

LES CÉPHALOPODES ET LEUR ÉVOLUTION

Les céphalopodes sont des mollusques dont la coquille est cloisonnée intérieurement. Ces cloisons sont parcourues d'avant en arrière par un siphon. La classification des céphalopodes est basée principalement sur la morphologie et la complexité des cloisons et du siphon.

Les plus anciens céphalopodes connus sont datés du Cambrien supérieur. Ce sont des nautiloïdes dont la coquille est construite de la même manière que celle des nautilus actuels mais qui est droite ou faiblement incurvée. Ces coquilles cloisonnées dériveraient de petites coquilles munies d'un tube donnant sur la cavité palléale. Ces coquilles fossiles, généralement attribuées aux monoplacophores, sont connues dans la "faune à petites coquilles" du Tomotien contenue dans certaines roches sédimentaires datés du Cambrien inférieur. Le passage aux céphalopodes se serait fait "simplement" par transformation du tube en siphon et par l'apparition de cloisons.

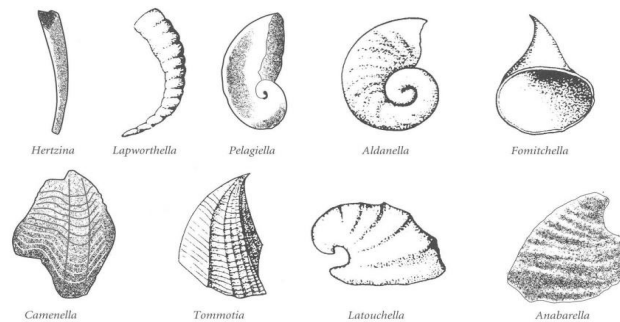


Figure 1 : diverses coquilles de la "faune à petites coquilles" du Tomotien (Cambrien inférieur).

1. Les Nautiloïdes

Les nautiloïdes ne sont représentés dans les océans actuels que par le seul genre *Nautilus*, qui compte une petite dizaine d'espèces. Ils étaient bien plus diversifiés au Paléozoïque (plusieurs dizaines de genres) et sont plus ou moins directement à l'origine de tous les autres groupes de céphalopodes.

La coquille des nautiloïdes est externe et composée d'**aragonite**. En général la coquille est dissoute à l'état fossile, ce qui ne laisse qu'un moulage interne montrant parfaitement la suture des cloisons. Les cloisons chez les formes les plus anciennes de nautiloïdes ont une forme de verre de montre, avec une suture rectiligne ou marquée de quelques sinuosités simples. Les sinuosités sont plus accentuées chez les nautiloïdes du Trias et du Cénozoïque. Le siphon, en position centrale chez les formes les plus anciennes, sub-ventral ou sub-dorsale dans les formes plus modernes. De même, les goulots, discontinus chez les nautilus actuels, sont généralement continus chez les formes fossiles. Les nautiloïdes à coquille droite ("Orthocères s.l.") et incurvée ("Cyrtocères s.l.") sont communs du Cambrien supérieur au Permien supérieur, les formes enroulées sont connues du Cambrien supérieur à nos jours avec un maximum de diversité au Crétacé.

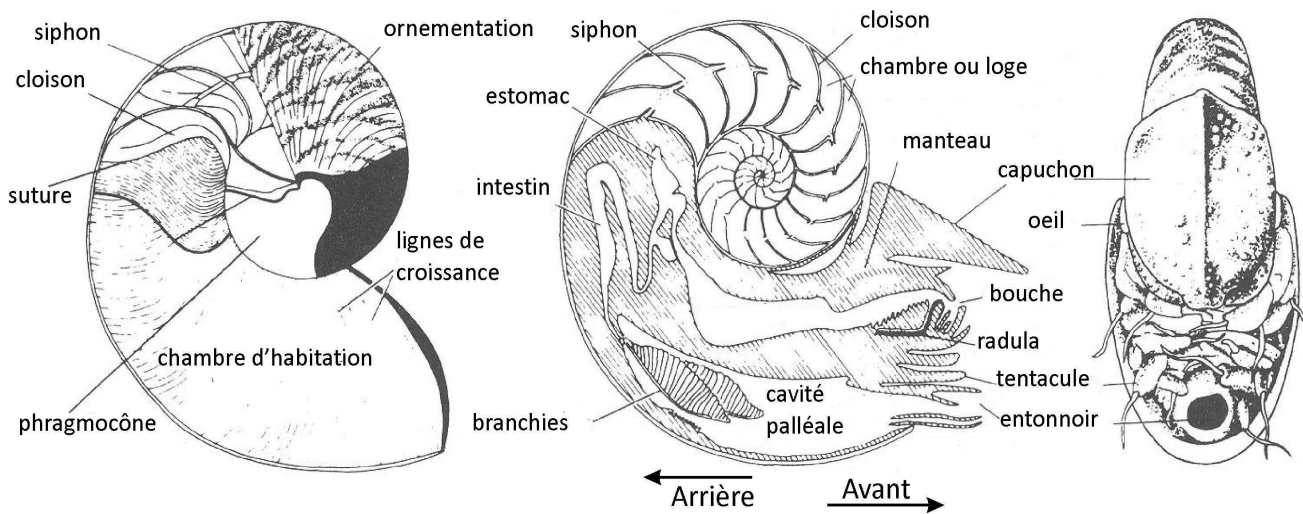


Figure 2: Organisation d'un nautilus actuel. La coquille (*phragmocône*) est plano-spiralée, symétrique, les tours sont jointifs et couvrent les précédents (coquille involute) [4].

- *Orthoceras*: Coquille droite, allongée et conique. Section transversale circulaire à ovale. Cloisons concaves, ligne de suture droite. Chambre d'habitation grande, ouverture simple. Siphon cylindrique, central à excentré, sans dépôt calcaire secondaire interne. Ordovicien à Carbonifère.
- *Gomphoceras*: Coquille ovoïde, courte, droite ou légèrement incurvée; section presque circulaire; chambre d'habitation très grande, ouverture contractée. Cloisons proches les unes des autres; ligne de suture droite. Siphon sub-cylindrique, sub-central. Surface lisse ou ornée de rides ou de stries transverses. Ordovicien à Dévonien.
- *Cyrtoceras*: Coquille incurvée, de section elliptique ou sub-triangulaire; chambre d'habitation courte. Siphon généralement sub-marginal et proche du côté convexe de la coquille. Dévonien.
- *Nautilus*: Coquille plano-spiralée, plus ou moins globuleuse; tours peu nombreux, embrassants, enroulés dans un plan. Ombrilic petit ou absent. Chambre d'habitation grande, ouverture avec un large sinus ventral. Cloisons concaves; suture plus ou moins sinueuse. Siphon central, goulots brefs dirigés en arrière. Surface de la coquille lisse ou ornée de stries et de côtes. Trias à Actuel.

2. Les Endocératoïdes

Les endocératoïdes sont des céphalopodes uniquement connus à l'état fossile, possédant une coquille droite ou légèrement incurvée, souvent de grande taille. Le siphon est ventral, subcentral ou marginal et est très complexe. Il occupe le quart à la moitié du diamètre du cône. Il comprend une partie externe (**endocône**) composé de dépôts calcaires formant des cônes emboîtés, avec le sommet dirigé vers l'arrière de la coquille et un tube central. Les sutures sont rectilignes ou légèrement sinueuses.

Les endocératoïdes apparaissent à l'Ordovicien inférieur, descendant vraisemblablement de nautiloïdes primitifs, et sont assez communs durant l'Ordovicien. Leur diversité décroît rapidement à la fin de l'Ordovicien et ils s'éteignent au Silurien. Les plus grands invertébrés paléozoïques connus sont des endocératoïdes de l'Ordovicien moyen dont la coquille atteint 10 m de long.

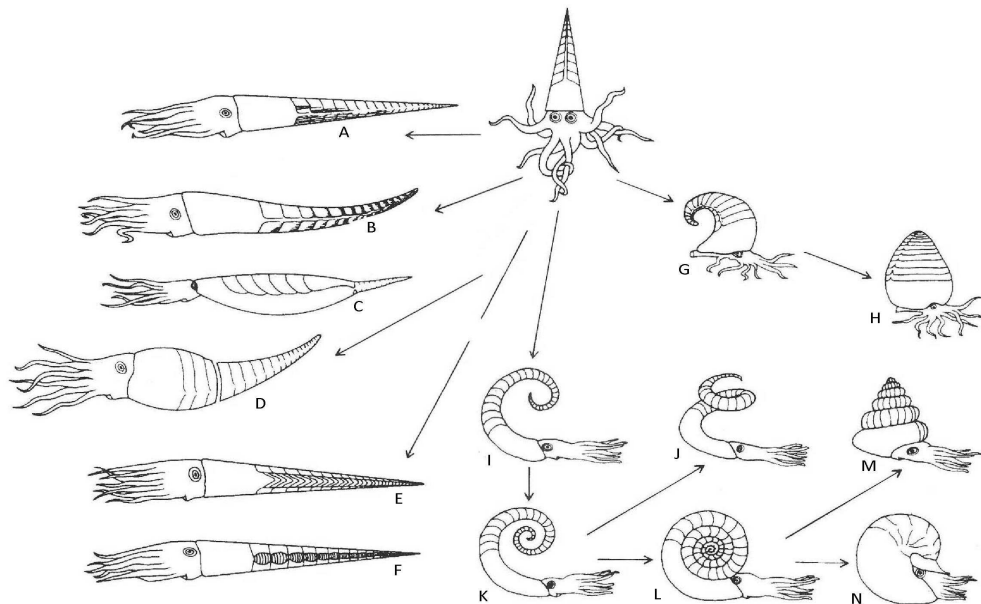


Figure 3: Forme de la coquille et mode de vie supposée des nautiloïdes, actinocératoïdes et endocératoïdes [25].

- *Endoceras*: Coquille droite, allongée et conique. Très large siphon ventral, cylindrique composé de nombreux cônes à pointes dirigées vers l'arrière et d'un fin tube central (*endosiphon*), rarement conservé. Ordovicien.

3. Les Actinocératoïdes

Les actinocératoïdes possèdent également une longue coquille droite ou faiblement incurvée. L'endosiphon est subcentral ou marginal et son diamètre atteint la moitié de celui de la coquille. Il se rétrécit pour traverser les cloisons. L'intérieur de l'endosiphon contient des dépôts complexes renfermant des **canaux endosiphonaux** qui devaient vraisemblablement permettre à l'animal de contrôler la quantité (et peut-être la densité ou la pression) des liquides dans ses loges.

Les actinocératoïdes sont connus de l'Ordovicien moyen au Carbonifère supérieur. Ils ne sont pas communs mais devaient partager le sommet de la chaîne alimentaire paléozoïque avec les endocératoïdes.

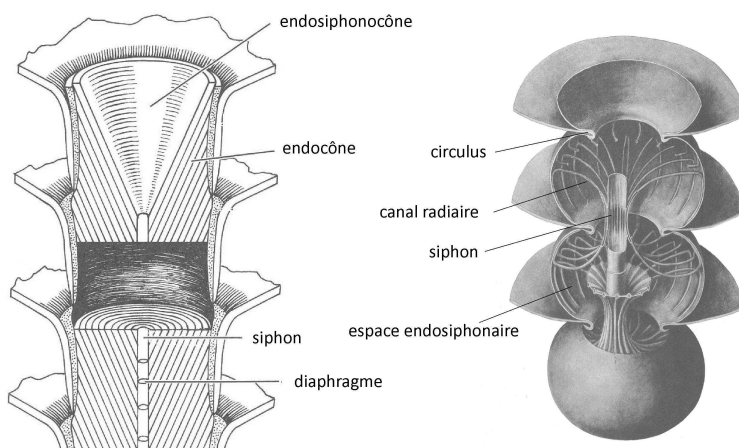


Figure 4: Comparaison entre les endosiphons des endocératoïdes (gauche, [25]) et des actinocératoïdes (droite, [26]).

- *Rayonoceras*: Coquille droite, courte à allongée, conique. Section habituellement elliptique. Grand endosiphon subcentral, élargi entre les cloisons, de sorte que chaque segment est sphéroïde, et recouvert intérieurement de dépôts calcaires. Fin siphon central d'où rayonnent des canaux endosiphonaux entre les cloisons (rarement visibles). Carbonifère.

4. Les Ammonoïdes

Les Ammonoïdes représentent le groupe le plus diversifié de céphalopodes fossiles (plus de 2000 genres connus). Leur caractéristique principale réside dans la forme des sutures qui présentent des lobes et selles plus ou moins complexes. Leur siphon est mince et ventral (sauf chez les Clyménides) et les goulots siphonaux sont dirigés vers l'avant ou l'arrière selon le groupe concerné. Ils apparaissent au Dévonien inférieur et s'éteignent à la limite Crétacé-Tertiaire.

La classification des ammonoïdes se fait donc sur base de leur suture. Les formes à suture simplement ondulante (suture de **type agoniatic**) sont typiquement d'âge Dévonien inférieur et moyen.

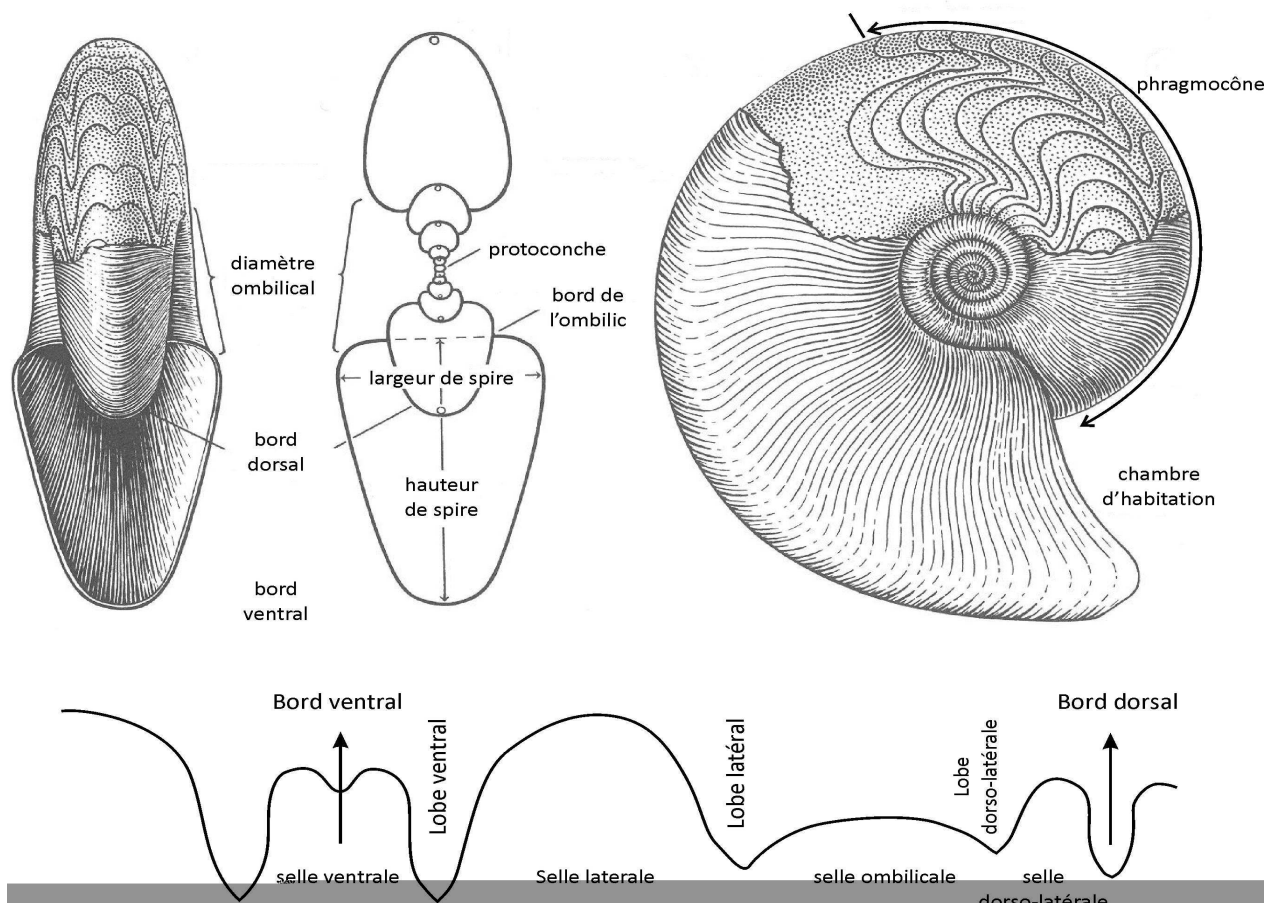


Figure 5: Terminologie et morphologie des ammonoïdes. La ligne de suture est présentée à plat et orientée vers l'avant (flèche vers l'ouverture de la chambre d'habitation) [2, 25].

4.1. Les Goniatites

Les ammonoïdes montrant une suture **de type goniatitique** (formée de lobes et selles simples à forte amplitude) sont regroupées sous le terme "goniatites". Ils apparaissent à la base du Dévonien supérieur et disparaissent à la limite Permien-Trias. Ce sont les ammonoïdes les plus communs du Paléozoïque.

- *Manticoceras*: Coquille spiralée avec ou sans ombilic. Bord ventral (externe) arrondi. Chambre d'habitation courte, ouverture avec sinus ventral. Suture avec lobe latéral profond, une large selle et un large lobe externe divisé par une selle médiane. Frasnien.
- *Goniatites*: Coquille spiralée, lisse ou striée. Tours ordinairement larges et embrassants avec bord externe arrondi; ombilic petit ou fermé. Suture avec un lobe externe divisé par une petite selle, un lobe latéral anguleux et profond, une selle latérale large, arrondie et indivise. Viséen supérieur.

4.2. Les Cératites

Au Permien, un groupe de goniatites donne naissance aux cératites, dont la suture, faiblement plissées et dont les lobes portent des plissement secondaires apparaissant comme des denticules sur la ligne de suture (**type cératitique**). Les cératites sont les seuls ammonoïdes à survivre à la période d'extinction associée à la limite Permien-Trias et se diversifient considérablement au Triassique et disparaissent à la limite Trias-Jurassique.

- *Ceratites*: Coquille spiralée à ombilic large. Sur les flancs, grosses rides qui ordinairement portent des tubercules près de l'ombilic et du bord externe. Bord externe large, convexe ou aplati. Chambre d'habitation courte. Sutures à lobes denticulés. Trias.

4.3. Les Ammonites

Les cératites donnent naissance, au Trias, à des formes dont les lobes et les selles se parent d'un plissement secondaire, donnant une suture plus complexe (de **type ammonitique**). Certaines de ces formes survivent à la fin du Trias et sont à l'origine de l'importante diversification des Ammonites au Jurassique et au Crétacé. Lors du Crétacé, les ammonites montrent une très forte variabilité de forme et d'ornementation. Certaines sont déroulées, droites, incurvées, à tours non jointifs, hélicoïdale, asymétrique, à enroulement quelconque, etc. Ce sont les ammonites dites **hétéromorphes** qui des formes hyper-spécialisées, très bien adaptées à des modes de vie autres que ceux des ammonites "normales".

Toutes les ammonites, y compris les hétéromorphes, s'éteignent lors des extinctions associées à la limite Crétacé-Tertiaire après avoir progressivement perdu en diversité depuis le Crétacé moyen.

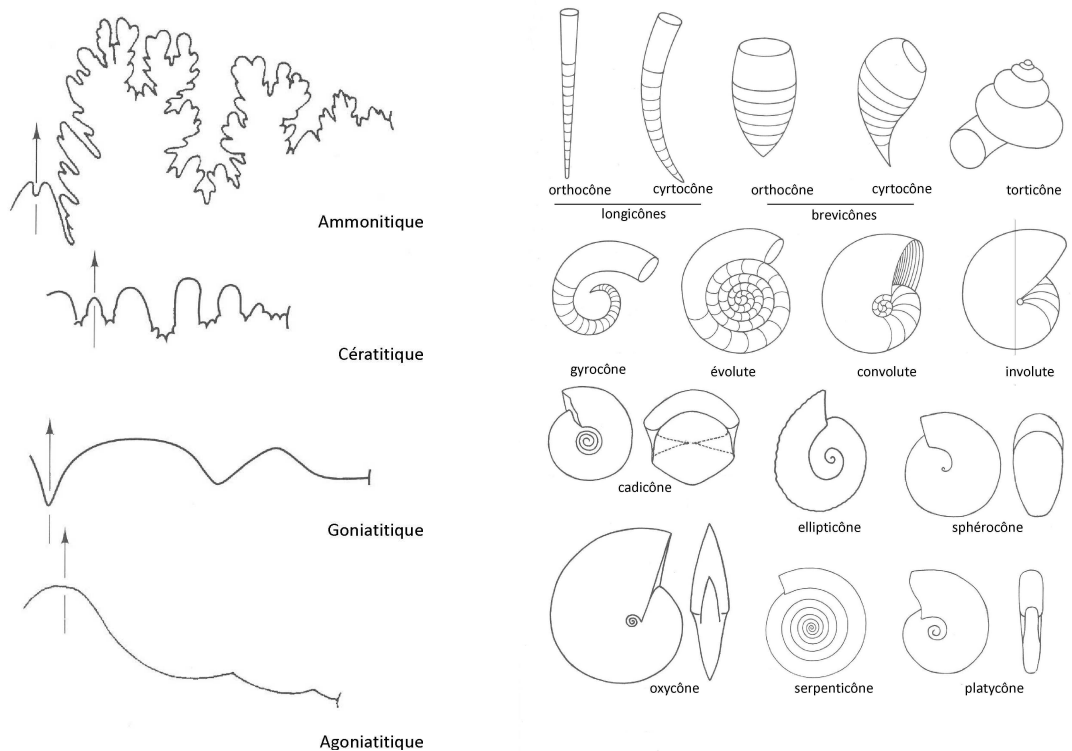


Figure 6: Type de suture caractéristique des ammonoïdes et morphologie des coquilles des ammonoïdes et nautiloïdes [2, 4, 26].

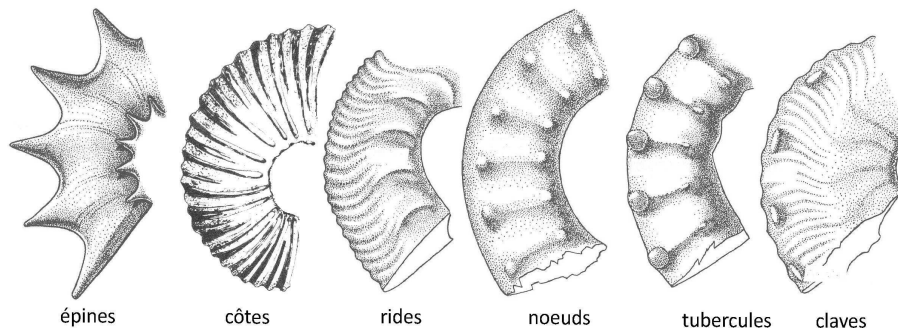


Figure 7: Type d'ornementation commune chez les ammonoïdes [2].

- *Phylloceras*: Coquille plano-spiralée, lisse ou finement striée, sans tubercules. Bord externe arrondi, ombilic très petit ou fermé (spire à pas rapide). Selles et lobes nombreux et découpés. Jurassique et Crétacé.
- *Psiloceras*: Coquille plano-spiralée, largement ombiliquée, tours grandissant lentement (spire à pas lent); bord externe arrondi, surface lisse ou striée, parfois costulée. Sutures relativement peu découpées. Jurassique inférieur.
- *Arietites*: Coquille spiralée largement ombiliquée; tours nombreux, légèrement embrassants (spire à pas lent); bord externe aplati et pourvu d'une carène limitée de part et d'autre par un sillon. Surface ornée de côtes simples et fortes, droites ou incurvées au voisinage du bord. Chambre d'habitation très longue. Jurassique inférieur.
- *Cardioceras*: Coquille spiralée à ombilic relativement petit; surface pourvue de côtes bifides. Bord externe pourvu d'une carène médiane cordée. Ouverture avec un long processus au bord externe. Lobes et selles profonds et très divisés; nombreux lobes auxiliaires. Jurassique inférieur.
- *Acanthoceras*: Coquille spiralée à tours épais; ombilic large (spire à pas lent); côtes simples ou bifides, avec rangées de tubercules sur les côtés et le bord; bord externe large. Selles larges. Crétacé supérieur.

- *Lytoceras*: Coquille spiralée évoluée; tours à section ronde à quadratique. Ornementation constituée de stries ou de côtes. Jurassique.
- *Perisphinctes*: Coquille plano-spiralée, largement ombiliquée. Ornementation constituée de côtes bifides ventralement. Jurassique supérieur.
- *Hildoceras*: Coquille plano-spiralée, largement ombiliquée. Tours à section quadratique, fortement carénés (carène semblable à celle d'*Arietites*). Ornementation constituée de côtes falciformes s'estompant ventralement. Jurassique inférieur.
- *Hamites*: Coquille droite repliée sur elle-même deux fois (en U); les tours ne sont pas en contact; chambre d'habitation allongée. Surface lisse ou ridée. Crétacé inférieur. Le genre *Hamulina* a une coquille qui n'est repliée qu'une fois sur elle-même. (en L)
- *Baculites*: Coquille entièrement droite (sauf une petite spirale à l'apex, rarement observable), de section elliptique. Suture avec lobes symétriquement divisés. Crétacé supérieur.
- *Turrilites*: Coquille à enroulement hélicoïdal, haute, généralement sénestre, à tours en contact. Surface ornée de côtes transverses ou de tubercules. Crétacé.

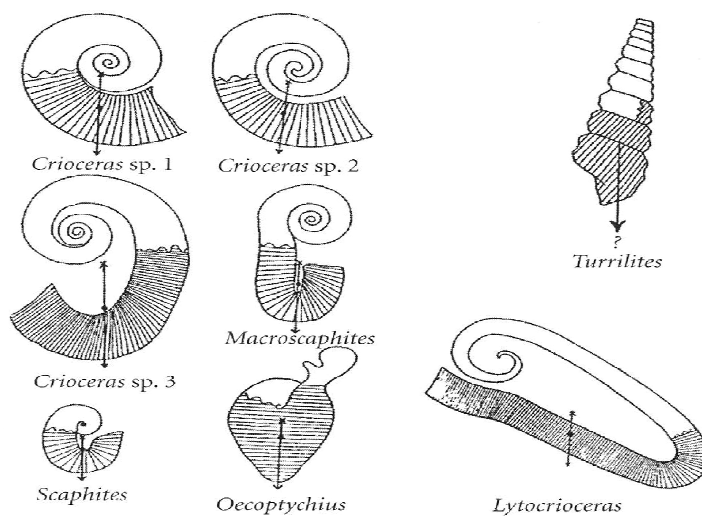


Figure 8: Position de vie supposées amonites morphes. Le point indique le centre de la coquille, la hachurée symbolise chambre d'habitation

5. Les Coléoïdes

Les coléoïdes possèdent une coquille interne parfois très réduite ou absente (cf. pieuvre). Leurs viscères sont protégés par un manteau musculueux. Ils possèdent 8 ou 10 tentacules. La sous-classe des coléoïdes renferme la presque totalité des céphalopodes actuels ainsi que des groupes uniquement fossiles comme les bélemnites. Leur origine est à rechercher chez les Bactritoïdes qui auraient progressivement réduit la taille de leur coquille.

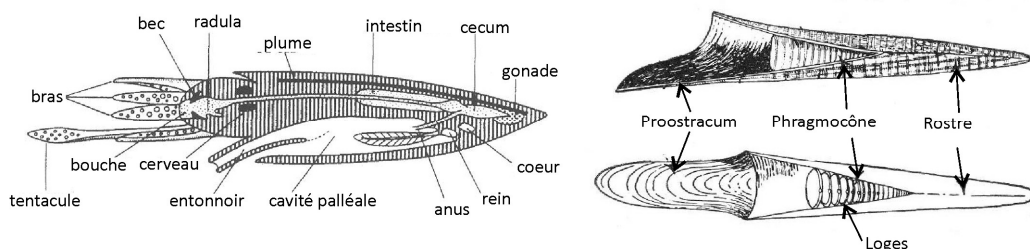


Figure 9: Organisation d'un calmar actuel et morphologie d'une coquille de Belemnite [4, 22].

5.1. Les Bélemnitides

Les bélemnitides sont vraisemblablement les descendants des bactritoïdes via les aulacocérides dont la coquille aurait été progressivement recouverte extérieurement par une excroissance du manteau. Celui-ci aurait sécrété un dépôt calcitique (le rostre) sur la terminaison postérieure de la coquille. La chambre d'habitation (**ou alvéole**) et la partie cloisonnée de la coquille (**phragmocône**) se seraient progressivement réduites tandis qu'une mince extension dorsale de la coquille (**proostracum**) se serait développée. Chez les formes les plus récentes, le rostre représente les 3/4 de la longueur de la coquille, le phragmocône est très court et le proostracum très fin, n'est pratiquement jamais conservé. Les bélemnitides apparaissent au Jurassique et s'éteignent lors des crises de la limite Crétacé/Tertiaire.

- *Megateuthis*: Rostre de grande taille orné de plusieurs sillons à l'apex. Alvéole longue. Jurassique moyen.
- *Dactylotheuthis*: Rostre court, conique, orné de plusieurs sillons à l'apex. Alvéole proportionnellement longue. Jurassique inférieur.
- *Belemnopsis*: Rostre long orné d'un sillon ventral s'étendant sur toute sa longueur. Jurassique inférieur et moyen.
- *Belemnitella*: Rostre cylindrique. Apex arrondi pourvu d'une petite pointe. Alvéole occupant un tiers environ de la longueur totale du rostre. Un sillon ventral antérieur, sur plus de la moitié de la longueur de l'alvéole. Crétacé supérieur.

5.2. Les Sépiides

L'"os" aragonitique des seiches serait l'homologue du phragmocône tandis que la petite pointe qui se prolonge à l'arrière serait l'homologue du rostre. La coquille interne des seiches aurait acquis sa forme suite à l'ouverture du siphon, suivi par le retrait vers l'arrière de la partie ventrale et l'étalement dorsal du phragmocône, la densification et le resserrement des cloisons, la réduction et la disparition presque totale du rostre et du proostracum. Suivant cette interprétation, la surface ventrale de l'os de seiche correspondrait à la surface interne, étalée du siphon.

5.3. Les Loliginides

Les loliginides présentent une "plume" interne cartilagineuse qui serait le vestige du proostracum. Le phragmocône et le rostre auraient totalement disparu, excepté chez de rares genres actuels présentant un très court cône au bout de la "plume".

5.4. Les Spirulides

La coquille spiralée des spirules résulterait de l'enroulement du phragmocône droit des formes initiales et de la disparition du proostracum et du rostre.

5.5. Les octopides

Les poulpes sont caractérisés par un corps mou ne contenant plus aucun élément de la coquille du groupe souche.

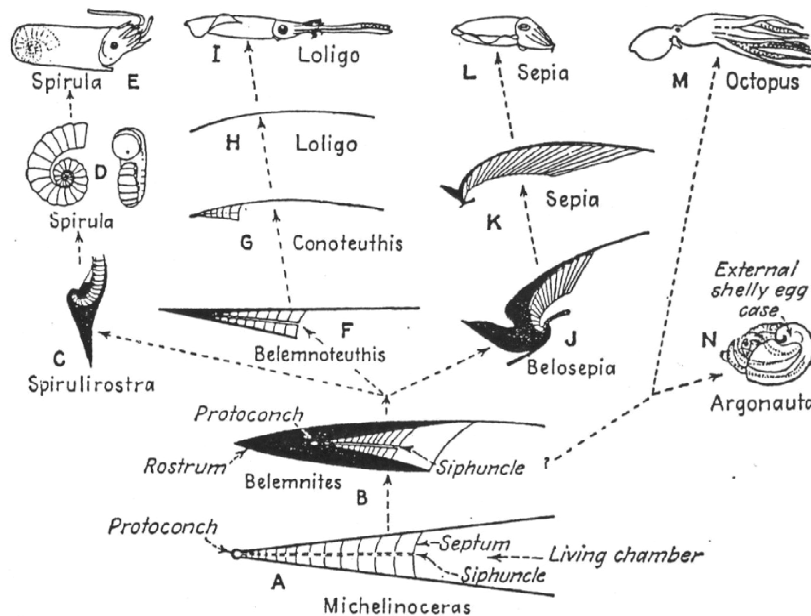


Figure 10: Evolution supposée des nautiloïdes [22].

6. La radiation des Nautiloïdes et évolution des Céphalopodes

La coquille des nautiloïdes constitue un appareil hydrostatique qui compense le poids du corps et facilite la nage. Les nautiloïdes apparaissent ainsi comme les premiers mollusques à s'être affranchis du milieu benthique pour devenir des prédateurs nageurs. Leur faculté à réguler par osmose la quantité de gaz et de liquide dans les loges leur a permis de contrôler la flottabilité et la stabilité de leur coquille. Ce fait est généralement la cause invoquée pour expliquer l'extraordinaire diversification des nautiloïdes dès l'Ordovicien. Différentes stratégies se sont traduites au niveau de la coquille par des tendances morphologiques et le développement de certaines structures (Fig. 3, 10).

- L'enroulement de la coquille à partir de formes droites puis incurvées (Fig. 3 I), puis enroulées avec des tours non jointifs (Fig. 3 I et K), puis en contact (Fig. 3 L), puis finalement embrassant (Fig. 3 N). La partie cloisonnée de la coquille se retrouve donc au-dessus de l'animal et de son centre de gravité.
- Le lestage des coquilles par sécrétion calcaire sur les cloisons ou autour du siphon (Fig. 3 A). Des structures complexes de lestage sont connues chez les Endocératidés et Actinocératidés (Fig. 3 E et F) qui ont évolué à partir de Nautiloïdes à coquille droite.
- Le lestage des coquilles par distribution de quantités différentes de liquide dans les chambres et les siphons chez les Actinocératidés.

- Le positionnement vertical de la coquille (ouverture dirigée vers le bas, Fig. 3 G et H) et modification de la forme de l'ouverture laissant présumer que l'animal a acquis un mode de vie planctonique ou flottant à la surface comme les méduses.
- Le développement de chambres cloisonnées dans la partie supérieure de la coquille, au-dessus du corps de l'animal, la chambre d'habitation restant loin vers l'arrière (Fig. 3 C).
- Le sectionnement de la coquille et la perte de la partie ancienne de celle-ci pour un rééquilibrage de l'animal (Fig. 3 D).
- L'enroulement hélicoïdal, asymétrique (type gastéropode, Fig. 3 J et M), indiquant le retour à un mode de vie benthique.
- La réduction de la coquille, celle-ci devenant interne chez les Coléoïdes et de plus en plus discrète jusqu'à totale disparition chez les poulpes (Fig. 10 F-I).
- L'ouverture du siphon chez les sepiïdes (Fig. 10, J-L).

Le plissement centrifuge des cloisons, si caractéristique des ammonoïdes a vraisemblablement eu comme avantage d'augmenter la résistance de la coquille à la pression hydrostatique extérieure lorsque l'animal plongeait à de grandes profondeurs tout en gardant une pression constante des gaz contenus dans les loges. D'autre part, l'augmentation de la surface des cloisons a pu permettre un contrôle plus rapide et plus efficace des quantités de liquide et de gaz dans les loges, pour autant que les cloisons aient été partiellement ou totalement couvertes par des membranes organiques susceptibles de libérer ou capter liquide et gaz par osmose. Chez les nautilus actuels, aucun tissu n'est présent à la surface des cloisons. A l'inverse, les nautiloïdes fossiles (notamment les orthocères s.l.) présentent des dépôts de carbonates à l'intérieur des loges qui attestent de la présence d'un recouvrement interne de celles-ci. Les ammonoïdes dérivant des nautiloïdes par l'intermédiaire des barcritoïdes, on peut supposer qu'un tel tissu était présent chez ces groupes et qu'il jouait un rôle dans leur système hydrostatique.

Les différents stades d'évolution de la suture sont retracés lors de l'ontogenèse de la coquille: les stades les plus juvéniles montrent une suture agoniaticque, suivie par un stade goniaticque, cératitque et enfin ammonitque dans la partie adulte de la coquille. Néanmoins, chez certaines ammonites, le plissement des cloisons peut accuser un certain retard (hétérochronie) qui donne naissance à des formes dont les stades adultes montrent des sutures caractéristiques des groupes ancestraux. C'est ainsi que certaines ammonites du Crétacé montrent des sutures cératitques.

7. La Biostratigraphie des Céphalopodes

La biostratigraphie des différents groupes de céphalopodes. Les sous-classes et ordres sont généralement confinés à une ou quelques périodes particulières (les endocératitdes à l'Ordovicien; les ammonites au Jurassique-Crétacé). Les étages sont, par contre, caractérisés par les genres et espèces. En effet, l'évolution très rapide des formes permet la reconnaissance d'associations de faible extension stratigraphique (courte durée), définissant des biozones. Ces biozones sont utilisées pour subdiviser les étages et sous-étages. Par

exemple: le Jurassique est subdiviser en plus de 50 biozones à ammonites permettant de faire des corrélation à longue distance par simple reconnaissance des espèces typique de la biozones partout dans le monde.

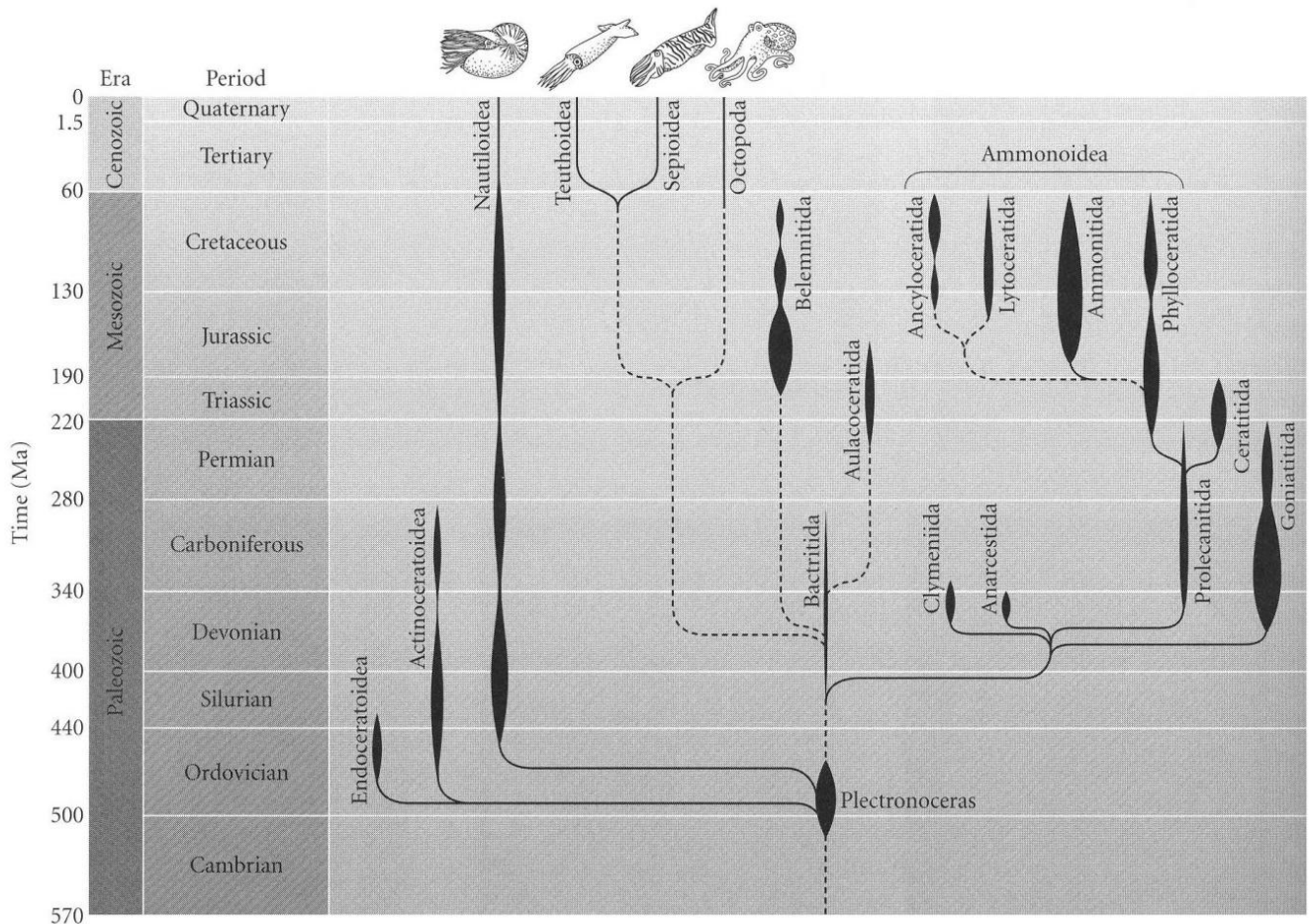


Figure 11: Distribution stratigraphique et relations phylétiques supposées des céphalopodes [4].

Cette évolution rapide des céphalopodes fossiles est entrecoupée de plusieurs extinctions plus ou moins grave. La diversité des céphalopode subit sa première crise à la base du Silurien avec l'extinction des endocératoïdes. Le nombre de taxon croit ensuite rapidement durant le Dévonien (compétition avec les premier poissons ?). Les crises du Frasnien supérieur et de la limite Dévonien-Carbonifère affectent la diversité des goniatites (extinction des clyménides). Leur diversité ré-augment jusqu'au Permien. Les extinctions de la limite Permien-Trias provoque l'extinction presque totale des céphalopodes et seul un petit groupe d'ammonoïdes survit pour donner naissance au cératites dès le Trias. Celles-ci s'éteignent à la limite Trias-Jurassique et donnent naissance aux Ammonites. Le maximum de diversité des céphalopodes est atteint durant le Crétacé supérieur (tant chez les ammonites que chez les bélemnites et les nautiloïdes). Plus de 90% des céphalopodes s'éteignent lors de la crise Crétacé-Tertiaire et seul quelques nautiloïdes survivent. Tous les ammonoïdes disparaissent, de même que les belemnitides. Le Tertiaire est l'ère des coléoides non-bélemnitoïdes.

8. La Paléobiogéographie des Céphalopodes

L'évolution rapide dans différents bassins marins a produit un provincialisme intense au Jurassique et au Crétacé. Chacun de ces bassins était caractérisé par un assemblage d'espèces qui lui était propre. Or, on sait qu'à la mort de l'animal, les parties molles se détachaient et la coquille pouvait flotter et dériver au gré des courants, ce qui est très utile pour les reconstitutions paléogéographiques. Par exemple: les sédiments crétacés du sud de la France ont fourni des ammonites typique du bassin anglais démontrent qu'il existait à cette époque un bras de mer reliant les deux bassins alors qu'aujourd'hui ils sont séparés par plusieurs centaines de kilomètres de terres émergées.

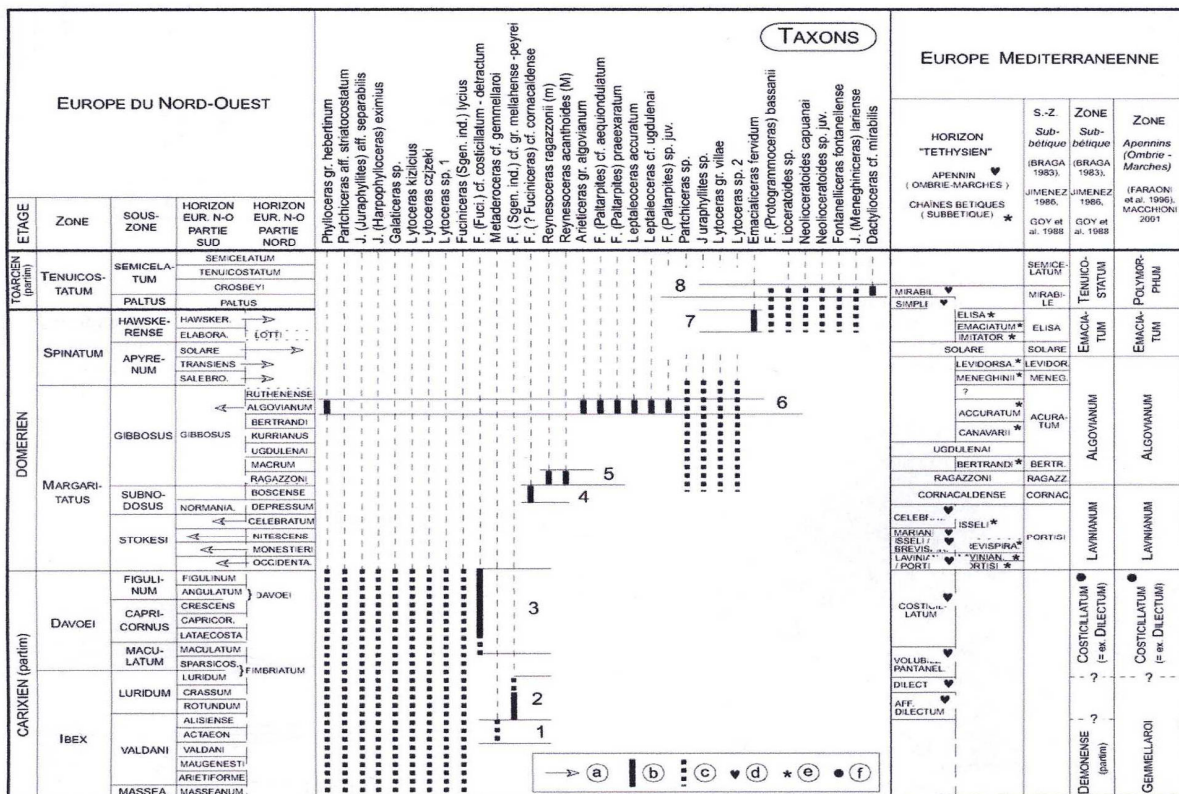


Figure 12 : Exemple de biostratigraphie basée sur les ammonites, ici le Jurassique de Turquie.

9. La Paléoécologie des Céphalopodes

Il est peu aisé de comparer l'écologie des céphalopodes actuels avec les fossiles mais diverses hypothèses, tirées d'extrapolation mais surtout de l'observation des données sédimentologiques et géologiques - tant dans le Paléozoïque que dans le Mésozoïque - permettent d'établir des "tendances écologiques" assez simples:

- Les formes à coquille fusiforme "hydrodynamique" sont clairement des prédateurs nectoniques à nage rapide. De la même manière, les nautiloïdes à coquille droite seraient de grands prédateurs, surtout dans le Paléozoïque inférieur où ils devaient occuper le

haut de la chaîne alimentaire. Ces formes géantes ont commencé à décliner au Dévonien, époque à laquelle se sont diversifiés les grands poissons.

- Les formes à coquille ornementée semblent moins adaptées à la nage rapide. Elles sont plus vraisemblablement des organismes necto-benthiques chassant à l'affût.
- Les nautiloïdes à coquille cyrtocône, bréviconique et torticône, de même que les ammonites hétéromorphes semblent avoir occupé des niches benthiques (vivant sur le fond comme les pieuvres actuelles). Certaines formes à coquille hélicoïdale pourraient avoir été des charognards.
- Les formes hétéromorphes à enroulement quelconque et/ou très ornementées semblent s'être développées dans des milieux oligotrophes (grand large où les proies ne sont pas courantes).
- Les formes à coquille bréviconique à ouverture modifiée semblent avoir eu un mode de vie planctonique, flottant à la surface ou entre deux eaux comme des méduses et capturant des proies dans leur tentacules.

Les nautilus actuels montrent de très subtiles variations de l'ornementation de la coquille en fonction du sexe de l'individu. Chez les ammonoïdes, le dimorphisme sexuel est beaucoup plus marqué. Il a été mis en évidence chez les goniatites paléozoïques et chez les ammonites mésozoïques. Les microconches (mâles ?) sont plus larges (jusqu'à 15 fois!) que les macroconches (femelles ?) qui comptent moins de tours et sont généralement moins ornementées. Néanmoins microconches et macroconches montrent les mêmes lignes de suture et sont retrouvées dans les mêmes couches géologiques. L'attribution de ces micro- et macroconches à une même espèce n'est pas chose aisée et par le passé, les deux formes ont souvent été décrites comme des espèces, voire des genres différents!



Figure 12 : Exemples de dimorphisme sexuel chez une ammonite jurassique. La microconche (mâle?) décrite comme *Peltoceratoides constantii* (gauche, 3,5 cm de diamètre), et la macroconche (femelle?) décrite comme *Parawedekindia arduennensis* (droite, 8 cm de diamètre).

Les ammonites hétéromorphes montrent, durant leur ontogénie trois stades morphologiques distincts qui ont été attribués à trois stades de vie différents: une phase à coquille enroulée (1-3 tours) correspondant à un mode de vie nectonique, suivie d'une phase déroulée correspondant à un mode de vie planctonique, et enfin une phase à enroulement quelconque interprétée comme un stade reproductif pour lequel l'organisme se modifie rapidement pour rendre possible l'accouplement. Vraisemblablement, cette dernière phase est létale et l'ammonite mourrait après la ponte comme c'est le cas pour plusieurs espèces de calmars actuels.

Les sources utilisées (références ci-dessous) pour la réalisation de ces notes sont nombreuses et variablement utilisées. Nombre d'observations et d'interprétations découlent du travail des auteurs et des connaissances accumulées au cours de leurs recherches.

- [1] **Alloiteau, J.**, 1952. Généralités sur les Coelentérés: Hydrozoaires, Scyphozoaires, Alcyonaires, Madréporaires et Madréporaires post-paléozoïques. In: Piveteau (ed). *Traité de Paléontologie*, Tome 1. Editions Masson et Cie, Paris, 782 p.
- [2] **Arkell, W.J.** et al., 1957. Part L, Mollusca 3: Cephalopoda, Ammonoidea. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 490 p.
- [3] **Beaver, H.-H.** et al., 1967. Part S, Echinodermata 1. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 650 p.
- [4] **Benton, M.J.** & **Harper, D.A.T.**, 2009. *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. Wiley-Blackwell Ed., 592 p.
- [5] **Bigot, G.**, 2001. *Introduction à la micropaléontologie*. Gordon and Breach Science Publishers, Paris, 258 p.
- [6] **Bonino, E.** & **Kier, C.**, 2010. The Back to the Past Museum Guide to Trilobites. Cancun, Mexico, 494 p.
- [7] **Brice** et al., 2011, lower Devonian rhynchonellid brachiopods from the Ougarta area (western Sahara, Algeria). *Bulletin of Geosciences*, 86/1, 71-90.
- [8] **Brookes J.K.** et al., 1960. Part I, Mollusca 1: Mollusca general features, Scaphopoda, Amphineura, Monoplacophora, Gastropoda general features, Archaeogastropoda, Caenogastropoda and Opisthobranchia. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 351 p.
- [9] **Brooks, H.K.** et al., 1969. Part R, Arthropoda 4. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 398 p.
- [10] **Boardman, R.S.** et al., 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Publisher, 728 p.
- [11] **Chevalier, J.-P.**, 1987. Ordre des Scléractiniaires. In: Grassé, P.-P. (Ed). *Traité de Zoologie - anatomie, systématique, biologie*, Tome III: Cnidaires, Anthozoaires. Editions Masson, Paris, 859 p.
- [12] **Durham J.W.** et al., 1966. Part U, Echinodermata 3. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 695p.
- [13] **Hill, D.**, 1981. Part F, Coelenterata, supplement 1: Rugosa and Tabulata. In: Teichert, C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 762 p.
- [14] **Jackson, P.N.W.**, 2010. *Introducing Palaeontology, a guide to ancient life*. Dunedin Academic Press, Edinburgh, UK, 152 p.
- [15] **Kox, L.R.** et al., 1969. Part N, Mollusca 6: Bivalvia. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 489 p.
- [16] **Lethiers, F.**, 1995. Evolution de la Biosphère et événements géologiques. Gordon & Breach Science Publishers, Paris, 321 p.
- [17] **Nitecki M.H.** & **Lapparent A.F.**, 1976. Upper Devonian *Receptaculites chardini* n. sp. from Central Afghanistan. *Fieldiana Geology*, 35/5, 41-82.
- [18] **Poty, E.**, 1981. Recherches sur les Tétracoralliaires et les Hétérocoraliaires du Viséen de la Belgique. *Mededelingen rijks geologische dienst*, 35/1, 1-162.
- [19] **Scrutton, C.T.**, 1997. The Palaeozoic corals, I: origins and relationships. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 51/3, 177-208.
- [20] **Scrutton, C.T.**, 1998. The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 52/1, 1-57.
- [21] **Semenoff-Tian-Chansky, P.**, 1989. Rythme de croissance chez les coraux fossiles et ralentissement de la rotation terrestre. *Sciences, Publication de l'association française pour l'avancement des sciences*, 91/2-3, 127-163.
- [22] **Shrock, R.R.** & **Twenhofel, W.H.**, 1953. *Principles of Invertebrates Paleontology*, second edition. McRaw-Hill Book Company, Inc., 816 p.
- [23] **Signal J.**, 1952. Ordre des Foraminifera. In: Piveteau (ed). *Traité de Paléontologie*, Tome 1. Editions Masson et Cie, Paris, 782 p.
- [24] **Stearn, C.W.** et al., 1999. *Revised classification and terminology of Palaeozoic stromatoporaids*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44/1, pp. 1-70.
- [25] **Tasch, P.**, 1973. *Paleobiology of the Invertebrates, data retrieval from the fossil record*. John Wiley & Sons, Inc., 946 p.
- [26] **Teichert, C.** et al., 1964. Part K, Mollusca 3: Cephalopoda, general features, Endoceraoidea, Actinoceraoidea, Nautiloidea, Bactrioida. In: Moore, R.C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 520 p.
- [27] **Ubahgs, G.** et al., 1978. Part T, Echinodermata 2. In: Moore, R.C. & Teichert, C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 812 p.
- [28] **Veron, J.E.N.**, 2000. *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Sciences, Townsville.
- [29] **Vuillemin, C.**, 1990. Les Tétracoralliaires (Rugosa) du Carbonifère inférieur du massif Armoricaïn (France). *Cahiers de Paléontologie, CNRS, Paris*, 171p.
- [30] **Whittington, H.B.** et al., 1997. Part O, Arthropoda 1, Trilobita, revised. In: Kaesler, R.L. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 530 p.
- [31] **Williams, A.** & **Rowell, A.J.**, 1965. Part H, Brachiopoda. In: Moore (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 521 p.
- [32] **Williams, A.**, et al., 2000. Part H, Brachiopoda 2, revised. In: Kaesler, R.L. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. The Geological Society of America, Boulder, Colorado & The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 423 p.
- [33] **Debenay, J.-P.** et al., 1996. *Les foraminifères actuels*. Editions Masson, Paris, 329 p.
- [34] **Brasier, M.D.**, 1980. *Microfossils*. George Allen & Unwin Edition, London, 193 p.