

## Découverte récente de deux Phylloceratidae colorés appartenant au genre *Adabofoloceras* JOLY, 1977. Hypothèses sur le lien entre style de coloration de la coquille et mode de vie

BERNARD JOLY<sup>1</sup> et CYRIL BAUDOUIN<sup>2</sup>

*Mots-clés.* – Biochromes, Bandes colorées, Mélanines, Porphyrines, Schémochromie, Camouflage, Mode de vie.

*Résumé.* – La présente note a pour objet de faire le point sur nos connaissances concernant la coloration des coquilles des ammonites jurassiques et crétacées. Cette étude a permis de mettre en évidence la rareté des publications de spécimens colorés chez les Phyllocerataceae. La récente découverte d'un *Adabofoloceras ardechicum* et d'un *Adabofoloceras chantrei* est étudiée et comparée aux découvertes déjà publiées.

Chez ces deux spécimens la coloration est attribuée à des pigments (biochromes) du groupe des mélanines et à une schémochromie c'est-à-dire à un phénomène d'interférence dans les fines couches de carbonate de calcium du test, sans intervention de pigments. L'exposition des spécimens colorés à la lumière UV n'a pas permis de mettre en évidence les porphyrines. Les seuls biochromes présents dans la coquille des spécimens étudiés sont donc des mélanines.

Le type de coloration décrit n'avait, semble-t-il, jamais été observé chez un *Phylloceras*. Cette coloration est aussi comparée à celle de la coquille du Nautilus vivant. Les interprétations données pour tenter d'élucider le rôle que pouvait jouer la coloration de la coquille chez les ammonites sont exposées brièvement et discutées dans le cas particulier d'*Adabofoloceras ardechicum* et *Adabofoloceras chantrei*, qui doivent certainement donner une bonne idée de ce qu'était la coloration de la coquille chez les Phylloceratidae et les Neophylloceratidae. La coloration de la coquille d'un *Calliphylloceras demidoffi* du Bathonien supérieur de Madagascar est constituée de bandes sombres à l'emplacement des constriction et peut-être aussi de bandes longitudinales colorées sur le flanc le mieux conservé.

Un certain nombre d'hypothèses sur la signification biologique de la coloration ont été exposées. L'hypothèse la plus probable accorde au colorant de la coquille une double fonction : excrétion des déchets et protection contre les prédateurs. Les autres hypothèses ne sont pas rejetées mais nécessiteront des recherches approfondies pour être validées.

### Discovery of two coloured Phylloceratidae belonging to the genus *Adabofoloceras* JOLY, 1977. Hypotheses on the relationships between colour patterns of the shell and mode of life

*Key-words.* – Biochromes, Colour patterns, Melanins, Porphyrins, Schemochromy, Camouflage, Mode of life.

*Abstract.* – Until now the references of coloured specimens in the scientific publications about Juraphyllitidae, Phylloceratidae and Neophylloceratidae are not very numerous. The recent discovery of *Adabofoloceras ardechicum* (MUNIER-CHALMAS, in Collot, 1880) and *Adabofoloceras chantrei* (MUNIER-CHALMAS, in Collot, 1880) fills a part of this gap. The new findings allow to compare with coloured specimens published before, above all with the *Calliphylloceras* of the Kutch and with a *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842) of Upper Bathonian of Malagasy.

Like every coloured specimen published before, the dark biochromes of the specimens studied in this note belong to the group of melanins. The other observable colours of both species of genus *Adabofoloceras* are in fact a schemochromy, that is an interferential phenomenon in the thin calcium carbonate layers; it does not imply the presence of biochromes. The exposure of the three studied specimens to UV shows the lack of biochromes such as porphyrins in these ammonites. The only biochromes found in these shells are probably melanins according to the works published earlier.

In both *Adabofoloceras*, the colours are placed in radial stripes like "flames", as in modern Nautilus. The Malagasy *Calliphylloceras demidoffi* shows that coloured longitudinal stripes can't be excluded in the Phylloceratidae.

It seems appropriate to compare the colours described in this note with those published before and with those of modern Nautilus in order to try to understand their biological function. The hypotheses proposed on the biological function of the ammonites shells colours are briefly explained and discussed. It is the same for *Adabofoloceras ardechicum*, the best example of coloured shells among Phylloceratidae known nowadays. We can think that these colours permitted a good protection against the predators by camouflage of the shell. It is possible to think that the biochromes could be made of excreted matter. It is more difficult to explain *Calliphylloceras demidoffi* because its colour is bad. Photos with IR films show biochromes in radial stripes and perhaps coloured longitudinal stripes.

With most of the authors we can think that the biochromes were located in the most external layers of the test. Probably, first, they were excreted matter and secondly, they protected the animals against the predators.

1. 8, rue de Garambault, 45190 Beaugency

2. Chemin du Bois Doré, route de Crest, 26200 Montélimar

Manuscrit déposé le 20 mars 2005 ; accepté après révision le 14 septembre 2005.

## INTRODUCTION

Les récoltes d'ammonites ayant conservé la couleur de leur test sont rares et les Phylloceratina n'échappent pas à ce constat. Il fallait des conditions exceptionnelles, comme une gangue d'argile ou de marnes, et un enfouissement rapide pour permettre la conservation de la couche colorée. Ces deux facteurs empêchent la destruction des pigments par les microorganismes ou par les rayons UV de la lumière solaire [Hollingworth et Baker, 1971, p. 109]. Deux des spécimens étudiés dans cette note ont été récoltés dans un niveau marneux à ammonites pyriteuses, le troisième provient de niveaux marneux ou marno-calcaires du Bathonien supérieur d'Andranomantsy à Madagascar. Jusqu'à la rédaction de la présente note il semble bien qu'une seule espèce colorée ait été figurée chez les Phylloceratidae [Bardhan *et al.*, 1993]. On connaît aussi un exemple de coloration chez les Juraphyllitidae avec *Tragophylloceras loscombi* [Spath, 1935, p. 397] mais il n'a pas été figuré. Toutefois, si l'on considère l'ensemble des ammonites secondaires, malgré la rareté des découvertes, nous commençons à nous faire une idée assez précise de ce qu'était la coloration de la coquille des ammonites et plusieurs types de motifs colorés ont été identifiés.

### Motifs colorés connus chez les coquilles des Nautilus actuels et les Ammonoidea du Secondaire

– bandes transversales ou radiales (« flammes ») : *Nautilus macromphalus* et *Nautilus pompilius* (collection personnelle, pl. 2, fig. 1, 2, de la présente note), *Owenites* du Trias [Mapes et Sneck, 1987 et Mapes et Davis, 1996, p. 112, Fig. 3F et fig. 3 de la présente note], *Adabofoloceras ardechicum* de l'Oxfordien (pl. 2, fig. 4, de la présente note), *Calliphylloceras* du Callovien-Oxfordien inférieur ? [Bardhan *et al.*, 1993] et *Calliphylloceras demidoffi* du Bathonien (pl. 2, fig. 5, de la présente note).

– motifs à bandes longitudinales colorées continues : *Leioceras* de l'Aalénien (*Leioceras* le genre cité par Greppin est synonyme objectif de *Leioceras*) [Greppin, 1898], *Androgynoceras* et *Amaltheus* du Pliensbachien [Spath, 1935], *Dieneroceras subquadratum* du Trias [Mapes et Davis, 1996, p. 113] (pl. 2, fig. 6, de la présente note), *Protexanites* du Santonien [Matsumoto et Hirano, 1976] (pl. 2, fig. 7, de la présente note), *Pleuroceras* du Domérien [Heller, 1977] (pl. 2, fig. 8, de la présente note), *Lybicoceras* [Reyment, 1957, p. 346].

– taches en bandes longitudinales discontinues (taches plus ou moins régulières) : *Pleuroceras* du Domérien [Pinna, 1972] [Mapes et Davis 1996, p. 108] (pl. 2, fig. 9 de la présente note), *Asteroceras* du Sinémurien [Manley, 1977].

Notons que parfois règne une incertitude concernant le caractère radial ou longitudinal des bandes colorées. Un *Pleuroceras spinatum* à bandes transversales a été figuré [Schindewolf, 1928, 1931] mais l'interprétation donnée par Schindewolf a été soumise à critique [Pinna, 1972, p. 195-196]. Pinna met en doute l'existence de bandes radiales chez le genre *Pleuroceras*, il fait remarquer que des espèces proches de *Pleuroceras spinatum* comme *P. transiens* ou *P. salebrosum* ont une ornementation de bandes spirales colorées. Pour Pinna la coloration des spécimens de Schindewolf est trop interne, localisée dans la couche nacréée, alors que chez les Amaltheidae la coloration est limitée à la

couche prismatique externe. Il est possible que la coloration des spécimens de Schindewolf ne soit que le résidu d'altération de la couche nacréée conservé dans les dépressions situées entre deux stries de croissance successives. Ce résidu ne correspondrait donc pas à des traces de coloration mais serait dû à une altération d'origine inorganique. Inversement d'autres auteurs font remarquer [Mapes et Davis, 1996, p. 109] que l'ornementation en bandes longitudinales décrites chez *Amaltheus stokesi* [Spath, 1935] est en réalité une ornementation en bandes radiales [Mapes et Davis, 1996, Fig. 2c]. Ces différences d'interprétation sont dues à l'état de conservation plus ou moins parfait des spécimens figurés. Souvent, au moins chez les Amaltheidae, les figures proposées par différents auteurs donnent l'impression que les deux types de bandes colorées coexistent sur un même spécimen, c'est l'impression que l'on a avec l'*Amaltheus stokesi* figuré récemment [Mapes et Davis, 1996, Fig. 2c]. D'autre part un *Owenites* sp., combinant bandes longitudinales et transversales, a été figuré [Mapes et Sneck, 1987, Pl. 42, Fig. 7] alors que les autres *Owenites* connus n'ont que des bandes transversales. Nous verrons que ce n'est pas le cas des *Adabofoloceras* étudiés dans cette note pour lesquels il n'y a pas d'ambiguïté. Toutefois le *Calliphylloceras demidoffi* malgache dont il est question plus loin semble bien avoir eu une coloration du type d'*Owenites* sp. c'est-à-dire combinant les deux types de bandes colorées.

Il est possible que le type de coloration en bandes longitudinales discontinues ne soit qu'un artefact c'est-à-dire qu'il pourrait dériver du type en bandes longitudinales continues par fragmentation lors du processus de fossilisation ou par usure. En effet on peut remarquer que l'ornementation en bandes longitudinales continues existe chez un *Pleuroceras* aff. *solare* [Heller, 1977, p. 166, Fig. 2 dans le texte] à coloration bien conservée alors que d'autres auteurs, chez des espèces voisines, figurent une ornementation en taches disposées en spirales longitudinales. Une telle ornementation est figurée chez *Pleuroceras transiens* [Pinna, 1972, Pl. 12, Fig. 1], chez *Pleuroceras salebrosum* [Mapes et Davis, 1996, Fig. 1] et chez *Asteroceras stellare* [Manley, 1977, Fig. 1], cette dernière espèce n'appartient cependant pas aux Amaltheidae.

## DESCRIPTION DES SPECIMENS

Les spécimens étudiés ont été découverts par Cyril Baudouin dans l'Oxfordien inférieur du col des Vieux entre Rompon et La Voulte (Ardèche). Douze de ces spécimens sont des *Adabofoloceras ardechicum* (MUNIER-CHALMAS, in Collot 1880), espèce qui a été récemment révisée [Joly, 2000, p. 55]. Parmi eux onze sont des moules internes sans aucune trace de test, le douzième a conservé son test et sa coloration a été préservée. Avec la même récolte il y avait neuf spécimens d'une espèce voisine : *Adabofoloceras chantrei* (MUNIER-CHALMAS, in Collot 1880). Huit de ces spécimens sont des moules internes et le neuvième a gardé des traces de la coloration du test. L'association des espèces *ardechicum* et *chantrei* est fréquente dans le Callovien et l'Oxfordien. Avec ces spécimens Cyril Baudouin a récolté *Sowerbyceras* aff. *tortisulcatum* (d'ORBIGNY, 1841), *Sowerbyceras delectrei* (MUNIER-CHALMAS, in Collot 1880) et *Phylloceras* aff. *duodecimsulcatum* COLLIGNON, 1959).

## La coloration des coquilles chez *Adabofoloceras*

### *Les onze moules internes et le spécimen coloré rapportés à l'espèce A. ardechicum* (MUNIER-CHALMAS in Collot 1880)

Les moules internes sont des spécimens à section épaisse, aux flancs bombés à maximum d'épaisseur vers l'ombilic, l'ombilic est fermé. Chez aucun de ces spécimens la loge n'a été conservée, même partiellement. Il n'y a chez eux aucune trace de test. La ligne cloisonnaire (fig. 1 dans le texte) à selles  $S_1$  et  $S_2$  tétraphylles d'apparence trapue est celle du genre *Adabofoloceras* JOLY, 1977. Remarquons aussi que les dimensions des spécimens ne diffèrent pas de celles qui ont été données récemment pour l'espèce *A. ardechicum* [Joly, 2000, p. 57].

Le spécimen coloré (pl. 1, fig. 1a, b, c) est muni de la totalité de son test qui paraît très mince et transparent, la couche la plus externe du test est probablement présente (périostracum) les stries de croissance, qui sont parallèles aux « flammes » étant présentes surtout sur le bord ventral et à la limite des flancs et du bord siphonal (pl. 1, fig. 8a, b). Le test couvre la totalité du phragmocône et masque en grande partie la ligne cloisonnaire. Toutefois, par transparence, on aperçoit l'extrémité des selles, elles sont spatulées et l'appartenance du spécimen aux Phylloceratidae ne fait aucun doute. D'après les autres caractères (morphologie du phragmocône et dimensions) il s'agit bien d'un *Adabofoloceras ardechicum*. La loge n'est pas conservée.

La couleur du test est constituée d'environ 17 bandes transversales (du type « flammes » comme chez le Nautilé) brun-noires, partant de l'ombilic fortement infléchies vers l'avant. Sur les flancs ces bandes s'élargissent et sont toujours incurvées vers l'avant, elles franchissent le bord siphonal proverses. Elles continuent à s'élargir sur le bord siphonal en se réunissant si bien que le bord siphonal apparaît de couleur sombre.

Sur les flancs le fond coloré (entre les « flammes ») apparaît plus clair. Les intervalles entre les bandes colorées montrent une belle irisation, les teintes varient du bleu-vert à l'orange et au jaune. Le test étant très mince il est probable que l'on aperçoive la partie externe de la couche interne nacrée et irisée (couche porcelanée ?). Dans ce cas le fond (intervalles entre les « flammes ») serait simplement très clair et transparent, hypothèse la plus probable. Le plus souvent les intervalles colorés ne franchissent pas le bord siphonal. Toutefois vers l'ouverture l'un de ces intervalles passe le bord ventral mais en s'atténuant.

On peut imaginer que chez les spécimens de plus grande taille, ou sur la loge, des bandes sombres plus courtes partant du milieu des flancs pouvaient s'intercaler entre les bandes partant de l'ombilic. A l'appui de cette hypothèse est le fait que l'on voit apparaître 2 ou 3 bandes partant du milieu des flancs mais encore mal individualisées. Avec la croissance de la coquille elles devaient probablement être plus régulières, plus nombreuses et détachées des bandes plus longues partant de l'ombilic.

### *Les huit moules internes et le spécimen coloré rapportés à l'espèce A. chantrei* (MUNIER-CHALMAS in Collot 1880)

Les moules internes sont à section assez comprimée, les flancs présentent un méplat entre l'ombilic et le bord siphonal ou sont faiblement arrondis. Tous sont lisses ce qui est habituel chez les spécimens de ce diamètre. L'ombilic est très peu ouvert. Quant à la ligne cloisonnaire elle est de type *Adabofoloceras* comme chez *ardechicum* (fig. 2 dans le texte).

Le spécimen coloré (pl. 1, fig. 2a, b) a la morphologie des moules internes de l'espèce *A. chantrei* mais il a conservé une partie de son test et de sa coloration. La couleur est conservée sur le méplat des flancs mais aussi sur le bord ventral. La coloration n'est cependant pas dans un aussi bon état de conservation que sur le spécimen de l'espèce *A. ardechicum* précédemment décrit (pl. 1, fig. 1a, b). Sur le méplat on observe des zones sombres grossièrement radiales et mal délimitées entre lesquelles s'intercalent des zones plus



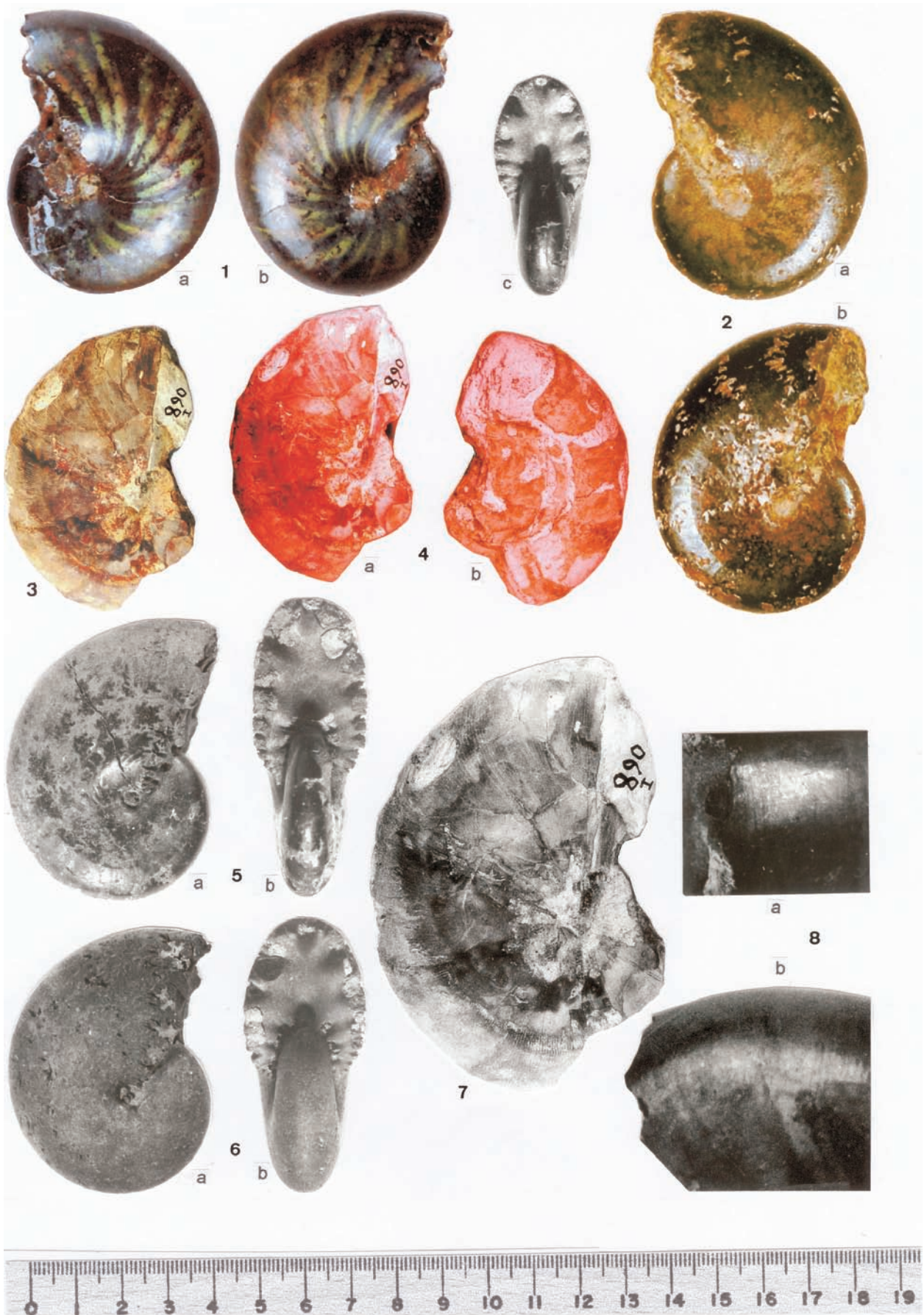
FIG. 2 – *Adabofoloceras chantrei* (M. C. in Collot, 1880), ligne cloisonnaire d'un des moules internes de l'Oxfordien inférieur du col des Viaux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 10.

FIG. 2 – *Adabofoloceras chantrei* (M. C. in Collot, 1880), suture line of one internal moulds (Lower Oxfordian of the Col des Viaux, Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 10.



FIG. 1. – *Adabofoloceras ardechicum* (M. C. in Collot, 1880), ligne cloisonnaire d'un des moules internes de l'Oxfordien inférieur du col des Viaux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 10.

FIG. 1 – *Adabofoloceras ardechicum* (M. C. in Collot, 1880), suture line of one internal moulds (Lower Oxfordian of the Col des Viaux, Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 10.



claires irisées où domine la teinte rouge orangé. Entre les méplats des flancs le bord siphonal est de teinte sombre. La coloration d'*A. chantrei* devait être assez proche de celle décrite chez *A. ardechicum*. On peut penser que les zones sombres sont colorées par la mélanine et que les zones plus claires laissent voir par transparence la couche nacrée.

### La coloration des biochromes de la coquille chez les *Calliphylloceras* et leur mise en évidence

La coloration chez *Calliphylloceras* a été décrite et figurée [Bardhan *et al.*, 1993], elle est du type radial. L'un d'entre nous a aussi figuré un *Calliphylloceras* sp., du Bathonien de Madagascar [Joly, 1977, p. 236, Pl. 21, Fig. 4] qui, à première vue, présente le même type de coloration que chez les spécimens du Jurassique du Kutch, c'est-à-dire des bandes sombres transversales à l'emplacement des constriction. La révision de la Paléontologie française [Joly *in* Fischer, 1994, p. 157] a permis de mieux caractériser l'espèce *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842) et le spécimen malgache a de façon certaine, les caractères de l'espèce *C. demidoffi* à laquelle il doit désormais être rattaché (pl. 1, fig. 3, 4a, b, 7). Quant aux spécimens du Kutch seul l'un d'entre eux [Bardhan *et al.* 1993, Fig. 2-1] est un *Calliphylloceras demidoffi*, les quatre autres [Fig. 2-2, 3, 4, 5] appartiennent à l'espèce *Calliphylloceras disputabile* (ZITTEL, 1869). Il était à priori, intéressant de comparer les spécimens indiens et le spécimen malgache. Les spécimens indiens sont d'âge un peu plus récent (Callovien-Oxfordien inférieur ?) que le spécimen malgache (Bathonien supérieur). Un nouvel examen de ce dernier montre que les ban-

des radiales sont loin d'être aussi nettes que sur la planche 21 [Joly, 1977, Pl. 21, Fig. 4]. Le mode de prise de vue en lumière latérale a fortement accentué la différence de coloration entre le test à l'emplacement des constriction et sur le reste du test. En réalité, les traces de coloration chez ce spécimen sont cependant perceptibles en lumière naturelle (pl. 1, fig. 3). En lumière infrarouge, chez le spécimen malgache, les bandes radiales sombres apparaissent assez nettes au niveau des cinq constriction de la partie du dernier tour encore conservée (pl. 1, fig. 4a, b, 7).

Pour cette mise en évidence des biochromes deux types d'émulsions ont été utilisées : une émulsion N et B (pl. 1, fig. 7) et une émulsion couleur (pl. 1, fig. 4a, b). On peut d'ailleurs constater que chez le spécimen malgache on observe aussi la présence de biochromes disposés en bandes longitudinales sur le flanc le mieux conservé, mais il s'agit peut-être d'un artefact de conservation. Il est certain que la coloration concerne la couche la plus externe du test, tout au moins celle qui a été conservée. Comme chez les spécimens indiens, la coloration est plus intense à l'emplacement des constriction. Les spécimens du Kutch montrent plus nettement la coloration radiale au niveau des constriction sans doute grâce au mode de préparation des fossiles avant photographie. En effet, ils ont été photographiés sous paraffine ou recouverts de chlorure d'ammonium afin de rehausser le contraste des couleurs. Nous avons vu que d'autres techniques ont été utilisées avec le spécimen malgache. Quoi qu'il en soit la présence de bandes radiales colorées est bien réelle chez les spécimens du Kutch et chez le spécimen malgache.

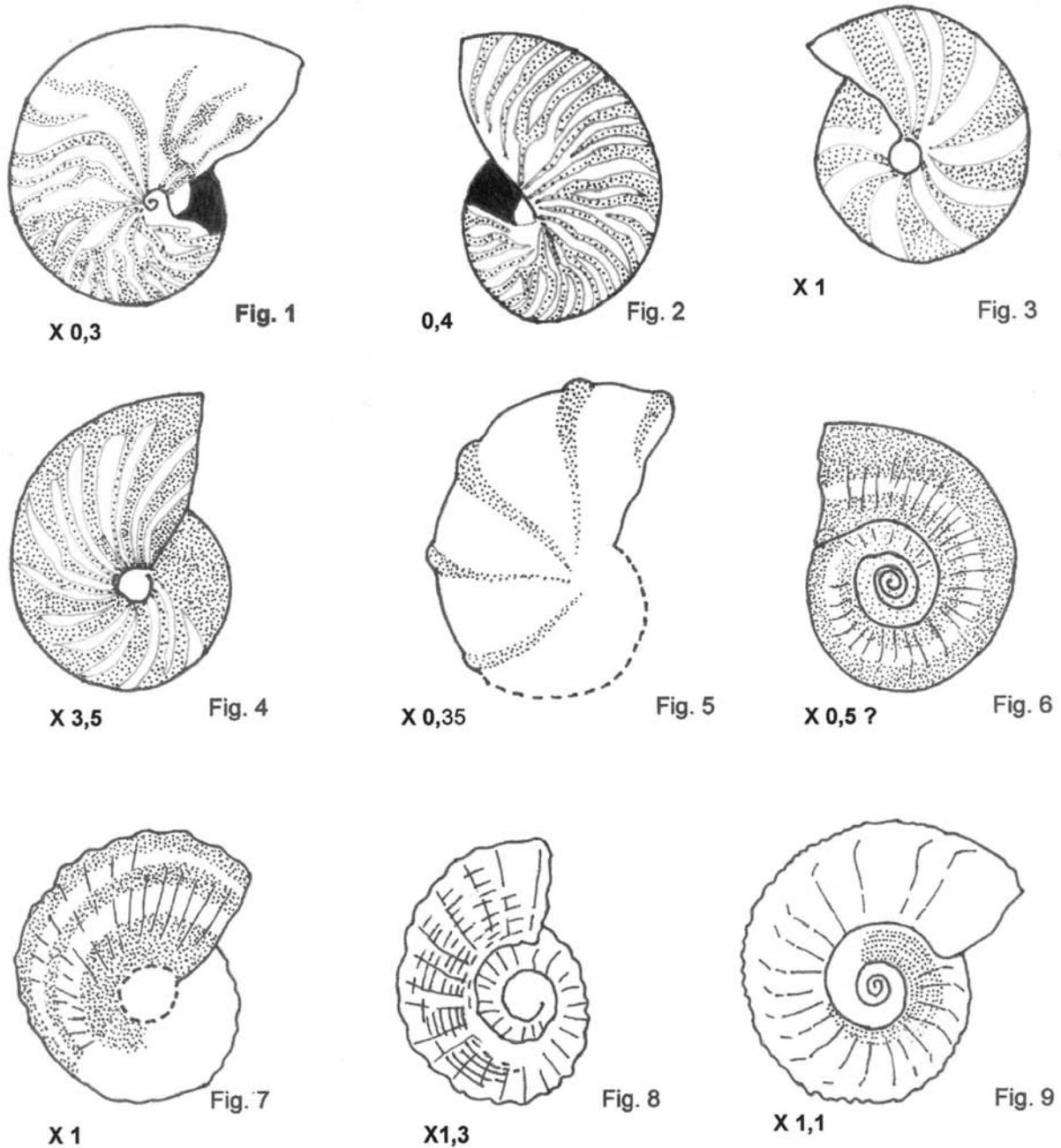


#### Planche I

- FIG. 1. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), spécimen coloré, Oxfordien inférieur du col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 5. a : vue latérale droite ; b : vue latérale gauche ; c : vue de face (x 3,5)
- FIG. 2. – *Adabofoloceras chantrei* (M.C. in Collot, 1880), spécimen coloré, Oxfordien inférieur du col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 5,5. a : vue latérale droite ; b : vue latérale gauche
- FIG. 3. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842) figuré *in* Joly 1977 [p. 236, Pl. 21, Fig. 4, Pl. 50, Fig. 4a, b] sous le nom *Calliphylloceras* sp., Bathonien supérieur d'Andranomantsy au S.E. de Diégo-Suarez, Collection Saint-Ours, n° 890-1, conservé à l'Université de Bourgogne, Dijon, sous le n° GD13095. Spécimen photographié en lumière solaire et film Kodak Gold 200 iso, x 0,40 environ.
- FIG. 4. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842), le même spécimen que celui de la figure 3. Spécimen photographié en lumière artificielle avec lampe tungstène et film Ektachrome infrarouge EIR, x 0,40 environ. a : vue latérale gauche ; b : vue latérale droite.
- FIG. 5. – *Adabofoloceras chantrei* (M.C. in Collot, 1880), moule interne, Oxfordien inférieur du col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 2,5. a : vue latérale gauche ; b : vue de face
- FIG. 6. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), moule interne, Oxfordien inférieur du col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 3,5. a : vue latérale gauche ; b : vue de face
- FIG. 7. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842), le même spécimen que celui de la figure 3. Spécimen photographié en lumière artificielle avec lampe tungstène et film Kodak HIE, x 0,60.
- FIG. 8. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), spécimen coloré de la figure 1 montrant les stries de croissance de la couche la plus externe du test, x 10 environ. a : détail du bord ventral ; b : détail de la limite du bord ventral et du flanc droit

#### Plate I

- FIG. 1. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), coloured specimen, Lower Oxfordian of the Col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 5. a: right lateral view; b: left lateral view; c: front view (x 3,5)
- FIG. 2. – *Adabofoloceras chantrei* (M.C. in Collot, 1880), coloured specimen, Upper Oxfordian of the col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 5,5. a: right lateral view; b: left lateral view
- FIG. 3. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842) figured in Joly 1977 [p. 236, Pl. 21, Fig. 4, Pl. 50, Fig. 4a, b] by the name *Calliphylloceras* sp., Upper Bathonian of Andranomantsy South East of Diégo-Suarez, Collection Saint-Ours, n° 890-1. Université de Bourgogne, Dijon, n° GD13095. Specimen photographed under daylight with Kodak Gold 200 iso, x 0,40 about.
- FIG. 4. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842), the same specimen as figure 3. Specimen photographed under tungsten artificial light with Ektachrome EIR, x 0,40 about. a: left lateral view; b: right lateral view
- FIG. 5. – *Adabofoloceras chantrei* (M.C. in Collot, 1880), internal mould, Upper Oxfordian of the Col des Vieux (Ardèche), coll. Cyril Baudouin, x 2,5. a: left lateral view; b: front view
- FIG. 6. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), internal mould, Lower Oxfordian of the Col des Vieux (Ardèche), collection Cyril Baudouin, x 3,5. a: left lateral view; b: front view
- FIG. 7. – *Calliphylloceras demidoffi* (ROUSSEAU, 1842), the same specimen as figure 3. Specimen photographed under artificial tungsten light with Kodak infrared HIE, x 0,60.
- FIG. 8. – *Adabofoloceras ardechicum* (M.C. in Collot, 1880), coloured specimen of the Fig. 1, pl. 1 showing growth lines of the most external layers of the shell, x 10 about. a: detail of the ventral side; b: detail of limit on ventral side and right side.



Echelle centimétrique



## Planche II – Plate II

Différents types de modèles colorés chez les Nautilus actuels et les Ammonoidea du Secondaire

Different examples of coloured patterns among modern Nautilus and secondary Ammonoidea

FIG. 1 – *Nautilus macromphalus*FIG. 2 – *Nautilus pompilius*FIG. 3 – *Owenites* sp. of *O. koeneni*, Trias du Nevada, d'après Mapes et Davis [1996, Fig. 3F]. *Triassic of Nevada*.FIG. 4 – *Adabofoloceras ardechicum*, Oxfordien inférieur du col des Viaux (*Lower Oxfordian of the Col des Viaux*), collection Cyril BaudouinFIG. 5 – *Calliphyloceras demidoffi*, Bathonien supérieur de Madagascar (*Upper Bathonian of Madagascar*) collection Collignon, n° GD 13095, collection de Géologie, Université de Bourgogne, DijonFIG. 6 – *Dieneroceras subquadratum*, Trias du Nevada (*Triassic of Nevada*) d'après Mapes et Davis [1996, Fig. 4D]FIG. 7 – *Protexanites (Protexanites) bontanti shimizui*, Santonien du Japon (*Santonian of Japan*) d'après Matsumoto et Hirano [1976, Pl. 35, Fig. 1a]FIG. 8 – *Pleuroceras* aff. *solare*, Domérien d'Allemagne (*Domerian of Germany*), d'après Heller [1977, Fig. 2]FIG. 9 – *Pleuroceras salebrosum*, Domérien d'Allemagne (*Domerian of Germany*), d'après Mapes et Davis [1996, Fig. 1].

## NATURE CHIMIQUE DES BIOCHROMES

Chez les mollusques actuels, et probablement chez les fossiles comme les ammonites, les pigments (ou biochromes) sont localisés dans le périostacum ou dans la couche la plus externe de la coquille. Les mélanines sont avec les tétrapyrroles (ou porphyrines) les biochromes les plus stables donnant leurs couleurs aux coquilles des mollusques. L'exposition d'*A. ardechicum* et d'*A. chantrei* à la lumière UV n'a pas permis d'observer la fluorescence rouge caractéristique des porphyrines, les deux spécimens apparaissent uniformément noirs en lumière UV. On peut donc exclure la présence de tétrapyrroles chez ces deux espèces. L'absence de fluorescence indique que les mélanines sont probablement les pigments résiduels les plus communs [Hollingworth et Barker, 1971, p. 116]. Une note récente va dans le même sens [Mapes et Davis, 1996, p. 118], selon ces auteurs aucun motif coloré n'a encore été révélé chez les ammonites par fluorescence en lumière UV ce qui exclut la présence de porphyrines dans leur coquille.

On peut donc admettre que les bandes sombres d'*A. ardechicum* et d'*A. chantrei* sont constituées de mélanines (biochromes). Elles proviennent de l'oxydation et de la polymérisation de la tyrosine. Notons cependant que la couleur dépend de la concentration en colorant, elle va du noir au brun rouge voire au jaune [Hollingworth et Baker, 1971, p. 106]. Une analyse chimique des colorants de la coquille provoquerait probablement sa destruction. Il faut espérer la découverte d'autres spécimens qui permettraient une analyse chimique plus précise.

Quant à l'irisation du fond (entre les bandes sombres) elle ne fait certainement pas intervenir des biochromes. Il s'agit, très probablement, d'interférences au sein des fines couches de carbonate de calcium, c'est donc une schémochromie [Mapes et Davis, 1996, p. 106].

Les bandes sombres des *Calliphyloceras* sont-elles colorées par la mélanine ? C'est très probable, mais ne pourrait être prouvé que par une analyse chimique du test. Il peut paraître surprenant de n'observer la coloration du test chez *Calliphyloceras*, qu'au niveau des constriction mais cela s'expliquerait par une plus grande concentration de pigment à ce niveau, cette augmentation de pigment s'expliquant elle-même par une sécrétion constante de pigment alors que la croissance de la coquille ralentit au niveau de la constriction [Mapes et Davis, 1996, p. 117] ; double mécanisme qui provoquerait donc une plus forte concentration de pigment. Cette hypothèse paraît plausible et rend assez bien compte de ce que l'on observe chez les spécimens indiens et le spécimen malgache attribué à l'espèce *C. demidoffi*. Avec une réserve toutefois chez ce dernier : le biochrome sombre ne semble pas être localisé seulement au niveau des constriction mais probablement en bandes longitudinales sur la surface des flancs. Cela rappelle, comme on l'a vu précédemment, le cas d'*Owenites* sp. [Mapes et Sneek, 1987, Pl. 42, Fig. 7].

## HYPOTHESES SUR LE ROLE BIOLOGIQUE DE LA COLORATION

Le type de coloration observé chez *A. ardechicum* et chez *A. chantrei* se rattache nettement au type transversal que l'on rencontre chez le Nautilé actuel (*Nautilus macromphalus*, *Nautilus pompilius*,...). Parmi les fossiles, c'est avec *Owe-*

*nites* et *Paranannites* du Trias du Nevada [Mapes et Davis, 1996, p. 112, Fig. 3 ; Gardner et Mapes, 2000, Pl. 1, Fig. 7, 8] qu'*ardechicum* et *chantrei* présentent le plus d'analogies. Cette coloration a-t-elle une raison d'être ? En d'autres termes jouait-elle un rôle dans la vie de l'ammonite ? Pour tenter de répondre à cette question beaucoup de paléontologistes se réfèrent au Nautilé. Dans le cas d'*A. ardechicum* et d'*A. chantrei* cela paraît très légitime étant donné la ressemblance de leur modèle de coloration avec celui du Nautilé. De nombreux auteurs ont essayé d'interpréter le rôle que pouvait jouer chez les ammonites la coloration de la coquille. Parmi les hypothèses formulées déjà depuis longtemps [Willey, 1902 ; Pruvot-Fol, 1935, par exemple] émergent plusieurs propositions.

Les « flammes » du Nautilé constituent un système disruptif de protection contre les prédateurs en rendant moins distinct le contour de la coquille, qui ainsi se confond avec l'environnement. C'est donc un mécanisme mimétique. Pour Willey [1902], les bandes colorées du Nautilé imiteraient les ondulations de la surface de la mer et du sable ce qui assurerait le camouflage de la coquille même en mer peu profonde. D'autres auteurs défendent cette hypothèse [Pruvot-Fol, 1935, p. 1660 ; Stenzel, 1964, p. K71 ; Kennedy et Cobban, 1976, p. 18, par exemple]. Pour Stenzel, il est extrêmement difficile de repérer le Nautilé même en eaux peu profondes parce que les taches colorées ressemblent aux ombres projetées des Alcyonaires et des algues marines sur le fond et simulent le jeu de lumière des rides de la surface de la mer. Notons aussi que l'on a envisagé un rôle similaire joué par les tubercules, les côtes et les carènes [Kennedy et Cobban, 1976, p. 18]. L'ornementation de la coquille, dans la zone marine éclairée (zone photique située environ de 0 à une centaine de mètres de profondeur, où la photosynthèse est possible) jouerait le même rôle que les bandes colorées, elle assurerait le camouflage de la coquille en brisant les contours de l'animal vivant. Combinée aux bandes colorées elle assurerait une plus grande efficacité du camouflage contre les prédateurs. Chez les Phylloceratidae, qui sont des formes très discrètement ornementées (formes « lisses »), seules les bandes colorées procureraient un camouflage. On pense que ces ammonites vivaient plus profondément que les formes fortement ornementées, dans la partie plus profonde de la zone photique.

La sécrétion du pigment noir (mélanine), chez le Nautilé, aurait aussi une fonction excrétrice : débarrasser l'organisme d'un déchet [Pruvot-Fol, 1935, p. 1660]. Pruvot-Fol semble bien avoir été la première à évoquer cette fonction. Des études récentes [Mapes et Sneek, 1987, p. 304 entre autres] n'excluent pas cette possibilité. L'hypothèse de Pruvot-Fol concernant la fonction excrétrice des pigments est plausible. Les pigments peuvent très bien avoir eu les deux fonctions, excrétrice et protection, ce qui est généralement admis actuellement. Mais le rôle de camouflage ou de dispositif d'alerte que l'on attribue le plus souvent à la coloration de la coquille des Céphalopodes ne serait pas la fonction d'origine de la couleur. Ces fonctions auraient été précédées dans un premier temps par l'incorporation de produits du métabolisme dans les coquilles comme moyen d'éliminer des déchets alimentaires ou d'une autre origine. Secondairement les pigments et les motifs colorés auraient joué un rôle dans l'adaptation à l'environnement par exemple en servant d'écran à la lumière. Ce n'est qu'en troisième lieu que la coloration de la coquille et les motifs

colorés auraient joué un rôle dans le camouflage, le mimétisme et le dispositif d'alerte [Kobluk et Mapes, 1989, p. 63, 78].

La coloration décrite chez *Tragophylloceras* [Spath 1935 ; Basse, 1952, p. 531 ; Arkell *et al.*, 1957, p. L93 ; Matsumoto et Hirano, 1976, p. 338 ; Mapes et Davis, 1996, p. 111] appartient au type longitudinal. Le fait que la coloration est d'un type différent chez *Tragophylloceras loscombi* appartenant aux Juraphyllitidae et chez *A. ardechicum-chantrei* appartenant aux Phylloceratidae apporte un élément supplémentaire pour séparer les deux familles, il s'ajoute à la morphologie des coquilles, l'allure des lignes cloisonnaires et le milieu de vie qui diffèrent dans les deux familles. Les Juraphyllitidae du genre *Tragophylloceras* abondent dans des eaux relativement peu profondes alors que les formes à bandes colorées radiales (ce qui pourrait être le cas de l'ensemble des Phylloceratidae) vivaient, semble-t-il, en eaux plus profondes. Une étude récente [Gardner et Mapes, 2000], s'inspirant des travaux de Westermann [1996], vient conforter cette hypothèse. En effet les Ammonoidea du Trias que ces auteurs considèrent comme des migrateurs planctoniques verticaux ayant vécu à assez grande profondeur [*Juvenites*, *Owenites*, *Paranannites* et *Proshingites*, p.112, Tabl. 2] ont une morphologie et des bandes colorées rappelant celles des *Adabofoloceras* de la présente note. Ils vivaient aussi à assez grande profondeur. Or on considère généralement que les Phylloceras, formes lisses, plutôt involutes étaient, elles aussi, des formes planctoniques d'assez grande profondeur (voir plus haut). Quant aux taxons à bandes longitudinales, plus évolutives, selon les mêmes auteurs [Gardner et Mapes, 2000, p. 118-121, Pl. 1] ils appartiendraient au plancton dérivant (taxons *Dieneroceras*, *Kashmirites* sp., *Wyomingites* et *Xenoceltites* sp.). Il y aurait là une remarquable convergence entre mode de vie, morphologie et couleur de la coquille qui mérite d'être soulignée. Les *Tragophylloceras* pourraient se comparer aux taxons à bandes longitudinales du Trias, les Phylloceras aux taxons à bandes radiales du Trias. Après le Trias *Tragophylloceras* et *Phylloceras* devaient occuper les mêmes niches écologiques que les taxons étudiés par Gardner et Mapes [2000, p. 112, Tabl. 2], c'est-à-dire que *Tragophylloceras* devait avoir un habitat planctonique dérivant et *Phylloceras* un habitat planctonique à migrations verticales. Toutefois comprendre l'existence d'habitats différents pour les formes à bandes colorées longitudinales et pour les formes à bandes radiales reste difficile. L'explication viendra peut-être d'une meilleure compréhension du camouflage chez les formes à bandes longitudinales.

Les motifs colorés pouvaient aussi avoir joué un rôle dans les rites de parades nuptiales. Cette hypothèse impliquerait un dimorphisme sexuel chez les ammonites [Kennedy et Cobban, 1976, p. 4]. Or on connaît déjà un certain nombre de couples microconques-macroconques chez les ammonites, y compris chez les Phylloceratidae [Joly, 2000, p. 15]. L'hypothèse ne peut donc être rejetée mais pour la conforter il faudrait connaître la couleur des microconques et des macroconques d'une même espèce de Phylloceratidae pour trancher. Ce n'est pas le cas actuellement.

La mélanine présente dans la coquille des Céphalopodes pourrait la rendre plus résistante. Cette hypothèse a été formulée récemment [Kobluk et Mapes, 1989, p. 77] pour les formes endobiontes. Elle pourrait s'appliquer aux Phylloceratidae dont la coquille était mince, ces Céphalopodes vivaient à assez grande profondeur et une coquille consolidée par la mélanine permettait de mieux résister à la pression de l'eau.

## CONCLUSION

La découverte du spécimen de l'espèce *A. ardechicum* infirme l'opinion de Pinna [1972, p. 193] pour lequel la présence de bandes colorées radiales chez les ammonites serait à exclure. L'opinion selon laquelle il n'y aurait que des bandes colorées parallèles à l'enroulement de la coquille chez les ammonites n'est donc pas acceptable. Il est vrai aussi que l'étude de Pinna ne concernait que les Amaltheidae qui n'auraient eu que la seule coloration en bandes spirales. Mais nous avons vu aussi que chez cette famille il est encore difficile de dire si les motifs colorés sont toujours radiaux ou toujours longitudinaux. Il n'est pas impossible que les deux types de motifs aient coexisté chez les Amaltheidae.

La coloration d'*A. ardechicum*, malgré la petite taille du spécimen récemment découvert, est sans doute l'une des plus remarquables actuellement connues, elle est étonnante par son bon état de conservation.

Ce que nous savons sur la couleur des coquilles d'ammonites amène aussi à se poser la question de la valeur du critère coloration en systématique. Nous avons vu que l'état de conservation des spécimens colorés constitue un premier niveau de difficulté pour l'utilisation de ce critère en systématique. On peut aussi trouver étonnant que des genres proches comme *Pleuroceras* et *Amaltheus* puissent avoir des colorations d'un type différent. De fait aucun genre n'a été créé en tenant compte du critère coloration. Une classification moderne pourra essayer d'intégrer ce critère mais la question se posera de savoir si l'on devra utiliser la coloration pour définir l'espèce, la famille, le genre ou encore un niveau systématique plus élevé. De toute manière un second niveau de difficulté est la rareté des spécimens colorés, la question de la valeur de la coloration comme critère systématique reste donc, pour l'instant, purement spéculative. Le problème ne se posera pas obligatoirement dans les mêmes termes chez les Ammonitina et les Phylloceratina.

En conclusion, en l'état actuel de nos connaissances, le type de coloration décrit chez *Adabofoloceras ardechicum* et *Adabofoloceras chantrei* est en accord avec un habitat de migrants verticaux. De plus on peut penser que, chez ces deux espèces, la coloration des coquilles, comme pour les autres ammonites du Secondaire, jouait chez l'animal vivant un rôle d'élimination des déchets du métabolisme et un rôle protecteur. L'hypothèse que la couleur aurait joué un rôle dans les parades nuptiales ne manque pas d'intérêt mais les informations font défaut pour la conforter. La mélanine jouait peut-être aussi un rôle dans la consolidation de la coquille.



## Références

- ARKELL W. J., KUMMEL B. & WRIGHT C. W. (1957). – Mesozoic Ammonoidea. Introduction par Arkell W. J. In : MOORE *et al.*, Treatise on Invertebrate Paleontology, part L, Mollusca 4, L80-L129.
- BARDHAN S., JANA S. K. & DATTA K. (1993). – Preserved color pattern of a Phylloceratid Ammonoid from the Jurassic Chari Formation, Kutch, India and its functional significance. – *J. Paleont.*, **67** (1), 140-143, 2 fig.
- BASSE E. (1952). – Sous-classe des Nautiloidea. In : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, t. II. – Masson édit., 463-521, 13 pl., 17 fig., 1 tableau.
- COLLIGNON M. (1959). – Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. – Serv. géol., Tananarive, fasc. 3, Oxfordien, pl. 34-46.
- COLLOT L. (1880). – Description géologique des environs d'Aix-en-Provence. – Thèse, Grollier édit., Montpellier, 234 p., 4 pl., 1 carte.
- FISCHER J. C. (1994). – Révision critique de la Paléontologie française de d'Orbigny. Vol. I. Céphalopodes. – Masson édit., Paris, 344 p., 41 fig., 90 pl.
- GARDNER G. E. & MAPES R. H. (2000). – The relationships of color patterns and habitat for Lower Triassic Ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada. – *Paléobiol.*, Genève, vol. Spéc. **8**, 109-122, 6 fig., 2 pl., 2 tabl.
- GREPPIN E. (1898). – Description des fossiles du Bajocien supérieur des environs de Bâle. – *Mém. Soc. Pal. Suisse*, **25**, Genève, 52 p., 5 tabl.
- HELLER F. (1977). – Ein *Pleuroceras* aff. *solare* (PHILL.) mit gut erhaltener Farbzeichnung aus den Amaltheentonen Frankens. – *Geol. Bl. für NO-Bayern*, Band **27**, Heft 3/4, 161-168, 2 fig.
- HOLLINGWORTH N. T. J. & BARKER M. J. (1971). – Colour pattern preservation in the fossil record : taphonomy and diagenetic significance. In : S. K. DONOVAN, The process of fossilization. – Belhaven Press, London, 105-119, 5 fig., 1 tabl.
- JOLY B. (1977). – Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Généralités sur quelques Phylloceratidae et quelques Juraphyllitidae. – *Doc. Lab. de Géol. Fac. des Sc., Lyon*, **67**, 471 p., 147 fig., 91 tabl., 70 pl.
- JOLY B. (2000). – Les Juraphyllitidae, Phylloceratidae, Neophylloceratidae (Phyllocerataceae, Phylloceratina, Ammonoidea) de France au Jurassique et au Crétacé. – *Géobios, Mém.* **23** ; *Mém. Soc. Géol. Fr.*, **174**, 204 p., 415 fig., 16 tabl., 39 pl.
- KENNEDY W. J. & COBBAN W. A. (1976). – Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. – The Palaeontological Association, *Sp. Pap. Palaeont.*, London, **17**, 94 p., 24 fig., 5 tabl., 11 pl.
- KOBLUK D. R. & MAPES R. H. (1989). – The fossil record, function, and possible origins of shell color patterns in Paleozoic marine invertebrates. – Research Reports, *Palaios*, **1**, 1, 63-85, 5 fig., 6 tabl.
- MANLEY E. C. (1977). – Unusual pattern preservation in a Liassic ammonite from Dorset. – *Palaeontology*, **20**, 4, 913-916, 2 fig.
- MAPES R. H. & SNECK D. A. (1987). – The oldest ammonoid 'colour' patterns : description, comparison with Nautilus, and implications. – *Palaeontology*, **30**, 2, 299-309, 42 pl., 3 fig., 1 tableau.
- MAPES R. H. & R. A. DAVIS R. A. (1996). – Color patterns in Ammonoids. In : N. LANDMAN *et al.*, Ammonoid paleobiology. – *Topics in Geobiology*, vol. **13**, Plenum Press, New York, 103-127, 4 fig., 3 tabl.
- MATSUMOTO T. & HIRANO H. (1976). – Colour patterns in some Cretaceous Ammonites from Hokkaido (Studies of Cretaceous ammonites from Hokkaido and Saghalien – XXX). – *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan*, NS, n° **102**, 334-342, 32 pl., 4 fig.
- ORBIGNY A. d' (1840-42). – Paléontologie française, terrains crétacés, I. Céphalopodes. – Masson, Paris, 662 p., 148 pl.
- ORBIGNY A. d' (1842-51). – Paléontologie française, terrains jurassiques. Céphalopodes. – Masson, Paris, 642 p., 234 pl.
- PINNA G. (1972). – Presenza di tracce di colore sul guscio di alcune Ammoniti della Famiglia Amaltheidae HYATT, 1867. – *Atti Soc. It. Sc. Nat. e Museo Civ. St. Nat.*, Milano, **113** (2), 193-200, 4 pl.
- PRUVOT-FOL A. (1935). – Remarques sur le Nautilite. – *C.R. du XII<sup>ème</sup> Congrès International de Zoologie*, Lisbonne, 1652-1663.
- REYMENT R. A. (1957). – Über Farbspuren bei einigen Ammoniten. – *Neues Jb. Geol. Paläontol.*, Mh., Stuttgart, 343-351, 3 fig.
- ROUSSEAU L. (1842). – Description des principaux fossiles de la Crimée. In : A. DEMIDOFF coord., Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée. – Bourdin, Paris, vol. 2, 781-819, 12 pl.
- SCHINDEWOLF O. H. (1928). – Über Farbstreifen bei Amaltheus (*Paltopleuroceras*) spinatum (Brug.). – *Paläont. Zeit.* **10**, 136-143, fig. 1.
- SCHINDEWOLF O. H. (1931). – Nochmals über Farbstreifen bei Amaltheus (*Paltopleuroceras*) spinatum (Brug.). – *Paläont. Zeit.* **13**, 284-287.
- SPATH L. F. (1935). – On colour-markings in Ammonites. – *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, **15**, 395-398, pl. 18.
- STENZEL H. B. (1964). – Living Nautilus. In : R. C. MOORE, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, K59-K93.
- WESTERMANN G. E. G. (1996). – Ammonoid life and habitat. In : N. LANDMAN *et al.*, Ammonoid paleobiology. – *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, **13**, 607-707.
- WILLEY A. (1902). – Contribution to the natural history of the pearly Nautilus. Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere, collected during the years 1895, 1896 and 1897, part 6. – Cambridge University Press, Cambridge, 691-803.
- ZITTEL K.A. von (1869). – Bemerkungen über *Phylloceras taticum* Pusch sp. und einige andere *Phylloceras*-Arten. – *Jahrb. der k. k. Geol. Reichsanstalt.*, Wien, **19**, 59-68, 1 pl.