

Modalités et taux d'évolution des Ammonoidea en relation avec les environnements : exemples dans le Jurassique de la marge européenne de la Téthys

Elie CARIOU et Pierre HANTZPERGUE

Résumé — Le taux d'évolution des Ammonoidea est conditionné par le degré d'instabilité des environnements en relation avec la profondeur. En domaine néritique, le mode quantique est le plus fréquent chez les lignées adaptées aux milieux peu profonds et fluctuants, tandis que le mode graduel prédomine dans les environnements moins variables car relativement profonds, les formes océaniques étant en état de stase prolongée.

Evolutionary rate and modalities of ammonoidea related to the environments: examples in the european margin of the Tethys

Abstract — Evolutionary rate of Ammonoidea is subordinated to the degree of instability of marine environments in relation to the sea depth. In the neritic areas, lineages adapted to shallow and variable environments evolve according to the quantic mode; on the contrary those living in deeper and less unstable zones evolve mainly according to the gradual mode; the oceanic species have maintained a morphological stasis during a long time.

Abridged English Version — On the European margin of the Tethys and its neighbourhood ([1] to [7]), the Ammonoidea have colonized three main environments which were opposed by their physical and biological characteristics in relation to the sea depth. They are: 1. the fluctuating and shallow water environments on the shoal, 2. the deeper and less unstable environments of platforms and basins, 3. deep and relatively stable environments. The populations and their evolutionary modalities are described following examples taken in the Kimmeridgian for the first type and in the Callovian for the two others. The existence of very detailed biochronological scales in these stages, of the same order of precision, permits a good comparison of the rapidity and duration of the evolutionary phenomena in the three environments, each unit representing about 150 to 200 kyears ([8], [9]).

I. IN OCEANIC ENVIRONMENTS. — The zone of the continental slope and its proximity are the favorite habitat of Phylloceratidae, Lytoceratidae and Lissoceratidae (Nos. 1 to 7, 10, *Pl.*), adapted essentially to the deep environments. Cladogenesis are rare and the oceanic species have maintained a morphological stasis for a long time (*Pl.*).

II. IN RELATIVELY STABLE ENVIRONMENTS, CONSTANTLY OPEN TO THE OCEAN. — At the Callovian age, a period of great marine transgression, the faunal exchanges are facilitated by basins widely interconnected with one another and with the Tethys; the platforms of medium depth are developed [12]. In these favourable environments, the ammonites present a large morphological diversity and the phylogenic trees are fully grown. Once they are individualized, the majority of the specific lineages evolve according to a relatively gradual mode during one to two millions years. The species having short life time (Nos. 20, 27, 41, *Pl.*) represent a minority. In the different families, the rapidity of the morphological changes varies little. However, some Spiroceratidae (Nos. 8, 9, *Pl.*) and Strigoceratidae (No. 11, *Pl.*) have nearly maintained a morphological stasis. At least for the Spiroceratidae and the Oppeliidae, the slower evolution of some chrono-species (Nos. 16, 19, *Pl.*) or the morphological stability

Note présentée par Jean DERCOURT.

should be related to a life in the deeper and so rather stable environments, nearer the continental slope, according to their frequency and their geographical distribution ([14], [15], [16]).

The morphological changes in the anagenetic lineages are the result of little ornamental modifications or relatively gradual heterochronic displacement of the ontogenetic sequence ([13], [17]).

III. IN FLUCTUATING AND SHALLOW WATER ENVIRONMENTS SHOWING PERIODICALLY A TENDENCY TO BECOME ISOLATED FROM THE OPEN MARINE ENVIRONMENTS. — From the end of the Oxfordian, unstable and shallow water environments relatively hostile for the cephalopods, appear on the NW European shoal ([18], [19]). The ammonites are not common and localized in thin fossiliferous layers, frequently monospecific [9]. Some representatives of the boreal fauna make more or less brief incursions (Nos. 1, 2, *Fig.*), exceptionally they settle. On the contrary, during the whole Kimmeridgian, ammonites originating from Tethyan families give birth to some endemic lineages, mostly anagenetic (Nos. 5, 6, 7, *Fig.*). These last ones evolve according to the quantic mode ([9], [22]), as opposed to the gradual mode of lineages living in deeper waters (Nos. 8, 9, *Fig.*). In this particular type of environments, the morphological changes in the lineages proceed essentially by apparently instantaneous jumps against the geological scale. These correspond to a sudden acceleration of the evolution leading to successive speciations, resulting from innovations associated or not with heterochronic displacement of the ontogenetic stages [9], [23]. Such an evolutionary mode seems to indicate the necessity of rapid adjustment to sudden and important fluctuations of the environment.

In conclusion, the relations between the jurassic Ammonoidea and the three types of environments show that the depth, which controls the other characters and particularly the degree of instability, has determined to a large scale the geographical distribution of groups and also their evolutionary modalities. Those evolving more slowly or maintaining a morphological stasis for a long time should be understood as a good adjustment to the deep environments of little variability.

Les connaissances sur l'évolution géodynamique de l'océan téthysien et de ses marges ont progressé rapidement ces dernières années ([1] à [7]) pour aboutir à des reconstitutions très intéressantes de sa partie occidentale [3]. Pour le Jurassique, celles-ci précisent le cadre paléogéographique et morphostructural de l'évolution de nombreux céphalopodes. Sur la marge européenne de la Téthys et ses abords, les ammonoidés ont colonisé trois grands types d'environnements qui s'opposent par leurs caractères physiques et biologiques en relation avec la profondeur. Ce sont : 1, les milieux fluctuants de hauts-fonds compartimentés, recouverts d'une faible tranche d'eau; 2, les milieux de plates-formes et de bassins moins instables car assez profonds; 3, les milieux plus stables et profonds. Nous prendrons un exemple de cet étagement des biotopes au Jurassique et nous décrirons pour chacun d'eux les caractéristiques de peuplements et les modalités d'évolution. Le premier type d'environnements est choisi au Kimméridgien et les deux autres au Callovien, parce que leurs populations de céphalopodes ont fait l'objet d'études détaillées de notre part ([8], [9]). De plus, nous disposons dans les deux cas d'une échelle biochronologique très affinée dont le pouvoir de résolution est du même ordre de grandeur, chaque unité représentant environ 150 à 200 ans. Elles permettent une bonne comparaison de la

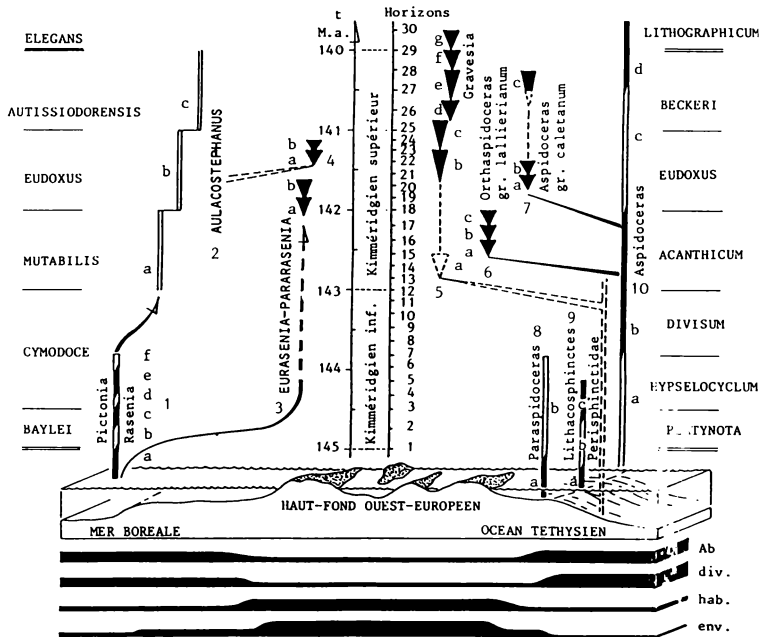
vitesse et de la durée des phénomènes évolutifs. Observons que ces trois milieux se juxtaposent aussi dans l'espace.

I. LE MILIEU OCÉANIQUE n'est évoqué ici que pour être opposé aux suivants car les principales caractéristiques de l'évolution des Ammonoidea qui y sont inféodés sont bien connues. Il correspond à la zone de talus continental et à sa proximité. C'est l'habitat de prédilection des Phylloceratidae, des Lytoceratidae et des Lissoceratidae (n^{os} 1 à 7, 10, *pl.*) adaptés surtout aux environnements profonds. Dans ce biotope, les cladogenèses sont rares et les espèces en état de stase prolongé (*pl.*).

II. EN MILIEUX TRÈS OUVERTS ET RELATIVEMENT STABLES. — Le Callovien est une période de grande transgression marine. Sur la marge européenne de la Téthys les échanges fauniques sont favorisés par des bassins largement connectés, ouverts sur l'Océan, et les plates-formes de moyenne profondeur se développent [12]. Dans ces environnements, les Ammonitina trouvaient des conditions optimales de vie comme le montrent l'abondance des coquilles et une extraordinaire diversification morphologique : au Callovien moyen on compte jusqu'à 16 genres contemporains, le nombre d'espèces coexistantes pouvant s'élever à plusieurs dizaines. Il est aujourd'hui possible d'identifier plusieurs chrono-espèces à travers la multitude des espèces créées, souvent purement morphologiques, qui s'intègrent à un nombre plus restreint de lignées spécifiques dans les différentes familles (*pl.*). Une fois individualisées, la plupart des espèces évoluent de façon suffisamment graduelle pour qu'il soit possible de suivre leur devenir dans un intervalle compris entre 1 et 2 M.a. représentant à peu près la longévité des lignées. De plus, malgré le caractère un peu subjectif du sujet, on constate que, indépendamment de leur ampleur, les transformations morphologiques s'effectuent à des vitesses peu différentes dans les diverses familles. Les transients, également définis [13] persistent à travers un nombre d'unités chronostratigraphiques variant de 1 à 4. Certains Spiroceratidae (n^{os} 8, 9, *pl.*) et Strigoceratidae (n^o 11, *pl.*) sont pratiquement en état de stase. Au moins chez les Spiroceratidae et les Oppeliidae, l'évolution ralentie de certaines chrono-espèces (n^{os} 16, 19, *pl.*) ou la stabilité morphologique seraient à mettre en relation avec une vie en milieux plus profonds et donc peu variables, plus proches du talus continental, si l'on se base sur leur fréquence et leur distribution géographique ([14], [15], [16]).

Les transformations morphologiques dans les lignées anagénétiques résultent soit de décalages relativement progressifs de la séquence ontogénétique [13], imputables à des hétérochronies [17], soit de petites modifications affectant l'ornementation. Les espèces de très brève durée (n^{os} 20, 27, 41, *pl.*) sont minoritaires.

III. EN MILIEUX D'ISOLEMENT RELATIF, INSTABLES ET PEU PROFONDS. — A partir de l'Oxfordien terminal, les influences continentales deviennent plus prononcées sur le haut-fond du NW de l'Europe ([18], [19]). Des environnements peu profonds, instables car exposés aux oscillations du niveau marin, s'établissent [10]. Ils sont marqués de surcroît par une tendance périodique à l'isolement. Ce contexte est hostile à la plupart des ammonites. Celles-ci, peu abondantes, sont localisées en minces horizons fossilifères fréquemment monospécifiques ou à faune appauvrie, séparés par des couches pratiquement dépourvues de céphalopodes [9]. A l'exemple de la plate-forme arabe, l'évolution des environnements contrôle les peuplements successifs ([20], [21]). Certains représentants boréaux effectuent des incursions plus ou moins brèves (n^{os} 1, 2, *fig.*) mais ne font qu'exceptionnellement souche (n^{os} 3, 4, *fig.*). Par contre, durant tout le Kimméridgien, des formes issues de familles téthysiennes sont à l'origine de quelques lignées endémiques, pour la plupart



Origine et longévité des lignées endémiques du haut-fond NW européen au Kimmériidgien: vitesse et modalités d'évolution en milieu instable. 1. *Pictonia densicostata* (Salf.), b. *baylei* Salf., c. *Rasenia inconstans* Spath, d. *cymodoce* (d'Orb.), e. *involuta* Spath, f. *evoluta* Spath, 2a. *Aulacostephanus* gr. *mutabilis* (Sow.), b. gr. *eudoxus* (d'Orb.), c. gr. *autissiodorensis* (Cott.), 3a. *Parasenia hybridus* Ziegl., b. *calvenscens* Ziegl., 4a. *Aulacostephanus contejeani* (Thur.), b. *yo* (d'Orb.), 5a. *Toliverceras toliverense* Hantzp., b. *serogodense* (Cont. et Hantzp.), c. *murogense* Hantzp., d. *Gravesia lafauriana* Hantzp., e. *irus* (d'Orb.), f. *gigas* (Ziet.), g. *gravesiana* (d'Orb.), 6a. *Orthaspidoceras lallierianum* (d'Orb.), b. *schilleri* (Opp.), c. *orthocera* (d'Orb.), 7a. *Aspidoceras caletanum* (Opp.), b. *quercynum* Hantzp., c. *catalaunicum* (De Lor.), 8a. *Paraspidoceras mamillanum* (Qu.), b. *rupellense* (d'Orb.), 9a. *Lithacosphinctes gigantoplex* (Qu.), b. *janus* (Choff.), c. *achilles* (d'Orb.), 10a. *Aspidoceras* gr. *binodum* (Opp.), b. gr. *acanthicum* (Opp.), c. gr. *hystricosum* (Qu.), d. gr. *rogoznicense* (Zeusch.). Ab.: abondance des ammonites, div.: diversité de la composition des faunes d'ammonites, hab.: diversification des biotopes, env.: fluctuations de l'environnement, d'après Fürsich et Sykes [18].

Origin and longevity of the endemic lineages on the NW European shoal during the Kimmeridgian: rapidity and modalities of the evolution in variable environments. Ab.: ammonite abundance, div.: ammonite diversity, hab.: habitat diversity, env.: environmental fluctuations, after Fürsich and Sykes [18].

anagénétiques (n^{os} 5, 6, 7, fig.). Ces dernières évoluent selon le mode quantique ([9], [22]) qui s'oppose à celui plus graduel des lignées occupant les biotopes plus profonds (n^{os} 8, 9, fig.). Dans ce biome particulier, les transformations morphologiques dans les lignées procèdent surtout par sauts apparemment instantanés à l'échelle géologique. Elles traduisent de brusques accélérations de l'évolution conduisant à des spéciations successives, et résultant le plus souvent d'innovations associées ou non à un décalage hétérochronique de la séquence ontogénétique ([9], [23]).

CONCLUSIONS. — Les relations entre les Ammonoidea jurassiques et les trois sortes d'environnements, examinées à partir d'exemples bien typés choisis sur la marge européenne de la Téthys, montrent clairement que le facteur profondeur a déterminé à grande échelle la répartition géographique des divers groupes ainsi que leurs modalités évolutives, en contrôlant les autres caractères des milieux, plus particulièrement leur degré d'instabilité et leur communication franche ou restreinte avec le domaine océanique. Les quelques lignées propres au domaine néritique superficiel et instable sont presque toujours anagénétiques et évoluent par à-coups, indiquant la nécessité d'une réponse adaptative rapide à de brusques et importantes fluctuations des environnements. Plus au large, dans les milieux de plates-formes plus profonds et constamment ouverts sur l'Océan, les peuplements ammonitiques, très diversifiés, appartiennent à des phylums buissonnants. L'équilibre adaptatif est obtenu le plus souvent par un ajustement constant et plus ou moins graduel. Le fait que les vitesses d'évolution des lignées spécifiques dans les diverses familles inféodées à ce type de biotope ne soient pas très différentes traduit des « sensibilités » génétiques aux modifications du milieu assez comparables. Aussi, l'existence chez ces mollusques de formes à évolution plus lente ou en état de stase pourrait-elle se comprendre surtout par leur très bonne adaptation à des environnements peu variables car profonds.

Note reçue le 9 mai 1988, acceptée le 4 juillet 1988.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] B. BIJU-DUVAL, J. DERCOURT et X. LE PICHON, *Int. Symp. Struct. hist. Médit. Bassins*, Split, 25-30, 1977, Technip, Paris, p. 134-162.
- [2] G. BOILLOT, L. MONTADERT, M. LEMOINE, B. BIJU-DUVAL, *Les marges continentales actuelles et fossiles autour de la France*, Masson, Paris, 1984, 342 p.
- [3] J. DERCOURT, L. P. ZONENSHAIN, L. E. RICOU, V. G. KAZMIN, X. LE PICHON, A. L. KNIPPER, C. GRANDJACQUET, I. M. SBORSHCHIKOV, J. BOULIN, O. SOROKHTIN, J. GEYSSANT, C. LEPRIER, B. BIJU-DUVAL, J. C. SIBUET, L. A. SAVOSTIN, M. WESTPHAL et J. P. LAUER, *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), 1, n. 5, 1985, p. 637-652.
- [4] P. CH. DE GRACIANSKY, M. BOURBON, O. DE CHARPAL, P. Y. CHENET et M. LEMOINE, *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 21, n. 5, 1979, p. 663-674.
- [5] M. LEMOINE, H. ARNAUD, A. ARNAUD-VANNEAU, T. BAS, M. BOURBON, T. DUMONT, M. GIDON, P. C. DE GRACIANSKY, J. MEGARD-GAILL, J. L. RUDKIEWICZ et P. TRICART, *Mar. Petrol. Geol.*, 3, 1986, p. 179-199.
- [6] P. ZIEGLER, 26^e *Congr. Géol. Int.*, Paris, coll. C6, 1980, p. 249-280.
- [7] P. ZIEGLER, *Geological atlas of Western and Central Europe*, Elsevier, 1982, 40 pls.
- [8] E. CARIOU, *Int. Symp. Jurassic Str.*, Erlangen, 2, 1984, p. 315-326.
- [9] P. HANTZPERGUE, *Thèse Doct. Etat*, Univ. Poitiers, 1987, 568 p.
- [10] B. U. HAQ, J. HARDENBOL et P. R. VAIL, *Sciences*, 235, 1987, p. 1156-1167.
- [11] J. H. CALLOMON, G. DIETL et K. N. PAGE, 2nd *Int. Symp. Jurassic Strat.*, Lisbonne, 1987, pré-tirage, 16 p.
- [12] E. CARIOU, D. CONTINI, J. L. DOMMERGUES, R. ENAY, J. R. GEYSSANT, Ch. MANGOLD et J. THIERRY, *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), 1, n. 5, 1985, p. 679-697.
- [13] E. CARIOU, *Doc. Lab. Géol. Lyon*, H.S., 8, 1984, 559 p.
- [14] S. ELMI, *Bull. Sect. Sci. Com. Trav. Hist. Sci.*, 9, 1985, p. 217-228.
- [15] J. THIERRY, 2nd *Int. Cephalopods Symp.*, Tübingen, 1988, p. 387-402.
- [16] B. ZIEGLER, *Jh. Ges. Naturkde Württemberg*, 126, 1971, p. 229-243.
- [17] S. GOULD, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1977, 501 p.
- [18] F. T. FURSICH et R. M. SYKES, *Symp. Sédim. Jurassique W-européen*, Ass. Sédim. Fr., 1, Paris, 1979, p. 367-376.
- [19] R. ENAY, *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 22, n. 4, 1980, p. 581-590.

- [20] R. ENAY et Ch. MANGOLD, *Int. Symp. Jurassic Strat.*, Erlangen, 3, 1984, p. 642-651.
 [21] R. ENAY, coordonnateur, *Géobios*, mém. spéc. 9, 1987, 320 p., 45 pl.
 [22] H. TINTANT, *Coll. Int. C.N.R.S.*, n° 330, 1983, p. 25-37.
 [23] J. L. DOMMERGUES, B. DAVID et D. MARCHAND, *Géobios*, 19, fasc. 3, p. 335-356.

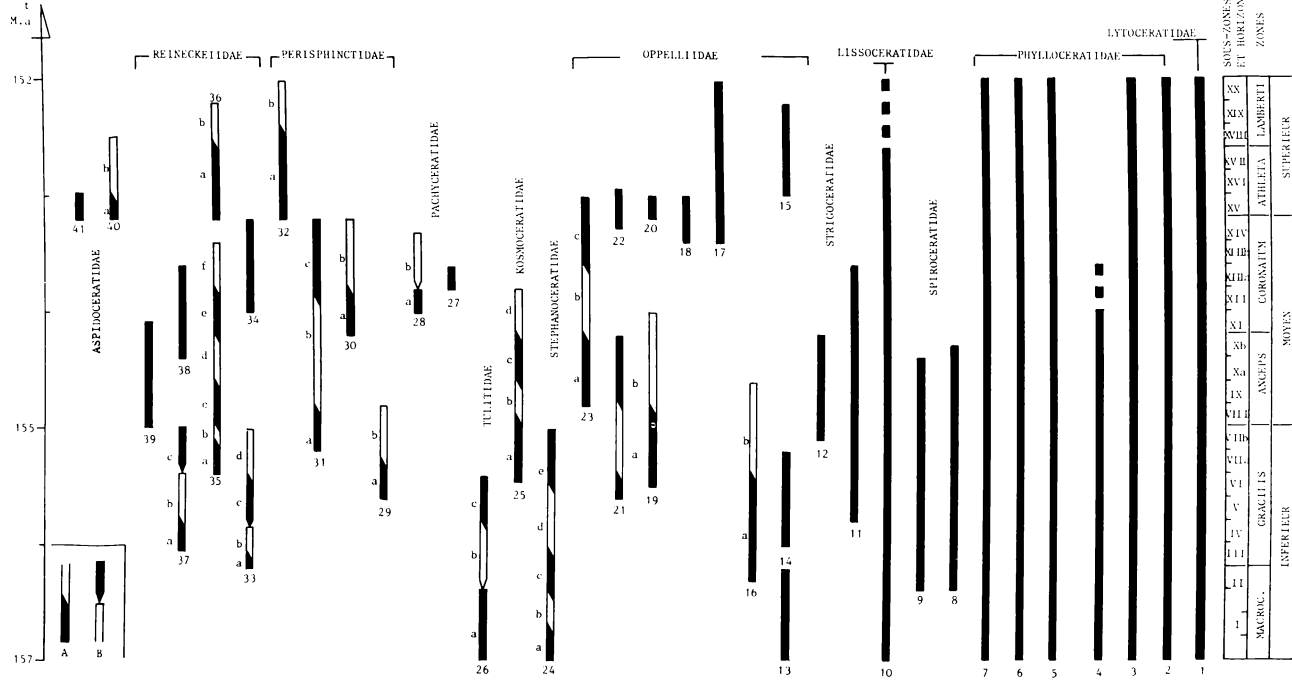
Laboratoire de Géologie stratigraphique et structurale, 40, avenue du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers Cedex
 et U.A. C.N.R.S. 157 Dijon.

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE

Longévité de lignées, vitesse et modalités d'évolution en milieux stables et relativement stables au Callovien.

A. lignées à évolution graduelle, B. discontinue, t. chronologie absolue d'après B.U. Haq et coll. [10]. 1. *Tysanolyceras adeloides* (Kud.), 2. *Zetoceras chantrei* (M.-CH.), 3. *Phylloceras kunthi* (Neum.), 4. *Ph. kudernatschi* (V.H.), 5. *Ptychophylloceras euphyllum* (Neum.), 6. *Holcophylloceras mediterraneum* (Neum.), 7. *Calliphylloceras cheneriense* (M.-CH.), 8. *Paracuariseras incisum* Schin., 9. *Parapatoceras tuberculatum* (B. et S.), 10. *Lissoceras vultense* (Opp.), 11. *Phlyticeras pustulatum* (Rein.-d'Orb.), 12. *Ph. cristagalli* (d'Orb.), 13. *Paralcidia subdiscus* (d'Orb.), 14. *P. tsytovitchi* (Petitc.), 15. *P. couffoni* (G. et C.), 16a. *Oxycerites subcostarius* (Opp.), b. *greppini* (Petitc.), 17. *Distichoceras bicostatum* (St.), 18. *D. pasdejeuensis* (G. et C.), 19 a. *Taramelliceras antecedens* Car., b. aff. *antecedens* Car., 20. *T. taurimontanus* (Erni), 21 a. *Hecticoceras* (Ch.) *michalskii* Lew., b. aff. *turgidum* Locz., c. *turgidum* Locz., 22. *H. (0.) trezeense* (G. et C.), 23 a. *H. (R.) metomphalum* Bon., b. *savoienne* Zeiss, c. sp., 24 a. *Macrocephalites jacquoti* (Douv.), b. *verus* Buckm., c. aff. *gracilis* (Spath), d. *gracilis* (Spath), d'après Callomon *proparte* [11], e. *boonei* Petitc., 25 a. *Kosmoceras enodatium* (Nik.), b. *medea* (Call.), c. *jason* (Rein.-d'Orb.), d. *obductum* (Buckm.), 26 a. *Bullatimorphites bullatus* (d'Orb.), b. *prahecuense* (Petitc.), c. *derauxi* (de Gross.), 27. *Erymnoceras leuthardt* (Jean.), 28 a. *E. baylei* Jean., b. *coronatum* (Brug.-d'Orb.), 29 a. *Indosphinctes hoffati* (P. et B.), b. *roberti* (Petitc.), 30 a. *Flabellisphinctes villanyensis* (Till), b. aff. *villanyensis* (Till), 31 a. *Choffatia prorsocostata* (Siem.), b. *subhalinensis* (Siem.), c. *waageni* (Teiss.), 32 a. *Orionoides monestieri* G. et C., b. *poculum* (Leck.), 33 a. *Rehmannia grossourei* (Petitc.), b. *rehmanni* (Opp.), c. *laugier* Bourq., d. *freii* (Jean.), 34. *Rehm. inacuticostata* (Locz.), 35 a. *Collotia oxyptycha* (Neum.), b. *pamprouxensis* Car., c. *discus* (Bourq.), d. *multicostata* (Petitc.), e. *gigantea* (Bourq.), f. *spathi* (Bourq.), 36 a. *C. fraasi* (Opp.), b. *angustilobata* (Br.), 37 a. *Reineckeia convexa* Car., b. *franconica* (Qu.), c. *turgida* Car., 38. *Rein. fehlmanni* Jean., 39. *Rein. anceps* (Rein.-d'Orb.), 40 a. *Peltoceras evolutum* G. et C., b. *retrospinatum* G. et C., 41. *Pseudopeltoceras famulum* (Bean).

Longevity of the lineages, rapidity and modalities of the evolution in stable and relatively stable environments during the Callovian. A. Lineages gradually evolving. B. with morphological break. t. radiochronologic scale after B.U. Haq et al. [10].



ZONES		SUPERIEUR		INFÉRIEUR			
STAGES	HORIZONS	LAMBERTI	ATHLETA	CORONATI	ANGELUS	GRACILIS	MACRO-
XIX	IX						
XVIII	III						
XVII	II						
XVI	II						
XV	II						
XIV	II						
XIII	II						
XII	II						
XI	II						
X	II						
IX	II						
VIII	II						
VII	II						
VI	II						
V	II						
IV	II						
III	II						
II	II						
I	II						