BULLETIN OF THE POLISH ACADEMY OF SCIENCES EARTH SCIENCES Vol. 42, No. 3, 1994

PALAEONTOLOGY

51

# *Mirosphinctes* Schindewolf et *Euaspidoceras* Spath du Niveau Vert de Zalas [Pologne] (Oxfordien Inférieur, Zone à Cordatum): Dimorphes Sexuels?

par

## Alain BONNOT, Pascal NEIGE, Radosław TARKOWSKI et Didier MARCHAND

Présenté par R. NEY, le 20 avril 1994

**Summary.** A rich ammonite fauna from Lower Oxfordian (Cordatum zone, lower part of Cordatum subzone) was collected at Zalas (Poland). This fauna yields numerous specimens of *Euaspidoceras* Spath et *Mirosphinctes* Schindewolf genus. Comparative analysis shows a lot of similarities in the inner whorls (morphology, ribbing, suture). From these datas, they are considered in this paper as macroconch (*Euaspidoceras*) and microconch (*Mirosphinctes*) from a single palaeobiospecies. Compared ontogenesis with an heterochronic point of view, using the age, the size and the shape, shows that the microconch is dwarf and progenetic.

**1. Introduction.** Le niveau vert de Zalas correspond à deux lentilles de calcaire argileux verdâtre, mises en évidence par l'un d'entre nous [42]. L'âge exact de ce niveau a été récemment précisé par l'étude de la faune ammonitique: base de la sous-zone à Cordatum (Oxfordien inférieur, zone à Cordatum) [27].

Parmi la faune ammonitique (680 individus récoltés), les genres *Euaspido*ceras Spath et *Mirosphinctes* Schindewolf sont présents alors que ce dernier genre, qui apparaît dans la zone à Lamberti (Callovien supérieur), est le plus souvent rare en Europe au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. La bonne conservation des spécimens a permis pour la première fois une étude

Key words: Lower Oxfordian, Poland, ammonites, Euaspidoceratinae, sexual dimorphism.

morphologique (qualitative et quantitative) et ontogénétique (courbes de croissance) détaillée.

Si le genre *Euaspidoceras* est considéré par tous les auteurs comme appartenant aux Aspidoceratidae, la position systématique du genre *Mirosphinctes* est controversée (Perisphinctidae ou Aspidoceratidae). Les recherches en cours, effectuées par l'un d'entre nous (A. Bonnot) sur la famille des Aspidoceratidae, permettent d'envisager, à partir du matériel polonais, l'hypothèse du dimorphisme sexuel pour le couple *Euaspidoceras-Mirosphinctes*.

### 2. Historique des genres Mirosphinctes et Euaspidoceras

### 2.1. Définition des genres

(1) *Mirosphinctes* Schindewolf 1926. En 1926, Schindewolf [36] avait choisi, dans son travail de synthèse sur la systématique des "Perisphincten", *Perisphinctes mirus* Bukowski 1887 comme lectotype du genre *Grossouvria*. Or, en 1920, Buckman [6] avait déjà choisi *P. subtilis* Neumayr 1871 comme type du genre. C'est pour cette raison que Schindewolf propose en 1926 l'espèce *mirus* Bukowski [7] comme type de son nouveau genre *Mirosphinctes* pour lequel il donne la définition suivante:

- ligne de suture peu découpée; lobe suspensif peu développé, constamment plus court que le lobe latéral; lobe accessoire (U2) peu ou pas incliné,

- côtes rétroverses, bifurquées, dessinant sur le ventre une concavité vers l'avant,

- côtes non interrompues sur le ventre.

Il range ce genre dans la sous-famille des *Perisphinctinae*, créée la même année.

(2) *E u a s p i d o c e r a s* S p a t h 1930. Spath a justifié, dans une note infrapaginale [in 40, vol. 4, p. 326], la création du genre *Euaspidoceras*: "Le génotype d'*Aspidoceras* est *A. rogoznicense* Zeuschner [in 46, p. 58], et un nouveau nom devient nécessaire pour le groupe d'*Amm. perarmatus* Sowerby [in 39, p. 72, pl. 352]".

C'est seulement l'année suivante qu'il discutera [in 40, vol. 5, p. 588 et suivantes] de l'espèce-type du genre en même temps qu'il créera la sous-famille des *Euaspidoceratinae*.

Les genres *Mirosphinctes* et *Euaspidoceras* sont donc rangés, à leur création, dans deux familles différentes.

#### 2.2. Evolution de la position systématique du genre Mirosphinctes

(1) Mirosphinctes est un Perisphinctidae. En 1930 [vol. IV], Spath [40] propose de mettre Mirosphinctes Schindewolf 1926 en synonymie de Klematosphinctes Buckman 1920. Le genre renferme pour lui les

182

espèces suivantes: K. aff. hiemeri (Oppel), K. mirandus (de Loriol), K. perisphinctoides (Sintzov).

En 1957, Arkell et alii. [3] définissent le genre *Mirosphinctes* (espèce-type: *Perisphinctes mirus* Bukowski 1887) de la façon suivante: "Formes miniatures avec côtes secondaires rétroverses, nombreux noeuds paraboliques dans les tours internes; péristome avec bourrelet et apophyses".

Ils définissent parallèlement le genre *Klematosphinctes* de la façon suivante: "*Klematosphinctes* Buckman 1922 (*Am. vernoni* Young et Bird 1828): descendant miniature de *Grossouvria* à côtes divisées et longues apophyses droites et étroites". Ces deux genres, d'âge Oxfordien inférieur, pourraient n'être, d'après ces auteurs, que des sous-genres de *Grossouvria*.

Pour Enay [16], il n'y a aucune raison de séparer *M. mirus* Bukowski 1887 de *M. frickensis* Moesch 1867. Cette dernière espèce devient donc le type du genre. Pour lui, le genre *Mirosphinctes* doit être nettement séparé des autres genres de Perisphinctidae car il représenterait le dernier *Pseudoperisphinctinae*. Par contre, il considère *Mirosphinctes* comme l'ancêtre du genre *Epipeltoceras* d'âge l'Oxfordien supérieur.

Bourseau [4] reprend l'argumentation d'Enay [16] et donne comme espècetype *Ammonites frickensis* Moesch. Il cite *Mirosphinctes aff. frickensis* dans l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) des Terres Noires de Beauvoisin (Baronnies, Drôme).

Pour Donovan et alii. [14] il existe dans l'Oxfordien "un rameau latéral bien défini démarrant probablement avec *Klematosphinctes* Buckman (un microconque typiquement 'Grossouvria') dans la partie supérieure de la zone à Mariae et se continuant à travers *Mirosphinctes* de l'Oxfordien moyen jusqu'à *Epipeltoceras*". Le dimorphisme de cette lignée n'est pas clairement défini car "toutes les formes connues de la zone à Bimammatum s'avèrent être des microconques". Pour ces auteurs, le genre *Mirosphinctes* est seulement d'âge Oxfordien moyen et appartient à leur nouvelle sous-famille, celle des *Epipeltoceratinae* [14]. Ils prolongent donc, en l'amplifiant, le point de vue d'Enay [16].

Pour Gygi et Hillebrandt [19], l'espèce-type doit rester *Perisphinctes mirus* Bukowski, accepté en 1957 par Arkell *et alii*. [3]. Ils proposent la diagnose suivante: "Mince, avec côtes concaves, côtes secondaires le plus souvent rétroverses, avec noeuds paraboliques à la fin du phragmocône. La fin de la loge d'habitation est marquée par une profonde constriction. Le péristome est muni d'apophyses. Apparaît à l'Oxfordien moyen". Cette diagnose est donc très proche de celle d'Arkell *et alii*. [3].

Pour tous ces auteurs, *Mirosphinctes* est donc un *Perisphinctidae*, le genre étant placé par certains d'entre eux dans la sous-famille des *Epipeltoceratinae*.

(2) *Mirosphinctes* est un *Perisphinctidae*. Dès 1887, Bukowski [7] note la similitude de l'ornementation des tours internes de sa nouvelle espèce (*Perisphinctes mirus*) avec celle des "Perarmatum". En 1893, Choffat [in 10, p. 61] écrit: "Je ferai encore remarquer que les jeunes de *Perisphinctes bukowskii*, (espèce actuellement placée dans le genre *Mirosphinctes*) sont parfois forts difficiles à distinguer de ceux d'*Aspidoceras perarmatum* (Sowerby).

En 1931 (vol. 5, p. 588), Spath note à son tour: "… on peut voir combien le jeune auriculé de *Klematosphinctes* [synonyme de *Mirosphinctes*] peut être indistinguable d'un *Euaspidoceras* immature contemporain …"

En 1932, Maire [24] signale chez *Perisphinctes kobyi* de Loriol la présence de noeuds paraboliques sur la partie cloisonnée et une ligne suturale non décurrente dans sa partie ombilicale. Par ces caractères, il propose de placer cette espèce dans le genre *Aspidoceras* et plus précisément dans le groupe d'*Aspidoceras ovale* Neumann. Pour Haas [20], les caractères distinctifs du genre peuvent être déduits de la description et des illustrations du *Perisphinctes mirus* de Bukowski [in 7, p. 151, pl. 28, fig. 8, 9, l'individu de la fig. 8 étant un lectotype]. L'abondance du matériel de Syrie (plusieurs centaines d'individus rapportés au genre) offre l'opportunité de mettre en évidence les caractères qui permettent de distinguer *Mirosphinctes* des autres Perisphinctidae et particulièrement des genres *Properisphinctes* et *Perisphinctes* s. l. contemporains:

- la rareté des constrictions, si l'on excepte le bourrelet qui précède l'ouverture,

- les côtes rétroverses, excepté dans les stades les plus jeunes, le tracé particulier des côtes chez l'adulte et la fréquente intercalation de l à 6 côtes secondaires entre les côtes primaires,

- des particularités de la ligne de suture, comme le développement de la première selle latérale, qui devient très large et symétriquement bifide, et surtout l'absence de lobe suspensif.

Pour Haas [20], par la ligne de suture et l'ornementation, il est clair que *Mirosphinctes* est intermédiaire entre les Perisphinctidae et certains *Aspidoce-ras*, comme ceux du groupe d'*Euaspidoceras perisphinctoides* de Loriol: lignes de suture difficilement distinguables à taille égale, jeunes indistinguables, si on excepte certaines particularités de la section. L'enroulement et l'ornementation ne permettent de les séparer qu'à maturité (espèces décrites par Haas: *M. sy-riacus* Noetling, *M. regularis* Noetling, *M. kobyi* de Loriol).

Pour Enay [17], *Mirosphinctes* est incontestablement microconque, mais le dimorphe macroconque n'est pas évident, même si "quelques faits peuvent être réunis pour un dimorphisme avec *Euaspidoceras* l. s.", en particulier similitude des tours internes.

Ces auteurs mettent donc l'accent sur la similitude des tours internes de *Mirosphinctes* et *d'Euaspidoceras* (ornementation, ligne de suture) sans nier les différences qui concernent les tours externes. On peut considérer que certaines de leurs observations vont dans le sens du dimorphisme sexuel. Il est clair que c'est également la position de Mangold qui écrit en 1970 [26, p. 166]: "... alors que Miller [30] classe *Grossouvria variabilis* dans le genre *Mirosphinctes* Schindewolf, dimorphe microconque de certains *Aspidoceras*".

(3) *Mirosphinctes* est un Aspidoceratidae. En 1968, Miller [30] a effectué un important travail de synthèse sur la sous-famille des Euaspidoceratinae. Pour lui, *Mirosphinctes*, par l'ontogenèse de l'ornementation, est un sous-genre du genre *Clambites* (tout comme *Euaspidoceras*). La diagnose donnée est la suivante:

"Coquille de petite taille. Phragmocône avec côtes paraboliques et côtes fines, simples ou divisées. Développement de faibles tubercules paraboliques marginaux. Changement ornemental accusé sur la loge avec seulement des côtes simples et divisées comme dans les stades juvéniles. Ouverture avec une constriction et une paire d'apophyses. Section un peu plus large que haute sur la phragmocône, faiblement quadrangulaire au niveau des côtes paraboliques. Sur la loge, section ovale, un peu plus haute que large".

Toujours pour Miller, les individus de *Mirosphinctes* se distinguent sans ambiguité par leurs caractères ornementaux de tous les autres genres ou sousgenres d'Euaspidoceratinae bien qu'en l'absence de la loge et de la fin du phragmocône adulte, *Mirosphinctes* se distingue difficilement des tours internes de nombreuses autres formes d'Euaspidoceratinae.

Miller [30] est donc le seul auteur à placer clairement le genre Mirosphinctes dans la famille des Aspidoceratidae.

2.3. Evolution de la compréhension du genre Euaspidoceras. Rappelons que Spath a simplement discuté l'espèce type, Euaspidoceras perarmatum (Sowerby) sans donner de diagnose de son nouveau genre. En 1940, Arkell [2] estime que les sous-familles en vigueur chez les Aspidoceratidae ne sont pas nécessaires; Euaspidoceras est donc pour lui un sous-genre du genre Aspidoceras.

Jeannet [21] donne pour la première fois une diagnose, rudimentaire, du genre *Euaspidoceras*: "Ornementation à deux rangées de tubercules, section quadrangulaire ou presque hexagonale". Il crée par ailleurs le sous-genre Arcaspidoceras pour les Euaspidoceras possédant des tubercules ombilicaux falciformes (espèce-type: Arcaspidoceras frickense Jeannet).

En 1957, Arkell *et alii*. [3] complètent la diagnose et la synonymie du genre de la façon suivante:

*Euaspidoceras* Spath 1931 (*Ammonites perarmatus* Sowerby 1822) [inclus *Neaspidoceras* Spath 1931 et *Arcaspidoceras* Jeannet 1951]: "Formes évolutes, fortement costulées, deux rangées de tubercules avec tubercules internes souvent falciformes dans les stades jeunes; section typiquement quadrangulaire, mais allant de déprimée (*E. babeanum* d'Orbigny) à comprimée (*Neaspidoceras lusitanicum* Choffat) – Callovien supérieur à Oxfordien supérieur". Callomon [8] note que le dimorphisme sexuel n'est pas bien connu chez les Euaspidoceratinae et estime que les dimorphes doivent être tous deux recherchés dans les formes tuberculées. Il observe aussi la similitude des tours internes d'*Euaspidoceras* et de *Grossouvria*, mais ne peut envisager de parenté directe entre eux par l'intermédiaire de *Mirosphinctes* puisque c'est pour lui un genre oxfordien et que les premiers *Euaspidoceras* de la zone à Lamberti sont déjà bituberculés.

En 1968, Miller [30] est le premier à insister sur l'ornementation parabolique des formes les plus anciennes et *Euaspidoceras* devient, au même titre que *Mirosphinctes*, un sous-genre du genre *Clambites*. La diagnose donnée est la suivante:

"Coquille petite à géante. Tours externes, ou au moins derniers tours, ornés de tubercules marginaux et de tubercules ombilicaux de force égale, soit encore exclusivement paraboliques chez les formes les plus anciennes, soit épineux. Les formes anciennes ne développent qu'exceptionnellement une cloison dans les tubercules épineux, cloison pouvant se situer à différentes hauteurs. La section des derniers tours est la plupart du temps large, plus ou moins carrée, ou trapézoïdale chez quelques formes et exceptionnellement trapézoïdale inversée".

En 1991, Gygi et Hillebrandt [19] donnent une diagnose rudimentaire qui ne fait aucune allusion à l'ornementation parabolique, mais notent cependant l'existence de tubercules creux.

Par ailleurs, de nombreux auteurs notent l'absence chez les Euaspidoceratinae de formes à apophyses, ce qui revient à dire que le dimorphisme sexuel n'existe pas dans cette sous-famille, contrairement à ce que l'on connaît chez les Peltoceratinae [48, 49], ou qu'elle ne renferme que des formes macroconques.

Conclusion. A l'exception de Mangold [26] et à un moindre degré d'Enay [17], les auteurs n'ont donc jamais associé clairement *Mirosphinctes* et *Euaspidoceras* dans un même couple dimorphe et le dimorphisme n'a été alors que suggéré. Dans le travail de synthèse le plus récent [14] les deux genres sont même totalement dissociés.

### 3. Les Euaspidoceratinae du niveau vert de Zalas

**3.1.** Présentation du gisement. Approche du problème du dimorphisme. Dans la carrière de Zalas, il existait [41, 42] deux lentilles de calcaire argileux, à patine verte et à grains de glauconie, situées entre les marnes et les calcaires argileux rouges à jaunâtres de la sous-zone à Bukowski (Oxfordien inférieur, zone à Cordatum) et les marnes et calcaires gris à spongiaires datés du sommet de la sous-zone à Cordatum (Oxfordien inférieur, zone à Cordatum).

La faune du "niveau vert" est abondante et bien conservée, ammonites et bélemnites représentant 85% de la macrofaune. La présence d'assez nombreux Cardioceratinae a permis de montrer que cette faune n'était pas ou peu

186

condensée (faune concentrée) [27] et que le dépôt s'était effectué pendant une période relativement courte qui correspond à la base de la sous-zone à Cordatum, niveau très rarement fossilifère en Europe Occidentale.

Cette faune (n = 680) est riche en Aspidoceratidae (genre Euaspidoceras: n = 27 et genre Mirosphinctes: n = 53). Pour la première fois en Europe occidentale, on dispose donc d'une faune abondante, bien conservée et contemporaine, permettant de comprendre les rapports qui existent entre les genres Euaspidoceras et Mirosphinctes. Dans les populations d'âge Callovien supérieur-Oxfordien inférieur que nous étudions actuellement, Mirosphinctes et Euaspidoceras sont les deux seuls groupes dont le dimorphisme sexuel n'est pas explicitement reconnu. Or, la similitude de leurs tours internes rend délicate, voire impossible, l'attribution des individus de petite taille à l'un ou à l'autre des genres. Cette observation, habituelle chez les couples macroconque-microconque, permet d'envisager l'hypothèse du dimorphisme sexuel.

Dans un première étape, nous avons testé l'homogénéité de chaque groupe grâce à l'étude des stades ontogénétiques et à la biométrie. Puis nous avons comparé les deux groupes et cherché à savoir s'ils pouvaient prétendre au statut de dimorphes sexuels. Enfin, nous avons analysé leurs points communs et différences en termes d'hétérochronie du développement à l'aide des courbes de croissance.

## 3.2. Le genre Mirosphinctes

(1) Morphologie-Ontogenèse. Le genre *Mirosphinctes* est représenté à Zalas par 53 individus, dont 33 adultes. L'état adulte se reconnaît par:

- le resserrement des cloisons, visible lorsque le phragmocône est complet,

- la présence d'une constriction et d'un bourrelet péristomial, visibles lorsque la loge d'habitation est complète (14 individus),

- la présence d'apophyses (3 individus).

Le diamètre adulte varie de 23 à 39 mm. La longueur de la loge d'habitation varie de 1/2 à 5/8 de tour (ce qui serait très court pour un *Perisphinctidae*).

Il est possible de définir, à partir de tous les individus étudiés, une ontogenèse moyenne (fig. 1a, b, c):

- stade 1 : coquille lisse,

- stade 2 : apparition d'une ornementation constituée de côtes primaires fines, serrées, proverses, d'abord simples puis divisées, le point de bifurcation se situant vers la moitié du flanc ou un peu au-dessus. Toutes les 3 à 5 côtes, on observe une côte parabolique nettement plus forte et plus flexueuse,

- stade 3 : évolution de la partie latéro-ventrale de la côte en noeud parabolique,

- stade 4 : caractéristique de la fin du phragmocône et de la loge adulte, avec côtes primaires fortes, rétroverses ou convexes, et côtes secondaires pas-



Fig. 1. Mirosphinctes cf. mirus Bukowski (Zalas, z/Cordatum, sz/Cordatum): stades ornementaux successifs

a - individu Z/Z/109 (D = 3 mm). b - individu Z/C/126 (D = 15 mm). c - individu Z/A/117 (D = 21 mm)

sant sur le ventre. Aucune formation parabolique n'a été observée sur les loges d'habitation adultes.

Tout au long de l'ontogenèse, la section reste globalement ovale, avec flancs et ventre convexes, rebords ombilical et latéro-ventral peu marqués et arrondis.

La variabilité individuelle porte essentiellement sur la force, la densité et le tracé des côtes. Dès le stade 2, elles sont plus ou moins visibles, les côtes paraboliques étant plus ou moins flexueuses. Les noeuds paraboliques sont de force variable, mais ne deviennent jamais épineux. Sur la loge d'habitation adulte, les côtes primaires sont plus ou moins fortes, plus ou moins convexes et les secondaires plus ou moins marquées sur le ventre. De ce fait, la popula-

# PLANCHE 1

na à Cordatur

Fig. 1a, b. <i>Mirosphincles</i> ci. <i>mirus</i> (Bukowski) (iii). Zone a Cordatum, sous-zone a Cordatum.
Zalas, individu Z/C/109. Collection
Fig. 2a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski) (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/147. Collection
Fig. 3a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski) (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/139. Collection
Fig. 4a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski) (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/135. Collection
Fig. 5a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/A/143. Collection
Fig. 6a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski) (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/148. Collection
Fig. 7a, b. Mirosphinctes cf. mirus (Bukowski) (m). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/146. Collection
Fig. 8a, b. Euaspidoceras cf. douvillei (Collot) (M). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/A/72. Collection
Fig. 9a, b. Euaspidoceras cf. douvillei (Collot) (M). Zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.
Zalas, individu Z/C/74. Collection
m - microconque, M - macroconque, - > derniere suture.
Tous les individus ont été photographiés grandeur nature par Mr Alain Godon, Centre des Sciences de la Terre. Dijon
Les ammonites sont conservés à la Faculté de Géologie. Géophisique et Protection de l'Environnment de l'Academie

des Mines et de Métallurgie à Cracovie











Fig. 2. *Mirosphinctes* cf. *mirus* Bukowski (Zalas, z/Cordatum, sz/Cordatum). Détail des sutures montrant l'absence de lobe suspensif (2a et b) et la simplification de la dernière suture (c) a - individu Z/A/102 (D = 16 mm), b - individu Z/C/101 (D = 17 mm), C - individu Z/C/101 (D = 19.5 mm)

tion semble hétérogène, bien que toutes les formes intermédiaires existent. Un seul individu (Z/C/112) se démarque de ce schéma moyen par sa petite taille adulte, sa faible épaisseur, la fréquence des côtes paraboliques sur le phragmocône, mais sans apparition de véritables noeuds. Il est probable que cette ornementation originale est due tout simplement à sa petite taille.

La suture est simple, peu découpée et non décurrente. Elle montre vers 16-18 mm, (fig. 2a et b):

- un lobe ventral (LV) assez long et bifide,

- une première selle latérale (S1) très large avec un petit lobe accessoire,

- un lobe latéral (LL) plus ou moins nettement trifide et toujours moins long que le lobe ventral,

- une seconde selle latérale (S2) moins large que S1, elle aussi avec un petit lobe accessoire,

- un lobe suspensif (U2) très court et non redressé.

Cette suture est fondamentalement différente de celle, nettement décurrente, des Perisphinctidae contemporains. La dernière cloison du phragmocône adulte, tout en étant construite sur le même modèle, est nettement simplifiée (fig. 2c).

(2) B i o m ét r i e. Nous avons effectué deux mesures orthogonales par individu. L'analyse bivariée (fig. 3) montre que la croissance de l'ombilic, de la hauteur et de l'épaisseur sont isométriques mais avec une même rupture de pente. Au-delà d'un diamètre de l'ordre de 25–27 mm, la croissance de l'ombilic augmente alors que celles de la hauteur et de l'épaisseur diminuent. Chez certains individus, on observe même une diminution de l'épaisseur et de la hau-



Fig. 3. *Mirosphinctes* cf. *mirus* Bukowski: nuages de points et histogrammes Dimensions en mn. D – diamètre, O – ombilic, H – hauteur, E – épaisseur, Effectif N = 53, r – coefficient de corrélation. V – coefficient de variation

teur absolues avant l'ouverture (ex: Z/A/147). Dans tous les cas, les coefficients de corrélation sont élevés. Les histogrammes sont normaux, peu ou pas asymétriques, avec des coefficients de variation moyens (respectivement 6,3; 6,2; 8,1).

La fig. 4 montre les trajectoires ontogénétiques de deux individus adultes représentatifs de la population. L'un est complet (Z/C/148) (pl. I), l'autre presque complet (Z/C/141). Les trajectoires sont proches, les principales différences concernant l'ombilic plus ouvert et le ralentissement plus important de la croissance sur la loge d'habitation de l'individu Z/C/148.

190



Fig. 4. *Mirosphinctes* cf. *mirus* Bukowski. Trajectoire ontogénétique de deux individus adultes a. c - mesures absolues: b. d - mesures relatives: D - diamètre, O - ombilic. H - hauteur. E - épaisseur. S - derniere cloison

La biométrie, pas plus que l'étude de l'ornementation ou des trajectoires ontogénétiques, ne permet de mettre en évidence une hétérogénéité au sein de la population. Tous les individus du niveau vert de Zalas peuvent donc être considérés comme appartenant à une seule et même espèce paléobiologique.

(3) Attribution systématique. Elle est délicate car:

- le nombre "d'espèces" figurées est faible (une quinzaine au total) et correspondent pour la plupart à des espèces typologiques, si l'on excepte certaines espèces décrites à Cuba par Myczyński [32].

- les caractères spécifiques sont difficiles à mettre en évidence,

- les niveaux stratigraphiques et l'extension verticale donnés par les auteurs sont souvent imprécis voire fantaisistes, certaines espèces étant citées à la fois de l'Oxfordien inférieur et de l'Oxfordien supérieur.

L'espèce de Zalas est indéniablement proche de Mirosphinctes mirus Buko-

wski 1887 par les caractères ornementaux du phragmocône, de la loge et par la taille adulte. Mais le niveau stratigraphique est différent puisque cette espèce provient vraisemblablement de la sous-zone à Bukowski. Dans le cadre de cette étude, nous opterons donc pour la dénomination suivante: *Mirosphinctes* cf. *mirus* Bukowski.

Une position plus précise sera prise lorsque la révision de la famille, actuellement en cours, sera terminée.

### 3.3. Le genre Euaspidoceras

(1) Morphologie - Ontogenèse. Les 27 individus étudiés, sauf un, ont une petite taille (D < 70 mm) et sont, le plus souvent, totalement cloisonnés. Trois ontogenèses ont été définies:

Ontogenèse moyenne (25 individus):

- stade 1 : coquille lisse,

- stade 2 : ornementation constituée de côtes primaires fines, proverses, plus ou moins flexueuses et de secondaires fines passant sur le ventre. Une côte sur 5 à 8 est nettement plus forte et devient parabolique,

- stade 3 : la partie latéro-ventrale de la côte évolue en noeud parabolique.

- stade 4 : les noeuds paraboliques se renforcent et deviennent des tubercules paraboliques en position latéro-ventrale (fig. 5),

- stade 5 : le base des côtes paraboliques se renforce, se surélève et donne naissance à des tubercules internes falciformes,

- stade 6 : sur un seul individu de grande taille, les tubercules internes deviennent plus coniques.

La section, d'abord arrondie, devient rapidement quadrangulaire ou trapézoïdale arrondie : mur ombilical vertical mais peu élevé, rebord ombilical arrondi, flancs plats ou à peine bombés, ventre convexe.



Fig. 5. *Euaspidoceras* cf. *douvillei* Collot (Zalas, z/Cordatum, sz/Cordatum): les noeuds paraboliques se renforcent et donnent des tubercules paraboliques a - individu Z/A/66 (D = 30 mm), b - individu Z/A/72 (D = 30 mm)

La variabilité concerne surtout les détails ornementaux:

- les côtes fines intermédiaires (stades 2, 3 et 4) sont plus ou moins marquées, plus ou moins flexueuses; certains individus en sont dépourvus,

- les côtes ventrales sont plus ou moins discrètes,

- les côtes paraboliques sont plus ou moins saillantes et falciformes,

- les tubercules externes sont plus ou moins coniques et rétroverses,

- plus ou moins grande irrégularité dans l'ornementation: existence de portions avec tubercules serrés et d'autres pratiquement sans tubercules; ceci est surtout net dans le stade 4.

Mais chez tous les individus concernés:

- les tubercules ont toujours une origine parabolique, ce qui est la règle chez les Euaspidoceratinae du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur (contrairement à ce que l'on observe chez les Peltoceratinae),

- l'apparition des tubercules externes, à partir des noeuds paraboliques, précède toujours celle des tubercules internes (stade "*Paraspidoceras*"),

- les tubercules internes dérivent toujours graduellement de la base des côtes paraboliques, d'où leur tracé falciforme (c'est ce caractère qui a été utilisé par Jeannet pour créer le sous-genre *Arcaspidoceras*).

La suture est simple (Fig. 6a à c):

- LV bifide,

- SI large avec un petit lobe accessoire,

- LL assez étroit, trifide, constamment plus court que LV,





a - individu Z/A/76 (D = 15 mm), b - individu Z/C/52 (D = 17 mm), c - individu Z/A/60 (D = 20 mm)

- S2 moins large que S1, avec un petit lobe accessoire,

- U2 très réduit et non redressé.

Deux individus présentent une ontogenèse différente:

Z/A/70 (individu totalement cloisonné):

- 15 à 32 mm: côtes très fines, à peine marquées; quelques ondulations à peine plus fortes, déjà terminées par des tubercules latéro-ventraux, espacés et un peu aplatis dorso-ventralement; pas de formations paraboliques observées,

- après 32 mm: tubercules externes plus forts et coniques; apparition de tubercules internes non falciformes.



Fig. 7. Euaspidoceras cf. douvillei Collot: nuages de points et histogrammes Dimensions en mm. D – diamètre, O – ombilie. H – hauteur, E – épaisseur, Effectif N = 25, r – coefficient de corrélation. V – coefficient de variation

Cet individu se distingue donc par ses deux rangées de tubercules précoces qui ne dérivent apparemment pas de formations paraboliques, ou qui dérivent de formations paraboliques présentes seulement pendant un stade très court non observable ici.

Z/C/77 (individu totalement cloisonné, peut-être déformé):

- stade 1: lisse,

- stade 2: costulation fine, côtes droites et serrées, surtout marquées sur la moitié inférieure du flanc, côtes ventrales très fines. De temps à autre, une côte plus forte avec formation parabolique discrète; noeuds paraboliques peu marqués vers 15 mm,

- stade 3: premiers tubercules externes vers 40 mm, coniques, pointus, régulièrement espacés et situés à la partie supérieure du flanc. A 80 mm, les côtes sont toujours visibles, bien que discrètes, et il n'y a toujours pas de tubercules internes.

La section n'évolue pas et reste globalement circulaire, pratiquement sans rebords ombilical et latéro-ventral.

Cet individu est donc caractérisé par une croissance lente (d'où sa morphologie très serpenticône), un ombilic peu profond, une section circulaire et une apparition très tardive des tubercules. Il est proche d'*Euaspidoceras ovale* Neumann.

(2) B i o m é t r i e. A l'exception de ces deux spécimens originaux, tous les individus ont été mesurés. La croissance de l'ombilic, de la hauteur et de l'épaisseur sont parfaitement isométriques, avec des coefficients de corrélation élevés (fig. 7). Les histogrammes des valeurs relatives de l'ombilic et de la hauteur ne sont pas, ou peu, asymétriques, avec des coefficients de variation faibles (5,2 et 5,1). L'histogramme des valeurs de l'épaisseur relative est plus irrégulier mais le coefficient de variation reste peu élevé (5,3).

L'individu Z/A/70 montre des valeurs relatives peu éloignées de la moyenne de la population, ce qui n'est pas le cas de l'individu Z/C/77, qui présente l'ombilic relatif le plus ouvert (O/D = 0,45), la hauteur et l'épaisseur relatives les plus faibles (H/D = 0.32 et O/D = 0,31). Il a aussi la croissance la plus lente de toute la population.

La fig. 8 montre deux trajectoires ontogénétiques représentatives de la population, qui ne different que par la croissance plus irrégulière de l'un des individus (Z/A/71).

Si l'on excepte Z/A/70, qui se distingue essentiellement par son ornementation et Z/C/77, qui se distingue par sa morphologie, la population ne montre pas de signe tangible d'hétérogénéité (sauf peut-être pour l'épaisseur, ce qui est fréquent chez les ammonites); on peut donc considérer que tous les autres individus appartiennent à une seule espèce paléobiologique.

(3) Attribution systématique. Le problème est un peu différent de celui de *Mirosphinctes*. En effet, *Euaspidoceras* est un genre abondamment



Fig. 8. Euaspidoceras cf. douvillei Collot: Trajectoire ontogénétique de deux individus Dimensions en mm: a, c - mesures absolues; b, d - mesures relatives; D - diamètre, O - ombilic, H - hauteur. E - épaisseur

figuré dans la littérature, bien que les nombreuses espèces soient des espèces typologiques dont la valeur est très discutable, comme le montre la révision du groupe actuellement en cours par l'un d'entre nous (A. Bonnot). A Zalas, étant donné que les individus sont incomplets, leur ontogenèse est imparfaitement connue, ce qui empêche toute attribution systématique définitive. Cependant, en première analyse, ils sont proches d'Euaspidoceras douvillei, nouvelle dénomination effectuée par Collot [11] pour l'Aspidoceras perarmatum (Sowerby) figuré par Neumayr [35, pl. 20, fig. 1]. L'holotype vient de la sous-zone à Bukowski de Villers-sur-Mer. Pour les mêmes raisons que précédemment, nous opterons pour la dénommination suivante: Euaspidoceras cf. douvillei Collot.

### 3.4. Hypothèse du dimorphisme sexuel

(1) Conditions. En 1892, Munier-Chalmas [31] est l'un des premiers auteurs à envisager l'hypothèse du dimorphisme de type sexuel chez les ammonoïdés. Depuis, de nombreux auteurs [8, 25, 43] ont appuyé et précisé cette hypothèse qui repose sur deux observations fondamentales. D'une part, les ammonoïdés ont une croissance finie caractérisée par un rapprochement des dernières cloisons impliquant une croissance quasi nulle de la loge d'habitation. Ce caractère permet de définir le stade adulte d'un individu. D'autre part, il existe souvent deux stades adultes de morphologies et de tailles différentes au sein d'un groupe d'ammonite, et indissociables dans leurs stades juvéniles. Ce sont ces différences entre adultes (caractères sexuels secondaires) qui permettent de définir les deux morphes sexuels d'un groupe d'ammonite: microconque et macroconque. Les microconques sont par définition de taille plus petite que les macroconques, et possèdent toujours un ombilic plus ouvert dans les stades adultes. Le plus souvent, la forme du péristome est différente entre les deux groupes.

Ainsi, l'assemblage de deux groupes de morphologies adultes distinctes en une seule espèce dimorphique nécessite l'observation de plusieurs conditions, notamment celles définies par Makowski [25]:

1: stades juvéniles et phylogenèse identiques,

2: absence de formes intermédiaires entre macroconques et microconques,

3: présence des deux formes dans les mêmes strates,

4: taux microconque/macroconque (sex ratio) comparable aux observations actuelles chez d'autres céphalopodes.

(2) Comparaison des deux groupes. *Mirosphinctes* et *Eu-aspidoceras* de Zalas ont en commun:



Fig. 9. Succession des stades ontogénétiques chez Mirosphinctes cf. mirus Bukowski et Euaspidoceras cf. douvillei Collot (z/Cordatum, sz/Cordatum)

- une morphologie générale et une section semblables jusqu'à 15-20 mm. Ensuite, la section devient subcarrée chez *Euaspidoceras* alors qu'elle reste globalement arrondie chez *Mirosphinctes*,

- une suture construite sur le même modèle. Cependant, au-delà de 17 mm environ, celle de *Mirosphinctes* est moins découpée (comparer fig. 2 et fig. 6),

- les trois premiers stades ontogénétiques: stade à coquille lisse - stade à côtes fines et côtes paraboliques - stades à noeuds paraboliques.

Par la suite, l'ontogenèse est différente pour les deux genres: *Mirosphinctes* acquiert les caractères propres de la loge d'habitation adulte (disparition de l'ornementation parabolique) alors qu'*Euaspidoceras* acquiert des tubercules. La



Fig. 10. Mirosphinctes cf. mirus Bukowski et Euaspidoceras cf. douvillei Collot: comparaison des droites de régression pour les caractères O, H. E en fonction du diamètre M1 – Mirosphinctes D < 27 mm. M2 – Mirosphinctes D > 27 mm. E – Euaspidoceras

durée des stades successifs est également différente, toujours plus longue chez *Mirosphinctes* (fig. 9).

La comparaison des droites de régression apporte les renseignements suivants (fig. 10):

- ombilic: les droites de régression sont pratiquement confondues jusqu'à 27 mm puis la taille de l'ombilic augmente plus rapidement chez *Mirosphinctes*,

- hauteur: les droites de régression sont parallèles et très proches l'une de l'autre jusqu'à 27 mm puis la croissance ralentit chez *Mirosphinctes*,

- épaisseur: les droites de régression sont légèrement divergentes jusqu'à 27 mm, puis la croissance en épaisseur est nettement plus faible chez *Mirosphinctes*.

La biométrie montre donc que les tours internes sont très voisins dans les deux groupes jusque vers 27 mm. Au-delà, la séparation des deux groupes résulte de l'acquisition chez *Mirosphinctes* des caractères de la loge adulte.

La biométrie ne contredit donc pas les observations: les tours les plus internes de *Mirosphinctes* et *d'Euaspidoceras* sont suffisamment proches pour qu'il soit impossible de les distinguer.

(3) Validité de l'hypothèse. Reprenons les quatre conditions habituellement admises depuis Makowski:

1: existence de stades ontogénétiques identiques dans les deux formes et identité de leur phylogénie: d'après ce qui a été dit précédemment, la première partie de la condition est réalisée. Pour ce qui est de la seconde, l'étude d'autres populations, actuellement en cours, semble devoir confirmer la continuité temprelle des similitudes.

2: absence de formes intermédiaires pour les stades adultes,

3: présence des deux formes dans la même strate.

Ces deux conditions sont réalisées.

4: sex-ratio des deux sexes supposés comparable à celui observé chez les formes vivantes. On peut considérer que cette condition n'est pas applicable dans le cas des ammonites pour lesquelles n'existent pas de populations actuelles.

L'hypothèse du dimorphisme sexuel est donc parfaitement plausible pour *Mirosphinctes* (microconque) et *Euaspidoceras* (macroconque) du niveau vert de Zalas (base de la sous-zone à Cordatum).

Il faut cependant rappeler que le genre *Mirosphinctes* est habituellement rare en Europe occidentale et que le genre *Euaspidoceras* est quelquefois seul présent dans les gisements. Ce fait pourrait s'expliquer par des différences concernant leurs exigences écologiques mais on ne peut pas non plus exclure totalement une autre hypothèse: le genre *Euaspidoceras* a un dimorphisme sexuel nul ou peu accusé et le genre *Mirosphinctes* est un genre progéntique où mâles et femelles présentent tous deux des apophyses. (4) Caractérisation hétérochronique du dimorphisme. L'analyse hétérochronique est classiquement utilisée pour caractériser les changements évolutifs d'ancêtre à descendant [18, 28, 29]. Dans certains cas, cependant, cette analyse a été appliquée au dimorphisme sexuel, notamment pour des primates [37, 38], des poissons [5], et récemment pour des ammonites [34].

La différenciation hétérochronique est basée sur la reconnaissance de trois standards supposés indépendants: âge, taille et forme [1, 18]. Mais dans l'interprétation des données paléontologiques, les auteurs ont souvent assimilés l'âge à la taille, ce qui pose des problèmes pour l'interprétation des résultats [13]. Dans notre cas, une méthodologie originale donne accès à ces trois standards, ce qui permet d'effectuer une analyse hétérochronique complète, et donc de caractériser les relations qui existent entre microconque et macroconque en termes d'hétérochronies du développement.

- Age: par analogie avec le nautille actuel, certains auteurs [9, 12, 34] considèrent que la sécrétion des cloisons chez les ammonites est fonction du temps et donc de l'âge. Cette analogie est basée sur le fait que le nautile montre une vitesse de cloisonnement globalement stable [22, 23]. Ainsi, la densité septale peut devenir un palliatif au standard d'âge dans l'étude des ammonites; dans cette optique, un individu plus densément cloisonné sera par définition plus âgé. Corrélativement, un espacement plus marqué des cloisons (en éliminant l'allométrie de taille) sera le reflet d'un rythme de croissance plus rapide. L'utilisation du standard d'âge permet uniquement de comparer des individus appartenant à une même espèce, puisque rien ne permet d'affirmer que toutes les espèces ont le même rythme de croissance. L'analyse hétérochronique développée ici ne permet donc pas de prouver l'existence d'un dimorphisme sexuel, mais de caractériser en termes d'hétérochronies les différences existant entre macroconque et microconque supposés.

- Taille: la taille associée à chaque cloison est donnée par le diamètre passant par la protoconque et le centre de la loge.

- Forme: la forme est déterminée soit par une analyse biométrique soit par une description visuelle, notamment dans le cas de l'ornementation.

Matériel et méthode. La préparation du matériel est standardisée afin d'obtenir des séries de mesures homogènes. Chaque ammonite est sciée selon un plan équatorial passant par la protoconque. Les cloisons étant rarement conservées dans les stades les plus juvéniles, leur numérotation commence à la première cloison commune à la population étudiée (ici 6 mm). L'analyse a porté sur quatre individus adultes du morphe *Mirosphinctes* (microconque) et sur cinq individus du morphe *Euaspidoceras* (macroconque).

R é s u l t a t s. La reconnaissance d'un standard d'âge (cloisons) et de taille (diamètre) permet de construire des courbes de croissance en taille pour chaque individu, reflétant ainsi le rythme de croissance (fig. 11). Tous les individus



Fig. 11. Relations entre le nombre de cloisons (standard d'âge) et le diamètre (standard de taille) chez les dimorphes *Mirosphinctes* cf. *mirus* Bukowski (microconque) et *Euaspidoceras* cf. *douvillei* Collot (macroconque): les courbes obtenues traduisent les rythmes de croissance individuelle (ontogenèse longitudinale) des deux morphes

partagent le même rythme dans les stades les plus juvéniles, puis expriment leur propre rythme de croissance par la suite. La différence *Mirosphinctes – Euaspidoceras* est également marquée, montrant un rythme de croissance en taille plus élevé dans le cas d'*Euaspidoceras*: pour un même âge (même numéro de loge), leur taille est plus grande.

Construction des cartouches âge - taille et interprétation hétérochronique (fig. 12). La croissance en taille globale des deux morphes microconque et macroconque peut être calculée par une régression polynomiale. Les deux courbes de croissance moyenne obtenues montrent bien d'une part l'égalité de rythme dans les stades les plus juvéniles (jusqu'à environ 15 mm) et d'autre part la divergence de rythme dans les stades plus âgés. Ces diagrammes âge - taille permettent la réalisation de cartouches hétérochroniques [34]: la flèche sommitale du cartouche représente la taille, et le segment basal: l'âge. Dans notre étude, le morphe macroconque (Euaspidoceras) est choisi a priori comme référence. Son cartouche n'est construit que jusqu'aux tailles et âges maximum des individus étudiés (60 mm pour 30 cloisons), bien qu'ils ne soient pas adultes. Le cartouche du morphe microconque (Mirosphinctes) peut être construit par référence au précédent. La longueur du segment d'âge est donné par l'âge maximum atteint (26 cloisons), alors que la flèche de taille doit être construite par rapport au morphe de référence: au même "âge" (26 cloisons), la taille du microconque est en moyenne de 23 mm alors que celle du macroconque est en moyenne de 42 mm. La longueur de la flèche de taille du microconque doit alors respecter cette proportion.





a – courbes de croissance moyenne obtenues par régression polynomiale: b et c – construction des cartouches taille-âge pour le morphe de référence (*Euaspidoceras cf. douvillei* Collot) et le morphe comparé (*Mirosphinctes cf. mirus* Bukowski); le microconque est progénétique (durée de vie plus courte) et nain (rythme de croissance plus lent)

L'interprétation hétérochronique peut être déduite des cartouches taille-âge ainsi construits. Le morphe *Euaspidoceras* étant choisi comme référence, le morphe *Mirosphinctes* cesse sa croissance plus tôt (segment d'âge plus court) ce qui correspond à une progenèse (troncation de l'ontogenèse en terme d'âge). De plus, pour un même âge, la taille maximum atteinte par les *Mirosphinctes* est plus petite que celle des *Euaspidoceras*, montrant donc un phénomène de nanisme (croissance en taille plus lente).

La différenciation de croissance entre les dimorphes *Mirosphinctes* et *Eu-aspidoceras* associe donc deux phénomènes: le microconque est progénétique et nain par rapport au macroconque.

Si cette étude hétérochronique ne prouve pas l'existence d'un dimorphisme de type sexuel (condition acceptée *a priori*), elle ne s'y oppose pas non plus, notamment par la mise en évidence de croissances en taille identiques entre les deux morphes dans les stades les plus juvéniles (courbe âge – taille), mais aussi par la possibilité d'expliquer les différences adultes par des phénomènes hétérochroniques simples.

4. Conclusion. Pour la première fois, deux populations d'*Euaspidoceras* et de *Mirosphinctes* provenant d'un même niveau sont étudiées ensemble. Il ressort de cette étude que *Mirosphinctes* et *Euaspidoceras* du niveau vert de Zalas (base de la sous-zone à Cordatum) constituent très probablement un couple microconque-macroconque. Dans ce cas, comme cela est fréquent chez les dimorphes, on observe une disjonction des caractères: si la morphologie d'ensemble est similaire, au moins dans les tours internes, l'ornementation et la suture du microconque sont retardées par rapport à celle du macroconque. Le microconque, progénétique (nombre de cloisons peu élevé), se caractérise également par un léger nanisme.

Si cette hypothèse est vérifiée par l'étude d'autres populations, elle sera en contradiction avec celle qui voit en *Mirosphinctes* l'ancêtre des *Epipeltoceras*.

CENTRE DES SCIENCES DE LA TERRE ET LABORATOIRE DE PALEONTOLOGIE ANALYTIQUE ET GEO-LOGIE SEDIMENTAIRE ASSOCIE AU CNRS. URA NO 157, 6BD GABRIEL, F-21000 DIJON (A. B., P. N., D. M.) FACULTE DE GEOLOGIE, GEOPHYSIQUE ET DE PROTECTION DE L'ENVIRONNMENT, ACADEMIE DES MINES ET DE LA METALURGIE. AL. MICKIEWICZA 30, 30–059 KRAKÓW (R. T.) (WYDZIAŁ GEOLOGII. GEOFIZYKI I OCHRONY ŜRODOWISKA, AGH)

#### REFERENCES

[1] P. Alberch, S.-J. Gould, G.-F. Oster, D.-B. Wake, Size and shape in ontogeny and phylogeny, Paleobiology 5 (1979) 296-317.

[2] W.-J. Arkell, Ammonites of the English Corallian Beds, Palaeontographical Soc., 44 (1940) 191–216.

[3] W.-J. Arkell, B. Kummel. C.-W. Wright, *Mesozoic Ammonoidea*, in: *Treatise* on *Invertebrate Paleontology*, ed. R.-C. More, Part L (1957) 80-4.

[4] J.-P. Bourseau. L'Oxfordien moyen à nodules des "Terres Noires" de Beauvoisin (Drôme) (Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie; milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés), Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon. 15 (1977) 1-116.

[5] M.-J. Brooks, The ontogeny of sexual dimorphism: quantitative models and a case study in Labrisomid blennies (Teleostei: Paraclinus), Syst. Zool. 40 (1991) 271–283.

[6] S. S. Buckman, Yorkshire Type Ammonites, 7 Vol (1909-1930).

[7] G. B u k o w s k i, Über die Jurabildungen von Czentochau in Polen, Beitr. Paläont. Géol. Osterr.-Ungars, Vienne, 5 (1887) 75–171.

[8] J.-H. Callomon. Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites, Trans. Leic. Lit. and Phil. Soc., 57 (1963) 21-57.

[9] A. Checa. Morphogenesis in ammonites – differences linked to growth pattern. Lethaia. 20 (1987) 141–148.

[10] P. Choffat, Description de la faune jurassique du Portugal, Classe des Céphalopodes, I. Les Ammonites du Lusitanien, Trav. géol. Port., (1893) 1-82.

[11] L. Collot, Les Aspidoceras des couches à minerai de fer de la Côte d'Or, Bull. Soc. géol. France, 4 (1917) 3-19.

[12] J.-L. Dommergues, Can ribs and septa provide an alternative standard of age in ammonite ontogenetic studies?, Lethaia, 21 (1988) 243-256.

[13] J.-L. Dommergues, B. David, D. Marchand, Les relations ontogenèsephylogenèse: applications paléontologiques, Géobios, 19 (1986) 335-356.

[14] D.-T. Donovan, J.-H. Callomon, M.-K. Howarth, *Classification of the Jurassic Ammonitina*, in: *The ammonoidea*, ed.: M.-R. House, J.-R. Senior, Academic Press, 1963. (593 pp.).

[15] R. En ay, Contribution à l'étude paléontologique de l'Oxfordien supérieur de Trept (Isère). I. Stratigraphie et Ammonites, Trav. Lab. Géol. Lyon, 8 (1963) 7-81.

[16] R. Én a y, L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon 8 (1966) 1-624.

[17] R. Enay, A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions, Haliotis, 6 (1976) 97-118.

[18] S.-J. Gould, Ontogeny and phylogeny, Harvard Univ. Press, Cambridge 1977, 501 pp.

[19] R.-A. Gygi, A. von Hillebrandt, Ammonites (mainly Gregoryceras) of the Oxfordian (late Jurassic) in northern Chile and time correlation with Europe, Schweiz. Paläont. Abh., **113** (1991) 138-165.

[20] O. H a s s, Revision of the Jurassic ammonite fauna of Mont Hermon, Syria, Bull. Amer. Mus. Nat. Geol., New York, 3 (1955) 585-722.

[21] A. Jeannet. Stratigraphie und Paleontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung, Beiträge zur Geologie der Schweiz, **13** (1951) 240 pp.

[22] N.-H. Landman, J.-K. Cochran, Growth and longevity of Nautilus, in: Nautilus, ed.: W.-B. Sanders, N.-H. Landman, Plenum Publishing Corporation. 6 (1987) 401-420.

[23] N.-H. Landman, J.-K. Cochran, J.-A. Chamberlain. D.-J. Hirschberg, Timing of septal formation in two species of Nautilus based on radiometric and aquarium data. Marine Biology. **102** (1989) 65-72.

[24] V. Maire, Etude sur les espèces d'Ammonites de l'Oxfordien inférieur de Franche-Comté appartenant aux genres Perisphinctes, Aspidoceras, Peltoceras, Bull. Soc. Géol. France 5 (1932) 21-51.

[25] H. Makowski, Problem of sexual dimorphism in ammonites, Acta Paleont. Polon. 12 (1962) 92 pp.

[26] C. Mangold, Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura méridonal au Bathonien et au Callovien, Doc. Lab. Geol. Fac. Sci., Lyon, 41 (1970) 246 pp.

[27] D. M archand, R. Tarkowski, Les ammonites du niveau vert de Zalas (Oxfordien inférieur, Pologne du Sud): condensation ou concentration de faunes, Bull. Pol. Ac.: Earth Sci., 40 (1991) 55-65.

[28] M.-L. Mc Kinney, Classifying heterochrony. Allometry, Size and Time, in: Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach, Plenum Publishing Corporation, 7 (1988) 17-34.

[29] K.-J. Mc N a m a r a, A guide of the nomenclature of heterochrony, J. of Paleontology, 60 (1986) 4-13.

[30] A. Miller, Die Subfamilie Euaspidoceratinae Spath (Ammonoidea). Morphologie, Taxonomie, Stratigraphie, Phylogenie, Diss. Math.-Naturw. Fak. Tübingen, (1968) 169 pp.

[31] E.-P. Munier-Chalmas, Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Amonitidés, Bull. Soc. Géol. France, 3 (1892) 170–174.

[32] R. Myczyński, A new ammonite fauna from the Oxfordian of the Pinar del Rio province, western Cuba, Acta Geol. Polon., 26 (1976) 261–295.

[33] P. Neige, Mise en place du dimorphisme (sexuel) chez les Ammonoides – Approche ontogénétique et interprétation hétérochronique, DEA Inédit Dijon, (1992) 48 pp.

[34] P. Neige, B. Laurin, D. Marchand, Heterochronic differenciation of supposed sexual dimorphs among Jurassic ammonites, (sous pr).

[35] M. Neumayr. Jurastudien. Die Vertretung der Oxfordgruppe im östlischen theile der mediterranen Provinz, Jahr. K. K. Geol. Reichanstalt, **21** (1871) 355–378.

[36] O.-H. Schindewolf, Zur Systematic der Perisphincten, Neues Jahr. Min., Geol., Paläont., Stuttgart, 55 (1926) 497-517.

[37] B.-T. Shea, Ontogenethic approaches to sexual dimorphism in Anthropoids, Human evolution, 1 (1986) 97–110.

[38] B.-T. Shea, *Heterochrony in Primates*, in: *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*, ed.: M.-L. McKinney, Plenum Publishing Corporation, **7** (1988) 237–266.

[39] J. Sowerby, *The mineral conchology of Great Britain*, Londres, Plates 1-337 (J. Sowerby); Plates 338-648 (J. de C. Sowerby); **7 Vol.** (1812-1846).

[40] L.-F. S p at h. Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Kutch). Paleon-tologia indica, 9 (1927–1933).

[41] R. T a r k o w s k i, Biostratigraphie ammonitique de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie, Zesz. Nauk. Akad. Gorn-Hutn., Geologia, Cracovie, 9 (1983) 1-80.

[42] R. Tarkowski, Analyse taphonomique d'une oryctocénose: exemple de l'Oxfordien de Pologne, Bull. Mus. Hist. Nat. Sect. C, Paris 8 (1986) 247–255.

[43] H. Tintant, Les Cosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale, Publication Université Dijon, (1963) 501 pp.

[44] G. E. G. Westermann, Sexual Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otoitidae (Einschlisslich Sphaeroceratinae, Ammonitina), M. Jura, Paleontographica, **124** (1964) 33-73.

[45] A. Zeiss, Die Ammonitengattung Paraspidoceras Spath, Erlanger geol. Abhandl., 41 (1962) 1-40.

[46] K. Zittel, Die Cephalopoden der Strambergerschichten, Palaeont. Mitth. Mus. Kgl. Bayer. Staats, 1 (1968) 118 pp.

[47] A. Bonnot, Les Peltoceratinés de la zone à Athleta (Callovien superieur) de la Côte d'Or (structure de l'éspèce, systematique, évolution), DSER, Dijon (1990) 155 pp.

[48] A. Bonnot. Les Peltoceratinés (Ammonoidea) de la sous-zone à Trezenze (zone à Athleta, Callovien supérieur) en Côte d'Or (France), Géobios, 26 (1993) 135-160.