



Évolution

L'évolution chez les Phyllocerataceae, la variabilité des paramètres dimensionnels et relatifs. Variabilité de la complexité de la ligne cloisonnaire Variabilité et paedomorphose

Bernard Joly

8, rue de Garambault, 45190 Beaugency, France

Reçu le 4 juin 2002 ; accepté le 7 janvier 2003

Présenté par Philippe Taquet

Résumé

Une récente étude a mis en évidence l'importance des phénomènes d'hétérochronies du développement chez les Phyllocerataceae. Il était tentant d'évaluer le plus précisément possible la variabilité de quelques caractères morphologiques de la coquille et des lignes cloisonnaires, afin d'étudier comment évoluait cette variabilité au cours du temps (du Jurassique au Crétacé terminal). La présente note donne sous une forme synthétique les résultats des calculs de la variabilité des variables dimensionnelles et relatives de la coquille des Phyllocerataceae ainsi que les calculs de la variabilité de la complexité des lignes cloisonnaires. Le paramètre statistique utilisé a été le coefficient de variation V ; il a été choisi parce qu'il permet de comparer la dispersion de diverses populations. Cette étude a permis de constater que la variabilité de la complexité C de la ligne cloisonnaire et de $h_1 + h_2$ est plus fluctuante chez les taxons (le plus souvent sous-familles, genres ou espèces) pour lesquels ont été mis en évidence davantage de phénomènes d'hétérochronies que chez les autres. La paedomorphose est mise en évidence également, chez un certain nombre de taxons, par le calcul des coefficients de corrélation entre les moyennes de C et $h_1 + h_2$ et entre V de C et la moyenne de $h_1 + h_2$. Par ailleurs, la variabilité des autres paramètres chez les Phylloceratidae (V_1 , moyenne des V des caractéristiques dimensionnelles, V_2 moyenne des V des caractéristiques relatives et D_1 diamètre moyen) s'accroît dans un premier temps, puis dans un second temps décroît lentement, jusqu'à l'extinction du rameau ou de la lignée. Ce schéma est surtout valable jusqu'à la limite Crétacé inférieur-Crétacé supérieur, dans la Téthys et la bordure marine du Gondwana. Quant à la famille des Neophylloceratidae (et dans une moindre mesure chez le genre *Phyllopachyceras*), la variabilité croît jusqu'à la partie terminale du Crétacé, sauf pour V_1 dans la bordure marine du Gondwana. On remarque aussi que, chez les Neophylloceratidae, le diamètre moyen s'accroît dans le temps. En conclusion, le plus souvent, la décroissance de la variabilité précède l'extinction des taxons. Il s'agit donc bien d'un schéma darwinien classique, « la variabilité fournissant les matériaux sur lesquels peut agir la sélection naturelle ». En revanche, l'extinction des Neophylloceratidae, qui se produit à un moment où la variabilité est maximum, s'inscrit dans une autre perspective, vraisemblablement celle d'un événement extérieur « catastrophique ». **Pour citer cet article, B. Joly, C.R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Adresse e-mail : bernard.joly15@wanadoo.fr (B. Joly).

Abstract

Evolution of the Phyllocerataceae, the variability of the dimensional and relative parameters. Variability of the complexity of the suture line. Variability and pedomorphosis. A recent study has shown the importance of heterochronies in the development of Phyllocerataceae. It was attractive to estimate with precision the variability of some morphological characters of the shell and of the suture line in order to study how this variability changed in the course of time (from Jurassic to terminal Cretaceous). This note gives the averages of the calculations of variability in dimensional and relative variables in the shell of Phylloceratidae and variability in the complexity C of their suture lines. Coefficient of variation V is the statistical parameter used here, because it allows the comparison between the dispersions of different populations. This study shows that the variability of the complexity in the suture line and $h_1 + h_2$ is more fluctuating among the taxa (usually subfamilies, genera and species) in which heterochrony is evident. On the other hand, the variability of other parameters (V_1, V_2, D) first grows and then slowly decreases till the branch or the lineage is extinct. This schema is mostly acceptable down to the Lower Cretaceous-Upper Cretaceous in the Tethys and in the marine shelf of Gondwana. In the family of Neophylloceratidae, very clearly in the Tethys, less clearly in marine shelf of Gondwana (it is less obvious in the genus *Phyllopachyceras*), the variability grows as far as the terminal Cretaceous. The extinction of this family may result from a catastrophic event and not from internal causes. In short, the decrease of variability comes before the extinction of the taxa and consequently it agrees with a Darwinian classic schema. On the other hand, the extinction of Neophylloceratidae that occurs when the variability is maximal probably takes place in another perspective, an external « catastrophic » event. **To cite this article, B. Joly, C.R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Phyllocerataceae ; hétérochronie ; variabilité ; coefficient de variation ; extinction ; Téthys ; Gondwana

Keywords: Phyllocerataceae; heterochrony; variability; coefficient of variability; extinction; Tethys; Gondwana

Abridged English version

The present note completes a precedent study about modalities of Phylloceras evolution: punctuated equilibria/disequilibria [4] and importance of heterochrony phenomena of the development [5]. It aims at presenting synthetically the variability of some characters: dimensional characters (D = diameter; H = height of the last whorl; E = thickness of the last whorl; O = umbilical diameter), relative characters (ratios $h = H/D$; $e = E/D$; $o = O/D$; $l = E/H$) and complexity C of the suture line [5 (p. 14)]. Since Darwin's works [1], the variability has been recognized as an important characteristic of the species. It is interesting to see how the variability has been changing in the course of time. For Darwin, the variability gives the materials on which the natural selection operates. Is there a relation between the gradual extinction of species and the variability?

The method to measure the complexity of the suture line was recently given [5 (p. 14)]. The length of the saddles S_1 and S_2 being known, this measure is divided by $h_1 + h_2$ (h_1 = height of S_1 , h_2 = height of S_2 ; l_1 = length of S_1 , l_2 = length of S_2):

$$C = (l_1 + l_2)/(h_1 + h_2)$$

The variability is calculated, for the different parameters, according to the relation:

$$V = 100 \sigma/M$$

σ being the standard deviation and M the mean.

It is the coefficient of variability or Pearson's dispersion ratio. This coefficient permits to compare the dispersions of different populations. The coefficients given in this note are the means of many results: V_1 , mean of the coefficients V of the dimensional characters, V_2 , mean of the coefficients V of the relative characters. The variability of C is more difficult to calculate. In fact, the measures of the variability of suture lines would increase abnormally the variability and these results would be difficult to understand. So the variability of the complexity is measured on three consecutive lines specifying the stage of development (in practice, $h_1 + h_2$ is easier to measure). Doing like that the variability is minimized. It would be too high and too fluctuating for measures of the diameter too different. The taxa selected to calculate the variabilities have been the subfamilies or the genera. In one case the family has been selected: the Neophylloceratidae

(Figs. 3 and 4). The study of the variabilities has been completed by the calculation of the correlation coefficients between the mean of the complexity and the mean of $h_1 + h_2$ and between V of C and the mean of $h_1 + h_2$ (Table 1).

A first interesting result has shown a relation between the variability of C (complexity) and the heterochronies (Fig. 9 and Table 1). The most irregular fluctuations of the variability are met in the taxa in which some heterochronies have been recently shown [4 (p. 713), 5 (pp. 181–184)]. In this note, the heterochronies are shown among the Juraphyllitidae, the Phylloceratinae [*Phylloceras* (*Goretophylloceras*)] and Neocalliphylloceratinae [*Salfeldiella*] (Fig. 9 and Table 1, for example). Among the others – Phylloceratinae [*Phylloceras* (*Hypophylloceras*)], Calliphylloceratinae [*Calliphylloceras*], Neophylloceratidae –, the variability of C is regularly decreasing (Fig. 10, for example). The study of the correlation coefficients corroborates these results (Table 1). Among the taxa not coming from a paedomorphosis, the correlation between the mean of C and the mean of $h_1 + h_2$ is hardly positive, close to 1 (the complexity of the suture line is increasing with the diameter), whereas the correlation between V of C and the mean of $h_1 + h_2$ is hardly negative, close to -1 (the variability of C is decreasing during the ontogenesis). Among the taxa coming from a paedomorphosis, the first of these correlations is less hardly positive, even negative, whereas the second correlation is less hardly negative, even positive (Table 1).

The study of the variabilities permits to obtain other interesting results for different populations of the Tethys and the marine shelf of Gondwana. In the most typical cases (for example, the variability of $V1$ and $V2$ among the Ptychophylloceratinae (Figs. 5 and 6), the curve of the variability presents an increasing stage, followed by a decreasing stage, generally for a long time: the curve looks like Λ (or inverse V). When the measures have been realized on populations distant of the beginning taxon (subfamily or genus), the curve presents only the decreasing stage. The family of Neophylloceratidae, with the populations of the Tethys (Fig. 3) and less clearly with those of the marine shelf of Gondwana (Fig. 4), makes an exception. The curve of this family only presents the increasing stage. In the first case, the taxa disappeared at the limit of Lower Cretaceous–Upper Cretaceous, whereas the Neophyl-

loceratidae existed till the Late Cretaceous. It is supposed that external causes made disappear the Neophylloceratidae after a catastrophic event, this event happening before the decreasing of the variability.

Generally, the variability of the Phylloceratidae is smaller in the marine shelf of Gondwana than in the Tethys. It might confirm that the origin of the Phylloceratidae would be in the Tethys. It is less evident for the Neophylloceratidae, because their variability has the same importance and is increasing in marine shelf of Gondwana and in the Tethys (except for $V1$, which is decreasing in the marine shelf of Gondwana).

The dimorphism is another cause of variability. It has not been taken into account in this note. It is necessary to specify that the ‘dimorphism’ indicated about the Malagasy fauna [3 (p. 74, pl. 8)] is not a real ‘sexual dimorphism’. Actually it is a simple consequence of the variability of the shell thickness. The less-thick shells have an elliptic section and the thickest shells have an oval section. A lot of intermediaries exist between these types of section. This variability has been calculated with the variabilities of the dimensional characters. Geczy and Meister, for example [2 (p. 91)] give an example of this dimorphism.

To conclude, the study of the variability shows that the decreasing often comes before the disappearance of the taxa. The well-known evolutionary mechanism has been named ‘natural selection’ by Darwin: ‘The variability giving the materials on which the natural selection operates’ according to Darwin. The disappearance of the taxa at the Lower Cretaceous–Upper Cretaceous limit agrees with the Darwinism. On the contrary, the Neophylloceratidae disappearance that arrives when the variability is increasing might be caused by a catastrophic event that might have stopped the evolution of the group. So, the study of the variabilities could give interesting indications about the causes of the disappearances.

1. Introduction

Darwin [1] consacre plusieurs chapitres à la variation. À propos des variations individuelles, il écrit : « Ces différences individuelles ont pour nous la plus haute importance car elles fournissent des matériaux sur lesquels peut agir la sélection naturelle ». La variabilité était pour Darwin une incontestable propriété du vivant, une caractéristique essentielle de l’espèce, qui

ne peut être confondue avec la mutation. C'est à partir de la variation que se fait la sélection ; elle rend possible le changement évolutif. Darwin pensait que de simples variations individuelles étaient insuffisantes pour créer des circonstances favorables à la sélection naturelle. Selon lui, il fallait « la multiplicité des individus (pour offrir) plus de chances de variations avantageuses ». Il m'a paru légitime de tenter d'évaluer la variabilité sur les caractéristiques dimensionnelles et relatives et sur le tracé de la ligne cloisonnaire et de voir si cette étude pouvait être susceptible d'apporter des informations originales sur les modalités de l'évolution des Phyllocerataceae. Ce développement n'est qu'un essai pour évaluer la variabilité au cours du temps, sur des caractères connus et mesurables, et tenter de constater si un lien existe entre diminution de la variabilité et extinction des taxons.

2. Méthode d'étude de la variabilité

2.1. Caractères dimensionnels et relatifs

Remarquons qu'une population, en paléontologie, est un échantillon d'individus, le plus souvent non strictement contemporains, même s'ils proviennent d'une seule assise sédimentaire dans un même gisement. Toutefois, l'expérience montre que, pour le calcul de la variabilité, au moins chez les Phyllocerataceae, on peut rester dans les limites d'un étage. Cette remarque est liée au fait que l'espèce est stable sur une longue durée [4 (p. 715)]. La variabilité a été évaluée sur les caractères dimensionnels (D , diamètre maximal ; H , hauteur du dernier tour ; E , épaisseur du dernier tour ; O , largeur de l'ombilic) et les indices, calculés de manière relative ($h = H/D$; $e = E/D$; $o = O/D$ et $l = E/H$). La connaissance de ces variables pour un échantillon permet de calculer la moyenne M , la variance v , l'écart type σ et le coefficient de variation V (%), qui sont les paramètres de cette population. Il est utile de rappeler la définition du coefficient de variation de Karl Pearson (coefficient sans dimension) :

$$V(\text{coefficient de variation ou indice de dispersion}) = 100 \times \sigma/M$$

La variation graphique du diamètre moyen D_1 (symbole choisi arbitrairement pour le distinguer de D , diamètre maximal) des diverses populations a été étudiée (Figs. 1 et 2) et elle a été comparée à la variation des paramètres statistiques (Figs. 3 et 4).

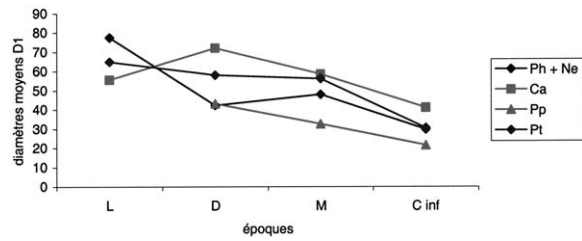


Fig. 1. Variations du diamètre moyen D_1 chez les Phylloceratidae de la Téthys. L : Lias ; D : Dogger ; M : Malm ; Be–Ba : Berriasien–Barrémien ; Ap–Al : Aptien–Albien ; Ba–Ap : Barrémien–Aptien ; Al–Ce : Albien–Cénomannien ; Tu–Co : Turonien–Coniacien ; Sa–Ca : Santonien–Campanien ; C inf. : Crétacé inférieur ; C sup. : Crétacé supérieur. C : complexité de la ligne cloisonnaire ; V : coefficient de variation ou indice de Pearson ; V_1 : moyenne des coefficients V des paramètres dimensionnels ; V_2 : moyenne des coefficients V des paramètres relatifs ; D_1 : diamètre moyen ; $h_1 + h_2$: hauteur de la selle S_1 + hauteur de la selle S_2 ; Ph + Ne : Phylloceratinae + Neocalliphylloceratinae ; Ca : Calliphylloceratinae ; Pp : *Phyllopachyceras* ; Pt : *Ptychophylloceras*.

Fig. 1. Variations of mean diameter D_1 in Phylloceratidae of the Tethys. L: Lias; D: Dogger; M: Malm; Be–Ba: Berriasian–Barremian; Ap–Al: Aptian–Albian; Ba–Ap: Barremian–Aptian; Al–Ce: Albian–Cenomanian; Tu–Co: Turonian–Coniacian; Sa–Ca: Santonian–Campanian; C inf.: Lower Cretaceous; C sup.: Upper Cretaceous. C: complexity of the suture line; V: coefficient of variation or index of Pearson; V_1 : mean of the coefficients V of the dimensional parameters; V_2 : mean of the coefficients V of the relative parameters; D_1 : middle diameter; $h_1 + h_2$: height of the saddle S_1 + height of the saddle S_2 . Ph + Ne: Phylloceratinae + Neocalliphylloceratinae; Ca: Calliphylloceratinae; Pp: *Phyllopachyceras*; Pt: *Ptychophylloceras*.

Le coefficient de variation V des caractéristiques dimensionnelles (V_1) dépasse souvent 30%, ce coefficient est sensiblement plus faible pour les caractéristiques relatives (V_2), généralement en dessous de 10%. L'intérêt de ce coefficient V est de permettre la comparaison des dispersions de diverses distributions : on peut ainsi comparer les variabilités relatives de diverses populations. Les Figs. 1, 3, 5 et 6 résument les

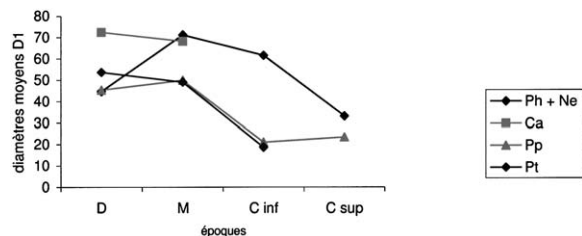


Fig. 2. Variations du diamètre moyen D_1 chez les Phylloceratidae de la bordure marine du Gondwana.

Fig. 2. Variations of the mean diameter D_1 in the Phylloceratidae of the marine shelf of Gondwana.

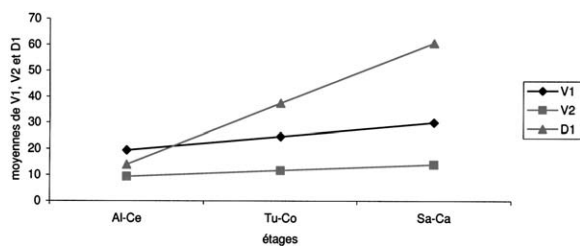


Fig. 3. Variations de V_1 , V_2 et D_1 chez les Neophylloceratidae de la Téthys.

Fig. 3. Variations of V_1 , V_2 and D_1 in Neophylloceratidae of the Tethys.

résultats des mesures de V_1 , V_2 et D_1 pour des populations de la Téthys et de la plate-forme au nord de la Téthys, au Jurassique et au Crétacé. Les Figs. 2, 4, 7 et 8 concernent la bordure marine du Gondwana. Toutes ces figures ont été établies à partir de différents résultats [3], auxquels s'ajoutent des calculs de variabilité

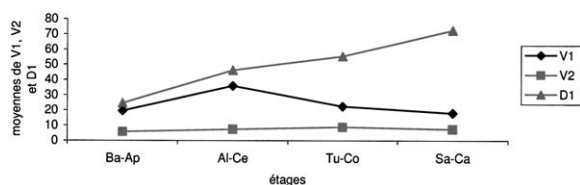


Fig. 4. Variations de V_1 , V_2 et D_1 chez les Neophylloceratidae de la bordure marine du Gondwana.

Fig. 4. Variations of V_1 , V_2 and D_1 in the Neophylloceratidae of the marine shelf of Gondwana.

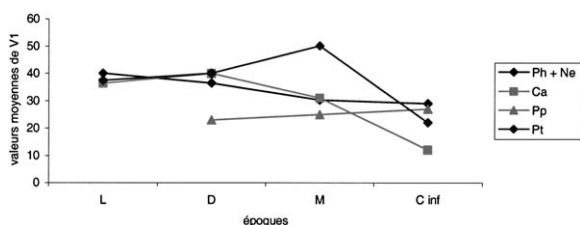


Fig. 5. Variations de V_1 chez les Phylloceratidae de la Téthys.

Fig. 5. Variations of V_1 in Phylloceratidae of the Tethys.

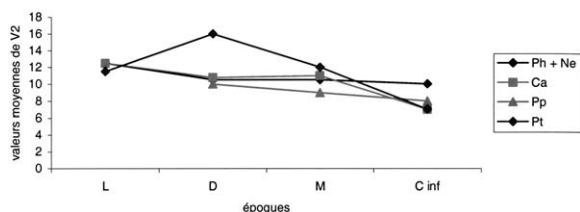


Fig. 6. Variations de V_2 chez les Phylloceratidae de la Téthys.

Fig. 6. Variations of V_2 in Phylloceratidae of the Tethys.

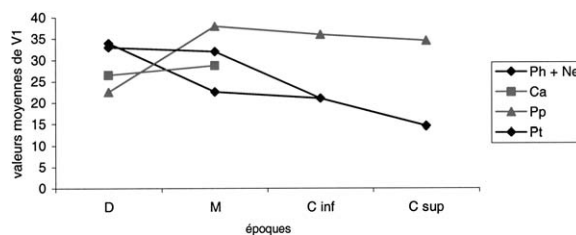


Fig. 7. Variations de V_1 chez les Phylloceratidae de la bordure marine du Gondwana.

Fig. 7. Variations of V_1 in the Phylloceratidae of the marine shelf of Gondwana.

de diverses populations de Madagascar et de France, qui n'avaient pas encore été publiés.

De tous les paramètres, V_2 est le plus significatif et celui qui rend le mieux compte de la variabilité de l'échantillon, parce que moins soumis aux aléas des récoltes. Les résultats obtenus sous forme de tableaux ne pouvaient pas être tous publiés. Une présentation plus globale a été préférée et l'on a calculé les valeurs moyennes de la variabilité par époques géologiques ou par étages. Les calculs ont tous été réalisés sur des populations d'espèces strictement récoltées dans les limites d'un étage. Le plus souvent, les taxons choisis pour la présentation des résultats ont été les sous-familles ou les genres, plus rarement l'espèce. Dans un cas, celui des Neophylloceratidae, c'est la famille qui a été choisie. Ces choix, étonnants a priori, se justifient si l'on veut suivre l'évolution de la variabilité des caractères sur une longue durée, plus longue que celle des espèces. Mais, quel que soit le choix du mode de présentation des résultats, les mesures ont toutes été effectuées sur des espèces prises séparément et en aucun cas sur un mélange d'espèces au sein du genre, de la sous-famille ou de la famille. La présente note n'est donc encore qu'une ébauche d'étude de la variabilité au cours du temps. Il faudrait étudier aussi la variabilité au cours de la vie de l'espèce. Ce qui n'était

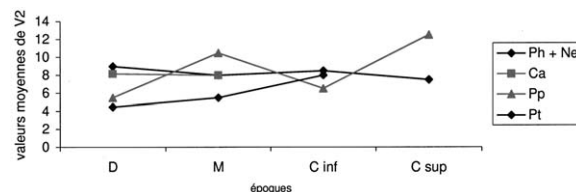


Fig. 8. Variations de V_2 chez les Phylloceratidae de la bordure marine du Gondwana.

Fig. 8. Variations of V_2 in the Phylloceratidae of the marine shelf of Gondwana.

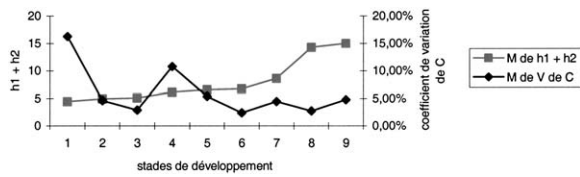


Fig. 9. Variations de $h_1 + h_2$ et du coefficient de variation de la complexité chez *T. ibex*.

Fig. 9. Variations of $h_1 + h_2$ and of the complexity variation coefficient in *T. ibex*.

pas possible dans le cadre de la présente étude, à cause de l'insuffisance des récoltes.

2.2. Variabilité de la complexité

Après avoir étudié la variabilité des variables dimensionnelles et relatives chez les Phyllocerataceae, il a paru utile d'exploiter le très grand nombre de mesures effectuées sur les lignes cloisonnaires de beaucoup d'espèces jurassiques et crétacées, dans le cadre de l'étude de la complexité telle qu'elle a été définie dans un récent mémoire [5 (p. 14)]. La méthode de mesure de la complexité de la ligne cloisonnaire nécessite la mesure de la longueur des selles S_1 et S_2 , que l'on divise par $h_1 + h_2$ (h_1 = hauteur de S_1 , h_2 = hauteur de S_2).

On peut ainsi calculer V , la variabilité de la complexité, et la variabilité de $h_1 + h_2$ à l'aide du coefficient de variation V donné plus haut, en précisant le stade de développement mesuré, en pratique $h_1 + h_2$ [5 (p. 14)]. Une première tentative pour évaluer la variabilité de la complexité du tracé des lignes cloisonnaires s'est révélée sans issue. Les mesures isolées, c'est-à-dire celles effectuées sur une seule ligne cloisonnaire par spécimen, sont inexploitable pour le calcul de la variabilité, la complexité variant trop fortement au cours de la croissance (Figs. 9 et 10). Une autre méthode a donc été préférée et seules ont été utilisées les mesures effectuées sur trois lignes cloisonnaires consécutives. Cette méthode permet de mieux appréhender la variabilité de la complexité et l'influence de la croissance sur cette variabilité. Les résultats n'ont de sens que si l'on précise, pour chaque mesure, le stade de développement (c'est-à-dire, en pratique, $h_1 + h_2$). Tous les résultats concernent le dernier tour conservé de l'ammonite, qui est le plus souvent (mais pas obligatoirement) le dernier tour du phragmocône de l'adulte. En procédant de la sorte, on minimise la variabilité qui

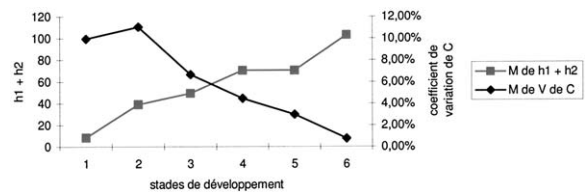


Fig. 10. Variations de $h_1 + h_2$ et du coefficient de variation de la complexité chez *P. heterophyllum*.

Fig. 10. Variations of $h_1 + h_2$ and of the complexity variation coefficient in *P. heterophyllum*.

serait trop élevée et trop fluctuante pour des valeurs de $h_1 + h_2$ trop différentes. Des mesures éloignées les unes des autres accentueraient anormalement la variabilité et la rendraient difficile à interpréter. L'étude de la variabilité de la complexité a été complétée par le calcul des coefficients de corrélation entre moyenne de la complexité et moyenne de $h_1 + h_2$, entre V de C et moyenne de $h_1 + h_2$ (Tableau 1).

3. Résultats

Les résultats les plus significatifs, pour les paramètres dimensionnels et relatifs, ont évidemment été obtenus avec les espèces les plus courantes, à nombre important d'individus ; des exemples en sont donnés dans le Tableau 1.

3.1. Famille des Juraphyllitidae

3.1.1. Genres *Tragophylloceras* (Pliensbachien) et *Juraphyllites* (Sinémurien–Toarciens inférieur)

Le résultat le plus intéressant est donné sur la Fig. 9 : chez les *Tragophylloceras*, les fluctuations de la variabilité sont irrégulières ; or, les *Tragophylloceras* sont pour la plupart issus d'une paedomorphose comme d'autres Phyllocerataceae [4 (p. 713)]. Nous verrons plus loin d'autres exemples d'influences de la paedomorphose sur la variabilité. Difficile à expliquer, cette relation est pourtant bien réelle, elle est perceptible sur la Fig. 9 (à comparer avec la Fig. 10 pour une espèce non issue d'une paedomorphose). Les calculs des corrélations (Tableau 1) montrent aussi un lien avec la paedomorphose. Ainsi, avec l'espèce *Tragophylloceras undulatum*, on constate une inversion dans les résultats des corrélations, inversion interprétée ici comme l'indice d'une forte paedomorphose (Tableau 1). En effet, la corrélation entre moyenne de C et

Tableau 1

Valeurs des corrélations entre M de $h_1 + h_2$ et V de C et entre V de C et M de $h_1 + h_2$.

Table 1

Values of the correlation between of the mean M of C and mean of $h_1 + h_2$, correlation between V of C and mean of $h_1 + h_2$

Familles, sous-familles et espèces issues ou non d'une paedomorphose	Corrélation entre M de C et M de $h_1 + h_2$	Corrélation entre V de C et M de $h_1 + h_2$
<i>Tragophylloceras ibex</i> *	+0,86	-0,39
<i>Tragophylloceras undulatum</i> *	-0,35	+0,24
Moyenne des Juraphyllitidae, issus d'une paedomorphose*	+0,47	-0,01
<i>Sowerbyceras tortisulcatum</i> *	-0,24	+0,48
Moyenne des Calliphylloceratinae jurassiques issus d'une paedomorphose*	+0,26	-0,13
<i>Phylloceras (Goretophylloceras) fortunei</i> *	+0,98	-0,41
<i>Phylloceras (Goretophylloceras) subalpinum</i> *	+0,29	-0,09
Moyenne des Phylloceratinae et Neocalliphylloceratinae crétacés issus d'une paedomorphose*	+0,52	-0,39
<i>Phylloceras heterophyllum</i>	+0,90	-0,91
Moyenne des Phylloceratinae et Calliphylloceratinae jurassiques non issus d'une paedomorphose	+0,92	-0,85
<i>Phylloceras (Hypophylloceras) tethys</i>	+0,97	-0,84
Moyenne des Phylloceratinae crétacés non issus d'une paedomorphose	+0,94	-0,49
Neophylloceratidae (<i>H. seresitensis</i>), taxons non issus d'une paedomorphose	+0,66	-0,95

* Taxons du premier groupe issus d'une paedomorphose ; autres : taxons du deuxième groupe non issus d'une paedomorphose.

$h_1 + h_2$ devient négative (alors qu'elle est positive chez les taxons non issus d'une paedomorphose) et la corrélation entre V de C et moyenne de $h_1 + h_2$ devient positive (alors qu'elle est négative chez les taxons non issus d'une paedomorphose).

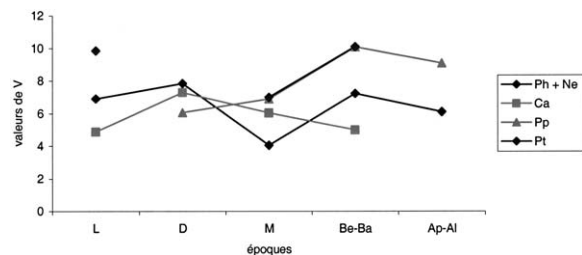
3.2. Famille des Phylloceratidae

3.2.1. Sous-familles des Phylloceratinae et des Neocalliphylloceratinae

3.2.1.1. Genres *Phylloceras* et *Phylloceras (Hypophylloceras)* (Hettangien–Cénomaniens), *Phylloceras (Goretophylloceras)* (Valanginien?–Albien) et *Salfeldiella* (Barrémien–Albien). Chez les Phylloceratinae et Neocalliphylloceratinae de la Téthys, V_1 , V_2 et D_1 décroissent régulièrement, surtout à partir du Dogger ou du Malm, jusqu'au Crétacé inférieur terminal (Figs. 1, 5 et 6). Il en est de même dans la bordure marine du Gondwana (Figs. 2, 7 et 8).

En ce qui concerne le résultat le plus significatif, la variabilité de C , on constate que celle-ci s'accroît régulièrement du Lias au Dogger, mais qu'elle décroît au Malm, avant de retrouver des valeurs plus élevées au début du Crétacé. On peut voir là un signe de renouvellement des Phylloceratidae avec l'apparition, au Tithonien, des *Phylloceras (Hypophylloceras)* qui succèdent au genre *Phylloceras (Phylloceras)* avec l'espèce *P (H) serum* (Fig. 11). La variabilité de C , dans la durée, descend à des valeurs voisines de 5% à la fin du

Crétacé inférieur, avec *Salfeldiella*. Cette diminution précède de peu la disparition totale des Phylloceratinae et des Neocalliphylloceratinae au Cénomaniens. La complexité C , dans cet ensemble, s'accroît avec le diamètre. En revanche, la variabilité de C est fortement corrélée à $h_1 + h_2$, mais négativement (avec des valeurs souvent proches de $-1,00$, Tableau 1). Toutefois, chez les *Goretophylloceras* et les *Salfeldiella*, les corrélations sont moins fortement positives et/ou moins fortement négatives. Surtout chez *P(G) subalpinum*, espèce plus récente issue de *P(G) fortunei*, on peut en déduire que la paedomorphose est à l'origine des *Goretophylloceras* et des *Salfeldiella* [5 (p. 183, fig. 413)] et qu'elle est plus marquée chez *P(G) subalpinum* (Tableau 1). Avec les *Salfeldiella*, les corrélations sont également faiblement positives ou négatives ; or, chez les *Salfeldiella*, la paedomorphose avait déjà été mise en évidence par d'autres critères [4 (p. 714)].

Fig. 11. Variations de C chez les Phylloceratidae.Fig. 11. Variations of C in Phylloceratidae.

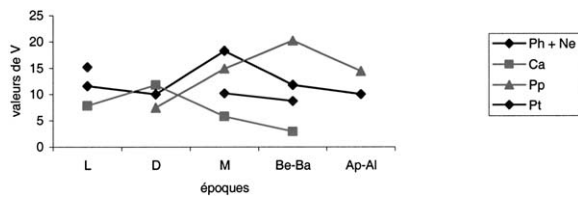


Fig. 12. Variations de $h_1 + h_2$ chez les Phylloceratidae.
Fig. 12. Variations of $h_1 + h_2$ in Phylloceratidae.

3.2.2. Sous-famille des *Phyllopachyceratinae*

3.2.2.1. *Genre Phyllopachyceras* (Bajocien–Maastrichtien). Pour au moins un paramètre, V_1 , le genre *Phyllopachyceras* se distingue des sous-familles précédentes (Fig. 5). La variabilité de V_1 croît du Dogger au Crétacé inférieur, mais la décroissance de la variabilité de V_2 , plus significative, est bien marquée (Fig. 6) ainsi que celle de D_1 (Fig. 1).

On constate une sensible croissance de la variabilité de C du Dogger à la base du Crétacé inférieur, ensuite cette variabilité décroît régulièrement jusqu'à la limite supérieure du Crétacé inférieur (Fig. 11). Une variation identique a été mise en évidence pour la variabilité du paramètre $h_1 + h_2$ (Fig. 12). Le manque de matériel n'a pas permis d'effectuer des mesures au Crétacé supérieur. Quand les mesures sont possibles, on retrouve la corrélation habituelle fortement positive entre moyenne de C et $h_1 + h_2$ et une forte corrélation négative entre variabilité de C et $h_1 + h_2$. Il n'y a donc aucun indice de paedomorphose dans ces résultats. Il est probable, mais non certain, que la variabilité de C a dû décroître au Crétacé supérieur. Remarquons toutefois que la décroissance de la variabilité de C et $h_1 + h_2$ débute plus tardivement que chez la plupart des autres Phylloceratidae (Figs. 11 et 12), et *Phyllopachyceras* est le seul Phylloceratidae à avoir atteint le Crétacé supérieur.

3.2.3. Sous-famille des *Calliphylloceratinae*

3.2.3.1. *Genres Calliphylloceras* (Hettangien–Berriasien), *Holcophylloceras* (Pliensbachien–Valanginien) et *Sowerbyceras* (Bathonien–Valanginien). On retrouve, dans la Téthys, la décroissance de la variabilité de V_1 et V_2 chez *Calliphylloceras* (Figs. 5 et 6). D_1 décroît également (Fig. 1). La variabilité de C s'accroît légèrement du Lias au Dogger (Fig. 11) et décroît

ensuite jusqu'au Berriasien–Valanginien. Ces résultats sont en parfait accord avec l'allure de la variabilité de $h_1 + h_2$ (Fig. 12).

Sowerbyceras est le genre jurassique le plus fortement marqué par la paedomorphose. Le Tableau 1 donne, pour *S. tortisulcatum*, des corrélations inversées, comme chez les *Tragophylloceras* les plus marqués par la paedomorphose (voir précédemment).

3.2.4. Sous-famille des *Ptychophylloceratinae*

3.2.4.1. *Genre Ptychophylloceras* (Toarcien–Aptien supérieur–Cénomaniens inférieur ?). Dans la Téthys, la variabilité de V_1 croît jusqu'au Malm, celle de V_2 croît jusqu'au Dogger, ensuite toutes les variabilités décroissent fortement du Malm au Crétacé (Figs. 1, 5 et 6). Dans la bordure marine du Gondwana, la variabilité de V_1 et de D_1 décroît du Dogger au Crétacé inférieur. Curieusement, celle de V_2 s'accroît (Figs. 2, 7 et 8), ce qui signifie peut-être que le genre avait trouvé des conditions de vie favorables hors de la Téthys...

En ce qui concerne la variabilité de C (Fig. 11), les données pour le genre *Ptychophylloceras* et les deux sous-genres *Tatrophylloceras* et *Semisulcatoceras* sont très fragmentaires, aucune mesure n'a pu être effectuée au Dogger. La variabilité de C semble décroître du Lias au Malm et s'accroître ensuite jusqu'au Crétacé inférieur. Peut-être est-ce là la conséquence de l'apparition du sous-genre *Semisulcatoceras* au Malm ? Cela reste à confirmer. La forte positivité de la corrélation entre moyennes de C et $h_1 + h_2$ est l'indice que le genre n'est pas issu d'une paedomorphose, ou alors que celle-ci est très discrète, des indices de paedomorphose existant sur la ligne cloisonnaire et la coquille de ce genre [4 (p. 714), 5 (p. 181)].

3.3. Famille des *Neophylloceratidae*

3.3.1. Sous-famille des *Hyporbulitinae*

3.3.1.1. *Genre Hyporbulites* (Hauterivien–Campanien inférieur). Dans la Téthys et la bordure marine du Gondwana, les variabilités de V_1 , V_2 et les valeurs de D_1 s'accroissent ou restent pratiquement stables, sauf pour V_1 dans la bordure marine du Gondwana, mais ce résultat est moins significatif que pour V_2 (Figs. 3 et 4). Il semble que la variabilité de C diminue de l'Aptien-Albien au Campanien inférieur, c'est-à-dire jusqu'à la disparition du genre. Toutefois, on ne sait rien sur la

variabilité de C de l'Hauterivien à l'Aptien. Les corrélations sont du même ordre que celles des Phylloceratidae non issus d'une paedomorphose (Tableau 1).

3.3.2. Sous-famille des *Neophylloceratinae*

3.3.2.1. *Genres Neophylloceras (Campanien–Maastrichtien) et Epiphyloceras (Campanien–Maastrichtien)*. Aucune donnée précise n'a pu être collectée sur ces genres, si ce n'est que les valeurs de C sont nettement plus élevées que chez les Phylloceratidae, à l'exception notable des *Zetoceras* au Lias [5 (p. 178)].

4. Conclusions

La variabilité des différentes variables étudiées fluctue au cours du temps. Bien que les résultats soient partiels, il semble que, pour chaque genre, la variabilité globale ait été assez faible avec les premiers taxons du genre. Ultérieurement, cette variabilité s'accroît, puis diminue plus ou moins rapidement, jusqu'à l'extinction du genre, la courbe la plus typique étant en forme de lambda (Λ) ouvert. Quand la branche montante du Λ est absente, on peut légitimement penser que les mesures des variabilités ont été effectuées loin de l'origine du groupe. La décroissance de la variabilité débute longtemps avant l'extinction des taxons, ceci pouvant se mettre en parallèle avec l'extinction progressive des Phyllocerataceae [5 (p. 166, fig. 396)].

Si, le plus souvent, aucune différence n'apparaît entre les Phylloceratidae téthysiens et gondwaniens dans l'allure des courbes de la variabilité, la variabilité est généralement inférieure chez les taxons gondwaniens par rapport aux taxons téthysiens (Figs. 1, 2, 5–8) ; un tri a donc pu intervenir entre la Téthys et la bordure marine du Gondwana, qui aurait éliminé les formes extrêmes (?), d'où la variabilité plus faible des faunes gondwaniennes, si l'on admet que l'aire d'origine des Phyllocerataceae est la Téthys [5 (p. 176)].

Chez les Phylloceratidae, le diamètre moyen D_1 (Figs. 1 et 2) diminue régulièrement, aussi bien dans la Téthys que dans la bordure marine du Gondwana, alors que D_1 s'accroît chez les Neophylloceratidae, aussi bien dans la Téthys que dans la bordure marine du Gondwana (Figs. 3 et 4). Une remarque similaire peut-être faite à propos des variabilités V_1 et V_2 , qui tendent à décroître chez les Phylloceratidae et à croître jusqu'au Crétacé supérieur chez les Neophyllocerati-

dae. Ces résultats soulignent l'originalité des Neophylloceratidae par rapport aux Phylloceratidae.

La complexité s'accroît régulièrement au cours de la croissance, mais cette croissance ralentit [5 (p. 43, fig. 73, par exemple)], un peu avant la mort de l'animal (ou lorsque l'état adulte est atteint) ; cette observation s'applique d'ailleurs aussi à toutes les autres ammonites. En revanche, les faits concernant la variabilité de C sont plus complexes. La variabilité de C a été plus grande avec des fluctuations, indices de perturbations dans le développement (?), surtout perceptibles chez les Juraphyllitidae (Fig. 9) et les taxons des Phylloceratidae, chez lesquels ont été mises en évidence des altérations de la croissance. Il existe donc deux groupes chez les Phyllocerataceae. Un premier groupe se caractérise par une variation de la complexité assez irrégulière (Fig. 9). Chez l'autre groupe (Fig. 10), la variation de la complexité diminue régulièrement. Les deux groupes se distinguent par des valeurs particulières des deux corrélations étudiées (Tableau 1). Les deux groupes sont issus ou non d'une paedomorphose.

Une expression particulière de la variabilité est le dimorphisme. Ainsi, il existe, chez les Phyllocerataceae, deux types de section, interprétés d'abord comme un « dimorphisme », les formes les plus épaisses ayant une section ovale, les formes les plus minces ayant une section elliptique [3 (Ch. III, p. 28)]. En réalité, il existe des intermédiaires entre les deux types de section, qui sont désormais interprétés comme les termes extrêmes de la variabilité des sections. Il ne s'agit pas d'un véritable dimorphisme, mais d'une simple modalité de la variabilité de la section du tour. On a souvent donné des noms spécifiques différents aux formes à section extrême, par exemple *P. hebertinum* et *P. frondosum* au Domérien [2 (p. 91)].

La plupart des résultats obtenus s'inscrivent dans un schéma darwinien classique, les groupes dont la variabilité avait tendance à décroître ayant disparu plus vite que les groupes dont la variabilité restait élevée. Un autre fait intéressant mérite d'être souligné : la famille des Neophylloceratidae, surtout, et la sous-famille des Phyllopachyceratinae, qui atteignirent le Crétacé terminal, présentaient encore une forte variabilité au moment de leur extinction. Les Neophylloceratidae ont donc un comportement très différent de la plupart des Phylloceratidae, puisqu'ils ont disparu alors que leur variabilité était encore grande. L'événement « catastrophique » de la limite CT pourrait être la cause de leur

disparition, et non un affaiblissement de leur variabilité. Enfin, les taxons issus d'une paedomorphose ont une durée de vie plus brève que les autres. Le Tableau 2 [4 (p. 715, Tableau 2)]. Le Tableau 2 en donne un exemple : *Tragophylloceras ibex* et *Salfeldiella guettardi* eurent une durée de vie relativement courte et ces espèces sont issues d'une paedomorphose.

Voir références plus complètes in Joly [4, 5].

Références

- [1] C. Darwin, L'origine des espèces (1859), Traduction de Daniel Becquemont, Flammarion, 1992 604 p.
- [2] B. Geczy, C. Meister, Les ammonites du Domérien de la montagne du Bakony (Hongrie), Rev. Paléobiol. 17 (1998) 69–161.
- [3] B. Joly, Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Généralités sur quelques Phylloceratidae et quelques Juraphyllitidae, Doc. Lab. Géol. Fac. Sci., Lyon (n° 67) (1977) 471 p, 70 pl., 147 fig., 91 tabl.
- [4] B. Joly, Altérations de la croissance chez les Phyllocerataceae Zittel, 1884, conséquence sur la classification. Apports de l'étude des Phyllocerataceae aux modalités de l'évolution, C. R. Acad. Sci. Paris Ser. IIA 330 (2000) 708–716.
- [5] B. Joly, Les Juraphyllitidae, Phylloceratidae, Neophylloceratidae (Phyllocerataceae, Phylloceratina, Ammonoidea) de France au Jurassique et au Crétacé, Mém, Spéc. Geobios 23, Mém. Soc. Géol. France 174 (2000) 1–204 (39 pl., 415 fig., 16 tabl. en annexe).