

HUGO BUCHER

## CARACTÈRES PÉRIODIQUES ET MODE DE CROISSANCE DES AMMONITES: COMPARAISON AVEC LES GASTÉROPODES

BUCHER H. 1997. Caractères périodiques et mode de croissance des ammonites: comparaison avec les gastéropodes. [Periodic patterns and mode of growth of ammonoids: a comparison with gastropods]. *GEOBIOS, M.S. n° 20*: 85-99.

**RÉSUMÉ** - Les processus de construction et les relations entre temps et distribution spatiale des structures périodiques du tube coquillier des ammonites et des gastéropodes (stries, lirae, côtes, constrictions, varices et mégastries) conduisent à concevoir la croissance accrétoire des formes enroulées comme étant soumise à des contraintes géométriques communes aux deux clades. La géométrie des incréments de croissance élémentaires (stries, lirae) est perçue comme étant déterminante dans la genèse d'un mode de croissance soit continu, soit discontinu. La distribution spatiale périodique ou aperiodique des discontinuités matérialisées par les constrictions et les mégastries est envisagée comme résultant respectivement soit de l'isométrie, soit de l'anisométrie de la croissance du tube coquillier.

**MOTS-CLÉS:** AMMONITES, GASTÉROPODES, CARACTÈRES PÉRIODIQUES, MODE DE CROISSANCE.

**ABSTRACT** - Construction processes and relations between time and spatial distribution of the periodic structures of ammonoids and gastropods shells (striae, lirae, ribs, constrictions, varices, and megastriae) lead to hypothesize that accretionary growth of coiled forms is governed by geometrical constraints common to both clades. The geometry of elementary growth increments (striae, lirae) is regarded as critical in generating an either continuous or discontinuous mode of growth. As materialized by constrictions and megastriae, the either periodic or aperiodic spatial distribution of discontinuities is interpreted as being linked to the either isometric or anisometric growth of the shell.

**KEYWORDS:** AMMONOIDS, GASTROPODS, PERIODIC PATTERNS, MODE OF GROWTH.

### INTRODUCTION

Dans les comparaisons de taux de croissance relatifs souvent liés aux hétérochronies, l'interprétation des structures et caractères morphologiques périodiques des ammonites va de pair avec une meilleure compréhension du mode de croissance et des processus morphogénétiques mis en jeu. De ce point de vue, la comparaison avec les gastéropodes souligne certaines similitudes probablement imposées par la construction d'un tube coquillier externe enroulé, tant planispiralé que trochospiralé. Ces similitudes dans les modes de croissance sont à considérer ici en dehors de toute connotation sur les relations phylogénétiques entre céphalopodes et gastéropodes. Les aspects abordés concerneront principalement les aspects géométriques de la croissance et la distinction souvent délicate entre périodicité spatiale et périodicité temporelle de certains caractères.

Bien que les ammonites aient sans doute plus d'affinités phylogénétiques avec les coléoides qu'avec le nautilus (Engeser 1996; Jacobs & Landman 1993), ce dernier est le seul céphalopo-

de actuel possédant une coquille externe sécrétée par le bord apertural du manteau, ce qui implique sans doute certains processus de croissance communs. La première contrainte commune concerne le maintien d'une flottaison nulle, contrainte pour laquelle les résultats obtenus sur le nautilus peuvent être raisonnablement extrapolés à une majorité d'ammonites (Bucher *et al.* 1996). Avant de considérer les structures propres au tube coquillier, il est utile de donner un aperçu sur le mode et le rythme de formation des cloisons ainsi que sur leur espacement dans le phragmocône.

### MODE ET RYTHME DE CONSTRUCTION DES CLOISONS

Le cycle de formation des loges chez le nautilus comprend plusieurs étapes: sécrétion d'une cloison, formation d'un segment siphonculaire, pompage osmotique du liquide caméral et déplacement du corps vers l'avant, la partie postérieure du corps étant alors située à l'emplacement de la prochaine cloison (Ward 1985). Environ 90% du temps d'un

cycle correspond au temps nécessaire à la sécrétion de la cloison et le pompage du liquide caméral s'enclenche dès que l'épaisseur de la cloison en cours de sécrétion atteint 60% environ de son épaisseur définitive. Durant un cycle de formation cloisonnaire, la croissance du tube coquillier à l'ouverture est continue, contrastant ainsi avec le mode de sécrétion discret des cloisons.

Le nautilus devant maintenir une flottaison nulle, l'augmentation du poids de matériel coquillier et du corps mou doit être coordonnée avec le taux de formation des loges lors de la croissance. Ceci impose que le rythme de formation des loges et le taux d'extraction du liquide caméral compensent l'augmentation du poids de la coquille et du corps. Ce système montre toutefois une certaine flexibilité en réponse à des perturbations externes d'amplitudes modestes. Par exemple, dans le cas d'une cassure de la coquille à l'ouverture, c'est-à-dire d'une perte de poids, la réponse de l'animal consiste à réduire le taux de pompage, voire même à réemplir une loge précédemment vidée pour maintenir une flottaison nulle. Réciproquement, l'ajout artificiel d'une surcharge pondérale sous la coquille entraîne le pompage du liquide caméral résiduel des loges les plus récentes (Ward 1986). Ces processus n'interviennent pas dans les déplacements verticaux quotidiens qui sont dus à une nage active et leur rôle se limite à la maintenance d'une flottaison nulle.

La durée de formation des loges du nautilus augmente de manière approximativement exponentielle (Ward 1985; Landman & Cochran 1987). Toutefois, cette progression temporelle est manifestement affectée par les variations du taux de croissance spirale à l'ouverture. Le cas des blessures du bord du manteau est riche d'enseignements à cet égard. Lorsque l'animal est blessé, la croissance du tube à l'ouverture chute durant le temps nécessaire à la régénération des tissus et à la réparation de l'ouverture du tube coquillier. Les cloisons contemporaines de la blessure montrent alors invariablement un resserrement relatif. Enfin, la durée de formation des loges augmente fortement lorsque l'animal atteint le stade adulte, avec un resserrement relatif notable et une épaisseur accrue des cloisons.

Ces contraintes et relations sont transposables aux ammonites dont les espacements septaux sont également influencés par les blessures à l'ouverture et par la chute du taux de sécrétion du tube en fin de croissance. Les différents stades de croissance post-embryonnaire sont aussi reconnaissables dans les variations d'espacement des cloisons (voir synthèse dans Bucher *et al.* 1996). L'espacement des cloisons constitue donc un enregistrement global des fluctuations du taux de croissance, en intégrant

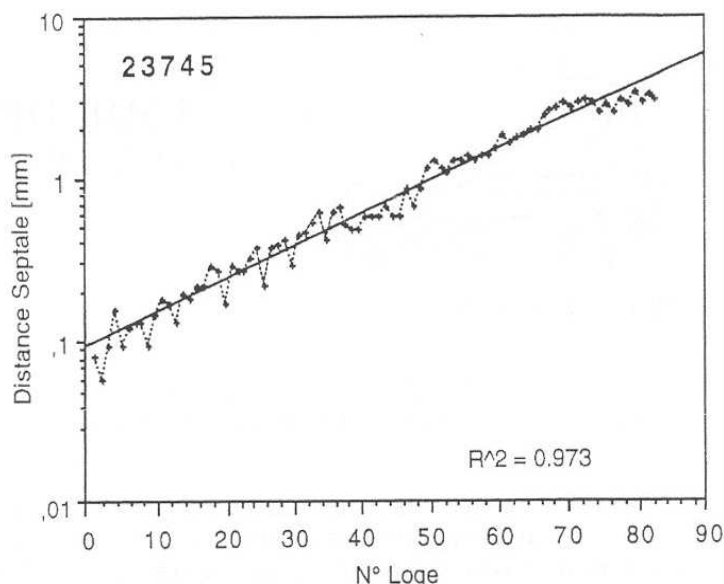


FIGURE 1 - Diagramme semi-logarithmique de la distance septale en fonction du numéro de cloison chez un spécimen juvénile de *Parafrechites meeki* de l'Anisien du Nevada (modifié d'après Bucher *et al.* 1996). Semilog plot of the septal distance versus septum number in a juvenile specimen of *Parafrechites meeki* of the Anisian from Nevada (modified from Bucher *et al.* 1996).

aussi bien les fluctuations intrinsèques qu'extrinsèques. Si l'accès au temps absolu est évidemment exclu dans le cas des ammonites, il est tout de même possible, moyennant certaines précautions, de rechercher des analogies entre temps et position spatiale en prenant le nautilus comme modèle. On remarque ainsi que la distance interseptale (parfaitement équivalente à la mesure de l'angle septal) des ammonites suit une enveloppe exponentielle (Fig. 1). La correspondance entre temps et position établie chez le nautilus conduit à supposer que le rythme de formation des loges des ammonites augmente aussi globalement de manière exponentielle et que les resserrements relatifs des cloisons traduisent une diminution du taux de croissance spirale à l'ouverture du tube. Cette interprétation des relations temps-position des cloisons servira ensuite à apprécier la durée relative de formation de certaines structures à l'ouverture du tube grâce aux variations relatives et concomitantes de l'espacement des cloisons.

## STRUCTURES PÉRIODIQUES DU TUBE COQUILLIER

### STRIES DE CROISSANCE ET LIRAE

Les stries de croissance représentent les plus petites discontinuités morphologiques dans la sécrétion et soulignent l'aspect intermittent de la croissance sur des échelles de temps courtes (par exemple de l'ordre du jour). Les stries de croissance des ammonites sont généralement bien

visibles sur la surface de la couche prismatique externe mais ne sont pas visibles en section. Elles sont rarement continues sur tout le périmètre du tube.

Par leur plus grandes dimensions et leur grande régularité, les lirae se distinguent des stries de croissance ordinaires, bien qu'elles aussi ne soient pas visibles en section. Les stries et les lirae représentent les incréments élémentaires de croissance du tube des ammonites et constituent une topographie minéralisée de la face interne du périostracum. L'existence d'un périostracum chez les ammonites est déductible de la présence de microplis à la surface de la couche prismatique externe, ce qui traduit l'existence d'une membrane superficielle déformable servant de support à la biominéralisation (Checa 1994). L'analogie des microplis avec les bivalves et gastéropodes actuels et surtout la découverte récente d'un périostracum préservé chez *Calliphyloceras* confirme pleinement la relation génétique entre microplis et périostracum chez les ammonites (Bucher, données non publiées). Cela permet aussi d'établir sans ambiguïté le mode de formation des lirae, chacune d'entre elles correspondant à la limite entre deux lames successives d'un périostracum discontinu et projeté. La présence de lirae sur la couche prismatique externe témoigne donc du mode discontinu de la sécrétion, ceci à une échelle spatiale nettement plus grande que celle des stries de croissance ordinaires qui sont généralement associées à un périostracum lisse et continu comme chez *Nautilus pompilius*.

Si les stries de croissance ordinaires sont des structures irrégulières difficiles à décompter, la plus grande taille et la continuité des lirae sur tout le périmètre du tube ont, par contre, permis d'analyser leurs variations d'espacement au cours de l'ontogenèse (Doguzhaeva 1982). L'interprétation des fluctuations de l'espacement des lirae en terme de rythmes de croissance repose sur l'hypothèse d'une périodicité temporelle de ces structures. Par exemple, chez *Calliphyloceras*, l'espacement des lirae est très grand dans les zones régénérées après amputation d'un bout de coquille à l'ouverture (voir aussi Bond & Saunders 1989). Dans cette zone, les lirae sont disposés selon une forme de "remplissage de bassin sédimentaire" et leur espacement décroît jusqu'à des valeurs normales qui sont atteintes lorsque toute la zone amputée est reconstruite. L'espacement anormalement grand des lirae dans une zone à taux de sécrétion accru, comme dans les zones régénérées, est compatible avec l'hypothèse d'une périodicité temporelle des lirae. Cette hypothèse demanderait aussi à être testée, par exemple en recherchant une corrélation entre les variations d'espacement des lirae et les variations d'espacement des cloisons.

## CÔTES

Les côtes des ammonites sont disposées le plus souvent, mais pas invariablement, parallèlement aux stries de croissance et aux lirae qui indiquent les positions successives de l'ouverture. Comme cela a déjà proposé (Savazzi 1990), les côtes sont générées par les reliefs du périostracum qui sont eux-mêmes induits par des systèmes oscillatoires de type activateur-substrat identiques à ceux impliqués dans la formation des motifs colorés des gastéropodes actuels (voir la synthèse récente de Meinhardt 1995).

Plusieurs configurations peuvent être distinguées dans la disposition géométrique des côtes:

- côtes simples, réparties sur toute la hauteur du flanc et subparallèles entre elles. De telles côtes ne peuvent donner l'illusion d'une bifurcation que lorsque deux d'entre elles sont mises en contact par une interruption de croissance (voir mégastries, ci-après) ;
- alternance de côtes principales et intercalaires simples, disposées radialement ;
- côtes primaires radiales devenant polyfurquées, fasciculées, ou virgatotomes, sans interruption de croissance passant par les points de subdivision.

Le premier type de côtes peut être généré par un système oscillatoire simple, sans gradient spatial dans la production du substrat. Les deux autres types de costulation peuvent être générés grâce à la présence d'un gradient spatial dans la production du substrat entraînant une fréquence d'oscillation accrue vers l'aire ventrale. L'indépendance ou la bifurcation des côtes secondaires à partir d'une côte primaire dépend principalement des différentes combinaisons possibles entre taux de diffusion de l'activateur et taux de production du substrat (comparer avec Meinhardt 1995, Fig. 4.4). Ces deux types de costulation représentent des cas extrêmes et de nombreux cas réels se situent en position intermédiaire par combinaison des deux modes. Ceci est suggéré par la présence irrégulière de côtes dites intercalaires situées entre deux ensembles de côtes dites secondaires, chacun de ces ensembles secondaires s'enracinant dans une côte primaire. La costulation de l'aire ventrale de nombreux dactylocératidés du Lias ou des haloritidés du Norien illustre bien ces configurations intermédiaires.

Il est également intéressant de confronter les mécanismes de type réaction-diffusion avec le mode de croissance "segmenté" de Checa & Westermann (1989) ainsi qu'avec le modèle de costulation proposé par Checa (1994). Le modèle de croissance "segmentée" proposé par Checa & Westermann (1989) est résumé dans la figure 2A, les côtes délimitant 11 secteurs de croissance suc-

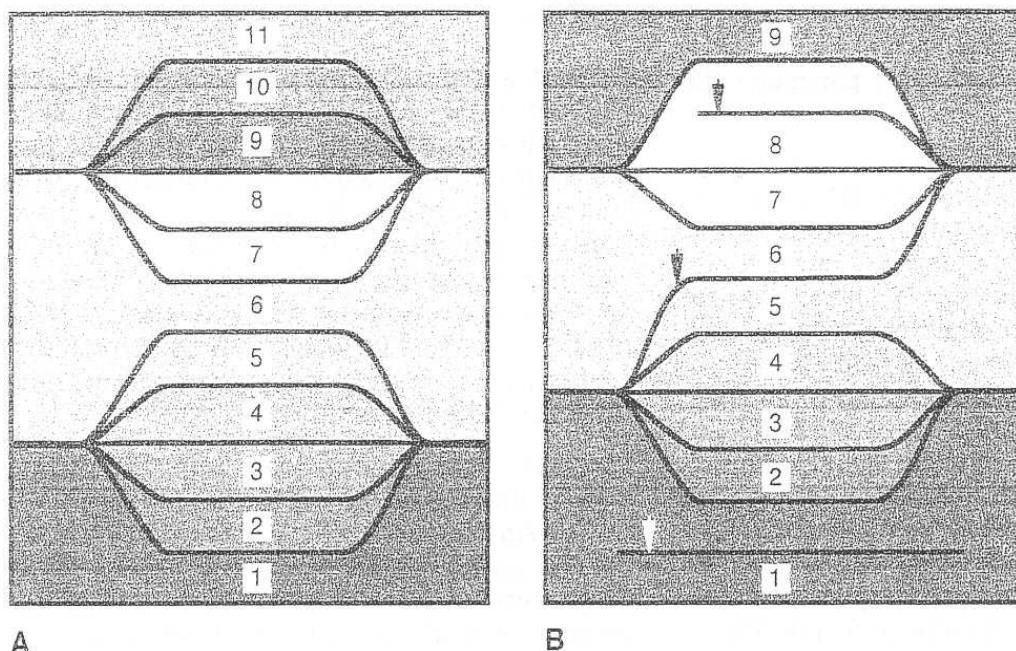


FIGURE 2 - Costulation ventrale simplifiée des périsphinctidés (les numéros sont alignés le long de la ligne siphonale). A: schéma montrant les secteurs de croissance 1 à 11 délimités par les côtes symétriques conformes au modèle de Checa & Westermann (1989). B: schéma montrant les asymétries observables dans la costulation ventrale (voir explications dans le texte). *Simplified ventral ribbing of perisphinctids (numbers are aligned along the siphonal line). A: sketch showing 11 growth sectors bounded by symmetrical ribs according to the growth model of Checa et Westermann (1989). B: sketch showing the asymmetrical pattern of ventral ribbing (see text for explanations).*

cessifs. Chez les espèces ou dans les stades ontogénétiques où la symétrie bilatérale de la costulation est le motif dominant, la perte locale de la symétrie bilatérale des côtes n'est toutefois pas un phénomène rare. Dans les paires symétriques de faisceaux de côtes secondaires, la côte la plus adorale (ou la plus adapicale) d'un des faisceaux peut se rattacher à la côte adapicale du faisceau opposé de la paire suivante (Fig. 2B, limite entre "segments" 5 et 6). Chez certaines formes comme *Erymnoceras* (Jeannet 1951, fig. 241A), l'alternance des deux côtes secondaires issues de chaque côte primaire induit une asymétrie généralisée de la costulation ventrale. Les asymétries bilaté-

rales, tant occasionnelles (c'est-à-dire limitée à une petite portion angulaire de tour comme par exemple chez *Acrochordiceras*, *Reineckeia*, *Garantia*, *Parkinsonia*, *Kosmoceras*, *Stephanoceras*, *Perisphinctes* etc...) que stables (*Eudiscoceras*, hoplitidés, etc.) se révèlent incompatibles avec l'hypothèse d'une croissance "segmentée" telle que celle formulée par Checa & Westermann (1989). De plus, ce modèle n'explique pas la genèse de côtes intercalaires comme dans le "segment" 1 de la figure 2B ou de côtes secondaires avec une ou deux extrémités "libres" comme à l'intérieur du "segment" 8 de la figure 2B. Par contre, de telles variations et asymétries de la costulation sont

## PLANCHE 1

Fig. 1-4 - *Analytoceras articulatum*. Distribution aperiodique et transformations ontogénétiques des mégastries. 1: d'après Wähner (1895), Pl. 8, fig. 12, x 1. 2: d'après Wähner (1895), Pl. 7, fig. 4, x 1. 3: d'après Wähner (1895), Pl. 7, fig. 5, x 1.4: d'après Wähner (1895), Pl. 3, fig. 3, x 0,8. *Aperiodic distribution and ontogenetic changes of megastriae. 1: according to Wähner (1895), Pl. 8, fig. 12, x 1. 2: according to Wähner (1895), Pl. 7, fig. 4, x 1. 3: according to Wähner (1895), Pl. 7, fig. 5, x 1.4: according to Wähner (1895), Pl. 3, fig. 3, x 0,8*

Fig. 5 - *Lytoceras eudesianum*. Distribution aperiodique et stabilité ontogénétique des mégastries. D'après d'Orbigny (1845-1849), Pl. 128, fig. 1, x 0,4. *Aperiodic distribution and ontogenetic stability of megastriae. According to d'Orbigny (1845-1849), Pl. 128, fig. 1, x 0,4.*

Fig. 6 - *Lytoceras fimbriatum*. Distribution périodique et stabilité ontogénétique des mégastries. D'après d'Orbigny (1845-1849), Pl. 98, fig. 1, x 0,3. *Periodic distribution and ontogenetic stability of megastriae. According to d'Orbigny (1845-1849), Pl. 98, fig. 1, x 0,3.*

Fig. 7 - *Alocolytoceras germanii*. Spécimen montrant 9 mégastries par tour, mais sans périodicité exacte. D'après d'Orbigny (1845-1849), Pl. 101, fig. 4, x 1. *Specimen showing 9 megastriae per whorl, but without periodical spacing. According to d'Orbigny (1845-1849), Pl. 101, fig. 4, x 1.*

Fig. 8 - *Pachylytoceras torulosum*. Distribution aperiodique et stabilité ontogénétique des mégastries. D'après d'Orbigny (1845-1849), Pl. 102, fig. 1, x 0,8. *Aperiodic distribution and ontogenetic stability of megastriae. According to d'Orbigny (1845-1849), Pl. 102, fig. 1, x 0,8.*

Fig. 9 - *Gaudryceras kayei*. Distribution périodique et stabilité ontogénétique des mégastries. D'après Kossmat (1895), Pl. 3 fig. 2, x 1. *Periodic distribution and ontogenetic stability of megastriae. According to Kossmat (1895), Pl. 3 fig. 2, x 1.*

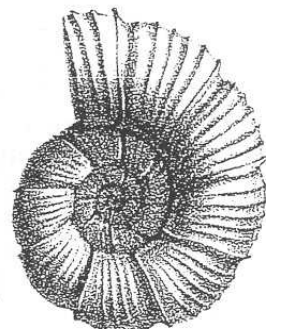
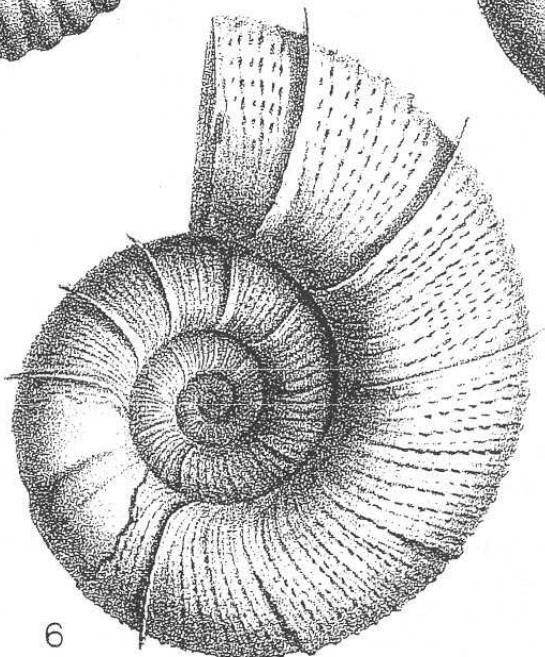
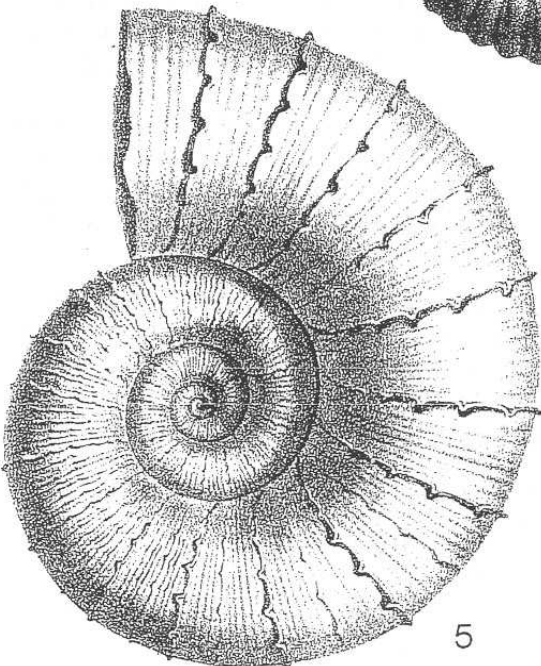
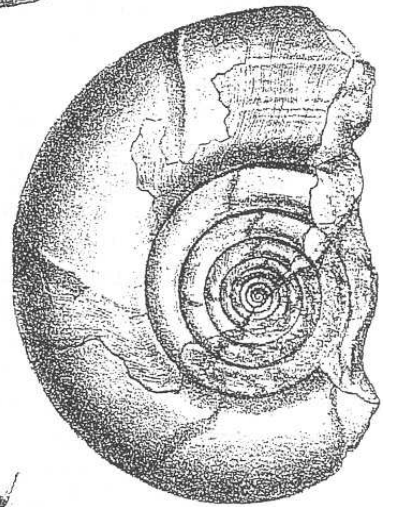
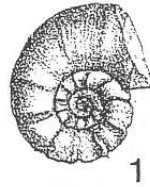
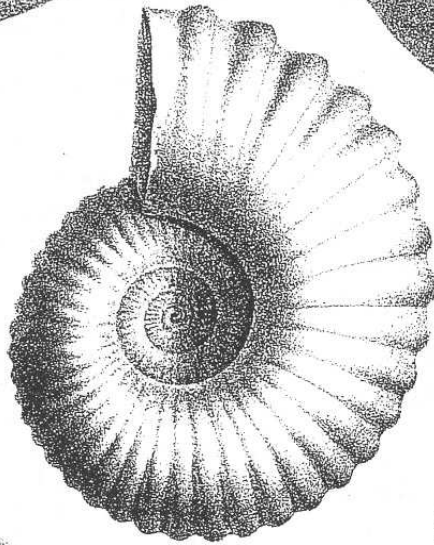
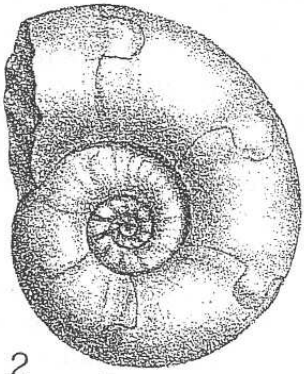
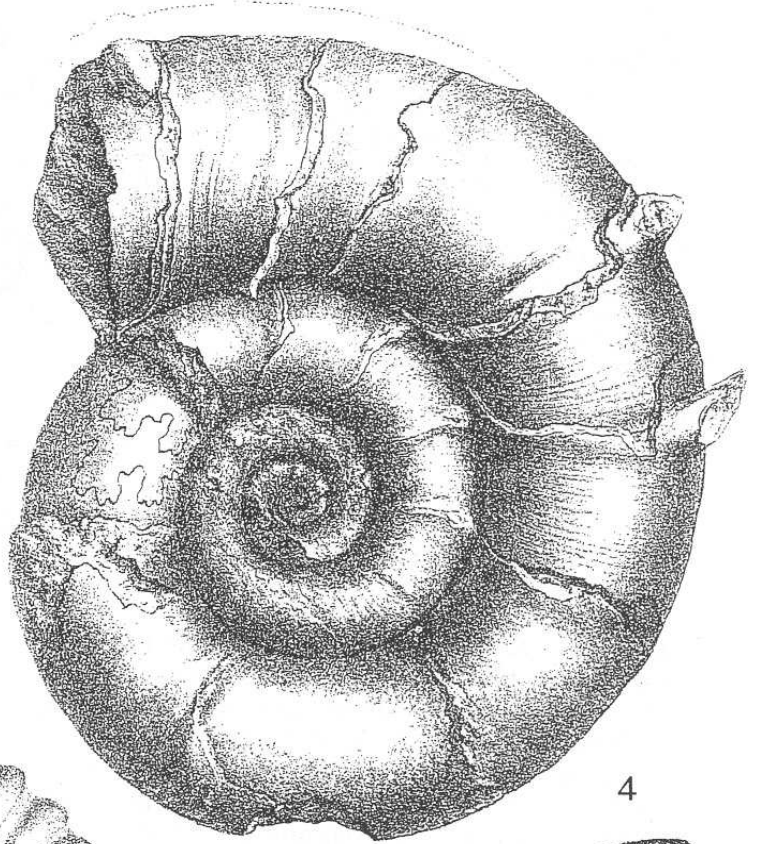
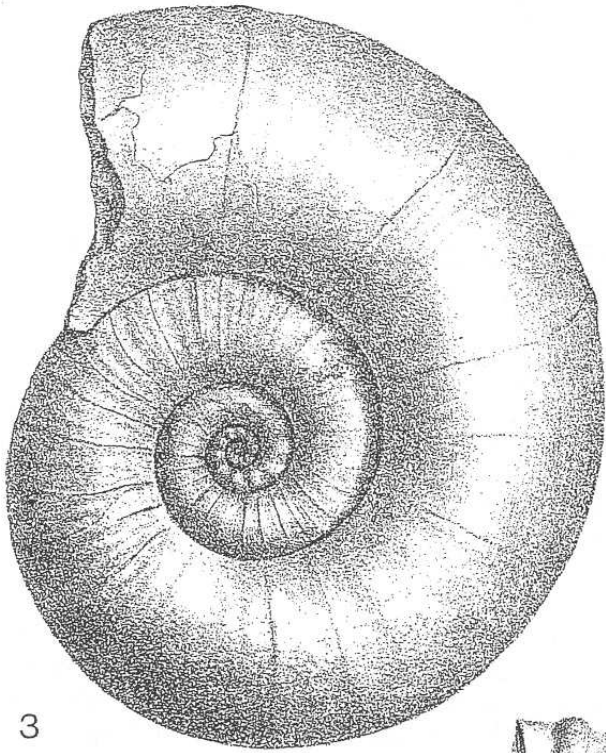
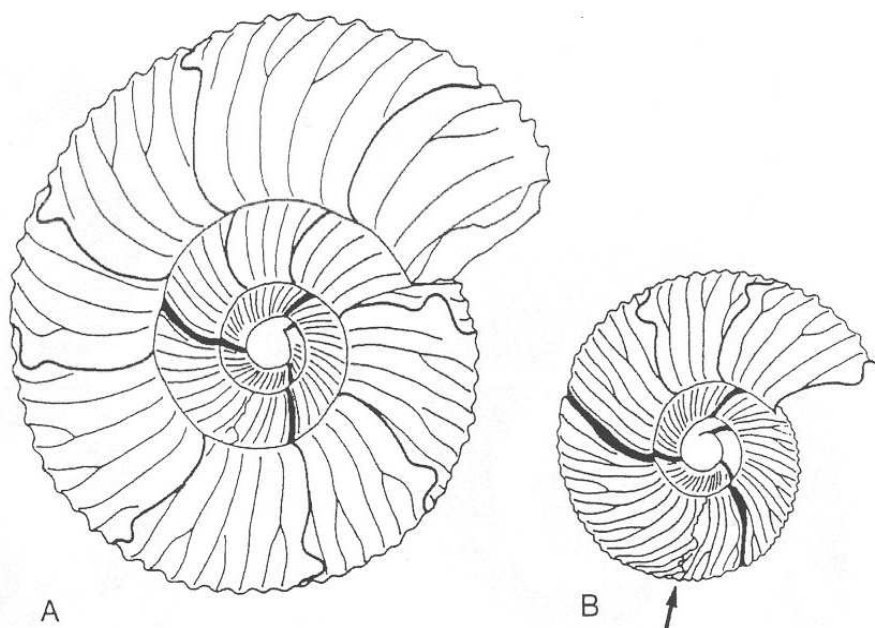


FIGURE 3 - *Dichotomoceras* sp. indet. (Oxfordien, Madagascar), x 2. **A** : Distribution périodique des constrictions dans les tours les plus internes relayée par une distribution aperiodique des mégastries sur les tours suivants. **B** : La position périodique de la dernière constriction n'est pas modifiée par la présence d'une blessure (flèche noire). **A** : Periodic distribution of constrictions on innermost whorls followed by aperiodic distribution of megastriae on later whorls. **B** : The periodic position of the last constriction is not altered by a repaired shell injury (black arrow).



tout à fait explicables par les modèles de type activateur-substrat. La genèse des côtes fibulées ("looped ribs") ou la bifurcation des côtes chez *Duashnoceras* (Checa & Westermann 1989, fig. 1C et 2G-H) relève toutefois d'un processus de croissance différent et effectivement discontinu, attribué ici à la formation de segments réels délimités par des mégastries.

Il faut également noter que les côtes asymétriques comme celle illustrées dans la figure 2B sont difficilement compatibles avec le modèle costulation par rétraction musculaire proposé par Checa (1994). Ce dernier modèle postule que les microplis, qui traduisent effectivement bien la présence d'un périostracum, seraient induits en même temps que les côtes par la rétraction musculaire du bord apertural du manteau. Dans ce modèle, la côte primaire et les côtes secondaires qui s'y rattachent se formeraient par plissement simultané et symétrique. D'autres arguments tels que la présence de microplis combinée à l'absence de côtes chez *Calliphyloceras*, *Cepaea* ou *Unio*, s'opposent aussi à ce modèle de formation des côtes et microplis par rétraction.

Chez *Lytoceras cornucopiae* (Pl. 2, fig. 1), l'espace intercostal diminue au cours de la sécrétion d'un segment délimité par deux mégastries, mais l'amplitude des côtes reste approximativement constante. Si l'on fait l'hypothèse que la formation des côtes est générée par un système activateur-substrat oscillant avec une fréquence temporelle stable, cela implique une diminution du taux de croissance durant la formation d'un segment. Cette hypothèse s'appuie aussi sur l'examen d'un spécimen tératologique montrant une cassure de l'ouverture en forme de large et profonde échancre. Sur la zone régénérée, l'espacement des

côtes est d'abord anormalement grand, puis décroît légèrement au fur et à mesure que l'échancre se comble. Sur toute la zone régénérée, l'espacement des côtes est plus grand que sur le reste de la coquille. Sachant que le taux de sécrétion est notablement élevé lors de la régénération des zones amputées, l'espacement anormalement grand des côtes est aussi compatible avec l'hypothèse d'un système oscillatoire stable. Dans le cas de *Lytoceras cornucopiae*, les côtes semblent donc proches de réels marqueurs temporels périodiques.

Un cas différent est illustré par *Pseudodanubites halli*, forme serpenticône à côtes simples limitées aux flancs. L'intensité des côtes augmente sans modification de leur espacement au cours de la construction d'un segment délimité par deux constrictions. Si l'on suppose un taux de sécrétion constant, en mm de coquille par unité de temps, cela implique que le temps de formation des côtes augmente dans un segment. En d'autres termes, la diminution du taux de croissance spirale est accompagnée d'une augmentation du taux de croissance radiale. Dans un tel cas, les côtes ne peuvent être directement comparées à des marqueurs temporels périodiques.

La sécrétion des épines creuses associées aux mégastries paraboliques chez *Euaspidoceras* et *Analytoceras* relève du même processus de diminution et d'arrêt de la croissance spirale au profit d'une augmentation très localisée de la croissance radiale conformément au point de vue exprimé par Checa (1987).

Enfin, la superposition de deux systèmes réaction-diffusion périodiques permet également d'intégrer la formation des tubercules, des épines, et des clavi observables sur les coquilles d'ammo-

nites. Une costulation réticulée (*Lytoceras cornucopiae*) ou des rangées spirales de tubercules superposées aux côtes radiales (*Trachyceras*) suggère la présence de deux systèmes, l'un parallèle, l'autre perpendiculaire à l'ouverture. La présence de nodosités à l'intersection de deux familles de lignes spirales obliques par rapport à l'ouverture tel que chez *Catenohalorites* suggère que ces systèmes peuvent aussi se comporter comme des ondes non stationnaires. De plus, les traumatismes du manteau entraînent des déphasages aussi bien dans la périodicité des colorations (Pl. 2, fig. 6-7) que dans la périodicité spatiale des côtes et tubercules (Fig. 3; Pl. 2, fig 8-9), ce qui suggère à nouveau une similitude des mécanismes mis en jeu.

Checa (1987) et Dommergues (1988) ont montré l'existence de corrélations entre les variations de l'espacement costal et les variations de l'espacement septal. Bucher & Guex (1990) ont également illustré comment la variation intraspécifique de la densité costale covarie avec l'espacement septal, par l'intermédiaire des longueurs de segments sécrétés entre deux mégastries (voir chapitre Mégastries).

## CONSTRICIONS

Les constriction sont définies comme des sillons plus ou moins radiaux sur la surface de la coquille. Elles correspondent habituellement à des étranglements du tube et se traduisent donc aussi par la présence de sillons sur le moule interne. Chez les formes dont les tours sont à peu près aussi hauts qu'épais, les constriction s'intercalent dans les côtes avec une discordance faible (par ex. *Properisphinctes*). Lorsque les tours sont hauts (par ex. *Morphoceras*) ou épais (par exemple *Olcostephanus*), les constriction deviennent fortement discordantes par rapport aux côtes précédentes qu'elles semblent faussement recouper. Leur formation peut être conçue comme une croissance différentielle de l'ouverture par addition d'incrément dont le périmètre se raccourcit de plus en plus selon une polarité dorso-ventrale, les derniers incréments se réduisant à l'aire ventrale. L'ouverture ainsi formée, fortement oblique par rapport à l'orientation des côtes précédentes, induit une rotation importante du tube lors de la reprise de la sécrétion du segment suivant dont les côtes sont concordantes avec la constriction. Plus rarement, les constriction peuvent être à la fois obliques par rapport aux côtes précédentes et aux côtes postérieures comme dans le cas de *Juvavites*. Ceci suggère une croissance différentielle de part et d'autre de la constriction.

Chez les périsphinctidés, la propagation spirale d'une déformation des stries et des côtes, occa-

sionnée par une blessure du manteau, s'arrête avec la construction de la constriction suivante (Simoulin 1945). Ceci implique une réorganisation certaine de la masse cellulaire du bord apertural du manteau dans le processus de formation des constriction. Toutefois, une telle réorganisation ne semble pas s'accompagner de discontinuités structurales affectant les différentes couches coquillères.

Le nombre, la profondeur et l'obliquité des constriction varient selon les spécimens d'un même assemblage. Elles sont souvent plus nombreuses, plus profondes et plus obliques chez les individus fortement costulés et à tour épais, suivant en cela la loi de covariation de Buckman (Westermann 1966). Leur distribution au cours de l'ontogénèse varie beaucoup selon les taxa et peut occuper tout ou partie du développement ontogénétique, tant de manière périodique qu'apériodique selon le taxon considéré. Dans le cas d'une distribution périodique de trois constriction par tour comme dans le stade juvénile de *Dichotomoceras* (Fig. 3), il est remarquable que la périodicité spatiale des constriction ne soit pas modifiée malgré la perturbation engendrée par une blessure relativement importante.

La recherche de corrélations entre l'espacement des constriction et l'espacement des cloisons est un point important encore peu documenté. Lorsque les constriction deviennent plus fréquentes sur les loges d'habitation adultes, il semble légitime de supposer une corrélation avec la chute générale du taux de croissance, ce qui concorde également avec l'approximation des dernières cloisons. Chez les périsphinctidés, la présence d'un péristome temporaire associé à une constriction située avant l'ouverture finale n'est observable que sur des loges d'habitation adultes (F. Atrops & C. Mangold, com. orale 1996). Ceci a conduit depuis longtemps bon nombre d'auteurs à extrapoler ces observations faites sur les loges d'habitation matures aux stades juvéniles et à considérer toutes les constriction comme des ouvertures temporaires. Toutefois, les constriction associés aux péristomes intermédiaires plus ou moins élaborés des loges adultes montrent que la sécrétion du segment suivant se fait depuis l'intérieur du tube coquillier. Les constriction des stades matures diffèrent des constriction des stades juvéniles qui ne montrent apparemment pas de telles discontinuités structurales dans la disposition des couches coquillères. Pour ces taxa, une signification identique des constriction tout au long du développement ontogénétique reste à démontrer.

## VARICES

Les varices sont définies comme un épaississement de la coquille généré par un renflement de la

couche nacré (Birkelund 1981). Celles-ci se marquent également par un sillon sur le moule interne. Sur la surface externe de la coquille, elles se traduisent par un renflement comme, par exemple, chez les desmoceratacés ou sont invisibles comme chez les isculitidés et les arcestacés. Chez ces taxons, la présence de varices ne perturbe pas la disposition normale des stries de croissance. Chez les phylloceratidés possédant des lirae, l'agencement de ces dernières n'est pas modifié par la présence de varices. Ces observations indiquent que la formation des varices n'implique pas de réorganisation du bord apertural du manteau dans la sécrétion du périostracum et de la couche prismatique externe, ce qui coïncide avec l'absence de toute rotation abrupte de la trajectoire de sécrétion du tube.

Une éventuelle covariation de l'espacement des varices avec la géométrie de la section du tour reste à établir. Les varices montrent généralement une distribution périodique, pouvant rester constante pendant un certain nombre de tours et changer brutalement pour autre une fréquence donnée. Il n'existe pas de corrélation entre l'espacement des varices et les fluctuations de l'espacement septal à l'arrière de la loge d'habitation, comme constaté chez *Proarcestes* et *Desmoceras* (Bucher, données non publiées).

Malgré l'absence de données quantitatives, la distribution des varices dans l'ensemble des géométries réalisées chez les ammonites semble plutôt caractéristique des formes involutes et lisses.

Leur signification morphogénétique reste néanmoins énigmatique.

## MÉGASTRIES

Les mégastries sont définies comme des discontinuités majeures de la coquille formées par la séquence des processus suivants: arrêt de croissance accompagné ou non de résorption partielle du bord de l'ouverture, retrait du manteau à l'intérieur du tube coquillier, rotation du bord du manteau et sécrétion d'un nouveau segment (Bucher *et al.* 1996).

Chez les ammonites, les couches prismatiques externes et nacrées sont seules impliquées dans la formation des mégastries. La couche prismatique interne ou couche préseptale, sécrétée vers la fin de la loge d'habitation, n'est pas affectée par une telle discontinuité. Ceci indique que tout le processus se déroule dans un laps de temps inférieur à celui nécessaire à la sécrétion d'un peu moins d'une longueur de loge d'habitation. Les relations structurales des couches coquillières dans une mégastrie sont analogues à celles des coquilles régénérées après cassure de l'ouverture.

La morphologie des mégastries peut varier non seulement en fonction des taxons considérés (voir Pl. 1 et Bucher *et al.* 1996, fig. 10 pour la classification des mégastries), mais aussi au cours de l'ontogenèse (Pl. 1, fig. 1-4). Elles apparaissent juste après la constriction népionique et avant toute costulation et tuberculation. Dans les stades de crois-

## PLANCHE 2

Fig. 1 - *Lytoceras cornucopiae* (FSL99927). Diminution de l'espace intercostal dans chaque segment limité par des mégastries (la flèche indique le sens d'enroulement), x 1. *Decreasing spacing of ribs on each shell segment bounded by megastriae (arrow indicates adoral direction).*

Figs 2-3 - *Epitonium scalare* (FSL99928). Distribution périodique des mégastries, à l'exception du resserrement final diagnostique du stade mature, x 1. *Periodic distribution of megastriae, with exception of final approximation diagnostic of mature stage.*

Figs. 4-5 - *Melongena corona* (FSL99929). Distribution apériodique des mégastries associées aux replis épineux, x 0,5. *Aperiodic distribution of megastriae and associated spiny folds.*

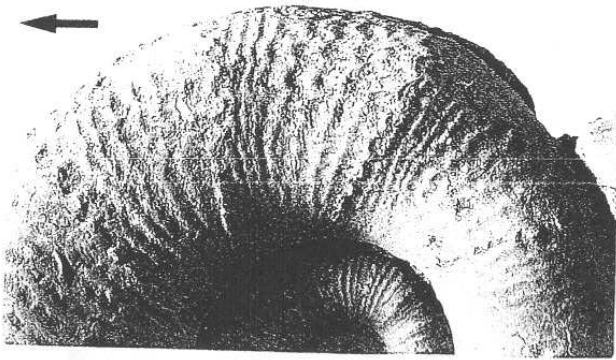
Fig. 6 - *Conus vexillum* (FSL99930). Perte de la périodicité de la coloration provoquée par une cassure de l'ouverture (limite de la cassure soulignée par une flèche noire), x 0,5. *Loss of periodical color pattern resulting from a repaired apertural injury (shell breakage underlined by black arrow).*

Fig. 7 - *Busycon spiratum* (FSL99931). Perte de la périodicité de la coloration provoquée par une cassure de l'ouverture, x 0,5. *Loss of periodicity in color pattern resulting from a repaired apertural injury.*

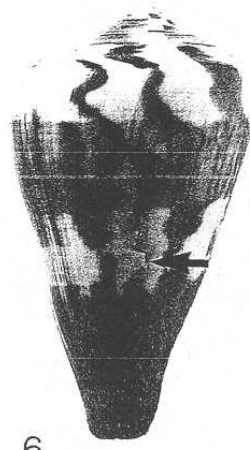
Figs. 8-9 - *Volema colchlidum* (FSL99932). Perte de la périodicité des tubercules provoquée par une cassure de l'ouverture, x 0,5. *Loss of periodicity in tubercles spacing resulting from a repaired apertural injury.*

Figs 10-11 - *Murex scolopax* (FSL431113). Périodicité des mégastries non affectée par des cassures d'ampleur variable (cassures soulignées par deux flèches noires). 10: amputation limitée de l'ouverture d'un segment complètement achevé (face adapicale de l'ancienne épine principale préservée), x 2. 11: amputation d'environ 3/4 de la longueur d'un segment complètement achevé (dessus de l'ancienne épine principale préservée), x 2. *Periodical spacing of megastriae whose respective positions remain unaltered by repaired shell injuries of different magnitudes (shell breakages underlined by pairs of black arrows). 10: minor breakage of the aperture of a completed segment (adapical side of former main spine preserved). 11: massive breakage of about 3/4 of the length of a previously completed shell segment (upper part of former main spine preserved).*

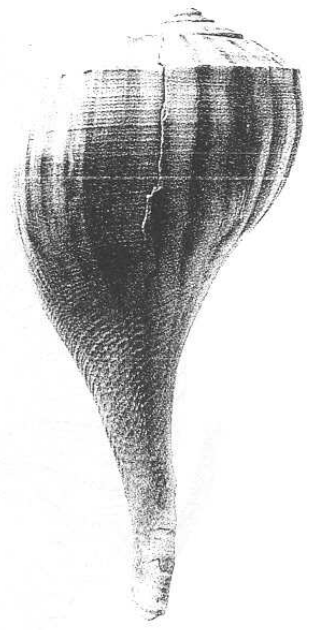




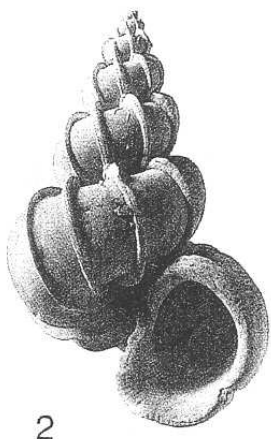
1



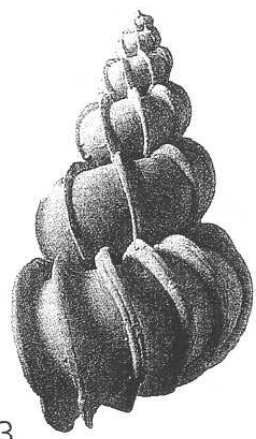
6



7



2



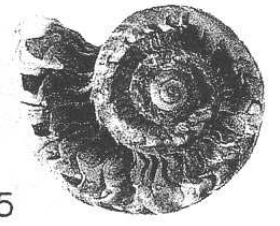
3



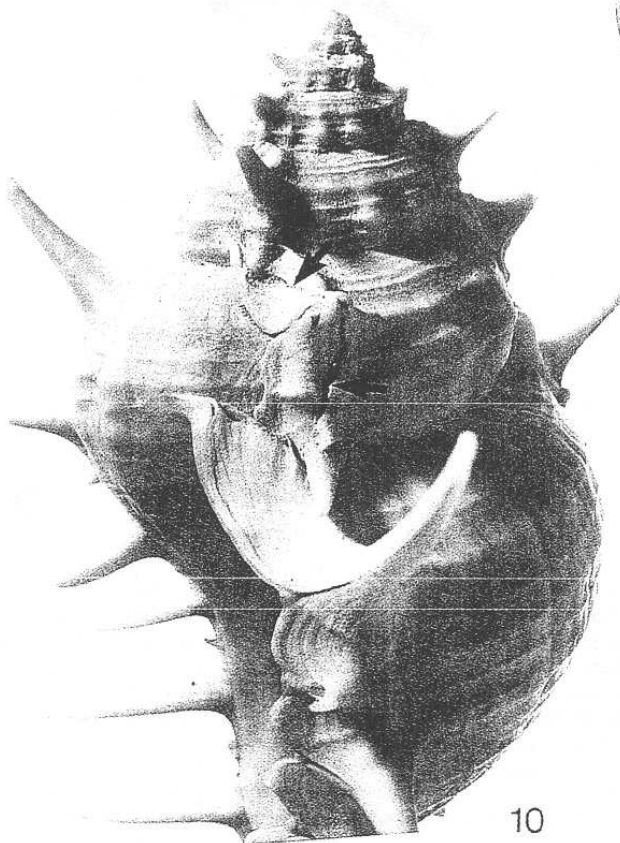
8



4



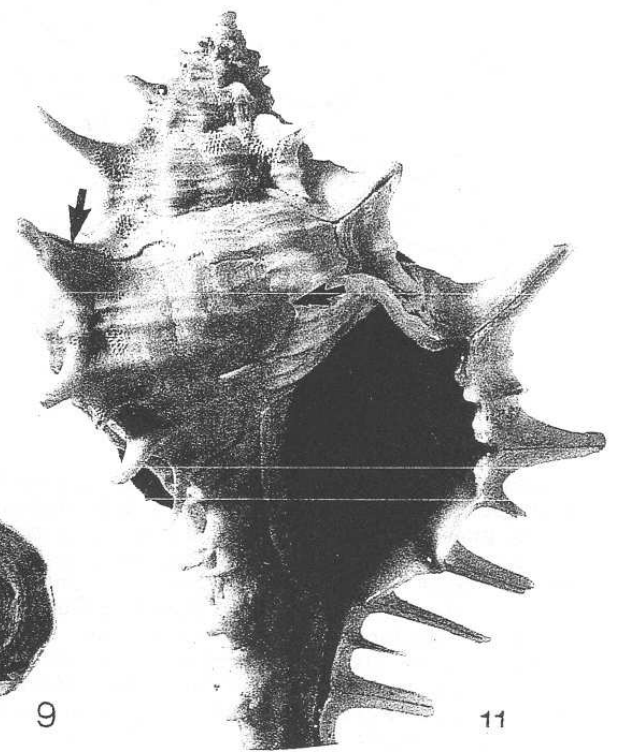
5



10



9



11

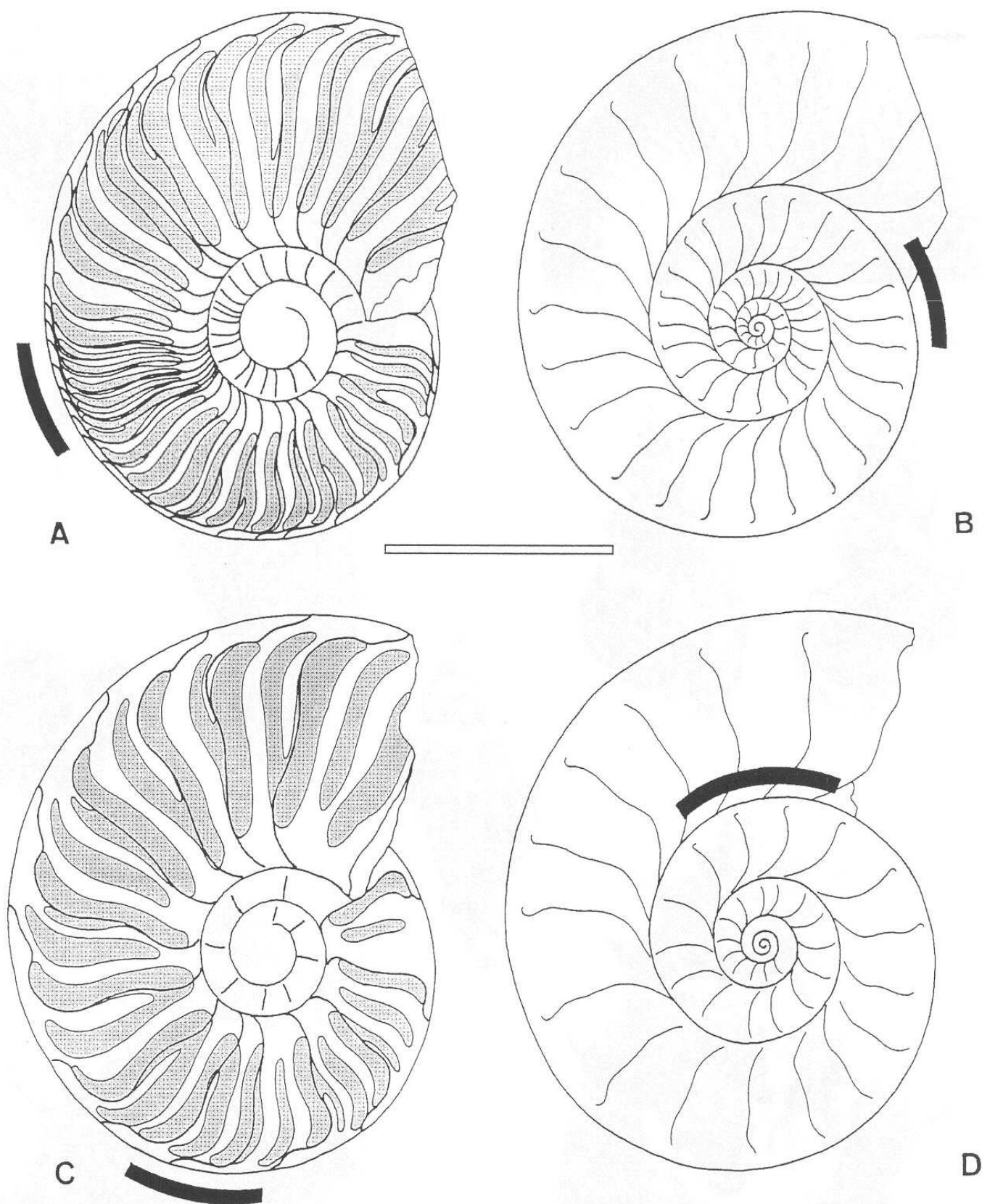
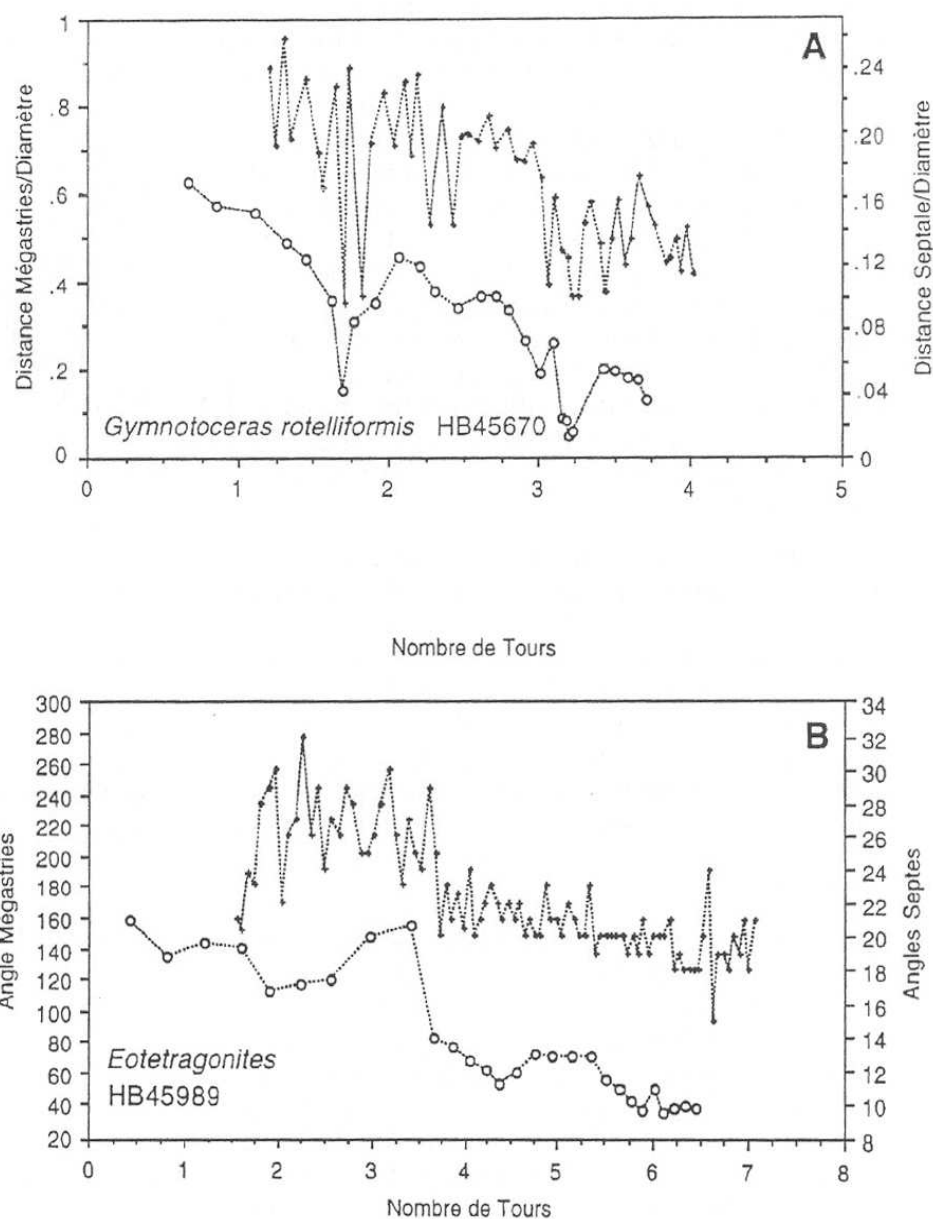


FIGURE 4 - Vues latérales (A,C) et sections médianes (B,D) de deux spécimens de *Gymnotoceras rotelliformis* (Anisien, Nevada). A & B: spécimen comprimé, HB 45582. C & D: spécimen déprimé, HB 45663. En vue latérale, les aires grises représentent les côtes et les lignes noires représentent les mégastries. En section médiane, le siphon n'est pas reproduit et seules les septes sont figurés. Les mégastries, les côtes et les septes ont un espacement plus faible chez le variant le plus comprimé. Les arcs noirs indiquent les resserrements relatifs des mégastries (A,C) contemporains de la formation des resserrements relatifs des septes (B,D) pour chaque spécimen. Echelle: 1 cm. (d'après Bucher & Guex 1990). *Diagrammatic lateral views (A,C) and median sections (B,D) of two specimens of *Gymnotoceras rotelliformis* (Anisian, Nevada). A & B: compressed specimen, HB 45582. C & D: depressed specimen, HB 45663. In lateral view, the shaded area represent ribs, the dark lines, megastriae. In median cross section, the siphuncle is omitted for simplicity, and only the septa are shown. Megastriae, ribs, and septa are all more closely spaced in the more compressed specimen. The black arcs indicate intervals of closely spaced megastriae (A,C) that correspond in time of formation with the intervals of closely spaced septa (B,D) within each specimen. (from Bucher & Guex 1990).*

FIGURE 5 - Diagrammes d'espacement septal (croix) et d'espacement de mégastries (cercles) en fonction du nombre de tours chez deux espèces d'ammonites. Les courbes d'espacement septal sont translatées vers la droite par rapport à celles des mégastries pour compenser la longueur connue de la loge d'habitation. Ceci permet de comparer les variations relatives des deux courbes aux mêmes moments de la croissance. A: *Gymnotoceras rotelliformis* (Anisien, Nevada). Les variations principales des deux courbes sont corrélables après une translation de 0,5 tours de la courbe d'espacement septal vers la droite. B: *Eotetragonites* sp. indet. (Crétacé, Madagascar). Les deux courbes covarient (mesures en degrés pour les deux axes y) après translation de 230° de la courbe d'espacement septal vers la droite, ce qui correspond à une bonne approximation de la longueur de la loge d'habitation de *Eotetragonites*. (Modifié d'après Bucher et al. 1996). Plots of septal spacing (crosses) and megastriae spacing (open circles) versus whorl number in two ammonoid species. Curves of septal spacing have been translated to the right with respect to those of megastriae spacing to compensate for the known length of the body chamber so that the megastriae and septa that formed at approximately the same time appear near one another. A: *Gymnotoceras rotelliformis* (Anisian, Nevada). The patterns of septal spacing and megastriae spacing are broadly similar. Septal curve has been translated 0.5 whorls to the right. B: *Eotetragonites* sp. indet. (Cretaceous, Madagascar). The pattern of septal spacing covaries with that of megastriae spacing (both are measured in degrees as indicated on the y-axis). Septal curve has been translated 230° to the right, which is a good approximation of the body chamber length in *Eotetragonites*. (Modified from Bucher et al. 1996).



sances ultérieurs de *Parafrechites meeki*; les mégastries sont fréquemment associées aux côtes, suggérant une relation entre pauses de la sécrétion et formation des côtes. Entre deux mégastries consécutives, les côtes sont disposées de manière plus ou moins parallèles. Lorsque les côtes bifurquent, la mégastrie se trouve invariablement sur le côté adapical de la côte adorale de la paire bifurquant. Lorsque les mégastries sont très rapprochées, on obtient une juxtaposition de fraction de côtes génétiquement différentes et donnant l'illusion d'une seule côte basse et irrégulière.

Les mégastries sont aussi invariablement associées aux tubercules paraboliques et aux épines creuses, ce qui témoigne de leur caractère intrinsèque (par exemplz *Keyserlingites*, *Ussurites*, *Analytoceras*, *Mirosphinctes*, *Euaspidoceras*, *Zigzagigeras*, *Crioceratites*, etc.). Les figures 1 à 4 de la planche 1 illustrent bien les changements morphologiques des

mégastries au cours de la croissance d'*Analytoceras articulatum*. Dans les tours les plus internes, les mégastries succèdent immédiatement aux colliers aperturaires, comme chez *Alocolytoceras* (Pl. 1, fig. 7). Dans les stades juvéniles suivants, les mégastries portent les parabolae en position marginale (Pl. 1, fig. 2), puis se simplifient (Pl. 1, fig. 3), avant de porter des épines creuses marginales sur la loge d'habitation adulte (Pl. 1, fig. 4).

Chez *Pachylytoceras torulosum* (Pl. 1, fig. 8), chaque segment débute par la seule et unique côte qu'il porte. Chez *Gaudryceras kayei* (Pl. 1, fig. 9), les mégastries, peu visibles sur l'illustration de Kossmat, suivent en fait le bord adoral des renflements de la coquille. Ces épaisissements, également marqués par un sillon sur le moule interne, résultent de l'emboîtement des segments coquilliers consécutifs et peuvent facilement être confondus avec des varices.

Les pauses de croissance spirale résultant de la formation des mégastries se reflètent dans l'espacement septal (Fig. 4, 5). Cette relation est documentée chez *Gymnotoceras* et *Parafrechites* (Bucher & Guex 1990) et chez *Eotetragonites* (Bucher *et al.* 1996). Les corrélations entre fluctuations de l'espacement des mégastries et fluctuations de l'espacement septal ont été établies empiriquement, en translatant la courbe d'espacement septal vers la gauche jusqu'à ce que l'on obtienne la meilleure corrélation possible avec la courbe d'espacement des mégastries (Fig. 5). La valeur de la translation effectuée (en nombre de tours) est une très bonne approximation de la longueur angulaire de la loge d'habitation, comme cela a pu être vérifié *a posteriori*.

La distribution spatiale des mégastries au cours de la croissance montre une grande variabilité selon les espèces considérées. Une première catégorie de distribution peut être qualifiée de périodique: *Nannolytoceras*, *Eotetragonites* (Fig. 5B), *Gaudryceras* (Pl. 1, fig. 9), *Alocolytoceras* (Pl. 1, fig. 7), *Lytoceras eudesianum* (Pl. 1, fig. 6) en fournissent de beaux exemples parmi les lytocératidés. Des changements soudains de périodicité peuvent aussi se produire au cours de l'ontogenèse (Fig. 5B; Pl. 1, fig. 9).

Chez les gastéropodes possédant des mégastries périodiques (Pl. 2, fig. 2-3, 10-11), il est fréquent de constater que celles-ci se forment légèrement avant le recouvrement d'une mégastrie du tour précédent, s'organisant ainsi en lignes spirales en vue apicale. La stabilité de cette périodicité spatiale est attestée par la régénération de segments amputés qui replace les mégastries et épines associées dans leur position initiale. Une reconnaissance tactile du bord pariétal du manteau est généralement invoquée dans la formation de ces structures périodiques.

Un second mode de distribution correspond aux distributions aperiodiques au cours de la croissance. Ce type de distribution est beaucoup plus fréquent que le précédent et est illustré ici par quelques exemples comme *Analytoceras*, *Lytoceras fimbriatum*, *Pachylytoceras* chez les lytocératidés (Pl. 1), par *Dichotomoceras* chez les périsphinctidés (Fig. 3) et par *Gymnotoceras* chez les beyrichitidés (Fig. 4). Dans ce dernier cas particulier, il est aussi intéressant de noter que la densité de mégastries et la densité septale covarient avec la géométrie de la section du tour et la robustesse de la costulation, c'est-à-dire selon la loi de covariation de Buckman. Le passage au stade mature chez *Analytoceras articulatum* (Pl. 1, fig. 4) se traduit par un resserrement relatif des mégastries associées aux épines creuses. Le même phénomène d'approximation s'observe chez *Parafrechites* et

*Gymnotoceras* lors du stade submature qui précède alors un stade adulte dépourvu de mégastries (Bucher & Guex, 1990; fig. 3).

Chez *Lytoceras cornucopiae*, l'amputation partielle de la partie adorale d'un segment de coquille montre que la zone régénérée est construite de manière à juste dépasser la position de l'ancienne ouverture. La nouvelle mégastrie formée à la fin de la régénération occupe tout le périmètre du tube, y compris en avant la partie indemne portant l'ancienne mégastrie. La nouvelle mégastrie est par contre très asymétrique, avec un retrait important situé dans la continuité de la zone la plus profondément amputée. La sécrétion d'un segment supplémentaire est nécessaire au rétablissement de la symétrie des mégastries. Des blessures de plus grande ampleur peuvent également provoquer un changement important de la forme et de l'espacement des mégastries chez *Lytoceras cornucopiae*. Normalement rursiradiées, elles peuvent devenir prosiradiées, avec une chute concomitante de leur espacement relatif. Chez cette espèce, la réaction aux blessures d'intensité diverse indique une absence manifeste de périodicité spatiale des mégastries.

## MODE DE CROISSANCE

### GÉOMÉTRIE DES INCRÉMENTS

La plupart des structures décrites ci-dessus reflètent la sécrétion de portion de tour en tant qu'unités distinctes. Il est important de rappeler que de tels "segments" de tour ne correspondent pas nécessairement à une durée déterminée. Du point de vue géométrique, il est possible d'interpréter des structures comme les constriction et les mégastries si on considère que la croissance par accréation d'un tube enroulé peut se faire soit en ajoutant des incréments de longueur constante (mode de croissance similaire, Fig. 6, 7), soit en ajoutant des incréments plus longs du côté ventral du tube que du côté dorsal (mode de croissance différentiel, Fig. 6, 7).

La croissance différentielle permet d'approcher au mieux un enroulement du tube suivant une spirale logarithmique unique. Au contraire, la croissance similaire impose des rotations répétées pour maintenir l'enroulement ce qui engendre la formation de segments délimités par des mégastries ou des constriction, chaque segment correspondant à une spirale logarithmique propre. Une croissance à la fois similaire et différentielle est parfaitement possible et s'observe chez nombre d'ammonites montrant une augmentation progressive de l'involution au cours de l'ontogenèse.

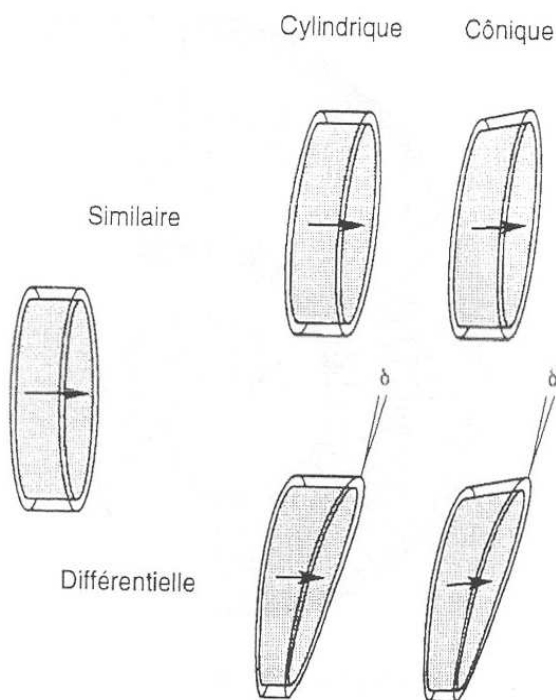


FIGURE 6 - Géométrie idéalisée des incréments de croissance (stries de croissance ou lirae). Lorsque la longueur des incréments est constante sur tout le périmètre de l'ouverture, la croissance est similaire ( $d=0$ ). Lorsque la longueur des incréments n'est pas constante sur tout le périmètre de l'ouverture, la croissance est différentielle ( $d>0$ ). Les flèches noires indiquent la trajectoire du centre de l'incrément. *Idealized geometry of growth increments (growth striae or lirae). If the length of the increments is constant all around the perimeter of the aperture, then growth is similar ( $d=0$ ). If the length of the increments varies around the perimeter of the aperture, then growth is differential ( $d>0$ ). Black arrows indicate the trajectory of the center of the increment.*

Les modèles de morphologie théorique actuellement disponibles et applicables aux ammonites (voir synthèses de Savazzi 1995; Okamoto 1996) sont tous basés sur un mode de croissance différentiel particulier où la somme des angles  $\delta$  (Fig. 6) sur un tour complet vaut exactement  $360^\circ$ , ce qui correspond à une situation spéciale où l'axe d'enroulement reste dans le plan de l'ouverture (ouverture radiale dans la terminologie de Linsley 1977). Beaucoup de cas réels (croissance similaire ou différentielle avec  $\sum\delta < 360^\circ$  sur un tour complet) ne correspondent pas à cette configuration particulière et montrent des réorientations épisodiques du plan de l'ouverture (ouverture tangentielle dans la terminologie de Linsley 1977) par l'intermédiaire de mégastries et/ou de constriction. Il semble bien exister une relation géométrique, d'une part entre croissance similaire et construction discontinue et, d'autre part, entre croissance radiale et construction continue.

#### PÉRIODICITÉ ET APÉRIODICITÉ DES RÉORIENTATIONS

L'importance du rôle joué par le tour précédent dans la périodicité des constriction et des mégas-

tries est invoquée par la plupart des auteurs récents (Seilacher & Gunji 1993; Savazzi 1995). Le bord du manteau serait capable de détecter les anciennes ouvertures et de déclencher la formation d'une structure identique. Le meilleur argument en faveur de cette hypothèse est que les traumatismes, qui imposent un retard chronologique indéniabla dans la croissance, ne perturbent pas la périodicité spatiale de ces structures (Fig. 3). Ceci semble à priori exclure tout contrôle chronologique interne dans le positionnement de ces structures. Dans le cas des bandes colorées des gastéropodes, un mécanisme semblable de reconnaissance "chimiotactile" est aussi invoqué (Meinhardt 1995). Si la sensibilité et la réactivité du manteau dans le déclenchement et la reproduction des structures préexistantes constituent une hypothèse séduisante, ce mécanisme ne semble toutefois pas s'exercer durant toute l'ontogenèse.

L'exemple d'*Epitonium scalare* (Pl. 2, fig. 2-3) montre que la périodicité spatiale des mégastries disparaît en fin de croissance, avec un changement concomitant de la section du tube. L'hypothétique processus de guidage du manteau par le tour précédent ne serait donc pas permanent, l'approximation des dernières mégastries ne pouvant manifestement pas être induite par un processus de détection-réplication en fin de croissance. Il est aussi intéressant de rechercher comment s'initialise l'agencement périodique des réorientations au début de la croissance. Chez *Murex haustellum*, la première mégastrie se trouve environ 3,5 tours après la fin de la coquille embryonnaire et coïncide avec un changement allométrique de la section du tour. La première phase de croissance post-embryonnaire ne montre aucune irrégularité géométrique par rapport à une spirale logarithmique idéale. Il semble difficile de faire appel à un processus de détection-réplication dans la genèse et l'espacement de  $120^\circ$  des mégastries du premier tour de la phase de croissance discontinue. De même, une augmentation soudaine du nombre de mégastries par tour comme chez *Eotetragonites* (Fig. 5) semble peu compatible avec un tel processus.

Le cas de *Dichotomoceras* (Fig. 3) est encore plus complexe car ce genre montre des constriction périodiques sur le nucleus qui sont "relayées" par des mégastries apériodiques sur les tours immatures suivants. Un changement du type de structure mise en jeu se conjugue ici à la perte de la périodicité. La séquence ontogénétique inverse est aussi observable chez certaines espèces de *Zigzagoceras* qui possèdent des mégastries apériodiques sur les tours internes et des constriction périodiques sur les tours externes (Sturani 1966). Enfin, de manière plus générale, la majorité des ammonites et des gastéropodes possédant des mégastries ou des constriction montre une dis-

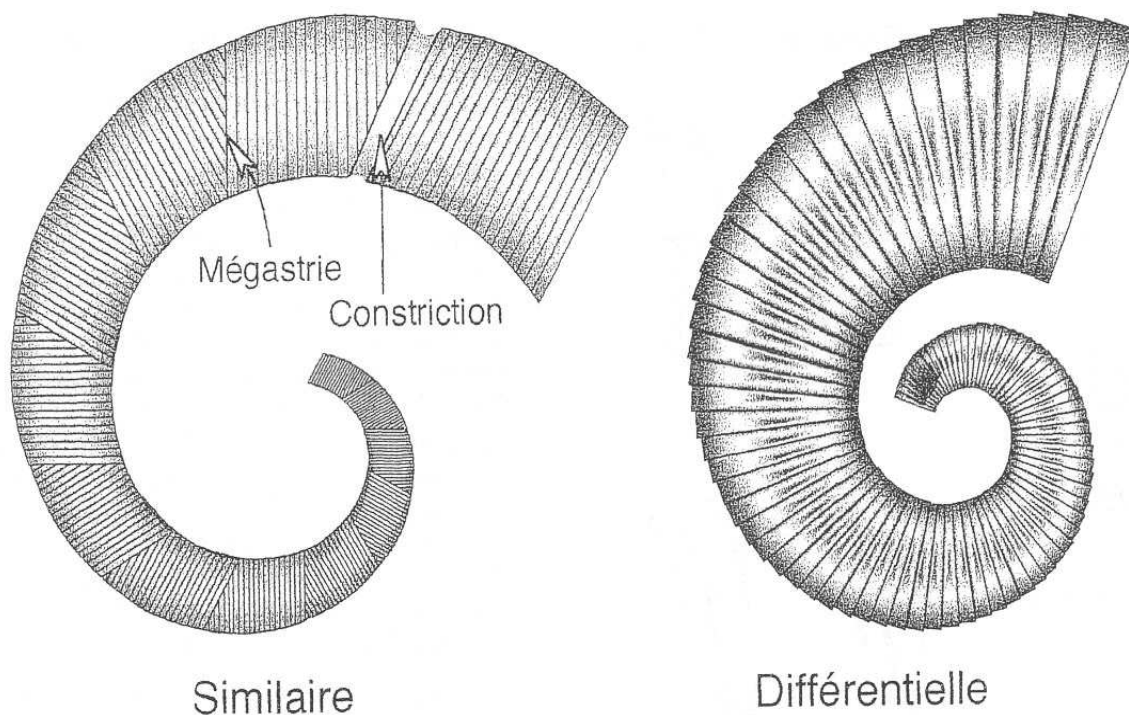


FIGURE 7 - Représentation simplifiée des modes de croissance similaire et différentiel. Une accréction similaire impose un mode de croissance discontinu avec des rotations de la trajectoire de sécrétion matérialisées par les mégastries et les constrictions. *Simplified representation of the similar and differential modes of growth. A similar accretion leads to a discontinuous growth with rotations of the trajectory of secretion as materialized by megastriae and constrictions.*

tribution spatiale a périodique de ces structures. Si notre attention visuelle est préférentiellement attirée par la présence d'une périodicité, il n'en est pas pour autant démontré que la périodicité spatiale des réorientations soit la règle générale et que les réorientations a périodiques ne soient que des cas particuliers. Il est même possible de concevoir la situation inverse dans laquelle les réorientations périodiques ne représenteraient qu'un cas particulier comme dans l'hypothèse développée ci-après.

Dans le mode de croissance similaire qui impose des discontinuités sous forme de réorientations de la trajectoire de sécrétion, l'angle séparant celles-ci reste constant si l'ouverture croît de manière isométrique. A l'inverse et de manière plus générale, si la forme de l'ouverture croît de manière anisométrique, alors la longueur angulaire des segments varie. Cette hypothèse de construction géométrique se fonde sur la forme même des incréments élémentaires du tube coquillier et permet de relier les différentes phases de croissance post-embryonnaires à un mode d'accrétion continu ou discontinu, avec ou sans périodicité spatiale des réorientations dans le cas d'un mode discontinu. Une conséquence de cette hypothèse est qu'il existe une valeur limite de l'angle défini par le plan de l'ouverture et un rayon issu de l'axe de rotation (l'angle E de Vermeij [1971] chez les gastéropodes) au-delà de laquelle la croissance du tube ne peut se poursuivre qu'après réorientation. Cette alternative peut être aisément testée en

comparant les variations des angles entre les réorientations avec les changements allométriques de l'ouverture du tube coquillier des ammonites comme des gastéropodes.

Si la forme et l'orientation radiale ou tangentielle de l'ouverture des gastéropodes se voit souvent attribuer une valeur adaptative en liaison avec le mode de vie benthique (Spight & Lyons 1974; Linsley 1977; McNair *et al.* 1981; Vermeij 1980, 1993), il apparaît aussi clairement que les différentes configurations géométriques et structurales de la croissance accréctionnaire conditionnent en premier lieu la forme de l'ouverture, tant chez les gastéropodes que chez les ammonites. Le mode de croissance discontinu (Linsley & Javidpur 1980) a une influence profonde sur le mode vie comme ceci est documenté chez les murex dont les phases d'activité intense et sans croissance alternent avec les phases de sécrétion et d'immobilité (Illert 1981). La comparaison entre ammonites et gastéropodes suggère que les contraintes structurales liées à la construction d'un tube enroulé sont identiques quels que soient les modes de vie et les adaptations particulières de ces mollusques.

**Remerciements** - Certains points abordés dans cette note ont donné lieu à des discussions stimulantes avec Jean Guex (Université de Lausanne), Claude Babin, Raymond Enay et Charles Mangold (Université Claude Bernard Lyon I). Ce travail a bénéficié des aides techniques de A. Prieur (service des collections) et N. Podevigne (service photographie).

## RÉFÉRENCES

- BIRKELUND T. 1981 - Ammonoid shell structure. In HOUSE M.R. & SENIOR J.R. (eds.): *The Ammonoidea*, 177-214, Academic Press.
- CARRIKER M.R. 1972 - Observations on removal of spines by muricid gastropods during shell growth. *The Veliger*, **15**: 69-73.
- BOND P.N. & SAUNDERS W.B. 1989 - Sublethal injury and shell repair in Upper Mississippian ammonoids. *Paleobiology*, **15**: 414-428.
- BUCHER H. & GUEX J. 1990 - Rythmes de croissance chez les ammonites triasiques. *Bulletin des laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée géologique de l'Université de Lausanne*, **308**: 191-209.
- BUCHER H., LANDMAN N.H., KLOFAK S.M. & GUEX J. 1996 - Mode and rate of growth in ammonoids. In N.H. LANDMAN, K. TANABÉ & R.A. DAVIS (eds.): *Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology*, **13**: 407-461, Plenum Press.
- CHECA A. 1987 - Morphogenesis in ammonites - differences linked to growth pattern. *Lethaia*, **20**: 141-148.
- CHECA A. 1994 - A model for the morphogenesis of ribs in ammonites inferred from associated microsculptures. *Palaeontology*, **37**: 863-888.
- CHECA A. & WESTERMANN G.E.G. 1989 - Segmental growth in planulate ammonites: inferences on costal function. *Lethaia*, **22**: 95-100.
- DOGUZHAeva L. 1982 - Rhythms of ammonoid shell secretion. *Lethaia*, **15**: 385-394.
- DOMMERGUES J.L. 1988 - Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonite ontogenetic studies? *Lethaia*, **21**: 243-256.
- ENGESER T. 1996 - The position of the Ammonoidea within the Cephalopoda. In N.H. LANDMAN, K. TANABÉ & R.A. DAVIS. (eds.): *Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology*, **13**: 3-19, Plenum Press.
- ILLERT C. 1981 - The growth & feeding habits of a south Australian MUREX. *Of Sea and Shore*, **12**: 9-10.
- JACOBS D.K. & LANDMAN N.H. 1993 - *Nautilus* - a poor model for the function and behavior of ammonoids? *Lethaia*, **26**: 101-111.
- JEANNET A. 1951 - Stratigraphie und Paläontologie der oolithischen Eisenerzlagern von Hernach und seiner Umgebung. *Beiträge zur Geologie der Schweiz*, **23**: 240 p.
- KOSSMAT F. 1895 - Untersuchungen über die sudindische Kreideformation. *Beiträge zur Paläontologie des Österreich-Ungarns und des Orients*, **9**: 97-203.
- LANDMAN N.H. & COCHRAN J.K. 1987 - Growth and Longevity of *Nautilus*. In W.B. SAUNDERS & N.H. LANDMAN (eds), *Nautilus. The biology and paleobiology of a living fossil. Topics in Geobiology*, **6**: 401-420, Plenum Press.
- LINSLEY R.M. 1977 - Some "laws" of gastropod shell form. *Paleobiology*, **3**: 196-206.
- LINSLEY R.M. & JAVIDPOUR M. 1980 - Episodic growth in Gastropoda. *Malacologia*, **20**: 153-160.
- McNAIR C.G., KIER W.M., LACROIX P.D. & LINSLEY R.M. 1981 - The functional significance of aperture form in gastropods. *Leithaia*, **14**: 63-70.
- MEINHARDT H. 1995 - *The algorithmic beauty of sea shells*: 204 p., Springer, Berlin.
- OKAMOTO T. 1996 - Theoretical modeling of ammonoid morphology. In N.H. LANDMAN, K. TANABÉ & R.A. DAVIS. (eds.): *Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology*, **13**: 225-251, Plenum Press.
- ORBIGNY A. d' 1842-1851 - *Paléontologie française. Terrains jurassiques. I. Céphalopodes*. Paris.
- SAVAZZI E. 1990 - Biological aspects of theoretical shell morphology. *Lethaia*, **23**: 195-212.
- SAVAZZI E. 1995 - Theoretical shell morphology as a tool in constructional morphology. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **195**: 229-240.
- SEILACHER A. & GUNJI P. Y. 1993 - Morphogenetic count-downs in heteromorph shells. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **190**: 237-265.
- SIMOULIN E. 1945 - Observations sur la croissance de la coquille chez quelques Stéphanocératides. *Annales de la Société géologique du Nord*, **65**: 9-12.
- SPIGHT T.M. & LYONS A. 1974 - Development and functions of the shell sculpture of the marine snail *Ceratostoma foliatum*. *Marine Biology*, **24**: 77-83.
- SPIGHT T.M., BIRKELAND C. & LYONS A. 1974 - Life histories of large and small murexes (Prosobranchia: Muricidae). *Marine Biology*, **24**: 229-242.
- STURANI C. 1966 - Ammonites and stratigraphie of the Bathonian in Digne-Barrême area. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **5**: 3-57.
- VERMEIJ G.J. 1971 - Gastropod evolution and morphological diversity in relation to shell geometry. *Journal of Zoology*, **163**: 15-23.
- VERMEIJ G.J. 1980 - Gastropod shell growth rate, allometry, and adult size: environmental implications. In D.C. RHOADS & R.A. LUTZ (eds.): *Skeletal growth of aquatic organisms. Topics in Geobiology*, **1**: 379-394, Plenum Press.
- VERMEIJ G.J. 1993 - *A natural history of shells*. 207 p., Princeton University Press, Princeton.
- WÄHNER F. 1895 - Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in nord-östlichen Alpen. VII. *Beiträge zur Paläontologie des Österreich-Ungarns und des Orients*, **9**: 1-54.
- WARD P.D., GREENWALD L. & MAGNIER Y. 1981 - The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*. *Paleobiology*, **7**: 481-493.
- WARD P.D. 1985 - Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: evidence from *Nautilus macromphalus* and *Nautilus pompilius*. *Paleobiology*, **11**: 438-450.
- WARD P.D. 1986 - Rates and processes of compensatory buoyancy change in *Nautilus macromphalus*. *The Veliger*, **28**: 356-368.
- WESTERMANN G.E.G. 1966 - Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adicra* (WAAGEN). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **124**: 289-312.

H. BUCHER

Université Claude-Bernard Lyon I  
Centre des Sciences de la Terre, CNRS UMR 5565  
43 boulevard du 11 Novembre 1918  
F-69622 Villeurbanne Cedex  
Email bucher@univ-lyon1.fr