), déjà présent avant les Graphocera-

tidae, mais qui développera des morphologies très variées seulement à partir de la sous-zone à Lugdunensis. Dans tous les cas, une analyse phylogénétique, l'intégration des données paléogéographiques et des comparaisons à des signaux physico-chimiques permettraient de préciser d'avantage quels facteurs sont susceptibles de modifier la disparité morphologique au cours du temps chez les ammonites.

Remerciements. – Les auteurs remercient N.H. Landman et A. Schaaf pour leurs remarques constructives, ainsi que C. Sutcliffe pour la révision de l'anglais. Ce travail est une contribution au programme de recherche CNRS – CRISÉVOLA, au thème 1 de l'UMR CNRS 5561 (Biogéosciences – Dijon) et au thème 1 de la FRE CNRS 2158 (Université Lyon 1).

Références

- BENZECKI J.-P. (1973). – L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. – Dunod, Paris, 619 p.
- BUCKMAN S.S. (1887-1907). – A monograph on the Inferior-Oolite ammonites of the British Islands. – *Palaont. Soc. London*, **XI-LXI**, 1-456.
- CONTINI D., ELMI S., MOUTERDE R. & RIOULI M. (1997). – 5. – Aalénien. In : E. CAROL & P. HANTZPERGUE Eds., *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. – *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém.* **17**, 37-40.
- DOMMERGUES J.L., LAURIN B. & MEISTER C. (1996). – Evolution of ammonoid morphospace during the early Jurassic radiation. – *Paleobiology*, **22**, 219-240.
- DONOVAN D.T., CALLOMON J.H. & HOWARTH M.K. (1981). – Classification of the Jurassic Ammonitina. In : M.R. HOUSE & J.R. SENIOR Eds., *The Ammonoidea*. – *The Syst. Ass.*, special volume **18**, 101-155.
- ELMI S. (1963). – Les Hammatoceratidae (Ammonitina) dans le Dogger inférieur du bassin rhodanien. – *Trav. Lab. Géol. fac. Sc. Lyon*, **N.S.**, **10**, 1-121.
- ELMI S., GABILLY J., MOUTERDE R., RULLEAU L. & ROCHA R.B. (1994). – L'étage Toarcien de l'Europe et de la Téthys : divisions et corrélations. – *Geobios*, **M.S.**, **17**, 149-159.
- ELMI S., RULLEAU L., GABILLY J. & MOUTERDE R. (1997). – 4. – Toarcien. In : E. CAROL & P. HANTZPERGUE Eds., *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. – *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém.* **17**, 25-36.
- GABILLY J. (1976). – Evolution et systématique des Phymatoceratidae et des Grammatoceratidae (Hildoceratidae, Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. – *Mém. Soc. géol. Fr.*, **124**, 1-196.
- GEÇZY B. (1966). – Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie – Part I (Hammatoceratidae). – *Geol. Hung.*, **34**, 1-276.
- GEÇZY B. (1967). – Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie – Part II (excl. Hammatoceratidae). – *Geol. Hung.*, **35**, 1-413.
- GRADSTEIN F.M., AGTERBERG F.P., OGG J.G., HARDENBOL J., VAN VEEN P., THIERRY J. & HUANG Z. (1995). – A Triassic, Jurassic and Cretaceous time scale. – *SEPM, Sp. Pub.*, **54**, 95-126.
- HAUG E. (1892). – Sur l'étage Aalénien. – *C. R. som. Soc. géol. France*, **XX**, cxxxiv-cxxxvi.
- HOWARTH M.K. (1992). – The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. – *Monograph Palaeo. Soc.*, **145-146**, 1-200.
- JAKOBS G.K. & SMITH P.L. (1996). – Latest Toarcian ammonoids from the north American cordillera. – *Palaontology*, **39**, 1, 97-147.
- MOUTERDE R. (1961). – VI. Le problème de l'Aalénien et la limite Lias-Dogger. – *Mém. BRGM*, **4**, 407-410.
- NEIGE P. (1999). – The use of landmarks to describe ammonite shape. In : F. OLORIZ & F.J. RODRIGUEZ-TOVAR Eds., *Advancing research* *Bull. Soc. géol. Fr.*, 2001, n° 2

- on living and fossil cephalopods. - Kluwer Acad. / Plenum Pub., New York, 263-272.
- NEIGE P. & BOUCHET S. (1999). - CRISEVOLE. Base de données 4D et aide à la saisie. - Document interne CRISEVOLE, 1-23.
- NEIGE P., CHALINE J., CHONE T., COURANT F., DAVID B., DOMMERGUES J.-L., LAURIN B., MADON C., MAGNIEZ-JANNIN F., MARCHAND D. & THIERRY J. (1997a). - La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. - *Geobios*, M.S., **20**, 415-422.
- NEIGE P., MARCHAND D. & BONNOI A. (1997b). - Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. - *Geol. Mag.*, **134**, 2, 261-264.
- PAGE K.N. (1996). - Mesozoic ammonoids in space and time. In : N.H. LANDMAN, K. TANABE & R.A. DAVIS Eds., *Ammonoid paleobiology*. - Plenum Press, New York, 755-794.
- RAFF R.A. (1996). - The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form. - The University Chicago Press, 520 p.
- RAUP D.M. (1967). - Geometric analysis of shell coiling in ammonoids. - *J. Pal.*, **41**, 1, 43-65.
- ROY K. & FOOTE M. (1997). - Morphological approaches to measuring biodiversity. - *TREE*, **12**, 7, 277-281.
- RULLEAU L. & MOUTERDE R. (1997). - Les genres *Catulloceras* GEMMELARD et *Tmetoceras* BUCKMAN, systématique, stratigraphie et paleobiogéographie. - *Cahiers Univ. Catho Lyon*, **10**, 79-91.
- SALINDERS W.B. & SWAN R.H. (1984). - Morphology and morphologic diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. - *Paleobiology*, **20**, 2, 195-228.
- TINTANT H. & MOUTERDE R. (1981). - Classification et phylogénèse chez les ammonites jurassiques. In : J. MAQUINELL Ed., *International Symposium on « concept and method in paleontology »*. - Université de Barcelona, 85-101.
- WESTERMANN G.E.G. (1979). - Troublesome definition of the Lower/Middle Jurassic boundary. - *Can. J. Earth Sci.*, **16**, 10, 2060-2062.
- WESTERMANN G.E.G. Ed. (1992). - *The Jurassic of the Circum-Pacific*. - Cambridge University Press, 670 p.
- WILLS M.A., BRIGGS D.E.G. & FORTEY R.A. (1994). - Disparity as an evolutionary index : a comparison of Cambrian and Recent arthropods. - *Paleobiology*, **20**, 2, 93-130.

Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation

Jean-Louis Dommergues, Sophie Montuire, and Pascal Neige

Abstract.—The shell size of 1236 ammonite species representing all known Early Jurassic faunas is analyzed. Size patterns are studied for the entire period and then at the biozone scale for the first four stages of the Jurassic (28 Myr), during which ammonites recovered from the crisis at the Triassic/Jurassic (T/J) boundary. Our analysis reveals that (1) a size continuum (normal distribution from “dwarfs” to “giants”) exists for all Early Jurassic ammonites; (2) although there are no sustained trends (e.g., no Cope’s rule), the succession is not monotonous and patterns may differ conspicuously from one biozone to the next; and (3) increases and decreases in size range are the most frequent evolutionary styles of size change. The only pattern that can be connected with a particular episode of Early Jurassic ammonite history is the initial increase in size disparity during the first four biozones attributable to phyletic radiation after the T/J crisis. Subsequent correlations with environmental constraints (e.g., sea-level changes), although suspected, cannot be shown.

J.-L. Dommergues, S. Montuire, and P. Neige. *Biogéosciences (UMR CNRS 5561), Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France. E-mail: Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr; E-mail: Sophie.Montuire@u-bourgogne.fr; E-mail: Pascal.Neige@u-bourgogne.fr*

Accepted: 15 May 2002

Introduction

The ammonoid clade first appeared in the Early Devonian and finally vanished at the Cretaceous/Tertiary (K/T) boundary. In upwards of 320 Myr of life history, the clade was affected by three major crises at the Devonian/Carboniferous, Permian/Triassic, and Triassic/Jurassic boundaries (House 1989). These crises were followed by radiations, phenomena that may be viewed as “natural experiments” (Jablonski 1999) in biodiversity at the macroevolutionary scale. Any of three standards may be used to characterize biodiversity over such an extended period: taxonomic richness, morphological disparity, or size disparity.

Taxonomic richness is the most comprehensive standard as it covers both shape and size and can be applied to the entire fossil record (for ammonites see Kennedy 1977; House 1989; Becker and Kullmann 1996; Wiedmann and Kullmann 1996). However, this standard is seriously biased by the subjective practice of systematics: currently accepted taxa are not necessarily monophyletic groups; and the same taxonomic rank does not represent an equivalent proportion of biodiversity for different periods, for different types of organ-

isms, or for different authors. This is particularly true of ammonoids because most of the seminal systematic studies were devised to provide a convenient biostratigraphic tool rather than to establish phylogenetic relationships. Examples of systematics in the service of biostratigraphy are to be found in the works of Quenstedt (1856–1858), Orbigny (1842–1851), Oppel (1856–1858), Fucini (1899–1900), Simpson (1855), and Buckman (1887–1907), although some contemporary workers concentrated on phylogenetic constraints to establish the ammonoid taxonomic framework (Hyatt 1889). The upshot of this is that ammonoid taxonomy is a mix of phylogenetic and stratigraphic information that cannot readily be used as a measuring rod for biodiversity without critical revision. Examples of this confusion are that Liparoceratidae become Amaltheidae at the Carixian/Domerian boundary on the basis of morphological changes although both clearly belong to the same lineage (Dommergues and Meister 1999), whereas Dumortieriinae become Leioceratinae because of tiny morphological changes (Neige et al. 2001) but primarily because the lineage spans the Toarcian/Aalenian boundary. In both these examples, as in many other instances,

biodiversity might have been interpreted in radically different ways in terms of taxonomy.

Alternatively, to avoid such pitfalls, questions independent of taxonomy (e.g., adaptation, community structure) may be explored by using morphological disparity (for ammonites, see Raup 1967; Saunders and Swan 1984; Nikolayeva and Barskov 1994; Dommergues et al. 1996, 2001; Neige et al. 1997, 2001): this approach provides a quantitative signal that can be set against the environmental signals. One limitation on such studies is that they are only meaningful within the same bauplan. Similarly, body-size studies may be independent of taxonomy and to some extent of bauplan; disparity in body size is highly dependent on physiology and ecology, and it reflects features of life history rather than bauplan constraints. However, body sizes can hardly be compared between aquatic and terrestrial organisms for which the physical constraints (gravity vs. viscosity) are so different. Nevertheless, within a given environment (marine in our case), body-size studies can be expected to provide a signal depending on major environmental constraints: "favorability" and "predictability" of the habitat. Because these environmental constraints depend on major—more or less related—physical phenomena (e.g., eustasy, climatic changes, tectonics, volcanism) and because such phenomena are detectable in the rock record, it might be possible to correlate body-size disparity signals with physical signals. If so, the dramatic physical changes of post-crisis periods would make these propitious moments for comparing such signals.

The Triassic/Jurassic boundary crisis and the ensuing Jurassic–Cretaceous major eustatic rise can be viewed as "natural experiments." The crisis was followed by a spectacular recovery of morphological disparity (Dommergues et al. 1996) and provides a good opportunity to explore ammonoid body size throughout the 28 Myr of post-crisis (Early Jurassic) history.

Materials and Methods

Sampling.—This study is based on what we believe to be an exhaustive, worldwide compendium of published and illustrated Hettan-

gian–Toarcian ammonites (from Bruguère 1789 to Taylor 2000) containing some 3500 nominal species. First, poorly or incompletely preserved species (absence of information about fossil size) were removed from this compendium. Then forms were grouped into what we consider valid species, although for dimorphic species macroconchs and microconchs were processed separately so as to give two real mean adult sizes rather than some artificial value midway between the size ranges of micro- and macroconchs. However, the effect of dimorphism on variations in size pattern over time could not be examined more closely here because the phenomenon is not consistently recognized in the Early Jurassic, and specially from the Hettangian to the Pliensbachian (see Davis et al. 1996). The units of analysis (species or dimorphs) are here termed "operational size units" (OSU). By this procedure we built up a set of 1236 OSUs representing, we assume, a relevant sample of shell sizes of Liassic ammonite faunas worldwide. This type of large database is consistent with the approach developed by Benton (1999), who demonstrated the relevance of re-using published data in the context of large-scale studies of pattern in paleobiology. Part of the sample was controlled by our own field experience of Early Jurassic faunas.

Shell Size Characterization.—Because the body chamber is often missing or poorly preserved, body size was estimated here by size at the end of the adult phragmocone. The adult stage can be recognized from various features, namely septal approximation. Where species were widely illustrated or morphs had numerous specimens, we took the mean value of the size range; there was thus only one size datum per species or morph. At the broad time and space scale of the present study, which includes such different sizes as the "minute" *Cymbites* and the "huge" *Arietites*, the general size pattern was not altered by taking account only of mean values for OSUs. So as to divide the size data into convenient categories, size was expressed by the natural logarithm ($\ln$) of the volume of the smallest cylinder that could contain the adult phragmocone, from the equation:

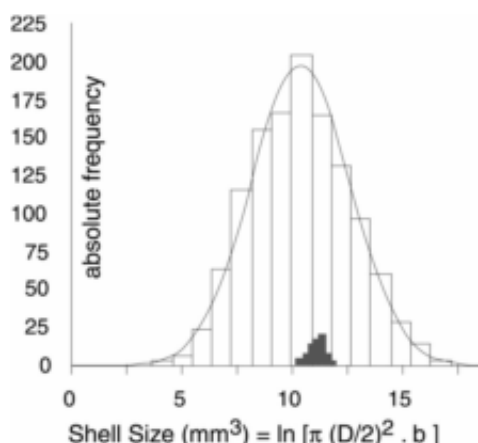


FIGURE 1. Shell size frequency distribution of operational size units (OSUs) for an exhaustive sample of Early Jurassic ammonites. The curve is the normal distribution. The small gray bars (in a bar chart) illustrate the frequency distribution in a case of intraspecific variation (see main text: *Productylioceras daxoei*, $n = 77$).

$$\text{Shell size} = \ln [\pi (D/2)^2 \cdot b]$$

where D is the shell diameter and b the whorl width (in mm). Volume is obviously a better estimator of a 3-D object and was therefore preferred to any simple linear measurement such as diameter.

Space and Time Scale.—The study covers all known ammonites worldwide over some 28 Myr of the Lower Jurassic. Although all paleogeographic areas are not known to the same degree, the extensive knowledge of such dispersed areas as northwestern Europe, Mediterranean Tethys, and the Western Ranges of America entitles us to consider that the available fossil record expresses a true global pattern. The Liassic period is divided here into 22 ammonite zones of the standard northwestern European scale proposed by *Groupe français d'étude du Jurassique* (1997). Correlations with other geographic areas are based on various published data (e.g., Hillebrandt 1988, 2000; Smith et al. 1988, 1994; Thomson and Smith 1992; Jakobs et al. 1994; Guex 1995; Taylor 1998, 2000; Pálffy et al. 1999, 2000).

Results

General Shell-Size Pattern.—If we consider the complete sample ($n = 1236$), size distribution (Fig. 1) can be adjusted to a normal dis-

tribution (Kolmogorov-Smirnov test not significant) and is not skewed (skewness is 0.120; t -test not significant). For the four Lower Jurassic stages worldwide there are no discrete categories for dwarf or giant forms, just a Gaussian continuum of ammonite sizes from smallest to largest. The mean adult phragmocone diameter of our sample is about 70 mm with a coefficient of variation of 0.86. As a comparison, intraspecific coefficient of variation is given by Howarth (1992) for various microconch (m) and macroconch (M) Toarcian Hildoceratid species: *Eleganticeras elegantulum*, 0.18 (m) and 0.16 (M); *Cleviceras exaratum*, 0.23 (m) and 0.21 (M); *Hildoceras bifrons*, 0.15 (m) and 0.18 (M). The mean size—by volume—of our complete sample is 10.33 mm³ with a coefficient of variation of 0.21. By way of comparison (see Fig. 1) the intraspecific coefficient of variation of the Pliensbachian *Productylioceras daxoei* is 0.03 for a shell size of 11.13 mm³ (same measurement protocol, and see Dommergues 1980 for the complete analysis of this population). This illustrates the stark contrast between intra- and interspecific variation as studied here. The smallest ammonite of our sample is *Eoderoceras tubellus* and the largest, *Arietites bucklandi*. The same two ammonites also have the smallest and largest adult phragmocone diameters at 5.3 mm and 480 mm, respectively. However, the relationship between volume and diameter is complicated by the effect of whorl width (Fig. 2): huge variability in whorl width is observed for the smallest diameters (<60 mm) but is drastically reduced for the largest diameters (>200 mm). This suggests that the larger the ammonite, the greater the constraints upon it. Accordingly, although diameter may be used as a proxy for size for ammonites of large diameter, the same does not hold for ammonites of small diameter. Indeed, for the latter the b/D ratio may vary from one to ten, leading to very different volumes for a similar diameter. As an example, *Catacoloceras angustum*, which exhibits the highest b/D ratio ($b/D = 1$ for $D = 15$ mm) is of similar diameter to *Gemmellaroceras gemmellaroi*, which has a very low b/D ratio ($b/D = 0.154$ for $D = 13$ mm).

Temporal Pattern of Shell Size.—Changes in ammonite size pattern can be quantified from

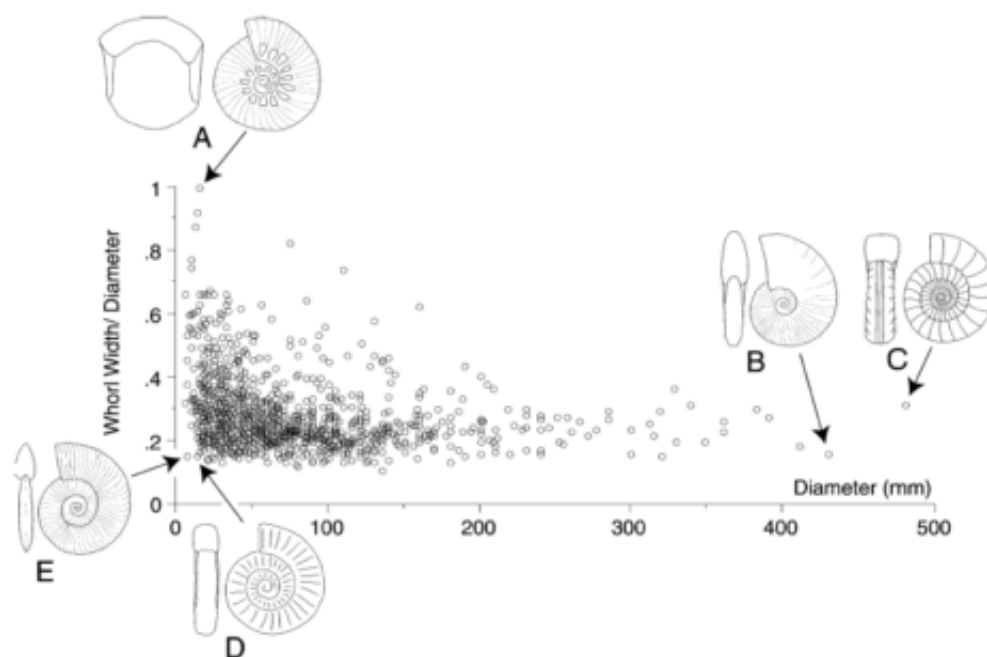


FIGURE 2. Whorl width/diameter ratio versus diameter for Early Jurassic ammonites. Several extreme morphologies are illustrated (no scale). A, *Catacoeloceras angustum*. B, *Charmasseloceras martinschmidti*. C, *Arietites bucklandi*. D, *Gemmellaroceras gemmellaroi*. E, *Polymorphites appenninicus*.

the first and last appearance data (FADs and LADs) of OSUs (Fig. 3). At first sight, the data exhibit no sustained trend through time of either minimum, median, or maximum size or range. However, trends and fluctuations are perceptible over shorter spans of time. For example, from the Planorbis to the Bucklandi zones, maximum size increases dramatically whilst minimum size decreases, leading to a sharp increase in size range. More-integrated data are provided by the coefficient of variation (Fig. 4) describing size disparity. The value first increases from the Planorbis to the Semicostatum zone and subsequently oscillates with a minimum value for the Tenuicostatum zone. A Spearman-rank correlation test was computed for the number of OSUs per zone versus range or coefficient of variation. The test proved not significant (Z-test on Spearman-rank correlation coefficient not significant for either range $p = 0.054$, or coefficient of variation $p = 0.89$), showing that range or coefficient of variation were independent of the number of OSUs per zone. Indeed,

noteworthy discordances occur between variation in size disparity (coefficient of variation) and variation in diversity (number of OSUs): increased size disparity associated with decreased diversity (five cases; see, for example, fluctuation from the Variabilis zone to the Thouarsense zone); decreased size disparity associated with increased diversity (a single case: from the Raricostatum zone to the Jamesoni zone). Two other cases involve a fairly stable size disparity associated first with increased diversity (from the Serpentinum zone to the Bifrons zone) and second with reduced diversity (from the Bifrons zone to the Variabilis zone). As Foote (1996) claimed, an increase in disparity (in his case trilobite morphological disparity) associated with stable or reduced diversity may be viewed as a consequence of nonselective extinction. The opposite case (a decrease in disparity associated with stable or increasing diversity) suggests the influence of constraints (e.g., phyletic, environmental). At the scale of our study (a worldwide analysis of size) phyletic and en-

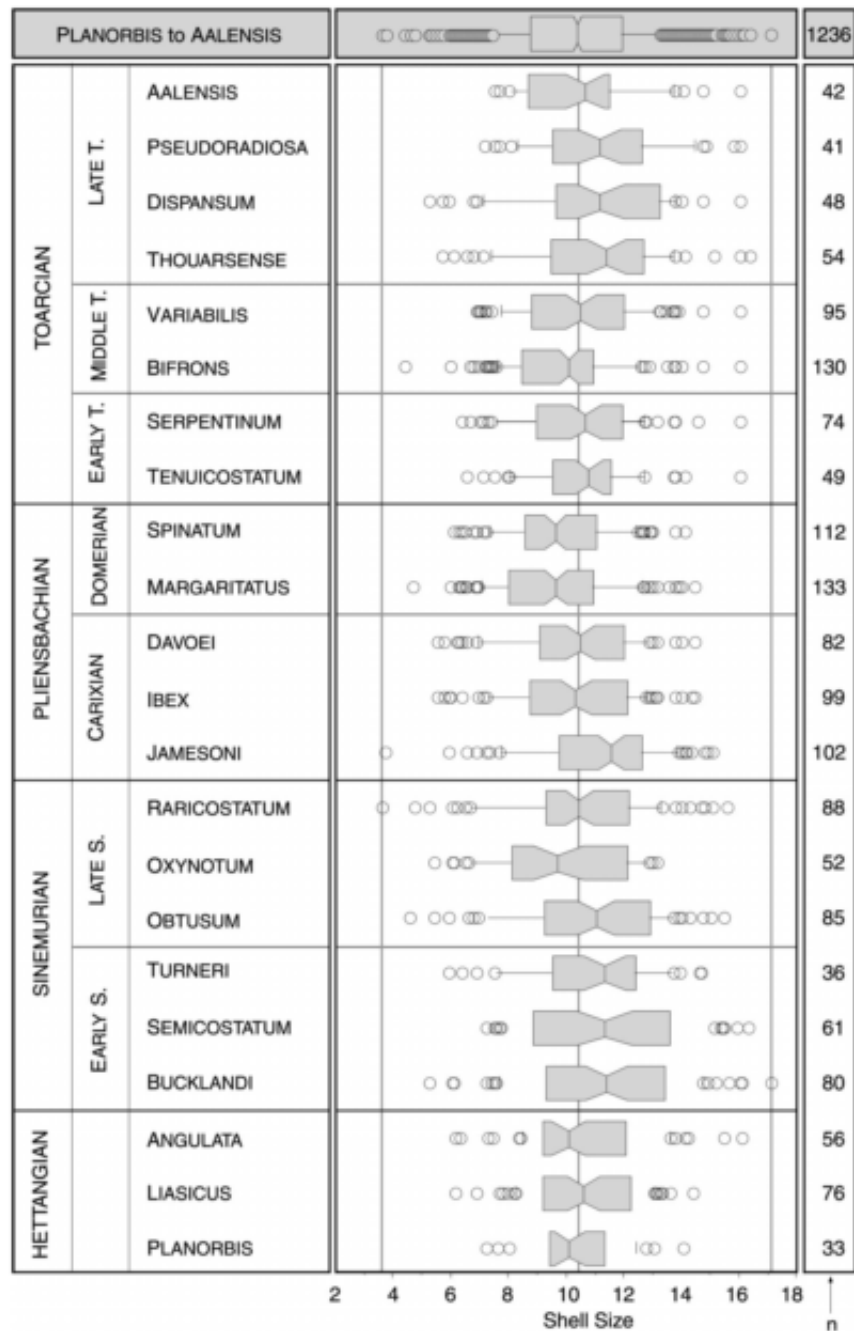


FIGURE 3. Comparison of size distribution over time (Planorbis to Aalensis zone) and for the entire Early Jurassic sample (top). Each box plot displays the 10th, 25th, 50th, 75th, and 90th size percentiles. All values below the 10th percentile or above the 90th percentile are plotted separately (open circles). The notch represents the 95% confidence interval around the median. The right-hand column indicates the number of OSUs per zone, and for the entire sample (top).

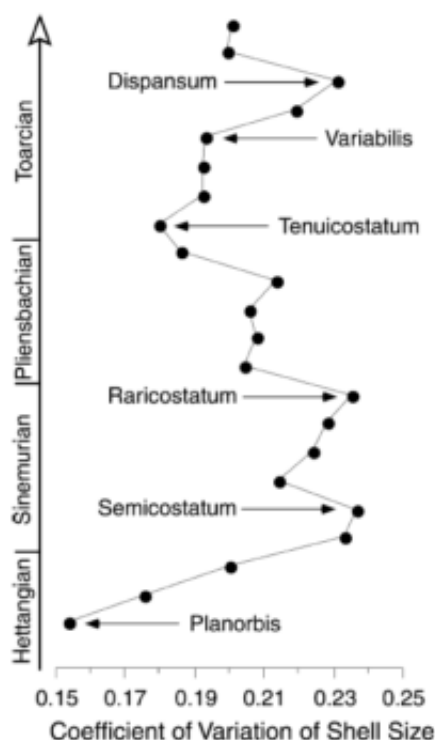


FIGURE 4. Coefficient of variation in ammonite shell size throughout the Early Jurassic.

environmental frameworks are not well enough documented to resolve this issue. We used two complementary methods to synthesize size variations over time: the first was derived from the method described by Jablonski (1996) for characterizing the different styles of size variation (Fig. 5A) between two consecutive samples in time (species, subgenera, or genera for Jablonski 1996, 1997; worldwide communities in the present work). This was done by using minimum and maximum size data only. The second method included these same parameters plus parameters for dispersion (range, variance) or position (interquartile, median, and mean), which were then processed by principal component analysis (PCA).

The plot of changes in minimum versus maximum size data (Fig. 5B) shows that changes are not equally distributed over the four quadrants. Point clusters (Fig. 5C; quadrants, axis, origin) reveal two marked frequen-

cies of evolutionary styles of size change: increase and decrease in size range (top left and bottom right, respectively). Two other frequencies are also well expressed, corresponding to decrease or increase in minimum size only (negative or positive x-axis, respectively). No other styles of size change are conspicuous.

PCA was performed with seven descriptive statistical parameters computed from data (shell size) for each of the 22 biozones (mean, minimum, maximum, range, variance, median, and interquartile). The first three axes represent 90% of variance (52%, 23%, and 15%, respectively).

Figure 6 shows the projection of biozones on the first two factorial planes (F1 vs. F2, and F1 vs. F3). The first axis is controlled mainly by variance, mean, median, and maximum; the second axis by minimum and range; the third axis by interquartile and maximum. Ordination was completed by clustering (ascendant hierarchical classification, or AHC) from the eigenvectors (of the first three axes) characterizing each biozone computed in the earlier PCA. A Euclidean distance algorithm (geometric distance in multidimensional space) was chosen to evaluate distances. Ward's method was chosen as a linkage rule, as it uses analysis of variance to evaluate distances between clusters (minimizing the sum of squares of any two hypothetical clusters that can be formed at each step). The dendrogram (Fig. 6) shows two first-order clusters (open vs. black symbols), subdivided into two in turn. Schematically, biozones characterized by open symbols express a narrow range associated with scarcity of small and large ammonites, low variance, mean, and median values. Black symbols express the opposite trend.

The previous four clusters are shown again in Figure 7 (same symbols as in Fig. 6) along with the styles of size variation (see Fig. 5) from one biozone to the next so that the temporal size pattern through the Early Jurassic can be examined. This new, more analytic, and more synthetic information supplements the raw data analyzed previously (Figs. 3, 4). It expresses both the biozone size pattern (open and black symbols in Fig. 7) and the change between two successive patterns ("Jablonski's

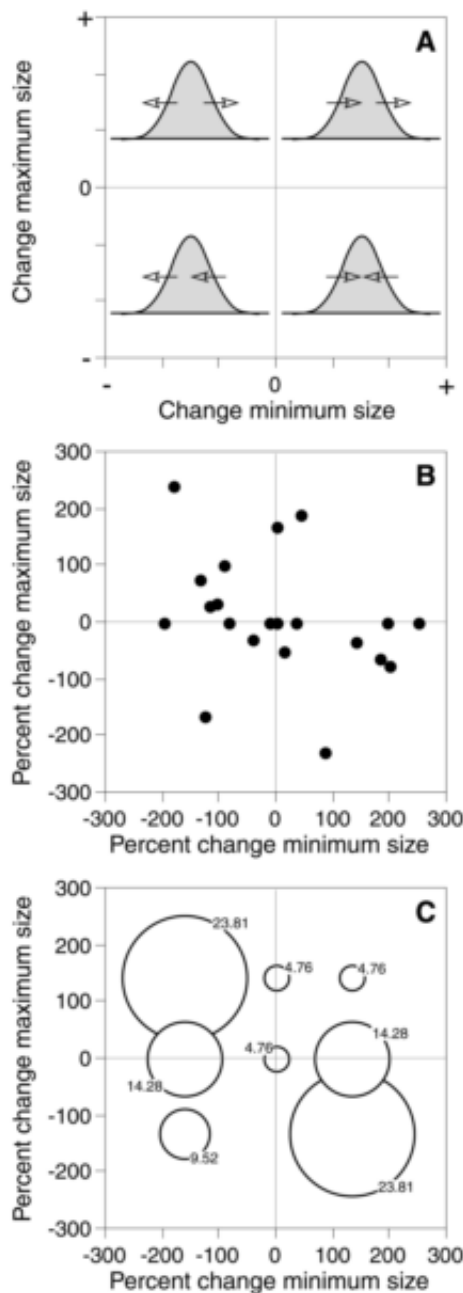


FIGURE 5. Styles of size change ("Jablonski's target") in Early Jurassic ammonites. A, Model derived from Jablonski 1996. The vertical axis shows the percentage change in maximum size between two successive sets of OSUs (corresponding to two successive zones). The horizontal axis shows the percentage change in minimum size between two successive sets of OSUs (corresponding to two successive zones). Thus, the top right quad-

rant corresponds to an increase in size, the bottom left quadrant to a decrease in size, the top left quadrant to an increase in size range, and the bottom right quadrant to a decrease in size range. B, Size changes of Early Jurassic ammonites over time (each black circle is the difference between two successive sets of OSUs). C, Frequencies of styles of size change in Early Jurassic ammonites. Circle diameter is proportional to frequency in the corresponding quadrant, on the axes, or at the origin (numbers expressed as percentages).

Discussion

Various studies have concentrated on ammonite size variations at intraspecific, lineage, and macroevolutionary scale. Intraspecific studies (e.g., Elmi and Benshili 1987; Mignot et al. 1993) suggest a connection between miniaturization and a locally confined paleogeographic context. Miniaturization affected populations living in small isolated basins in part because of scarcity of nutriment. These small ammonites belong to species that are widespread and have larger individuals outside of the confined basins. This has been demonstrated for Toarcian and Bajocian ammonites by comparing Tethyan populations from small basins with populations from the northwest European platform. Such dwarfism is found experimentally in miniaturized (undernourished) cuttlefish (Boletzky 1974) although dwarf populations are unknown in the wild. Stevens (1988) suggests that environmental constraints could produce gigantism in adults; using recent squids as a model, he argues that these large specimens are assumed to prefer

target" in Fig. 7). No correlation is observed between these two synthetic signals, confirming the absence of any sustained trend as shown by row data. Only one phenomenon of note occurs between the Ibex and Serpentinum biozones; otherwise the size pattern is relatively stable over this period, whereas the transition from one biozone to another remains highly variable. Despite the absence of any sustained trends, the succession is not monotonous and the patterns of two successive biozones may differ conspicuously (e.g., the changes from Angulata to Bucklandi, from Obtusum to Oxynotum, and from Davoei to Margaritatus).

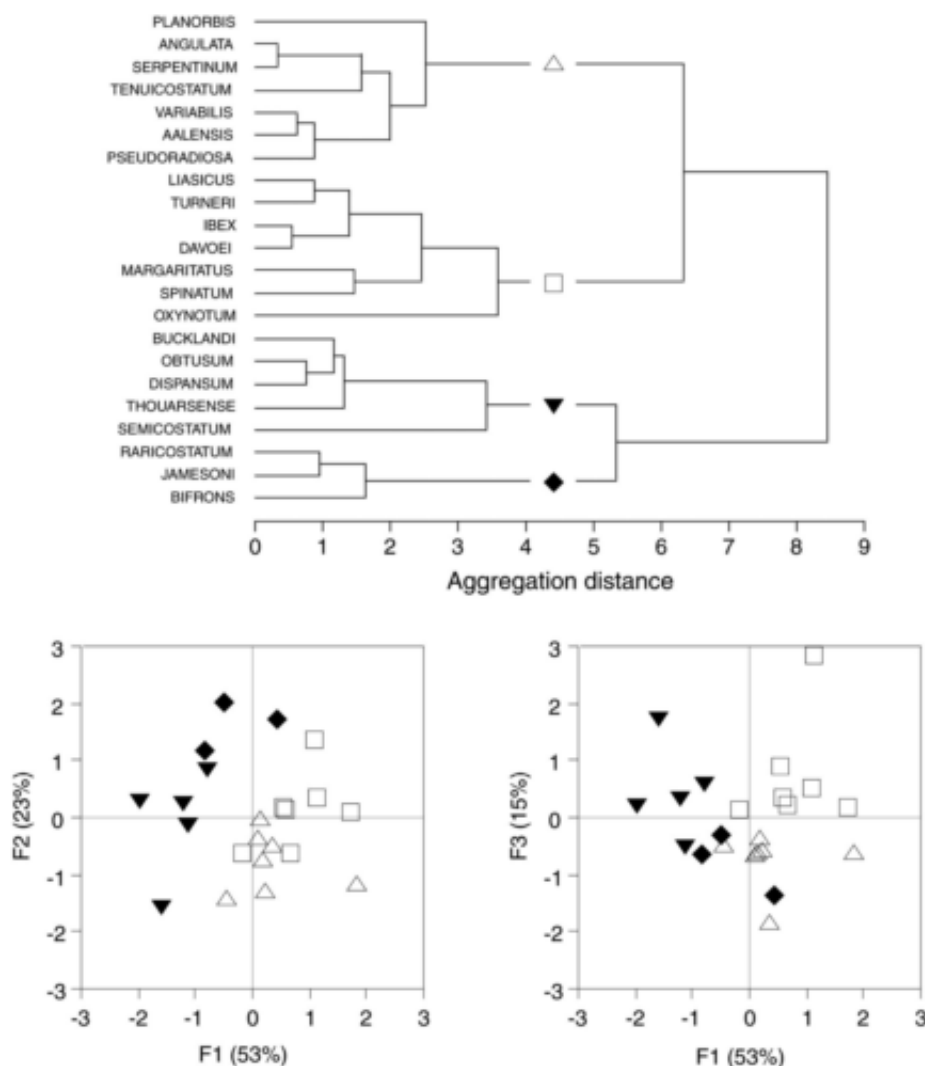


FIGURE 6. Bottom, plot of the first two factorial planes (F1 vs. F2 and F1 vs. F3) for seven descriptive statistical parameters (mean, minimum, maximum, range, variance, median, and interquartile). Each point corresponds to an ammonite zone (symbols are determined from the following AHC). Top, ordination completed by clustering (AHC) from the eigenvectors of the first three axes characterizing each biozone as computed in the earlier PCA (Euclidean distance algorithm chosen to evaluate distances; Ward's method chosen as a linkage rule).

deep-sea environments. As a consequence, they are more numerous in the fossil record during transgressive episodes. The same author also suggests that gigantism may be the outcome of pathological conditions; for example, when gonads are infected by parasites growth is not limited by sexual maturity (see Manger et al. 1999 for an illustration on Carboniferous ceph-

alopods). Such studies demonstrate that size is a highly variable parameter among populations within a species when subjected to specific environmental constraints. So as to exclude such "freak" populations or pathological specimens, our study uses the average size of available specimens (museum collections plus published illustrations) for each OSU.

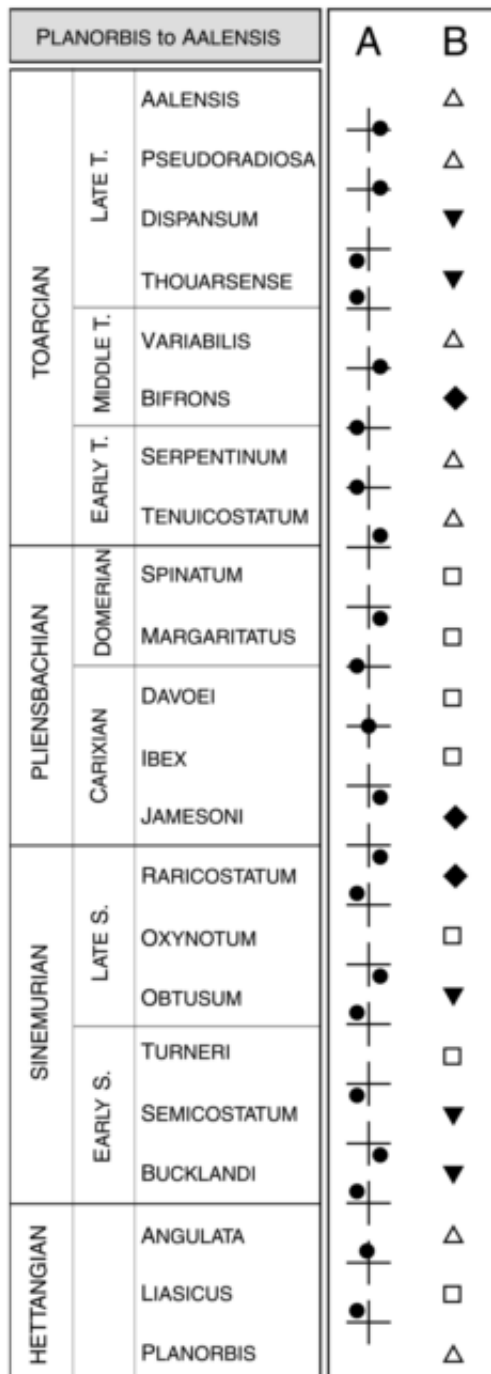


FIGURE 7. Temporal size pattern for Early Jurassic ammonites. A, Style of variation from one zone to the next ("Jablonski's target"; see Fig. 5). B, Size pattern for each zone (see Fig. 6 for symbols).

At lineage scale, most authors (as summarized in Kennedy 1977; Hallam 1975, 1990; Stevens 1988) report that giant forms tend to appear in the late stages of lineage development. This trend, with the sudden appearance of small initial species (paedomorphosis [Hallam 1975, 1990]) has been interpreted as an expression of Cope's rule (Newell 1949; Stanley 1973). Hallam (1990) suggests that size distributions may be affected by a change from *r* to *K* strategies during transgressive cycles. The opposite trend (progressive reduction in size within a lineage) appears to be rare (see Kennedy and Cobban 1976 for an example of heteromorphic Cretaceous ammonites, but see Wiedmann 1969 for an opposing view). One major difficulty when studying lineage size changes is in evaluating the robustness of a phylogenetic hypothesis. Indeed, the preconception that small species initiate a lineage implies that the probability of observing a size increase in the course of the lineage is high and that an abrupt reduction in size will be interpreted as the beginning of a new lineage. This pitfall could be avoided in principle at least by defining clades before analyzing size variation within the phylogenetic framework (i.e., within monophyletic groups). Alroy (2000) advocates using a resolved phylogeny in an ancestor-descendant comparison as the relevant way to understand the dynamics of trends within evolving lineages. However, as McShea (2000) points out, although the ancestor-descendant comparison approach may be useful, time-slice statistics independent of any phylogenetic framework still yield valuable results. Given the state of the art of ammonite phylogeny, this latter approach is the only working tool available.

The macroevolutionary scale (at which large space and/or time criteria and taxonomic data are considered) is seldom applied to ammonites. Quantitative data are provided by Stanley (1973) and more recently by Klug (1999). The first author gives size frequencies (shell diameter) for species for the early Hettangian, middle Hettangian, Bathonian, and Oxfordian. The author supposed these to be reasonably representative of the whole ammonoid pattern for the Jurassic. However, these data concern only northwest European faunas

(Germany for the Hettangian and England for the other stages), and the time sampling is too coarse and irregular to detect any overall trend. This is particularly so for the Hettangian data from Germany, where most ammonites are small whereas larger specimens occur at the same period in other paleogeographic areas (European Tethys, North and South America [see Guex 1995]). Recently Klug (1999) has studied the mean and maximum shell diameter from the later part of the Early Devonian to the Late Devonian (more than 1000 species over about 30 Myr). At global scale, Klug's data do not suggest Cope's rule. Klug does suggest links between some of the observed fluctuations and major global transgressions, but raw data do not support this claim.

Our data clearly represent the macroevolutionary scale (more than 1200 OSUs for about 28 Myr). The size patterns of Early Jurassic ammonites are similar to those of Devonian ammonites (Klug 1999). Again no Cope's rule is found (see Fig. 5), and the time-order fluctuations are similar (see Fig. 3). Our study uses a different method of data processing to attempt to decipher the significance of some of the major fluctuations with regard to environmental and phyletic phenomena. One of the most striking results is the fluctuations of the coefficient of variation of size over time (Fig. 4). This coefficient, quantifying size disparity, exhibits a contrasted pattern: (1) a drastic sustained increase from the Planorbis to the Semicostatum zone; (2) a relatively stable phase with marked size variation up to the Raricostatum zone; (3) a stepped decline until the Variabilis zone (with a minimum at the Tenuicostatum zone); and finally (4) an increase up to the Dispersum zone. The end of the pattern (from the Dispersum to the Aalensis zone) suggests a new phase of decrease, but this needs to be documented for subsequent times (Aalenian stage) before it can be confirmed. No parallelism between this pattern and the second-order global eustatic sea-level curve (Haq et al. 1988; Hallam 2001) is apparent. Because they are based on regional compilations, none of the more recently published sea-level curves (Haq et al. 1988; Hardenbol et al. 1998) are relevant for comparison with our

data. However, correlations may be sought between some of the observed size variations and phyletic and/or geological events.

First, the sustained initial increase in size disparity can be related to the post-Triassic crisis followed by the beginning of the major Jurassic transgression. This phenomenon provided new ecological niches, especially in the newly formed epicontinental seas. This increase in disparity also corresponded to a phyletic radiation, as all the earliest Jurassic ammonites derived from scarce ammonites of rather homogeneous and medium-sized species. Under such conditions, (few initial species and many new ecological niches), a sustained increase in size disparity seems rather predictable. Such a trend may be compared with a passive system (sensu McShea 1994) where there is no pervasive force or bias. The size disparity increased because changes were possible in both directions (toward smaller and larger extremes) because the ammonites were initially medium-sized.

Another noteworthy event is the occurrence in the Tenuicostatum zone of the lowest disparity in size of Early Jurassic times (except for the onset of the trend). This corresponds to the species-level extinction event documented for marine invertebrates by Little and Benton (1995). Nevertheless, this event is merely the end of a stepped decrease in size disparity that began at the start of the Pliensbachian, a decrease that could not be related to any global phenomenon.

The reduction in size disparity after the Dispersum zone can be related to the turnover of ammonite faunas. This led early authors (e.g., Haug 1892) to locate the Early Jurassic/Middle Jurassic (i.e., Toarcian/Aalenian) boundary after the Dispersum zone. However, to be properly demonstrated this faunal turnover should be reviewed within a more tightly constrained phylogenetic framework.

Finally, although the recovery phase (Hettangian and Early Sinemurian) following the T/J crisis exhibits an increase in size disparity that can be explained by two complementary processes—few founder species, all of medium size, and an increasing number of suitable environments—the size pattern during the post-recovery phase is more enigmatic. We

might suspect that biotic process regulation prevailed over abiotic factors (e.g., physical and chemical conditions).

Acknowledgments

This study is a contribution of the team "Macroévolution et dynamique de la biodiversité" of the "Unité Mixte de Recherche" (UMR 5561) du "Centre National de la Recherche Scientifique" (CNRS) "Biogéosciences-Dijon" and of the "Laboratoire de Paléobiodiversité et Préhistoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes" (EPHE). This research was supported in part by the ATI 2001 (CNRS) research program.

Literature Cited

- Alroy, J. 2000. Understanding the dynamics of trends within lineages. *Paleobiology* 26:319-329.
- Becker, R. T., and J. Kullmann. 1996. Paleozoic ammonoids in space and time. Pp. 711-753 in Landman, et al. 1996.
- Benton, M. J. 1999. The history of life: large databases in paleontology. Pp. 249-283 in D. A. T. Harper, ed. Numerical palaeobiology. Wiley, Chichester, England.
- Boletzky, S. von 1974. Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 99:667-673.
- Bruguière, J. G. 1789. Histoire naturelle des vers, Vol. 1. Part of Encyclopédie méthodique. Chez Parckoucke, Paris.
- Buckman, S. S. 1887-1907. A monograph on the Inferior-Oolite ammonites of the British Islands. Monographs of the Palaeontographical Society of London XL/LXI.
- Davis, R. A., N. H. Landman, J. L. Dommergues, D. Marchand, and H. Bucher. 1996. Mature modifications and dimorphism of ammonoid cephalopods. Pp. 463-539 in Landman et al. 1996.
- Dommergues, J. L. 1980. *Prodactylodonta duceti* (Sow.) (Ammonitina), en Bourgogne. Paléontologie et dynamique du peuplement. *Bulletin Scientifique de Bourgogne* 33:33-55.
- Dommergues, J. L., and C. Meister. 1999. Cladistic formalisation of relationships within a superfamily of Lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae Spath, 1929. *Revue de Paléobiologie* 18:273-286.
- Dommergues, J. L., B. Laurin, and C. Meister. 1996. Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology* 22:219-240.
- . 2001. The recovery and radiation of Early Jurassic ammonoids: morphologic versus palaeobiogeographical patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165:195-213.
- Elmi, S., and K. Benshili. 1987. Relations entre la structuration tectonique, la composition des peuplements et l'évolution; exemple du Toarcien du Moyen-Atlas méridional (Maroc). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 26(1-2):47-62.
- Foote, M. 1996. Models of morphological diversification. Pp. 62-86 in D. Jablonski, D. H. Erwin and J. H. Lipps, eds. Evolutionary paleobiology. University of Chicago Press, Chicago.
- Fucini, A. 1899-1900. Ammoniti del Lias Medio dell' Appennino Centrale esistenti nel museo di Pisa. *Palaeontographia Italica* 5/ 6:1-104.
- Groupe français d'étude du Jurassique. 1997. Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen (Cariou, E., and P. Hantzpergue coordonnateurs). *Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production Mémoire* 17:1-440.
- Gues, J. 1995. Ammonites hettangiennes de la Gabbs Valley Range (Nevada, USA). *Mémoires de Géologie (Lausanne)* 27: 1-131.
- Hallam, A. 1975. Evolutionary size increase and longevity in Jurassic bivalves and ammonites. *Nature* 258:493-496.
- . 1990. Biotic and abiotic factors in the evolution of Early Mesozoic marine molluscs. Pp. 249-269 in R. M. Ross and W. D. Allmon, eds. Causes of evolution: a paleontological perspective. University of Chicago Press, Chicago.
- . 2001. A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167:23-37.
- Hag, B. U., J. Hardenbol, and P. R. Vail. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. Pp. 71-108 in C. K. Wilgus, B. S. Hastings, C. G. St. C. Kendall, H. W. Posamentier, C. A. Ross, and J. C. Van Wagoner, eds. Sea-level changes: an integrated approach. SEPM (Society of Economic Paleontologists and Mineralogists) Special Publication 42.
- Hardenbol, J., J. Thierry, M. B. Farley, T. Jacquin, P.-C. de Graciansky, and P. Vail. 1998. Jurassique Sequence Chronostratigraphy. Chart 6 in P.-C. de Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin, and P. Vail, eds. Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European basins. SEPM (Society of Economic Paleontologists and Mineralogists) Special Publication 60.
- Haug, E. 1892. Sur l'étage Aalénien. *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France* XX:clov-clov.
- Hillebrandt, A. von 1988. Ammonite biostratigraphy of the South American Hettangian. description of two new species of *Pelliceras*. In R. B. Rocha and A. F. Soares, eds. Second International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisbon, pp. 55-70.
- . 2000. Die ammoniten-fauna des südamerikanischen Hettangium (basaler Jura). *Palaeontographica, Abteilung A* 258(4-6):65-116.
- House, M. R. 1989. Ammonoid extinction events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 325:307-326.
- Howarth, M. K. 1992. The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. Monograph of the Palaeontographical Society 590:1-200.
- Hyatt, A. 1889. Genesis of the Aristidae. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 673:1-238.
- Jablonski, D. 1996. Body size and macroevolution. Pp. 256-289 in D. Jablonski, D. H. Erwin, and J. H. Lipps, eds. Evolutionary paleobiology. University of Chicago Press, Chicago.
- . 1997. Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature* 385:250-252.
- . 1999. The future of the fossil record. *Science* 284:2114-2116.
- Jakobs, G. K., P. L. Smith, and H. W. Tipper. 1994. An ammonite zonation for the Toarcian (Lower Jurassic) of the North American Cordillera. *Canadian Journal of Earth Sciences* 31:919-942.
- Kennedy, W. J. 1977. Ammonite evolution. In A. Hallam, ed. Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record. Developments in Palaeontology and Stratigraphy 5:251-281. Elsevier, Amsterdam.
- Kennedy, W. J., and W. A. Cobban. 1976. Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. Special Paper in Palaeontology 17:1-94.
- Klug, C. 1999. Devonian ammonoid biometry and global events: preliminary results. *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* 46:59.

- Landman, N. H., K. Tanabe, and R. A. Davis, eds. 1996. Topics in geobiology, Vol. 13. Plenum, New York.
- Little, C. T. S., and M. J. Benton. 1995. Early Jurassic mass extinction: a global long-term event. *Geology* 23:495-498.
- Manger, W. L., L. K. Meeks, and D. A. Stephen. 1999. Pathologic gigantism in middle Carboniferous cephalopods, southern midcontinent, United States. Pp. 77-89 in F. Oloriz and F. J. Rodriguez-Tovar, eds. *Advancing research on living and fossil cephalopods*. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- McShea, D. W. 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution* 48:1747-1763.
- . 2000. Trends, tools, and terminology. *Paleobiology* 26: 330-333.
- Mignot, Y., S. Elmi, and J. L. Dommergues. 1993. Croissance et miniaturisation de quelques *Hildoceras* (Cephalopoda) en liaison avec des environnements contraignants de la Téthys toarcienne. *Geobios Mémoire Spécial* 15:305-312.
- Neige, P., D. Marchand, and A. Bonnot. 1997. Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. *Geological Magazine* 134:261-264.
- Neige, P., S. Elmi, and L. Rulleau. 2001. Existe-t-il une crise au passage Lias-Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172:125-132.
- Newell, N. D. 1949. Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution* 3:103-124.
- Nikolayeva, S. V., and I. S. Barskov. 1994. Morphogenetic trends in the evolution of Carboniferous ammonoids. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 193: 401-418.
- Oppel, A. 1856-1858. *Die Juraformation Englands, Frankreichs und südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingetheilt und verglichen*. Württemberg naturwissenschaftliches Jahrbuch 12-14.
- Orbigny, A. d'. 1842-1851. *Paléontologie française: terrains jurassiques, Partie I. Céphalopodes*. Masson, Paris.
- Pálfi, J., P. L. Smith, J. K. Mortensen, and R. M. Friedman. 1999. Integrated ammonite biochronology and U-Pb geochronometry from a basal Jurassic section in Alaska. *Geological Society of America Bulletin* 111:1537-1549.
- Pálfi, J., P. L. Smith, and J. K. Mortensen. 2000. A U-Pb and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ time scale for the Jurassic. *Canadian Journal of Earth Sciences* 37:923-944.
- Quenstedt, F. A. 1856-1858. *Der Jura*. Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen.
- Raup, D. M. 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *Journal of Paleontology* 41:43-65.
- Saunders, W. B., and A. R. H. Swan. 1984. Morphology and morphologic diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. *Paleobiology* 10:195-228.
- Simpson, M. 1855. *The fossils of the Yorkshire Lias*. Whittaker, London.
- Smith, P., H. W. Tipper, D. G. Taylor, and J. Guex. 1988. An ammonite zonation for the Lower Jurassic of Canada and the United States: the Pliensbachian. *Canadian Journal of Earth Sciences* 25:1503-1523.
- Smith, P. L., J. M. Beyers, E. S. Carter, G. K. Jakobs, J. Pálfi, E. Passagno, and H. W. Tipper. 1994. North America. Lower Jurassic. *Newsletters on Stratigraphy* 31(1):33-70.
- Stanley, S. M. 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution* 27(1):1-26.
- Stevens, G. R. 1988. Giant ammonites: a review. Pp. 141-166 in J. Wiedmann and J. Kullmann, eds. *Cephalopods: present and past*. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Taylor, D. G. 1998. Late Hettangian-Early Sinemurian (Jurassic) ammonite biochronology of the Western Cordillera, United States. *Geobios* 31:467-497.
- . 2000. The Canadensis zone (Early Jurassic) in the Shoshone mountains, Nevada. *GeoResearch Forum* 6:211-224.
- Thomson, R. C., and P. L. Smith. 1992. Pliensbachian (Lower Jurassic) biostratigraphy and ammonite fauna of the Spatsizi Area, North-Central British Columbia. *Geological Survey of Canada Bulletin* 437:1-87.
- Wiedmann, J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biological Review* 44:563-602.
- Wiedmann, J., and J. Kullmann. 1996. Crises in ammonoid evolution. Pp. 795-813 in Landman, et al. 1996.

RAPID COMMUNICATIONS

Ammonoid morphological signal versus sea-level changes

P. NEIGE, D. MARCHAND & A. BONNOT

Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France

(Received 4 November 1996; accepted 6 January 1997)

Abstract

The morphological diversity, considered as a biological signal, of a series of four Upper Callovian (Middle Jurassic) ammonite populations of Côte-d'Or (France) is quantified. These populations fall within two third-order sequences of a second-order transgression. A sampling method that adheres as closely as possible to the morphological characteristics of the populations is established. It is valuable in that it eliminates the subjectivity related to taxonomy to allow more objective comparisons between the biological signal (shell morphology) and the physical signal (eustasy).

1. Introduction

The use of ammonites in biostratigraphy may give the impression that these fossil cephalopods serve only to establish chronological units. However, workers investigating their ecology have suggested a correlation between shell morphology and environment (e.g. Ziegler, 1963, 1967; Marchand, 1992, for a review). Others have suggested that sea-level variations, by giving rise to new ecological niches, are one of the engines of morphological change (e.g. Enay, 1980; Donovan, 1985; Marchand & Thierry, 1986; Hantzpergue, 1995). If such correlations between morphology and eustatic variations could be generalized ammonites might then be used as palaeo-environmental markers. In practice, establishing correlations runs up against a major difficulty posed by sample selection.

In this work we adopt a new approach to test for correlations between morphology and environment in a series of four Upper Callovian (Middle Jurassic) populations from Côte-d'Or (Burgundy, France). This approach is based on minimizing taxonomic constraints when forming samples for analysis. It allows morphodiversity to be read directly without interference from taxonomic subjectivity. In addition, the choice of a comparatively restricted geographic range seems essential during the development stage of the method.

2. Environmental information

The studied deposits are from the southeastern border of the Paris Basin (Fig. 1). The Lower Callovian deposits are bioclastic limestones indicative of strong hydrodynamic activity. The occurrence of Middle Callovian deposits in the study region has never been proven in terms of palaeontology, although they do occur to the north and south of the area. As is commonplace in Western Europe, Upper Callovian sedimentation resumed with ammonite-rich, argillaceous limestones (weak hydrodynamic activity).

The Upper Callovian (Fig. 2) is located at the end of the second-order transgressive cycle (Hardenbol *et al.* 1996), the peak transgression of which is located at the base of the Oxfordian (*mariae* Zone, *scarburgense* Subzone). The third-order sequential division (*sensu* Vail *et al.* 1987) shows that the *arbita* Zone corresponds to the end of the Cal5 sequence and the *lamberti* Zone to the end of the Cal6 sequence (Hardenbol *et al.* 1996). A series of two zones and four subzones is recognized (Fig. 2) representing some two million years.

3. Quantifying morphological diversity

The analysis is based on collections of more than 8000 ammonites (belonging to 6 families, 14 genera, and at least 30 species). The taxonomic characteristics of the populations collected were analysed by Bonnot & Marchand (1991, 1994); they will not be detailed here. Many individuals have intact lappets and tubercles. The occurrence of such fragile structures and the absence of intra-thalamic epizoans are interpreted as a good indication that there was little post-mortem transportation of the shells (Tintant, 1982).

As it was impractical to analyse all of the individual fossils, a sample of the collected material was taken. By contrast with the most commonly used method (selecting a few individuals per species or per genus, e.g. Raup, 1967; Dommergues, Laurin & Meister, 1996) we used a method which reflects the structure of the original populations as accurately as possible (diversity and proportion of morphologies within the ammonoid assemblages): individuals within the different families collected were selected at random in keeping with the relative proportions of the families. Measurements were made (at the end of the phragmocone) of 52 individuals in the *trezeense* Subzone, 62 in the *colloformis* Subzone, 47 in the *poculum* Subzone and 63 in the *lamberti* Subzone, making a total of 224 individuals.

W, *D* and *S* parameters as defined by Raup (1967), which are especially effective for quantifying the overall shape of ammonites (e.g. Ward, 1980), were calculated for each individual (Fig. 3). From these parameters, morphological spaces *D* versus *W*, and *D* versus *S*, were used to quantify and visualize morphological diversity. *D*–*W* describes the coiling characteristics of the shell (degree of involution versus whorl expansion) whereas *D*–*S* describes the characteristics of the shell section (degree of involution versus cross-sectional shape).

4. Results

The morphological space *D*–*W* was calculated for the four subzones (Fig. 4). If predominances are disregarded, for each subzone, the morphospace envelope is similar overall, with a

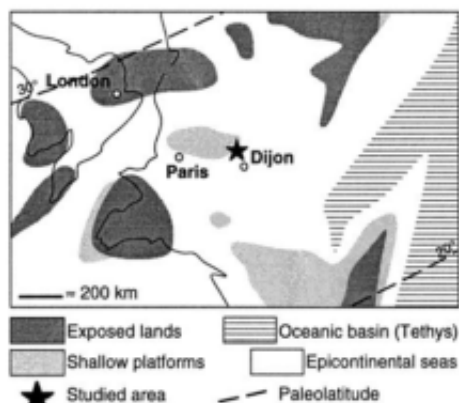


Figure 1. Palaeogeographic sketch map of western Tethys during Callovian time (modified from Enay *et al.* 1993).

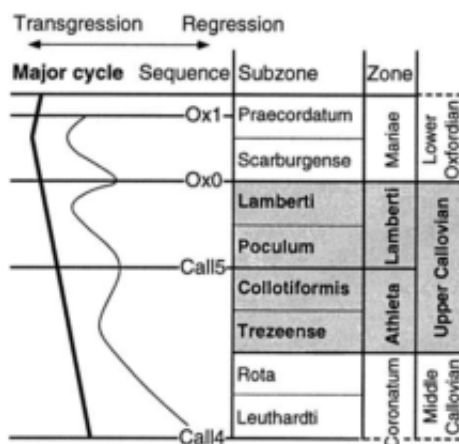


Figure 2. Middle Callovian (part) to Upper Callovian second- and third-order eustatic signals (modified from Hardenbol *et al.* 1996). The studied period is in bold print.

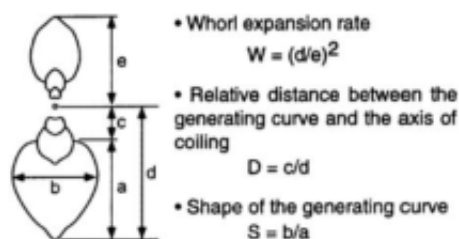


Figure 3. Linear dimensions measured for the calculation of W , D and S , and definitions of these shape parameters (modified from Raup, 1967).

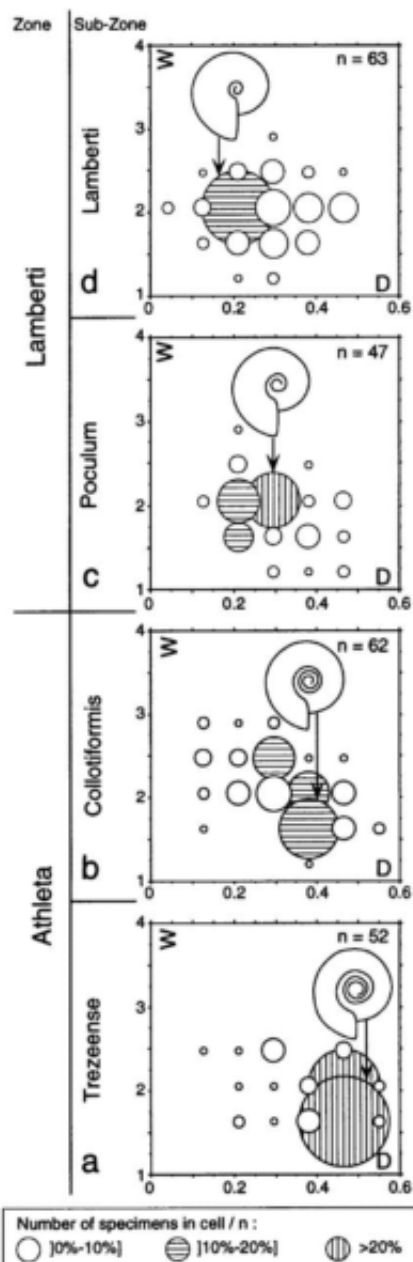


Figure 4. Variation of morphospace D versus W for the four sub-zones of the Upper Callovian in the studied area. Cell clusters have been constructed using StatView II™/F software (circle size is proportional to the number of specimen in the cell). Illustrated shapes are those localized at the centre of the arrowed cell.

slight shift over time towards more involute forms (reduction of D). By contrast, the predominant morphological type changes very clearly over time. For the *trezeense* Subzone (Fig. 4a), evolute ammonites ($D \sim 0.5$) with low whorl expansion rates ($W \sim 1.5$) are clearly predominant. In the next subzone (*collotiformis*, Fig. 4b) this predominance declines and there is a more uniform distribution of morphologies, although there are more numerous evolute samples ($D \sim 0.4$) with moderate whorl expansion rates ($W \sim 1.5-2$). In the following subzone (*poculum*, Fig. 4c) there is a shift towards predominantly involute forms ($D \sim 0.3$) with high whorl expansion rates ($W \sim 0.2$). In the final subzone (*lamberti*, Fig. 4d) this domination becomes more acute, though for increasingly involute morphologies ($D \sim 0.2$).

For morphospace $D-S$ (Fig. 5), the first two subzones (Fig. 5a,b) are characterized above all by abundant forms of quadrate section ($S \sim 1$), which are very dominant in the first subzone. The last two (Fig. 5c,d) are mainly characterized by compressed sections ($S \sim 0.8-0.7$) which are clearly predominant in the most recent of the subzones. Finally, as with $D-W$, it can be seen that if predominance is disregarded, the morphologies expressed for each subzone exhibit only minor differences.

By combining the two morphospaces ($D-W$ and $D-S$), the oldest population is dominated by what we shall call subserpenticone forms with large umbilici and quadrate sections, whereas the most recent population is dominated by what we shall term suboxycone forms with relatively narrow umbilici and rather compressed sections. It could be noted that similar evolutionary changes (from serpenticone to oxycone shells) have been claimed for Lower Jurassic ammonites (Donovan, 1994).

5. Implications

The quantitative morphospaces proposed here cover both the diversity and the frequency of morphological types as they appear in the populations. This method can therefore be used to compare the morphological signal of ammonites with other physical or chemical signals.

Thus comparison of the morphological signal with eustatic cycles (physical signal) can be viewed more objectively (deliberately excluding taxonomy). The biological signal is very clearly correlated with the major second-order transgression (Fig. 2) by a change in the predominant morphotype (subserpenticone versus suboxycone). With regard to the third-order sequences, the two maximum transgression periods (*trezeense* Subzone and *lamberti* Subzone) share the very clear predominance of a single morphological type, which is clearly apparent in the $D-S$ morphospace: evolute forms with quadrate section for the most ancient and involute forms, with compressed sections for the most recent. The boundary between the two sequences (Cal5) is marked above all by a reversal of the predominant morphological pole: subserpenticone before and suboxycone after.

It seems that, at the onset of late Callovian times, the subserpenticone morphologies corresponded to a nektoepelagic mode of life (if we refer to the models of Tintant, Marchand & Mousterde, 1982) and were probably better suited to massive colonization (*r* strategy?) of the shallow platforms which were becoming widespread at the start of the transgression. However, suboxycone morphologies, which are thought to correspond to a nektoepelagic mode of life (because more frequent in shallow sedimentary deposits: see Marchand, 1992), may have been better suited to a stable biotope (*K* strategy?) as these forms gradually came to predominate during the transgression (Fig. 4).

As conducted here, this approach involves multi-disciplinary data (morphology versus eustasy) providing signals for comparison. It should enable the testing (by quantification) of

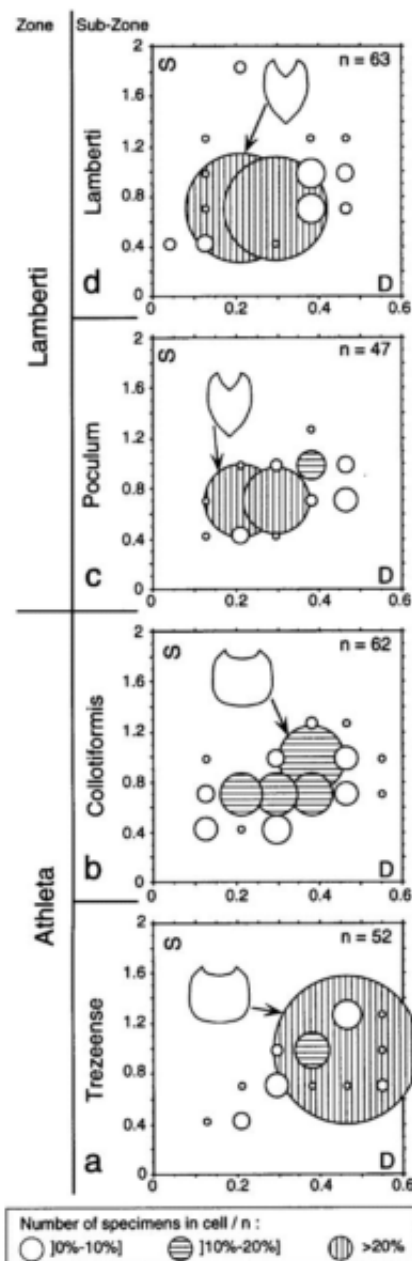


Figure 5. Variation of morphospace D versus S for the four subzones of the Upper Callovian in the studied area. Cell clusters have been constructed using StatView II™/F software (circle size is proportional to the number of specimen in the cell). Illustrated shapes are those localized at the centre of the arrowed cell.

palaeoecologic models (as proposed by Tintant, Marchand & Mouterde, 1982; Batt, 1989; Westermann, 1990; Marchand, 1992) for ammonoids on a larger scale. It should also, in return, refine the use of such organisms as palaeodepth indicators. Further comparisons between biological signals (including ornamentation, septal line and shell ontogeny as suggested by Westermann, 1990), and physico-chemical signals are now required if we are to make headway with decrypting the morphological message of lifeforms.

Acknowledgements. We thank J. L. Dommergues for his valuable suggestions. We are grateful to D. T. Donovan and an anonymous referee for helpful comments. This paper is a contribution to the theme 3 "Enregistrement des Phénomènes Biologiques et Sédimentaires" of the UMR CNRS 5561 "Paléontologie Analytique et Géologie Sédimentaire".

References

- BATT, R. J. 1989. Ammonite shell morphotype distributions in the Western Interior Greenhorn Sea and some palaeoecological implications. *Palaios* **4**, 32–42.
- BONNOT, A. & MARCHAND, D. 1991. Biostratigraphie de la zone à *Athleta* (Callovien supérieur) en Côte-d'Or. *Bulletin Scientifique de Bourgogne* **44**, 23–31.
- BONNOT, A. & MARCHAND, D. 1994. Le contact Dogger–Malm en Côte-d'Or (France). III. La coupe de Chagnay : interprétation biostratigraphique. *Bulletin Scientifique de Bourgogne* **46**, 43–50.
- DOMMERGUES, J.-L., LAURIN, B. & MEISTER, C. 1996. Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology* **22**, 219–40.
- DONOVAN, D. T. 1985. Ammonite shell form and transgression in the British Lower Jurassic. In *Sedimentary and Evolutionary Cycles*, vol. 1 (eds U. Bayer and A. Seilacher), pp. 48–57. Berlin: Springer-Verlag.
- DONOVAN, D. T. 1994. Evolution in some early Jurassic ammonites: *Asteroceratinae*, *Oxynoticeratidae* and related forms. *Palaeogeography Special Publication* **1**, 383–96.
- ENAY, R. 1980. Paléobiogéographie et ammonites jurassiques : "rythmes fauniques" et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mémoires Hors Série de la Société géologique de France* **10**, 261–81.
- ENAY, R., CARJOU, E., BILLION, Y., GUIRAUD, R., MANGOLD, C. & THIERRY, J. 1993. Callovian palaeoenvironments (162–158 Ma). In *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Maps* (eds J. Dercourt, L. E. Ricou and B. Vrielynck). Rueil-Malmaison: BEICIP-FRANLAB.
- HANTZPERGUE, P. 1995. Faunal trends and sea-level changes: biogeographic patterns of Kimmeridgian ammonites on the Western European Shelf. *Geologische Rundschau* **84**, 245–54.
- HARDENBOL, J., THIERRY, J., FARLEY, M. B., JACQUIN, T., GRACIANSKY, P. C. de & VAIL, P. R. 1996. Jurassic chronostratigraphy. In *The Mesozoic–Cenozoic Chronostratigraphic Framework: Sequence Stratigraphy of European Basins* (eds P. C. de Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin, P. R. Vail & M. B. Farley). Seminar Volume SEPM, Special Publication (in press).
- MARCHAND, D. 1992. Ammonites et paléoprofondeur : les faits, les interprétations. *Paleovox* **1**, 49–68.
- MARCHAND, D. & THIERRY, J. 1986. Relations entre les événements calloviens et l'évolution des peuplements d'ammonites en Europe occidentale. *Bulletin du Centre de Recherche Elf Aquitaine* **10**, 383–92.
- RAUP, D. M. 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *Journal of Paleontology* **41**, 43–65.
- TINTANT, H. 1982. Autochtonie ou allochtonie chez les céphalopodes. *Mémoire Géologique de l'Université de Dijon* **7**, 257–71.
- TINTANT, H., MARCHAND, D. & MOUTERDE, R. 1982. Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoidés : les radiations adaptatives du Lias. *Bulletin de la Société géologique de France* **7**, 951–61.
- VAIL, P. R., COLIN, J. P., CHENE R. J. du, KUCHLY, J., MEDAVILLA, F. & TRIFILEFF, V. 1987. La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassique du bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* **8**, 1301–21.
- WARD, P. D. 1980. Comparative shell shape distributions in Jurassic–Cretaceous ammonites and Jurassic–Tertiary nautilids. *Paleobiology* **6**, 32–43.
- WESTERMANN, G. E. G. 1990. New developments in ecology of Jurassic–Cretaceous ammonoids. In *Fossili, Evoluzione, Ambiente* (eds G. Pallini, F. Cecca, S. Cresta and M. Santantonio), pp. 459–78. Pergola: Atti del secondo Convegno internazionale.
- ZIEGLER, B. 1963. Ammoniten als Faziesfossilien. *Paläontologische Zeitschrift* **37**, 96–102.
- ZIEGLER, B. 1967. Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geologische Rundschau* **56**, 439–64.



Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World

Pascal Neige* Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, Dijon, France

Abstract

Aim Diversity and disparity metrics of all Recent cuttlefishes are studied at the macroevolutionary scale (1) to establish the geographical biodiversity patterns of these cephalopods at the species level and (2) to explore the relationships between these two metrics.

Location Sampling uses what is known about these tropical, subtropical and warm temperate cephalopods of the Old World based on a literature review and on measurements of museum specimens. Some 111 species spread across seventeen biogeographical areas serve as basic units for exploring diversity and disparity metrics in space.

Methods Landmarks describe the shape of the cuttlebone (the inner shell of the sepiids) and differences between shapes are quantified using relative warp analyses. Relative warps are thus used as the morphological axis for constructing morphospaces whose characteristics are described by disparity indices: total variance, range, and minimum and maximum of relative warps. These are analysed and then compared with the diversity (species richness) metric.

Results Results show no significant latitudinal or longitudinal gradients either for diversity or for disparity. Around the coast of southern Africa, disparity is high regardless of whether diversity (species richness) is high or low. In the 'East Indies' area disparity is low despite the high diversity.

Main conclusions The relationship between diversity and disparity is clearly not linear and no simple adjustment models seem to fit. The number of species in a given area does not predict its disparity level. The particular pattern of southern Africa may be the result of paleogeographical changes since the Eocene, whereas that of the 'East Indies' may indicate that this area could act as a centre of origin. However, the lack of any clear phylogenetical hypothesis precludes the study from providing any explanation of the observed patterns.

Keywords

Diversity, disparity, geographical variation, macroevolution, Sepiidae.

INTRODUCTION

The search for global patterns of biodiversity mobilizes a range of measures. In palaeobiological studies, the two main metrics generally used are taxonomic diversity and morphological disparity, each of which may reveal macroevolutionary patterns. One of the most efficient measures of

taxonomic diversity is species richness (Gaston & Blackburn, 2000). Morphological disparity may be computed from changes in morphospace occupation patterns in time or space detected by various methods (see Foote, 1993; Ciampaglio *et al.*, 2001). Comparison and contrast of the two measures provide an opportunity to search for evolutionary mechanisms at the macroevolutionary scale (Foote, 1993), and it has been suggested that because the two metrics are largely independent of one another, the difference between them could be useful for understanding the distribution of biodiversity in modern ecosystems (see Roy & Foote, 1997).

*Correspondence: Pascal Neige, Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon, France. E-mail: pascal.neige@u-bourgogne.fr

For example, how is the relationship between diversity and disparity recognizable in clades over geological time? How is the relationship between diversity and disparity recognizable in clades for various latitudes and longitudes? Foote (1993) proposed different models based on patterns of morphological diversification during time that idealized relationships between morphological disparity and taxonomic diversity for a given clade: if morphological variation is constrained, then extreme shapes will be precluded and so disparity will be low compared with diversity; whereas without any such constraints, extreme shapes will be expressed early in the clade's history and disparity will be high compared with diversity. Foote (1993) also develops models to explore the relationship between diversity and disparity during the decline of a clade. Extinction reduces diversity but its effect on disparity is more subtle. Where extinction is selective of certain morphologies within the clade, it may affect the extreme morphologies producing a drastic decrease in disparity or it may affect intermediate morphologies, producing an increase in disparity (with the occurrence of two clusters of morphologies increasing morphological variance). Where extinction is non-selective, there will be little effect on disparity, with morphologies being affected randomly (i.e. the morphospace remains much the same). All these models are useful for detailed analysis of the macroevolutionary pattern

and its fluctuations over time. However, these models do not consider biogeography and its effect on the diversity/disparity pattern, and for most groups of living organisms, there are very few data on how spatial patterns of species richness relate to similar trends in disparity (Roy & Foote, 1997; Roy *et al.*, 2001).

Sepiids, the so-called cuttlefishes, provide material for a study of the diversity/disparity relationship in a biogeographical context. They number more than 100 Recent species distributed in tropical, subtropical and warm temperate regions of the Old World (Fig. 1) grouped under the genera *Metasepia*, *Sepia* and *Sepietta*. Their northern limits are Norway in the western part of their range and the Gulf of Peter the Great (Russia) in the eastern part. Their bathymetric distribution ranges from the sea surface down to 600 m (Khromov, 1998; Sherrard, 2000; Ward, 2000) but invariably over the continental shelf or upper slope (Khromov, 1998). They lay medium-sized eggs generally fixed to a substratum (Boletzky, 1998). The young have no planktonic stage (Young *et al.*, 1998) and so sepids provide a model for marine organisms with non-dispersal of eggs or young. The clade is assumed to be monophyletic (Young & Vecchione, 1996; Khromov *et al.*, 1998; Young *et al.*, 1998). Sepiids have a dorsally embedded aragonitic shell known as the cuttlebone or sepiion. This feature is

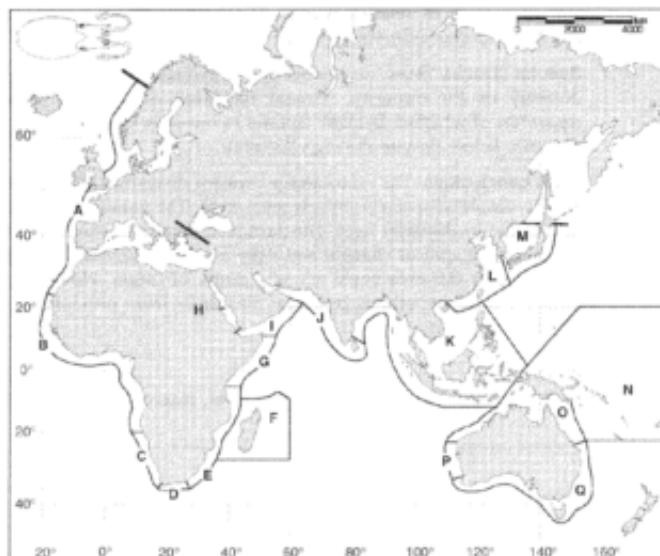


Figure 1 Geographical distribution of sepids and biogeographical units selected for this study. (a) From north-western sepoid limit to the Tropic of Cancer (including the Mediterranean Sea), (b) from the Tropic of Cancer to 20° S, (c) from 20° S to Cape Town, (d) Cape Town to Port Elizabeth, (e) Port Elizabeth to Zanzibar (along the African coast only), (f) Madagascar and Mascarene Ridge, (g) Zanzibar to Socotra, (h) Red Sea, (i) Socotra to Gulf of Oman (excluding the Red Sea), (j) Gulf of Oman to Sri Lanka, including the Persian Gulf, (k) Sri Lanka to Gulf of Tonkin, including Malaysia, Indonesia and Philippines, (l) Gulf of Tonkin to Korea (west coast only), (m) Korea to Gulf of Peter the Great, including Japan, (n) New Guinea (north coast only), Melanesia and Micronesia, (o) Tropic of Capricorn to Exmouth Gulf including south coast of New Guinea, (p) Exmouth Gulf to Perth, and (q) Perth to Tropic of Capricorn, including Tasmania.

involved in buoyancy control (Denton & Gilpin-Brown, 1961a,b, 1973; Bandel & Boletzky, 1979) and supports the hypothesis that sepiids are a monophyletic group. Cuttlebone shape varies widely among species and provides the basis here for disparity analysis. Sepiid radiation began in Cenozoic times. A few Cenozoic sepiid fossils have been found in Europe, North America, Arabia and India (see Khromov, 1998). However, the genus *Sepia* is only known in Europe for post-Eocene sediments, a fact that leads authors to consider that this clade originated in the Old World (Khromov, 1987). The resulting, present-day geographical distribution pattern of the sepiids may have been generated by a complex mosaic of causes involving palaeo-oceanographical change: plate tectonics and its consequences for oceanic currents and origination, extinction and immigration rates within different areas. Thus sepiids provide a marine model of Recent radiation where diversity and disparity metrics can be compared across the Old World. Beyond the sepiids, this model can also illustrate the debate about the Indo-Pacific and the tropics in general as a particularly speciose area (Blackburn & Gaston, 1996; Briggs, 1999).

SPECIES OCCURRENCES COMPILATION

I compiled a data base of occurrences of sepiids from a bibliographical analysis covering almost all published papers and monographs (nearly 160) from Férussac & d'Orbigny (1835–48) to Khromov *et al.* (1998) and Lu (1998) for the last large review, and to Reid (2000) for the most recent study to be taken into account. Data published before 1835 have been taken into account but are generally less informative. This exhaustive bibliographical analysis yielded 219 nominal sepiid species. Only 111 of these are considered valid species here, following mainly Khromov *et al.* (1998), Lu (1998), Reid & Lu (1998) and Reid (2000), and are classified in the genera *Metasepia*, *Sepia* and *Sepiella*. For cuttlebone disparity analysis, nine species were omitted because of lack of reliable material, but the 102 species selected (Table 1) cover virtually the complete worldwide array of cuttlebones at species scale. Each of these 102 species is characterized by a single cuttlebone adult shape considered to be the mean specimen representative of the species. A preliminary study explored intra-specific and ontogenetic effects on cuttlebone shape (Neige & Boletzky, 1997). This was conducted on the three species of Mediterranean cuttlefish, *Sepia officinalis*, *S. orbignyana* and *S. elegans*. No ontogenetic trend of form change appears in the growth interval considered (Neige & Boletzky, 1997). Comparison shows that differences between species are much greater than differences within species (Neige & Boletzky, 1997). It was, therefore, decided not to explore intraspecific and ontogenetic variations in the present study.

Sepiids were arranged in biogeographical units following Briggs (1995) and Khromov (1998). The latter used 'boundary compression', taking the boundaries where many species ranges meet as biogeographical boundaries.

Table 1 List of sepiid species and genera used in the study

Family Sepiidae Keferstein, 1866 (type genus *Sepia*)

<i>Metasepia</i> Hoyle, 1885
<i>Metasepia pfefferi</i> (Hoyle, 1885)
<i>M. tullbergi</i> (Appellöf, 1886)
<i>Sepia</i> Linnaeus 1758
<i>Sepia officinalis</i> Linnaeus, 1758
<i>S. aculeata</i> Orbigny, 1848
<i>S. acuminata</i> Smith, 1916
<i>S. adami</i> Roeleveld, 1972
<i>S. androna</i> Steenstrup, 1875
<i>S. angulata</i> Roeleveld, 1972
<i>S. apama</i> Gray, 1849
<i>S. appellofi</i> Wülker, 1910
<i>S. arabica</i> Massy, 1916
<i>S. aureomaculata</i> Okutani & Horikawa, 1987
<i>S. australis</i> Quoy & Gaimard, 1832
<i>S. bandensis</i> Adam, 1939
<i>S. bathyalis</i> Khromov, Nikitina & Nesis, 1991
<i>S. bertheloti</i> d'Orbigny, 1838
<i>S. braggi</i> Verco, 1907
<i>S. brevimana</i> Steenstrup, 1875
<i>S. burnupi</i> Hoyle, 1904
<i>S. carinata</i> Sasaki, 1920
<i>S. chirostema</i> Berry, 1918
<i>S. confusa</i> Smith, 1916
<i>S. cottoni</i> Adam, 1979
<i>S. cultrata</i> Hoyle, 1885
<i>S. dollfusii</i> Adam, 1941
<i>S. dubia</i> Adam & Rees, 1966
<i>S. elegans</i> Blainville, 1827
<i>S. elliptica</i> Hoyle, 1885
<i>S. elofyana</i> Adam, 1941
<i>S. elongata</i> Orbigny, 1845
<i>S. erostrata</i> Sasaki, 1929
<i>S. esculenta</i> Hoyle, 1885
<i>S. foliopeza</i> Okutani & Tagawa, 1987
<i>S. gibba</i> Ehrenberg, 1831
<i>S. hieronis</i> (Robson, 1924)
<i>S. hierreda</i> Rang, 1837
<i>S. incerta</i> Smith, 1916
<i>S. insignis</i> Smith, 1916
<i>S. irvingi</i> Meyer, 1909
<i>S. ivanovi</i> Khromov, 1982
<i>S. joubini</i> Massy, 1927
<i>S. kubiensis</i> Hoyle, 1885
<i>S. keilados</i> Reid, 2000
<i>S. latimanus</i> Quoy & Gaimard, 1832
<i>S. limata</i> (Iredale, 1926)
<i>S. longipes</i> Sasaki, 1914
<i>S. longirostris</i> Wülker, 1910
<i>S. lycidas</i> Gray, 1849
<i>S. madokai</i> Adam, 1939
<i>S. mascarensis</i> Filippova & Khromov, 1991
<i>S. mestus</i> Gray, 1849
<i>S. mira</i> (Cotton, 1931)
<i>S. mirabilis</i> Khromov, 1988
<i>S. murrayi</i> Adam & Rees, 1966
<i>S. novaeollandiae</i> Hoyle, 1909
<i>S. omani</i> Adam & Rees, 1966
<i>S. opipara</i> (Iredale, 1926)

Table 1 continued

Family Sepiidae Kefauver, 1866 (type genus *Sepia*)

<i>S. orbignyana</i> Férussac, 1826
<i>S. papillata</i> Quoy & Gaimard, 1832
<i>S. papuensis</i> Hoyle, 1885
<i>S. pardalis</i> Sasaki, 1914
<i>S. peterseni</i> Appellöf, 1886
<i>S. pharaonis</i> Ehrenberg, 1831
<i>S. plana</i> Lu & Reid, 1997
<i>S. plangon</i> Gray, 1849
<i>S. platycochylus</i> Filippova & Khromov, 1991
<i>S. prashadi</i> Winckworth, 1936
<i>S. pulchra</i> Roeleveld & Liljed, 1985
<i>S. recurvirostra</i> Steenstrup, 1875
<i>S. reesi</i> Adam, 1979
<i>S. rex</i> (Iredale, 1926)
<i>S. rhoda</i> (Iredale, 1954)
<i>S. rozella</i> (Iredale, 1926)
<i>S. savignyi</i> Blainville, 1827
<i>S. saya</i> Khromov, Nikitina & Nesis, 1991
<i>S. senta</i> Lu & Reid, 1997
<i>S. seiwelli</i> Adam & Rees, 1966
<i>S. simoniana</i> Thiele, 1921
<i>S. smithi</i> Hoyle, 1885
<i>S. sokotriensis</i> Khromov, 1988
<i>S. stellifera</i> Homenko & Khromov, 1984
<i>S. subtemipes</i> Okutani & Horikawa, 1987
<i>S. sulcata</i> Hoyle, 1885
<i>S. tala</i> Khromov, Nikitina & Nesis, 1991
<i>S. temipes</i> Sasaki, 1929
<i>S. thurstoni</i> Adam & Rees, 1966
<i>S. tokioensis</i> Ortmann, 1888
<i>S. trygonina</i> (de Rochebrune, 1884)
<i>S. tuberculata</i> Lamarck, 1798
<i>S. typica</i> (Steenstrup, 1875)
<i>S. vercoi</i> Adam, 1979
<i>S. vermiculata</i> Quoy & Gaimard, 1832
<i>S. vietnamica</i> Khromov, 1987
<i>S. vossi</i> Khromov, 1996
<i>S. whitleyana</i> (Iredale, 1926)
<i>S. zanzibarica</i> Pfeffer, 1884
<i>Sepiella</i> Gray, 1849
<i>Sepiella ornata</i> (Rang, 1837)
<i>S. cyanea</i> Robson, 1924
<i>S. inermis</i> (Orbigny, 1848)
<i>S. japonica</i> Sasaki, 1929
<i>S. mangroveganga</i> Reid & Lu, 1998
<i>S. weberi</i> Adam, 1939

A number of modifications were made to this. First, the Australian units were compiled using recent local studies (Lu & Reid, 1997; Reid, 1998, 2000) which have considerably improved knowledge of sepiid distribution in this zone since Khromov's (1998) work. Second, the 'Persian Gulf' area of Khromov (1998) was combined here with his 'Gulf of Oman-Sri Lanka' unit because all species found in the former area also occur in the latter area, with no species being endemic to either area. A total of seventeen biogeographical units were established (labelled A-Q, Fig. 1).

MORPHOMETRIC METHOD

The method used here is landmark-based geometrical morphometrics, the new morphometrics *sensu* Rohlf & Marcus (1993). The theoretical advantages of geometrical morphometrics are not detailed here (see for example Bookstein *et al.*, 1985; Bookstein, 1991). The main feature of the landmark-based method is that it describes, quantifies and localizes geometrical differences between shapes regardless of size. Obviously, this does not mean size can be disregarded, but in the present study focusing on shape variation, the size of specimens can be ignored.

Cuttlebone shape

The cuttlebone is a calcareous structure comprising four parts: outer cone, inner cone, phragmocone and spine (Fig. 2a). The cuttlebone's function is to ensure neutral buoyancy for the animal (Denton & Gilpin-Brown, 1961a,b) by cameral liquid and gas adjustment relative to the external environment. All cuttlebones are bilaterally symmetrical. The morphology, ontogeny and microstructure of the four parts have been widely studied. Descriptions of the terminology, definition, ontogeny, microstructure and variation of the different parts can be found in an abundant literature (e.g. Steenstrup, 1875; Hoyle, 1886; Adam & Rees, 1966; Roeleveld, 1972; Bandel & Boletzky, 1979; Khromov *et al.*, 1998). The outer cone gives the cuttlebone its general shape. It has a point of inflection giving rise in the posterior part to the wings of the outer cone. The inner cone or fork always

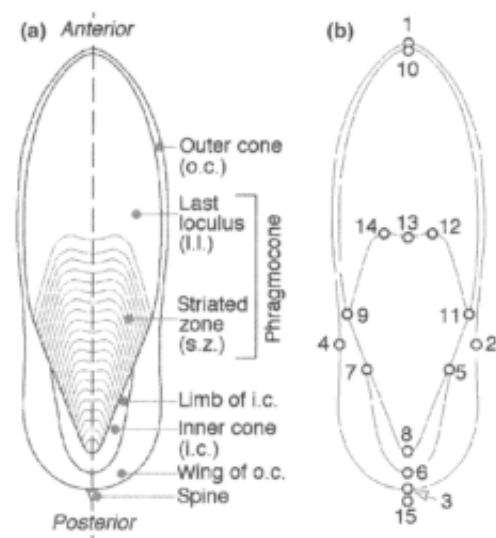


Figure 2 Cuttlebone morphology (a) in ventral view and (b) landmark location.

Table 2 Number, type and description of landmarks used to describe cuttlebone shape. Type refers to the terminology of Bookstein (1991). See Fig. 1(a) for abbreviations

Number	Type	Description
1	1	Anterior end of o.c. (in plane of symmetry)
2–4	1	Anterior inflection point of o.c. wings (also end of the rostral membrane in dorsal position)
3	1	Posterior end of o.c. (in plane of symmetry)
5–7	1	Anterior end of i.c. (contact with s.z.)
6	1	Posterior end of i.c. (in plane of symmetry)
8	1	Position of the protoconch (corresponding to the posterior end of the striated zone)
9–11	1	Posterior contact between s.z. and l.l.
10	1	Anterior end of l.l. (in plane of symmetry)
12–14	2	Maximum curvature of the anterior end of s.z.
13	1	Contact between s.z. and l.l. in the plane of symmetry
15	1	Posterior end of spine

begins around the protoconch (initial embryonic chamber) and is partly fused with the outer cone. Its anterior extensions, the so-called limbs, may be flat and fused to the outer cone or to the phragmocone or may form a rounded, cap-like cavity over the protoconch. It may also be reduced to a small fork. The phragmocone is divided into two parts: the striated zone and last loculus, the latter being the last septum. Each stria of the striated zone marks the posterior edge of a septum, the rest of which is masked by a more recent one. The phragmocone generally bulges ventrally but is sometimes slightly concave. The spine or rostrum at the posterior tip may be well developed, or marked merely by a cone-shaped knob, or completely absent. In addition to those general traits, some species display ornamental features such as ribs and furrows, pustules or keels. Although these may be of systematic value, they are not investigated here.

Landmarks

First, a number of points are chosen to describe the geometry of the different parts of the cuttlebones (Figs. 2b and Table 2). Cuttlebone morphology, resulting from the connection of different, easily recognizable characters (as explained above) provides a good breakdown of shape into landmark loci. These points also describe the relative position of the four parts of the cuttlebone. Only the ventral view is analysed here. It reflects the distinct elongation along the plane of symmetry, and provides geometrical information about the different component parts. A set of fifteen points are identified on images (camera lucida or photographs) of the 102 specimens representing the 102 species. All are easily recognizable. When the spine is completely absent in a species, point 15 which corresponds to the posterior end of the spine is located at point 8 which corresponds to the position of the protoconch and which is the location of the spine at the very beginning of its development. Nearly all landmarks correspond to type 1 points *sensu* Bookstein (1991): they are

junctions between three structures, centres of centroids sufficiently small for them to be clearly located, or intersections of curves with a plane of symmetry of the organism. Only points 12 and 14 are type 2 points in Bookstein's terminology: points located at maxima of curvature. They have been used in this study because they give additional shape information about the last loculus. No type 3 landmarks, that is, points located at the extremities of a structure of the organism, are used. With this nomenclature, the maximum of biological information is concentrated on type 1 points and the minimum on type 3 points.

Morphological disparity

Landmark coordinates are determined from a digitizer system. A matrix of 30 variables (X and Y coordinates of fifteen landmarks) vs. 102 species is then constructed. Relative warp analysis (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993) is used here to explore the disparity pattern of cuttlebones. The tpsRelw version 1.22 software (Rohlf, 1994) is used. The relative warp analysis corresponds to a principal component analysis of the Procrustes distances among all pairs of forms. It can be computed in different ways depending on how much weight one wants to attribute to large-scale or to small-scale shape changes. These weights are adjusted by the 'alpha' parameter. It has been suggested (Rohlf, 1993) that a value of 0 for the 'alpha' parameter is appropriate for taxonomic and exploratory studies where no particular scale of variation is considered to be more important than another. This option is adopted here. The analysis produces a number of new axes: the relative warp axes (RW) which concentrate more or less extensive information content in the initial matrix. Relative warp analysis allows the deformation along an axis to be visualized by finding the thin-plate spline transformation that maps the mean configuration of landmarks onto each specimen or along axes (Rohlf, 1993).

Another useful function is to allow the construction of a 'morphospace' (i.e. a bi- or multivariate space in which shapes are arranged in order). The first factorial plane (i.e. RW1 vs. RW2), which generally concentrates a large amount of variance, illustrates the overall distribution pattern of shapes in the morphospace for the complete set of species or for a particular subset. Coordinates of species in the multivariate morphospace could also be used as variables to assess the disparity of a particular set of species (e.g. geographical group). Parameters quantifying the distribution of a selected set of species of the morphospace have then to be computed. Numerous parameters are found in the literature, and their relative usefulness discussed (e.g. Foote, 1993; Wills *et al.*, 1994; Dommergues *et al.*, 1996; Ciampaglio *et al.*, 2001). In this study, three complementary measures of disparity are used. The amount of morphospace occupied by a given set of species is quantified using the sum of univariate ranges for the selected axes. This 'range' quantifies disparity by taking into account only extreme shapes. Two identical values may thus reflect very different species distributions, and this measure is also biased by sample size (Foote, 1993). The position of a given set of

species in the morphospace is quantified by the minimum and maximum values observed along the axes. These supplement information about the range. Two values (minimum and a maximum) are given for each selected axis. This parameter is obviously biased by sample size. The average dissimilarity is given by the total variance, that is, the sum of variances for selected axes. This parameter is unaffected by sample size and is considered robust (Foote, 1993). However, it is biased in part by the distribution pattern of species in the morphospace when two or more clusters occur within the selected set of species. Other parameters such as mean and median pairwise distance, and mean and median centroid distance have been computed but yield no further information about the disparity pattern of the sepiids. They are not shown here.

Statistics

The number of species in the different biogeographical units may be very different and because these numbers influence results for some selected disparity parameters (range and position in the morphospace), a rarefaction procedure is computed. This procedure predicts the disparity that would probably be observed in a smaller sample (Foote, 1992) and so may be used to eliminate the size effect on disparity parameters. First, two species are selected at random and the disparity parameters for a given unit are calculated. This operation is repeated here 100 times so as to give a reliable estimate (mean and confidence interval) of a given parameter. This first step is then reiterated for three to n species (n being the species richness in the given biogeographical unit). Finally, it is possible to shape the fluctuation of the parameters as a function of the number of species sampled (for more details see Foote, 1992). It is a common choice to rarefy to the smallest sample within the matrix (e.g. Eble, 2000). In this study, the smallest two sets are represented by just three and four species (respectively units N and A). Rarefying at these low values produces unreliable values for the disparity parameters, and so it was decided to rarefy to the next smallest sample ($n = 6$). Error bars on the three parameters describing disparity (sum of range, total variance and position in morphospace) are calculated using a bootstrap process. Taxa were resampled randomly with replacement 500 times. Rarefaction, bootstrap and morphospace parameters are computed using the MDA package (Navarro, 2001).

A standard Bonferroni correction is applied to each of the six statistical tests conducted in this study in order to check the probability of incorrectly rejecting one or more true null hypotheses (see Rice, 1989).

RESULTS

Sepiid disparity over space

In our case, percentages explained for relative warps are: 53.02, 20.66, 11.49, 5.47 and 3.96, respectively, for the first five axes that are selected for the following analysis. Other axes are disregarded as they make less than a mean contri-

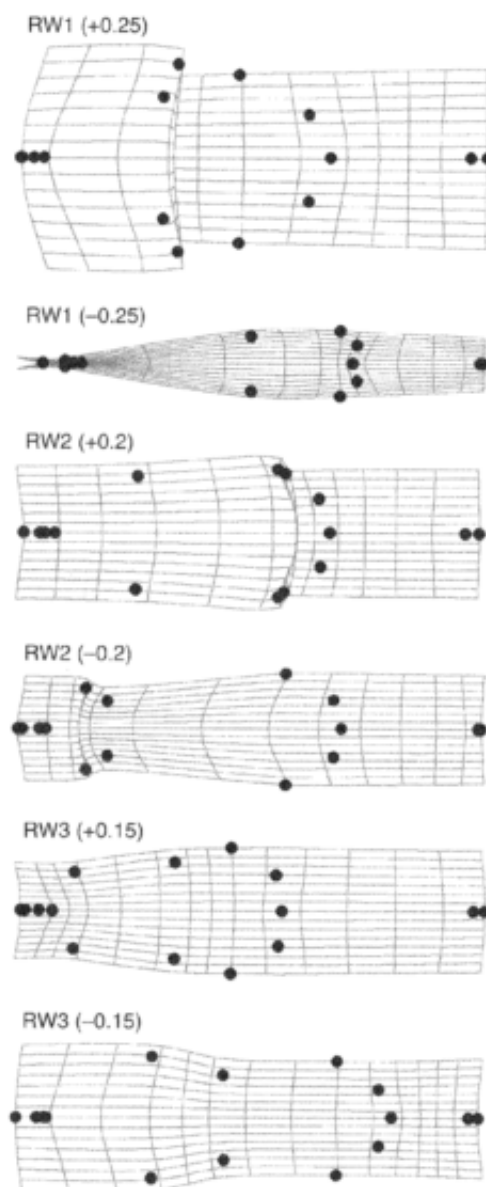


Figure 3 Plot of the first three relative warps shown as thin-plate splines, for positive and negative displacement along the axis.

bution, i.e. the contribution when complete variance is equally spread over all axes. The first relative warp describes the gross morphology of the sepiid (Fig. 3): positive values

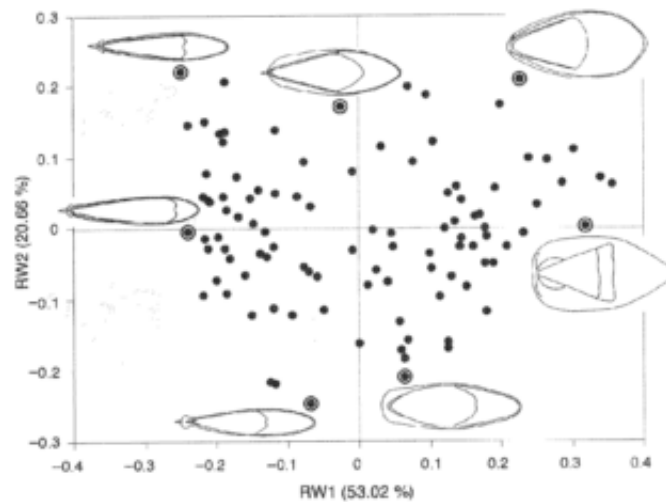


Figure 4 Overall morphospace (RW1 vs. RW2) of sepiid cuttlebones. Drawings illustrate extreme shapes.

for a broad sepiion with large wings, negative values for a narrow sepiion with tiny wings. The second relative warp explains the shape of the inner cone, which may be long or short, regardless of general shape. The third relative warp focuses on the comparative length of the striated zone.

Computing the empirical morphospace corresponding to the first factorial plane (RW1 vs. RW2) reveals the organization of cuttlebone shapes of the Sepiidae as a whole (Fig. 4). The partitioning of this overall morphospace into spatial sub-morphospaces highlights the contrast of present shapes over space (Fig. 5). Some units are characterized by central morphospace occupation (unit K and L, Fig. 5) whereas others have shapes localized in different parts of the morphospace (units C, H or O, Fig. 5). In these cases, some 'missing' pieces (i.e. non-occupied parts) occur in the morphospace. These observations become more readable when transferred to disparity indices (see Figs. 6 and 7). To better portray the results, values for total variance and range are also presented from highest to lowest values (Fig. 6), with an indication of the mean and SD. The three units with the highest total variance and range (C, D and E) are those situated in southern Africa. All three units have range values that are greater than the SD, and units C and D have total variance values that exceed the SD. The lowest values are for units A, B and N. This may be because they are home to a small number of morphologically similar species (see Fig. 5). Total variance and range in other units lie between these extremes. Interestingly, unit K, corresponding partly to the 'East Indies' Triangle of Briggs (1999) and recognized as a species concentration zone (Briggs, 1999), has a relatively low disparity level compared with other units (Fig. 6). This is mainly because of the presence of morphologically similar species. The minimum and maximum values on relative warps 1–3 indicate the position of the shapes for a given

biogeographical unit in the global morphospace (Fig. 7). This may be helpful in interpreting the fluctuations in the range parameter. For example, minimum and maximum values on relative warps indicate that despite units A and N having the smallest range values, these units display different patterns of morphospace occupation: respectively from –0.08 to 0.1 vs. 0.1 to 0.28 for RW1, from –0.13 to 0 vs. 0.05 to 0.1 for RW2, and from –0.11 to 0.11 vs. –0.05 to 0.05 for RW3 (mean values calculated after rarefaction and bootstrap computing). This may also be seen albeit more subjectively in Fig. 5.

The relationship between latitude, longitude and disparity was analysed statistically by linear regression. Four complementary tests were conducted (Table 3). Longitude was tested directly with total variance and range as the dependent variable and midpoint longitude of the geographical unit as the independent variable. Latitude data had to be processed before testing for linear regression. Absolute values of midpoint latitude for all areas were used as the independent variable. The test also used total variance and range as the dependent variable. None of these four tests was significant: no trends, either latitudinal or longitudinal, were found.

Sepiid diversity through space

Counts of species numbers by area reveal marked differences (Fig. 8). A marked diversity hotspot appears for the coast of south-east Africa (unit E) with twenty different recorded species. A large area extending from eastern India to Japan and including Indonesia and the north coast of Australia (units K, L, M and O) also displays an extensive diversity level with 23, 18, 21 and 25 species, respectively. As already discussed, Briggs (1999) claimed that the 'East Indies'

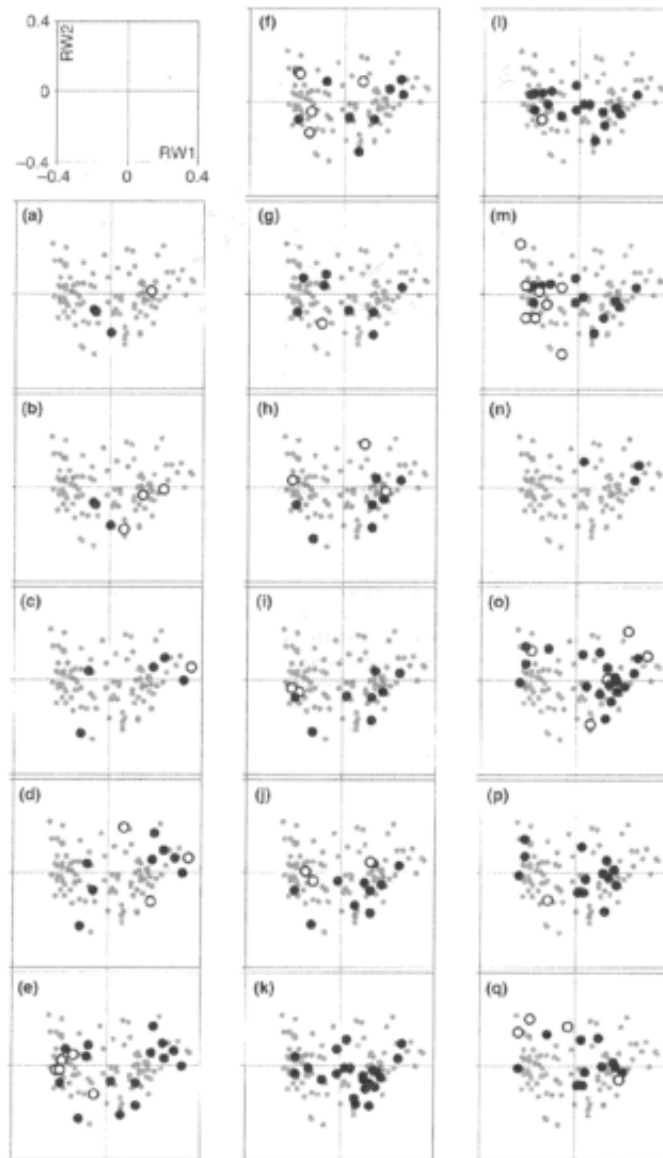


Figure 5 Morphospaces of cuttlebones in each of the seventeen biogeographical units [(a) to (q), see Fig. 1]. All at the same scale (see top left diagram). Filled circles for shapes found in a given biogeographical unit, open circles for endemic species. Grey dots indicate the overall morphospace.

Triangle (corresponding here to unit K plus part of O) is a species concentration area, which is confirmed here. The relationship between latitude, longitude and species richness was analysed statistically using the same procedure as for disparity (see above). No latitudinal or longitudinal gradients were found.

DISCUSSION

The relationship between diversity and disparity is clearly not linear (Fig. 9) and no simple adjustment models seem to fit it. The first conclusion is that the number of species in a given area does not predict its disparity level. This is true of

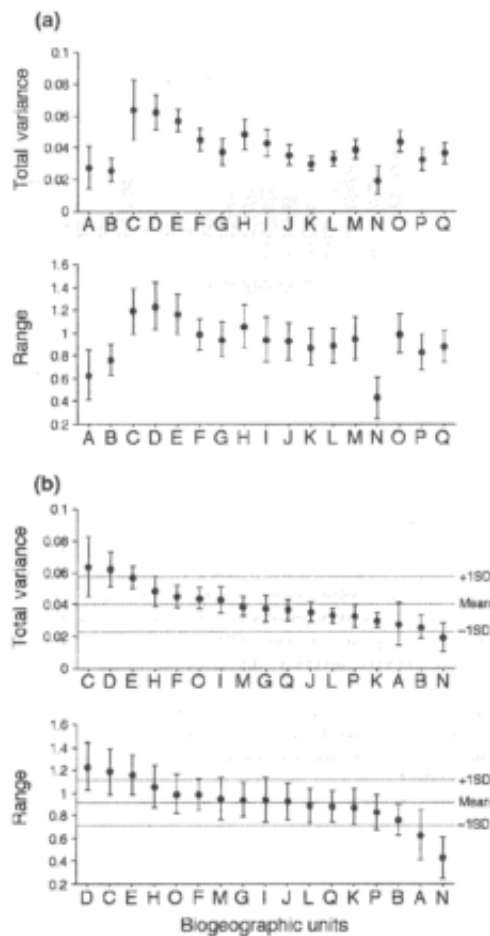


Figure 6 Pattern of disparity indices for the sepiids, classified (a) by alphabetical order of biogeographical labels and (b) from highest to lowest values. Horizontal lines indicate mean and SD for the complete sepiid clade. Morphological disparity is measured by the total variance and the sum of ranges for the first five relative warps (see main text). Bootstrapping (500 replicates) generates error bars. Sum of range values are rarefied to $n = 6$ (see main text).

other taxa (e.g. strombid gastropods, Roy *et al.*, 2001). Noteworthy patterns are:

- (1) A particularly high disparity level around the coasts of southern African (C, D and E) for very different species richness values, respectively 6, 11 and 20, indicating a marginal position of the present-day species within the morphospace (see Fig. 5). The consequence is that unit C has the highest total variance/species richness ratio (Fig. 10).

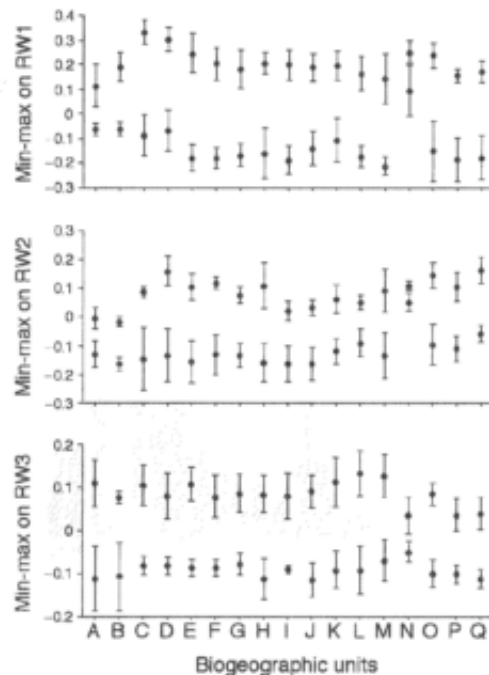


Figure 7 Pattern of disparity indices for the sepiids. Morphological disparity is measured by the minimum and maximum values for the first three relative warps (see main text). Bootstrapping (500 replicates) generates error bars. Values are rarefied to $n = 6$ (see main text).

- (2) A generally homogeneous and intermediate disparity level for all areas, from F to Q except for N, associated with species richness ranging from 9 to 23. The disparity level is low compared with species richness. This reflects the fact that this area and particularly unit K (see Fig. 9) contains numerous species with cuttlebones of similar shape. Consequently, unit K has the lowest total variance/species richness ratio (Fig. 10). This confirms that the 'East Indies' Triangle is a particularly rich area in terms of diversity but highlights its low biodiversity when considering the disparity metric.
- (3) An analogous relationship between diversity and disparity for units A plus B, on the one hand, and N on the other. This may be related to the relatively low species richness associated with a similar disparity level. However, as shown in the morphospaces (Fig. 5) and for minimum and maximum values on relative warps (Fig. 7), the occupied zone of the morphospace is quite different between A and B on one hand and N on the other.

The distribution pattern of taxa at the macroevolutionary scale, whether over time or space, may be shaped by a

Table 3 Results of linear regression tests for the total variance, sum of range and species richness vs. latitude and longitude. A standard Bonferroni correction (with $k = 6$) is applied to each of the six statistical tests

Variable	Gradient	r^2	Slope	t -value	P -value
Total variance	Longitude	0.18	-0.0001	-1.82	0.09
Total variance	Latitude	0.09	0.0002	1.20	0.25
Range	Longitude	0.14	-0.001	-1.56	0.14
Range	Latitude	0.05	0.003	0.88	0.39
Species richness	Longitude	0.24	0.06	2.20	0.04
Species richness	Latitude	0.01	0.03	0.27	0.79

Only P -values < 0.008 are significant.

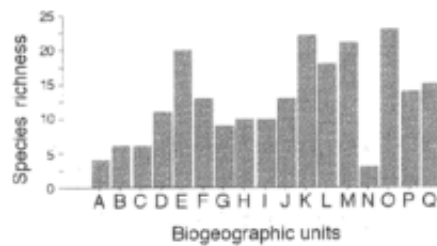


Figure 8 Pattern of diversity (species richness) for the sepiids in each of the seventeen biogeographical units.

number of factors. Some factors clearly introduce bias, which obviously has to be avoided: (1) bias introduced by the compilation of data at a large scale, where differences in the way previous workers described species may result in an incomplete and heterogeneous data base; (2) bias resulting from the methods used to decipher biodiversity and particularly the methods used to quantify it. Every effort has been made to minimize bias in the present study: (1) the complete knowledge of sepiids is taken into account through a large review of the literature and a comprehensive and homogeneous review of species and of their geographical occurrences; and (2) two complementary metrics (taxonomic

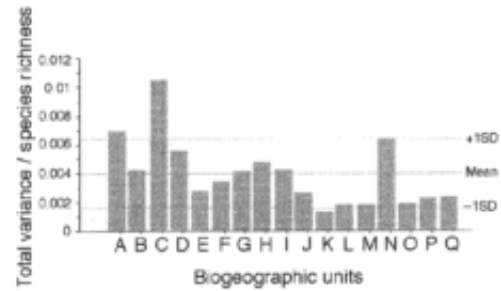


Figure 10 Values of the total variance/species richness ratio in each of the seventeen biogeographical units. Horizontal lines indicate mean and SD for the complete sepiid clade. Units A and C display excess disparity whereas unit K displays excess diversity (see main text).

diversity and morphological disparity) are used to describe biodiversity.

Once such bias has been eliminated, other factors shaping the distribution pattern of taxa are inherent to the taxa and their history, namely their origination, immigration and extinction (see Gaston, 1996). The effects of origination and extinction on diversity/disparity relationships have been studied conceptually (Foote, 1993, see before). The relationship between diversity and disparity within a biogeographical unit is somewhat more complex to model, especially because, as previously seen, the pattern is affected by the morphological variation or decline modalities of a clade (origination and extinction, see above) but also by immigration. For a given model of morphological variation or decline, the effect of immigration may be illustrated with simple idealized diversity histories (Fig. 11), derived from Foote's work: immigration affects the diversity/disparity relationship differently depending on the morphologies of species colonizing the biogeographical unit. If the newcomers' morphologies are similar to existing ones (Fig. 11a,b), then both disparity and diversity will increase slightly, whereas if the newcomers' morphologies correspond to

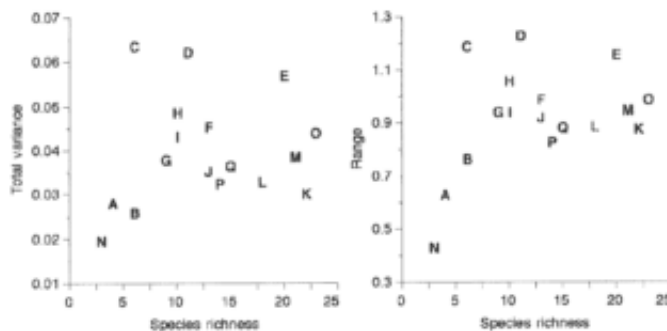


Figure 9 The relationship between diversity (species richness) and disparity (total variance and sum of ranges) in each of the seventeen biogeographical units (see letters).

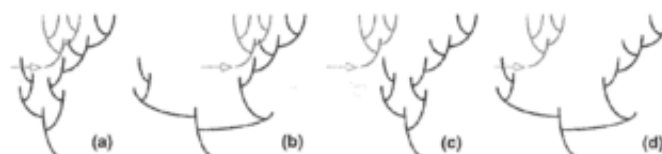


Figure 11 Idealized diversity histories of a clade in a given biogeographical unit (derived from Foote (1993) 'idealized diversity histories'). Time is on the y-axis, morphology on the x-axis. Each 'branch' represents a taxon. Arrows indicate immigration events. The first general effect on the diversity/disparity relationship is the diversification-decline modalities: if morphological variation is constrained (models a and c), then extreme shapes will be precluded and disparity will be low compared with diversity, whereas without such constraints (models b and d) extreme shapes will be expressed early in the clade's history and disparity will be high compared with diversity (see main text). Immigration affects the diversity/disparity relationship differently depending on the morphologies of species that colonized the biogeographical unit. If new morphologies are similar to existing ones (models a and b), then both disparity and diversity will increase slightly, whereas if new morphologies occupy new parts of the morphospace (models c and d), disparity will jump dramatically but with only a slight increase in diversity.

previously unoccupied parts of the morphospace (Fig. 11c, d), disparity will surge for only a slight increase in diversity. These idealized models underlie particular diversity/disparity relationships in a biogeographical context and so may prove useful in explaining the patterns observed within the sepiids, where two patterns stand out.

The first of these is the southern African pattern where there is high disparity for very different species richness values. This may be caused by the coexistence of two independent phylogenetic clusters of species, one from the Atlantic Ocean and the other from the Indian Ocean. This has to be viewed in the palaeogeographical context of the Eocene where the Tethyan Sea was still open at its eastern end providing connections between Europe on the one hand and the Indian Ocean and east African coasts on the other (see Butterlin *et al.*, 1993). At the end of the Eocene, this eastern corridor between the Mediterranean Sea and western India disappeared, involving a huge transformation in possible routes for sepiid migration. This could have produced two clusters of species, one in Europe and along the west African coast, the other in the Indian Ocean and along the east African coast. The mixing of these two clusters in southern Africa could have produced the observed pattern. This is consistent with models C or D of Fig. 11.

The second distinctive pattern is that of the 'East Indies', characterized by a low disparity/diversity ratio. The significance of this speciose area is the subject of much debate. As Briggs (1995) summarized, different theories compete to explain why there are so many species, ranging from (1) the 'native' hypothesis (species are numerous because this area produces new species) to (2) the 'accumulative' hypothesis (species are numerous because this is an area where species formed elsewhere accumulate). In theory, two models may respectively match these two points of view: (1) there were no immigration events in this area and so species are phylogenetically close, hence the low disparity level, or alternatively (2) immigrating species were similar in morphology to those already present (models A and B in Fig. 11). On the face of it, the present observed patterns leans in favour of the 'native' hypothesis: many species but with low disparity because of a possible (but still not demonstrated, see below) close phyletic relationship between species. The

'accumulative' explanation would certainly have produced a pattern combining high disparity (an accumulation of species from different phyletic clusters and from different areas) with high species richness. If confirmed, this could indicate that the 'East Indies' is a centre of origin for sepiids.

The lack of any clear phylogenetic hypothesis for the sepiids is a major obstacle to explaining the observed patterns. It is clear, for example, that the c. 90 species currently ascribed to the genus *Sepia* will be reclassified among different genera of the Sepiidae family once comprehensive phylogenetic relationships can be determined (for some attempts see Khromov, 1987). The next challenge, then, will be to propose a phylogeny for the sepiids and to tie it in with the patterns observed.

ACKNOWLEDGMENTS

I am grateful to F. Naggs (Museum of Natural History, London) and to P. Maestrati (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) for access to the sepiid collections of their museums, to M. Roeleveld (South African Museum, Cape Town) and to C. Massin (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels) for loans of cuttlefish from their museums. I am also indebted to R. Boucher-Rodoni (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) for a loan of specimens from her own collection. Special thanks to S. von Boletzky (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer) for his enlightening discussions on Recent cephalopods and his help with an earlier draft of this manuscript. I thank two anonymous referees for comments on a previous version of the manuscript. This study is a contribution to the Equipe 'Macroévolution et dynamique de la biodiversité' of the UMR CNRS 5561 Biogéosciences.

REFERENCES

- Adam, W. & Rees, W.J. (1966) A review of the cephalopod family Sepiidae. *Scientific Reports of the John Murray Expedition 1933-34*, 11, 1-165.
- Bandel, K. & Boletzky, S.V. (1979) A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. *The Veliger*, 21, 313-354.

- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1996) A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Letters*, **3**, 44–53.
- Boletzky, S.V. (1998) Cephalopod eggs and egg masses. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **36**, 341–371.
- Bookstein, F.L. (1991) *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 435.
- Bookstein, F.L., Chernoff, B., Humphries, J.M., Smith, G.R. & Strauss, R.E. (1985) *Morphometrics in evolutionary biology*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, pp. 277.
- Briggs, J.C. (1995) *Global biogeography*. Elsevier Science B. V., Amsterdam, pp. 452.
- Briggs, J.C. (1999) Coincident biogeographic patterns: Indo-West Pacific Ocean. *Evolution*, **53**, 326–335.
- Butterlin, J., Vrielynck, B., Bignot, G., Clermonte, J., Colchen, M., Dercourt, J., Guiraud, R., Poisson, A. & Ricou, L.E. (1993) Lutetian (46 to 40 Ma). *Atlas of Tethys palaeoenvironmental maps. Explanatory notes* (ed. by J. Dercourt, L.E. Ricou and B. Vrielynck), pp. 197–209. Gauthier-Villars, Paris.
- Ciampaglio, C.N., Kemp, M. & McShea, D.W. (2001) Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology*, **27**, 695–715.
- Denton, E.J. & Gilpin-Brown, J.B. (1961a) The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **41**, 319–342.
- Denton, E.J. & Gilpin-Brown, J.B. (1961b) The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **41**, 365–381.
- Denton, E.J. & Gilpin-Brown, J.B. (1973) Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. *Advances in Marine Biology*, **11**, 197–268.
- Dommergues, J.L., Laurin, B. & Meister, C. (1996) Evolution of ammonoid morphospace during the early Jurassic radiation. *Paleobiology*, **22**, 219–240.
- Ehle, G.J. (2000) Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in Mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology*, **26**, 56–79.
- Férussac, A. & d'Orbigny, A. (1835–48) *Histoire naturelle générale et particulière des céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles*. Paris, pp. 361.
- Foote, M. (1992) Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, **18**, 1–16.
- Foote, M. (1993) Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, **19**, 185–204.
- Gaston, K.J. (1996) Biodiversity – latitudinal gradients. *Progress in Physical Geography*, **20**, 466–476.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science Ltd, Oxford, p. 377.
- Hoyle, W.E. (1886) Reports on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger, 1873–1876, *Zoology*, **16**, 1–245.
- Khromov, D.N. (1987) System and phylogeny of the cuttlefish family Sepiidae (Cephalopoda). *Zoologicheskii Zhurnal*, **66**, 1164–1176 [in Russian].
- Khromov, D.N. (1998) Distribution patterns of Sepiidae. *Smithsonian Contribution to Zoology*, **586**, 191–206.
- Khromov, D.N., Lu, C.C., Guerra, A., Dong, Z. & Boletzky, S.V. (1998) A synopsis of Sepiidae outside Australian waters (Cephalopoda: Sepioidea). *Smithsonian Contribution to Zoology*, **586**, 77–139.
- Lu, C.C. (1998) A synopsis of Sepiidae in Australian waters (Cephalopoda: Sepioidea). *Smithsonian Contribution to Zoology*, **586**, 159–190.
- Lu, C.C. & Reid, A. (1997) Two new cuttlefishes (Cephalopoda: Sepiidae) from the North West Shelf, and a redescription of *Sepia sulcata* Hoyle, 1885. *Records of the Western Australian Museum*, **18**, 227–310.
- Navarro, N. (2001) MDA: Morphospace-Disparity Analysis for Matlab, version 1.1. Paléontologie Analytique Publisher, Dijon.
- Neige, P. & Boletzky, S.V. (1997) Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca: Cephalopoda): intra- and interspecific variation. *Zoologische Beiträge Neue Folge*, **38**, 137–156.
- Reid, A.L. (1998) Cuttlefishes. *The living marine resources of the Western Central Pacific. FAO species identification guide for fishery purposes* (ed. by K.E. Carpenter and V.H. Niem), pp. 723–763. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Roma.
- Reid, A.L. (2000) Australian cuttlefishes (Cephalopoda: Sepiidae): the 'doratosepion' species complex. *Invertebrate Taxonomy*, **14**, 1–76.
- Reid, A.L. & Lu, C.C. (1998) A new *Sepiella* Gray, 1849 (Cephalopoda: Sepiidae) from Northern Australia, with a redescription of *Sepiella weberi* Adam, 1939. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory*, **14**, 71–102.
- Rice, W.R. (1989) Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223–225.
- Roeleveld, M. (1972) A review of the Sepiidae (Cephalopoda) of Southern Africa. *Annals of South African Museum*, **59**, 193–313.
- Rohlf, F.J. (1993) Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. *Contributions to morphometrics* (ed. by L. F. Marcus, I. Bello and A. García-Valdecasas), pp. 131–159. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F.J. (1994) Thin plate spline relative warps analysis (TPS), version 1.22. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. (1993) A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 129–132.
- Roy, K. & Foote, M. (1997) Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 277–281.
- Roy, K., Balch, D.P. & Hellberg, M.E. (2001) Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **268**, 2503–2508.
- Sherrard, K.M. (2000) Cuttlebone morphology limits habitat depth in eleven species of *Sepia* (Cephalopoda: Sepiidae). *Biological Bulletin*, **198**, 404–414.
- Steenstrup, J. (1875) *Hemisepius*, en ny slægt af *Sepia* - Blaksprutternes familie, bemærkninger om *Sepia* - formerne

- i almindelighed. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter*, 10, 465–482.
- Ward, P.D. (2000) Bathymetric ranges and morphological adaptations in the Sepiidae. *Revue de Paléobiologie*, 8, 157–167.
- Wills, M.A., Briggs, D.E.G. & Fortey, R.A. (1994) Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, 20, 93–130.
- Young, R.E. & Vecchione, M. (1996) Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods. *American Malacological Bulletin*, 12, 91–112.
- Young, R.E., Vecchione, M. & Donovan, D.T. (1998) The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. *South African Journal of Marine Science*, 20, 393–420.

BIOSKETCH

Pascal Neige was awarded his PhD by the University of Burgundy in 1996 for work on the quantification of Jurassic ammonite shells with regard to their ontogeny, paleobiology and phylogeny. He now teaches at the same university and pursues his research in association with the CNRS 'Biogéosciences-Dijon' laboratory. His main interest is the exploration of biodiversity dynamics in time and space at the macroevolutionary scale, using complementary metrics (e.g. taxonomic diversity and morphological disparity). The biological models used are derived mainly from the Cephalopoda (Jurassic ammonites and Recent coleoids).

Les ammonites traditionnellement regroupées
dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratidae, Toarcien) :
aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques

Ammonites generally classified in the Bouleiceratinae
sub-family (Hildoceratidae, Toarcian): phylogenetic,
biogeographic and systematic perspectives

L. Rulleau ^a, M. Bécaud ^b, P. Neige ^{c,*}

^a UFR des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard-Lyon I, 43, boulevard du 11-novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b 8, rue Saint-Exupéry, 44700 Orvault, France

^c Centre des Sciences de la Terre et UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

Reçu le 13 mai 2002 ; accepté le 24 octobre 2002

Résumé

Les genres d'ammonites, traditionnellement regroupés dans la sous-famille des Bouleiceratinae, appartiennent en fait à des lignées différentes de la famille des Hildoceratidae. Une approche utilisant des arguments paléogéographiques, stratigraphiques et morphologiques d'une part et une approche cladistique d'autre part ont permis de distinguer 3 groupes se succédant au cours du temps et à répartitions paléogéographiques différentes :

- les Bouleiceratinae s.s. (genres *Bouleiceras*, *Nejdia* et *Kohaticeras*) du Toarcien inférieur ;
- les Leukadiellinae (genres *Leukadiella* et *Renziceras*) du Toarcien moyen ;
- et les Paroniceratinae (genres *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*) du Toarcien moyen et supérieur.

Surtout abondants en domaine téthysien, les Paroniceratinae sont également connus en domaine NW européen et plus spécialement en France où des populations localement relativement abondantes ont été étudiées dans les Causses, dans le centre-ouest et dans la région lyonnaise. Des taxons nouveaux ont été créés : *Oxyparoniceras* (*Neoparoniceras*) nov. sub. gen., *O. (N.) brocardi* nov. sp. et *O. (N.) sciani* nov. sp.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The genera usually considered into the Bouleiceratinae subfamily belong in fact to different lineages of the Hildoceratidae family. An approach using paleogeographical, stratigraphical and morphological arguments on one hand and a cladistic approach on the other hand have allowed to separate 3 clusters with different paleogeographical and stratigraphical localisations. These are:

- the Bouleiceratinae s.s. (genera *Bouleiceras*, *Nejdia* and *Kohaticeras*) from lower Toarcian;
- the Leukadiellinae (genera *Leukadiella* and *Renziceras*) from middle Toarcian;
- and the Paroniceratinae (genera *Frechiella*, *Paroniceras* and *Oxyparoniceras*) from middle and upper Toarcian. These latter are mainly present and the Tethyan domain, but are also known in the NW of Europe and especially in France where new populations have been studied in the Causses, in the centre-west and in the Lyon area. New taxa have been erected here: *Oxyparoniceras* (*Neoparoniceras*) nov. sub. gen., *O. (N.) brocardi* nov. sp. and *O. (N.) sciani* nov. sp.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : pascal.neige@u-bourgogne.fr (P. Neige).

Mots clés : Bouleiceratinae s.l. ; Toarcien ; Phylogénie ; Cladistique ; Paléobiogéographie ; Systématique

Keywords: Bouleiceratinae s.l. Toarcian; Phylogeny; Cladistic; Paleobiogeography; Systematic

1. Introduction

Parmi les Hildoceratidae, les genres traditionnellement regroupés dans la sous-famille des Bouleiceratinae ont retenu l'attention de nombreux auteurs par leurs singularités morphologiques et paléogéographiques. Ce regroupement est fondé principalement sur l'aspect de la ligne de suture qui est généralement qualifiée de type cératitique. Cette ligne est — selon les genres traditionnellement inclus dans les Bouleiceratinae s.l. — plus ou moins simplifiée par rapport aux autres ammonites contemporaines. Pour les cas les plus extrêmes (e.g., genre *Bouleiceras*) les selles sont arrondies et les lobes dentelés, rappelant ainsi les lignes de sutures des cératites (Thévenin, 1908). En fait, ce type sutural simple n'existe pas chez tous les genres de Bouleiceratinae s.l. et l'existence de cette sous-famille en termes de groupe naturel monophylétique est maintenant largement critiquée. Le premier objectif de la présente étude sera de reconsidérer la phylogénie du groupe, à travers 2 approches différentes :

- l'une aboutissant à un arbre évolutif se fondant sur la cohérence entre les données morphologiques, paléogéographiques et stratigraphiques ;
- et l'autre aboutissant à des hypothèses de relations de parentés se fondant sur une analyse de parcimonie des caractères morphologiques seuls.

Plusieurs travaux ont été consacrés aux formes malgaches ou téthysiennes, mais les faunes nord-ouest européennes et plus spécialement les faunes françaises ont été peu étudiées en dehors des travaux de Monestier (1921 a,b,c, 1931) et Guex (1972, 1973c, 1975) dans les Causses. Ainsi, dans son important ouvrage consacré aux Hildoceratidae, Gabilly (1976) a totalement laissé de côté ce groupe, du fait de sa fréquence très faible dans la région étudiée (centre-ouest). Un deuxième objectif a donc été de réviser les faunes françaises — en particulier les espèces décrites par Monestier (1921b) — et leur systématique. Ce travail s'appuie sur l'analyse de coupes et l'étude de collectes récentes dans plusieurs gisements français.

2. Historique de la sous-famille

Les auteurs ayant étudié ce groupe d'ammonites ont émis des opinions très diverses sur ses affinités et ses origines. Depuis Thévenin (1908), son rattachement aux Hildocerataceae paraissait évident. Pourtant, Buckman (1919 : p. xv) créa une famille des Cymbitidae pour regrouper les genres *Cymbites*, *Paroniceras*, *Frechiella* et ? *Hudlestonia*. Renz continua jusqu'en 1933 à inclure ces formes dans les Arietidae, à l'exception des *Frechiella* qu'il rattacha aux *Hildoceratidae* dès 1922. Roman (1938) rangea les genres *Frechiella*,

Paroniceras, *Leukadiella* et *Bouleiceras* dans les « Harpoceratidae » (= Hildoceratidae s.l.) sans pour autant les regrouper dans un taxon distinct. Arkell (1950) le fera en créant la famille des Bouleiceratidae, qu'il transforma en 1957 en sous-famille des Bouleiceratinae, rangée dans les Hildoceratidae. Il qualifia alors ces formes de « aberrant Hildoceratidae » et estima que leur regroupement, dû uniquement à l'analogie des tracés suturaux, était probablement artificiel car il s'agissait vraisemblablement de formes terminales de plusieurs genres, malheureusement difficiles à identifier. Basse (1952), adopta ce regroupement, tout en lui conservant le rang de famille des Bouleiceratidae. Puis, Schindewolf (1963) scinda les Bouleiceratinae en 2 groupes, selon l'évolution ontogénétique de la ligne de suture. Selon lui, les genres *Bouleiceras* et *Leukadiella* pouvaient être rangés dans les Hildoceratinae, tandis que les genres *Frechiella* et *Paroniceras* représentaient une nouvelle famille de la superfamille des Hammatocerataceae : les Paroniceratidae. Howarth (1973) estima comme Arkell que les Bouleiceratinae pouvaient dériver de plusieurs genres différents d'Hildoceratidae et constituaient donc une sous-famille polyphylétique.

Guex (1974) émit une opinion totalement opposée en se déclarant persuadé du monophylétisme du groupe qui dériverait tout entier du genre *Tauromenicer* du Domérien supérieur. Dans le même travail, il créa le genre *Oxyparoniceras* pour les formes de section ovale jusque là rattachées au genre *Paroniceras* et inclut le genre *Nejdia* dans les Bouleiceratinae. Ce dernier genre resta cependant toujours adjoint aux Phymatoceratinae dans la synthèse de Donovan et al. (1981). Ces auteurs citèrent alors le genre *Jacobella* JEANNET qu'ils mirent en synonymie avec *Paroniceras* et ajoutèrent à la liste le genre *Kohatceras* FATMI et HÖLDER. En faisant la synthèse des travaux précédents, Teruzzi (1981) refusa de se prononcer sur la phylogénie de la sous-famille, jugeant trop peu fiables les données stratigraphiques et morphologiques se rapportant aux différents genres et jugea judicieux de conserver par la force des choses la sous-famille des Bouleiceratinae, avec les restrictions exprimées par Arkell. Géczy (1990) reprit le même schéma. Braga et al. (1985) adoptèrent l'option de Guex, en soulignant cependant le manque d'homogénéité du groupe sur le plan biogéographique. Howarth (1992) revint sur ce groupe dont il donna la diagnose suivante : *Aberrant genera, with a wide range of whorl shapes and ornament, all with reduce and simplified suture-lines, that are ceratitic in some genera. Dimorphism is not known*. Il admit cette fois tous les genres antérieurement définis, y compris *Kohatceras* et *Nejdia*, mais remplaça *Oxyparoniceras* par *Jacobella*. Selon lui, il n'est pas prouvé que l'hypothèse phylogénique de Guex (1974) soit la bonne. Venturi (in Nini et al., 1997) inclut *Renziceras* ARKELL dans les Bouleiceratinae. Ce genre avait auparavant

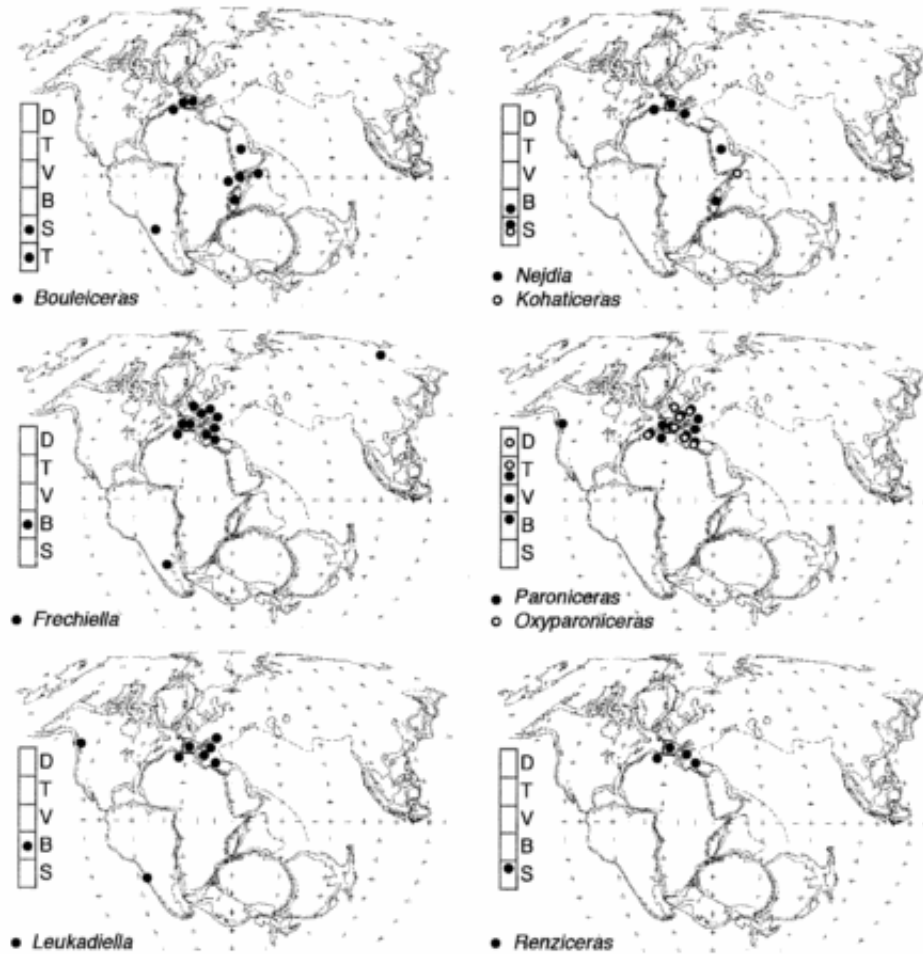


Fig. 1. Répartition paléogéographique des genres étudiés (carte d'après Owen, 1983). Les lettres indiquent les zones d'ammonites : T (Tenuicostatum), S (Serpentinum), B (Bifrons), V (Variabilis), T (Thouarsense) et D (Dispersum).

Fig. 1. Paleogeographical repartition of the different genera (map from Owen, 1983).

été rangé dans les Hildoceratinae par Arkell (1957) et Donovan et al. (1981). Elmi et Rulleau (1995) l'avaient interprété comme une forme microconque des *Phymatoceras*. Enfin, Macchioni et Venturi (2000) créèrent la sous-famille des Leukadiellinae pour distinguer les genres *Leukadiella* et *Renziceras* des Bouleiceratinae.

Dans ce travail, nous prendrons en considération les genres suivants : *Paroniceras* BONARELLI, 1893, *Frechiella* PRINZ, 1904, *Bouleiceras* THEVENIN, 1906, *Leukadiella* RENZ, 1913, *Nejdia* ARKELL, 1952, *Renziceras* ARKELL,

1953, *Oxyparoniceras* GÜEX, 1974 et *Kohaticeras* FATMI et HÖLDER, 1975.

3. Morphologie, paléogéographie et extension stratigraphique des genres

Alors qu'au Toarcien de nombreux genres d'ammonites connaissent une large extension géographique, les Bouleiceratinae s.l. restent inféodés à des régions bien précises (Fig. 1). Les citations les concernant sont relativement

nombreuses et la liste ci-dessous ne prétend pas être exhaustive : nous ne prendrons essentiellement en compte que celles qui sont accompagnées d'une figuration. Les citations concernant les faunes françaises seront précisées par la suite.

Genre : *Bouleiceras* THEVENIN, 1906

Synonymie : *Colcanapites* COLLIGNON, 1958.

Ce genre (espèce-type : *B. nitescens* THEV.), regroupe des ammonites comprimées, carénées et moyennement évolutées. Les tours internes sont ornés d'une double rangée de tubercules réunis par des côtes. La coquille devient lisse à un diamètre de 60 mm. La ligne de suture simplifiée est caractéristique. Découvert à Madagascar où il est assez abondant (Thévenin, 1906, 1908 ; Collignon, 1958 ; Blaison, 1968), le genre a ensuite été signalé au Pakistan (Arkell, 1952 ; Fatmi, 1972 ; Fatmi et Hölder, 1975), en Arabie (Arkell, 1952 ; Basse et Karpoff, 1957), en Afrique orientale (Arkell, 1956), au Maroc (Blaison, 1968 ; Faugères, 1974, 1975), au Portugal (Mouterde, 1953 ; Dubar et Mouterde, 1953 ; Mouterde et Rocha, 1981), dans les Cordillères bétiques (Bizon et al., 1966) et les chaînes ibériques (Geyer, 1965, 1971 ; Behmel et Geyer, 1966 ; Mouterde, 1970, 1971 ; Dubar et al., 1970 ; Goy, 1974, 1975 ; Goy et al., 1988 ; Goy et Martinez, 1996). D'après Arkell (1952) et Blaison (1968), le « *Bouleiceras* » recueilli par Deleau (1948) en Algérie serait une *Leukadiella*, de même que l'unique exemplaire citée en Italie, dans la région des Marches, par Gallitelli (1963) (= *L. gallitelli* in Pinna, 1965). Le genre est aussi présent en Argentine (Hillebrandt, 1973) et au Chili (Hillebrandt, 1973, 1984, 1987 ; Hillebrandt et Schmidt-Effing, 1981). Les faunes sud-américaines ont un cachet bien particulier et comportent une espèce nouvelle, *B. chilense* HILL., les autres exemplaires étant seulement rapprochés d'espèces connues dans le domaine indomalagache. Le genre *Bouleiceras* se trouve dans le Toarcien inférieur. À Madagascar (Blaison, 1968), la faunizone à *Bouleiceras* et *Protogrammoceras* est encadrée par des *Paltapites* à la base et des ammonites du Toarcien moyen au sommet. En Arabie Saoudite, la formation « Marrat moyen » renferme des *Bouleiceras* et des *Protogrammoceras*. Enay et Mangold (1994) proposent une zone à *Nitescens* pour ce niveau. Les collectes effectuées en place en Espagne attribuées par Geyer (1965, 1971) au Domérien supérieur ont été reconnues (Mouterde, 1970) comme provenant, comme celles du Portugal, de la base de la zone à *Serpentinus*, au-dessus des derniers *Dactyloceras semicellatum* (SIMPSON). Les exemplaires du Maroc (Faugères, 1974) occupent la même position systématique. Il n'est cependant pas exclu que le genre puisse avoir une extension verticale plus importante, les espèces créées par Arkell, à partir d'un matériel arabomalagache n'étant pas repérées avec exactitude. En Argentine et au Chili (Hillebrandt, 1973, 1984), *B. cf. chakdallaense* FAT. et HÖLD. provient de l'extrême base du Toarcien (sous-zone à *Dactyloceras simplex*), en dessous des *D. tenuicostatum*, et *B. chilense* HILL. appartient à la zone à *D. hoelderi* (= zone à *Serpentinus*). En

revanche, les *Bouleiceras* sp. décrits par Hillebrandt (1973) ont été ensuite reconnus par cet auteur (1981) comme étant des *Tauromeniceras* du Pliensbachien supérieur.

Genre : *Nejdia* ARKELL, 1952

Très rare, ce genre (espèce-type : *N. brankampi* ARK., 1952) est involute, moyennement comprimé et caractérisé par sa section oxygène et son absence d'ornementation. La ligne de suture est légèrement plus découpée que celle des *Bouleiceras*. Il a été récolté à Madagascar (Thévenin, 1908), en Arabie (Arkell, 1952 ; Basse et Karpoff, 1957), au Maroc (Guex, 1972, 1973a,b ; Fedan et Elmi, inédit), en Italie (Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001) et en Espagne (Goy, 1974, 1975 ; Goy et al., 1988, 1994). Un peu plus récentes que les *Bouleiceras*, les *Nejdia* datent du sommet de la zone à *Serpentinus* et de la base de la zone à *Bifrons* (sous-zone à *Sublevisoni*), aussi bien en Espagne (Goy, 1974), qu'en Italie (Venturi et Ferri, 2001) ou au Maroc (Guex, 1973a). En Arabie Saoudite, les *Nejdia* sont récoltées dans la formation « Marrat supérieur » associées à des *Parahildates*. Enay et Mangold (1994) proposent une zone à *Brankampi* pour ce niveau.

Genre : *Kohaticeras* FATMI et HÖLDER, 1975

Ce genre (espèce-type : *K. razai* FAT. et HÖLD.), assez mal connu, a été cité uniquement au Pakistan par les auteurs qui l'ont créé. Il s'agit d'une forme fortement tuberculée, aux lignes de suture très simplifiées. Le niveau du genre *Kohaticeras* est supposé être le Toarcien inférieur, car la faune accompagnante renferme des *Bouleiceras* ; il s'agit cependant d'un niveau condensé.

Genre : *Leukadiella* RENZ, 1913

Ce genre (espèce-type : *L. helenae* RENZ) réunit des formes présentes uniquement en domaine téthysien. Ce sont des ammonites évolutées à section subrectangulaire à subtrapézoïdale. La carène élevée est flanquée de 2 sillons dont la profondeur diminue avec l'âge. Les tubercules latéroventraux, situés au point de rétroversion des côtes peuvent donner naissance à des épines. La ligne de suture est relativement découpée. Malgré la grande rareté du genre, de très nombreuses espèces ou variétés ont été créées, notamment par Renz. Dans sa révision du genre, Wendt (1966) n'admet plus que 6 espèces, mais Macchioni et Venturi (2000) en reconnaissent une dizaine. Il a été récolté, uniquement dans les faciès de bassins, en Grèce (Renz, 1913, 1927 ; Renz et Renz, 1947 ; Kottek, 1966 ; Wendt, 1966), en Italie (Renz, 1925a ; Pinna, 1965 ; Gallitelli, 1963 ; Wendt, 1966 ; Pelosio, 1968 ; Levi-Setti, 1972 ; Dezi et Ridolfi, 1975 ; Venturi, 1985 ; Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001), au Tyrol (Renz, 1922, 1925a ; Wendt, 1966), en Suisse (Renz, 1922 ; Wendt, 1966), en Espagne, dans les chaînes bétiques (Braga et al., 1985 ; Goy et al., 1988 ; Goy et Martinez, 1996), en Hongrie (Geczy, 1990) et en Algérie (Deleau, 1948 ; Mouterde et Elmi, 1991). Cependant le genre existe également au Canada, en Colombie britannique où il est relativement abondant (Tipper et al., 1991 ; Jakobs et al., 1994 ; Jakobs, 1995)

et au Chili en exemplaire unique (Hillebrandt et Schmidt-Effing, 1981 ; Hillebrandt, 1984). Une ammonite que l'on pourrait rapporter à ce genre, mais non figurée, aurait aussi été trouvée dans les chaînes cantabriques, près de Turmiel (Goy et Martinez, 1996). Howarth (1992) figure une ammonite juvénile du Dorset, qu'il attribue à ce genre. Provenant d'une collection ancienne et de position stratigraphique imprécise, cette ammonite avait été déterminée par Buckman comme un *Grammoceras striatulum* microconque. Selon Howarth, la ligne de suture est caractéristique du genre *Leukadiella*, mais il reconnaît que la section du tour est différente, arrondie au lieu de quadratique et que l'identification spécifique est difficile du fait de la taille extrêmement réduite de l'exemplaire. Il semble donc que l'attribution soit très douteuse, ce qui est également l'avis de Macchioni et Venturi (2000) qui notent sur cet exemplaire l'absence de sillons péricaréniaux, de tubercules paraboliques et surtout de côtes fibulées. La position stratigraphique du genre *Leukadiella* est dans l'ensemble assez peu précisée dans le domaine téthysien (zone à Bifrons). Jakobs (1995) le cite dans la zone à Planulata (base de la zone à Bifrons) du Canada où il accompagne *Rarenodia planulata* et *Peronoceras verticosum*, ce qui correspond assez bien à la citation de Cresta et al. (1989) dans les Apennins où il accompagne *Rarenodia* sp. et *Frechiella*.

Genre : *Renziceras* ARKELL, 1953

Ce genre (espèce-type : *Hildoceras nausikaee* RENZ, 1912b) est représenté par des coquilles évolutives, carénées et bisulquées ou tricarénées. La section est trapézoïdale. Les tours internes sont munis de fortes côtes droites ou en forme de L, se terminant par des tubercules latéroventraux portant une épine. La ligne de suture est proche de celle des *Leukadiella*. Encore plus rare que le précédent et pratiquement monospécifique le genre a été cité en Grèce (Renz, 1912b) et dans les Apennins (Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001). Selon Macchioni et Venturi, la *Leukadiella* citée par Braga et al. (1985) dans la Cordillère bétique serait en réalité un *Renziceras*. Selon Venturi (1985), le genre serait localisé au sommet de la zone à Serpentinus (horizon à Douvillei).

Genre : *Frechiella* PRINZ, 1904

Synonymie : *Achillea* RENZ, 1913.

Ce genre (espèce-type : *F. subcarinata* [YOUNG et BIRD]) regroupe des ammonites involutes, épaisses à globuleuses, tricarénées et bisulquées. L'ornementation est généralement peu marquée et formée de stries ou de côtes surtout visibles autour de l'ombilic. La ligne de suture est relativement simple. Le genre a une plus large distribution que les précédents, mais ne semble très abondant nulle part. Il est surtout cité en domaine téthysien, avec un très grand nombre d'espèces ou de variétés. Teruzzi (1981) recense 38 espèces ou variétés. Renz à lui seul est à l'origine de la nomination de 28 formes. *F. subcarinata* et *F. tokurensis* REPIN sont les seules espèces créées en dehors du domaine téthysien. Teruzzi (1981) reconnaît que cette pulvérisation est injustifiable

et rend la classification inutilisable, d'autant plus que la plupart de ces formes ont une répartition temporelle très brève. En conséquence, il distingue 5 groupes de formes seulement correspondant aux espèces *subcarinata*, *kammerkarensis*, *venantii*, *helenae*, *achillei* et équivalent au regroupement final de Renz (1925a). Le genre est cité en Italie (Catullo, 1846 ; Taramelli, 1880 ; Meneghini, 1867–1881 ; Bonarelli, 1895 ; Bellini, 1900 ; Parish et Viale, 1906 ; Renz, 1925c, 1933 ; Lippi-Boncambi, 1947 ; Venzo, 1952 ; Zanzucchi, 1963 ; Pelosio, 1968 ; Gallitelli-Wendt, 1969 ; Dezi et Ridolfi, 1975 ; Nicosia et Pallini, 1977 ; Teruzzi, 1981 ; Venturi, 1985 ; Cresta et al., 1989 ; Nini et al., 1997 ; Parisi et al., 1998 ; Venturi et Ferri, 2001), en Albanie (Pelosio, 1968), en Grèce (Renz, 1912b, 1927, 1932, 1933), en Hongrie (Prinz, 1904 ; Geczy, 1967, 1990 ; récoltes personnelles L.R. et P.N.), en Suisse (Renz, 1925c, 1927), au Tyrol (Oppel, 1862 ; Stolley, 1903 ; Renz, 1925a ; Fischer, 1966), en Algérie (Elmi et al., 1974), et en Espagne bétique (Goy et al., 1988). Il est aussi présent en domaine NW européen, où *F. subcarinata* (Y. et B.) est souvent citée en France, en Allemagne (Schlegelmilch, 1976 ; Riegraf et al., 1984), en Grande-Bretagne (Young et Bird, 1822 ; Phillips, 1829 ; Wright, 1884 ; Buckman, 1910 ; Howarth, 1992), en Espagne ibérique (Behmel et Geyer, 1966 ; Mouterde, 1971 ; Goy, 1974 ; Goy et Martinez, 1996). Le genre est aussi connu au Portugal (Renz, 1912a,b ; Mouterde et al., 1965) et en Sibérie (Krimholtz et al., 1988 ; Repin, 1991). Enfin, plusieurs exemplaires proches des exemplaires européens ont été trouvés en Argentine (Hillebrandt, 1973, 1984, 1987). En Angleterre, Howarth (1992), disposant d'une quarantaine d'exemplaires, dont aucun de petite taille (les exemplaires de Whitby peuvent atteindre 120 mm de diamètre), les attribue tous à *F. subcarinata*. Il estime que parmi les formes décrites, il n'y a guère que 4 morphotypes différents : *achillei* (lisse), *helenae* (plus évolutive et fortement ornée sur les tours internes), *kammerkarensis* (côtes fortes tuberculées) et *subcarinata* avec laquelle la plupart des autres espèces sont probablement à mettre en synonymie. Dans le centre-ouest de la France, l'Angleterre et le Luxembourg, le genre *Frechiella* est récolté avec *D. commune* et *H. lusitanicum*, ce qui correspond aux horizons à Tethysi (= h. à Commune sensu Gabilly) et à Lusitanicum. Ainsi, en Angleterre, Thomson (1910) a utilisé une « subcarinata zone » comme synonyme des « communis beds ». Par la suite *F. subcarinata* a été employée comme indice de sous-zone, puis abandonnée au profit de *Dactyloceras commune*. Cette sous-zone incluait les hémères « subcarinata, athleticum et bifrons » de Buckman (1930). Repin (1991) a recueilli *F. tokurensis* avec *Zugodactylites braunianus* (d'ORB.). Les très nombreuses formes du domaine téthysien, toutes citées dans la zone à Bifrons (= zone à Mercati), ont peut-être une extension verticale globale plus importante que *F. subcarinata*. Ainsi, Venturi et Ferri (2001) attribuent le genre à la partie moyenne et supérieure de la zone à Bifrons. En Amérique du sud, *F. kammerkarensis* se trouve dans la zone à *Peronoceras pacificum* (= zone à Bifrons).

Genre : *Paroniceras* BONARELLI, 1893

Ce genre (espèce-type : *Anmonites sternale* d'ORB.) est également abondant en domaine téthysien. Il regroupe des coquilles globuleuses, à très petit ombilic, étroit et profond. La carène est absente et l'ornementation réduite à des stries ou des côtes à section arrondie visibles en lumière rasante. La ligne de suture est proche de celle des *Frechiella*. Même en exceptant les formes de section ovale à présent rangées dans le genre *Oxyparoniceras*, de très nombreuses espèces ou variétés (une vingtaine) ont été décrites, en particulier par Renz. Teruzzi (1981) estime que la plupart d'entre elles sont difficilement interprétables par manque de figures fiables ou de mesures et établies sans tenir compte de la possibilité d'une grande variabilité intraspécifique. Il regroupe toutes ces formes en 4 types morphologiques : *sternale*, *levantinum*, *helveticum*, *pelosioi*. *Paroniceras pelosioi* TERUZZI (= *P. substernale* PELOSIO nom. nud.) est une forme sub-circulaire interprétée par l'auteur (Pl. 22, Fig. 15) comme une forme intermédiaire entre les *Paroniceras* et les *Oxyparoniceras*. Teruzzi tente d'ailleurs de situer stratigraphiquement cette espèce en se référant à Monestier (1931). Le genre a été cité en Italie (Catullo, 1846; Meneghini, 1881; Parisch et Viale, 1906; Renz, 1933; Ramaccioni, 1933; Venzo, 1952; Gallitelli-Wendt, 1969; Pelosio, 1968; Dezi et Ridolfi, 1975, 1978; Nicosia et Pallini, 1977; Teruzzi, 1981; Venturi, 1985; Cresta et al., 1989; Parisi et al., 1998; Venturi et Ferri, 2001), en Grèce (Renz, 1925b, 1932; Kottek, 1966), en Autriche (Fischer, 1966), en Suisse (Renz, 1922), en Hongrie (Vigh, 1927; récoltes personnelles L.R. et P.N.) en Espagne bétique (Goy et al., 1988), en Algérie (Elmi et al., 1974; exemplaire non figuré), au Maroc (Dubar, 1949; exemplaire non figuré). En province NW européenne, les *Paroniceras* ont été recueillis, avec une bien moins grande diversité morphologique en France, en Allemagne (Renz, 1925a; Schlegelmilch, 1976), en Espagne ibérique (Goy, 1974; Goy et al., 1988; Goy et Martinez, 1996), au Portugal (récoltes R. Mouterde). Le genre a également été signalé, en exemplaire unique, au Canada (Colombie Britannique) (Tipper et al., 1991; Jakobs et al., 1994; Jakobs, 1995). Il n'a en revanche pas été trouvé en Grande-Bretagne, la limite nord de son extension passant au sud de la Loire (Howarth, 1973). Le genre *Paroniceras* ne se trouve, en Europe de l'ouest du moins, que dans la sous-zone à Variabilis et la sous-zone à Illustris, encore que Goy et Martinez (1996) signalent son apparition dès la sous-zone à Semipolitum dans les Asturies (Fig. 2, p. 308), et que Fischer (1966) le cite en Autriche dans la zone à Bifrons. Les citations dans des niveaux plus élevés sont dues à la compréhension autrefois plus large du genre qui englobait les formes ovales pour lesquelles Guex (1974) a créé le genre *Oxyparoniceras*. Ainsi, *P. pelosioi* TER. occupe une position stratigraphique plus élevée et Donovan (1958) place les *Paroniceras* s.l. dans sa « Bayani subzone » (dont l'extension est voisine de la zone à Erbaense, c'est-à-dire l'intervalle allant de la zone à Variabilis à la zone à Dispersum). L'espèce *P. sternale* a même été utilisée comme indice de sous-zone (Gallitelli-Wendt, 1969). Il faut

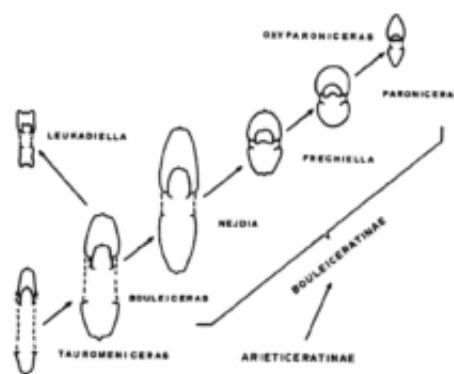


Fig. 2. Phylogénèse du groupe étudié : hypothèse de Guex (1974).

Fig. 2. Phylogeny of the studied taxa: assumption following Guex (1974).

cependant mentionner le cas des petites formes du groupe de « *P. undulosum* MONESTIER présentes dans la zone à Dispersum des Causses, sur lequel nous reviendrons. Au Canada, l'apparition du genre semble un peu plus précoce puisque Jakobs et al. (1994) citent *P. sternale* au sommet de la zone à Planulata (équivalente à la zone à Bifrons).

Genre : *Oxyparoniceras* GUEX, 1974

Synonymie : *Jacobella* JEANNET, 1908

Ce genre (espèce-type : *O. telemachi* [RENZ]), longtemps non différencié du genre *Paroniceras*, est moins commun que celui-ci. Il a été créé par Guex pour des formes plus ou moins épaisses, mais à section ovale. Selon les espèces, la carène est ou n'est pas présente. La ligne de suture est proche de celle des *Paroniceras*. Bien que ces quelques espèces aient d'abord été décrites en domaine téthysien, les citations y sont relativement peu nombreuses. On trouve ces formes en Italie (Bonarelli, 1895; Renz, 1923, 1925c; Pelosio, 1968; Dezi et Ridolfi, 1978; Nicosia et Pallini, 1977; Teruzzi, 1981; Venturi, 1985; Nini et al., 1997; Venturi et Ferri, 2001), en Grèce (Renz, 1913), au Maroc (Benshili, 1989). En domaine NW européen, le genre a été signalé en France, en Allemagne (Quenstedt, 1885; Schlegelmilch, 1976), en Espagne (Goy, 1974; Goy et al., 1994; Goy et Martinez, 1996). En Grande-Bretagne, Howarth (1992) ne fait état que de 3 petits exemplaires, dont l'un a été figuré par Buckman (1923 : Pl. 23A), sous le nom de *F. subcartinata*. Le genre *Oxyparoniceras* est cantonné au sommet de la zone à Thouarsense et dans la zone à Dispersum en Europe de l'ouest et au Maroc. Il est mal localisé en Italie : partie supérieure de la zone à Erbaense (Nicosia et Pallini, 1977), partie supérieure du Toarcien moyen (zone à Gradata) pour Venturi et Ferri (2001).

4. Reconstitutions phylogénétiques

Deux démarches aboutissant à des hypothèses de relations phylogénétiques ont été suivies. La première interprète les

données morphologiques dans leur contexte paléogéographique et biostratigraphique. La seconde utilise la méthode cladistique, qui, elle, ne fait appel qu'à des arguments morphologiques, dans un contexte d'analyse de parcimonie. Cette méthode n'est pas encore très développée pour les ammonites. Deux arguments indépendants sont impliqués dans cette « frilosité » :

- l'importance accordée aux données stratigraphiques (impliquant le rejet de toute hypothèse phylogénétique en désaccord avec une succession stratigraphique) ;
- et l'acceptation *a priori* que les coquilles sont particulièrement sujettes aux homoplasies (impliquant l'idée que l'analyse cladistique ne saurait résoudre des problèmes de phylogénie chez les ammonites).

Des exemples montrent cependant qu'il est possible de proposer des hypothèses phylogénétiques fondées sur une analyse cladistique n'impliquant pas nécessairement de fortes divergences avec les données stratigraphiques (Monks, 1999, 2000). Dans le cadre de cette étude, l'analyse cladistique a pour objectif de résoudre des problèmes de phylogénie concernant les 8 genres étudiés.

4.1. Arguments paléogéographiques, stratigraphiques et morphologiques

4.1.1. Les provinces fauniques et la répartition des faunes

Une province faunique est en principe une association de communautés, mais est le plus souvent fondée sur un seul ensemble taxinomique. Les unités biogéographiques seront distinguées à partir de critères taxonomiques, en particulier les différences entre taxons occupant les mêmes niches écologiques (Enay, 1980). Les termes utilisés pour désigner ces unités sont nombreux et diversement hiérarchisés. Le domaine téthysien est de loin l'entité paléobiogéographique la plus vaste admise pour le Toarcien. Des faunes à cachet téthysien s.l. sont connues depuis le Maroc et le Portugal à l'ouest jusqu'aux chaînes bordières des façades occidentales des Amériques vers l'est (Enay, 1980 ; Dommergues, 1994). Mouterde et Elmi (1991), distinguent :

- un domaine européen comprenant le secteur NW européen, eurocaucasien et des secteurs de transition au sud-ouest de l'Europe (sud de la France, chaînes ibériques, nord du Tyrol) ;
- et un domaine téthysien s.s. comprenant un secteur atlantique (Portugal et Maroc occidental), la « bordure nord-gondwanienne » (Maroc oriental, Rif, Algérie, chaînes bétiques), le secteur de la Méditerranée moyenne (Apennins, Alpes orientales et méridionales) dans lequel la Hongrie se singularise par une faune présentant des caractères de mixité, et enfin le secteur de la Méditerranée orientale (Yougoslavie, Grèce, Taïrdes).

Nous adopterons ici ce schéma.

Après la crise biologique de la limite Pliensbachien — Toarcien (voir Pálffy et Smith, 2000) —, ce dernier est marqué par une importante transgression et le niveau marin est

élevé au milieu de l'étage. Les régressions sont rares et en relation avec la tectonique locale. Les communications entre les bassins sont aisées (Bassoullet et al., 1993). L'expansion toarcienne correspond à une diminution de la diversité et de l'endémisme et il est classique de considérer que le provincialisme (ou la provincialité) s'atténue très fortement au cours du Toarcien inférieur et moyen, bien que la diversification persiste cependant en grande partie au niveau des espèces. L'impression d'homogénéisation est encore renforcée par l'arrivée des faunes « arabomalgaches » (*Bouleiceras* et *Nejdia*) dans l'ouest téthysien (Almeras et Elmi, 1982). La présence des *Bouleiceras* et des *Nejdia* dans le Toarcien inférieur d'Afrique du Nord, d'Espagne, du Portugal et même des Andes s'inscrit dans la large expansion de la faune téthysienne (Enay, 1980). Plusieurs auteurs ont présenté des cartes montrant la répartition paléogéographique des « *Bouleiceratinae* » sensu Guex (Geyer, 1965 ; Howarth, 1973 ; Ziegler, 1981 ; Enay, 1980 ; Jakobs, 1995). Nous les complétons ici en intégrant les dernières données connues (Fig. 1).

Les variations eustatiques du niveau marin constituent le premier facteur contrôlant les phases d'expansion ou d'isolement faunique en faisant varier l'extension des plateformes externes ouvertes qui constituaient l'habitat privilégié de la plupart des ammonites jurassiques et modifient les possibilités de communication et d'échanges entre les faunes. Pour Thierry (1982), le rôle de la tectonique est tout aussi important que l'eustatisme pour la dispersion des faunes pélagiques ou nectoniques, notamment celle des céphalopodes. Ainsi, des effondrements et des distensions peuvent favoriser la création de zones basses propices à la dispersion des faunes. Ces 2 phénomènes, eustatisme et tectonique peuvent d'ailleurs conjuguer leurs effets. Il semble que les différences dans la composition des associations d'ammonites traduisent en partie du moins, un contrôle écologique, pour lequel jouent l'importance de la tranche d'eau et la morphologie du paléorelief sous-marin dans laquelle elles évoluaient. Notons également que Pálffy et Smith (2000) proposent un lien entre volcanisme basaltique et crise faunique à la limite Pliensbachien — Toarcien.

La composition des ensembles fauniques et la taille des ammonites varient en fonction des paléo-environnements, eux-mêmes sous la dépendance des cadres paléogéographiques. L'Afrique du nord se prête particulièrement à une telle étude, réalisée par Almeras et al. (1988). Ainsi la faune à rares ammonites de petite taille provenant des rampes carbonatées est remplacée par une faune à ammonites abondantes sur les plateformes externes en milieu agité et par une faune « déséquilibrée » (prédominance des *Phylloceratidae* et des *Lytoceratidae*) dans les bassins. L'homogénéisation des faunes entre domaine européen et domaine téthysien est loin d'être totale. Encore ne faut-il prendre en compte dans chaque région comme faune caractéristique que les véritables implantations suivies de descendance et non pas les immigrants occasionnels, sans reproduction sur place et renouvelés par des apports répétés (Enay, 1980).

4.1.2. Voies de migrations

La répartition mondiale mais fractionnée des *Bouleiceras* conduit à poser le problème des voies d'échange existant entre les différentes régions où ils sont présents. D'après Enay et Mangold (1982) *Bouleiceras* et *Nejdia* ont vraisemblablement gagné le secteur de la Méditerranée moyenne, puis le secteur atlantique du domaine téthysien, en suivant la bordure gondwanienne et de là ont atteint les secteurs de transition de l'Europe du Nord-ouest (Portugal et chaînes ibériques) en contournant la meseta ibérique. Les modalités d'arrivée des *Bouleiceras* dans les chaînes andines, au sein de peuplements qui sont pour l'essentiel très différents des faunes de la Téthys occidentale, sont plus controversées. Leur présence semblerait prouver qu'une certaine communication entre Atlantique et Pacifique a pu se faire au Toarcien (Thierry, 1982). Cependant les *Bouleiceras* des Andes sont des formes de petite taille, un peu plus précoces, et s'écartant presque toutes des types malgaches : il pourrait s'agir d'évolutions vicariantes masquant des hétérochronies possibles (Thierry, 1982 ; Mouterde et Elmi, 1993). On ne pourrait donc rejeter *a priori* l'hypothèse d'une homéomorphie si 2 autres genres *Frechiella* et *Leukadiella*, tous deux bien représentatifs de la province téthysienne, mais absents des régions indomalgaches, n'étaient aussi présents sur la façade orientale des Amériques. Encore faut-il souligner le cachet particulier des *Leukadiella* canadiennes, qui s'inscrivent bien dans le contexte global d'une faune américaine proche des faunes téthysiennes sans pourtant être tout à fait identique (i.e., les « *Pleydella* » et les « *Phymatoceras* » décrits par Jakobs et al., 1994).

Plusieurs solutions ont été proposées, faisant en particulier appel à des voies pré-océaniques antérieures aux véritables ouvertures océaniques. Les faunes auraient ainsi pu emprunter une voie atlantique entre la Téthys occidentale (ou méditerranéenne) et le Pacifique à la hauteur de l'Amérique centrale (« couloir atlantique naissant », ou « corridor hispanique »). Ainsi selon Jakobs (1995), le domaine latitudinal occupé par les *Leukadiella* ou les *Frechiella* en Téthys méditerranéenne étant très restreint, leur présence ne peut s'expliquer que par une communication marine directe. Cependant, il semble clairement établi maintenant qu'il n'existe pas de voie directe hispanique avant le Callovien (Bassoullet et al., 1993 ; Elmi, 1993). Ces genres auraient donc pu transiter par une voie péripacifique ou contourner le Gondwana par le sud ou par le nord.

Dans le domaine téthysien s.s., les *Leukadiella* et les *Renziceras*, partis de la Méditerranée orientale ont sans doute gagné la Méditerranée moyenne et plus modestement l'Algérie et les chaînes bétiques en empruntant également la bordure gondwanienne. *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*, à suture simple mais morphologie globuleuse, sont originaires des bassins pélagiques plus ou moins diversifiés et compartimentés en Méditerranée centrale et orientale (Marches, Ionie) où ils pouvaient être piégés et devenir dominants (ex : banc à *Frechiella* de Valdorbia). Ils ont migré épisodiquement en longeant les domaines intermédiaires

apulosicilien et maghrébin et le craton ibérique et atteint l'Europe moyenne où leur répartition verticale est très disjointe (Alméra et Elmi, 1982).

4.1.3. Implications phylogénétiques

L'origine du genre *Bouleiceras*, plus ancien représentant du groupe étudié ici, est encore controversée. Selon Arkell (1952), le nucléus épineux des *Bouleiceras* rappelle les Polymorphitidae, mais de tels nucléus existent aussi chez certains Hildoceratidae (par exemple « *Harpoceras levitoni* » figuré par Wright [1882–1884 : Pl. 61, Figs. 1, 2], et rapporté avec doute à *Hildaites forte* BUCK. par Howarth (1992)). Les ancêtres immédiats seraient à rechercher dans le genre domérien *Seguenziceras* (= *Arietoceras*). Selon Blaison (1968), l'allure cératitique des sutures ne fournit pas d'argument décisif pour la recherche des filiations, cette configuration apparaissant à des époques diverses et dans des lignées quelconques. Ainsi, le plan sutural ne permet pas d'entériner les rapports établis avec les Arietitidae par Buckman (1919) et Renz (1933).

Pour Howarth (1973) les *Bouleiceratinae* ne peuvent descendre que des *Harpoceratinae* ou des *Arietoceratinae*. Guex (1974) opte pour cette dernière sous-famille et désigne le genre *Tauromeniceras* comme l'ancêtre le plus probable. Ce genre est en effet le seul qui regroupe des formes évolutives, tuberculées et costulées avec une suture de type cératitique et qui soit capable de donner naissance aux *Bouleiceras* par pérarmorphose. Or, les *Tauromeniceras* et plus généralement les *Arietoceratinae* n'ont jamais été signalés dans la province indomalgache, alors qu'ils sont fréquents au Maroc et en Péninsule ibérique où les *Bouleiceras* peuvent être localement abondants (Faugères, 1974 ; Mouterde communication orale). Nous pourrions tout aussi bien envisager pour ces faunes dites « indomalgaches » une origine dans le secteur atlantique de la Téthys et une migration dans le sens inverse de celui généralement admis, c'est-à-dire depuis l'ouest de la Méditerranée jusqu'au domaine indomalgache où elles se seraient bien adaptées et diversifiées (cf. les espèces créées par Arkell et le genre *Kohaticeras* inconnu dans le secteur atlantique). En revanche, et comme l'a fait remarquer Ziegler (1981), l'implantation de *Bouleiceras* (et de *Nejdia*) en domaine téthysien et en Europe du NW ne fut pas couronnée de succès malgré l'existence de voies de passage. L'absence du genre *Bouleiceras* des secteurs de bassins de la Méditerranée moyenne et orientale est remarquable et Braga et al. (1985) pensent que sa distribution est contrôlée par des facteurs écologiques. Notons pour mémoire que le caractère apparent de plus grande ancienneté (sous-zone à Simplex) des *Bouleiceras* d'Amérique du sud — s'il s'agit bien de la même lignée ! — peut également fournir une autre piste, puisque Hillebrandt (1981) cite des *Tauromeniceras* en Argentine et au Chili.

Considérons à présent le cas des *Leukadiella* que Guex (1974) faisait dériver des *Bouleiceras*. Cet auteur est depuis revenu sur son opinion (in Jakobs, 1995 et communication orale) et c'est à juste titre, semble-t-il, que Maccioni et

Venturi (2000) ont créé pour les genres *Leukadiella* et *Renziceras*, la sous-famille des Leukadiellinae, qui dériverait probablement des *Hildaites*. Kottek (1966) et Wendi (1966) avaient déjà noté les fortes affinités existant entre les *Hildaites* et les *Leukadiella*, et Jakobs (1995) propose *Hildaites propeserpentinus* BUCK. (in Kottek, 1966), comme ancêtre possible du genre *Leukadiella*. En conséquence, cet auteur présente un schéma qui reprend celui de Guex, avec cependant l'exclusion de *Leukadiella* replacé dans la lignée évolutive des *Hildaites*.

Dans son schéma phylétique (cf. Fig. 2), Guex (1974) justifiait la succession *Nejdia*-*Frechiella* par des arguments stratigraphiques et morphologiques. Il est vrai que ces 2 genres se succèdent apparemment sans hiatus temporel, mais l'extrême rareté, voire l'absence totale, des *Nejdia* récoltés dans les régions que l'on peut considérer comme le lieu d'origine des *Frechiella* (Ionie, Appennins...) rend bien aléatoire cette hypothèse. Il faut également noter que les *Frechiella* n'ont jamais été signalées dans le domaine indomalgache où les *Nejdia* sont les plus abondantes. De plus, les différences morphologiques entre les 2 genres sont importantes : passage d'une forme suboxycône à une forme globuleuse tricarénée, changement du dessin de la ligne de suture devenant beaucoup plus proche de celle des *Hildoceratidae* et en particulier de celle des *Hildaites* que de celle des *Bouleiceras*. La morphologie suboxycône des *Nejdia* est un autre argument pour réfuter la succession *Nejdia*-*Frechiella* : ce type de morphologie est en effet le plus souvent réalisé en fin de phylum (Contini, 1989). Ainsi la lignée des *Grammoceras* se termine par le genre oxycône *Hudlestonia* et les *Graphoceratidae* par les *Hyperlioceras* ; ces formes de fin de lignée ont par ailleurs une ligne suturale simplifiée. Dans notre hypothèse, le genre *Nejdia* serait donc sans descendance.

Si l'on n'admet pas la filiation *Nejdia*-*Frechiella* proposée par Guex (1974), on en revient donc à l'hypothèse ouverte d'Arkel (1957), reprise par Teruzzi (1981) selon laquelle les différents genres regroupés dans les *Bouleiceras* proviendraient de plusieurs genres antérieurs, difficiles à identifier. Il nous semble cependant que les genres les mieux placés pour avoir donné naissance aux *Frechiella* pourraient être les *Hildaites*, les *Orthildaites*, voire même les *Hildoceratidae* primitifs.

La succession *Frechiella*, *Paroniceras*, *Oxyparoniceras* paraît en revanche, bien plus évidente. Ces genres sont vraisemblablement apparus en domaine téthysien où leur fréquence semble plus importante que dans le domaine NW européen où ils ont sans doute migré épisodiquement. On peut toutefois regretter l'imprécision de l'enregistrement stratigraphique dans leur région d'origine : tout au plus peut-on se fonder sur le niveau zonal. C'est l'opinion de Teruzzi (1981) qui souligne la position stratigraphique des 3 genres et l'existence de formes de transition entre eux : ainsi, *F. achillei* est proche des *Paroniceras* par l'absence d'ornementation et le faible développement de la carène et

des sillons et *P. pelosioi* est proche des *Oxyparoniceras* par sa section subogivale.

Comme les *Frechiella*, les *Paroniceras* n'ont en Europe du NW qu'une répartition verticale extrêmement réduite (h. à Tethysi et à Lusitanicum pour les premières, zone à Variabilis pour les seconds, dont on rencontre cependant de rares spécimens dans la zone à Thouarsense des Causses) et une fréquence presque toujours faible. Il en est de même pour les *Oxyparoniceras* cantonnés dans la sous-zone à Fallaciosum et la zone à Dispansum. Il existe donc entre les 3 genres, et particulièrement entre les *Frechiella* et les *Paroniceras*, des hiatus stratigraphiques relativement importants qui peuvent laisser supposer que ces genres ne se sont pas reproduits sur place et ont été renouvelés par apports répétés, correspondant à des épisodes transgressifs, le hiatus stratigraphique n'existant sans doute pas en Méditerranée centrale et orientale. Chaque homme d'entre eux est d'ailleurs accompagné par des ammonites d'affinités téthysiennes : *Frechiella* par *Hildoceratidae* *crassum* et *H. lusitanicum*, *Paroniceras* par *Pseudomercatoceras bayani* et *P. frantzi*, *Oxyparoniceras* par des *Osperleoceras*. Cependant, il faut noter l'importance locale des populations d'*Oxyparoniceras* dans la zone à Dispansum des Causses et du centre-ouest (récoltes M.B. et L.R.). Si l'indépendance de ces 3 genres était admise, il conviendrait de les séparer taxonomiquement des *Bouleiceras* s.s. en les regroupant à l'intérieur d'une autre sous-famille, pour laquelle nous proposons le nom de *Paroniceratinae* SCHIND. Venturi et Ferri (2001) admettent également la division en 3 groupes des *Bouleiceras* s.l. :

- les *Bouleiceras* s.s. (*Bouleiceras*, *Nejdia* et *Kohatoceras* ?) ;
- les Leukadiellinae (*Leukadiella* et *Renziceras*) ;
- et les genres *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*. Mouterde et Elmi (1991 : p. 1189) avaient d'ailleurs, mais sans les nommer différemment, déjà distingué ces 3 ensembles à partir de considérations stratigraphiques et géographiques. En conclusion, les arguments morphologiques, stratigraphiques et paléogéographiques nous amènent à proposer une répartition des genres étudiés en 3 sous-familles (Fig. 3).

4.2. Approche cladistique

Notre analyse s'appuie sur une étude exhaustive de la bibliographie, sur l'étude des spécimens français décrits ci-après, sur quelques spécimens récoltés en Hongrie (Coll. P.N. et L.R.) ainsi que sur l'étude de la collection Collignon conservée à l'université de Bourgogne. Cette collection correspond à du matériel de Madagascar et comprend les taxons suivants : *Nejdia pseudogruberi* (10 spécimens), *Bouleiceras nitescens* (20 spécimens), *Bouleiceras* ssp. (13 spécimens).

4.2.1. Choix des extragroupes

La monophylie des *Bouleiceras* étant largement remise en question, il est apparu nécessaire d'introduire plusieurs extragroupes dans l'analyse permettant de polariser les caractères. Les genres *Tanromenoceras* (appartenant aux

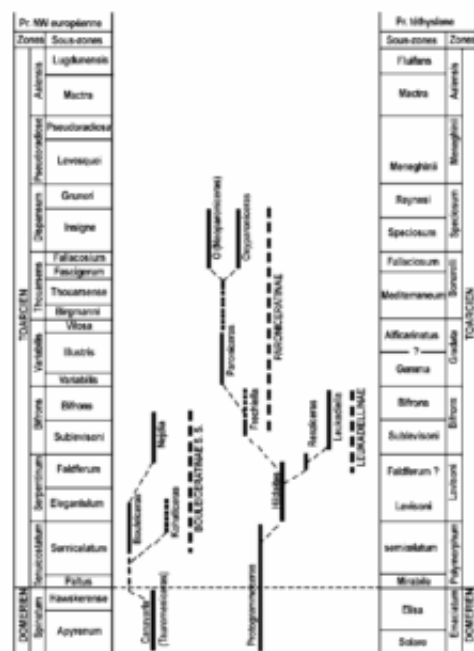


Fig. 3. Phylogénèse supposée des genres étudiés (approche morphologique, paléogéographique et stratigraphique).

Fig. 3. Supposed phylogeny of the studied genera (based on morphological, paleogeographical and stratigraphical arguments).

Arieticeratinae) et *Hildatites* (appartenant aux Hildoceratinae) ont été sélectionnés sur la base de leur ressemblance morphologique avec certains Bouleiceratinae. Ce sont les 2 genres les plus fréquemment évoqués comme ancêtres des Bouleiceratinae (e.g., Guex, 1974; Jakobs, 1995; Macchioni et Venturi, 2000). Le genre *Protogrammoceras* (appartenant aux Harpoceratinae) est également ajouté comme genre *a priori* entièrement extérieur aux Bouleiceratinae et possédant une morphologie suffisamment proche pour pouvoir être codée dans la même matrice.

4.2.2. Choix des taxons représentatifs des Bouleiceratinae

L'analyse cladistique étant menée pour proposer une hypothèse phylogénétique à l'échelle de la sous-famille, nous avons procédé à un échantillonnage conduisant à la sélection de 14 taxons de Bouleiceratinae (genres ou espèces) jugés représentatifs de la diversité des formes rencontrées. Le genre *Bouleiceras* est représenté par 2 espèces (*B. nitescens* et *B. arabicum*) rendant compte en particulier des différences de tuberculation. Le genre *Nejdia* est également représenté par 2 espèces (*N. pseudogruberi* et *N. bramkampfi*). Ce genre présente des espèces qui diffèrent de par leur morphologie générale et leur type d'ornementation. Il en est de même pour les genres *Leukadiella* (représentés par *L. helenae* et *L.*

Tableau 1

Caractères morphologiques et états des caractères choisis pour l'analyse cladistique

Morphological characters and states used in the cladistic analysis

N° caractères morphologiques et états

N° caractères morphologiques et états	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
type d'enroulement de la coquille : 0 (évolute), 1 (moyennement involute), 2 (franchement involute)	type d'enroulement de la coquille : 0 (évolute), 1 (moyennement involute), 2 (franchement involute)	compression de la coquille : 0 (rapport épaisseur/hauteur < 1), 1 ($E/H \geq 1$)	profondeur de l'ombilic : 0 (peu profond), 1 (profondeur moyenne), 2 (profond)	inclinaison du mur ombilical (m.o.) : 0 (mur ombilical peu ou pas différencié), 1 (mur ombilical subperpendiculaire), 2 (mur ombilical franchement perpendiculaire)	forme des flancs de la coquille : 0 (plats), 1 (légèrement bombés), 2 (très bombés)	angle des flancs par rapport au ventre : (0) flancs parallèles, (1) flancs convergents	démarcation du rebord latéro-ventral : 0 (nulle), 1 (faible), 2 (forte)	présence de sillons péricarénaires : 0 (présence de deux sillons), 1 (absence)	présence de méplats péricarénaires : 0 (présence de deux méplats), 1 (absence)	présence de côtes : 0 (présence de côtes vraies), 1 (absence)	présence de stries ou d'ondulations : 0 (présence stries ou d'ondulations), 1 (absence)	orientation de la costulation : 0 (côte radiale), 1 (côte rétroversée, au moins sur une portion), 2 (côtes absentes)	forme des côtes : 0 (côtes droites ou faiblement arquées), 1 (côtes sinuées), 2 (absence de côtes)	ornementation latéro-ombilicale : 0 (présence tubercules ou épaississements), 1 (absence)	ornementation latéroventrale : 0 (présence tubercules ou épines), 1 (absence)	présence d'une carène ventrale : 0 (présence), 1 (absence)	découpage des selles : 0 (selles découpées), 1 (selles lisses ou simplement échancrées)	complexité de la ligne de suture : 0 (ligne découpée), 1 (ligne très faiblement découpée)	forme de la première selle latérale : 0 (rapport hauteur/largeur > 1), 1 (proche de 1), 2 (< 1)

ionica) et *Paroniceras* (représenté par *P. helveticum* et *P. sternale*). Le genre *Oxyparoniceras* est représenté d'une part par les espèces *O. (O.) buckmani* et *O. (O.) telemachi* et d'autre part par l'espèce *O. (Neoparoniceras nov. s. gen.) undulosum*. Ce découpage en 2 sous-genres est justifié dans l'étude des formes françaises (cf. ci-après). Les espèces des genres *Frechiella* et *Kohaticeras* ne présentant pas de divergences fortes, ces derniers ne seront donc représentés que par leurs espèces type (respectivement *F. subcarinata* et *K. razai*). Le genre *Renziceras* est monospécifique et sera donc représenté par *R. nausikaæ*.

4.2.3. Caractères morphologiques et codage

Dix-neuf caractères morphologiques sont pris en compte (voir Tableau 1 pour le détail des caractères et des états), décrivant à la fois les caractéristiques géométriques des coquilles (e.g., taux d'involution, compression de la section), les caractéristiques ornementales (e.g., présence et forme des côtes) et la forme générale de la ligne de suture. Les états sont

Tableau 2
Matrice des caractères pour les 17 taxons utilisés ici
Data matrix for the 17 taxa used here

	12345	1	11111	1111
		67890	12345	6789
<i>Protogrammiceras</i>	00010	01110	10111	0001
<i>Hildaites</i>	00000	01100	11111	0001
<i>Tauromeniceras</i>	00000	01010	10001	0011
<i>Bouleiceras nitescens</i>	00111	11100	10000	0111
<i>Bouleiceras arabicum</i>	00111	11100	10001	0111
<i>Nejdia bramkampii</i>	10111	11101	12201	0112
<i>Nejdia pseudogruberi</i>	10111	11101	00001	0112
<i>Leukadiella helensica</i>	01000	02010	11110	0012
<i>Leukadiella ionica</i>	01000	02100	11110	0012
<i>Renziceras nausikaee</i>	01000	01010	11110	0011
<i>Frechiella subcarinata</i>	21221	11011	00011	0012
<i>Paroniceras sternale</i>	21222	10111	00011	1010
<i>Paroniceras helveticum</i>	21212	10111	12211	1010
<i>O. (Oxyparoniceras) buckmani</i>	20111	10111	00011	0011
<i>O. (Oxyparoniceras) telemachi</i>	20221	10111	00011	1011
<i>O. (Neoparoniceras) undulosum</i>	10211	00111	00011	101?
<i>Kohaticeras razai</i>	11111	01010	10001	1111

codés pour des spécimens adultes sauf pour les caractéristiques d'ornementation où nous avons tenu compte de l'ensemble de l'ontogenèse. Dans ce cas, l'ornementation (e.g., tubercules) peut être présente à l'état juvénile et/ou adulte. Cet ensemble nous semble constituer une base de description pouvant s'appliquer aux 14 taxons pris chez les Bouleiceratinae s.l. ainsi qu'aux 3 extragroupes (*Protogrammiceras*, *Tauromeniceras* et *Hildaites*).

4.2.4. Résultats (Figs. 4, 5)

La matrice des caractères (Tableau 2) est traitée à l'aide du logiciel de parcimonie Paup 3.1.1 (Swofford, 1993). Les caractères sont considérés comme non ordonnés, non orientés et non pondérés. Les 3 extragroupes contraignent les états des caractères à la racine de l'arbre. La matrice ne contient que des caractères informatifs, et toutes les autapomorphies portées par les taxons terminaux ont été éliminées.

La recherche des arbres les plus parcimonieux est effectuée avec l'option de recherche « heuristique » qui a produit 12 arbres de 53 pas. Ces 12 arbres montrent un indice de cohérence de 0,51 et un indice de rétention de 0,74, révélant la présence d'homoplasies. Les topologies de ces 12 arbres sont assez proches et ne diffèrent que sur certains nœuds particuliers. Les conflits et les cohérences entre ces arbres de parcimonie minimale peuvent être analysés et synthétisés en calculant des arbres de consensus ainsi qu'en évaluant la confiance des nœuds par une méthode de ré-échantillonnage (dans notre cas par la technique du Bootstrap).

L'arbre de consensus strict (Fig. 4), en ne considérant comme résolu que les nœuds présents dans les 12 arbres de parcimonie minimale révèle de fait les nœuds problématiques. Les points résolus montrent la monophylie du groupe constitué par les genres *Leukadiella* et *Renziceras* qui est associé au genre *Hildaites*. Les autres Bouleiceratinae (genres *Kohaticeras*, *Bouleiceras*, *Nejdia*, *Oxyparoniceras*, *Fre-*

chiella et *Paroniceras*) constituent également un groupe monophylétique qui lui est lié au genre *Tauromeniceras*. La topologie générale de cet arbre de consensus indique qu'aucun des arbres de parcimonie minimale n'envisage que les Bouleiceratinae s.l. constituent un groupe monophylétique. Ils indiquent au contraire clairement qu'il s'agit d'un groupe polyphylétique. Les conflits entre ces 12 arbres sont localisés uniquement au sommet de l'arbre (Fig. 4 points P1 et P2) et sont indiqués par une polyfurcation montrant dans

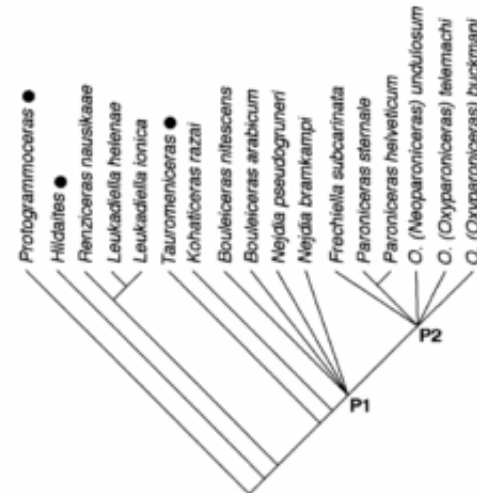


Fig. 4. Phylogénèse supposée des genres étudiés (approche cladistique : arbre de consensus strict).

Fig. 4. Supposed phylogeny of studied genera (cladistic approach: strict consensus tree).

ce cas une impossibilité de résoudre la phylogénie par l'analyse. C'est le cas de la polytomie P1 qui regroupe 4 taxons terminaux (*B. nitescens*, *B. arabicum*, *N. pseudogruberi* et *N. bramkampfi*) avec le groupe monophylétique des genres *Paroniceras*, *Oxyparoniceras* et *Frechiella*. De même, au sein de ce dernier groupe, la phylogénie n'est que partiellement résolue (Fig. 4 point P2), laissant en polytomie les 3 genres terminaux *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*.

Une analyse de parcimonie complémentaire fondée sur un ré-échantillonnage de type Bootstrap a été menée. Cette méthode génère N matrices (dans notre cas 1000) à partir de la matrice d'origine par tirage aléatoire des caractères avec remise. Chacune de ces matrices est ensuite analysée. Finalement un arbre de consensus majoritaire est calculé. Il indique à chaque nœud retenu la probabilité d'observer ce nœud. Ceci revient à tester la solidité d'une monophylie par la prise en compte aléatoire de tel ou tel caractère de la matrice d'origine. L'arbre obtenu (Fig. 5) modifie faiblement la topologie précédemment analysée. La polyphylie des Bouleiceratinae s.l. est retrouvée, le groupe monophylétique constitué par les genres *Renziceras* et *Leukadiella* est confirmé ; les autres Bouleiceratinae constituant un autre groupe monophylétique indépendant. Au sein de ce dernier, le groupe constitué par les genres *Frechiella*, *Paroniceras*, *O.* (*Oxyparoniceras*) et *O.* (*Neoparoniceras*) apparaît monophylétique, alors que la phylogénie des genres *Bouleicer*, *Nejdia* et *Kohatceras* n'est pas résolue.

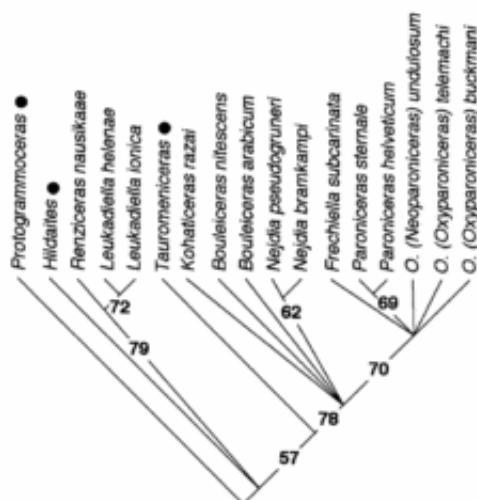


Fig. 5. Phylogénie supposée des genres étudiés (approche cladistique : arbre de bootstrap).
Fig. 5. Supposed phylogeny of the studied genera (cladistic approach: bootstrap tree).

4.3. Comparaison entre les 2 approches de reconstitution phylogénétique

Les 2 approches confirment le polyphylétisme du groupe étudié, les Leukadiellinae constituant indubitablement un rameau séparé. L'hypothèse retenue dans la première approche de l'indépendance des Paroniceratinae a été confirmée par l'analyse cladistique, qui n'a cependant pas résolu les relations de parentés au sein de ce groupe. De plus les 2 approches divergent quant à l'origine de ce groupe (*Hildaites* d'après les données stratigraphiques et paléogéographiques). L'analyse cladistique ne permet pas de répondre à la question, en laissant en polytomie les Paroniceratinae et les genres regroupés en Bouleiceratinae s.s. En outre, aucune relation phylétique entre les genres *Bouleicer*, *Nejdia* et *Kohatceras* n'a pu être clairement établie par l'une ou l'autre méthode. L'une des conséquences importantes de cette première analyse cladistique portant sur les Bouleiceratinae s.l. est que les résultats impliquent l'existence de plusieurs groupes paraphylétiques (voir Fig. 4). C'est le cas notamment des Hildoceratinae (dont fait partie le genre *Hildaites*) devenant paraphylétiques du fait de l'existence de descendants rangés sous un autre nom (Leukadiellinae, Bouleiceratinae). C'est également le cas des Bouleiceratinae s.s. (regroupant les genres *Kohatceras*, *Bouleicer* et *Nejdia*). Dans l'attente d'une analyse plus détaillée incluant notamment d'autres représentants des Hildoceratinae nous conservons ces taxons tels quels.

5. Les Paroniceratinae en France : inventaire et systématique

Alors que les Bouleiceratinae s.s. et les Leukadiellinae n'ont jamais été signalés sur le territoire français, les Paroniceratinae ont été cités dans la plupart des régions où existent des affleurements toarciens (Fig. 6). Ils font en revanche, toujours partie de la faune accompagnante et n'atteignent qu'exceptionnellement des pourcentages significatifs dans les inventaires des faunes d'ammonites. Les récoltes effectuées par Monestier et Guex dans les Causses, ainsi que des récoltes plus récentes (Sciau, Bécaud et Rulleau) dans la même région, mais aussi dans la région lyonnaise (Rulleau et Thévenard) et dans le Poitou (Bécaud et Rulleau) ont permis d'atteindre une bonne précision dans la position stratigraphique des 3 genres constituant la sous-famille. L'échelle stratigraphique utilisée ici est celle définie par Elmi et al. (1997) (Fig. 7).

Un certain nombre de coupes détaillées sont figurées ici (Figs. 8–12) : celles des Causses s'appuient sur les travaux de Guex et les observations inédites de M. Bécaud, ce dernier ayant également effectué des relevés dans les carrières d'Airvault et de La Gouraudière (Deux-Sèvres). Les coupes de la région lyonnaise sont tirées des recherches de Rulleau et al. (2001) dans les carrières Lafarge à Belmont et sur le site des anciennes mines de fer de l'Isère. Les positions stratigraphiques des ammonites récoltées dans les coupes sont mention-



Fig. 6. Répartition des Paroniceratinae en France et localisations des coupes étudiées : 1. La Gouraudière, Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres) ; 2. Airvault (Deux-Sèvres) ; 3. Causses (Aveyron) ; 4. Belmont (Rhône) ; 5. Saint-Quentin-Fallavier — La Verpillière (Isère).
Fig. 6. Geographical repartition of french Paroniceratinae and localisation of the studied outcrops.

nées uniquement pour les Bouleiceratinae s.l. et pour quelques ammonites trouvées dans les mêmes bancs et justifiant des datations biostratigraphiques.

Ordre : AMMONOIDEA Zittel, 1884

Sous-Ordre : AMMONITINA Hyatt, 1889 (Hyatt, 1889)

Superfamille : HILDOCERATACEAE Hyatt, 1867

Famille : HILDOCERATIDAE Hyatt, 1867

Sous-famille : PARONICERATINAE Schindewolf, 1963

Schindewolf (1963) a scindé les Bouleiceratinae ARKELL en 2 groupes :

PROVINCE NW EUROPÉENNE				CALAÏES		PROVINCE TYPHÉNÉENNE	
zones	sub-zones	sub-zones	sp.	Séquences de zones		zones	sub-zones
Aulacis	Lugubris	Boulengeri	XXXX			Aulacis	Flabris
		Lugubris	XXXX				Mactris
		Mactris	XXXX				
Pseudoboulengeri	Pseudoboulengeri	Mactris	XXXX			Moussini	
		Mactris	XXXX				Reynoldi
		Mactris	XXXX				
Disparis	Disparis	Disparis	XXXX			Speciosus	
		Disparis	XXXX				Pallidus
		Disparis	XXXX				
Thouarsensis	Thouarsensis	Thouarsensis	XXXX			Boulengeri	
		Thouarsensis	XXXX				Medusinus
		Thouarsensis	XXXX				
Variabilis	Variabilis	Variabilis	XXXX			Cretaceus	
		Variabilis	XXXX				Genus
		Variabilis	XXXX				
Bifrons	Bifrons	Bifrons	XXXX			Bifrons	
		Bifrons	XXXX				Subbifrons
		Bifrons	XXXX				
Serpentinus	Serpentinus	Serpentinus	XXXX			Lentus	
		Serpentinus	XXXX				Pallidus T
		Serpentinus	XXXX				
Tenuicostatus	Tenuicostatus	Tenuicostatus	XXXX			Polymorphus	
		Tenuicostatus	XXXX				Miroli
		Tenuicostatus	XXXX				

Fig. 7. Cadre stratigraphique retenu dans ce travail.

Fig. 7. Stratigraphical framework used in the present work.

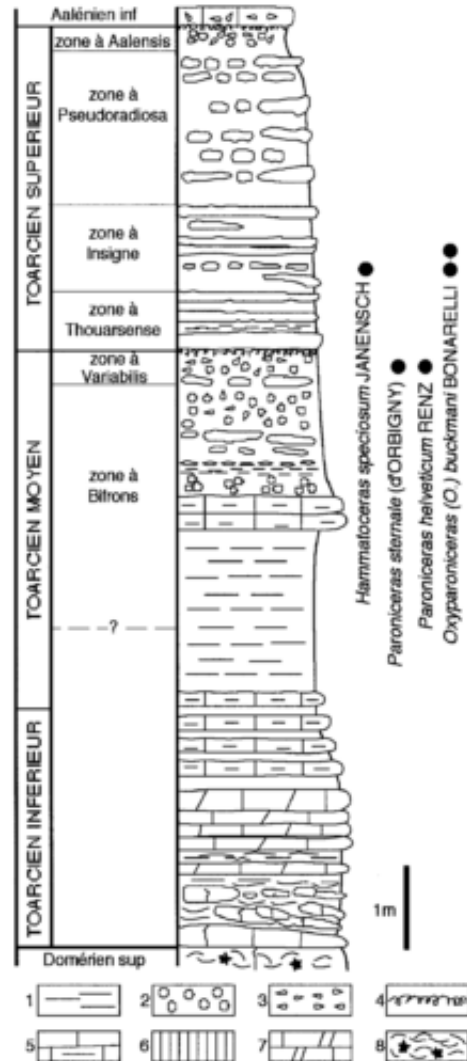


Fig. 8. Coupe synthétique de Belmont (Rhône). 1. Marnes et argiles ; 2. Oolites ferrugineuses dispersées dans les marnes ; 3. Galets phosphatés et galets mous ; 4. Horizons très bioturbés ; 5. Calcaires et calcaires argileux ; 6. Calcaires à oolites ferrugineuses ; 7. Calcaires à entroques finement broyés ; 8. Calcaires à gros entroques et à débris coquilliers.

Fig. 8. Stratigraphic section of Belmont (Rhône).

- *Bouleiceras* et *Leukadiella* rattachés aux Hildoceratinae ;
- et *Frechiella* et *Paroniceras* s.l. constituant une nouvelle famille de la superfamille des Hammatocerataceae : les

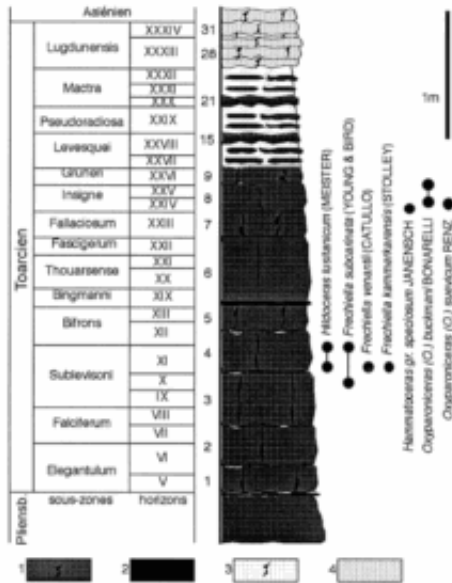


Fig. 11. Coupe de La Gouraudière, Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres). 1. Calcaire oolithique ferrugineux ; 2. Lacunes ; 3. Marnes ; 4. Calcaires marneux.

Fig. 11. Stratigraphic section of La Gouraudière, Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres).

Frechiella subcarinata (YOUNG et BIRD, 1822)

Figs. 13 (2,3,5) et 14 (1)

1822 *Nautilus subcarinatus* nov. sp. — Young et Bird, p. 255, Pl. 12, Fig. 7.

? 1850 *Ammonites sabinus* nov. sp. — d'Orbigny, p. 247, en collection.

v 1874 *Ammonites subcarinatus* (Y. et B.) — Dumortier, p. 108.

1910 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Buckman, Pl. 23 ; refiguration de l'holotype (par monotypie).

? 1912 *Frechiella subcarinata* (OPPEL) — Lissajous, p. 2.

1921a *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Monestier, p. 232 et 234.

v 1931 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Monestier, p. 14 ; Pl. 7, Fig. 2 ; Pl. 9, Fig. 3.

v 1967 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Elmi, p. 234.

1971 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rioult, p. 615.

1971 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Gabilly et al., p. 606.

1972 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Guex, p. 619.

1984 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Maubeuge, p. 94, Figs. 63 et 64.

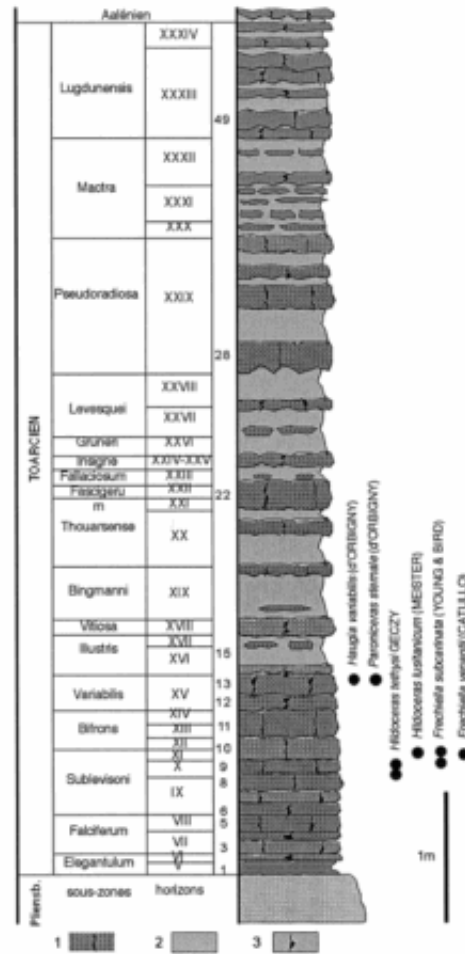


Fig. 12. Coupe d'Airvault. 1. Calcaires avec oolithes ferrugineuses ; 2. Marnes ; 3. Calcaires marneux.

Fig. 12. Stratigraphic section of Airvault (Deux-Sèvres).

1992 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Howarth, p. 157 ; Pl. 29, Figs. 4–7 ; text- Figs. 39A et B, (synonymie importante).

v 1993 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Sciau, Pl. 17, Fig. 10.

1993 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, Pl. 34, Figs. 5–8. (Rulleau, 1993)

1996 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 3, Fig. 6. (Rulleau, 1996)

1998 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau et al., p. 93.

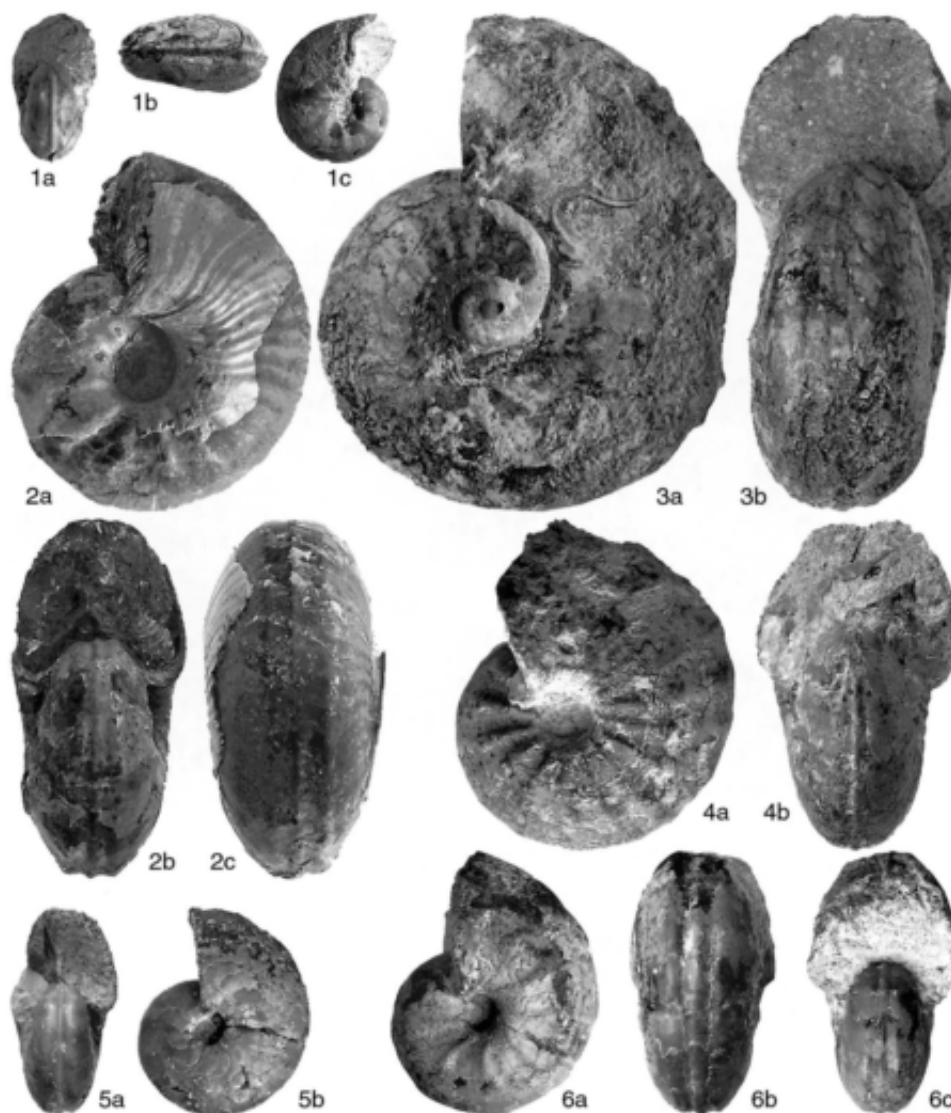


Fig. 13. 1. *Frechiella venantii* (CATULLO), FSL 169913 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 26,5$; à $D = 25$; $H = 15,5$; $E = 15$; $O = 3,5$. 2. *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), EM 5033 (Coll. Terquem), horizon à Lusitanicum, Long-la-ville près de Longwy (Lorraine), $D_m = 64$; $H = 31$; $E = 31,5$; $O = 13,5$. 3. *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169916 (Coll. Bécaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 88,5$; $H = 38$; $E = 39$; $O = 24,6$. 4. *Frechiella hammerkarensis* (STOLLEY), FSL 169915 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 59$; à $D = 54$; $H = 28,5$; $E = 30$; $O = 11$. 5. *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169917 (Coll. Bécaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 37$; $H = 21$; $O = 6$. 6. *Frechiella venantii* (CATULLO), FSL 169914 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 47$; $H = 26$; $E = 25$; $O = 6,5$. Les mesures sont données en millimètres. D_m = diamètre maximum, D = diamètre, O = ombilic, H = hauteur, E = épaisseur.

Fig. 13. Measures are given in millimeters. D_m = maximal diameter, O = umbilical diameter, H = whorl-height, E = whorl width.

2000 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, Pl. 7, Fig. 6 ; Pl. 10, Fig. 1. (Rulleau, 2000)

2001 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau et al., Pl. 10, Fig. 3.

Description : espèce épaisse et involute, à section arrondie et sillons péricarénaires bien marqués. L'ornementation est assez discrète sur les tours internes, effacée par la suite. Seuls quelques exemplaires présentent des ébauches de costulation en bordure de l'ombilic.

Extension géographique en France : dans la région lyonnaise, où la base de la zone à Bifrons est rarement fossilifère, *F. subcarinata* ne se rencontre que dans les « marnes et calcaires noirs » de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) (Rulleau et al., 2001). La citation de Dumortier (1874), relative à Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône) est probablement due à une confusion avec *P. sternale*. Plus au nord, l'espèce a été signalée en Saône et Loire, dans le Jura et en Lorraine (d'Orbigny, 1850 ; Maubeuge, 1984). Elle est également citée en Normandie (Rioullet, 1971). Au sud de la région lyonnaise, on la rencontre en Ardèche (Elmi, 1967 et récoltes Y. Cassel et L. Rulleau), dans les environs de Digne (à la Robine, récolte L.R.) dans le Gard (de Brun et Marcelin, 1934). Plus à l'ouest, *F. subcarinata* est présente dans le centre-ouest (Deux-Sèvres : Vrines, stratotype de l'étage toarcien, carrières d'Airvault (coupe de référence du Toarcien in Gabilly, 1976) et de La Gouraudière ; Vendée : Moutiers sur le Lay, Le Bernard) (Gabilly et al., 1971, récoltes M.B. et L.R.), mais rarissime dans les Causses (Monestier, 1921a, 1931 ; Sciau, 1993). Cependant Dumortier (1874) et d'Orbigny (1850) la signalent en Lozère ; nous n'avons pu vérifier ces citations, mais un exemplaire a récemment été récolté par A. Brocard au Balduc près de Mende.

Position stratigraphique (Figs. 9, 11 et 12) : tous les auteurs s'accordent sur le niveau des récoltes : sommet de la sous-zone à Sublevisoni (horizon à Tethysi et horizon à Lusitanicum).

Frechiella kammerkarensis (STOLLEY)

Fig. 13 (4)

1903 *Ammonites kammerkarensis* nov. sp. — Stolley, p. 55.

1925a *Frechiella kammerkarensis* (STOLLEY) — Renz, p. 211, Pl. 5, Fig. 1 ; refiguration de l'holotype.

? 1934 *Frechiella kammerkamensis* (STOLLEY) — de Brun et Marcelin, p. 430 ; Pl. 1, Figs. 8–9.

Description : espèce épaisse et involute à section subtrapézoïdale et sillons péricarénaires bien marqués. Fortes côtes arrondies, à peine sinuées, visibles sur toute la hauteur du flanc et s'élargissant en atteignant la région ventrale, ce qui peut donner un contour polygonal à la coquille.

Rapports et différences : *F. kammerkarensis* est surtout remarquable par la vigueur de sa costulation. Ce caractère est peu visible sur le très petit exemplaire figuré par de Brun et Marcelin (1934). L'espèce peut atteindre une grande taille puisqu'un exemplaire figuré (Fig. 13 (4)) est encore cloisonné au diamètre de 59 mm.

Position stratigraphique (Fig. 11) : identique à celle de *F. subcarinata* dans le centre-ouest.

Frechiella venantii (CATULLO)

Figs. 13 (1,6)

1846 *Ammonites venantii* nov. sp. Catullo, p. 11, Pl. 13, Fig. 3.

1925c *Frechiella venantii* (CATULLO) — Renz, p. 393, text.fig. a et b ; refiguration de l'holotype.

? 1934 *Frechiella venantii* (CATULLO) — de Brun et Marcelin, p. 450 ; Pl. 2, Figs. 13–14.

Description : espèce épaisse, aux flancs bombés, mais à région ventrale étroite. Côtes bien marquées autour de l'ombilic mais ne dépassant pas le milieu du flanc. Nos 2 exemplaires se rapprochent de la variété *porciae* de Renz (1925c), par la courbure vers l'avant des côtes qui dans les premiers tours se terminent par de petits tubercules proches de la région ventrale.

Rapports et différences : cette espèce est plus globuleuse que les précédentes et intermédiaire par la vigueur de la costulation entre *F. kammerkarensis* et *F. subcarinata*. L'exemplaire figuré par de Brun et Marcelin (1934) est en mauvais état et attribué de façon erronée par ces 2 auteurs à l'Aalénien.

Position stratigraphique (Figs. 11 et 12) : la même que les 2 espèces précédentes dans le centre-ouest.

Genre : *Paroniceras* BONARELLI, 1893.

Espèce-type : *Ammonites sternalis* von BUCH in d'ORBIGNY, 1845, Pl. 111, Figs. 1–2.

Ammonites globuleuses, involutes, à ornementation fugace et région ventrale arrondie, sans carène. Bonarelli englobe dans sa description originale aussi bien les formes à section arrondie (*Paroniceras* s.s.) que les formes à section ogivale, à présent regroupées dans le genre *Oxyparoniceras*. Parmi les très nombreuses espèces de *Paroniceras* s.s. décrites dans la littérature, seules 3 ont été citées en France. Les « *Paroniceras* » microconques, décrits par Monestier (1931) et qui occupent le même intervalle stratigraphique que les *Oxyparoniceras*, seraient, selon Guex (1975), à rapprocher de ces derniers, et sont ici attribuées à un sous-genre nouveau : *Neoparoniceras*.

Paroniceras gr. de *P. sternale* (d'ORBIGNY, 1845).

Figs. 14 (3) et 15 (1–3, 5)

non 1830 *Ammonites lenticularis* nov. sp. — von Buch, Pl. 1, Fig. 3.

1845 *Ammonites sternalis* von BUCH — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Fig. 1–2 (? Fig. 3 ; non Figs. 4–7) : figure-type.

1842 *Ammonites nautiloides* nov. sp. — Raspail, p. 46, Pl. 2, Fig. 27.

1866 *Ammonites sternalis* de BUCH — Falsan et Locard, p. 256.

? 1868 *Ammonites Le Mesle* nov. sp. — Reynès, p. 105.

1874 *Ammonites sternalis* von BUCH — Dumortier, p. 107, pars. ?

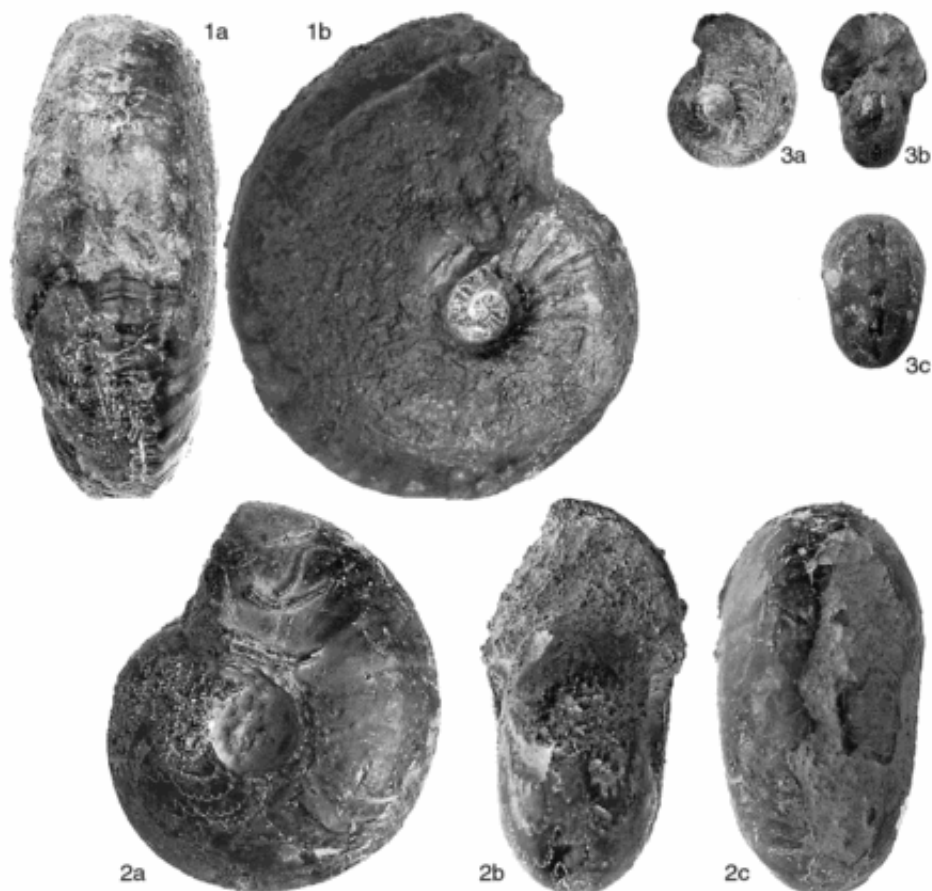


Fig. 14. 1. *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169918 (Coll. Thévenard), horizon à Lusitanicum, La Roche, $D_m = 90$; $H = 46$; $E = 36$; $O = 15$. 2. *Paroniceras helveticum* RENZ, FSL 169924 (Coll. Rulleau), horizon à Variabilis, Carrière Lafarge, Belmont, $D_m = 73$; $H = 36,5$; $E = 39$; $O = 16$. 3. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169923, zone à Variabilis, Le Campucie, Le Clapier (Aveyron), $D_m = 28,5$; à $D = 27$; $H = 14$; $E = 17$; $O = 5$.

1895 *Paroniceras sternale* (von BUCH in d'ORB.) — Bonarelli, p. 234, Fig. 3.

1912 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Roman et Genevieux, p. 44, pars. ?

1912b *Paroniceras sternale* (BUCH) — Renz, p. 602, Figs. 20–21.

1926 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Roman, p. 141.

1931 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Monestier, p. 12; Pl. 7, Figs. 5, 12, ? 13, ? 22; Pl. 9, Fig. 8.

1932 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — de Brun, p. 28, Pl. 3, Fig. 7.

1934 *Paroniceras sternale* (de BUCH in d'ORB.) — de Brun et Marcelin, p. 430.

non 1939 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Gillard, p. 605; Pl. 18, Figs. 6 et 7.

1959 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Théobald et Cheviet, p. 48, pars.; Pl. 2, Fig. 2, seule.

? 1967 *Paroniceras* sp. — Elmi, p. 237.

1968 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Guex, p. 20, Fig. 23; Pl. 3, Fig. 17.

1972 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Guex, p. 621 et 640; Pl. 4, Fig. 8.

1973 *Paroniceras sternale*, var. globuleuse — Rouire et Rousset, Pl. 4, Fig. 15.

1976 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Schlegelmilch, p. 96; Pl. 52, Fig. 2.

- 1979 *Paroniceras sternale* — Richter, p. 89.
 1980 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Thomel, p. 74, Fig. 140.
 v 1982 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Club millavois de Géologie, p. 141.
 1991 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Elmi et Rulleau, Pl. 2, Figs. 6–7.
 v 1993 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Sciau, p. 34 ; Pl. 17, Figs. 11–13.
 1993 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Rulleau, Pl. 33, Fig. 9 ; Pl. 34, Figs. 1–4.
 1994 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Mousterde et Gabilly, p. 99 ; Pl. 33, Fig. 7a-c.
 1996 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 22, Fig. 1.
 1997 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Cassel, p. 165.
 1998 *Paroniceras sternale* (von BUCH in d'ORB.) — Rulleau et al., p. 92.
 2001 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 1.
 2002 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Fauré, p. 722, Pl. 17, Fig. 11.

Remarque nomenclaturale (Guex, 1972 ; Mousterde et Gabilly, 1994) : von Buch n'a jamais publié d'*Ammonites sternalis* von BUCH, mais une *Ammonites lenticularis* von BUCH, qui suivant l'interprétation de Bonarelli (1895), est à classer dans le genre *Oxyparoniceras* (autrefois non détaché des *Paroniceras* s.s.). Sous prétexte d'homonymie avec l'*Ammonites lenticularis* PHILIPS (espèce de l'Oxfordien), d'Orbigny (1845), avec l'accord de von Buch a rebaptisé *A. sternalis* von BUCH l'espèce créée par ce dernier. Toutefois, comme c'est d'Orbigny qui a publié ce nom, la paternité lui en revient.

Description : *P. sternale* est une ammonite globuleuse, à ombilic étroit et profond et pourtour ventral arrondi (quoique très légèrement anguleux sur la figure type de d'Orbigny, Pl. 111, Figs. 1–2). Le moule interne, apparemment lisse, présente sur les meilleurs exemplaires de fines stries et parfois de faibles côtes arrondies visibles en lumière rasante. Lignes cloisonnaires simples à selles arrondies et lobes étroits, faiblement festonnés.

Rapports et différences : la grande majorité des *Paroniceras* figurés sous le nom de *P. sternale* possède une section franchement circulaire ou ovale épaisse (cf. Venturi et Ferri, 2001 : p. 206). Cependant quelques auteurs figurent des spécimens qui, tout en restant globalement globuleux, présentent une section allant de légèrement anguleuse à subogivale (au-delà d'un diamètre de 10 mm), se différenciant ainsi légèrement de la forme la plus courante. C'est le cas de l'exemplaire désigné comme type de l'espèce (in d'Orbigny), de l'interprétation de Bonarelli (1895 : Pl. 1, Fig. 3) ou de la variété *bisbinensis* de Renz (1922 : Pl. 6, Fig. 4). Deux des exemplaires de la « zone à *Harpoceras bicarinatum* » figurés sous ce nom par Monestier (1931 : Pl. 7, Figs. 13–22), sont d'après lui à section en ogive subangulaire mais il ne donne malheureusement pas de vue ventrale. *P. pelosioti*

TERUZZI semble être une forme intermédiaire entre ces variants et les *Oxyparoniceras*.

Nous avons nous-mêmes récolté dans les Causses quelques spécimens présentant aussi une section faiblement subogivale, dans une position stratigraphique plus élevée (sommet de la zone à *Variabilis* et zone à *Thouarsense*, horizon à Doernense) que celle de la forme à section circulaire. Deux de ces exemplaires sont figurés ici (Figs. 15 (2,5)). Notre échantillon est cependant trop réduit pour que nous puissions lui attribuer un nom nouveau, et nous le conservons dans la variabilité de l'espèce *sternale*. Par ailleurs, Guex a décrit (1968 : p. 20 ; Pl. 3, Fig. 17) un microconque de *P. sternale* qui se différencie de son homologue macroconque uniquement par sa taille plus réduite.

Extension géographique en France : les *Paroniceras* ont une extension plus limitée que les *Frechiella*, puisqu'on ne les trouve pas au nord de la Loire et du Jura. Dans la région lyonnaise, ils sont présents, mais en petit nombre, dans tous les gisements où existent les dépôts de la zone à *Variabilis* : Mont d'Or lyonnais, Beaujolais méridional, Saint-Quentin (Isère) et environs de Charlieu (Loire). Plus au nord, ils sont cités uniquement dans le Jura (Dumortier, 1874 ; Théobald et Cheviet, 1959). Dans le sud, l'espèce a été citée en Ardèche (d'Orbigny, 1845 ; Elmi, 1967), dans le Gard (d'Orbigny, 1845 ; de Brun, 1932 ; Cassel, 1997), l'Hérault (Dumortier, 1874 ; Roman et Gennevaux, 1912). Plus à l'ouest, *P. sternale* se rencontre dans les Deux-Sèvres (carrière d'Airvaux : récoltes M.B. et L.R.), bien que Gabilly ne l'ait pas citée et que l'exemplaire figuré par Gillard (1939) soit un *Oxyparoniceras*. Ce sont finalement les exemplaires des Causses qui ont donné lieu au plus grand nombre de citations et de figurations, aussi bien de la part des auteurs français (Raspail, Reynès, d'Orbigny, Monestier, Guex, Thomel, Sciau), que des auteurs étrangers (Renz, Richter, Schlegelmilch). Cela est dû au bon état de conservation des échantillons et à la richesse des gisements qui fournissent une grande quantité d'ammonites, parmi lesquelles *P. sternale* n'est pourtant proportionnellement pas plus abondante qu'ailleurs.

Position stratigraphique (Figs. 8 et 12) : sommet sous-zone à *Variabilis* et base sous-zone à *Illustris* (et du sommet de la sous-zone à *Illustris* jusqu'à la zone à *Thouarsense* pour la forme à section subangulaire des Causses).

Paroniceras gr. de *P. helveticum* Renz, 1922.

Fig. 14 (2).

1922 *Paroniceras helveticum* nov. sp. — RENZ, p. 139 ; Pl. 6, Figs. 8–9, 11 ; Pl. 7, Fig. 4.

1932 *Paroniceras helveticum* RENZ — de Brun, p. 26 ; Pl. 1, Fig. 5 ; Pl. 2, Fig. 8.

? 1932 *Paroniceras levantinum* RENZ — de Brun, p. 28 ; Pl. 1, Fig. 7 ; Pl. 3, Fig. 2.

Description : quelques exemplaires de *Paroniceras* recueillis dans la région lyonnaise se rapprochent par leur épaisseur moins grande et leur plus grande ouverture ombilicale de *P. helveticum* RENZ. De Brun a figuré des formes identiques du Gard, qu'il a attribué soit à *P. helveticum*, soit à

P. levantinum RENZ., qui ne diffère, semble-t-il, du précédent que par son ouverture ombilicale un peu moins importante ce qui en fait une forme intermédiaire avec *P. sternale*. La qualité moyenne de ses figurations et le manque de vues ventrales empêchent toute certitude. Cette forme est également présente dans le centre-ouest (carrière d'Airvault).

Position stratigraphique (Fig. 8) : identique à celle de *P. sternale* dans les régions étudiées.

Genre : *Oxyparoniceras* GUEX, 1974

Diagnose : Paroniceratinae involutes à tours arrondis jusqu'à un diamètre de 10 mm environ et acquérant ensuite une section ogivale dans le sous-genre *O. (Oxyparoniceras)*, alors que les formes microconques *O. (Neoparoniceras)* conservent une section arrondie.

Remarque nomenclaturale : Jeannet (1908) a créé le genre *Jacobella* par erreur, en croyant décrire une ammonite de l'Albien et sans avoir reconnu dans son exemplaire un mauvais spécimen de « *Paroniceras* » (au sens large de l'époque). Or, même si sa diagnose ne fait pas état de la section ogivale, ses figures sont suffisamment claires pour que l'on puisse y reconnaître un *Oxyparoniceras*. Dès 1909, Rollier ne manqua pas de relever cette erreur d'interprétation, en rejetant et le nom de genre et le nom d'espèce *hugoni*. Depuis cette date, les noms créés par Jeannet n'ont plus été employés, jusqu'à ce que Howarth les exhume en 1992, ce qu'il n'aurait sans doute pas fait s'il avait eu connaissance de l'article de Rollier. Nous préférons ici utiliser le terme *Oxyparoniceras* proposé par Guex (1974), plus expressif et à présent consacré par l'usage.

Sous-genre : *Oxyparoniceras (Oxyparoniceras)*.

Synonyme : *Jacobella* JEANNET, 1908 *nomen oblitum*.

Espèce-type : *Paroniceras telemachi* RENZ, 1912.

Diagnose : Paroniceratinae macroconques, involutes à tours ogivaux, carénés ou non. L'angle ventral apparaît au diamètre de 10 mm environ. Comme les *Paroniceras*, les *O. (Oxyparoniceras)* possèdent de fines stries partant du bord ombilical allant d'un flanc à l'autre en passant sur la partie ventrale, certains spécimens présentent sur les flancs de faibles côtes arrondies visibles en lumière rasante. Lignes de sutures simples à selles et lobes arrondis, faiblement festonnés. Il existe une certaine variabilité dans l'espacement des cloisons ; au même diamètre, celles-ci peuvent être très rapprochées sur certains spécimens ou plus éloignées sur d'autres.

Avant la création du genre *Oxyparoniceras* par Guex (1974), les formes à section ogivale étaient considérées comme des espèces du genre *Paroniceras* et même, le plus souvent, comme des variétés de *P. sternale*, ce qui explique les difficultés d'attribution lorsqu'il n'existe pas de figuration ventrale — ou pas de figuration du tout — des exemplaires cités et qu'il n'a pas été possible de les examiner en collection. Ainsi, Monestier (1921a) a signalé, sans figuration, l'existence dans la zone à Bifrons et à Variabilis, aux côtés de *P. sternale* « var. globuleuse », de *P. sternale* « var. non globuleuse et non carénée, propre à tout le Toarcien ». Nous

n'avons personnellement rencontré cette dernière forme, en très rares exemplaires, qu'au sommet de la zone à Variabilis (Fig. 14 (2)).

Contrairement aux *Paroniceras*, le nombre d'espèces décrites est assez réduit. Les exemplaires français, dont la répartition géographique est sensiblement comparable à celle des *Paroniceras*, ont été attribués, selon les auteurs, tantôt à *O. buckmani* (BON.), tantôt à *O. telemachi* (RENZ). Deux autres noms ont également été proposés : *O. lenticulare* (von BUCH) et *O. hugoni* (JEANNET). *Paroniceras pelosioti* TERUZZI est une forme involute à section ogivale et flancs convexes ; l'aire ventrale subacute ne comporte ni sillons, ni carène ; l'ombilic est large, profond, à paroi verticale ; l'ornementation est constituée de grosses côtes à peine visibles sur les flancs. Selon Teruzzi (1981), les « *Paroniceras* » des Causses, à section ogivale subangulaire non carénée, correspondraient à cette espèce. Ils sont rangés ici dans l'espèce *O. (O.) telemachi*. Il existe des formes intermédiaires entre les différentes espèces. Aussi, ne faut-il pas s'étonner que Rollier (1909) propose de regrouper tous les *Oxyparoniceras* sous le nom de *lenticulare*, Guex (1974) sous le nom de *telemachi* et Mouterde et Gabilly (1994) sous celui de *buckmani*.

Les fouilles effectuées dans le sud-est de l'Aveyron en 2000 et 2001 (M.B.) dans les localités de Saint-Paul des Fonts, Camplong (commune de Cornus), Antignes et Tournadous (commune de Fondamente), Le Campucie (Commune du Clapiér) ont permis de réunir 180 *O. (Oxyparoniceras)* récoltés en place. Il apparaît que les premiers représentants (base de la sous-zone à Fallaciosum) des *O. (Oxyparoniceras)* ont une section ovale anguleuse, épaisse et sans carène (horizon à Fallaciosum). Ils correspondent à l'espèce *telemachi* RENZ. Lorsque l'on s'élève dans la série stratigraphique, ils semblent donner naissance à 2 branches parallèles :

- branche 1 : les morphotypes successifs deviennent de plus en plus comprimés, puis se différencient par pérarmorphose, une pseudocarène apparaissant suivant une progression centripète en partant de la loge et gagnant progressivement les premiers tours. On aboutit au stade *O. (O.) buckmani* (horizon à Cappucinum et base horizon à Pachu) dont les derniers représentants sont très comprimés (Figs. 16 (5,6)). Les formes intermédiaires sont difficiles à ranger dans une espèce ou dans une autre et il est pratiquement impossible de déterminer les nucléus et les phragmocônes lorsque ceux-ci ne possèdent pas au moins un début de pseudocarène ;
- branche 2 : les derniers représentant épais de *O. (O.) telemachi* (horizon à Cappucinum) évoluent également de manière pérarmorphique, une carène assez large triangulaire et arrondie au sommet apparaît progressivement suivant une progression centripète en partant de la loge pour gagner les premiers tours, mais sans jamais aller en deçà de 10 mm de diamètre environ. On aboutit alors à l'espèce *O. (O.) suevicum* (horizons à Cappucinum et à Pachu). La même remarque que pour la branche 1 s'ap-

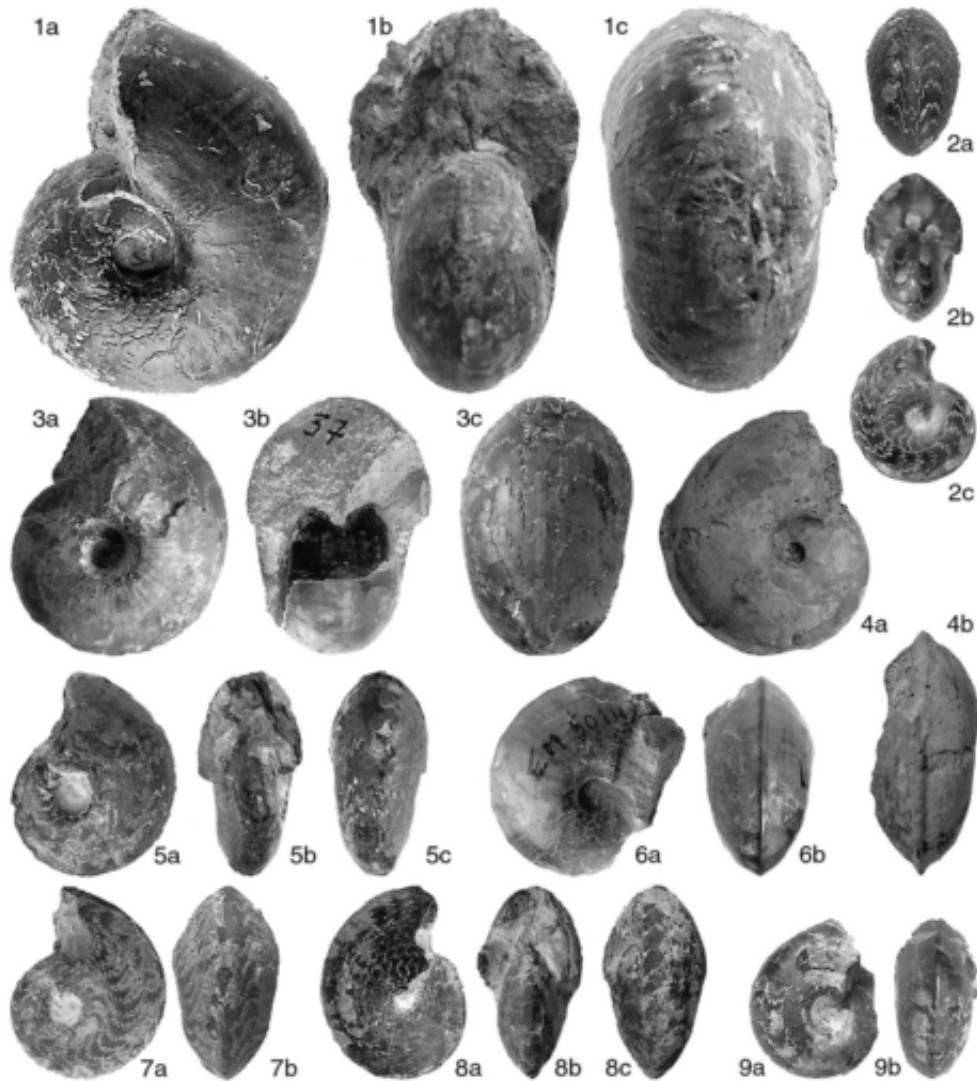
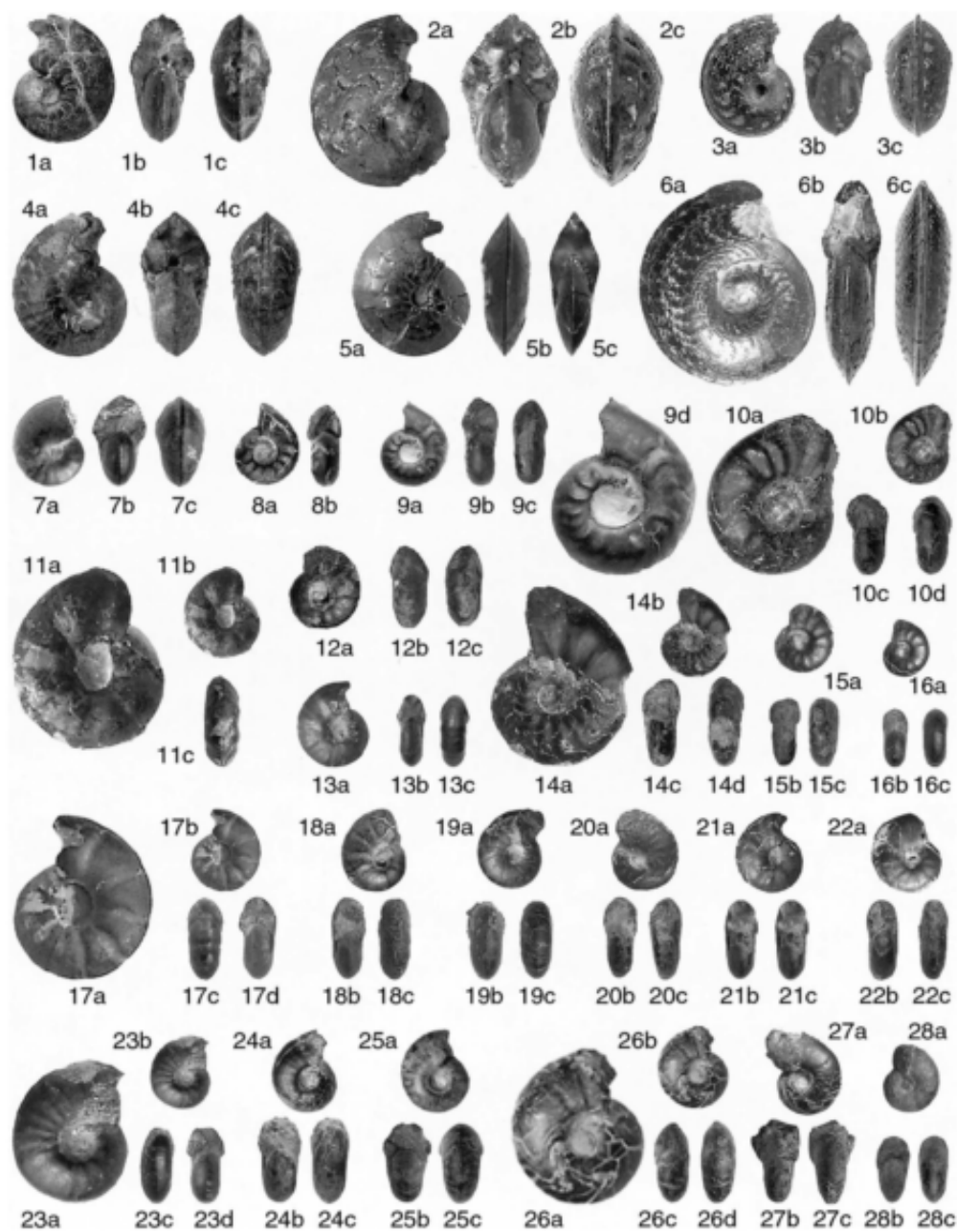


Fig. 15. 1. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169919 (Coll. Rulleau) zone à Variabilis, Carrière Lafarge, Belmont, $D_m = 67,5$; $H = 36$; $E = 41$; $O = 13$. 2. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY) var. *subangulose*, FSL 169920 (Coll. Grell), sommet de la zone à Variabilis, Saint-Bauzile (Lozère), $D_m = 26$; $H = 14,5$; $E = 16,5$; $O = 3,5$. 3. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169921 (Coll. Rulleau), horizon à Variabilis, Banc 13, cimetière d'Airvault, $D_m = 45,5$; $H = 26,5$; $E = 31,5$; $O = 8$. 4. *O. (Oxyparoniceras) buckmani* (BONARELLI), FSL 169925 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, Banc 8, La Gouraudière, $D_m = 43$; $H = 22$; $O = 7$. 5. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY) var. *biobinensis* RENZ, FSL 169922 (Coll. Bécaud), zone à Thouarsense, Truc de Balduc (Lozère), $D_m = 36$; $H = 18,5$; $E = 17,5$; $O = 7$. 6. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), EM 5014 (Coll. Bécaud), Toarcien supérieur, Saint-Quentin Fallavier (Isère), $D_m = 35$; $H = 18$; $E = 20$; $O = 4$. 7. *O. (Oxyparoniceras) telemachi* (RENZ) p., FSL 169929 (Coll. Buisson), sommet de la zone à Thouarsense, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 34$; $H = 18,5$; $E = 18$; $O = 4,5$. 8. *O. (Oxyparoniceras) telemachi* (RENZ), FSL 169930 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 12, Camplong, $D_m = 34$; $H = 20$; $E = 18,5$; $O = 2,5$. 9. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169931 (Coll. Buisson), zone à Dispersum, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 28$; $H = 15$; $E = 15$; $O = 4,5$.



plique en ce qui concerne la détermination des transients, des nucléus et des phragmocônes. Les spécimens de la branche 2 restent dans l'ensemble de taille plus modeste que ceux de la branche 1.

O. (Oxyparoniceras) telemachi RENZ, 1912.

Figs. 15 (7,8).

1845 *Ammonites sternalis* — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Figs. 4–5 ; non Figs. 1–2, 6–7.

1895 *Paroniceras lenticulare* (von BUCH) — Bonarelli, p. 235 pars. ; Pl. 1, Fig. 4 seule.

1912b *Paroniceras telemachi* nov. sp. — Renz, p. 603 ; Pl. 15, Figs. 6–7 ; désignation du spécimen de d'Orbigny, Pl. 111, Fig. 4–5, comme lectotype.

1973c *Paroniceras telemachi* RENZ — Guex, p. 10 ; Pl. 1, Fig. 7.

1975 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 117 ; Pl. VI, Fig. 17 seule ; non Figs. 18–19.

1994 *Oxyparoniceras buckmani* (BONARELLI) — Moutere et Gabilly, p. 100 ; Pl. 33, Figs. 9a,b.

Description : forme de petite taille, renflée, non carénée, très involute dont les premiers représentants sont assez épais, devenant plus comprimés par la suite. Les premiers tours montrent une section arrondie, rappelant les *Paroniceras*, ensuite vers 8 mm de diamètre celle-ci devient progressivement ovale, les flancs sont convergents et se raccordent sur la partie ventrale en formant un angle très légèrement émoussé. Quelques individus présentent soit de faibles ondulations sur les flancs, soit de fines costules.

Rapports et différences : l'interprétation de l'espèce *Ammonites lenticularis* von BUCH par Bonarelli (1895 : Pl. 1, Fig. 4) représente bien cette espèce, mais le nom *lenticularis* mis en homonymie primaire par d'Orbigny ne peut être réutilisé. *O. (O.) telemachi* se distingue des autres *O. (Oxyparoniceras)* par l'absence de carène et sa position stratigraphique. Guex (1973c) ayant interprété tous les *O. (Oxyparoniceras)* des Causses comme appartenant à cette espèce lui donne une grande extension stratigraphique (horizons 24 à 30 de son échelle).

Position stratigraphique (Fig. 10) : sous-zone à Fallaciosum et base de la sous-zone à Insigne.

O. (Oxyparoniceras) buckmani BONARELLI, 1895

Figs. 15 (4) et 16 (4–6).

1845 *Ammonites sternalis* — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Figs. 6–7 ; non Figs. 1–2, 4–5.

1895 *Paroniceras buckmani* n.f. — Bonarelli, p. 236 ; Pl. 4, Figs. 5–8.

1932 *Paroniceras telemachi* RENZ — de Brun, p. 29.

1939 *Paroniceras sternalis* (von BUCH) — Gillard, p. 605 ; Pl. 18, Figs. 6, 7 ?

? 1974 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 429.

1975 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Figs. 18–19 ; non Fig. 17.

1979 *Paroniceras buckmani* — Richter, p. 94 ; Figs. 99.

Fig. 16. 1. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169932 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 27, Camplong, $D_m = 23$; $H = 13$; $E = 11,5$; $O = 4$. 2. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169933 (Coll. Sciau), zone à Dispansum, Rivière sur Tarn (Aveyron), $D_m = 31$; $H = 16$; $E = 17$; $O = 4$. 3. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169934 (Coll. Sciau), zone à Insigne, Rivière sur Tarn (Aveyron), $D_m = 22$; $H = 12$; $E = 12,5$; $O = 3$. 4. *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169926 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 19, Camplong, $D_m = 26$; $H = 13,5$; $E = 12$; $O = 4$. 5. *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169927 (Coll. Rulleau), zone à Dispansum, (Lozère), $D_m = 26$; $H = 13,5$; $E = 9$; $O = 3,5$. 6. *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169928 (Coll. Rulleau), zone à Dispansum, (Lozère), $D_m = 37$; $H = 15,5$; $E = 10,5$; $O = 10$. 7. *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169935 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 41, Camplong, $D_m = 16,5$; $H = 9$; $E = 10$; $O = 2,5$. 8. *Oxychoceras tenue* (MONESTIER), FSL 169936 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 21, Camplong, $D_m = 15$; $H = 6,5$; $E = 6,5$; $O = 5$. 9. *Oxychoceras tenue* (MONESTIER), FSL 169937 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 25, Camplong, $D_m = 16$; $H = 8$; $E = 8$; $O = 6,5$; Fig. 9a, × 2. 10. *Oxychoceras differens* WUNST, FSL 169938 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 7$; $O = 5$; Fig. 10a, × 2. 11. *O. (Neoparoniceras) andulosum* (MONESTIER), FSL 169939 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 12, Camplong, $D_m = 16,5$; à $D = 14$; $H = 7$; $E = 6,5$; $O = 3$; Fig. 11a, × 2. 12. *O. (Neoparoniceras) andulosum* (MONESTIER), FSL 169940 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 16, Camplong, $D_m = 15$; à $D = 14$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3,5$. 13. *O. (Neoparoniceras) andulosum* (MONESTIER), FSL 169941 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 21, Camplong, $D_m = 13$; $H = 5,5$; $E = 5,5$; $O = 3,5$. 14. *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169942 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 16,5$; $H = 7,5$; $E = 7,5$; $O = 5$; Fig. 14a, × 2. 15. *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169943 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 12,5$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 4$. 16. *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169944 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 10,5$; $H = 4,5$; $E = 4,5$; $O = 3,5$. 17. *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (MONESTIER), FSL 169945 (Coll. Bourreau), zone à Dispansum, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 15$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3$; Fig. 17a, × 2. 18. *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (MONESTIER), FSL 169946 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 19, Camplong, $D_m = 15$; $H = 8$; $E = 7$; $O = 2,5$. 19. *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (MONESTIER), FSL 169947 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 6,5$; $O = 3$. 20. *O. (Neoparoniceras) sciau* nov. sp., FSL 169948 (Coll. Bécaud), holotype, horizon à Pachu, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 7,5$; $E = 6$; $O = 3$. 21. *O. (Neoparoniceras) sciau* nov. sp., FSL 169949 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 14$; $H = 6,5$; $E = 6$; $O = 3$. 22. *O. (Neoparoniceras) sciau* nov. sp., FSL 169950 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 33, Camplong, $D_m = 14$; à $D = 13$; $H = 7$; $E = 6$; $O = 2,5$. 23. *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169951 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 13$; à $D = 10,5$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 2,5$; Fig. 23a, × 2. 24. *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169952 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 8$; $O = 3,5$. 25. *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169953 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 41, Camplong, $D_m = 14$; $H = 6$; $E = 8,5$; $O = 4$. 26. *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169954 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 14$; à $D = 12$; $H = 6$; $E = 6,5$; $O = 2,5$; Fig. 26a, × 2. 27. *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169955 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 14$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3,5$. 28. *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169956 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 12$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 2$.

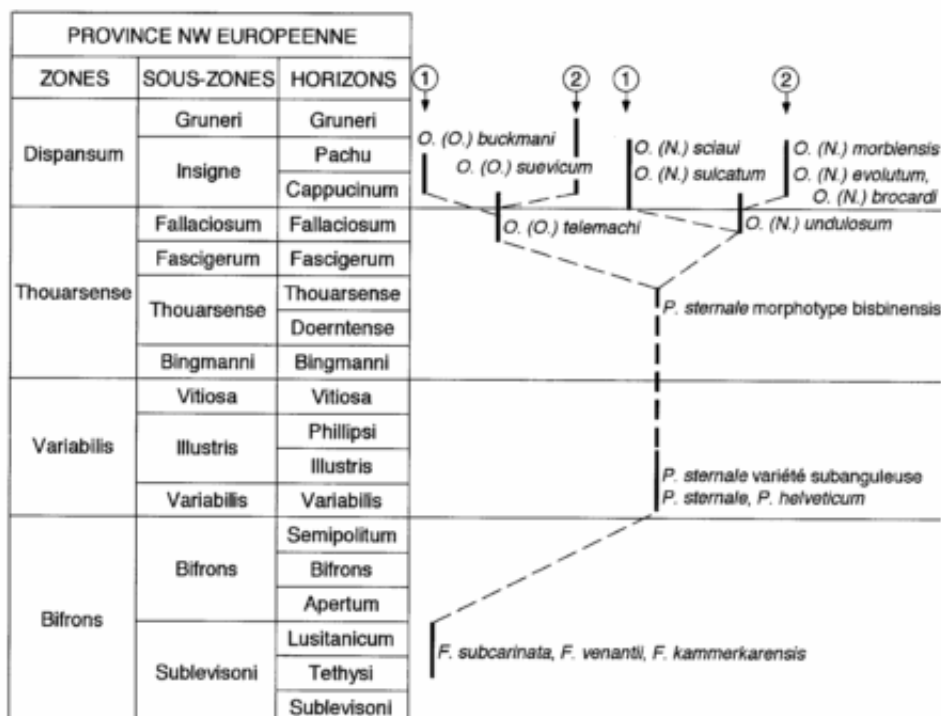


Fig. 17. Position stratigraphique et évolution supposée des Paroniceratinae.

Fig. 17. Stratigraphical localisation and supposed evolution of the Paroniceratinae.

1982 *Oxyparonicer* *telemachi* (RENZ) — Club millavois de Géologie, p. 143.

1991 *Oxyparonicer* *buckmani* (BONARELLI) — Elmi et Rulleau, Pl. 3, Figs. 5–6.

1993 *Oxyparonicer* *telemachi* (RENZ) — Sciaui, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 3.

1993 *Jacobella* (*Oxyparonicer*) *buckmani* (BONARELLI) — Rulleau, Pl. 23, Figs. 4–5 ; Pl. 33, Figs. 6–8.

1994 *Oxyparonicer* *buckmani* (BONARELLI) — Mouterde et Gabilly, p. 100 ; Pl. 33, Fig. 8.

1996 *Oxyparonicer* *buckmani* (BONARELLI) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 4, Fig. 2.

? 1997 *Jacobella* *buckmani* (BONARELLI) — Cassel, p. 165.

non 2001 *Oxyparonicer* *buckmani* (BON.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 3 = *O. (O.) suevicum*.

2001 *Oxyparonicer* sp. — Venturi et Ferri, p. 207.

Diagnose (d'après Bonarelli) : coquille discoïde lancéolée et comprimée, à région ventrale acute et carénée, la carène étant robuste. Les figurations de Bonarelli (1895 : Pl. 1, Figs. 5,8) montrent effectivement une forme très comprimée, à pseudocarène très élevée.

Description : *O. (O.) buckmani* est une espèce de petite taille à section lancéolée. L'ombilic est assez réduit mais laisse bien voir les tours internes. Le bord ombilical est très arrondi. La paroi ombilicale est verticale. Bien que celle-ci soit assez variable, la plus grande épaisseur des tours se situe sur la partie latérodorsale au 1/4 de la hauteur environ. Les flancs convexes dans un premier temps, deviennent légèrement concaves à proximité de l'aire ventrale formant une pseudocarène à angle aigu en se rejoignant, ce qui donne à cette ammonite un aspect tranchant. Les sutures cloisonnaires sont très simples avec des lobes et des selles arrondies et faiblement denticulées. Les spécimens les mieux conservés présentent en lumière rasante de faibles costulations ainsi que des costules.

Rapports et différences : Mouterde et Gabilly (1994) attribuent également à l'espèce de Bonarelli l'exemplaire des Figs. 4–5 de la Pl. 111, ce qui revient implicitement à rattacher à *O. (O.) buckmani* tous les *O. (Oxyparonicer)* du Toarcien supérieur (alors que Guex les attribue tous à *O. telemachi*). Howarth (1992) reconnaît la validité en tant qu'espèce de « *Jacobella* » *buckmani* BON. qu'il distingue de « *J. hugoni* JEAN. par sa plus grande compression, sa

section lancéolée et sa carène fortement différenciée. De même selon Teruzzi (1981), *O. (O.) buckmani* se différencie de *O. (O.) telemachi* (RENZ) par une plus grande compression latérale et un plus grand développement de la carène. *O. (O.) buckmani* se distingue des autres *Oxyparoniceras* par sa section lancéolée et sa pseudocarène aiguë.

Position stratigraphique (Figs. 8, 10 et 11) : horizons à Cappucinum et à Pachu.

O. (Oxyparoniceras) suevicum (RENZ, 1925)

Figs. 15 (6,9) et 16 (1–3,7)

1908 *Jacobella lugeoni* nov. sp. — JEANNET, p. 209 ; Pl. 9, Figs. 1–3.

1909 *Jacobella lugeoni* JEANNET — Rollier, p. 283–290.

1925a *Paroniceras buckmani* BONARELLI var. *suevica* — Renz, p. 206 ; Pl. 12, Fig. 4, figure type.

1932 *Paroniceras lenticulare* de BUCH — de Brun, p. 27.

1959 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Théobald et Cheviet, p. 48 pars. ; Pl. 2, Fig. 1.

1992 *Jacobella lugeoni* JEANNET — Howarth, p. 160 ; Pl. 30, Fig. 1 ; text-fig. 39c.

2001 *Oxyparoniceras buckmani* (BON.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 3.

Description : espèce de petite taille ayant une section ogivale épaisse, l'ombilic est étroit et profond. Le bord ombilical est fortement arrondi, le mur ombilical est pratiquement vertical. Les flancs sont très convexes et la plus grande épaisseur se trouve environ au 1/3 de la hauteur des tours. Les premiers tours jusqu'au diamètre de 10 mm environ sont arrondis et ne possèdent pas de carène, ce n'est qu'au-delà de ce diamètre celle-ci est bien visible, distincte des flancs assez larges à la base et arrondie à son sommet. Les derniers représentants récoltés sont de très petite taille et la plupart des phragmocônes possèdent des petites côtes arrondies sur les flancs comme le spécimen figuré sous le nom de *Jacobella lugeoni* par Howarth (1992 : Pl. 30, Fig. 1), déjà figuré par Buckman (1923 : Pl. 23A) sous le nom de *Frechella subcarinata*. Cet exemplaire est 1 des 3 seuls représentants du genre *Oxyparoniceras* découverts en Grande-Bretagne. Les récoltes des Causses ont mis en évidence l'existence d'un variant de la forme typique de *O. suevicum*, de plus petite taille, à flancs plus arrondis, à carène plus mince avec des parois parallèles.

Rapports et différences : Renz a figuré sous le nom de *Paroniceras buckmani* BONARELLI var. *suevica* RENZ plusieurs exemplaires dont seul celui de la Fig. 4 nous paraît correspondre aux *Oxyparoniceras* décrits ci-dessus, les autres (Figs. 5–6 et 9) étant plus proches de *O. buckmani*. Nous élevons la variété *suevica* de Renz au statut d'espèce du fait, de ses particularités morphologiques et stratigraphiques bien caractérisées. Nous préférons ce nom à celui de *lugeoni* JEAN. considéré comme *nomen oblitum* (voir remarque nomenclaturale du genre *Oxyparoniceras*). Renz lui-même (1925a) met d'ailleurs dans la synonymie de sa nouvelle variété le spécimen figuré par Buckman (Pl. 23) et celui figuré par Jeannet sous le nom de *J. lugeoni*. *O. suevicum* se

distingue des autres *Oxyparoniceras* par sa carène épaisse, bien distincte des flancs et arrondie à son sommet.

Position stratigraphique (Figs. 10 et 11) : horizons à Cappucinum et à Pachu et sous-zone à Gruner.

Sous-genre : *O. (Neoparoniceras)* nov. subgen.

Espèce-type : *Paroniceras undulosum* MONESTIER, 1921b.

Diagnose : la description de *P. undulosum* de Guex (1973) définit parfaitement le nouveau sous-genre : « coquille de petite taille plus ou moins involute. Tours elliptiques, flancs convexes, aire ventrale arrondie, non carénée. Ornementation ondulée résultant d'une succession d'étranglements et de renflements des tours. Ces étranglements sont plus ou moins profonds et ont un espacement variable. Chez l'adulte, l'ombilic s'ouvre largement ».

Rapports et différences : les petites formes du Toarcien supérieur décrites par Monestier (1921b) : *Paroniceras evolutum*, *P. sulcatum*, *P. undulosum* et *P. sp.* diffèrent légèrement entre elles par leur ornementation ou leur ouverture ombilicale, mais il existe des formes intermédiaires. Guex (1973) les a réunies sous le nom de « *Paroniceras* » *undulosum* en les attribuant aux mêmes niveaux. Il en fait les microconques des *O. (Oxyparoniceras)* dont il n'acquiert cependant jamais la section ogivale adulte, alors que les tours internes présentent la même section arrondie dans les 2 groupes. Il est difficile toutefois de composer des couples dimorphes, à cause du recouvrement de l'extension des espèces. Ces formes peuvent être considérées comme endémiques des Causses. Cependant, elles ont également été signalées, mais sans figurations, dans le Gard (Cassel, 1997), au Maroc (Benshili, 1989), et avec doute, en Espagne ibérique (Goy et Martinez, 1996). De même, Rioult (1971 : p. 615) cite en Normandie, à la base des niveaux à *Dumortieria* et avec des « *Brodiea* » (= *Gruneria*), un petit *Paroniceras* sp. qui peut aussi bien être un *O. (Neoparoniceras)* qu'un *O. (Oxyparoniceras)*. Nous ne les avons en revanche, jamais rencontrées ni dans la région lyonnaise, ni dans le centre-ouest où les *O. (Oxyparoniceras)* peuvent être localement assez abondants. Il faut cependant noter que dans ces régions, les conditions de fossilisation ne sont pas favorables à la conservation des très petites coquilles. Plusieurs des espèces ou variétés créées par Renz paraissent très proches des espèces de Monestier, auxquelles Renz lui-même les a comparées. Ainsi, cet auteur range dans le même groupe *P. evolutum* MON., *P. undulosum* MON., *P. turaticum* RENZ, *P. lusitanicum* RENZ et plusieurs variétés de *P. helveticum* RENZ : *sabinae* RENZ, *græca* RENZ, *morbienensis* RENZ et *ionica* RENZ. Toutes ces formes, sont sans doute à ranger dans le sous-genre *O. (Neoparoniceras)*, encore qu'il existe un doute sur leur véritable position stratigraphique. Créées en 1925 ou postérieurement, elles ne présentent pas de problème au point de vue de la synonymie, à l'exception de *P. lusitanicum* décrit en 1912. Renz (1933) estime d'ailleurs que *P. undulosum* n'est qu'une variété de *P. lusitanicum*. Notons aussi pour mémoire l'existence dans les Causses, aux côtés des *O. (Neoparoniceras)*, du genre *Onychoceras* représenté par de très petites

formes globuleuses et non carénées, mais dont les côtes mieux exprimées sont fortement rétroversées (Figs. 16 (8–10)). Ce genre appartient en outre selon l'interprétation de Guex (1968) à l'ensemble des Hammatoceratidae. Monestier avait déjà remarqué les ressemblances existant entre les 2 groupes.

Position stratigraphique : les *O. (Neoparoniceras)* sont récoltés dans les mêmes niveaux stratigraphiques que les *O. (Oxyparoniceras)*.

Les fouilles effectuées dans le sud-est de l'Aveyron en 2000 et 2001 (M.B.) dans les localités de Saint-Paul des Fonts, Camplong (commune de Cornus), Antigine et Tournadous (commune de Fondamente), Le Campucie (Commune du Clapier) ont permis de réunir 50 *O. (Neoparoniceras)* récoltés en place. Les spécimens de section arrondie les plus grossièrement ornées *O. (N.) undulosum* apparaissent les premiers, dans la sous-zone à Fallaciosum. Comme chez les *O. (Oxyparoniceras)*, dès l'extrême base de l'horizon à Cappucinum, on assiste à une séparation en 2 branches :

- branche 1 : la section arrondie devient peu à peu sub-ovale avec des ondulations de moins en moins élevées, devenant plus larges et plus régulières. Elles laissent place finalement à de simples constriction régulières, légèrement sinuées, allant d'un flanc à l'autre en passant par la région ventrale pour donner l'espèce *O. (N.) sulcatum*. Ensuite, à partir du sommet de l'horizon à Cappucinum, la compression s'accroît encore, les constriction disparaissent et les spécimens deviennent ovale, comme les premiers tours de *O. (O.) buckmant*, pour aboutir à *O. (N.) sciaui* nov. sp., certains exemplaires possédant de fines côtes ;
- branche 2 : la section reste arrondie, semblable à celle des premiers tours des *O. (Oxyparoniceras)* de la branche 2, les ondulations et les étranglements deviennent progressivement plus réguliers puis, au milieu de l'horizon à Cappucinum, apparaissent les 2 espèces *O. (N.) evolutum* et *O. (N.) brocardi* nov. sp. Celles-ci sont remplacées à leur tour dans l'horizon à Pachu par *O. (N.) morblense*, dont les derniers représentants au sommet de l'horizon sont pratiquement lisses.

Ainsi, les observations de Monestier se trouvent en grande partie confirmées : ses différentes espèces occupent bien des niveaux stratigraphiques différents et méritent pour cela d'être distinguées, contrairement à l'opinion de Guex qui avait regroupé tous les *O. (Neoparoniceras)* décrits par Monestier sous le nom d'*undulosum*.

O. (Neoparoniceras) undulosum (MONESTIER, 1921b)
Figs. 16 (11–13)

v 1921b *Paroniceras undulosum* nov. sp. — Monestier, p. 8 ; Pl. 1, Figs. 22, 29–30 ; Pl. 4, Fig. 4.

1973c « *Paroniceras undulosum* MON. — Guex, p. 10 ; Pl. 2, Fig. 3.

1975 « *Paroniceras undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Fig. 14 seule.

v 1982 *Paroniceras undulosum* MON. — Club millavois de Géologie, p. 142.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

? 1996 « *Paroniceras undulosum* MON. — Goy et Martinez, p. 308, Fig. 2.

1997 *Paroniceras undulosum* MON. — Cassel, p. 165.

2002 *Paroniceras undulosum* MON. — Fauré, Pl. 19, Fig. 6.

Lectotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 1, Fig. 29) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : d'après Monestier (1921b : p. 8), « la spire est constituée de tours un peu plus hauts qu'épais, dont les flancs convexes s'arrondissent en un pourtour externe à section parabolique et s'incurvent brusquement sans arête au rebord ombilical, en formant une sorte de bourrelet peu élevé. Les tours d'abord très involutes, avec un ombilic étroit et profond, diminuent progressivement leur involution. Vers l'extrémité de la spire, ils se recouvrent sur la moitié de la hauteur en formant un ombilic dont l'ouverture atteint environ les 2/7 du diamètre total. Ces tours sont ornés, tant sur la partie cloisonnée que sur la dernière loge, de renflements radiaux légèrement flexueux qui accentuent leur largeur avec le développement de la spire et qui, maintenant une faible saillie au pourtour externe, donnent à cette région un aspect quasi-polygonal. La ligne des lobes est identique à celle de *Paroniceras sternale* D'ORB. et autres *Paroniceras* Toarcien ».

Rapports et différences : contrairement à l'opinion de Renz, l'espèce créée par Monestier nous semble différente par l'aspect grossier de sa costulation de *Paroniceras lusitanicum* RENZ dont les côtes sont plus régulières et serrées. L'*Ammonites lenticularis* von BUCH (1830 : Pl. 1, Fig. 3), figurée par Bonarelli sous le nom de *Paroniceras lenticulare* (1895 : Pl. 1, Figs. 4–7) est très proche de *P. lusitanicum*. « Par sa forme générale et sa ligne des lobes, *Paroniceras undulosum*, reproduit les principaux traits d'une variété non carénée à tours un peu plus hauts qu'épais de *Paroniceras sternale* D'ORB., avec un ombilic plus ouvert et moins profond. Il en diffère nettement par les ondulations costiformes de ses flancs et de sa partie ventrale et sa taille toujours réduite » (Monestier, 1921b).

Position stratigraphique (Fig. 10) : horizons à Fallaciosum et à Cappucinum.

O. (Neoparoniceras) sulcatum (MONESTIER, 1921b)

Figs. 16 (17–19)

v 1921b *Paroniceras sulcatum* nov. sp. — Monestier, p. 8 ; Pl. 1, Figs. 23–24 ; Pl. 4, Fig. 3.

v 1921b *Paroniceras* sp. — Monestier, p. 9 ; Pl. 2, Fig. 13 ; Pl. 4, Fig. 6.

1975 « *Paroniceras undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Figs. 13 et 16 seulement.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

Lectotype désigné ici : Monestier, 1921b : Pl. 1, Fig. 24 (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier (1921b : p. 8), « Par ses tours dépourvus de côtes, à flancs convexes, à rebord ombilical

subanguleux plongeant en retrait vers la suture, à pourtour externe arrondi sans quille ni carène et par sa ligne des lobes, *Paroniceras sulcatum* n. sp. se rapproche d'une variété comprimée non carénée, de *Paroniceras sternale* D'ORB. La spire possède une section elliptique ; avec des tours une fois 1/2 plus hauts qu'épais, ayant leur maximum d'épaisseur, non plus comme chez l'espèce de d'Orbigny, au voisinage de l'ombilic, mais un peu au-dessous de la mi-hauteur. L'ombilic est plus ouvert et moins profond que celui de *Paroniceras sternale* D'ORB. Mais le trait distinctif, absolument propre à *Paroniceras sulcatum* n. sp., est la présence sur les flancs et la partie ventrale, de véritables sillons transverses, peu profonds mais très nets, légèrement sinueux, assez espacés, partant du rebord ombilical et se rejoignant d'un flanc à l'autre au pourtour externe, tout à fait comparables aux ornements analogues de certains *Phylloceras* du groupe de *Phylloceras capitanei* CATULLO. L'on compte 6 de ces sillons au dernier tour du spécimen entièrement cloisonné, de 14 mm de diamètre représenté Planche 1, Fig. 24 ».

Rapports et différences : *O. (N.) sulcatum* diffère de *O. (N.) undulosum* par sa position stratigraphique, par sa section devenant de plus en plus ovale avec le temps et par ses sillons sinueux transverses régulièrement espacés.

Position stratigraphique (Fig. 10) : horizon à Cappuccinum.

O. (Neoparoniceras) evolutum (MONESTIER, 1921b)

Figs. 16 (14–16)

v 1921b *Paroniceras evolutum* nov. sp. — Monestier, p. 9 ; Pl. 3, Figs. 28, 31 ; Pl. 4, Fig. 5.

1925b *Paroniceras helveticum* var. *sabinae* — Renz, Pl. 19, Fig. 4.

1933 *Paroniceras helveticum* var. *morbienensis* — Renz, Pl. 6, Fig. 3.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

Lectotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 3, Fig. 31) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier (1921b, p. 9), « La spire, à large ombilic, a ses tours de section parabolique un peu plus hauts qu'épais, se recouvrant sur les 2/5 supérieurs, et croissant lentement de l'un au suivant dans le rapport de 1 à 1/4. Leurs flancs légèrement convexes s'abaissent assez brusquement, mais sans arête, sur l'ombilic, en formant un mince bourrelet sutural et s'incurvent en un pourtour externe rétréci mais convexe, sans quille ni carène. Ils sont traversés d'ornements costiformes arrondis, peu saillants, d'allure sygmoïde visibles surtout aux 2/3 inférieurs, s'élargissant en s'effaçant au côté externe. La ligne des lobes est celle de tous les *Paroniceras* toarciens ».

Rapports et différences : toujours selon Monestier, « Par ses ornements costiformes élargis dans la région siphonale, et dont la faible saillie au pourtour externe donne à la spire un contour vaguement polygonal *Paroniceras evolutum* n. sp. peut rappeler *Paroniceras undulosum* n. sp. Il en diffère par son ombilic plus ouvert, ses tours à croissance plus lente, et

ses côtes plus nombreuses et moins étalées. Dans son aspect extérieur *Paroniceras evolutum* n. sp. se rapproche beaucoup de *Agassicerias differens* WUNST. (= *Onychoceras differens*), il s'en sépare par sa ligne des lobes d'un caractère tout différent ». *O. differens* a de plus des côtes fortement rétroversées (voir Fig. 16 (10)).

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et base de l'horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) brocardi nov. sp.

Figs. 16 (26–28)

v 1921b *Paroniceras* nov. sp. ind. — Monestier, p. 9 ; Pl. 2, Fig. 13 ; Pl. 4, Fig. 6.

Origine du nom : de A. Brocard, paléontologue amateur de la Lozère.

Holotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 2, Fig. 13) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier, « La spire, de section parabolique déprimée sur le pourtour externe, est formée de tours un peu plus hauts qu'épais, d'abord très involutes avec un ombilic étroit et profond, se recouvrant finalement sur les 2/3 de la hauteur avec élargissement marqué de l'ombilic. Jusqu'à l'origine du dernier tour, elle paraît ornée d'ondulations radiales analogues à celles de *Paroniceras undulosum* ; mais à ce stade du développement, les intervalles des renflements latéraux se rétrécissent en formant de véritables sillons inégalement espacés qui naissent au rebord ombilical, traversent les flancs avec allure à peu près rectiligne et s'effacent au rebord externe ».

Rapports et différences : *O. (N.) brocardi* diffère des autres *O. (Neoparoniceras)* par ses sillons radiaux irrégulièrement espacés du dernier tour. Chez *O. (N.) sulcatum*, les sillons latéraux sont plus précoces, affectent une allure flexueuse et non pas rectiligne et traversent nettement le pourtour externe.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et base de l'horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) morbiense (RENZ, 1925c)

Figs. 16 (23–25)

1925c *Paroniceras helveticum* var. *morbienensis* — Renz, Pl. 19, Fig. 6.

1933 *Paroniceras helveticum* var. *graeca* — Renz, Pl. 2, Fig. 2.

1975 « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Fig. 14 seule.

Description : *O. (Neoparoniceras)* involute et globuleux, à ornementation faite de côtes fines et serrées, peu saillantes.

Rapports et différences : la forme décrite par Renz, sous le nom de *Paroniceras helveticum* var. *morbienensis*, nous a paru être la même que celle présente au sommet de la zone à Dispansum des Causses. Nous avons donc élevé le statut de cette forme au rang de sous-espèce. *O. (N.) morbiense* diffère de *O. (N.) evolutum* par son plus petit ombilic, son épaisseur plus importante et sa position stratigraphique plus élevée. *O. (N.) undulosum* a une costulation bien plus grossière et une position stratigraphique différente.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) sciaui nov. sp.

Figs. 16 (20–22)

Origine du nom : en reconnaissance à J. Sciau, responsable de la section Paléontologie du Musée municipal de Millau.

Holotype : FSL 169948 (coll. Bécaud), provenant de Camplong (commune de Cornus, Aveyron) (Fig. 16 (20)).

Paratypes : FSL 169949 et 169950 (coll. Bécaud), même provenance (Figs. 16 (21–22)).

Dépôt du matériel type : Université Claude-Bernard, Lyon I.

Diagnose : Ammonite involute de section ovale comprimée, dont la livrée est formée de faibles côtes surtout visibles sur les 2 premiers tiers des flancs.

Rapports et différences : cette ammonite diffère principalement de tous les autres *O. (Neoparoniceras)*, par sa section ovale et par sa compression semblable aux premiers tours des *O. (O.) buckmani* du même niveau stratigraphique. Bien que possédant des côtes ayant une taille et une trajectoire comparables à celles de *O. (N.) evolutum*, *O. (N.) sciaui* s'écarte cependant nettement de ce dernier par son enroulement plus recouvrant, sa section ovale et comprimée, et son ombilic plus fermé.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et horizon à Pachu.

6. Conclusion à l'étude des Paroniceratinae

La faune française de Paroniceratinae se révèle suffisamment riche et variée pour que l'on puisse établir une esquisse phylogénétique cohérente de la sous-famille. Bonarelli (1895) avait déjà pressenti la succession *A. subcarinatus* — *A. sternalis* var. non carénée — *A. sternalis* var. carénée. Renz (1923 : p. 291) avait affiné ce schéma en ce qui concerne les *Paroniceras* et les *Oxyparoniceras* en faisant succéder (1) *P. sternalis* var. globuleuse (2) *P. sternalis* (sensu d'Orbigny, 1845 : Pl. 111, Figs. 1–2), (3) *P. sternalis* var. *bibinensis*, (4) *P. telemachi* et (5) *P. buckmani*, mais sans préciser la localisation stratigraphique. Monestier (1931 : p. 13) avait lui aussi noté la succession : *P. sternalis* var. globuleuse dans le Toarcien moyen — *P. sternalis* « var. hyperbolique et ovale », rare dans la zone à Thouarsense et plus fréquente dans la zone à Dispersum —, *P. sternalis* « var. à quille » dans la zone à Dispersum. Ces schémas s'accordent bien avec celui que nous sommes en mesure de proposer (Fig. 17).

Un hiatus existe encore, en France du moins, entre les *Frechiella* et les *Paroniceras* (alors qu'en domaine téthysien on trouve semble-t-il des formes intermédiaires malheureusement mal calées stratigraphiquement), mais ensuite la succession est bien établie, jusqu'au sommet de la zone à Dispersum, après quoi les Paroniceratinae s'éteignent sans descendance. Le dimorphisme des *Oxyparoniceras*, reconnu par Guex (1974) est confirmé par les nouvelles récoltes dans

les Causses qui ont mis en évidence l'évolution parallèle des *O. (Oxyparoniceras)* macroconques et des *O. (Neoparoniceras)* microconques. Si le nombre d'espèces d'*O. (Neoparoniceras)* semble *a priori* plus important que celui d'*O. (Oxyparoniceras)*, cela peut tenir au fait que certaines de ces formes microconques correspondent vraisemblablement soit à des formes de passage soit à des variants.

Remerciements

Notre gratitude s'adresse aux conservateurs des collections de l'Université Claude-Bernard de Lyon, du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon et de l'Université de Bourgogne, ainsi qu'aux collectionneurs de la région lyonnaise (B. Thévenard), du Poitou (J. Charreau, M. Piteau, S. Ferchaud) et des Causses (J. Sciau, A. Brocard) pour le prêt de leurs échantillons, aux propriétaires des terrains (L. Roujon, Tournadous de Fondamente [Aveyron], A. Fabreguettes, Camplong de Cornus [Aveyron]) et aux responsables de travaux (C. Pionneau et R. Chatry de la Société Roy de Mauzé Thouarsais, Deux-Sèvres) pour les autorisations d'accès. Nous remercions également R. Enay et C. Mangold pour leurs conseils. Nous remercions S. Elmi et N.H. Landman pour leurs remarques constructives lors de l'évaluation du manuscrit. Ce travail est une contribution au programme de recherche CNRS — AT1 2001 intitulé « fluctuation de la disparité morphologique à moyen terme et identification des processus régulateurs : le cas des ammonites jurassiques ».

Références

- Almáras, Y., Elmi, S., 1982. Fluctuations des peuplements d'ammonites et de bechiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 21 (2–3), 169–187.
- Almáras, Y., Elmi, S., Mouterele, R., Ruget, C., Rocha, R., 1988. Évolution paléogéographique du Toarcien et influence sur les peuplements. In: Rocha, R., Soares, A.F. (Eds.), 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Init, Lisboa, pp. 687–698.
- Arkell, W.J., 1950. A classification of the Jurassic ammonites. *Journal of Paleontology* 24 (3), 354–364.
- Arkell, W.J., 1952. Jurassic ammonites from Jebel Turwaj, Central Arabia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 236, 241–313.
- Arkell, W.J., 1953. Seven New Genera of Jurassic Ammonites. *Geological Magazine* 90, 36–40.
- Arkell, W.J., 1956. *Jurassic Geology of the world*. Oliver and Boyd, London.
- Arkell, W.J., 1957. Mesozoic Ammonoides. In: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, 1, Mollusca 4. University of Kansas Press, Kansas, pp. 1–490.
- Basse, E., 1952. Céphalopodes. In: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris, pp. 461–755.
- Basse, E., Kapoff, R., 1957. Quelques mollusques du Toarcien des environs de Shakra (Arabie Saoudite). *Bulletin de la Société géologique de France* 7, 327–339.
- Bassoulet, J.P., Elmi, S., Poisson, A., Ricou, L., Cecca, F., Bellion, Y., et al., 1993. Mid Toarcian. In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), *Atlas Téthys*. Gauthier Villars, Paris, pp. 63–78.
- Behmel, H., Geyer, O., 1966. Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Juras von Ostspanien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 124 (1), 1–62.

- Bellini, R., 1900. Les ammonites du calcaire rouge ammonitique (Toarcien) de l'Ombré. *Journal de Conchyliologie* 48, 122–164.
- Benshili, K., 1989. Lias-Doggar du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 106, 1–285.
- Bizon, G., Champetier, Y., Guérin-Frapiatte, S., Rollet, A., 1966. Présence de *Bouleiceras nitescens* dans l'est des Cordillères bétiques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 8, 901–904.
- Blaissac, J., 1968. Affinités, répartition et typologie du genre *Bouleiceras* THEVENIN, 1906. *Annales scientifiques de l'université de Besançon* 5, 41–49.
- Bonarelli, G., 1893. Osservazioni sul Toarciano e l'Aleniano dell'Appennino centrale. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 12 (2), 195–254.
- Bonarelli, G., 1895. Il genere *Paronicerus*. *Bollettino della Società Malacologica Italiana* 19, 225–239.
- Braga, J.C., Jimenes, A.P., Rivas, P., 1985. Ammonites à signification paléogéographique du Toarcien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 301, 553–555.
- Brun de, P., 1932. Étude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). Troisième partie : Lias supérieur. *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences naturelles de Nîmes* 45, 78–94 et 46, 18–84.
- Brun de, P., Marcelin, P., 1934. Étude stratigraphique des petits causses des environs de Florac (Lozère). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse* 66, 377–391.
- Buch von, C.L., 1830. Explication de 3 planches d'ammonites Berlin.
- Buckman, S.S., 1909–1910. Yorkshire Type Ammonites London, 1–2 et Type Ammonites, 3–7.
- Cassel, Y., 1997. Évolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard septentrional) de l'Hettangien au Bajocien inférieur. Documents des laboratoires de géologie de Lyon 144, 1–313.
- Catallo, T., 1846. Memorigeognostico-paleozoica sulle Alpi venete. *Memoria della Società italiana delle scienze* 24, 11.
- Club Mallaivos de Géologie, 1982. Ammonites des terres noires des grands Causses Mallaivos.
- Collignon, M., 1958. Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar, 1. Service géologique de Madagascar, 1–3.
- Contini, D., 1989. Graphoceratidae du Toarcien supérieur à la base du Bajocien. In: Dommergues, J.L., Cariou, E., Contini, D., Hantzpergue, P., Marchand, D., Meister, et al. (Eds.), *Homomorphies et canalisations évolutives : le rôle de l'ontogénèse* Geobios (1) 22, 5–48.
- Cresta, S., Pallini, G., Venturi, F., 1989. Jurassic ammonite assemblages in the Valdorbia section. *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia* 39, 89–94.
- Deleau, P., 1948. Le Djebel Nador, études stratigraphique et paléontologique. *Bulletin du Service de la Carte géologique d'Algérie* 17, 1–119.
- Dezi, R., Ridolfi, S., 1975. Ammoniti toarciane della "facies non rossa" del Romitorio San Angelo Presso Angoli Litocompagnucci, Macerata.
- Dezi, R., Ridolfi, S., 1978. Fauna ammonitica del Toarciano Superiore di monte Carcatore (Cingoli-Marches) Litocompagnucci, Macerata.
- Dommergues, J.L., 1994. Les faunes d'ammonites pandémiques et téthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale. *Palaecopelagos Special publication* 1, 93–107.
- Donovan, D.T., 1958. The Ammonite zones of the Toarcian of Southern Switzerland and Italy. *Eclogae geologicae Helveticae* 51 (1), 33–60.
- Donovan, D.T., Callomon, J.H., Howarth, M.K., 1981. Classification of the Jurassic Ammonitina. In: House, M.R., Senior, J.R. (Eds.), *The Ammonitina Systematics Association* sp. London, vol 18, pp. 101–155.
- Dubay, G., 1949. Carte géologique provisoire du Haut-Atlas de Midelt, notice explicative. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc, pp. 1–56.
- Dubay, G., Elmi, S., Moutarde, R., 1970. Remarques sur le Toarcien d'Albarracín et sur sa faune de *Bouleiceras*. *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France* 5, 162.
- Dubay, G., Moutarde, R., 1953. Découverte d'ammonites à affinités arabomalagache (*Bouleiceras*) dans le Toarcien inférieur du Portugal. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 237, 575–576.
- Dumortier, E., 1874. Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques de la vallée du Rhône, tome 4 : le Lias supérieur. Savy éditeur, Paris.
- Elmi, S., 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. Documents des laboratoires de géologie de la faculté des sciences de Lyon 19, 1–845.
- Elmi, S., 1993. Les voies d'échange faunique entre l'Amérique du sud et la Téthys alpine pendant le Jurassique inférieur et moyen. Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 125, 139–149.
- Elmi, S., Atrops, F., Mangold, C., 1974. Les zones d'ammonites du Domérien–Callovien de l'Algérie occidentale. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des sciences de Lyon 61, 1–83.
- Elmi, S., Rulleau, L., 1991. Le Toarcien des carrières Lafarge (Bas-Benjolais, France). *Geobios* 24 (3), 315–331.
- Elmi, S., Rulleau, L., 1995. Données nouvelles sur la répartition des Phylloceratinae. *Hankeniana* 1, 83–96.
- Elmi, S., Rulleau, L., Gabilly, J., Moutarde, R., 1997. Toarcien. In: Cariou, E., Hantzpergue, P. (Eds.), *Biostratigraphie du Jurassique ouest européen et méditerranéen*, Bulletin du Centre de recherche ELF, mémoire 17, Pau, pp. 25–36.
- Enay, R., 1980. Paléobiogéographie et ammonites jurassiques : « rythmes fauniques » et variations du niveau marin : voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. Mémoire hors série de la Société géologique de France 10, 261–281.
- Enay, R., Mangold, C., 1982. Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France* 24 (5–6), 1025–1046.
- Enay, R., Mangold, C., 1994. Première zonation par ammonites du Jurassique d'Arabie Saoudite. In: Cariou, E., Hantzpergue, P. (Eds.), 3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy. *Potiers 1991*, Geobios, M.S. 17, 161–174.
- Falsan, E., Locard, E., 1866. Monographie géologique du Mont d'Or lyonnais et de ses dépendances. Savy éditeur, Paris.
- Fatmi, A.N., 1972. Stratigraphy of the Jurassic and Lower cretaceous rocks and Jurassic ammonites from Northern areas of west Pakistan. *Bulletin of the British Museum of London* 20 (7), 302–375.
- Fatmi, A.N., Hölder, H., 1975. A new Lower Jurassic ammonite genus *Kohatoceras* from the Shinawari formation, Kohat Tribal belt, Pakistan. *Paläontologische Zeitschrift* 49 (1–2), 35–43.
- Faugères, J.C., 1974. Position stratigraphique du genre *Bouleiceras* dans le Toarcien inférieur des Rides préférales (Maroc septentrional). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 279, 1837–1839.
- Faugères, J.C., 1975. Le Toarcien inférieur du Jbel Dehar en N'sour (Rides préférales, Maroc). *Bulletin de la Société géologique de France* 17, 116–122.
- Fauré, P., 2002. Le Lias des Pyrénées. *Strata* II 39, 1–761.
- Fischer, R., 1966. Die dactyloceratidae der Kammerker (Nordtirol). *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Abhandlungen* 126, 1–85.
- Gabilly, J., 1976. Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris.
- Gabilly, J., Elmi, S., Mattes, J., Moutarde, R., 1971. Toarcien. *Comptes-rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 6, 76–102.
- Gallitelli, M.F., 1963. Ritrovamento di un ammonite del genere *Bouleiceras*, nel Toarciano dell'Appennino centrale. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 2 (2), 107–110.
- Gallitelli-Wendt, M.F., 1969. Ammoniti statigrafia del Toarciano umbromarchigiano. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 8 (1), 11–62.
- Géczy, B., 1967. Ammonoides jurassiques de Czernye, montagne Bakony, Hongrie. *Geologica hungarica* 35, 1–413 (part 2).
- Géczy, B., 1990. La Paléobiogéographie des ammonites du Toarcien. *Cahiers de l'université catholique de Lyon (Sciences)* 4, 63–71.
- Geyer, O.F., 1965. Einige funde der arabomalagassischen Ammonitengattung *Bouleiceras* im Unterjura der Iberischen Halbinsel. *Paläontologische Zeitschrift* 39 (1–2), 26–32.
- Geyer, O.F., 1971. Sur l'âge du niveau à *Bouleiceras* dans le Lias d'Albarracín. *Comptes Rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 6, 319–320.

- Gilland, P.A., 1939. Observations stratigraphiques sur le Toarcien supérieur du détroit de Poitiers. *Bulletin de la Société géologique de France* 9, 599–608.
- Goy, A., 1974. El Lias de la mitad norte de la rama castellana de la Cordillera ibérica. Tesis Universidad Complutense de Madrid (inédit).
- Goy, A., 1975. Nuevos hallazgos de faunas arabomalgachas del Toarciano inferior en la Cordillera ibérica. *Trabajos del Departamento de Paleontología, Madrid* 21 (9), 3–9.
- Goy, A., Martínez, G., 1996. Distribución biostratigráfica de los *Bouleiceratinae* en las Cuencas Iberica y Vasco Cantábrica. Tomo extraordinario, 125 Aniversario de la real Sociedad Española de Historia natural. pp. 306–310.
- Goy, A., Martínez, G., Rivas, P., 1988. Difficulties in correlating the Toarcian ammonite succession of the Iberian and Betic Cordilleras. In: Rocha, R., Soares, A.F. (Eds.), 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy. Init. Lisboa, pp. 155–178.
- Goy, A., Martínez, G., Ureta, S., 1994. El Toarciense en la región de Pozoal-Reinoso (Cordillera cantábrica, España). *Coloquios de Paleontología* 46, 93–127.
- Guex, J., 1968. Note préliminaire sur le dimorphisme sexuel des *Hildoceratidae* du Toarcien moyen et supérieur de l'Aveyron. *Bulletin du laboratoire de géologie de Lausanne* 173, 1–19.
- Guex, J., 1972. Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier, 1931. *Eclogae geologicae Helveticae* 65 (3), 611–645.
- Guex, J., 1973. Aperçu biostratigraphique sur le Toarcien inférieur du Moyen Atlas marocain et discussion sur la zonation de ce sous-étage dans les séries méditerranéennes. *Eclogae geologicae Helveticae* 66 (3), 493–523.
- Guex, J., 1973. Sur l'âge et la position systématique du genre *Nejdia* Arkell. *Bulletin des laboratoires de géologie de l'université de Lausanne* 201, 1–5.
- Guex, J., 1973. Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron. *Bulletin des laboratoires de géologie de l'université de Lausanne* 207, 7–14.
- Guex, J., 1974. Les *Bouleiceratinae* Arkell, sous-famille mono ou polyphylétique? *Eclogae geologicae Helveticae* 67 (2), 427–430.
- Guex, J., 1975. Description biostratigraphique du Toarcien supérieur de la bordure sud des Causses. *Eclogae geologicae Helveticae* 68 (1), 97–129.
- Hillebrandt von, A., 1973. Die ammonitengattungen *Bouleicerat* und *Frechiella* im Jura von Chile und Argentinien. *Eclogae geologicae Helveticae* 66 (2), 351–363.
- Hillebrandt von, A., 1981. Faunas de ammonites del liásico inferior y medio de América del Sur. In: Volkheimer, W. (Ed.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Buenos Aires, pp. 499–538.
- Hillebrandt von, A., 1984. The faunal relations of the Lower Jurassic ammonites of South America. In: Michelsen, O., Zeiss, A. (Eds.), *International symposium on Jurassic stratigraphy*, Erlangen, pp. 715–729.
- Hillebrandt von, A., 1987. Liassic ammonite zones of South America and correlations with others provinces. In: Volkheimer, W. (Ed.), *Biostratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur*, Mendoza, pp. 111–157.
- Hillebrandt von, A., Schmidt-Effing, R., 1981. Ammoniten aus dem Toarcium von Chile. *Zitteliana* 6, 3–74.
- Howarth, M.K., 1973. Lower jurassic ammonites. In: Hallam, A. (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam, pp. 275–285.
- Howarth, M.K., 1992. The ammonite family *Hildoceratidae* in the Lower Jurassic of Britain. *Monograph of the Paleontographical Society* 586–590, 1–200.
- Hyatt, A., 1867. The fossil cephalopoda of the museum of comparative zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 5, 71–102.
- Hyatt, A., 1889. Genesis of the *Arietidae*. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 673, 1–238.
- Jakobs, G.K., 1995. New occurrence of *Leukadiella* and *Paronicerat* from the Toarcian of the Canadian Cordillera. *Journal of Paleontology* 69 (1), 89–98.
- Jakobs, G.K., Smith, P.L., Tipper, H.W., 1994. An ammonite zonation for the Toarcian of the North American Cordillera. *National Research Council Canada* 31 (6), 919–942.
- Jeannot, A., 1908. Sur un genre d'ammonites nouveau de l'Albien du Jura : *Jacobella lugeoni* n. sp. *Bulletin de la Société vaudoise de Sciences naturelles* 54, 205–212.
- Kottke, A., 1966. Die Ammonitenabfolge des griechischen Toarcium. *Annales géologiques des pays helléniques* 17, 1–157.
- Krimholtz, G.Y., Mescznikov, I.M.S., Westermann, G.E.G., 1988. The Jurassic ammonite zones of the Soviet Union. *Geologic Society of America* 223, 1–116.
- Levi-Setti, F., 1972. Nuovi rinvenimenti di ammoniti toarciani del genere *Leukadiella* nell'Appennino centrale e nelle Prealpi lombarde. *Natura Rivista di Scienza naturali di Milano* 63 (1), 37–46.
- Lippi-Boncamitè, C., 1947. Ammoniti del Lias superiore dell'Umbria centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e di Stratigrafia* 53 (4), 1–123.
- Lissajous, M., 1912. Jurassique maconnais. Fossiles caractéristiques. Protat, Mâcon.
- Macchioni, F., Venturi, F., 2000. *Leukadiellinae* n. subfam. of the Lower and Middle Toarcian. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 39 (3), 319–339.
- Maubeuge, P.L., 1984. Nouvelles études paléontologiques et biostratigraphiques sur les ammonites du Grand-Duché de Luxembourg et de la région lorraine attenante. *Travaux scientifiques du Musée d'histoire naturelle de Luxembourg*, pp. 1–115.
- Meneghini, J., 1867–1881. Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique de Lombardie et de l'Appennin central. Milan.
- Monestier, J., 1921a. Sur la stratigraphie paléontologique du Toarcien inférieur et moyen dans la région sud-est de l'Aveyron. *Bulletin de la Société géologique de France* 21, 322–344.
- Monestier, J., 1921b. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien supérieur du sud-est de l'Aveyron. *Mémoire de la société géologique de France* 54, 1–44.
- Monestier, J., 1921c. Le Toarcien supérieur dans la région sud-est de l'Aveyron. *Bulletin de la Société géologique de France* 20 (7–9), 280–312.
- Monestier, J., 1931. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de la région sud-est de l'Aveyron. *Mémoire de la Société géologique de France* 15, 1–79.
- Monks, N., 1999. Cladistic analysis of Albian heteromorph ammonites. *Palaeontology* 42 (5), 907–925.
- Monks, N., 2000. Functional morphology, ecology, and evolution of the Scaphitaceae Gill, 1871 (Cephalopoda). *Journal of Molluscan Studies* 66, 205–216.
- Moutere, R., 1953. Une forme d'affinités arabomalgachas, *Bouleicerat*, dans le Toarcien inférieur de Coimbra. *Boletim da Sociedade de Geologia de Portugal* 11, 93–100.
- Moutere, R., 1970. Âge toarcien et répartition du genre *Bouleicerat* dans la péninsule ibérique. *Comptes-rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 5, 163–164.
- Moutere, R., 1971. Une coupe du Lias à Obon aux confins des provinces de Tensel et de Saragosse. *Cuadernos Geologia Iberica* 2, 345–354.
- Moutere, R., Elmi, S., 1991. Caractères différentiels des faunes d'ammonites du Toarcien des bordures de la Téthys. *Bulletin de la Société géologique de France* 162 (6), 1185–1195.
- Moutere, R., Elmi, S., 1993. Éléments de comparaison entre les faunes liasiques d'ammonites du Nord-ouest européen, de la Téthys occidentale et de l'Ouest de l'Amérique du nord. *Geobios* M.S. 15, 313–315.
- Moutere, R., Gabilly, J., 1994. *Paronicerat sternale* et *Oxyparonicerat buckmani*. In: Fischer, J.C. (Ed.), *Révision critique de la « Paléontologie française » d'Alcide d'Orbigny. Volume 1 : Céphalopodes jurassiques*. Masson, Paris, pp. 99–100.
- Moutere, R., Rocha, R., 1981. Le Lias de la région de Rio de Couros (Portugal). *Boletim da Sociedade de Geologia de Portugal* 22, 209–220.
- Moutere, R., Ruget, C., Moitinho de Almeida, F., 1965. Coupe du Lias au sud de Condeixa. *Comunicacoes dos Serviços geologicos de Portugal* 48, 1–34.

- Nicosia, U., Pallini, G., 1977. Ammonites and calcareous nannoplankton of the Toarcian "Rosso ammonitico" in the exposures of Monte La Pelosa. *Geologica romana* 16, 263–283.
- Nini, C., Nocchi, M., Venturi, F., 1997. The Toarcian marly-calcareous succession in the monte Martani area (Northern Apennines). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 35 (3), 281–319.
- Oppel, A., 1862. Über jurassische Cephalopoden. *Palaontologische Mitteilungen aus dem Museum des Königlich Bayer Staates* 1 (3), 137–266.
- Orbigny d', A., 1845. *Palaontologie française, terrains jurassiques*. 1, Céphalopodes Paris.
- Orbigny d', A., 1850. *Prodrome de Palaontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés*, Paris.
- Palfy, J., Smith, P.L., 2000. Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo-Ferrar flood basalt volcanism. *Geology* 28 (8), 747–750.
- Parisch, C., Viale, C., 1906. Contribuzione allo studio delle ammoniti del Lias superiore. *Rivista italiana de Paleontologia* 12, 141–167.
- Parisi, G., Balducci, A., Benedetti, L., Mattioli, E., Venturi, F., Cresta, S., 1998. Toarcian stratigraphy of the colle d'Orlando section (Northern Apennine). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 37 (1), 3–39.
- Pelosi, G., 1968. Ammoniti del Lias superior dell'Alpe Turati. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali* Part 4 17 (3), 1–204.
- Philips, J., 1829. *Illustrations of the Geology of Yorkshire coast* York.
- Pina, G., 1965. Nuove specie di ammoniti del genere *Leukadiella* del Toarciano inferiore delle Foci del Barano (Umbria) et dell'Alpe Turati (Lombardia). *Bollettino della Società Geologica Italiana* 84 (1), 1–11.
- Prinz, G., 1904. Die fauna der älteren jurabildungen im nordöstlichen Bakony. *Mitteilungen Jahrbuch königlich Ungaria geologia Anstalt* 15 (1), 1–142.
- Quenstedt, F.A., 1885. Die Ammoniten des Schwabischen Jura Tübingen.
- Ramaccioni, G., 1933. *Fauna giurassica e cretacea del Monte Cucco e dintorni (Appennino centrale)*. *Palaontographia italica* 39, 143–214.
- Raspail, F.V., 1842. *Histoire naturelle des Ammonites et des Tétrabrutes* Paris.
- Renz, C., 1912a. *Stratigraphische Untersuchungen im portugiesischen Lias*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie* 1, 58–90.
- Renz, C., 1912. *Neuere Fortschritte in der Geologie und Palaontologie Griechenlands*. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 64, 530–630.
- Renz, C., 1913. Neue Arten aus dem hellenischen Jura und aus der Indischen Dyas. *Zeitschrift der geologischen Gesellschaft* 64, 583–617.
- Renz, C., 1922. Einige Tessiner Oberlias-Ammoniten. *Eclogae geologicae Helvetiae* 17 (2), 137–166.
- Renz, C., 1923. Vergleiche zwischen dem südschweizerischen, apenninischen und westgriechischen Jura. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 34, 264–296.
- Renz, C., 1925. Paroniceraten, Frechiellen und Leukadiellen der österreichischen und bayerischen Alpen. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 36, 163–219.
- Renz, C., 1925. Epirotische Paroniceraten. *Eclogae geologicae Helvetiae* 19 (2), 372–382.
- Renz, C., 1925. Frechiellen und Paroniceraten aus der Brianza und dem Tessin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 19 (2), 383–420.
- Renz, C., 1927. Frechiellen, Leukadiellen und Paroniceraten im westgriechischen Oberlias. *Eclogae geologicae Helvetiae* 20 (3), 422–444.
- Renz, C., 1932. Neue Vorkommen von Paroniceraten und Frechiellen im westgriechischen Oberlias. *Abhandlungen der schweizerischen palaeontologischen Gesellschaft* 52, 1–9.
- Renz, C., 1933. *Paroniceratus* und *Frechiella* im Zentralapennin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 26, 157–176.
- Renz, C., Renz, O., 1947. Einige seltene ammoniten aus dem griechischen Mesozoikum. *Eclogae geologicae Helvetiae* 39, 169–176.
- Repin, Y.S., 1991. The presence of *Frechiella* in the Toarcian of Northwestern USSR. *Paleontological Journal* 25 (4), 154–158.
- Reynes, P., 1868. *Essai de géologie et de paléontologie aveyronnaises*. Baillière éditeur, Paris.
- Richter, A.E., 1979. *Südfrankreich und seine fossilen*. Kosmos Gesellschaft der Naturforschung, Stuttgart.
- Risgraf, W., Werner, G., Lörcher, F., 1984. *Der Posidonienschiefer*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Roult, M., 1971. Le Toarcien de la bordure occidentale du Bassin parisien. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières* 75, 614–616.
- Rollier, R., 1909. *Jacobella hugoni* (A. Jeannot) est un *Paroniceratus* du Lias supérieur. *Archives des Sciences physiques et naturelles de Genève* 27, 283–290.
- Roman, F., 1926. *Géologie lyonnaise*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Roman, F., 1938. *Les ammonites jurassiques et crétacées*. Masson, Paris.
- Roman, F., Gennevaux, Y., 1912. *Étude sur les terrains jurassiques de la région du Pic Saint-Loup*. Valat, Montpellier.
- Rouire, J., Roussel, C., 1973. *Guide géologique régional : Causses, Cévennes, Aubrac*. Masson, Paris.
- Rulieu, L., 1993. Les ammonites du Toarcien inférieur et moyen de la région lyonnaise. *Section géologie et Paléontologie du Comité d'entreprise Lafarge, Lozanne*.
- Rulieu, L., 1996. Les ammonites du Toarcien de la région lyonnaise. *Minéraux et fossiles* 237, 17–30.
- Rulieu, L., 2000. *Géologie et Paléontologie des anciennes mines de fer de l'Isère*. *Section Géologie et Paléontologie du Comité d'entreprise Lafarge, Lozanne*.
- Rulieu, L., Alméras, Y., Combémoré, R., Elmi, S., Tintant, H., 1998. Révision critique des céphalopodes et des brachiopodes décrits dans le tome 4 des « Études paléontologiques » d'E. Dumortier (1874). *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 2, 1–208.
- Rulieu, L., Elmi, S., Thévenard, B., 2001. *Géologie et Paléontologie des dépôts ferrugineux du Toarcien et de l'Aalénien aux environs de Lyon*. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon* 154, 1–153.
- Schindewolf, O.H., 1963. *Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten*. *Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse Jahrgang* 6 (3), 289–432.
- Schlegelmilch, R., 1976. *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. Fischer, Stuttgart.
- Sciau, J., 1993. *Coup d'œil sur les fossiles des Causses*. Tome 2 : Jurassique. Association des amis du Musée de Millau, Millau.
- Stolley, E., 1903. Über eine neue Ammonitengattung aus dem Oberen alpinen und mitteleuropäischen Lias. *Jahrbuch des Vereins für Naturwiss zu Braunschweig* 14, 1–55.
- Swofford, D.L., 1993. *Paup: Phylogenetic analysis using parsimony version 3.1.1* Champaign.
- Taramelli, T., 1880. *Monografia stratigrafica e paleontologica del Lias nelle provincia venete*. Istituto veneto di Scienze, Lettere ed Arti 5 (5), 71–79.
- Teruzzi, G., 1981. Nota sulle ammoniti dei generi *Frechiella*, *Paroniceratus*, *Oxyparoniceratus* del Toarciano mediterraneo. *Atti della Società Italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia naturali in Milano* 122 (1–2), 21–31.
- Théobald, N., Cheviet, M.T., 1959. Les ammonites du Toarcien supérieur du Jura franc-comtois. *Annales scientifiques de l'Université de Besançon* 9, 43–71.
- Thévenin, A., 1906. Sur un genre d'ammonites du Lias de Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France* 6, 171–173.
- Thévenin, A., 1908. *Paléontologie de Madagascar*, 5 : fossiles liasiques. *Annales de Paléontologie* 3 (3), 1–39.
- Thierry, J., 1982. Téthys, Mésogée et Atlantique au Jurassique : quelques réflexions fondées les faunes d'ammonites. *Bulletin de la Société géologique de France* 24 (5–6), 1053–1067.
- Thomel, G., 1980. *Ammonites*. Serre, Nice.
- Thompson, B., 1910. Northamptonshire. *Geology in the Field* 3, 450–487.
- Tipper, H.W., Smith, P.L., Cameron, B.E.B., Carter, E.S., Jakobs, G.K., Johns, M.J., 1991. *Biostratigraphy of the Lower Jurassic formations of the Queen Charlotte Islands, British Columbia*. *Geological Survey of Canada* 90 (10), 203–235.

- Venturi, F., 1985. Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale Città di Castello.
- Venturi, F., Ferri, R., 2001. Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale Città di Castello.
- Venzo, S., 1952. Nuove faune ad ammoniti del Domeriano-aaleniano dell'Alpe Turati e dintorni (Alta Brianza). *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia naturali in Milano* 91, 95–123.
- Vigh, G., 1927. Paronicsok a magyar Felsőlíasban. *Földtani Közlemény* 57, 212–219.
- Wendt, J., 1966. Revision der Ammoniten-Gattung *Levakiella* RENZ aus dem mediterranen Oberlias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 125, 136–154.
- Wright, T., 1882–1884. Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. Monograph of the Palaeontographical Society, London 22–24, pp. 329–480.
- Young, G., Bird, J., 1822. A Geological Survey of the Yorkshire coast Whitby.
- Zanucchi, G., 1963. Le Ammoniti del Lias superiore di Entratico in Val Cavallina (Bergamasco orientale). *Memorie della Società Italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturali di Milano* 13, 99–146.
- Ziegler, B., 1981. Ammonoid Biostratigraphy and Provincialism: Jurassic Old-World. In: House, M.R., Senior, J.R. (Eds.), *The Ammonoidea*. Systematics Association, London, sp. vol 18, pp. 433–457.
- Zittel von, K.A., 1884. *Handbuch der Paläontologie. Cephalopoda*, vol. 1. Part. 2. München, pp. 329–522.

Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation

S. MOYNE & P. NEIGE*

Centre des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel,
F-21000 Dijon, France

(Received 30 June 2003; accepted 23 December 2003)

Abstract – Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation shows how the Aalenian-age ancestral stock, known variously as the Hammatocerataceae or Hammatoceratinae, gave rise to numerous new groups in Bajocian times. Cladistic analysis shows this ancestral stock is not a single lineage but two: the ‘*Erycites* group’, which gave rise to the Stephanocerataceae, and the ‘*Hammatoceras* group’, from which all other Bajocian groups derived.

Keywords: phylogeny, cladistics, ammonoids, Jurassic.

1. Introduction

Middle Jurassic ammonites underwent substantial faunal turnover at the very end of Aalenian times. This is invariably thought of as the radiation of a large clade whose earliest representatives appeared at the end of Early Jurassic times, during the Toarcian (e.g. Arkell, Kummel & Wright, 1957; Géczy, 1966; Donovan, Callomon & Howarth, 1981; Tintant & Mouterde, 1981; Page, 1996). This clade is variously attributed to different taxonomic levels: at the beginning of its history, during the Toarcian and Aalenian, it is named either Hammatocerataceae Schindewolf, 1964 (e.g. Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001) or Hammatoceratinae Buckman, 1887 (e.g. Arkell, Kummel & Wright, 1957, or Donovan, Callomon & Howarth, 1981). To avoid any nomenclatural confusion we shall refer here to the hammatoceratins. This new fauna was initially rather limited in variety during the Toarcian; it then diversified during the Aalenian stage (see Neige, Elmi & Rulleau, 2001, for a morphological-based approach), and clearly radiated at the end of the Aalenian and at the Aalenian/Bajocian boundary. There, its representatives, which are assumed to be the direct descendants of the hammatoceratins, are classified into different taxa: Sonniniidae Buckman, 1892; Strigoceratidae Buckman, 1924; Haplocerataceae Zittel, 1884 (sometimes including the Strigoceratidae); and Stephanocerataceae Neumayr, 1875. The radiation occurred to the detriment of a root stock related to the Early Jurassic ammonite fauna generally named the Hildocerataceae Hyatt, 1867. The hammatoceratins and their direct descendants gave rise to all post-Aalenian Ammonitina (Donovan, Callomon & Howarth, 1981). These forms dominate at least the non-heteromorph component of (1) the Late Jurassic and

(2) the Cretaceous ammonoid faunas (if Ancyloceratina are not included in the Ammonitina, but see Page, 1996, for an opposite view).

Transitions between Aalenian members of the hammatoceratins and their presumed descendants are very difficult to trace. There are various reasons for this: (1) relationships within the hammatoceratins root stock are still not clearly established; (2) members of the radiation display diverse morphologies featuring a complex mosaic of characters; and (3) the late Aalenian radiation occurred very rapidly with many new forms emerging in a brief span of time. The upshot is that although we are relatively familiar with the species and their stratigraphical positions, their groupings into genera and families are still controversial. Standard criteria on which to base phylogenetic relationships include shell morphology (tube geometry and ornamentation), suture line configuration, stratigraphical range and palaeogeographical distribution. Not all workers attribute the same significance to these criteria (although stratigraphical range is certainly the key criterion for most authors; see Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001), and many conflicting phylogenetic reconstructions have been proposed, especially in the matter of the rooting of lineages (e.g. Donovan, Callomon & Howarth, 1981; Tintant & Mouterde, 1981; J. Sandoval, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Granada, 1983; S. R. Fernandez Lopez, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Complutense Madrid, 1985; Westermann, 1993). There are essentially two interpretations. The latest and most complete classification of the Jurassic Ammonitina (Donovan, Callomon & Howarth, 1981), followed in some recent works such as Wiedmann & Kullmann (1996), considers the hammatoceratins as a subfamily within the Phymatoceratidae Hyatt, 1867, which is itself included in the Hildocerataceae. For those authors, the hammatoceratins are a single lineage giving rise to all groups of post-Aalenian

* Author for correspondence: Pascal.Neige@u-bourgogne.fr

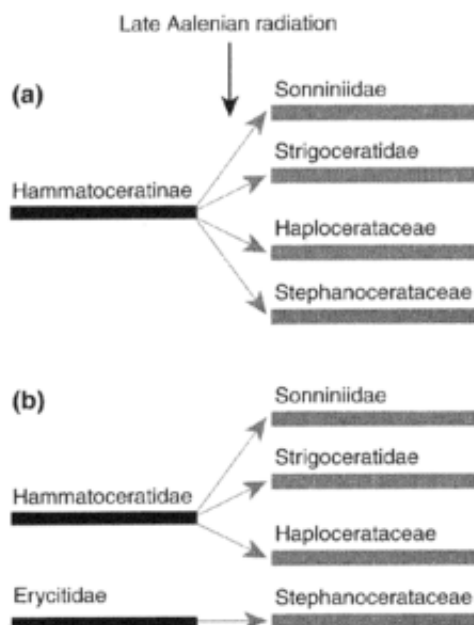


Figure 1. Phylogenetic relationships between the hammatoceratins (black bars) and their descendants (grey bars). (a) Single lineage hypothesis (e.g. Donovan, Callomon & Howarth, 1981): hammatoceratins are classified in a single group, named the Hammatoceratinae, and give rise to all Bajocian families. (b) Two-lineage hypothesis (e.g. Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001): hammatoceratins are classified into two groups named the Hammatoceratidae and Erycitidae (both members of the Hammatocerataceae), and each of two families has descendants.

Ammonitina: Sonniniidae, Strigoceratidae, Haplocerataceae and Stephanocerataceae (Fig. 1a). Most authors agree with these relationships, albeit with some slight refinements; Sandoval (1986), for example, suggests the Haplocerataceae derived rather from the Graphoceratidae Buckman, 1905. The alternative interpretation has been proposed by several authors (e.g. Géczy, 1966; Westermann, 1993; Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001) based on different taxonomic conceptions. The hammatoceratins are thought to be a superfamily, as suggested by Schindewolf (1964, 1965) and Tintant & Mouterde (1981), however, the main difference with the preceding classification is that the hammatoceratins may be divided into two separate lineages, following Westermann (1993). For Rulleau, Elmi & Thévenard (2001), these two lineages are the Hammatoceratidae Buckman, 1887 and the Erycitidae Spath, 1927, each of them with its own descendants: Sonniniidae, Strigoceratidae and Haplocerataceae for the former and Stephanocerataceae for the latter (Fig. 1b). It would be wrong to see the disagreement over these two phylogenetic hypotheses as evidence of a nomenclatural morass. Both interpretations lead

to the conclusion that the hammatoceratins are not a clade (that is, not a monophyletic group), and the second hypothesis holds that the late Aalenian radiation proceeded from two different clades.

In contrast to the previous analyses of the hammatoceratins and their relatives, we propose here to establish a phylogenetic framework based solely on morphological characters (shell morphology, coiling and ornamentation) and character combinations interpreted in the context of a cladistic analysis. In this way we can establish hypotheses about phylogenetic relationships within a group, regardless of stratigraphical occurrences. Cladistic techniques have been applied to many fossil groups but ammonites remain largely understudied in this way. Only 11 studies of ammonite phylogeny have been published as part of a formal cladistic approach using parsimony (Landman, 1989; Landman, Dommergues & Marchand, 1991; Landman & Waage, 1993; Neige & Dommergues, 1995; Korn, 1997; Yacobucci, 1999; Monks, 1999, 2000, 2002; I. Rouget, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Dijon; Rulleau, Bécaud & Neige, 2003), although some of them do not drastically contradict classical (that is, stratigraphical) interpretations of phylogeny. In the present study, we investigate the emergence of the hammatoceratins and their subsequent diversification (late Aalenian descendants) by focusing on several key genera. The study sample is drawn from an exhaustive analysis of bibliographical data supplemented by various specimens from our own field work.

2. Cladistic analysis

2.1. Ingroup taxa

Twelve genera belonging to the hammatoceratins and to their direct descendants were selected as key genera. This study should therefore be seen as a first step toward a complete reassessment of the Middle Jurassic ammonite phylogeny. Morphological characterization of these genera is based on an analysis of different species revealing the variability of the genus for the adult stage. Dimorphism is scarcely established for the ammonites under study. When suspected by some authors (as for *Riccardiceras*, *Docidoceras* and *Mollistephanus*), we have used macroconch shape in our analysis. Because the aim of the study is to establish phylogenetic relationships (1) within the hammatoceratins and (2) between hammatoceratins and their direct descendants (and not to establish relationships within each of the lineages emerging from the hammatoceratins), only the first genus to evolve in each presumed derived lineage of the hammatoceratins was selected: *Euhoplloceras* Buckman, 1913 for Sonniniidae, *Praestrigites* Buckman, 1924 for Strigoceratidae, *Bradfordia* Buckman, 1910 for Haplocerataceae and *Riccardiceras* Westermann, 1995, *Docidoceras* Buckman, 1919 and *Mollistephanus* Buckman, 1922

Table 1. List of characters used for cladistic analysis; characters are not ordered

Number	Character	Character states
A	Coiling	(0) evolute; (1) intermediate; (2) involute
B	Relative whorl thickness (thickness/height)	(0) compressed; (1) intermediate; (2) depressed
C	Keel prominence	(0) none; (1) slight; (2) marked
D	Keel shape	(0) none; (1) rounded; (2) sharp
E	Demarcation of ventrolateral edge	(0) no; (1) yes
F	Flank shape	(0) flat; (1) arched
G	Demarcation of umbilical edge	(0) no; (1) yes
H	Orientation of umbilical edge	(0) receding; (1) perpendicular
I	Tubercles	(0) present; (1) absent
J	Primary ribs	(0) regular; (1) thickened
K	Ribs on umbilical edge	(0) non attenuated; (1) attenuated
L	Bifurcated ribs	(0) no; (1) yes
M	Rib shape	(0) radiate; (1) sinuous
N	Rib orientation	(0) projected; (1) radial
O	Ventral break in ribbing	(0) yes; (1) no
P	Hollow-floored keel	(0) yes; (1) no

for the Stephanocerataceae. For the hammatoceratins, the genera *Eudmetoceras* Buckman, 1920, *Csernyeiceras* Géczy, 1966 and *Abbasites* Buckman, 1921 were selected because they are the presumed ancestors of Bajocian groups. Note that for Rulleau, Elmi & Thévenard (2001), *Eudmetoceras* and *Csernyeiceras* belong to the Hammatoceratidae, whereas *Abbasites* belongs to the Erycitidae.

2.b. Outgroup taxa

Three genera were taken as outgroups. *Rarenodia* Venturi, 1975, which was considered by Donovan, Callomon & Howarth (1981) to be a synonym of *Phymatoceras* Hyatt, 1867, is now thought to be the first hammatoceratins genus (see Venturi, 1994; Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001). *Hammatoceras* Hyatt, 1867 and *Erycites* Gemmellaro, 1886 represent the two lineages (respectively, Hammatoceratidae and Erycitidae) that are thought to occur within the Toarcian and Aalenian hammatoceratins root stock. The use of three outgroups will determine if ingroup taxa constitute a monophyletic group.

2.c. Characters

Various aspects of coiling and ornament are examined (Table 1). Most characters, qualitatively defined, have only two states (generally, present or absent) but some are multistate characters. These multistate characters are not ordered. No shape quantifications have been computed here, to avoid a mixture of qualitative and quantitative characters (thus needing a gap coding

Table 2. Data matrix used for cladistic analysis

Characters	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
Taxa																
<i>Rarenodia</i>	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?
<i>Erycites</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Abbasites</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Riccardoceras</i>	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Docidoceras</i>	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Mollistephanus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Hammatoceras</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Euhoplaceras</i>	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Eudmetoceras</i>	1	0	2	2	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Csernyeiceras</i>	2	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Praestrigitia</i>	2	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Bradfordia</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1

for some of them). Question marks indicate unknown character states. Autapomorphies have been removed from the matrix so that all characters are parsimony informative. Suture line characters are not used in this analysis because of their high variability between the different species of each genus. Moreover, using suture line characters for such different taxa would involve establishing clear homologies between the different sutural elements via an ontogenetic approach. The wide scope of the present study precludes this.

2.d. Method

PAUP 4 (Swofford, 1999) was used to construct the data matrix (Table 2) and perform the analysis. The heuristic option to find the most parsimonious trees was used here. However, because this procedure cannot guarantee that all of the most parsimonious trees will be found, the analysis was repeated many times. The process invariably yielded the same three most parsimonious trees (Fig. 2). Character state changes were established using the ACCTRAN (reversals preferred to convergences) option.

To synthesize the three most parsimonious trees, a strict consensus tree was computed (Fig. 3). Statistical tests were conducted to evaluate node robustness. The first of these was bootstrap resampling, which tests the robustness of the topology of the trees found (Felsenstein, 1985). Ten thousand replicates of randomly generated trees were compared. For each of them, characters were randomly sampled with replacement. The more often a branch occurs in bootstrap trees, the more robust it is. Bremer support was also performed (Bremer, 1988). This method consists of testing the number of extra steps needed to collapse a clade. The more steps needed to collapse a node, the more robust the node is.

3. Results

3.a. Tree description

The three most parsimonious trees are very similar and their general topologies are the same (Fig. 2).

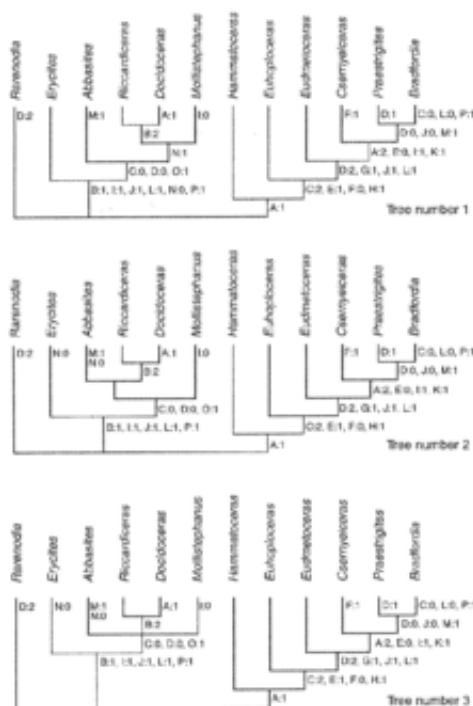


Figure 2. The three most parsimonious cladograms with character state changes labelled. These trees share the same overall topology except for the connection of *Abbasites*, *Riccardiceras*, *Docidoceras* and *Mollistephanus*.

They are 36 steps long. Consistency (ci), retention (ri) and rescale consistency (rc) indices have been calculated for individual characters and are identical for three most parsimonious trees (Table 3). They display an ensemble consistency index (CI) of 0.55 and an ensemble retention index (RI) of 0.69. Three sets (one monogenus and two monophyletic groups), rooting together as a basal polyphyletic topology are distinguished. The first is *Rarenodia* alone. The second is a set named here the '*Hammatoceras* group' clustering *Hammatoceras*, *Euhoplaceras*, *Eudmetoceras*, *Csernyeiceras*, *Praestrigites* and *Bradfordia*. The topology within this set remains unchanged whichever most parsimonious tree is observed (Fig. 2). The third clade, named here the '*Erycites* group', is represented by *Erycites*, *Abbasites*, *Riccardiceras*, *Docidoceras* and *Mollistephanus*. Differences between the three most parsimonious trees occur within this last group: *Erycites* is always the rooting genus, but the topology between (1) *Abbasites*, (2) *Mollistephanus* and (3) *Riccardiceras* plus *Docidoceras* differs.

Although there is a very small number of most parsimonious trees and they are very similar, bootstrap

Table 3. Consistency, retention and rescale consistency indices (ci, ri, rc) for the characters used in this analysis; values are identical for the three most parsimonious cladograms

Character	ci	ri	rc
A	0.67	0.80	0.53
B	1.00	1.00	1.00
C	0.67	0.80	0.53
D	0.40	0.40	0.16
E	0.50	0.00	0.00
F	0.50	0.67	0.33
G	1.00	1.00	1.00
H	1.00	1.00	1.00
I	0.33	0.50	0.17
J	0.33	0.50	0.17
K	1.00	1.00	1.00
L	0.33	0.33	0.11
M	0.50	0.50	0.25
N	0.50	0.00	0.00
O	1.00	1.00	1.00
P	0.50	0.75	0.37

values and Bremer support values (Fig. 3) show that some nodes are not very robust. Only the '*Erycites* group' is well supported (bootstrap value 87 % and Bremer support 3). Other bootstrap values range from 54 % to 63 % and all other Bremer support values are 1.

3.b. Shell morphology

The distribution of characters on the cladograms, as exemplified by the ammonite drawings in Figure 3, shows that the different characters describing general shell morphology are more or less variable within each of the two monophyletic groups previously defined ('*Erycites* group' and '*Hammatoceras* group'), and between these two clades and *Rarenodia*. The latter has an evolute shell with slightly overlapping whorls. The whorl section of *Rarenodia* is very compressed and its coiling is platycone. The '*Erycites* group' displays a general morphology ranging from moderately evolute forms (*Erycites*) to very evolute ones (*Riccardiceras*). Shells of species in this group have a depressed whorl section. This is particularly marked for *Docidoceras*. The coiling of these ammonites may be platycone (*Mollistephanus*), serpenticone (*Riccardiceras*), or cadicone (*Docidoceras*). In the '*Hammatoceras* group', shell shape is highly variable, ranging from moderately evolute (*Euhoplaceras*) to highly involute (*Bradfordia*). The whorl section of these genera is compressed and they display platycone (*Hammatoceras*) to oxycone (*Csernyeiceras*) coiling.

3.c. Ornamentation

Shell ornamentation is highly diversified among taxa in this study. Most of the ammonites studied have ribs, tubercles, keels and other ornaments. *Rarenodia* has tubercles on its latero-umbilical flanks. These tubercles are more or less connected with the primary ribs. The

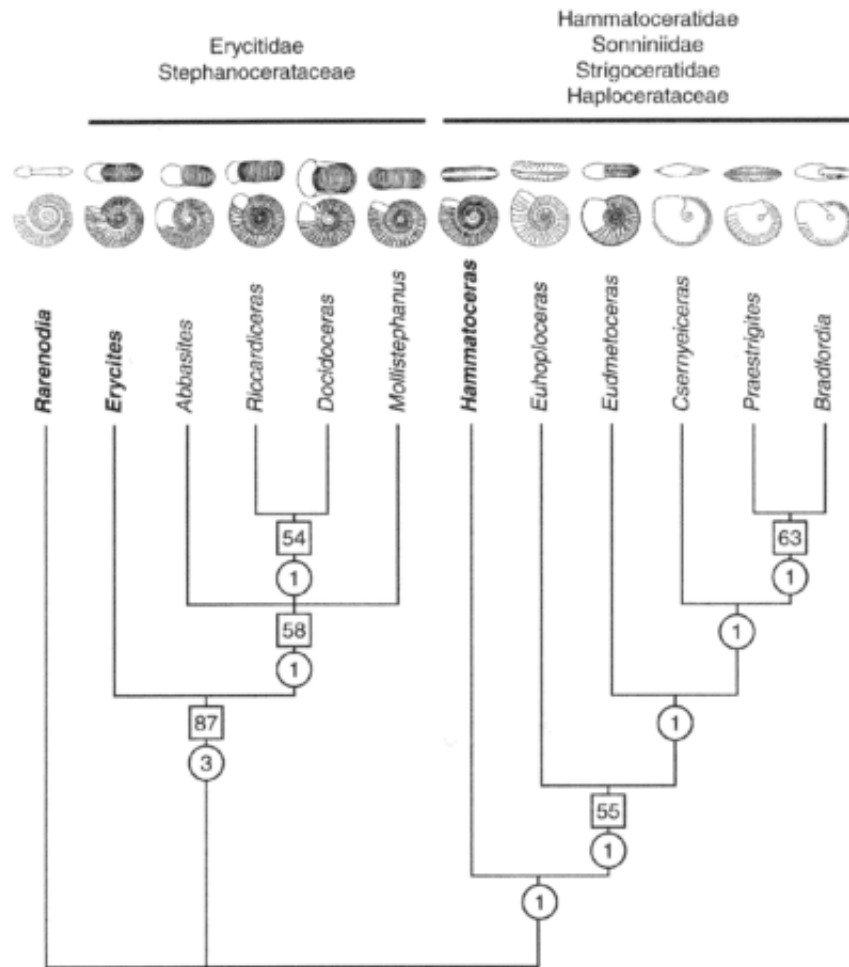


Figure 3. Strict consensus tree. Bootstrap (in squares) and Bremer support (in circles) values are shown. Values less than 50 % for bootstrap are not shown. Outgroups are in bold print.

ribs of *Rarenodia* are not divided but, when they are in contact with tubercles, many ribs may originate from the same tubercle. The ribs in this taxon are interrupted by a ventral smooth band. Generally, forms in the 'Erycites group' share similar ornamentation except for a few characters. All taxa display dense, bifurcated ribbing. Ribs are continuous on the ventral side. *Erycites* is the only genus in this clade whose ventral ribbing is interrupted, it being associated with a ventral keel. Tubercles may occur where ribs bifurcate (*Mollistephanus*) or primary ribs may be thick (*Docidoceras* and *Riccardiceras*). Shell ornamentation of ammonites from the 'Hammatoceras' group is subject to variation. *Eudmetoceras* and *Hammatoceras* have bifurcated ribs with thickened primary ribs. The ribs of other genera of this group are not bifurcate

(*Euhoploceras*) and may be confined to the latero-ventral part of the shell (*Csernyeiceras*, *Praestrigitites* and *Bradfordia*). Ornamentation may be very dense (*Eudmetoceras*) to sparse (*Euhoploceras*). The ribbing of all genera in this group is interrupted in the ventral area of the shell either by a smooth band or by a keel.

4. Implications for the Middle Jurassic ammonite radiation and its dynamics

The clades constructed here show that the ammonites in this study divide into two monophyletic groups plus *Rarenodia*. The main result of the present study is therefore that two different clades occur very early in hammatoceratins history.

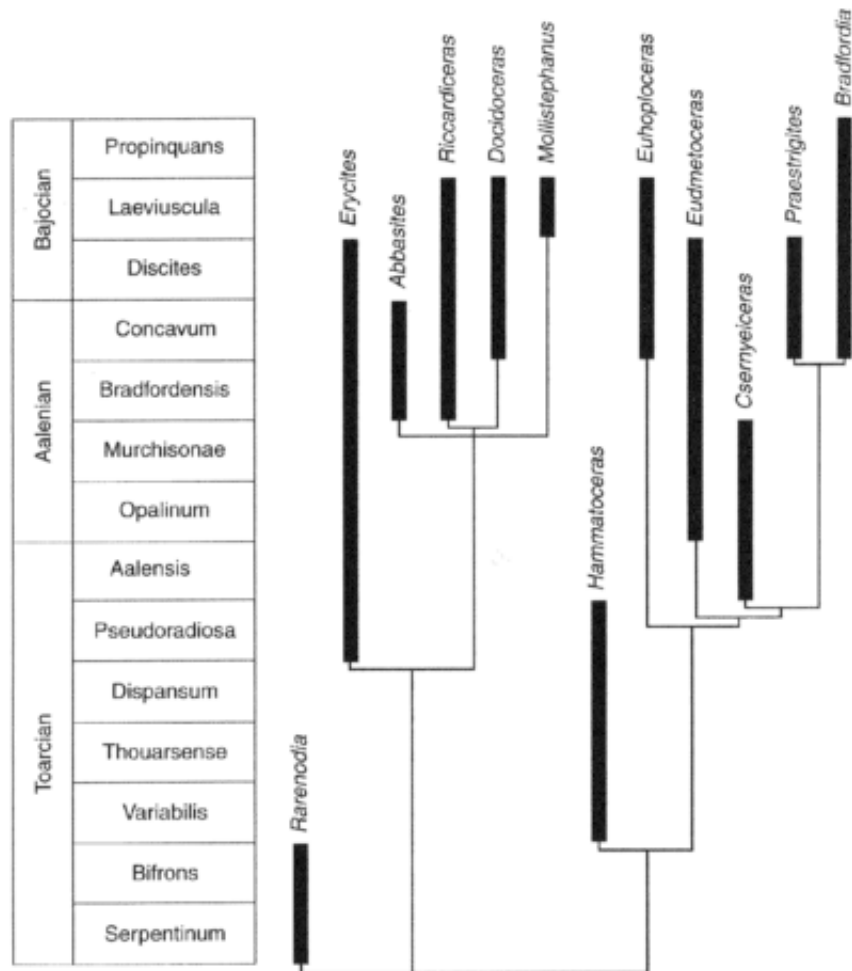


Figure 4. Phylostratigraphy of the Hammatocerataceae and initial members of Bajocian groups.

The first set ('*Erycites* group') is composed of *Erycites* and *Abbasites*, which are attributed to the Erycitidae *sensu* Rulleau, Elmi & Thévenard (2001), along with *Riccardiceras*, *Docidoceras* and *Mollistephanus*, which are invariably attributed to the Stephanocerataceae. Aalenian ancestors and Bajocian descendants are clearly separated: the Erycitidae are at the base of the clade while the Stephanocerataceae succeed them. This clustering indicates that the Stephanocerataceae branched from the Erycitidae as supposed by Elmi (1967), Westermann (1995), Sandoval, Linares & Henriques (2000) and Rulleau, Elmi & Thévenard (2001). For the latter authors, the origin of the Stephanocerataceae is even more complex and the two major groups of this superfamily have separate origins: *Abbasites* gives rise to the Otoitidae Mascke,

1907, which includes *Docidoceras* and *Riccardiceras*, while the Stephanoceratidae Neumayr, 1875, which includes *Mollistephanus*, derives from *Erycites*. This interpretation is not confirmed by our analysis.

In the second set ('*Hammatoceras* group'), *Hammatoceras*, *Eudmetoceras* and *Csernyeiceras* belong to the Hammatoceratidae *sensu* Rulleau, Elmi & Thévenard (2001) while *Euhoploceras*, *Praestrigitas* and *Bradfordia* are representatives of all the Bajocian groups except for the Stephanocerataceae, respectively, the Sonniniidae, Strigoceratidae and Haplocerataceae. This confirms that the Sonniniidae (see Rulleau, Elmi & Thévenard, 2001), Strigoceratidae (see Géczy, 1966; Elmi, 1967; Westermann, 1969; S. R. Fernandez Lopez, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Complutense Madrid, 1985; Sandoval, 1985; and Rulleau, Elmi & Thévenard,

2001) and Haplocerataceae (see Elmi, 1966; Tintant & Mouterde, 1981; and Westermann, 1993) originated in the Hammatoceratidae branch. Relationships between the Hammatoceratidae and their descendants are complex. Although *Hammatoceras* is at the base of the clade, other Hammatoceratidae members (*Eudmetoceras* and *Csernyeiceras*) are mixed in the cladogram among Bajocian genera. This complexity was also marked by the relatively low bootstrap values and Bremer support (see Fig. 3) and is a consequence of homoplasies affecting some characters, mainly those describing ventral section shape (characters D, E and F) and ribbing (characters J and L). This calls for further investigations using complementary characters.

In the cladogram, *Csernyeiceras* is the sister group of both *Praestrigites* and *Bradfordia*. This point of view was claimed for *Praestrigites* by Elmi (1967), Schweigert & Dietze (1998), Schweigert, Dietze & Balle (2000) and Rulleau, Elmi & Thévenard (2001), who consider *Csernyeiceras* as a possible ancestor for this genus. The origin of *Bradfordia* and thus of the Haplocerataceae is more difficult to establish and few authors have proposed phylogenetic relationships with the Hammatoceratidae. Some (Elmi, 1967; Tintant & Mouterde, 1981; Westermann, 1993) propose that *Bradfordia* derives from *Eudmetoceras* (or subgenus *Euaptetoceras* Buckman, 1922). This has not been confirmed by the cladistic approach. The position of the Strigoceratidae family within the Haplocerataceae superfamily is the subject of much debate: although many authors (Galász, 1980; Donovan, Callomon & Howarth, 1981; S. R. Fernandez Lopez, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Complutense Madrid, 1985) classify the Strigoceratidae with the Haplocerataceae, others (Tintant & Mouterde, 1981; Sandoval, 1985) link the Strigoceratidae with the Hammatocerataceae. In our analysis, we can see that the Strigoceratidae (*Praestrigites*) are closely related to the Haplocerataceae (*Bradfordia*), thus confirming the first interpretation.

A phylogenetic tree based on the consensus tree and adding stratigraphical occurrences of the studied taxa (Fig. 4) is proposed. This tree allows us to compare phylogenetic relationships with stratigraphy. The three outgroups are the older genera of the analysis. For the 'Erycites' group, phylogenetic relationships are consistent with stratigraphy; *Riccardiceras*, *Docidoceras* and *Mollistephanus* are more recent than *Abbasites* and *Erycites*, which are their possible ancestors. On the other hand, for the 'Hammatoceras' group, comparison of the relative positions of taxa on the tree with stratigraphy reveals conflicts (see the *Euhoploceras*–*Eudmetoceras*–*Csernyeiceras* stratigraphical versus topological successions). However, it has to be remembered that only key genera have been used here and not an exhaustive sample. A more detailed study needs to be conducted before any ghost lineages can be identified.

5. Conclusions

The cladistic analysis presented in this paper yields some interesting results for understanding (1) the phylogenetic relationships within the hammatoceratins and (2) their relationships with their supposed Bajocian descendants. As called for by Callomon for the hammatoceratins (pers. comm. in Westermann, 1993), an urgent revision is needed for this group since many phylogenetic hypotheses have been proposed by different authors. The principal result of the cladistic analysis presented here is that the ammonites under study form two groups, each including members of the hammatoceratins root group and their late Aalenian descendants. This confirms that the hammatoceratins group is in fact an association of two lineages ('*Hammatoceras* group' and '*Erycites* group') that diverged early on, during the Toarcian stage, in the history of the emerging clade as suggested by Rulleau, Elmi & Thévenard (2001). Late Aalenian and Bajocian genera are distributed between these two lineages, confirming that the Stephanocerataceae derived from the '*Erycites* group' and that the '*Hammatoceras* group' gave rise to all the other Bajocian groups. The consequence is that the late Aalenian ammonite radiation progressed from two separate clades rather than one.

Having established the phylogenetic relationships, it is possible to concentrate on the consequences of the taxonomic status of the different sub-families, families and super-families studied here. Because our sampling is not exhaustive, and taking into account the numerous homoplasies, the low bootstrap values and Bremer support (at least for the '*Hammatoceras* group'), we cannot propose a complete taxonomic reassessment at the present time. However, it is clear that the use of a hammatoceratins group, whatever its taxonomic status, clustering all Toarcian and Aalenian (before the late Aalenian radiation) members of the emerging clade, must be avoided in view of our results. If one wants to maintain a hammatoceratins clade, it has to include all their descendants, that is, all post-Aalenian Ammonitina. We recommend defining two clusters: one grouping *Erycites*, *Abbasites* and their relatives (Stephanocerataceae) and the other grouping *Hammatoceras*, *Eudmetoceras*, *Csernyeiceras* and their relatives (Sonniniidae, Strigoceratidae and Haplocerataceae). This changes ammonite taxonomy considerably but may be viewed as a first step toward establishing a useful taxonomy (as called for by Cracraft, 1981) for palaeogeographical, ecological or macroevolutionary studies.

Acknowledgements. We thank I. Rouget for her help with cladistic analysis and N. Navarro for comments on an earlier version of the manuscript. We thank Neale Monks and an anonymous referee for their valuable comments. We thank J. Thierry and D. Marchand for the bibliographical help and for discussions. This research was supported in part

by the ATI 2001 (CNRS) research program. This study is a contribution to the Equipe 'Macroévolution et dynamique de la biodiversité' of the UMR CNRS 5561 Biogéosciences.

References

- ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W. 1957. Mesozoic Ammonoidea. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea* (ed. R. C. Moore), pp. 80–490. The Geological Society of America and The University of Kansas Press.
- BREMER, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* **42**, 795–803.
- BUCKMAN, S. S. 1887–1907. A monograph of the inferior oolite ammonites of the British Islands. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 456 pp.
- BUCKMAN, S. S. 1909–1930. Yorkshire type ammonites, vols I, II, and Type ammonites, vols III–VII. London: Wesley and Son, and the author, Thame, 790 pls with explanatory text.
- CRACRAFT, J. 1981. Pattern and process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiology* **7**, 456–68.
- DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. 1981. Classification of the Jurassic ammonitina. In *The Ammonoidea* (eds M. R. House and J. R. Senior), pp. 101–55. Systematic association special volume, no. 18. London and New York: Academic Press.
- ELMI, S. 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents des laboratoires de géologie de la faculté des sciences de Lyon* **19**, 845 pp.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* **39**, 783–91.
- GALÁCZ, A. 1980. Bajocian and Bathonian ammonites of Gyenespuszta Bakony Mts., Hungary. *Geologica Hungarica* **39**, 227 pp.
- GÉCZY, B. 1966. Ammonoides jurassiques de Czernye (Mont Bakony, Hongrie). Part I: Hammatoceratidae. *Geologica Hungarica* **34**, 276 pp.
- GEMMELLARO, G. G. 1886. Monografia sui fossili del Lias superiore delle provincie di Palermo. *Giornale di Scienze Naturali ed Economiche di Palermo* **17**, 197–212.
- HYATT, A. 1867. The fossil cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* **1**, 71–102.
- KORN, D. 1997. Evolution of the Goniatitaceae and Viséan – Namurian biogeography. *Acta Paleontologica Polonica* **42**, 177–99.
- LANDMAN, N. H. 1989. Iterative progenesis in Upper Cretaceous ammonites. *Paleobiology* **15**, 95–117.
- LANDMAN, N. H., DOMMERGUES, J. L. & MARCHAND, D. 1991. The complex nature of progenetic species – examples from Mesozoic ammonites. *Lethaia* **24**, 409–21.
- LANDMAN, N. H. & WAAGE, K. M. 1993. Scaphitid ammonites of the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hill formation in south Dakota and Wyoming. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **215**, 1–157.
- MASCKE, E. 1907. *Die Stephanoceras-Verwandten in den Coronatenschichten von Norddeutschland*. Inaug. Diss. Universität Göttingen, 38 pp.
- MONKS, N. 1999. Cladistic analysis of Albian heteromorph ammonites. *Palaeontology* **42**, 907–25.
- MONKS, N. 2000. Functional morphology, ecology and evolution of the Scaphitaceae Gill, 1871. *Journal of Molluscan Studies* **66**, 205–16.
- MONKS, N. 2002. Cladistic analysis of a problematic ammonite group: the Hamitidae (Cretaceous, Albian–Turonian) and proposals for new cladistic terms. *Palaeontology* **45**, 689–707.
- NEIGE, P. & DOMMERGUES, J. L. 1995. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlung* **196**, 411–38.
- NEIGE, P., ELMI, S. & RULLEAU, L. 2001. Existe-t-il une crise au passage Lias – Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la société géologique de France* **172**, 257–64.
- NEUMAYR, M. 1875. Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **27**, 854–92.
- PAGE, K. 1996. Mesozoic ammonoids in space and time. In *Ammonoid Paleobiology* (eds N. H. Landman, K. Tanabe and R. A. Davis), pp. 755–94. New York and London: Plenum Press.
- RULLEAU, L., ELMI, S. & THÉVENARD, B. 2001. Géologie et paléontologie des dépôts ferrugineux du Toarcien et de l'Aalénien aux environs de Lyon. *Documents des laboratoires de géologie de la faculté des sciences de Lyon* **154**, 153 pp.
- RULLEAU, L., BÉCAUD, M. & NEIGE, P. 2003. Les ammonites traditionnellement regroupées dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratinae, Toarcien): aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques. *Geobios* **36**, 317–48.
- SANDOVAL, J. 1985. Los Strigoceratidae (Ammonitina) del Bajocense de la zona Subbética (Sur de España). *Mediterránea Serie de Estudios Geológicos* **4**, 85–112.
- SANDOVAL, J. 1986. Middle Jurassic Haploceratidae (Ammonitina) form the Subbetic zone (South Spain). *Geobios* **19**, 435–63.
- SANDOVAL, J., LINARES, A. & HENRIQUES, M. H. 2000. The Middle Jurassic genus *Riocardiceras* (Otoitidae, Ammonitina) in the Westernmost Tethys: Betic Cordillera and Lusitanian Basin. *Revue de Paléobiologie, Volume spécial* **8**, 29–44.
- SCHINDEWOLF, O. H. 1961–1968. Studien zu Stammesgeschichte der Ammoniten. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, 901 pp.
- SCHWEIGERT, V. G. & DIETZE, V. 1998. Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, Mitteljura). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* **269**, 1–59.
- SCHWEIGERT, V. G., DIETZE, V. & BALLE, T. 2000. Dimorphismus und phylogenie der Ammonitengattung *Csernyeiceras*. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* **294**, 1–13.
- SPATH, L. F. 1927–1933. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). *Palaeontologica Indica* **9**, 1–945.
- SWOFFORD, D. L. 1999. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4.0b10(PPC). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Apple Macintosh computer program.

- TINTANT, H. & MOUTERDE, R. 1981. Classification et phylogénèse chez les ammonites jurassiques. *International Symposium Concepts and Methods in Paleontology*, Barcelona, 85–101.
- VENTURI, F. 1975. *Rarenodia* nuovo genere di ammoniti (sottofam. Hammatoceratinae Buckman 1887) del Toarciano inferiore 'Rosso Ammonitico' umbro-marchigiano. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* **14**, 11–19.
- VENTURI, F. 1994. Origine ed evoluzione di ammoniti Hammatoceratinae nel Toarciano Umbro marchigiano. In *Fossili. Evoluzione, Ambiente* (ed. G. Pallini), pp. 343–55. Pergola.
- WESTERMANN, G. E. G. 1969. The ammonite fauna of the Kialagvik Formation at Wide Bay, Alaska Peninsula. Part II. *Sonninia sowerbyi* zone (Bajocian). *Bulletins of American Paleontology* **57**, 5–226.
- WESTERMANN, G. E. G. 1993. Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. In *The Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change* (ed. M. R. House), pp. 187–226. Systematics Association Special Volume no. 47. Oxford: Clarendon Press.
- WESTERMANN, G. E. G. 1995. Mid-Jurassic Ammonitina from the Central Ranges of Irian Jaya and the origin of stephanoceratids. *Hantkeniana* **1**, 105–18.
- WIEDMANN, J. & KULLMANN, J. 1996. Crises in Ammonoid Evolution. In *Ammonoid Paleobiology* (eds N. H. Landman, K. Tanabe and R. A. Davis), pp. 795–813. New York and London: Plenum Press.
- YACOBucci, M. 1999. Plasticity of developmental timing as the underlying cause of high speciation rates in ammonoids. In *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods* (eds F. Oloriz and F. J. Rodríguez-Tovar), pp. 59–76. New York: Kluwer Academic, Plenum Publishing.
- ZITTEL, K. A. 1884. *Handbuch der Paleontologie*. München-Berlin, 893 pp.

Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) : analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae

Pascal NEIGE
Isabelle ROUGET

UFR des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences,
Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon (France)
Pascal.Neige@u-bourgogne.fr
Isabelle.Rouget@u-bourgogne.fr

Neige P. & Rouget I. 2002. — Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) : analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas* 24 (4) : 765-784.

RÉSUMÉ

Les ammonites toarciennes de la coupe de Chantonay (Vendée, France) sont analysées (taxonomie et biostratigraphie). Cette coupe vient en complément de celle voisine publiée par Gabilly (1976a, b). La variabilité des morphologies et les modalités d'évolution des espèces du genre *Hildoceras* Hyatt, 1867 sont discutées au regard des faunes décrites ici. Une analyse critique des reconstitutions phylogénétiques pour les Hildoceratinae publiées dans la littérature est effectuée. Il apparaît que les auteurs utilisent tant des arguments morphologiques que stratigraphiques dans leurs reconstitutions. Nous suggérons qu'il serait préférable de baser l'étude des relations de parenté des Hildoceratinae uniquement sur des arguments morphologiques.

ABSTRACT

Toarcian ammonites from Chantonay (Vendée, France): palaeontological analysis, biostratigraphy and reflection on the Hildoceratinae.

Toarcian ammonites from the Chantonay section (Vendée, France) are analyzed (taxonomy and biostratigraphy). This section supplements a nearby one published by Gabilly (1976a, b). Shape variability and evolutionary patterns of species of the genus *Hildoceras* Hyatt, 1867 are discussed and compared with the faunas described here. Previously published phylogenetic reconstitutions for the Hildoceratinae are analyzed and criticized. It appears that authors use both morphological and stratigraphic arguments when attempting phylogenetic reconstitutions. We suggest that it would be preferable to base phylogenetic reconstitutions on morphological arguments alone.

MOTS CLÉS

Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonoidea,
Hildoceratinae,
Toarcien,
morphologie,
évolution,
biostratigraphie.

KEY WORDS

Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonoidea,
Hildoceratinae,
Toarcian,
morphology,
evolution,
biostratigraphy.

INTRODUCTION

Les Hildoceratinae (Ammonitina, Hildocerataceae) apparaissent au début du Toarcien (Jurassique inférieur) dans la zone à *Tenuicostatum* avec l'espèce *Hildaites striatus* Guex, 1973a connue au Maroc. Trois genres principaux sont reconnus dans cette sous-famille : *Hildaites* Buckman, 1921, *Orthildaites* Buckman, 1923 et *Hildoceras* Hyatt, 1867. De nombreux auteurs ont contribué à la connaissance de ce groupe (e.g., Buckman 1887-1907 ; Géczy 1967 ; Guex 1973a ; Venturi 1973 ; Elmi 1977) dans lequel on dénombre un grand nombre d'espèces. Les synthèses de Gabilly (1976a) et de Howarth (1992) ont conduit à une réduction du nombre d'espèces admises comme valides. Ces deux synthèses sont fondées sur une analyse détaillée de la variabilité morphologique et proposent une hiérarchisation des caractères aboutissant à des reconstitutions phylétiques. Toutefois, ces reconstitutions ont été guidées principalement par un souci de cohérence maximale entre les variations de formes et les successions temporelles des faunes : le modèle évolutif proposé par Gabilly (1976a) – qui prend en compte uniquement les genres *Orthildaites* et *Hildoceras* – est l'exemple parfait d'une lignée anagénétique où les espèces se relaient au cours du temps, accompagnées de petites modifications morphologiques graduelles. D'après Gabilly (1976a : 177) le principal processus hétérochronique en jeu est de type protéro-génétique.

Dans le cadre d'un réexamen en cours des modalités évolutives chez les Hildoceratinae, le présent travail offre l'opportunité d'une analyse morphologique fine chez les premiers représentants du genre *Hildoceras*. Le matériel étudié provient de la coupe de Chantonay (Vendée) échantillonnée par l'un d'entre nous (PN). Elle complète celle publiée par Gabilly (1976a : fig. 23 ; 1976b : fig. 23) qui établit un cadre biostratigraphique de sa coupe de Chantonay, sans publier la répartition des faunes. En outre, il n'en figure que de rares spécimens (Gabilly 1976a : pl. 4, figs 1, 2, pl. 10, figs 1, 2, pl. 26, figs 1-4, 9-11 ; 1976b : pl. VIII, figs 4, 5, pl. XIV, figs 6, 7). Dans sa

monographie consacrée aux Hildoceratinae, Gabilly (1976a) figure quatre individus (dont trois de Chantonay) de sa nouvelle espèce *Hildoceras apertum* (pl. 26, figs 1-4, 9-11) dont l'holotype provient de Chantonay. Pour autant, il ne figure pas les autres spécimens récoltés du genre *Hildoceras*. Dans ce contexte, il nous paraît donc opportun de publier ici non seulement les *Hildoceras* nouvellement récoltés (*H. apertum* et autres), mais également les ammonites les plus caractéristiques de notre coupe appartenant à d'autres groupes taxonomiques. Au-delà du cadre biostratigraphique et de l'analyse des Hildoceratinae, le présent travail permettra donc également d'aborder les problèmes posés par les reconstitutions phylogénétiques des Hildoceratinae.

LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE

La coupe étudiée ici est localisée sur la commune de Chantonay (Fig. 1, Vendée, France). Elle a pu être échantillonnée à la faveur de travaux routiers (« Déviation Nord-Est de Chantonay ») en juillet 1997. Notre coupe (coordonnées Lambert zone II : 341,8 ; 2194,2) est située sur la route de Puybeliard – juste avant de quitter la commune de Chantonay. Gabilly (1976a : 44) localise sa coupe de Chantonay par la mention « route de Puybeliard, Chantonay (Vendée) » sans autres précisions. La bande d'affleurement du Toarcien étant relativement étroite autour de Chantonay (voir Carte Géologique au 1/50000, n° 563 : Chantonay, in Wyns *et al.* 1988), notre coupe – également située sur la route de Puybeliard – ne peut être que relativement proche (maximum 500 m) de celle étudiée par Gabilly (1976a).

SYSTÉMATIQUE

Nous décrivons ici l'ensemble de la faune récoltée en place dans la coupe mais également récoltée *ex situ*. Le lecteur trouvera dans la figure de répartition des faunes (Fig. 2) la liste exhaustive

des éléments trouvés en place ainsi que le nombre de spécimens par espèce et par niveau. Nous indiquons pour chaque taxon décrit uniquement les actes nomenclatureaux (création du nom d'espèce et changement de genre éventuel). Tous les spécimens décrits dans ce travail sont déposés au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (préfixe d'inventaire GD).

Classe CEPHALOPODA Cuvier, 1797
 Ordre AMMONOIDEA Zittel, 1884
 Sous-Ordre AMMONITINA Hyatt, 1889
 Super-Famille EODEROCERATACEAE Spath, 1929
 Famille DACTYLOCERATIDAE Hyatt, 1867

Genre *Dactyloceras* Hyatt, 1867

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites communis* Sowerby, 1815.

Dactyloceras attenuatus (Simpson, 1855)
 (Figs 3A ; 8A)

Ammonites attenuatus Simpson, 1855 : 54.

Dactyloceras attenuatus – Fischer 1966 : 32, pl. 1, fig. 8, pl. 3, fig. 7.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, GD13201, niveau 13, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Fragment de petite taille montrant une section du tour plutôt arrondie, presque aussi large que haute. Les côtes sont fines, serrées et se divisent (environ une fois sur deux) à l'approche de l'aire ventrale où elles s'infléchissent légèrement vers l'avant.

Dactyloceras sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 1 exemplaire.

REMARQUE

Cet échantillon possède des caractères ressemblant tout à fait à ceux de l'espèce *D. attenuatus* avec, cependant, une aire ventrale beaucoup plus large. Il en résulte une largeur maximale du tour

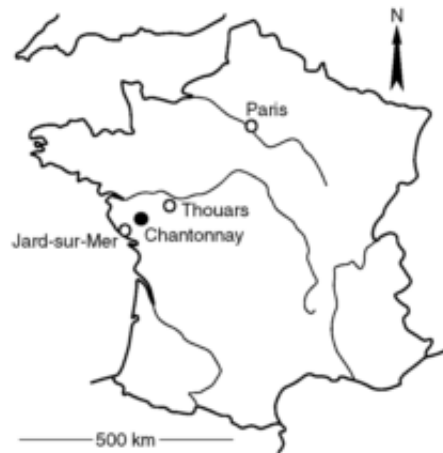


FIG. 1. — Situation géographique de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) étudiée ici et des coupes de Gabilly (1976a) à Thouars (stratotype du Toarcien) et à Jard-sur-Mer (profil de référence du littoral atlantique).

au niveau du rebord latéro-ventral. La déformation du spécimen lors de sa fossilisation ne permet pas d'attribution spécifique.

Genre *Nodicoeloceras* Buckman, 1926

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites crassoides* Simpson, 1855.

Nodicoeloceras sp.
 (Figs 3B ; 8B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13202, niveau 16, 1 exemplaire.

REMARQUE

Coquille évolutive à section du tour franchement déprimée tout au long de l'ontogénèse. Le ventre est arqué, le rebord latéro-ventral est non différencié. Les flancs sont réduits et arrondis. Le rebord ombilical est arrondi et profond. Côtes tendues, nombreuses, faiblement rétroversées. Les côtes primaires se divisent en côtes secondaires plus fines au niveau du rebord latéro-ventral. Aucune tuberculation n'est visible sur nos spécimens.

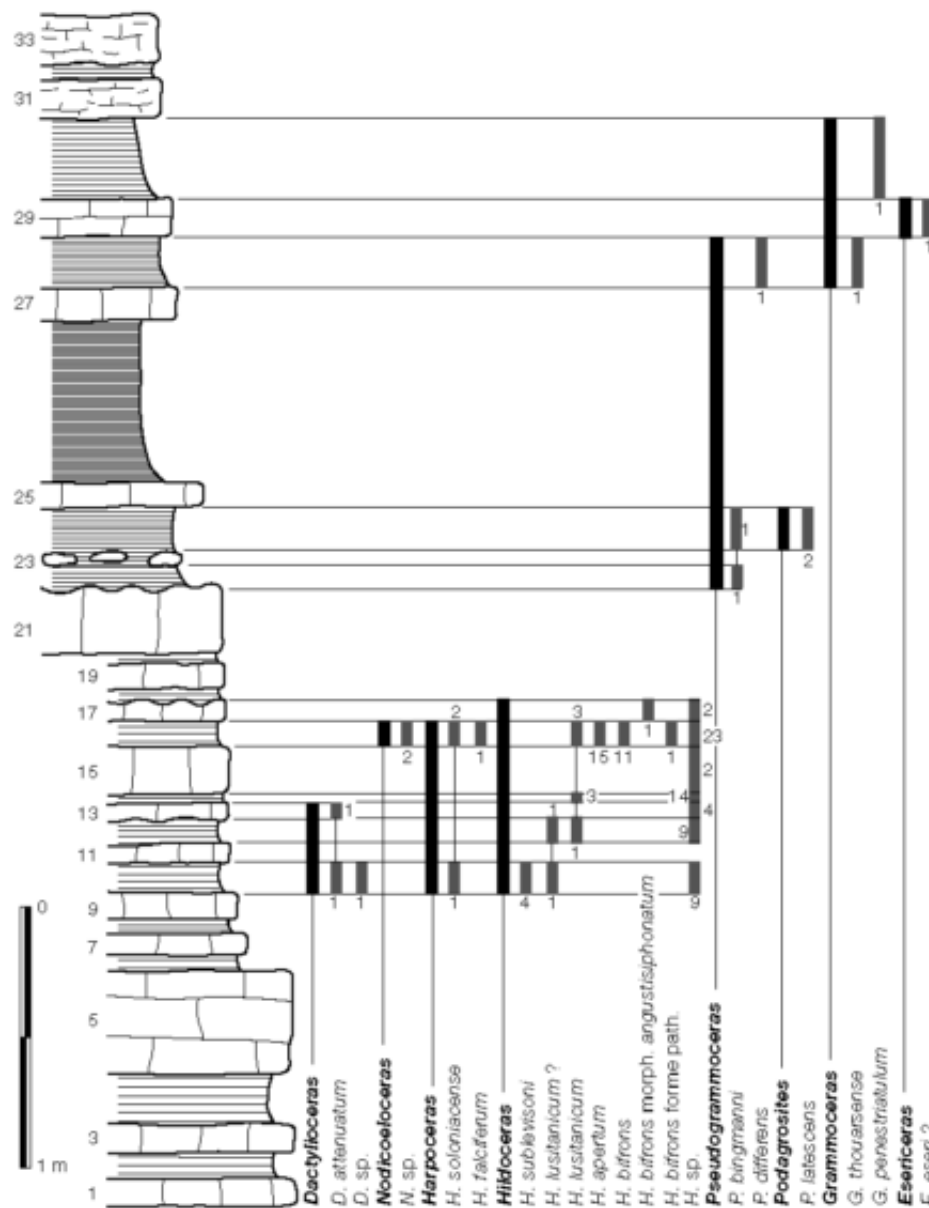


FIG. 2. — Coupe de Chantonay (Vendée, France), lithologie et localisation stratigraphique des ammonites. Les chiffres indiquent le nombre de spécimens récoltés.



FIG. 3. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) : **A**, *Dactyloceras attenuatus* (Simpson, 1855), niveau 10, GD13201 ; **B**, *Nodicoeloceras* sp. (Simpson, 1855), niveau 16, GD13202 ; **C**, *Harpoceras falciferum* (Sowerby, 1820), niveau 16, GD13203 ; **D**, *Maconiceras soloniacense* (Lissajous, 1906), niveau 16, GD13204. Échelle : 1 cm.

Super-Famille HILDOCERATAEAE Hyatt, 1867
 Famille HILDOCERATIDAE Hyatt, 1867
 Sous-Famille HARPOCERATINAE Neumayr, 1875

Genre *Harpoceras* Waagen, 1869

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites falciferum* Sowerby, 1820.

Harpoceras falciferum (Sowerby, 1820)
 (Fig. 3C)

Ammonites falcifer Sowerby, 1820 : 99, pl. 254, fig. 2.

Harpoceras falciferum – Haug 1885 : 618.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13203, *ex situ*, 9 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille relativement involute comprimée à flancs parallèles plats. Aire ventrale arrondie avec un rebord latéro-ventral non différencié portant une carène. Rebord ombilical surplombant et mur ombilical sous cavé ou perpendiculaire, plat. Cette particularité (mur ombilical sous cavé) distingue nettement cette espèce des autres *Harpoceras*. Côtes simples falciformes. Présence d'une légère dépression latérale située un peu avant la mi-hauteur du côté ombilical.

Harpoceras pseudoserpentinum Gabilly, 1976

Harpoceras (*Harpoceras*) *pseudoserpentinum* Gabilly, 1976a : 90, pl. 6, figs 1, 2, pl. 7, figs 1-5, pl. 8, fig. 1, pl. 9, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Forme à flancs plats, parallèles. Aire ventrale tabulée, monocarénée. Rebord latéro-ventral différencié, arrondi. Rebord ombilical bien différencié suivi d'un mur ombilical vertical relativement haut. Côtes falciformes, se présentant comme des « renflements » larges et peu élevés sur la partie latéro-ombilicale, avec une tendance nette au resserrement. Entre ces renflements se dessinent des « cravettes » situées juste sous la moitié des flancs. Les côtes sont ensuite bien individualisées sur la partie latéro-ventrale qui est arquée.

Genre *Maconiceras* Buckman, 1926

ESPÈCE TYPE. — *Maconiceras vigoense* Buckman, 1926.

REMARQUE

Nous considérons ici le genre *Maconiceras* dans le sens pris par Gabilly (1976a) qui y range des formes de petites tailles (diamètre maximum aux environs de 40 mm) qu'il considère être les microconques du genre *Harpoceras*. Dans le cadre de cette hypothèse de dimorphisme sexuel, Gabilly (1976a) utilise ce taxon au rang taxonomique de sous-genre, qu'il range dans le genre *Harpoceras*. L'hypothèse du dimorphisme sexuel restant encore problématique, nous préférons conserver *Maconiceras* au rang de genre.

Maconiceras soloniacense (Lissajous, 1906)
(Fig. 3D)

Grammoceras soloniacense Lissajous, 1906 : 28, 29, pl. 1, figs 4-6.

Maconiceras soloniacense – Buckman 1927 : pl. 721.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13204, niveau 16, 1 exemplaire, niveau 10, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille de petite taille relativement involute à flancs légèrement bombés. Aire ventrale monocarénée bordée de méplats lisses. Le rebord latéro-ventral est faiblement différencié. Rebord ombilical indifférencié. Les côtes sont sinueuses. Les plus fortes (une sur trois) sont bien marquées depuis le rebord ombilical jusqu'au rebord latéro-ventral alors que les autres s'estompent avant le rebord ombilical. Cette organisation des côtes est très originale au sein du genre *Maconiceras*, fournissant ainsi un caractère diagnostique à l'espèce *M. soloniacense*. Un des individus attribués ici à *M. soloniacense* (présent dans le banc 16) présente une costulation caractéristique de cette espèce avec cependant des flancs particulièrement plats faisant penser à *Maconiceras exiguum* (Buckman, 1928).

Sous-Famille HILDOCERATINAE Hyatt, 1867

Genre *Orthildaites* Buckman, 1923

ESPÈCE TYPE. — *Orthildaites orthus* Buckman, 1923.

Orthildaites douvillei (Haug, 1884)
(Figs 4A, B ; 8C)

Harpoceras douvillei Haug, 1884 : 353, pl. 15, fig. 1.

Orthildaites douvillei – Elmi, Atrops & Mangold 1974 : pl. 2, fig. 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13205, *ex situ*, GD13206, *ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section légèrement plus haute que large. Les flancs sont faiblement arrondis. Rebord ombilical arrondi plus ou moins différencié. Mur ombilical convexe à

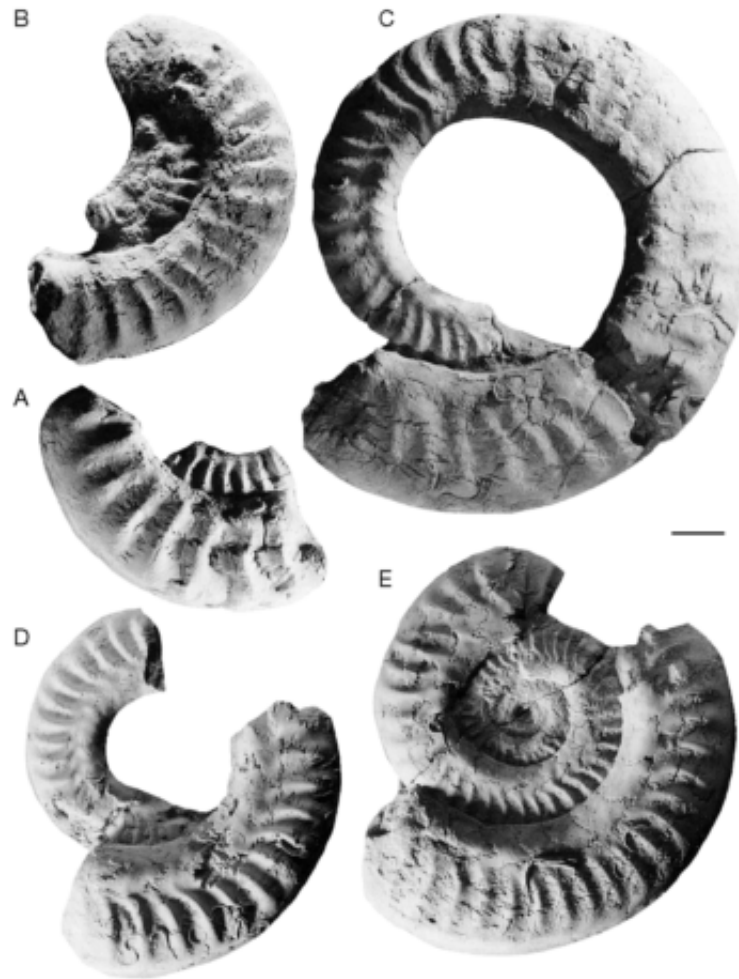


FIG. 4. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) ; **A, B**, *Orthildates douvillei* (Haug, 1884) ; **A**, ex situ, GD13205 ; **B**, ex situ, GD13206 ; **C-E**, *Hildoceras sublevisoni* Fucini, 1919 ; **C**, niveau 10, GD13207 ; **D**, niveau 10, GD13208 ; **E**, niveau 10, GD13209. Échelle : 1 cm.

plat. Les côtes qui démarrent depuis le rebord ombilical sont fortes, espacées, droites ou parfois très faiblement arquées. Aire ventrale à carène médiane forte, bordée par deux sillons puis deux carènes latéro-ventrales faibles. Cette espèce est bien différenciée de celles du genre *Hildoceras* par sa section subcarrée et ses côtes

fortes droites (ou légèrement arquées). En outre il n'existe jamais de sillon latéral sur les flancs.

Genre *Hildoceras* Hyatt, 1867

ESPECE TYPE. — *Ammonites bifrons* Bruguière, 1789.

Hildoceras sublevisoni Fucini, 1919
(Figs 4C-E ; 8D-F)

Hildoceras sublevisoni Fucini, 1919 : 182 (Fucini [1919] ne figure pas sa nouvelle espèce, mais se réfère explicitement à l'exemplaire de Dumortier [1874 : pl. 9, figs 3, 4] qu'il considère être typique. Nous nous référons donc à cet exemplaire qui est considérée depuis comme l'équivalent d'un lectotype [Gabilly 1976a]).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, GD13207, niveau 10, GD13208, niveau 10, GD13209, niveau 10, 1 exemplaire, *ex situ*, 30 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section de tour quadratique à comprimée. Rebord ombilical faiblement différencié et mur ombilical plat ou arrondi. Ventre tricaréné parfois fortement bisulqué. Côtes simples sinueuses plus ou moins larges, bien marquées jusqu'au rebord latéro-ventral. Ces côtes sont moins raides que chez *O. douvillei* permettant de distinguer les deux espèces. Sur les trois spécimens décrits ici, l'un d'entre eux (Figs 4C ; 8D) pourrait être attribué strictement à *Hildoceras caterinii* Merla, 1933. Il est bien caractérisé par sa section carrée et ses côtes nettes qui démarrent sur le rebord ou parfois même sur le mur ombilical (Fig. 4C). La présence d'un spécimen intermédiaire (Figs 4D ; 8E) entre cette morphologie et *H. sublevisoni* (section carrée à côtes assez fortes mais s'arrêtant au tiers des flancs) nous incite cependant à interpréter cette variabilité comme étant intraspécifique. Cette position est conforme à celle d'Howarth (1992) qui utilise le seul nom *H. laticosta* et à l'analyse morphologique de Gabilly (1976a) qui pourtant utilise distinctement les deux espèces.

REMARQUE

Il existe dans la littérature deux espèces nominales correspondant à des morphologies proches : *H. laticosta* Bellini, 1900 et *H. sublevisoni* Fucini, 1919. Certains auteurs (e.g., Mitzopoulos 1930 ; Guex 1973a ; Elmi *et al.* 1974 ; Gabilly 1976a) utilisent systématiquement – par usage – *H. sublevisoni*. Gabilly (1976a : 132) reconnaît pourtant que *H. laticosta* devrait bénéficier du principe de priori-

té. Il propose cependant explicitement de conserver le nom de *sublevisoni* consacré par un long usage. Howarth (1992 : 180), par contre, recommande l'utilisation de *H. laticosta* par respect strict des règles du Code International de Nomenclature Zoologique (ICZN 1999). Nous conserverons cependant *H. sublevisoni* par usage, *H. laticosta* n'étant que très exceptionnellement utilisé.

Hildoceras lusitanicum Meister, 1913
(Figs 5A, B ; 8G)

Hildoceras bifrons var. *lusitanica* Meister, 1913 : 548, pl. 12, fig. 3.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13210, niveau 16, 2 exemplaires, niveau 14, GD13211, niveau 14, 2 exemplaires, niveau 12, 1 exemplaire, *ex situ*, 6 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille comprimée, tricarénée bisulquée à flancs plats et parallèles. Rebord ombilical différencié arrondi et mur ombilical relativement profond et fortement incliné. Présence d'une dépression évasée sous le tiers interne des flancs qui distingue nettement cette espèce d'*Hildoceras sublevisoni*. Les côtes sont fines et nombreuses, arquées. Leur segment externe est rétroversé du côté ombilical et se projette vers l'avant vers le bord ventral. Elles démarrent du côté interne en général au-dessus de la dépression et parfois même dans la dépression, formant alors un chevron. Chez certains spécimens, les côtes démarrent sur le rebord ombilical.

Hildoceras lusitanicum ? Meister, 1913

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 1 exemplaire, niveau 12, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Individus juvéniles de petite taille (diamètre maximum : 46 mm) présentant une section subrectangulaire comprimée et un ventre tricaréné bisulqué. Présence d'une bande péri-ombilicale lisse munie d'un léger sillon. La taille réduite de ces individus incomplets ne nous permet pas de les déterminer avec certitude.

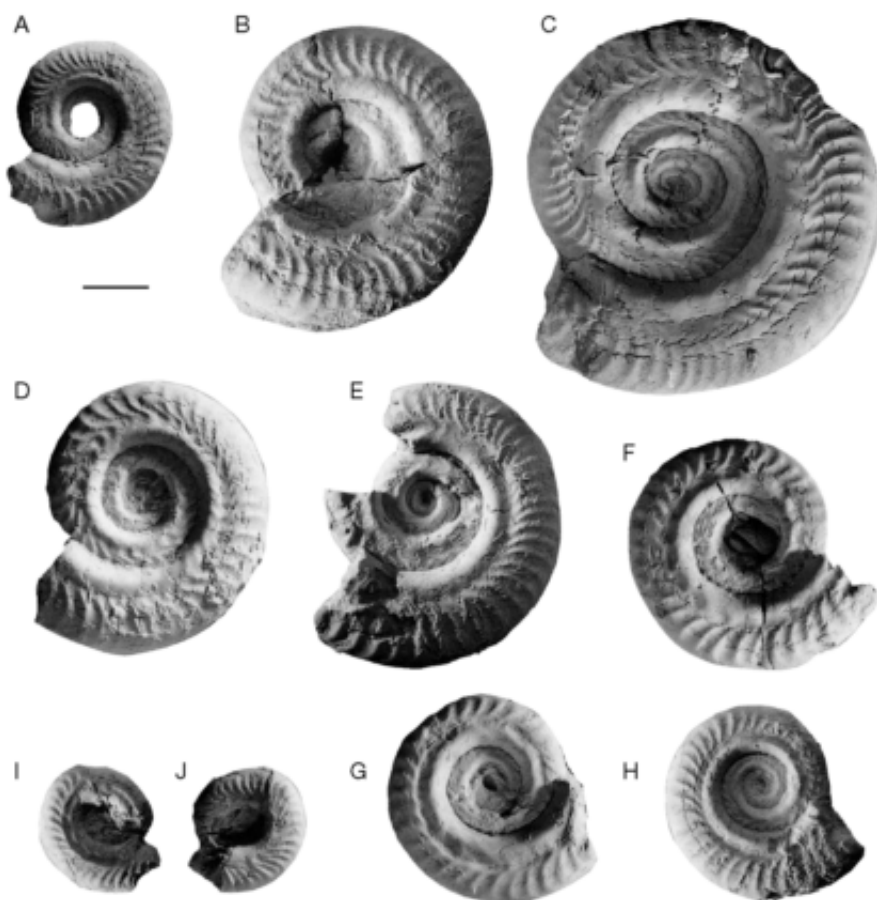


FIG. 5. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) ; **A, B**, *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913 ; **A**, niveau 16, GD13210 ; **B**, niveau 14, GD13211 ; **C-H**, *Hildoceras apertum* Gabilly, 1976 ; **C**, niveau 16, GD13212 ; **D**, niveau 16, GD13213 ; **E**, niveau 16, GD13214 ; **F**, niveau 16, GD13215 ; **G**, niveau 16, GD13216 ; **H**, niveau 16, GD13217 ; **I, J**, niveau 16, GD13218, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), forme pathologique avec une face caractéristique de l'espèce (**I**) et l'autre proche de *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913 (**J**). Échelle : 1 cm.

Hildoceras apertum Gabilly, 1976
(Figs 5C-H ; 8H)

Hildoceras apertum Gabilly, 1976a : 153, pl. 26, figs 1-6, 9-11.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13212, niveau 16, GD13213, niveau 16, GD13214, niveau 16, GD13215, niveau 16, GD13216, niveau 16, GD13217, niveau 16, 9 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section subtrapézoïdale et aire siphonale étroite. Le ventre est tricaréné bisulqué. Rebord ombilical nettement différencié avec un mur ombilical plat et fortement incliné. Le rebord ombilical – au moins jusqu'à trois tours de spire – se présente sous forme d'une « carène ombilicale » qui passe à un bourrelet arrondi dans

les tours suivants. Cette carène se présente comme un caractère singulier inconnu dans les autres espèces du genre *Hildoceras*. Ce caractère diagnostique permet une différenciation claire de cette espèce par rapport aux autres espèces du genre. Le sillon latéral bien différencié se trouve immédiatement contre la carène ombilicale. Les côtes sont relativement fines et espacées. Elles débutent au-delà de la carène ombilicale et leur segment externe est morphologiquement proche de celui de *H. lusitanicum*.

Hildoceras bifrons (Bruguière, 1789)
(Figs 6A-C ; 8I)

Ammonites bifrons Bruguière, 1789 : 40.

Hildoceras bifrons – Hyatt 1867 : 99.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13219, niveau 16, GD13220, niveau 16, 9 exemplaires, *ex situ*, GD13221, *ex situ*, 10 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille légèrement plus involute que la précédente. Section quadrangulaire à trapézoïdale. Rebord ombilical faiblement différencié arrondi. Le mur ombilical est nettement moins incliné et plus convexe que chez *H. apertum*. Présence d'un bourrelet ombilical dès les tours internes mais qui ne se présentera jamais sous forme d'une « carène » ombilicale. Le sillon latéral qui se trouve au tiers interne des flancs est clairement défini et présent dans les tours internes. Les côtes sont plus ou moins fines et espacées. Seul le segment externe virguloïde est présent. Le ventre est tricaréné bisulqué et l'aire siphonale relativement large. Parmi les *Hildoceras*, cette espèce est bien reconnaissable par son sillon latéral bien marqué faisant suite à un bourrelet ombilical.

REMARQUES

Deux formes particulières sont à signaler pour ce taxon :

– *Hildoceras bifrons*, morphotype *angustisiphonatum* (Figs 6D ; 8J) [*Hildoceras bifrons* mut. *angustisiphonata* Prinz, 1904 : 126], du niveau 17, GD13222. L'individu est en tout point identique à *H. bifrons*, excepté par sa section

plus comprimée vers la partie supérieure des flancs conduisant à une forme nettement trapézoïdale ;

– *Hildoceras bifrons*, forme pathologique (Fig. 5I, J), du niveau 16, GD13218. Cet individu de petite taille (diamètre maximum : 23 mm) présente des caractéristiques morphologiques différentes entre les deux faces. La costulation d'une face est de type *H. bifrons* typique (*cf.* description ci-dessus) avec un sillon latéral bien exprimé, alors que l'autre face est à rapprocher de *H. lusitanicum* (*cf.* description ci-dessus) et ne présente pas de sillon mais une dépression à peine marquée. Un cas similaire a été figuré par Howarth (1992 : pl. 37, fig. 9), avec sur une face *Hildoceras bifrons*, alors que l'autre face ne présente pas de sillon et possède des côtes relativement tendues allant du rebord ombilical jusqu'au rebord ventral.

Hildoceras sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 9 exemplaires, niveau 12, 9 exemplaires, niveau 13, 4 exemplaires, niveau 14, 14 exemplaires, niveau 15, 2 exemplaires, niveau 16, 23 exemplaires, niveau 17, 2 exemplaires, *ex situ*, 11 exemplaires.

REMARQUE

Nous regroupons sous cette dénomination une série de formes appartenant de façon certaine au genre *Hildoceras* (ventre tricaréné bisulqué, côtes plus ou moins arquées, sillon latéral plus ou moins prononcé) mais dont la préservation ou la petite taille ne permet pas de dénomination spécifique. Cette rubrique nous paraît utile – notamment pour les faunes récoltées en place et donc mentionnées dans la répartition stratigraphique (Fig. 2) – pour préciser le nombre d'individus récoltés dans chaque banc.

Sous-Famille GRAMMOCERATINAE
Buckman, 1905

Genre *Pseudogrammoceras* Buckman, 1901

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites struckmanni* Denckmann, 1887.

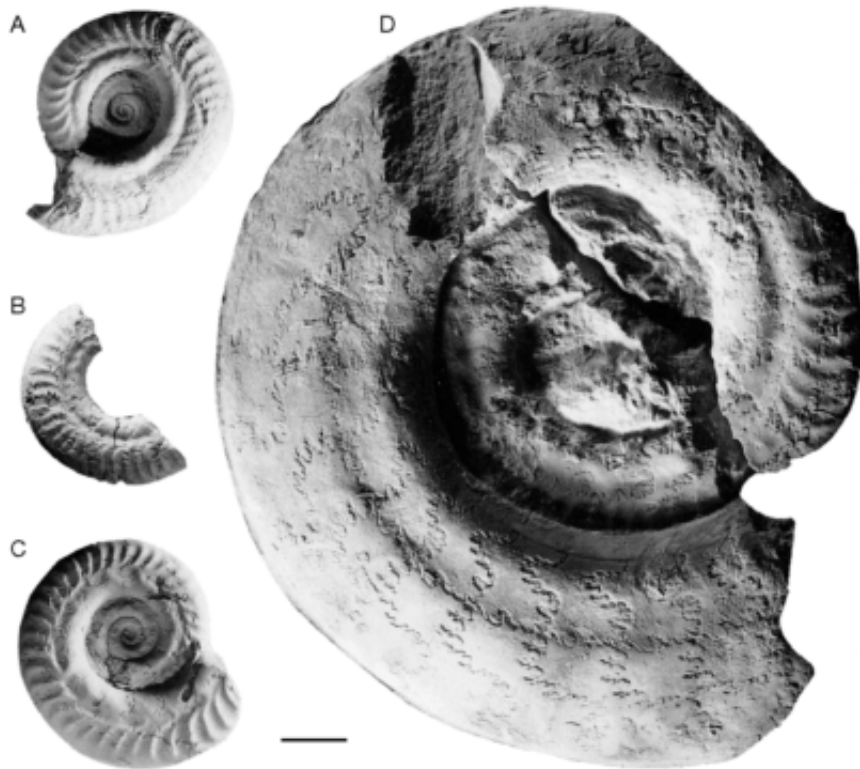


FIG. 6. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) ; A-C, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789) ; A, niveau 16, GD13219 ; B, niveau 16, GD13220 ; C, *ex situ*, GD13221 ; D, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), morphotype *angustisiphonatum*, niveau 17, GD13222. Échelle : 1 cm.

Pseudogrammoceras bingmanni
(Denckmann, 1887)
(Figs 7A ; 8K)

Ammonites (? *Harpoceras*) *bingmanni* Denckmann, 1887 : 71, pl. 5, fig. 4, pl. 6, fig. 5, pl. 10, fig. 17.

Pseudogrammoceras bingmanni – Buckman 1904 : cxlv.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 24, GD13223, niveau 22, 1 exemplaire, *ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille à section du tour relativement épaisse. Flancs d'abord parallèles puis convergents à partir du dernier tiers ventral. Rebord ombilical arrondi, légèrement différencié et mur ombilical incliné,

court et convexe. Côtes flexueuses matérialisées du rebord ombilical jusqu'à la base de la carène ventrale. Espacements intercostaux à peu près équivalents aux côtes. Ce caractère diagnostique de l'espèce est assez particulier pour le genre *Pseudogrammoceras* qui présente généralement des espaces intercostaux très réduits. Aire ventrale monocarénée arrondie qui passe doucement aux flancs sans rebord latéro-ventral marqué.

Pseudogrammoceras differens (Ernst, 1923)
(Figs 7B ; 8L)

Harpoceras fallaciosum var. *differens* Ernst, 1923 : 103 *pars*.

Pseudogrammoceras differens – Gabilly 1976b : 149, fig. 95, pl. 29, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 28, GD13224.

DESCRIPTION

Coquille à section du tour franchement comprimée et ovale. Les flancs sont plats et fortement convergents dans les deux tiers externes du tour. L'épaisseur maximum du tour se trouve sous le premier tiers interne des flancs. Le rebord ombilical est nettement différencié, subvertical à paroi plane. Rebord latéro-ventral indifférencié. Côtes nombreuses, assez flexueuses à faible relief, matérialisées du rebord ombilical jusqu'à l'aire ventrale où elles sont fortement projetées vers l'avant avant de s'estomper à la base de la carène. Aire ventrale monocarénée pincée. Par sa section fortement comprimée, son rebord ombilical net à rebord plan, cette espèce se distingue des autres *Pseudogrammoceras* et correspond au *Pseudogrammoceras differens differens* de Gabilly (1976b). Elle se distingue de *Pseudogrammoceras differens pseudostruckmanni* Gabilly (1976b) par ses côtes relativement moins flexueuses.

Pseudogrammoceras fallaciosum (Bayle, 1878)
(Figs 7C ; 8M)

Grammoceras fallaciosum Bayle, 1878 : pl. 78, figs 1, 2.

Harpoceras (*Pseudogrammoceras*) *fallaciosum* (Bayle, 1878) – Ernst 1923 : 97, pl. 4, figs 6, 7.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13225, *ex situ*, 2 exemplaires.

DESCRIPTION

Forme relativement involute, à section du tour comprimée. Les flancs sont convexes et convergents. Rebord ombilical indifférencié, avec un mur ombilical court, convexe et légèrement incliné. Côtes sinueuses très nombreuses de sorte que les espaces intercostaux sont extrêmement réduits. Les côtes sont présentes depuis le rebord ombilical jusqu'au ventre. La côte est projetée vers l'avant à partir du dernier tiers du tour, avec un segment latéro-ventral fortement projeté. Aire ventrale indifférenciée portant une carène.

Genre *Podagrosites* Guex, 1973

ESPÈCE TYPE. — *Pseudogrammoceras podagrosium* Monestier, 1921.

Podagrosites latescens (Simpson, 1843)
(Fig. 7D, E)

Ammonites latescens Simpson, 1843 : 54, 55.

Podagrosites latescens – Guex 1973b : 8.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 24, GD13226.

DESCRIPTION

Forme à section du tour subquadratique et aire ventrale large et plate, monocarénée, faiblement bisulquée. Flancs légèrement bombés. Rebord ombilical non différencié. Les côtes sont faiblement flexueuses sur les flancs, mais projetées vers l'avant sur l'aire ventrale. L'aire ventrale large différencie cette espèce de *Podagrosites anatum* (Buckman, 1892). *Podagrosites pseudogrunowi* Guex, 1975 possède des côtes plus flexueuses.

Podagrosites sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, 1 exemplaire.

REMARQUE

Ce fragment à section carrée et aire ventrale monocarénée bisulquée est tout à fait caractéristique du genre *Podagrosites*. La conservation relativement mauvaise de ce spécimen ne permet pas de faire une détermination spécifique.

Genre *Grammoceras* Hyatt, 1867

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites striatulus* Sowerby, 1825.

Grammoceras thouarsense (d'Orbigny, 1843)
(Fig. 7F)

Ammonites thouarsensis d'Orbigny, 1843 : 222, pl. 57, figs 1-3.

Grammoceras toarcense – Buckman 1890 : 169 *pars*, pl. 28, figs 9, 10 (orthographe subséquente incorrecte).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 28, GD13227, *ex situ*, 4 exemplaires.



FIG. 7. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) ; **A**, *Pseudogrammoceras bingmanni* (Denckmann, 1887), niveau 24, GD13223 ; **B**, *Pseudogrammoceras differens* (Ernst, 1923), niveau 28, GD13224 ; **C**, *Pseudogrammoceras fallaciosum* (Bayle, 1878), ex situ, GD13225 ; **D**, **E**, *Podagrosites latescens* (Simpson, 1843), niveau 24, GD13226 ; **F**, *Grammoceras thouarsense* (d'Orbigny, 1843), niveau 28, GD13227 ; **G**, *Grammoceras penestriatulum* Buckman, 1902, ex situ, GD13228 ; **H**, *Esericeras eseri* ? (Oppel, 1886), niveau 29, GD13229 ; **I**, **J**, *Pleydella celtica* ? Fauré & Cubaynes, 1983 ; **I**, ex situ, GD13230 ; **J**, ex situ, GD13231. Échelle : 1 cm.

DESCRIPTION

Coquille comprimée et évolutive à flancs légèrement bombés et subparallèles. Côtes légèrement flexueuses, proverses, régulièrement espacées, interrompues dans la partie ombilicale, laissant un mur ombilical lisse et fuyant. La carène est nette et bordée de deux méplats exempts de côtes.

Grammoceras penestriatulum Buckman, 1902
(Figs 7G ; 8N)

Grammoceras penestriatulum Buckman, 1902 : 3, Emend. Amm. Nom.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Ex situ, GD13228, ex situ, 2 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille franchement évolutive, à section du tour ovale et aire ventrale monocarénée tectiforme. Rebords latéro-ventral et ombilical indifférenciés. Mur ombilical fuyant, légèrement convexe et lisse. Côtes doucement flexueuses dont la largeur est inférieure aux espaces intercostaux. Le segment ventral est projeté vers l'avant et s'estompe à la base de la carène. La coquille très évolutive associée à des côtes simples et régulières permettent de distinguer cette espèce de la précédente.

Genre *Esericeras* Buckman, 1920

ESPÈCE TYPE. — *Haugia ? inaequum* Buckman, 1898.

Esericeras eseri ? (Oppel, 1856) (Figs 7H ; 8O)

Ammonites eseri Oppel, 1856 : 245.

Esericeras eseri – Gabilly 1976b : 161, figs 112, 114, pl. 33, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 29, GD13229.

DESCRIPTION

Spécimen juvénile involute à section comprimée ogivale et aire ventrale réduite à la présence d'une fine carène. Flancs légèrement arqués, convergents plus fortement à l'approche de l'aire ventrale. Le rebord ombilical est arrondi, le mur ombilical convexe incliné vers le centre de la spire. Les côtes sont fines, nombreuses et flexueuses. La petite taille de l'individu laisse une incertitude quand à l'attribution spécifique. Elle se distingue cependant d'*Esericeras fascigerum* (Buckman, 1899) par l'absence de fasciculation nette des côtes dans les tours internes.

Famille GRAPHOCERATIDAE Buckman, 1905

Sous-Famille DUMORTIERIINAE Maubeuge, 1950

Nous suivons ici l'acception de Gabilly (1976b) qui range au sein des Graphoceratidae quatre sous-familles : Dumortierinae, Tmetoceratinae, Leioceratinae et Graphoceratinae. Cette définition nous paraît plus conforme à l'évolution des espèces au passage Toarcien-Aalénien que celle d'autres auteurs (e.g., Donovan *et al.* 1981). Par exemple, les genres *Dumortieria* Haug, 1885, *Pleydellia* et *Leioceras* Hyatt, 1867 sont morphologiquement extrêmement proches (voir Neige *et al.* 2001) et doivent être rangés dans un même groupe phylétique et donc taxonomique. Par contre les affinités entre les Grammocerotinae du Toarcien supérieur et les *Dumortieria* ne sont pas évidentes et ne justifient donc pas un regroupement entre ces deux ensembles, tel que le considèrent Donovan *et al.* (1981).

Genre *Pleydellia* Buckman, 1899

ESPÈCE TYPE. — *Pleydellia comata* Buckman, 1899.

Pleydellia celtica ? Fauré & Cubaynes, 1983 (Fig. 7I, J)

Pleydellia celtica Fauré & Cubaynes, 1983 : 681, pl. 2, figs 8-29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13230, *ex situ*, GD13231.

DESCRIPTION

Trois loges d'habitation incomplètes de petite taille (diamètre maximum estimé : 40 mm) présentent une section du tour fortement comprimée, subelliptique. L'enroulement est relativement évolutive. Les flancs convergent doucement vers le rebord latéro-ventral avec une épaisseur maximale proche du rebord ombilical. Le rebord ombilical est indifférencié et le mur ombilical convexe. Le ventre est pincé, arrondi et porte une fine carène relativement tranchante. Les côtes sont fines,

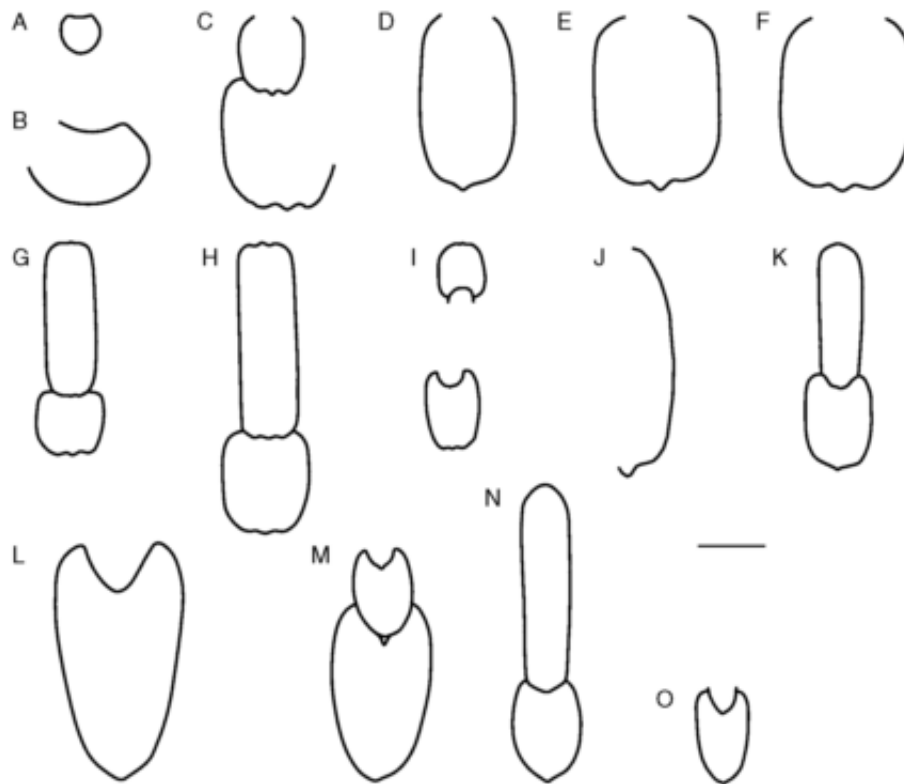


FIG. 8. — Ammonites de la coupe de Chantonay (Vendée, France) ; **A**, *Dactylioceras attenuatus* (Simpson, 1855), niveau 10, GD13201 ; **B**, *Modicoeloceras* sp., niveau 16, GD13202 ; **C**, *Orthildoceras douvillei* (Haug, 1884), ex situ, GD13206 ; **D-F**, *Hildoceras sublevisoni* Fucini, 1919 ; **D**, niveau 10, GD13207 ; **E**, niveau 10, GD13208 ; **F**, niveau 10, GD13209 ; **G**, *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913, niveau 16, GD13210 ; **H**, *Hildoceras apertum* Gabilly, 1976, niveau 16, GD13213 ; **I**, *Hildoceras bifrons* (Bruguère, 1789), niveau 16, GD13220 ; **J**, *Hildoceras bifrons* (Bruguère, 1789), morphotype *angustisiphonatum*, niveau 17, GD13222 ; **K**, *Pseudogrammoceras bingmanni* (Denckmann, 1887), niveau 24, GD13223 ; **L**, *Pseudogrammoceras differens* (Ernst, 1923), niveau 28, GD13224 ; **M**, *Pseudogrammoceras fallaciosum* (Bayle, 1878), ex situ, GD13225 ; **N**, *Grammoceras penestriatulum* Buckman, 1902, ex situ, GD13228 ; **O**, *Esericeras eseri* ? (Oppel, 1856), niveau 29, GD13229. Échelle : 1 cm.

flexueuses, regroupées en faisceaux étroits et tranchants vers l'ombilic puis se prolongent en éventail du côté ventral dans la moitié supérieure des flancs. Nous conservons une incertitude dans la détermination spécifique du fait de l'absence de spécimens complets récoltés, et du fait de la forte ressemblance de nos spécimens avec *P. fluens* Buckman, 1904 et *P. subcompta* (Branco, 1879).

BIOSTRATIGRAPHIE

Les successions de faunes observées s'intègrent parfaitement dans la zonation standard admise pour le Nord-Ouest de l'Europe (Fig. 9). Cette zonation standard à laquelle nous nous référons ici pour le Toarcien est celle d'Elmi *et al.* (1997) qui prend en compte l'ensemble des travaux antérieurs pour le Jurassique ouest-européen et méditerranéen.

ZONE À SERPENTINUM

La partie sommitale de cette zone (sous-zone à *Falciferum*) peut être caractérisée par diverses ammonites récoltées dans les déblais de la coupe : *Harpoceras pseudoserpentinum*, *Orthildaites douvillei*. Elle n'a par contre pas pu être repérée formellement dans la coupe.

ZONE À BIFRONS

La limite inférieure de cette zone est placée à l'apparition des *Hildoceras* les plus anciens qui ne portent pas de sillon latéral vrai (*Hildoceras sublevisoni*). Cette zone voit ensuite le développement de l'ensemble des espèces du genre *Hildoceras*, même si – comme le précisent Elmi *et al.* (1997) – les derniers *Hildoceras* connus sont concomitants avec les premières *Haugia*, qui caractérisent la limite inférieure de la biozone suivante. Deux sous-zones ont été reconnues dans la zone à Bifrons : Sublevisoni à la base et Bifrons ensuite. Dans notre cas, le banc 10 qui contient des *Hildoceras* est le premier niveau qui appartient à la zone à Bifrons. Les *Hildoceras* récoltés sont sans sillon, ce qui place ce banc dans la sous-zone à Sublevisoni. La subdivision de cette sous-zone en horizon est difficile dans notre cas de par l'incertitude dans la détermination spécifique de deux petits individus pouvant être attribués à *Hildoceras lusitanicum* ? et présents dans le banc 10. Si tel était le cas, la présence dans ce banc de *H. sublevisoni* avec *H. lusitanicum* correspondrait donc à trois horizons successifs : horizon à Sublevisoni, horizon à Tethysi (caractérisé par encadrement) et horizon à Lusitanicum, impliquant un niveau condensé. Les bancs 12 à 14 peuvent également être attribués à la même sous-zone. Par contre la présence d'*H. lusitanicum* seul (sans autres *Hildoceras*) attribue ces bancs à l'horizon à Lusitanicum. Le banc 16 voit l'apparition d'*Hildoceras* à sillon (*H. apertum*, *H. bifrons*) qui indique la sous-zone à Bifrons avec cependant la présence d'*H. lusitanicum*. Là encore, l'association des deux premières espèces bien représentées dans ce niveau (respectivement 15 et 11 individus) avec cette dernière implique une condensation des horizons à Lusitanicum à Apertum et à Bifrons.

Ce banc contient également *Harpoceras falciferum* et *Maconiceras soloniense*. La première est connue depuis la sous-zone à Falciferum jusque dans l'horizon à Bifrons (e.g., Gabilly 1976a) ce qui ne rentre pas en contradiction avec nos observations. Par contre *M. soloniense* n'est connu que jusqu'à l'horizon à Tethysi (soit juste avant l'horizon à Lusitanicum). Nos données de terrain semblent donc indiquer une extension plus importante de ce taxon au moins jusque dans l'horizon à Lusitanicum. Le banc 17 contenant un variant morphologique de *H. bifrons*, sans autres *Hildoceras*, est caractéristique de l'horizon à Bifrons. L'horizon à Semipolium qui termine la zone à Bifrons n'est pas caractérisé dans notre coupe (pas de faune récoltée).

ZONE À THOUARSENSE

La présence de *Pseudogrammoceras bingmanni* dans les bancs 22 et 24 permet de les dater de la base de la zone à Thouarsense (sous-zone à Bingmanni, non divisée en horizons, Elmi *et al.* 1997). En outre l'association dans le banc 24 de notre coupe de *P. bingmanni* avec *Podagrosites latescens* avait déjà été reconnue par Gabilly (1976b). La sous-zone suivante (Thouarsense) ne peut être attestée que dans le banc 28 qui contient l'espèce indice (*Grammoceras thouarsense*). Ce banc contient également *P. differens* caractéristique de la sous-zone à Fascigerum. Ce banc condense les horizons à Thouarsense et à Fascigerum. Le banc suivant (29) – par la présence du genre *Esericeras* – caractérise la sous-zone Fascigerum (horizon à Fascigerum). Finalement, le banc 30, qui contient *Grammoceras penestriatulum* doit également être placé dans la sous-zone à Fascigerum (Gabilly 1976b ; Elmi *et al.* 1997) et dans le même horizon.

ZONE À AALENSIS

Cette zone peut être caractérisée par la présence dans les déblais de la coupe de spécimens du genre *Pleydellia*. Les spécimens – attribués à *P. celtica* ? – ont un rebord ombilical indifférencié bien caractéristique de la base de la zone à Aalensis (sous-zone à Mactra). Notons que *P. celtica* est considérée comme l'espèce indice du

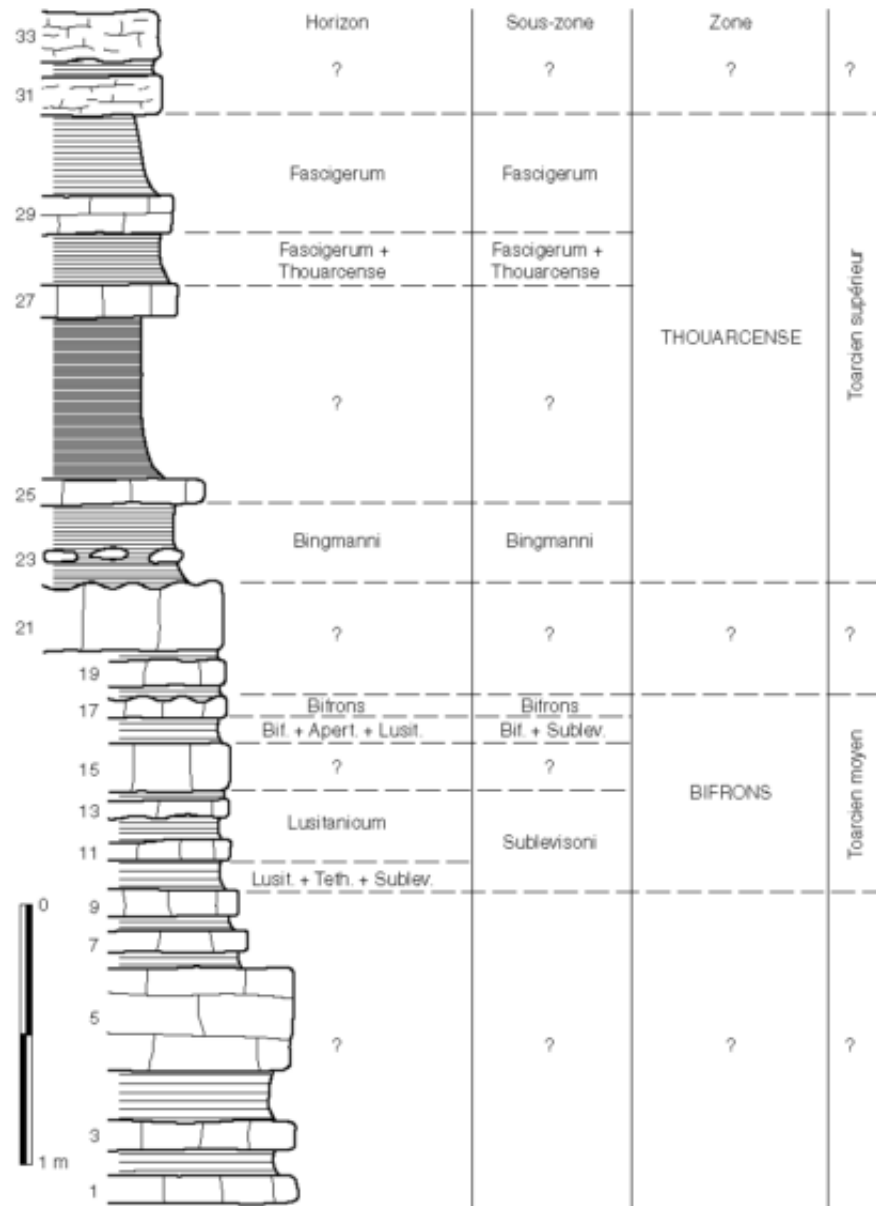


FIG. 9. — Coupe de Chantonay (Vendée, France), interprétation biostratigraphique (les lignes pointillées indiquent des limites minimales d'extension des zones, sous-zones et horizons).

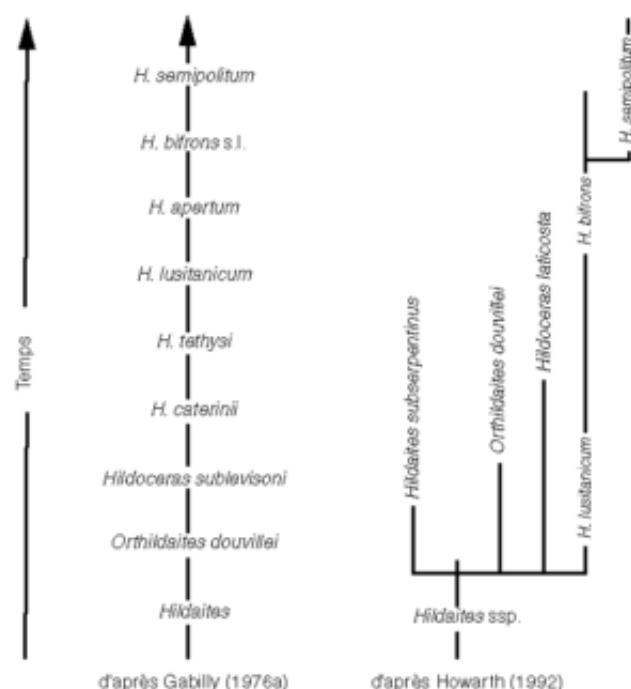


Fig. 10. — Hypothèses évolutives pour les Hildoceratinae d'après Gabilly (1976a) et Howarth (1992).

dernier horizon de cette sous-zone (horizon à Celtica) par Fauré & Cubaynes (1983) et par Elmi *et al.* (1997).

DISCUSSION SUR LES CARACTÈRES ET LA PHYLOGENÈSE DES HILDOCERATINAE

Les trois genres principaux d'Hildoceratinae, *Hildaites*, *Orthildaites* et *Hildoceras*, constituent un ensemble d'environ 60 espèces nominales pour seulement deux zones d'ammonites complètes (Serpentinum et Bifrons) et en partie les deux zones encadrantes (sommet de la zone à Tenuicostatum et base de la zone à Variabilis). Ces espèces nominales reflètent en fait des conceptions typologiques aboutissant à nommer spécifiquement des individus s'intégrant pourtant

au sein d'une variabilité morphologique continue. Les auteurs ayant révisé l'ensemble du groupe ont largement réduit le nombre d'espèces (Gabilly 1976a ; Elmi 1977 ; Howarth 1992). D'autres genres non envisagés ici ont parfois été associés à cet ensemble : *Parahildaites* Blaison, 1967, *Atacamicerat* Hillebrandt, 1987, *Hildaitoides* Hillebrandt, 1987.

Les principaux caractères utilisés dans les diagnoses sont les suivants : forme et orientation des côtes, présence-absence d'un sillon latéral, position sur les flancs du sillon lorsqu'il est présent, degré d'involution, inclinaison du mur ombilical et densité costale. Certaines espèces – actuellement considérées comme : 1) de vraies espèces ; 2) des morphotypes ou variants ; ou 3) des synonymes – ont été distinguées principalement sur l'épaisseur relative de leur tour puis sur des variations du style ornemental (e.g., côtes plus ou

moins étendues vers l'ombilic, sillon plus ou moins profond) ainsi que sur l'inclinaison du mur ombilical. En fait, comme nous l'avons suggéré ici entre *H. sublevisoni* et *H. caterinii* il existe des corrélations entre ces caractères. Un exemple identique peut être cité entre *H. bifrons* et ses morphes épais et comprimés (respectivement *H. quadrata* et *H. angustisiphonata*). *H. quadrata* est caractérisé par une section du tour quadrangulaire, des côtes robustes et un mur ombilical fortement incliné, *H. angustisiphonata* est caractérisé par une section du tour comprimée, des côtes faibles et denses, et un mur ombilical doucement incliné, *H. bifrons* occupant une position morphologiquement intermédiaire. Même si certains auteurs ont déjà suggéré l'existence de telles corrélations, elles n'ont jamais été exprimées explicitement. L'interprétation taxonomique de ces variations est hétérogène en fonction des auteurs : pour des écarts morphologiques de même ordre par rapport à une espèce de référence, certains variants ont un statut d'espèce, d'autres celui de sous-espèce ou encore certains celui de morphotype. Ces interprétations divergentes peuvent être expliquées par : 1) des analyses souvent régionales ; et 2) une utilisation prioritairement biostratigraphique des espèces.

En termes de phylogénèse, deux interprétations divergentes sont proposées dans la littérature (Fig. 10). La divergence tient en partie à des conceptions différentes des espèces pour ces deux auteurs. La différence tient également dans le type de pattern évolutif envisagé : le modèle de Gabilly (1976a) est de type anagénétique : les espèces se relaient dans le temps avec des modifications morphologiques graduelles, alors que celui d'Howarth (1992) propose des phases de spéciation alternant avec des phases d'anagénèse. Dans les deux cas, les auteurs fondent leur argumentation sur la cohérence entre les caractéristiques morphologiques des espèces et leurs répartitions stratigraphiques. La conséquence de cette approche est la variation des phylogénèses en fonction des nouvelles découvertes modifiant les extensions (FAD et/ou LAD) des espèces. Par exemple Howarth (1992) signale la présence de *H. lusitanicum* sous *H. sublevisoni*, rendant impli-

citement caduque l'hypothèse de Gabilly (1976a). Par ailleurs, d'un point de vue purement théorique nous pouvons critiquer le modèle anagénétique strict qui implique que les espèces se succèdent dans le temps sans coexistence, ce qui n'est pas conforme aux données de terrain.

Pour reconstituer la phylogénèse des Hildoceratinae, il serait donc plus approprié de faire abstraction des répartitions stratigraphiques pour s'appuyer uniquement sur l'analyse des caractères morphologiques. Cette étude ne pourra être réalisée qu'après un réexamen détaillé de la variabilité morphologique ontogénétique et intraspécifique de toutes les espèces connues dans un contexte paléogéographique large que notre coupe seule ne peut apporter.

Remerciements

Nous remercions J.-L. Dommergues pour sa relecture critique de ce manuscrit, ainsi que S. Elmi (Université Claude-Bernard, Lyon) et C. Meister (Muséum d'Histoire naturelle, Genève) pour leurs remarques lors de l'évaluation du manuscrit. Cette publication est une contribution à l'équipe C de l'UMR CNRS 5561 « Biogéosciences – Dijon ».

RÉFÉRENCES

- BAYLE E. 1878. — Atlas. Fossiles principaux des terrains. *Mémoires explicatifs de la Carte géologique de France* 4 (1): pls I-CLVIII.
- BRUGUIÈRE J. G. 1789. — Histoire naturelle des Vers, in *Encyclopédie méthodique*. Chez Panckoucke, Paris, 343 p.
- BUCKMAN S. S. 1887-1907. — *A Monograph on the Inferior-Oolite Ammonites of the British Islands*. Palaeontographical Society of London XL-LXI supplement 1-456 + i-cclxii.
- BUCKMAN S. S. 1909-1930. — *Yorkshire Type Ammonite, 1, 2, et Type Ammonite, 3, 7*. Wesley and Son, Londres: I-XVI + 1-121.
- DENCKMANN A. 1887. — Ueber die geognostischen Verhältnisse der Umgegend von Dörnten nördlich Goslar, mit besonderer Berücksichtigung der fauna des oberen Lias. *Abhandlungen der geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten*, Berlin 8 (2): 1-108.

- D'ORBIGNY A. 1842-1852. — *Paléontologie française, terrains jurassiques. I. Céphalopodes*. Masson, Paris, 642 p.
- DONOVAN D. T., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. 1981. — Classification of the Jurassic Ammonitina. *The Systematic Association Special volume* 18: 101-155.
- DUMORTIER E. 1874. — *Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône*. Quatrième partie: *Lias supérieur*. F. Savy, Paris, 335 p.
- ELMI S. 1977. — Différences chronologiques dans l'évolution morphologique des dimorphes d'une même lignée (Ammonoides jurassiques). *Haliotis* 6: 71-95.
- ELMI S., ATROPS F. & MANGOLD C. 1974. — Les zones d'ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. Première partie: Domérien-Toarcien. *Document des Laboratoires de Géologie de Lyon* 61: 1-83.
- ELMI S., RULLEAU L., GABILLY J. & MOUTERDE R. 1997. — 4. Toarcien. *Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production* 17: 25-36.
- ERNST W. 1923. — Zur Stratigraphie und Fauna des Lias zeta im nordwestlichen Deutschland. *Paleontographica* 65: 1-95.
- FAURE P. & CUBAYNES R. 1983. — La sous-zone à *Pleydellia celtica* n. sp. (Dumortierinae, Ammonitina) nouvel élément biostratigraphique de la zone à Aalensis dans le Toarcien du sud du Quercy (bordure Est du bassin d'Aquitaine). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 297: 681-686.
- FISCHER R. 1966. — Die Dactyloceratidae (Ammonitina) der Kammerker (Nordtirol) und die Zonengliederung des alpinen Toarcien. *Bayerische Akademie der Wissenschaften* 126: 1-83.
- FUCINI A. 1919. — Il lias superiore di Taormina e i suoi fossili. *Paleontographia Italica* 25: 173-192.
- GABILLY J. 1976a. — *Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France*. Éditions du CNRS, Paris, 217 p.
- GABILLY J. 1976b. — Évolution et systématique des Phymatoceratinae et des Grammocerotinae (Hildoceratidae Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. *Mémoires de la Société géologique de France* 124: 1-196.
- GÉCZY B. 1967. — Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part II. (excl. Hammatoceratidae). *Geologica Hungarica* 35: 1-413.
- GUÉX J. 1973a. — Aperçu biostratigraphique sur le Toarcien inférieur du Moyen-Atlas marocain et discussion sur la zonation de ce sous-étage dans les séries méditerranéennes. *Eclogae geologicae Helvetiae* 66 (3): 493-523.
- GUÉX J. 1973b. — Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bulletin des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée géologique de l'Université de Lausanne* 207: 1-14.
- HAUG E. 1884. — Note sur quelques espèces d'ammonites nouvelles ou peu connues du Lias supérieur. *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (12): 346-356.
- HAUG E. 1885. — Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung Harpoceras. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 3: 585-722.
- HOWARTH M. K. 1992. — The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. *Monograph of the Palaeontographical Society* 145-146: 1-200.
- HYATT A. 1867. — The fossil Cephalopoda of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 5: 71-102.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- LISSAJOUS M. 1906. — Toarcien des environs de Mâcon. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Mâcon* 2: 1-56.
- MEISTER E. 1913. — Zur Kenntnis der Ammonitenfauna des Portugiesischen Lias. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 65: 518-586.
- MITZPOPOULOS M. K. 1930. — Beiträge zur cephalopodenfauna des oberen Lias der Alta Brianza. *Pragmatikai tes Akademias Athenon* B: 1-117.
- NEIGE P., ELMI S. & RULLEAU L. 2001. — Existe-t-il une crise au passage Lias-Dogger chez les ammonites ? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la Société géologique de France* 172 (2): 125-132.
- OPPEL A. 1856. — *Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands*. Ebner et Seibert, Stuttgart, 438 p.
- PRINZ G. 1904. — Ueber rückfallsformen bei liasischen Ammoniten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1: 30-38.
- SIMPSON M. 1843. — *A Monograph of the Ammonites of the Yorkshire Lias*. Londres, 60 p.
- SIMPSON M. 1855. — *The Fossils of the Yorkshire Lias; described from Nature*. Londres, 149 p.
- SOWERBY J. 1820. — *The Mineral Conchology of Great Britain*. Taylor, Londres: pls 254-271.
- VENTURI F. 1973. — La zona a falciifer-Toarciano inferiore-del Monte dell'eremita (Monteleone di Spoleto, Umbria Sid) e riflessi sulla biostratigrafia del rosso ammonitico umbro. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 92: 581-603.
- WYNS R., LABLANCHE G. & LEFAVRAIS-RAYMOND A. 1988. — *Carte géologique de la France au 1/50000: Chantonnay*. Éditions du BRGM, Orléans.

Soumis le 29 mars 2001 ;
accepté le 5 octobre 2001.

V – Perspectives

Le choix des thématiques de perspectives développées est une conséquence directe des résultats obtenus depuis mon recrutement.

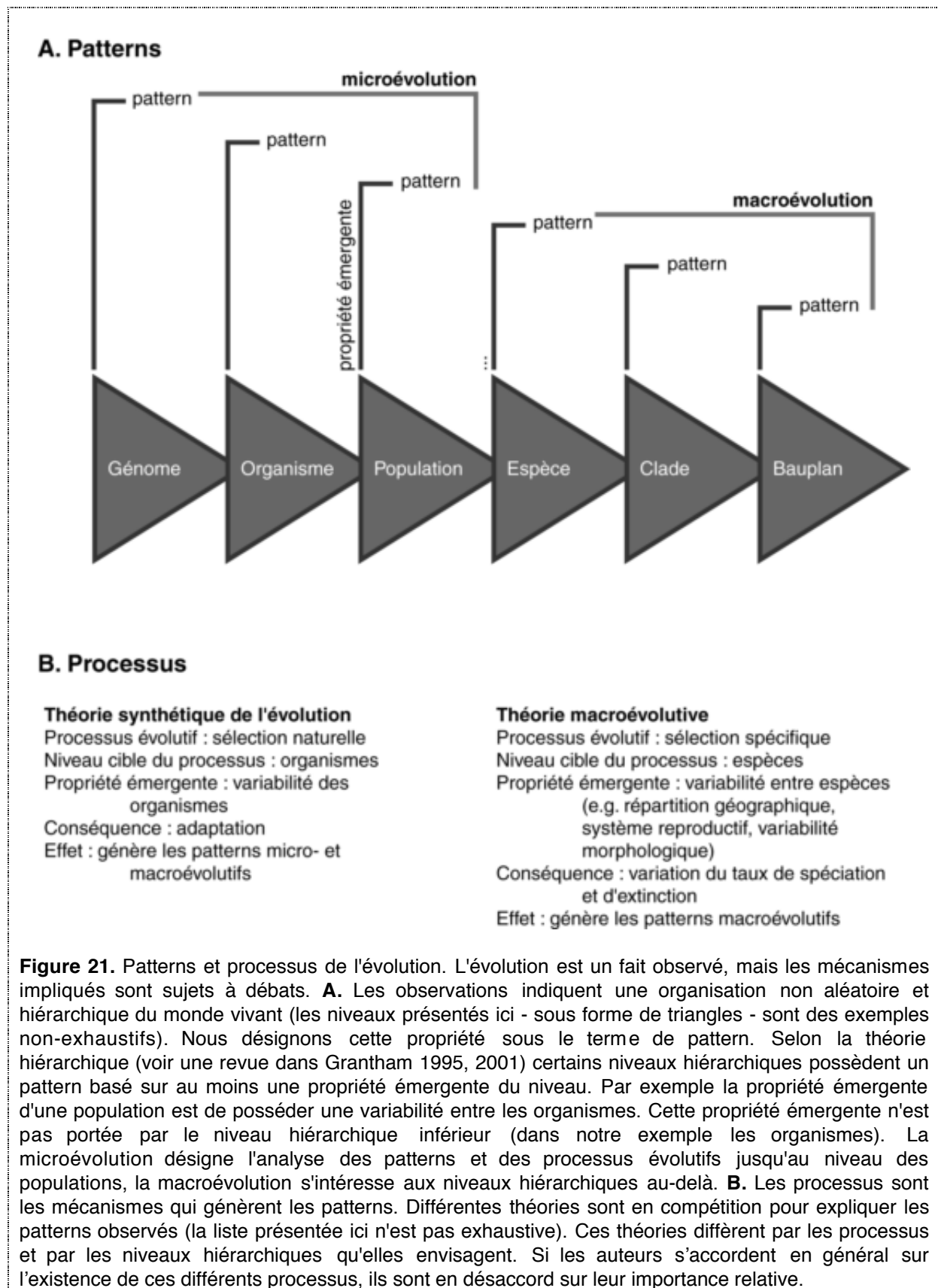
Les thématiques de ce projet de recherches s'articulent autour de deux grandes orientations

- la première est en interaction avec des thématiques développées en Sciences de la Vie, et clairement tournée vers des problématiques évolutives : *la caractérisation des patterns et l'analyse des processus évolutifs à l'échelle macroévolutive*. Cette thématique sera abordée sur des exemples tirés des céphalopodes actuels et fossiles
- la deuxième est à l'interface avec des problématiques développées en Sciences de la Terre : *les relations paléoenvironnement / paléobiodiversité à l'échelle macroévolutive*. Les exemples abordés se fonderont sur des ammonites au cours du Jurassique.

J'accorde par avance au lecteur de ce mémoire la critique de l'aspect en partie artificiel de ce découpage : j'aurais pu en choisir en autre, centrée sur les projets d'études, chacun faisant émerger ces deux grandes orientations. Il m'est cependant apparu plus constructif de mettre en évidence et d'analyser en profondeur les patterns macroévolutifs avant de les confronter aux données paléoenvironnementales.

J'accorde également par avance au lecteur de ce mémoire la critique de la répétition de thématiques plus anciennes nommées *contraintes internes de l'évolution* et *contingences externes de l'évolution*. Mon projet présente cependant des particularités qui le rendent — je crois — original. Ce projet se focalise sur l'échelle macroévolutive, à partir de la quantification puis de l'analyse de la disparité morphologique, vue ici *a priori* comme une propriété émergente des clades, au même titre par exemple que la variation géographique (voir Grantham 2001 et II. Problématique, p.19).

La variation des formes au sein d'une espèce ou d'un clade n'est donc plus seulement envisagée comme une conséquence « observable » de l'évolution mais devient un objet d'étude à part entière qui joue un rôle potentiel dans l'évolution à grande échelle (Fig. 21).



A. Boite à outils

Les outils nécessaires au développement de ces orientations sont divers [voir III. Choix des modèles et des méthodes, C. Méthodes d'étude], l'outil central étant la morphométrie. Je rappèlerai ici les points mis en évidence dans la partie Résultats de ce mémoire□

1. la métrique morphologique de la biodiversité (disparité) est une composante particulièrement informative pour étudier et explorer les patterns de fluctuations de la biodiversité. Elle n'est pas redondante, mais est au contraire complémentaire, de la métrique taxinomique et doit donc s'imposer comme métrique complémentaire d'étude de l'histoire des clades dans le temps, mais également dans l'espace. Elle doit permettre d'explorer le rôle de processus évolutifs envisagés à l'échelle macroévolutive□
2. la gestion des données doit se faire au moyen de bases de données informatisées. Ces bases seront rendues disponibles à la communauté scientifique une fois les travaux publiés, via différents vecteurs (bases de données institutionnelles ou autre). Si cette gestion informatisée s'impose comme la seule possible dans l'analyse du grand nombre de données que nécessitent les études macroévolutives, elle reste cependant relativement longue à mettre en place. En effet, la saisie des données nécessite l'expertise des chercheurs eux-mêmes, simplement parce que les auteurs publient les données dans différents standards taxinomiques, stratigraphiques et paléogéographiques qu'il est nécessaire d'interpréter avant la saisie. En conséquences, une base de données ne peut être considérée que comme un outil qu'il est nécessaire de faire «□livre□ en permanence□
3. un calibrage du temps par les données biostratigraphie mais également par la prise en compte des durées absolues des événements utilisant la géochronologie isotopique est nécessaire. Pour la biostratigraphie, la bibliographie permet déjà un calage précis et des corrélations entre les différents domaines paléogéographiques. En retour, les travaux de terrain effectués dans le cadre de tels projets permettront de continuer à développer l'outil biostratigraphique à partir des ammonites.

B. Explorations ontogénétiques, géographiques et temporelles de la disparité

L'analyse de la littérature fait clairement apparaître la nécessité d'une meilleure compréhension de ce qu'est une disparité morphologique. L'analyse classique consiste à étudier une disparité d'un assemblage temporel (en général à l'échelle globale) à partir des morphologies (en général adultes) des organismes qui le composent. Cette vision est fondamentalement statique. Elle était nécessaire dans le cadre de la mise en place des méthodes et a permis «□élever□ la disparité au rang de métrique standard dans l'analyse des patterns macroévolutifs. Deux problématiques complémentaires ont été timidement explorées jusqu'à maintenant, et feront l'objet principal de mes recherches à venir□

1. **la mise en place de la disparité au cours des ontogénèses.** Les enjeux d'une exploration ontogénétique de la disparité sont multiples. L'un d'entre eux est **d'identifier la cause du pattern de décroissance (ou de stagnation) de la disparité des clades au cours des temps géologiques**, pattern le plus souvent observé dans les données paléontologiques. Deux hypothèses sont avancées□ (i) la décroissance des

niches écologiques disponibles au cours des temps géologiques (*e.g.* Valentine 1995) et (ii) l'augmentation des contraintes de construction des organismes au cours des temps géologiques (*e.g.* Gould 1991). Un test possible consiste à étudier la dynamique ontogénétique de la disparité morphologique (voir Ciampaglio 2002) avant et après des crises majeures. Un autre enjeu consiste à **déterminer l'impact des contraintes de développement sur l'expression morphologique et la disparité associée, au cours d'une ontogenèse** (voir Zelditch *et al.* 2003), c'est-à-dire comment la variation au cours du développement influence l'évolution des formes adultes (Eble 2003). Une telle problématique pourra être explorée en comparant les différentes disparités exprimées au cours des ontogenèses pour différentes espèces. Pour ce faire, Eble (2003) propose de comparer deux types d'espaces morphologiques : les *developmental morphospaces* (ceux qui reflètent directement le développement) et les *nondevelopmental morphospaces* (ceux qui reflètent une disparité adulte). Comme le remarque Eble (2003), cet enjeu peut être vu comme un mariage de la macroévolution et de la biologie évolutive du développement.

2. **la partition géographique de la disparité** [voir Roy *et al.* 2001 et Neige 2003 (p. 23) pour des exemples actuels]. Les organismes fossiles permettent l'étude de la biodiversité sous son aspect le plus dynamique, en donnant accès à la dimension temporelle (prise en compte des successions fossilifères) : les fluctuations de cette biodiversité pouvant être suivies pas à pas. Mais il est clair maintenant que le cadre paléogéographique est essentiel à l'interprétation des fluctuations de la biodiversité. De nombreux travaux ont déjà exploré la partition géographique de la diversité taxinomique au cours du temps (voir par exemple Jablonski 1987), mais la composante morphologique est largement négligée par les auteurs. L'enjeu principal consiste à **faire entrer les contraintes géographiques et leurs effets dans l'analyse des patterns macroévolutifs basés sur une métrique morphologique**. Un test possible consiste à étudier les relations entre la disparité morphologique et la diversité taxinomique au cours du temps, tout en tenant compte de la partition géographique des espèces et donc de ces deux composantes.

Deux autres points d'études connexes à l'analyse des patterns macroévolutifs seront développés. Sans constituer le corps central de mes perspectives ils restent néanmoins incontournables :

1. **les biais du registre fossile**. Une analyse de la localisation géographique des recherches sur notre lecture de la biodiversité des ammonites et des seiches sera développée. Il semble en effet que la forte reprise de création des noms d'espèces chez les ammonites du Toarcien dans les années soixante (voir Fig. 6) soit liée à l'exploration de nouvelles zones paléogéographiques. Il semble donc important d'explorer ce biais et d'estimer son impact sur notre lecture de la biodiversité. De même, une comparaison des usages taxinomiques (taux d'invalidation et de revalidation d'espèces) entre paléontologistes et néontologistes sera menée. A première vue, la systématique des seiches semble beaucoup plus stable que celle des ammonites (une espèce nominale de seiche invalidée aura une probabilité très faible d'être réutilisée ultérieurement par un auteur, ce qui n'est pas le cas chez les ammonites). Enfin, un autre axe de recherche sera développé sur les contraintes des régimes de fossilisation (rôle des biais géologiques, voir Kidwell & Holland 2002). Là encore, il ne s'agira pas de déterminer si ces biais existent, mais plutôt de tester s'ils ont un impact significatif sur les patterns observés. Une demande de bourse post-doctorale a été déposée auprès de la Région Bourgogne pour qu'un

doctorant vienne travailler sur cette problématique au sein de notre groupe □ « *Testing for geological and phylogenetic biases on ammonoid diversity patterns* » □

2. **les patterns phylogénétiques.** Il est nécessaire de développer des analyses cladistiques (morphologiques et/ou moléculaires pour les groupes actuels) visant à établir les liens de parenté et à réévaluer la classification des ammonites, mais également des seiches actuelles. Cette nécessité est sous-tendue (i) parce que les phylogénies éclectiques généralement construites chez ces organismes ne sont ni heuristiques ni opérationnelles et (ii) parce que la structuration phylétique est un élément important dans l'interprétation des patterns macroévolutifs. A terme, ces travaux devraient permettre de tendre vers une taxinomie directement utilisable dans l'analyse des patterns macroévolutifs (voir Cracraft 1981). L'un des points particuliers étudiés sera le réexamen systématique des relations phylogénétiques des ammonites du Jurassique à la faveur des différents travaux envisagés.

1. Disparité ontogénétique et conséquences macroévolutives

Lorsque l'on étudie les seiches dans leur globalité, on peut être frappé par la variabilité relativement importante des tailles adultes (voir Fig. 22). Les espèces les plus petites (e.g. *Sepia robsoni*) mesurent environ 20 mm à maturité (mesure normée de la longueur du manteau) et les plus grandes plus de 50 cm (e.g. *Sepia apama*), soit un rapport de 1 à 25. Ces variations sont loin d'être spectaculaires comparées à certains autres céphalopodes ou à d'autres organismes, mais il faut rappeler ici que cette amplitude des tailles se produit au sein d'un groupe à morphologie très conservatrice et probablement très contrainte notamment par la présence d'une coquille interne. Des variations morphologiques de grande ampleur ont également été mises en évidence, par exemple concernant le sépion [voir IV. Résultats, p. 43]. Par ailleurs, Boletzky (1974) a montré que sous des conditions expérimentales extrêmes (sous-nutrition), *Sepia officinalis* présente une taille à maturité plus faible que dans des conditions sauvages (de l'ordre de 80 mm au lieu de 300 mm). A ces modifications de taille sont associées des modifications morphologiques du sépion (voir Neige & Boletzky 1997 pour une analyse morphométrique). Bien évidemment, ces dernières sont en partie sous-tendues par de simples allométries, mais les observations (Boletzky 1974) et les analyses morphométriques préliminaires (Neige & Boletzky 1997) montrent que la morphologie du sépion des individus élevés dans les conditions les plus extrêmes est relativement particulière comparée aux différentes morphologies exprimées au cours de la séquence ontogénétique des individus sauvages.

Que ce soit par l'intermédiaire d'allométries ou par des innovations morphologiques, il est donc clair que l'ontogenèse peut être perçue comme un réservoir de phénotypes pour une espèce mais également de disparité morphologique pour un clade. Parallèlement, les modifications de taille des individus matures impliquent d'autres différences importantes entre espèces, telles que – pour les réductions drastiques de taille – des cycles de vie courts et une fécondité individuelle réduite (Boletzky 2003). Pour Jablonski (2000) ces caractéristiques du mode de développement des espèces de tailles réduites pourraient provoquer des taux importants de spéciation et d'extinction à l'échelle des clades. Ainsi les modifications des ontogenèses (via des hétérochronies par exemple) provoqueraient des modifications morphologiques mais également des modifications dans la dynamique évolutive des clades à large échelle (voir Jablonski 2000).

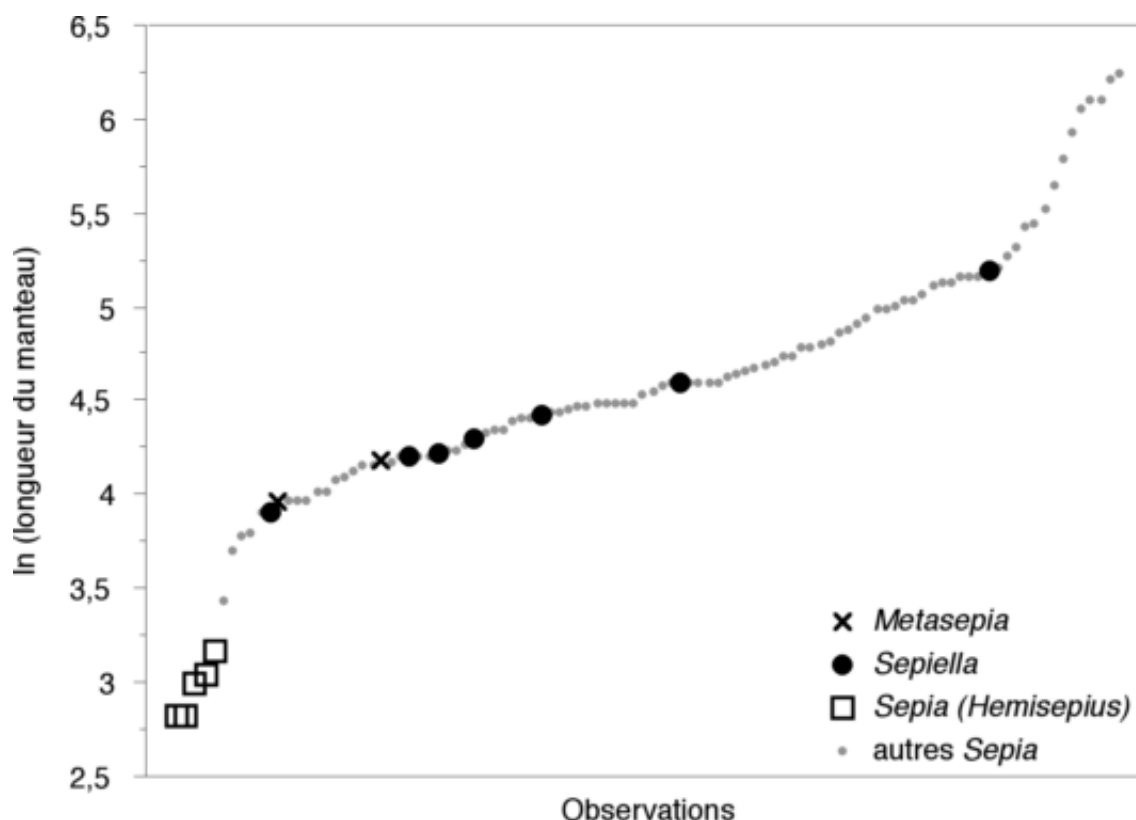


Figure 22. Tailles à maturité chez les seiches actuelles classées de l'espèce la plus petite à l'espèce la plus grande (valeur moyenne estimée intraspécifique en ln de la longueur du manteau).

Tester l'effet du «**potentiel ontogénétique**» en macroévolution n'est pas aisé. Comme le remarque Jablonski (2000) la question essentielle semble être de montrer dans quelle mesure l'ontogenèse individuelle peut prédire l'étendue de la diversification morphologique des individus des clades descendants. Deux composantes doivent alors être caractérisées pour étudier cette problématique : (i) la séquence ontogénétique en termes de disparité et (ii) les relations de parentés entre espèces.

Trois tests seront menés. La méthode générale consiste à comparer des disparités d'espèces plus ou moins apparentées afin de déterminer s'il existe des similitudes plus fortes entre espèces proches qu'entre espèces éloignées.

1. les coléoidés actuels permettront un test à large échelle de ces potentialités ontogénétiques. Il s'agira d'explorer les fluctuations de la disparité morphologique au cours de l'ontogenèse via la constitution d'espaces morphologiques. Des descripteurs simples par exemple liés aux proportions relatives des différentes parties anatomiques du corps (voir Roper & Voss 1983) devraient permettre ces explorations. L'abondante littérature explicitant les caractéristiques morphologiques juvéniles et adultes de ces céphalopodes actuels assurera un échantillonnage précis de l'ordre du genre ou de la sous-famille (voir par exemple Sweeney *et al.* 1992). L'exploration pourra être menée à l'échelle la plus large : quelles sont les différences entre les espaces morphologiques juvéniles et adultes à l'échelle des coléoidés ou à des échelles plus fines : les grands groupes de céphalopodes ont-ils des réponses identiques en termes de potentiel ontogénétique ? Dans ce cas, il pourra être particulièrement intéressant de comparer ces

- différentes trajectoires à la position «évolutive» des groupes (via un temps «évolutif» évalué à partir d'hypothèses phylétiques). Ce projet sera mené avec différents collaborateurs dont Gunther Eble (CR CNRS Dijon) qui en est l'initiateur intellectuel.
2. à une échelle plus fine, les seiches actuelles pourraient offrir l'intérêt de l'expérimentation il sera alors possible d'étudier le potentiel de modification ontogénétique, par exemple en reprenant la série de travaux réalisés par Boletzky (1974). Comme nous l'avons déjà remarquée, la sous-nutrition prolongée chez *Sepia officinalis* provoque une modification drastique de la taille adulte (Boletzky 1974) mais également de la forme (Neige & Boletzky 1997). La trajectoire ontogénétique pourrait alors fournir des indications précieuses dans la compréhension des différences morphologiques adultes observées. Cette analyse nécessitera là encore des hypothèses phylogénétiques pour comparer des espèces plus ou moins proches. Contrairement aux coléoidés dans leur ensemble, il n'existe pas d'hypothèse phylogénétique précise au sein des Sepiidae. Il sera donc nécessaire de l'établir (par des analyses moléculaires et/ou morphologiques). Cet examen ontogénétique de la disparité pourra également s'inscrire dans la suite de l'analyse biogéographique déjà publiée [voir page 23 Neige 2003, *Journal of Biogeography*].
 3. les ammonites offriront l'intérêt de l'extension temporelle il sera alors possible de visualiser le devenir d'espèces à trajectoires ontogénétiques contrastées. Des exemples complémentaires seront choisis notamment dans des contextes de radiations et de crises (voir ci-après C.1.). Les données traitées décriront directement les morphologies juvéniles et adultes ou les allométries de croissance pour passer du stade juvénile au stade adulte. Mes travaux antérieurs (Neige 1997, Rouget & Neige 2001) concernant la variabilité des stades embryonnaires chez les ammonites (et les bases de données associées) attestent d'un savoir faire précieux (e.g. préparation des échantillons, prises de mesures) pour ce type de comparaison juvéniles/adultes.

2. Gradients latitudinaux chez les ammonites

Différents cas d'étude seront abordés de manière à explorer en profondeur et à différentes échelles temporelles les patterns géographiques de la biodiversité des ammonites. L'intérêt majeur tient — en particulier — dans le pas temporel de l'ordre du million d'années qu'il est possible d'envisager par l'utilisation des ammonites, et qui est rarement envisagé dans le fossile ancien (en dehors du quaternaire) et dans le milieu marin.

Un premier cas est en cours d'étude avec Jean-Louis Dommergues. Il concerne l'analyse de la variation de la diversité (à l'échelle spécifique) et de la disparité en contexte latitudinal variable le transect domaine boréal – marge Sud téthysienne. Dix-sept unités paléobiogéographiques sont définies plus ou moins selon des gradients latitudinaux (depuis le pôle Nord jusqu'à une paléolatitude d'environ 15° Nord). La période étudiée couvre le Pliensbachien et le Toarcien. La succession temporelle est contrainte par un découpage en 14 biozones. Outre le suivi temporel et spatial de la biodiversité des ammonites, ce projet permettra de tester si l'évènement anoxique du Toarcien inférieur perturbe différemment la biodiversité des ammonites selon le contexte paléolatitudinal.

C. Relations environnement/biodiversité à l'échelle macroévolutive

L'histoire de la paléobiodiversité montre clairement des phases de radiations majeures entrecoupées de crises «majeures». Il existe également un grand nombre d'autres événements biologiques qui sont le résultat d'interactions multiples et complexes, mais il n'y a plus de doute aujourd'hui pour les mettre en relation — au moins en partie — avec des changements de la paléogéographie globale et surtout avec des fluctuations importantes du paléoclimat. Cependant, identifier les chaînes de mécanismes qui lient les modifications climatiques et environnementales aux changements de la biodiversité reste encore problématique.

Je propose de centrer l'un des objectifs post-HDR autour de l'analyse de cette relation environnement / biodiversité à l'échelle macroévolutive. Cet axe de recherche ne pourra se concrétiser que par des collaborations avec des spécialistes de la reconstitution des paléoenvironnements et des paléoclimats. Ma contribution dans une telle collaboration est double (1) dégager des signaux de biodiversité permettant l'analyse des relations biodiversité / environnement et (2) utiliser les ammonites comme marqueur biostratigraphique (dans mon cas pour les étages Toarcien et Aalénien).

La démarche envisagée consiste à quantifier puis à comparer différents proxis (biologiques, sédimentaires et géochimiques). Ces proxis permettent la description de la biodiversité et la reconstitution des paléoenvironnements et des paléoclimats. La confrontation entre les signaux permettra de dégager d'éventuelles relations de causalités. Une telle démarche est nécessairement le fruit de collaborations entre paléontologues, sédimentologues et géochimistes.

L'exploration dans le temps des fluctuations de la biodiversité nécessite une définition préalable précise de la mesure de la biodiversité. Deux proxis principaux peuvent être utilisés (diversité, disparité). Leur confrontation permet de mieux comprendre les modalités de fluctuation de la biodiversité à l'échelle macroévolutive (voir I)

1. le dénombrement de taxons (= richesse taxinomique), ou la proportion relative des taxons en termes d'individus, en corrigeant les différences d'échantillonnages par diverses méthodes de standardisation (*e.g.* raréfaction). Cette métrique est la plus intégrative notamment lorsqu'elle s'appuie sur la richesse spécifique
2. la disparité morphologique, qui s'appuie sur la dimension morphologique et quantifiée de la biodiversité. Le double intérêt d'une telle méthode réside (1) dans la description plus standardisée des faunes et flores (pas de présuppositions taxinomiques), et (2) dans l'expression des résultats qui sont quantifiés et qui ne nécessitent pas les connaissances des noms de taxons, connus seulement des spécialistes.

La «signature» des paléoenvironnements et des paléoclimats dans les roches est lisible à travers les fluctuations au cours du temps de proxis géochimiques maintenant de mieux en mieux cernés (*e.g.* Hesselbo *et al.*, 2000) et par la succession des caractères lithologiques et faciologiques des sédiments qui apportent des indications sur les conditions paléoenvironnementales locales (*e.g.* profondeur de dépôt, hydrodynamisme, luminosité). Les techniques d'investigation utilisées sont basées sur des analyses des macrofaciès sur le terrain (*e.g.* stratonomie, figures sédimentaires) puis sur des analyses des microfaciès en laboratoire.

1. Modifications biotiques et accumulation de la matière organique en réponse aux changements climatiques – exemples jurassiques (Toarcien, Jurassique supérieur)

Ce projet fait l'objet d'une demande de financement (en cours) auprès du programme ECLIPSE II. Les points d'explication ci-dessous sont repris de notre projet — dont je suis le coordinateur — en réponse à l'appel d'offre. Les participants à ce projet constituent une équipe pluridisciplinaire regroupant les laboratoires suivants – UMR CNRS 5561, Université de Bourgogne (Dijon), FR CNRS 32, Université Pierre et Marie Curie (Paris), UMR G2R 7566, Université Henri Poincaré (Nancy), UMR 6019, Université de Provence (Marseille), Department of Earth Sciences, University of Oxford, Département de géologie et paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle, Ville de Genève, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität, Berlin

Le Toarcien (Jurassique inférieur) et le Jurassique supérieur présentent de fortes accumulations de matières organique sous-tendues par des modifications climatiques plus ou moins globales et dans des contextes paléogéographiques contrastés. Alors que le Toarcien est marqué par une crise biologique de grande ampleur et à l'échelle mondiale, le Jurassique supérieur ne l'est pas.

L'analyse et la comparaison des modifications climatiques, environnementales et biologiques de ces deux périodes nous paraissent alors pertinentes pour explorer les thématiques suivantes –

1. quelle chaîne de mécanismes provoque les modifications environnementales et climatiques, en particulier les événements anoxiques et les accumulations de matière organique – (e.g. déstabilisation des stocks de méthanes) –
2. quels patterns (rythme et modalités) de fluctuation de la biodiversité sont observés (notamment dans le cas de crises), suite aux modifications environnementales et climatiques induites ?
3. quel est le rôle de la structuration paléogéographique dans la continuité des modifications climatiques et donc dans les réponses biologiques (e.g. comparaison de zones latitudinales différentes) –

La démarche consiste à étudier de nombreux proxis géologiques (e.g. cortèges argileux, matière organique, géochimie isotopique) et biologiques (diversité taxinomique et disparité morphologique) sur des sites de référence (qui s'étendent du Nord de la plate-forme européenne à la marge Sud téthysienne) puis à les confronter. L'attendu général du projet est d'évaluer l'impact des variations climatiques sur la biosphère en termes de modalité, de vitesse et de continuité.

2. Modifications biotiques en réponse aux changements de l'environnement proximal – exemple des ammonites du transect d'Amellago (Haut-Atlas, Maroc)

Le transect d'Amellago situé dans le Haut-Atlas marocain offre l'opportunité d'un suivi de terrain d'une rampe carbonatée sur environ 35 Km. L'enregistrement sédimentaire caractérise de manière quasi continue des milieux de dépôts allant de la rampe interne jusqu'au bassin

marneux. Les différentes missions de terrain effectuées (Fig. 23) ont permis la récolte de nombreux fossiles (particulièrement des brachiopodes et des ammonites). Le système observable s'étend du Pliensbachien (Jurassique inférieur) au Bajocien supérieur (Jurassique moyen), soit sur environ 20 Ma. Le projet global est piloté par Christophe Durllet (Université de Bourgogne). Là encore, les participants à ce projet constituent une équipe pluridisciplinaire.

Les objectifs de ce projet sont multiples. L'un d'entre eux consiste — par l'analyse des données de terrain en continu, en s'affranchissant des hypothèses de corrélation (stratonomie, figures sédimentaires, microfaciès) — à mettre en évidence des variations de l'environnement à la fois dans un contexte temporel mais également spatial pour construire un modèle de rampe carbonatée. Ma participation dans ce projet est double (1) proposer un cadre biostratigraphique aux dépôts étudiés (datations relatives par les ammonites) et (2) mettre en évidence les variations spatio-temporelles de la biodiversité des ammonites.

Une fois ces données établies, il sera alors possible de développer deux thématiques de recherche principales :

1. le cadre biostratigraphique présente-t-il des oppositions au modèle issu des analyses d'affleurement en continu ?
2. les variations de la biodiversité (diversité et disparité) peuvent-elles être mises en relation avec les variations environnementales ? Si oui, à quelles échelles de temps et d'espace ?

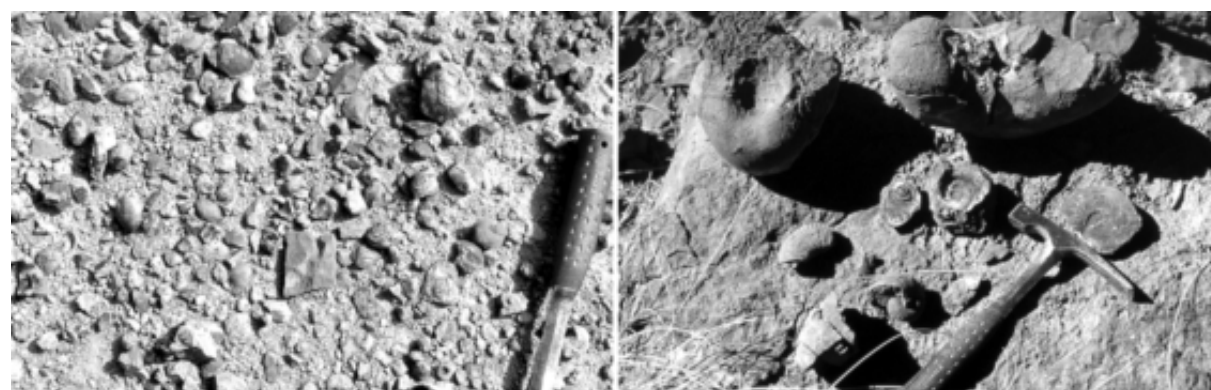


Figure 23. Exemples de couches sédimentaires à nombreux fossiles. En haut : brachiopodes et bivalves, en bas : ammonites et nautilus. Transect d'Amellago (Haut-Atlas central, Maroc). Mission de terrain de janvier 2001.

VI – Liste des travaux, missions de terrain et études de collections

A. Publications

Les publications sont classées ci-dessous par catégories (Rangs A, Actes de colloques...). Celles publiées ou sous presse sont numérotées, celles soumises et en fin de préparation sont indiquées en fin de liste pour chaque catégorie. Les publications précédées de «☐☐» sont directement issues de ma thèse de doctorat. Celles dans un cadre correspondent aux travaux publiés (ou en cours de publication) suite à des encadrements d'étudiants de troisième cycle.

1. Articles de Rang A publiés dans des revues à comité de lecture et indexées au JCR

- *(1) **Neige, P.** & Dommergues, J.-L. 1995. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 196(3), 411-438.
- (2) El Hariri, K., **Neige, P.** & Dommergues, J.L. 1996. Morphométrie des côtes chez des Harpoceratinae (Ammonitina) plienschbachiens. Comparaison des formes du Haut-Atlas (Maroc) avec celles de l'Apennin central (Italie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* t. 322, série II a, 693-700.
- *(3) **Neige, P.** 1997. Ontogeny of the Oxfordian ammonite *Creniceras renggeri* from the Jura of France. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 90(3), 605-616.
- *(4) **Neige, P.**, Marchand, D. & Laurin, B. 1997. Heterochronic differentiation of sexual dimorphs among Jurassic ammonite species. *Lethaia* 30, 145-155.
- (5) **Neige, P.**, Marchand, D., Rossi, J. & Lance, J. 1997. Apparition d'une morphologie scaphitomorphe par miniaturisation chez une ammonite oxfordienne : *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la terre et des planètes* 325, 281-284.
> in extenso, page 75
- (6) **Neige, P.**, Chaline, J., Chone, T., Courant, F., David, B., Dommergues, J.L., Laurin, B., Madon, C., Magniez, F., Marchand, D. & Thierry, J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios, mémoire spécial* 20, 415-422.
> in extenso, page 35

- (7) **Neige, P.**, Marchand, D. & Bonnot, A. 1997. Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. *Geological Magazine* 134(2), 261-264.
> in extenso, page 119
- (8) Lachkar, N., Dommergues, J.L., Meister, C., **Neige, P.**, Izart, A. & Lang, A. 1998. Les ammonites du Sinémurien supérieur du Jebel-Bou-Hamid (Haut-Atlas Central, Rich, Maroc). Approches paléontologiques et biostratigraphiques. *Geobios* 31(5), 587-619.
- (9) Dommergues, J.-L., **Neige, P.** & Boletzky, S. v. 2000. Exploration of Morphospace using Procrustes Analysis in Statoliths of Cuttlefish and Squid (Cephalopoda: Decabrachia) - Evolutionary Aspects of Form Disparity. *The Veliger* 43(3), 265-276.
> in extenso, page 79
- (10) Rouget, I. & **Neige, P.** 2001. Embryonic ammonoid shell features: intraspecific variation revisited. *Palaeontology* 44(1), 53-64.
> in extenso, page 63
- (11) **Neige, P.**, Elmi, S. & Rulleau, L. 2001. Existe-t-il une crise au passage Lias – Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la Société géologique de France* 172(2), 125-132.
> in extenso, page 99
- (12) Dommergues, J.L., Montuire, S. & **Neige, P.** 2002. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation. *Paleobiology* 28(4), 423-434.
> in extenso, page 107
- (13) Rulleau, L., Bécaud, M. & **Neige, P.** 2003. Les ammonites traditionnellement regroupées dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratidae, Toarcien) aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques. *Geobios* 36(3), 317-348.
> in extenso, page 137
- (14) **Neige, P.** 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *Journal of Biogeography* 30(8), 1125-1137.
> in extenso, page 123
- (15) **Neige, P.** 2003. Le débat macroévolutif: apports de la disparité morphologique. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences Palevol*, 2, 423-433.
> in extenso, page 11
- (16) Dommergues E., Dommergues J.-L., Magniez F., **Neige P.** & Verrecchia E. 2003. Geometric measurement analysis versus Fourier series analysis for shape characterization: using the Gastropod Shell (*Trivia*) as an example. *Mathematical Geology*, 35(7), 887-894.
- (17) Moyne, S. & **Neige, P.** 2004. Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation. *Geological Magazine*, 141(2), 115-223.
> in extenso, page 169

(18) Moyne, S., **Neige, P.**, Marchand, D. & Thierry, J. Répartition mondiale des faunes d'ammonites au Jurassique moyen (Aalénien supérieur à Bathonien moyen) □ relations entre biodiversité et paléogéographie. *Bulletin de la Société géologique de France*, sous presse.

Rouget, I., Neige, P. & Dommergues, J.L. L'analyse phylogénétique chez les ammonites □ état des lieux et perspectives. Accepté avec modifications au *Bulletin de la Société géologique de France*.

Navarro, N., **Neige, P.** & Marchand, D. Faunal invasions as a source of morphological constraints and innovations □ The diversification of the early Cardioceratidae (Ammonoidea; Middle Jurassic). Soumis à *Paleobiology*.

Dommergues, J.L., Meister, C., **Neige, P.** & Rocha, R. Endemic Sinemurian (Early Jurassic) ammonites from the Lusitanian Basin (Portugal). Soumis à *Palaeontology*

Gaudry, F., **Neige, P.** & Elmi, S. Disparity and diversity of a radiation in time and space: the case of the hammatoceratids (Jurassic ammonites). En fin de rédaction.

Nardin, E., Rouget, I. & **Neige, P.** Trend in paleontological practice to recognize and name extreme shapes before intermediate ones: a species level exploration. En fin de rédaction.

2. Actes de colloques expertisés

(19) **Neige, P.** & Dommergues, J.L. 2002. Disparity of beaks and statoliths of some coleoids: a morphometric approach to depict shape differentiation. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 57, 393-399.

> *in extenso*, page 91

(20) **Neige, P.** 2003. Combining disparity with diversity to study the biogeographic pattern of Sepiidae. *Berliner paläobiologische abhandlungen*, 03, 189-197.

3. Chapitres d'ouvrage

(21) **Neige, P.** 1999. The use of landmarks to describe ammonite shape. Examples from the Harpoceratinae. In Olóriz, F. & Rodríguez-Tovar, F.J.(eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*, Kluwer Academic / Plenum publishers, New York, 263-272.

4. Articles publiés dans des revues à comité de lecture et non indexées au JCR

(22) Bonnot, A., **Neige, P.**, Tarkowski, R. & Marchand, D. 1994. *Mirosphinctes* Schindewolf et *Euaspidoceras* Spath du niveau vert de Zalas [Pologne] (Oxfordien inférieur, Zone à

Cordatum): dimorphes sexuels ? *Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Earth Sciences* 42(3), 181-205.

*(23) **Neige, P.** & Boletzky, S. v. 1997. Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca: Cephalopoda): intra- and interspecific variation. *Zoologische Beiträge* N. F. 38(2), 137-156.

(24) Bonnot, A., Marchand, D. & **Neige, P.** 1999. Les Oppeliidae (Ammonitina) de l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta) de la région dijonnaise (Côte-d'Or, France). *Annales de Paléontologie* 85(4), 241-263.

(25) **Neige, P.** & Rouget, I. 2002. Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) □ analyse paléontologique, biostratigraphique et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas* 24(4), 765-784.

> in extenso, page 179

5. Autres articles

(26) Thierry, J., Durllet, C., Baudin, F., Fauconnier, D., Marchand, D., **Neige, P.**, Ruget, C. & Vincent, B. 1997. La carrière de Pouillenay (Côte d'Or) : étude stratigraphique intégrée (biostratigraphie, chronostratigraphie, sédimentologie, diagenèse, géochimie et analyse séquentielle) d'une coupe historique de référence pour le Bajocien du Nord-Ouest de la Bourgogne (bordure Sud-Est du bassin de Paris). *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon* 10, 219-248.

(27) Rouget, I. & **Neige, P.** 1999. Intraspecific variation of ammonoid embryonic growth stages and its bearing on post embryonic growth, *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* (46), 97.

(28) **Neige, P.** 1999. Diversity versus disparity: examples from present (coleoids) and past (ammonites) cephalopods, *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* (46), 90.

(29) **Neige, P.**, Elmi, S. & Rulleau, L. 1999. Disparité des ammonites au passage Lias – Dogger □ approche morphométrique, *Strata*, Série 1(10), 28-30.

(30) Durllet, C., Almeras, Y., Chellai, E.H., Elmi, S., Le Callonec, L., Lezin, C. & **Neige, P.** 2001. Anatomy of a Jurassic carbonate ramp: a continuous outcrop transect across the southern margin of the High Atlas (Morocco). *Géologie Méditerranéenne* XXVIII(1-2), 57-61.

(31) **Neige, P.** 2002. The geographical distribution of recent cuttlefishes: taxonomic diversity and morphological disparity. *Berliner paläobiologische abhandlungen* (1), 75-76.

(32) Gaudry, F. & **Neige, P.** 2002. Biostratigraphie et ammonites du Toarcien (Jurassique inférieur) du Charollais et du Brionnais (Bourgogne, France). *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 50(1), 25-39.

6. Vulgarisation scientifique

- (33) Balan, S., Dommergues, J.L. & **Neige, P.** 2003. *Sine Muros, Sinémurien, Semur il y a 200 millions d'années*. Fascicule explicatif de l'exposition. Semur, ISBN 2-9515429-2-5. 17 pages.

7. Mémoires

- Neige, P.** 1996 (soutenance le 12/01/1996). Morphométrie des coquilles d'ammonites : applications ontogénétiques, paléobiologiques et phylogénétiques. Doctorat de l'Université de Bourgogne, 269pp.
- Neige, P.** 1992. Mise en place du dimorphisme sexuel chez les ammonoïdés, Mémoire de DEA SédiPal, 49pp.

B. Participations à des colloques

5ème Congrès Français de Sédimentologie-ASF — Aix-les-Bains, Avril 1995

- Petit, C., Beauchamp, J., Bouffette, J. & **Neige, P.** 1995. Analyse spatiale de l'évolution sur deux siècles de la barrière littorale du Hourdel (Baie de Somme) — **Poster**

Journées Claude Babin – Actualités paléontologiques — Lyon, Mai 1996

- David, B. & **Neige, P.** 1996. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité — **Communication orale par B. David & P. Neige**

IV International Symposium on Cephalopods - Present and Past — Grenade-Espagne, Juillet 1996

- Neige, P.** & Dommergues, J.-L. 1996. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (pliensbachian ammonites) — **Communication orale**
- Neige, P.** 1996. Embryonic to mature development of the Jurassic ammonite *Creniceras renggeri* — **Poster**

V International Symposium Cephalopods – Present and Past — Vienne-Autriche, Septembre 1999

- Neige, P.** 1999. Diversity versus disparity: examples from present (coleoids) and past (ammonites) cephalopods — **Communication orale**
- Rouget, I. & **Neige, P.** 1999. Intraspecific variation of ammonoid embryonic growth stages and its bearing on post embryonic growth — **Poster**

Bio Geo Images'99 — Dijon, Septembre 1999

- Dommergues, E., Dommergues, J.-L., Magniez, F., **Neige, P.** & Verrecchia, E.P. 1999. Geometric measurement analysis versus Fourier series analysis in shape characterization: example using a gastropod shell (*Trivia*) — **Poster**
- Viguié, B., Saucède, T., Rouget, I. & **Neige, P.** 1999. Mapping function: from morphology to landmark-based morphometry. Meaning of landmarks versus taxon — **Poster**

Les événements du passage Lias – Dogger. Séance spécialisée S.G.F. / C.F.S. / A.G.S.O. — Toulouse, Mars 2000.

Neige, P., Elmi, S. & Rulleau, L. 2000. Disparité des ammonites au passage Lias – Dogger □ approche morphométrique — **Communication orale**

Paléobiodiversité, Crise, Paléoenvironnement, Séance spécialisée S.G.F. — Paris, Décembre 2001

Neige, P. 2001. Disparité morphologique chez les ammonites jurassiques □ applications à l'étude de crises et de radiations — **Communication orale**

International Symposium Coleoid cephalopods through time — Berlin-Allemagne, Septembre 2002

Neige, P. 2002. The geographical distribution of recent cuttlefishes: taxonomic diversity and morphological disparity — **Communication orale**

Les journées de l'institut français de la biodiversité — Tours, Décembre 2002

Participation au colloque et à l'atelier de travail n°3 □ Changements globaux et biodiversité (animateur □ Serge Morand).

Hommage à Stephen Jay Gould — Paris, Janvier 2003

Neige, P. 2003. Biogéographie des seiches actuelles (Cephalopoda, Sepiidae) □ analyse macroévolutive par comparaison diversité-disparité — **Communication orale**

3^{ème} Symposium Morphométrie et évolution des formes — Paris, Mars 2003

Neige, P. 2003. Une morphométrie au service de l'étude des phénomènes macroévolutifs □ analyse de la disparité morphologique et de la diversité taxonomique chez les seiches actuelles (Cephalopoda, Sepiidae) — **Communication orale**

Paléocéanographie du Mésozoïque — Paris, Juillet 2003

Moyne, S., Thierry, J., **Neige, P.** & Marchand, D. Répartition mondiale des faunes d'ammonites au Jurassique moyen (Aalénien à Bathonien moyen) □ relation entre biodiversité et paléogéographie — **Communication orale par S. Moyne**

Une paléontologie biologique □ Hommage au professeur Henri Tintant — Dijon, Novembre 2003

Dommergues, J.L., Meister, C., **Neige, P.** & Rocha, R.B. The endemic Sinemurian (Early Jurassic) ammonite faunas from the Lusitanian basin (Portugal) — **Communication orale par J.L. Dommergues**

CJM II, 2^{ème} Colloque sur le Jurassique Marocain — Marrakech, Avril 2004

Durlet, C., Védrine, S., Le Callonnec, L., Pierre, A., Chellaï, E.H., **Neige, P.** & Alméras, Y. Paléotempératures des eaux du Haut-Atlas Central au cours de la transition Lias-Dogger — **Communication orale par C. Durlet**

C. Conférences

- Neige, P.** 1996. Analyse de forme en paléontologie. *Séminaire commun des formations doctorales : Interface Nature-Sociétés, Paléontologie et Dynamique sédimentaire, Instrumentation et Informatique de l'Image* (Dijon, Février 1996).
- Neige, P.** 1998. Le concept d'espace morphologique : application à l'analyse de la disparité des décapodes (Mollusca - Cephalopoda). *Pôle Evolution du Vivant* (Dijon, Mai 1998).
- Neige, P.** 2002. Macroévolution et dynamique de la biodiversité □ l'équipe de Dijon et application aux seiches actuelles. *Séminaires du Centre des Sciences de la Terre* (Dijon, Mars 2002).

D. Missions de Terrain, Etudes de collections, Ecoles thématiques (depuis la fin de la thèse)

- Causses (FRANCE)** — 22/07/96 à 26/07/96 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Banyuls-sur-Mer (FRANCE)** — 28/10/96 à 1/11/96 : workshop on the parasites of Cephalopods.
- Normandie (FRANCE)** — 25/02/97 à 29/02/97 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Thouars (FRANCE)** — 14/07/97 à 19/07/97 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Banyuls-sur-Mer (FRANCE)** — 03/03/98 à 14/03/98 : école thématique du CNRS « Concepts and methods for studying marine biodiversity, from gene to ecosystem ».
- Londres (ANGLETERRE)** — 14/04/98 à 23/04/98 : collections MNH (Céphalopodes actuels).
- Genève (SUISSE)** — 30/11/98 à 02/12/98 : collections MHN (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Dorset & Somerset (ANGLETERRE)** — 11/07/99 à 22/07/99 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Budapest (HONGRIE)** — 15/05/00 à 24/05/00 : terrain + collection (Budapest) : Monts Gerece et Bakony (Ammonites, Jurassique inférieur et moyen).
- Sisteron (FRANCE)** — 29/10/00 à 4/11/00 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur).
- Amellago (MAROC)** — 21/01/01 à 03/02/01 : terrain en coll. avec Christophe DURLET (biostratigraphie, Jurassique inférieur et moyen).
- Amellago (MAROC)** — 30/08/01 à 10/09/01 : terrain en coll. avec Christophe DURLET (biostratigraphie, Jurassique inférieur et moyen).
- Peniche (PORTUGAL)** — 19/06/02 à 27/06/02 : terrain (Ammonites, Jurassique inférieur et moyen).
- Amellago (MAROC)** — 13/004/04 à 20/04/04 : terrain en coll. avec Christophe DURLET (biostratigraphie, Jurassique inférieur et moyen).

VII –Administration et animation de la recherche

A. Management-Administration

1. Gestion des structures de recherche

- Membre élu du Conseil d'UMR : collège Maître de conférences (UMR CNRS 5561 – Biogéosciences, Dijon).

2. Gestion d'équipes de recherche

- Responsable de l'Equipe C de l'UMR CNRS 5561 Biogéosciences (période 2002-2006)☐
«Macroévolution et dynamique de la biodiversité»
- Responsable du thème 1 de l'UMR CNRS 5561 Biogéosciences (période 1998-2001)☐
«Signal morphologique de l'évolution»

3. Gestion et participation à des programmes de recherches

- Responsable de l'ATI «Fluctuations de la disparité morphologique à moyen terme (1 à 5 Ma) et identification des processus régulateurs» le cas des ammonites Jurassiques☐. Financement INSU 2001.
- Coordonnateur du programme de recherche co-joint Dijon (UMR CNRS 5561) & Lyon (UMR CNRS 5565) «Comparaison des modalités de rétablissement de la disparité morphologique au Jurassique» dans le cadre du programme de recherche CNRS CRISEVOLE. Financement CRISEVOLE 1998 & 1999.
- Membre du GDR 2474 *Morphométrie et évolution des formes*.

B. Expertises

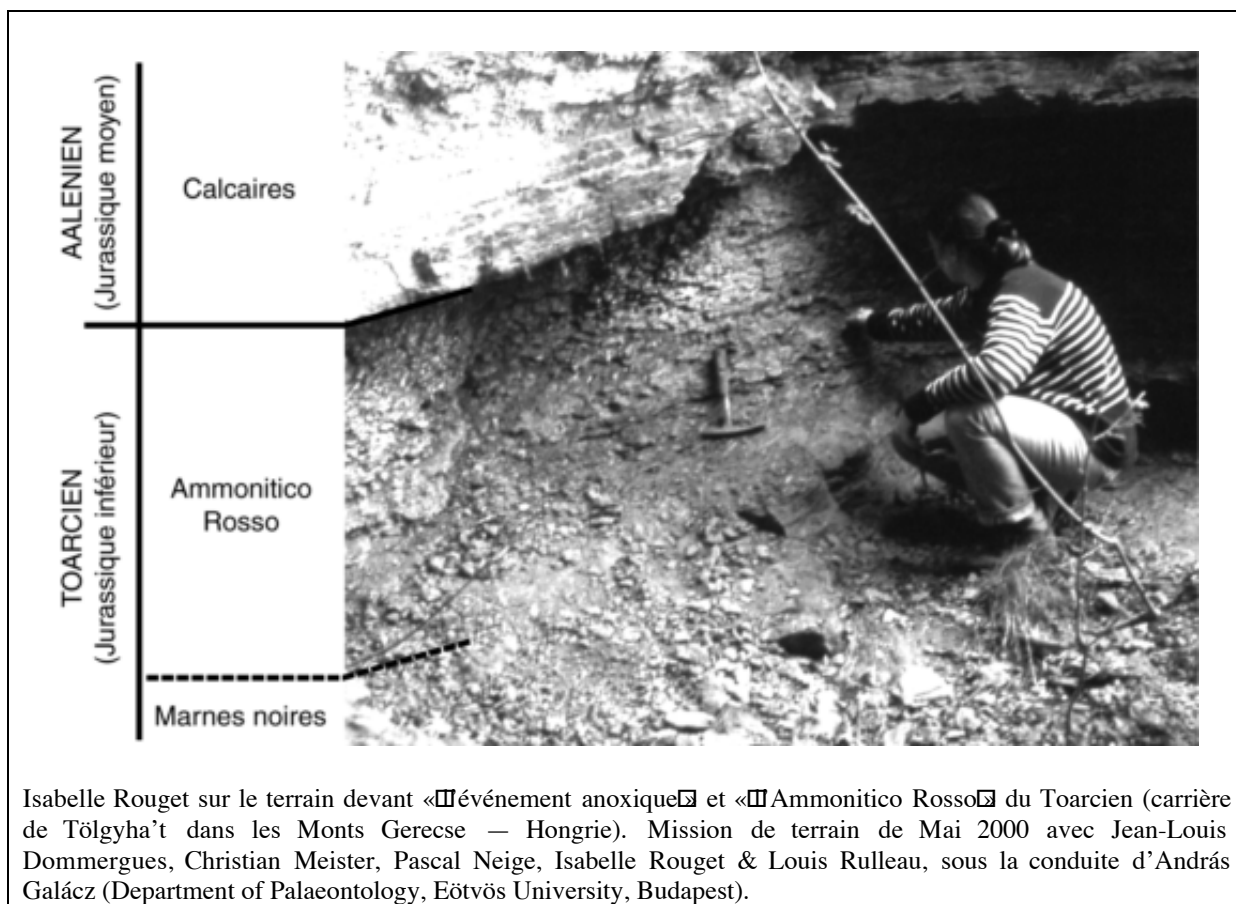
- Expertises de projet de recherches dans l'appel d'offre de l'IFB «Biodiversité et changement global»
- Expertises pour revues de Rang A☐ *Eclogae geologicae Helvetiae*☐ *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *C. R. acad. Sci. Palevol.*, *Journal of African Earth Sciences*, *Paläontologischen Zeitschrift*, *Bulletin de la société géologique de France*.
- Expertises pour revues de Rang B☐ *Revue de Paléobiologie* (Genève)

- Expertises pour le DEA GEE – Dijon (rapporteur interne) et pour le DEA Pal & Sed – Lyon (rapporteur externe).

C. Encadrement d'étudiants de troisième cycle

1. Doctorants

a. Isabelle Rouget



Co-encadrement Jean-Louis Dommergues (50%) & Pascal Neige (50%)

Titre de la thèse Reconstruction phylogénétique chez les ammonites confrontation des approches cladistiques et stratigraphiques. Le cas des *Dayiceras* (Ammonitina, Eoderoceratoidea).

Soutenance le 13 décembre 2002

Articles en collaboration

Rouget, I. & Neige, P. 2001. Embryonic ammonoid shell features: intraspecific variation revisited. *Palaeontology* 44(1), 53-64.

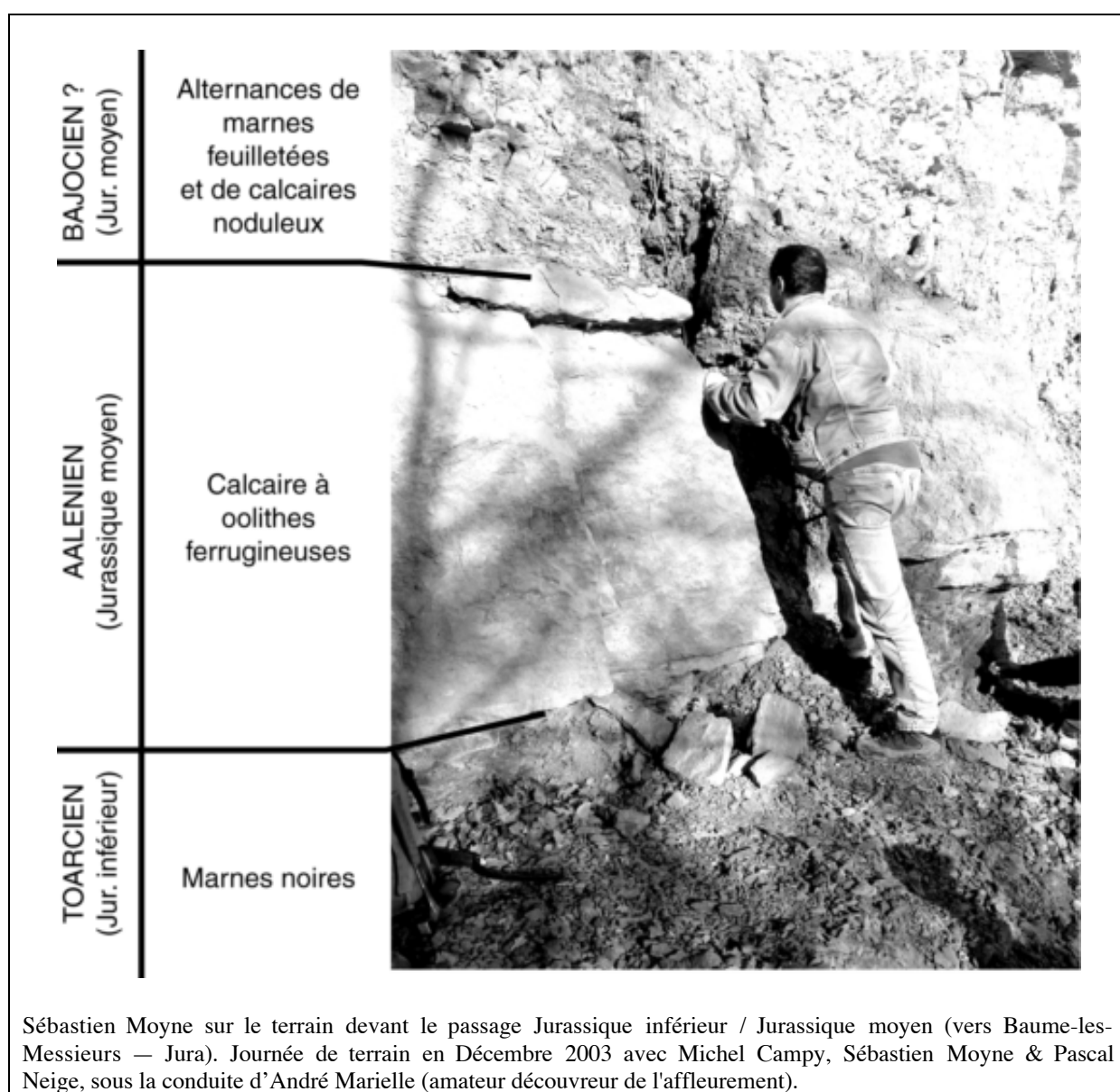
Neige, P. & Rouget, I. 2002. Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) □ analyse paléontologique, biostratigraphique et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas* 24(4), 765-784.

Rouget, I., Neige, P. Dommergues, J.L. L'analyse phylogénétique chez les ammonites : état des lieux et perspectives. *Bulletin de la Société géologique de France*, accepté avec modifications.

Nardin, E., Rouget, I & Neige, P. Trend in paleontological practice to recognize and name extreme shapes before intermediate ones: a species level exploration. En fin de rédaction.

Cursus post-thèse : ATER à l'Université de Bourgogne. Candidatures aux postes de Maître de Conférences et au de Chargé de Recherches au CNRS en cours.

b. Sébastien Moyne



Co-encadrement □ Didier Marchand (50%) & Pascal Neige (50%)

Titre de la thèse □ Disparité des ammonites du Bajocien inférieur au Bathonien terminal : pattern et rôle de la structuration paléogéographique.

Soutenance □ prévue pour décembre 2004

Articles en collaboration □

Moyne, S. & Neige, P. 2004. Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation. *Geological Magazine*, 141(2), 115-223.

Moyne, S., Neige, P., Marchand, D. & Thierry, J. 2004. Répartition mondiale des faunes d'ammonites au Jurassique moyen (Aalénien supérieur à Bathonien moyen) : relations entre biodiversité et paléobiogéographie. *Bulletin de la Société géologique de France*, sous presse.

2. Encadrement de DEA

a. Isabelle Rouget

Encadrement : Pascal Neige (100%)

Titre du mémoire □ variabilité des structures embryonnaires et croissance des coquilles d'ammonites.

Soutenance : Juin 1998 (DEA Sed & Pal, Dijon)

Cursus post-DEA : doctorat (voir ci-avant)

Articles en collaboration : voir ci-avant

b. Nicolas Navarro

Encadrement : Pascal Neige (50%) & Didier Marchand (50%)

Titre du mémoire □ biodiversité morphologique et taxinomique en contexte paléogéographique contraignant □ les ammonites du domaine boréal au Jurassique moyen.

Soutenance : Juin 2000 (DEA GEE, Dijon)

Cursus post-DEA : doctorat (laboratoire Biogéosciences - Dijon)

Articles en collaboration :

Navarro, N., Neige, P. & Marchand, D. Faunal invasions as a source of morphological constraints and innovations □ The diversification of the early Cardioceratidae, soumis à *Paleobiology*.

c. Frédéric Gaudry

Encadrement : Pascal Neige (50%) & Serge Elmi (Pr, Univ. Lyon 1), (50%)

Titre du mémoire □ analyse spatio-temporelle de la disparité d'une radiation évolutive □ le cas des Hammatoceratidae et des Erycitidae (ammonites, Jurassique) □

Soutenance : Juin 2001 (DEA GEE, Dijon)

Cursus post-DEA : collaborateur BRGM puis préparation aux concours CAPES/AGREG de Sciences Naturelles (en cours).

Articles en collaboration :

Gaudry, F., Neige, P. & Elmi, S. Disparity and diversity of a radiation in time and space: the case of the hammatoceratids. En préparation.

d. Elise Nardin

Encadrement : Pascal Neige (50%) & Isabelle Rouget (50%)

Titre du mémoire □ exploration des biais liés à l'activité humaine dans l'estimation de la biodiversité. Exemple des Hildoceratinae (Ammonitina, Toarcien) □

Soutenance : Juin 2003 (DEA GEE, Dijon)

Cursus post-DEA : doctorat (laboratoire Biogéosciences - Dijon)

Articles en collaboration :

Nardin, E., Rouget, I & Neige, P. Trend in paleontological practice to recognize and name extreme shapes before intermediate ones: a species level exploration. En fin de rédaction.

3. Stage ingénieur

Xavier ZATARIN, Stage ingénieur de fin d'étude de l'*Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris* (ENSMP), co-encadrement (50%) avec Jean-Louis DOMMERGUES (Dr, UMR CNRS 5561), 2000/2001.

D. Formation par la recherche □ enseignement 3^{ème} cycle

1. Séminaires

- CUSO (Conférences Universitaires de Suisse Occidentale) Sciences de la Terre : *Analyse d'images et morphométrie d'objets géologiques* — Université de Neuchâtel, 21-23 mai 2002. Formateur dans la session : Morphométrie et paléontologie, l'usage de l'analyse d'images.

2. Responsabilité de module de DEA

- Co-responsable (avec P. Alibert, UFR Sciences de la Vie) du Module *Patterns et Processus de l'évolution* — DEA GEE, Université de Bourgogne (depuis 2000-2001).
- Responsable du Module Paléontologie évolutive — DEA GEE, Université de Bourgogne (1999-2000).

3. Enseignements en 3^{ème} cycle

- Enseignements en DEA (DEA GEE) : paléontologie évolutive, statistiques multivariées.
- Enseignements en DESS (DESS ArchéoSciences Dijon) : statistiques.

E. Diffusion de la recherche au grand public

- Co-réalisateur (avec Jean-Louis Dommergues, DR CNRS, Biogéosciences Dijon) de l'exposition '*Sine Muros, Sinémurien, Semur il y a 200 millions d'années*', en partenariat avec Sandrine Balan, Attachée de conservation au Musée municipal de Semur-en-Auxois. Exposition présentée au Musée de Semur-en-Auxois du 7 mars au 7 septembre 2003.

Cette exposition se présente comme un outil didactique et pédagogique permettant de mieux faire connaître l'étage Sinémurien et la géologie dans la région de Semur-en-Auxois qui en est le stratotype. Cette exposition a donné lieu à une publication à usage des établissements scolaires et du grand public□

Balan, S., Dommergues, J.L. & **Neige, P.** 2003. *Sine Muros, Sinémurien, Semur il y a 200 millions d'années*. Semur, ISBN 2-9515429-2-5. 17 pages.

Références bibliographiques

Les références bibliographiques ci-dessous concernent l'ensemble des parties originales de ce mémoire – parties II, III, IV & V (mes articles personnels ne sont listés que s'ils sont cités comme référence bibliographique).

- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F. & Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5(3), 296-317.
- Alroy J. 2000. New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes. *Paleobiology* 26, 707-733.
- Arnold S.J., Pfrender M.E. & Jones A.G. 2001. The adaptative landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution. *Genetica* 112/113, 9-32.
- Becker R.T. & Kullmann J. 1996. Paleozoic ammonoids in space and time. In Landman N.H., Tanabe K. & Davis R.A. (eds.) : *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Publishing Corporation, New York, 711-753.
- Behrensmeyer A.K., Kidwell S.M. & Gastaldo R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. In Erwin D.H. & Wing S.L. (eds.) □ *Deep time, Paleobiology's perspective*. Allen Press, Lawrence, 103-147.
- Benton M.J. (ed.) 1993. *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London.
- Benton M.J. 1999. The history of life: large databases in palaeontology. In Harper D.A.T. (ed.) □ *Numerical Palaeobiology*. John Wiley and Sons, Chichester, 249-283.
- Benton M.J. 2001. Patterns of diversity. In Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.) □ *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 211-220.
- Bizikov V.A. 2002. Reanalysis of functional design of Nautilus locomotory and respiratory systems. *Am. Malac. Bull.* 17(1/2), 17-30.
- Boletzky S. v. 1974. Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bull. Soc. zool. Fr.* 99(4), 667-673.
- Boletzky S. v. 1977. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. In Nixon M. & Messenger J.B. (eds.) : *The biology of cephalopods*. 38, 557-567.
- Boletzky S. v. 1989. Recent studies on spawning, embryonic development, and hatching in the cephalopoda. *Advances Mar. Biol.* 25, 85-115.
- Boletzky S. v. 1992. Evolutionary aspects of development, life style, and reproductive mode in incirrate octopods (Mollusca, Cephalopoda). *Revue suisse Zool.* 99(4), 755-770.
- Boletzky S. v. 1999. Biologie et biogéographie des céphalopodes actuels. *Bull. Soc. géol. Fr.* 170(2), 205-215.
- Boletzky S. v. 2003. A lower limit to adult size in coleoid cephalopods: elements of a discussion. In Warnke K., Keupp H. & Boletzky S. v. (eds.) : *Coleoid cephalopods through time. Berliner Paläobiol. Abh* 3, 19-28.
- Boletzky S. v. & Hanlon R.T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. In Roper C.F.E., Lu C.C. & Hochberg F.G. (eds.) : *Proceedings of the workshop on the biology and resource potential of cephalopods, Mem. National Mus. Victoria* 44, 147-187.
- Bookstein F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data, Geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Bryant H.N. & Russel A.P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Phil. Trans. royal Soc. of London, Ser. B* 337, 405-418.
- Ciampaglio C.N. 2002. Determining the role that ecological and developmental constraints play in controlling disparity: examples from the crinoid and blastozoan fossil record. *Evolution & Development* 4, 170-188.
- Ciampaglio C.N., Kemp M. & McShea D.W. 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology* 27, 695-715.
- Clarke M.R. 1988. Evolution of buoyancy and locomotion in recent cephalopods. In Clarke M.R. & Trueman E.R. (eds.) : *The Mollusca*. Vol. 12. Paleontology and Neontology of Cephalopods. Academic Press, Inc., 203-213.
- Cracraft J. 1981. Pattern and process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiology* 7, 456-468.
- Dommergues J.L., David B. & Marchand D. 1986. Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléoécologiques. *Geobios* 19(3), 335-356.
- Dommergues J.L., Laurin B. & Meister C. 1996. Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation. *Paleobiology* 22(2), 219-240.
- Doyle P. 1993. Mollusca: Cephalopoda (Coleoidea). In Benton M.J. (ed.) : *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, London, 229-236.
- Duda T.F. & Palumbi S.R. 1999. Developmental shifts and species selection in gastropods. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 10272-10277.
- Eble G.J. 2000a. Theoretical morphology: state of the art. *Paleobiology* 26, 520-528.
- Eble G.J. 2000b. Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology* 26, 56-79.
- Eble G.J. 2003. Developmental morphospaces and evolution. In Crutchfield J.P. & Schuster P. (eds.) *Evolutionary dynamics*. Oxford University Press, Oxford, 35-65.
- Eldredge N. 1982. La macroévolution. *La Recherche* 13, 616-626.
- Eldredge N. 1995. Hierarchies in macroevolution. In Jablonski D., Erwin D.H. & Lipps J.H. (eds.) *Evolutionary Paleobiology*. The University of Chicago Press, Chicago, 42-61.
- Eldredge N. & Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Eldredge N. & Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T.J.M. (ed.) *Models in paleobiology*. Freeman, San Fransisco, 82-115.
- Engeser T. 1990. Phylogeny of the fossil coleoid cephalopoda (Mollusca). *Berliner geowiss. Abh.* 124, 123-191.
- Engeser T. 1996. The position of the Ammonoidea within the Cephalopoda. In Landman N.H., Tanabe K. & Davis R.A. (eds.) : *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Publishing Corporation, New York, 3-19.
- Foote M. 1991. Morphological and taxonomic diversity in a clade's history: the blastoid record and stochastic simulations. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 28, 101-140.
- Foote M. 1992. Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* 18(1), 1-16.
- Foote M. 1993. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* 19(2), 185-204.
- Foote M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28, 129-152.
- Foote M. 1999. Morphological diversity in the evolutionary radiation of paleozoic and post-paleozoic crinoids. *Paleobiology memoirs* 25, 1-115.

- Footo M. 2001. Calibrating diversity. In Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.) *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 500-504.
- Footo M. & Sepkoski J.J. 1999. Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398, 415-417.
- Gaston K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220-227.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Harvard, Cambridge.
- Gould S.J. 1980. The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline, *Paleobiology* 6, 96-118.
- Gould S.J. 1983. Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués. In Chaline J. (ed.) *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*. Editions du CNRS, Paris, 39-41.
- Gould S.J. 1989. *Wonderful life. The Burgess shale and the nature of history*. W.W. Norton and Company, New York.
- Gould S.J. 1991. The disparity of the Burgess shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology* 17, 411-423.
- Gould S.J. 2001. Contingency. In Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.) *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 195-198.
- Gould S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Gould S.J. & Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3, 115-151.
- Grantham T.A. 1995. Hierarchical approaches to macroevolution: recent work on species selection and the «effect hypothesis». *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 301-321.
- Grantham T.A. 2001. Hierarchies in evolution. In Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.) *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 188-192.
- Hendry A.P. & Kinnison M.T. 2001. An introduction to microevolution: rate, pattern, process, *Genetica* 112/113, 1-8.
- Hesselbo S.P., Gröcke D.R., Jenkyns H.C., Bjerrum C.J., Farrimond P., Morgans Bell H.S. & Green O.R. 2000. Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event. *Nature* 406, 392-395.
- Holland S.M. 2000. The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective. In Erwin D.H. & Wing S.L. (eds.) *Deep time, Paleobiology's perspective*. Allen Press, Lawrence, 148-168.
- House M.R. 1981. On the origin, classification and evolution of the early Ammonoidea. In House M.R. & Senior J.R. (eds.) : *The ammonioidea. Syst. Ass. Special Vol.* 18, 3-36.
- House M.R. 1985. Class Cephalopoda. In Murray J.W. (ed.) : *Atlas of invertebrate macrofossils*. Longman, Essex, 114-152.
- House M.R. 1989. Ammonoid extinction events. *Phil. Trans. royal Soc. of London, Ser. B* 325, 307-326.
- Jaanusson V. 1981. Functional thresholds in evolutionary progress. *Lethaia* 14, 251-260.
- Jablonski D. 1987. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. *Science* 238, 360-363.
- Jablonski D. 1999. The future of the fossil record. *Science* 284, 2114-2116.
- Jablonski D. 2000. Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. In Erwin D.H. & Wing S.L. (eds.) *Deep time, Paleobiology's perspective*. Allen Press, Lawrence, 15-52.
- Jablonski D., Roy K., Valentine J.W., Price R.M. & Anderson P.S. 2003. The impact of the pull of the recent on the history of marine diversity. *Science* 300, 1133-1135.

- Jacobs D.K. & Landman N.H. 1993. *Nautilus* - a poor model for the function and behavior of ammonoids ? *Lethaia* 26, 101-111.
- Jacobs D.K. & Landman N.H. 1994. *Nautilus* - model or muddle ? *Lethaia* 27(1), 95-96.
- Kellogg E.A. & Shaffer H.B. 1993. Model organisms in evolutionary studies. *Syst. Biol.* 42(4), 409-414.
- Khromov D.N. 1987. System and phylogeny of the cuttlefish family Sepiidae (Cephalopoda). [traduit du russe]. *Zoologicheskii Zhurnal* 66, 1164-1176.
- Khromov D.N., Lu C.C., Guerra A., Dong Zh. & Boletzky S. v. 1998. A synopsis of Sepiidae outside australian waters (Cephalopoda: Sepioidea). In Voss N.A., Vecchione M., Toll R.B. & Sweeney M.J. (eds.) : Systematics and Biogeography of Cephalopod. *Smith. Cont. Zool.* 586, 77-139.
- Kidwell S.M. & Holland S.M. 2002. The quality of the fossil record: implications for evolutionary analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 561-588.
- Kimura M. 1991. Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 5969-5973.
- Klofak S. M., Landman N. H. & Mapes R. H. 1999. Embryonic development of primitive ammonoids and the monophyly of the Ammonoidea. In Olóriz F. & Rodríguez-Tovar F.J. (eds.) : Advancing Research on living and Fossil Cephalopods. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York, 23-45.
- Landman N.H., Dommergues J.L. & Marchand D. 1991. The complex nature of progenetic species - examples from Mesozoic ammonites. *Lethaia* 24, 409-421.
- Landman N.H., Tanabe K. & Shigeta Y. 1996. Ammonoid embryonic development. In Landman N.H., Tanabe K. & Davis R.A. (eds.) : Ammonoid Paleobiology. Plenum Press, New York, 343-405.
- Lestrel P. (ed.) 1997. *Fourier descriptors and their application in biological science*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Levinton J.S. 2001. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Second Edition, Cambridge University Press, Cambridge.
- Macchioni F. & Venturi F. 2000. Leukadiellinae, n. subfam. of the Lower and Middle Toarcian. Origin and evolution of the genera *Renziceras* Arkell (1957) and *Leukadiella* Renz (1913). *Boll. Soc. Paleont. Italiana* 39(3), 319-339.
- Makowski H. 1962. Problem of sexual dimorphism in ammonites. *Palaeontologica Polonica* 12, 1-92.
- McGhee G.R. 1999. *Theoretical morphology, the concept and its applications*. Columbia University Press, New York.
- McKinney M.L., McNamara K.J. & Zachos L.G. 1990. Heterochronic hierarchies: application and theory in evolution. *Hist. Biol.* 3, 269-287.
- McNamara K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony. *J. Paleont.* 60(1), 4-13.
- McNamara K.J. 1995. Sexual Dimorphism: the role of heterochrony. In McNamara K.J. (ed.) Evolutionary change and heterochrony. J. Wiley & Sons, Chichester, 65-89.
- Monks N. 1999. Cladistic analysis of Albian heteromorph ammonites. *Palaeontology* 42(5), 907-925.
- Monks N. 2000. Functional morphology, ecology, and evolution of the Scaphitaceae Gill, 1871 (Cephalopoda). *J. Moll. Stud.* 66, 205-216.
- Moore R.C. (ed.) 1957. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea*. Geol. Soc. Amer. & Univ. Press, Lawrence.
- Nee S. 2002. Thinking big in ecology. *Nature* 417, 229-230.
- Neige P. 1997. Ontogeny of the Oxfordian ammonite *Creniceras renggeri* from the Jura of France. *Eclogae geol. Helv.* 90(3), 605-616.

- Neige P. 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *J. of Biogeography* 30, 1125-1137.
- Neige P. & Dommergues J.-L. 1995. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Pliensbachian ammonites). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 196(3), 411-438.
- Neige P., Chaline J., Choné T., Courant F., David B., Dommergues J.L., Laurin B., Madon C., Magniez-Jannin F., Marchand D. & Thierry J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios* MS 20, 415-422.
- Neige P. & Boletzky S. v. 1997. Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca: Cephalopoda): intra- and interspecific variation. *Zool. Beitr. N. F.* 38(2), 137-156.
- Neige P., Elmi S. & Rulleau L. 2001. Existe-t-il une crise au passage Lias – Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bull. Soc. géol. France* 172, 257-264.
- Norman M. 2000. *Cephalopods. A world guide*. ConchBooks, Hackenheim.
- O'Dogherty L., Sandoval J. & Vera J.A. 2000. Ammonite faunal turnover tracing sea-level changes during the Jurassic (Betic Cordillera, southern Spain). *J. Geol. Soc. London* 157, 723-736.
- Page K. 1996. Mesozoic ammonoids in space and time. In Landman N.H., Tanabe K. & Davis R.A. (eds.) : *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York, 755-794.
- Patterson C. & Smith A.B. 1987. Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact? *Nature* 330, 248-251.
- Raup D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology* 40, 1178-1190.
- Raup D.M. 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *Journal of Paleontology* 41, 43-65.
- Ricqlès A. de 2002. Un darwinien pas très orthodoxe. *La Recherche* 356, 25-32.
- Robeck H.E., Maley C.C. & Donoghue M.J. 2000. Taxonomy and temporal diversity patterns. *Paleobiology* 26, 171-187.
- Roper, C.F.E. & Voss, G.L. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 44, 49-63.
- Rouget I. 2002. *Reconstruction phylogénétique chez les ammonites : confrontation des approches cladistique et stratigraphique. Le cas des Daxyceras (Ammonitina, Eoderoceratatoidea)*. Thèse de l'Université de Bourgogne.
- Rouget, I. & Neige, P. 2001. Embryonic ammonoid shell features: intraspecific variation revisited. *Palaeontology* 44(1), 53-64.
- Roy K. & Foote M. 1997. Morphological approaches to measuring biodiversity. *TREE* 12, 277-281.
- Roy K., Balch D.P. & Hellberg M.E. 2001. Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 2503-2508.
- Saunders W.B. & Landmann N.H. (eds.) 1987. *Nautilus: the biology and paleobiology of a living fossil*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Saunders W.B. & Ward P.D. 1994. *Nautilus* is not a model for the function and behavior of ammonoids. *Lethaia* 27(1), 47-48.
- Sepkoski J.J. 1993. Ten years in the library – new data confirm paleontological patterns, *Paleobiology* 19, 43-51.
- Sepkoski J.J. & Hulver M.L. 1985. An atlas of phanerozoic clade diversity diagrams. In Valentine J.W. (ed.) *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*, Princeton University Press, Princeton, 11-39.

- Sepkoski J.J. & Kendrick D.C. 1993. Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa. *Paleobiology* 19, 168-184.
- Signor P.W. 1985. Real and apparent trends in species richness through time. In Valentine J.W. (ed.) □ Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution. Princeton University Press, Princeton, 129-150.
- Simpson G.G. 1944. *Tempo and mode of evolution*. Columbia University Press, New-York.
- Stanley S.M. 1979. *Macroevolution, pattern and process*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R. & Boletzky S. v. 1992. "Larval" and juvenile cephalopods: a manual for their identification. *Smithsonian Cont. Zool.* 513, 1-282.
- Sweeney M.J. & Roper C.F.E. 1998. Classification, type localities, and type repositories of recent cephalopoda. In Voss N.A., Vecchione M., Toll R.B. & Sweeney M.J. (eds.) : Systematics and Biogeography of Cephalopods. *Smithsonian Cont. Zool.* 586, 561-599.
- Tanabe K., Landman N.H. & Yoshioka Y. 2003. Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some cretaceous ammonoids. *J. Paleont.* 77(5), 876-887.
- Thompson D'A.W. 1917. *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Trueman A.E. 1941. The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. *Quart. J. Geol.* 96, 339-383.
- Valentine J.W. (ed.) 1985. *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Valentine J.W. 1995. Why no new phyla after the Cambrian □ Genome and ecospace hypotheses revisited. *Palaios* 10, 190-194.
- Valentine J.W. & Erwin D.H. 1983. Patterns of diversification of higher taxa: a test of macroevolutionary paradigms. In Chaline J. (ed.) □ Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Editions du CNRS, Paris, 219-223.
- Villanueva R., Nozals C. & Boletzky S. v. 1995. The planktonic life of octopuses. *Nature* 377, 107.
- Voss N.A., Vecchione M., Toll R.B. & Sweeney M.J. (eds.) 1998. Systematics and biogeography of cephalopods. *Smithsonian Cont. Zool.* 586, 599pp.
- Vrba E.S. & Gould S.J. 1986. The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology* 12, 217-228.
- Ward P.D. 1988. *In search of Nautilus. Three centuries of scientific adventures in the deep Pacific to capture a prehistoric-living-fossil*. Academy of Sciences Book, New York.
- Wills M.A. 2001. Disparity vs. Diversity. In Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds.) □ Palaeobiology II. Blackwell Science Ltd, Oxford, 495-500.
- Wills M.A., Briggs D.E.G. & Fortey R.A. 1994. Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and recent arthropods. *Paleobiology* 20, 93-130.
- Young R.E., Vecchione M. & Donovan D.T. 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. *S. Afr. J. mar. Sci.* 20, 393-420.
- Zelditch M.L., Sheets H.D. & Fink W.L. 2003. The ontogenetic dynamics of shape disparity. *Paleobiology* 29, 139-156.

Table des matières

Sommaire.....	1
Avant propos.....	3
I — Curriculum vitae	7
A. Situation actuelle.....	7
B. Coursus post-thèse.....	7
C. Thèse	7
D. Enseignement	8
E. Administration et animation de l'enseignement.....	8
1. Gestion pédagogique.....	8
2. Gestion des carrières	9
3. Gestion des structures d'enseignement	9
II — Problématique	11
A. Introduction	11
B. Objectifs et champs d'application de la théorie macroévolutive.....	12
C. Une métrique établie : la diversité taxinomique.....	13
D. Une métrique complémentaire□la disparité morphologique	15
E. Un programme de recherche en macroévolution□comparer la diversité et la disparité.....	16
F. Conclusions	18
III — Choix des modèles et des méthodes.....	21
A. Introduction□modèle biologique et modèle d'inférence.....	21
B. Les céphalopodes□un modèle en science de l'évolution	22
1. Diversité des céphalopodes.....	22
2. Phylogénèse des céphalopodes et des taxons étudiés	24
a. Ammonoidés.....	25
b. Coléoridés	26
2. Application à l'étude des phénomènes macroévolutifs	27
C. Méthodes d'étude	29
1. Base de données	30
2. Morphométrie et disparité morphologique.....	31
a. Descriptions morphologiques	31
b. Disparité morphologique et disparité des tailles	32
3. Diversité taxinomique et phylogénie.....	32
D. Publications	33
IV — Résultats.....	43
A. Ontogénèse et processus hétérochroniques	43
B. Les biais en macroévolution	46
C. Dynamique macroévolutive	48
1. Radiations et crises.....	48
2. Pattern macroévolutif et environnement	51
3. Pattern macroévolutif et géographie.....	51
D. Phylogénie	57
E. Biostratigraphie.....	60
F. Publications	62
V — Perspectives.....	199
A. Boîte à outils.....	201
B. Explorations ontogénétiques, géographiques et temporelles de la disparité.....	201
1. Ontogénèse de la disparité et conséquences macroévolutives	203
2. Gradients latitudinaux chez les ammonites.....	205
C. Relations environnement/biodiversité à l'échelle macroévolutive.....	206
1. Modifications biotiques et accumulation de la matière organique en réponse aux changements climatiques□exemples jurassiques (Toarcien, Jurassique supérieur).....	207
2. Modifications biotiques en réponse aux changements de l'environnement proximal□exemple des ammonites du transect d'Amellago (Haut-Atlas, Maroc).....	207
VI — Liste des travaux, missions de terrain et études de collections.....	209
A. Publications	209

1. Articles de Rang A publiés dans des revues à comité de lecture et indexées au JCR.....	209
2. Actes de colloques expertisés	211
3. Chapitres d'ouvrage	211
4. Articles publiés dans des revues à comité de lecture et non indexées au JCR	211
5. Autres articles.....	212
6. Vulgarisation scientifique	213
7. Mémoires.....	213
B. Participations à des colloques	213
C. Conférences	215
D. Missions de Terrain, Etudes de collections, Ecoles thématiques (depuis la fin de la thèse).....	215
VII — Administration et animation de la recherche.....	217
A. Management-Administration	217
1. Gestion des structures de recherche	217
2. Gestion d'équipes de recherche.....	217
3. Gestion et participation à des programmes de recherches.....	217
B. Expertises.....	217
C. Encadrement d'étudiants de troisième cycle	218
1. Doctorants	218
a. Isabelle Rouget	218
b. Sébastien Moyne	219
2. Encadrement de DEA	220
a. Isabelle Rouget.....	220
b. Nicolas Navarro	220
c. Frédéric Gaudry.....	220
d. Elise Nardin	221
3. Stage ingénieur.....	221
D. Formation par la recherche□enseignement 3 ^{ème} cycle.....	221
1. Séminaires	221
2. Responsabilité de module de DEA.....	221
3. Enseignements en 3 ^{ème} cycle.....	221
E. Diffusion de la recherche au grand public.....	222
Références bibliographiques.....	223
Table des matières.....	229