

ESQUISSE D'UNE CLASSIFICATION PHYLOGÉNIQUE
DES OPPELIIDÉS

PAR Robert Douvillé¹.

SOMMAIRE. — I. Tronc principal de la famille : *Oppelia* à section de plus en plus tranchante. — II. Le tronc principal (*Oppelia* de plus en plus tranchantes) est relayé par le rameau *Ochetoceras*. — III. Le rameau *Ochetoceras* donne naissance, au Lusitanien, au rameau *Streblites* qui évolue ensuite parallèlement. — IV. Le groupe de l'*Oppelia subdisca* est l'origine de deux rameaux divergents, celui des *Oppelia* à section toujours arrondie et celui des *Hecticoceras*. — V. Rameau des *Oppelia* à section arrondie. — VI. Le rameau des *Oppelia* à section arrondie donne brusquement naissance, à l'Oxfordien, au rameau latéral *Taramelliceras*. — VII. Le rameau *Hecticoceras*. — VIII. Le tronc latéral *Lissoceras*.

LA FAMILLE DES OPPELIIDÉS. — Elle a été définie en 1890 par Henri Douvillé dans ses « Notes pour le cours de Paléontologie professé à l'École des Mines », publication non mise dans le commerce mais largement distribuée. Elle comprend les genres suivants : *Oppelia* WAAGEN, *Taramelliceras* DEL CAMPAGNA (= *Neumayria* BAYLE), *Hecticoceras* BON., *Ochetoceras* HAUG, *Streblites* EASTMAN in ZITTEL, *Distichoceras* MUN.-CH. et un certain nombre de formes œcotraustiques réparties jusqu'ici assez arbitrairement entre les genres : *œcotraustes* WAAG., *Creniceras* M.-CH., *Horioceras* M.-CH., *Glochiceras* EASTM. in ZITT., etc. Le tronc *Lissoceras* paraît évoluer parallèlement à la famille des *Oppeliidés* ainsi définie; on peut l'y faire rentrer en raison de ses caractères morphologiques très voisins, mais il demeure bien entendu que s'il possède un ancêtre commun avec les plus anciens *Oppeliidés*, cet ancêtre nous est encore complètement inconnu.

La réalité de la plupart des rameaux que nous proposons paraît avoir été établie de façon indiscutable par les divers paléontologues qui ont étudié les Ammonites jurassiques (A. de Grosouvre, Fontannes, Haug, Henri Douvillé, etc.). Il est plus difficile de relier ces rameaux les uns aux autres que de les définir, et notre esquisse sera, à ce point de vue, sans doute souvent

1. Note présentée à la séance du 17 mars 1913.

modifiée dans l'avenir. En particulier, la pauvreté des faunes d'Ammonites du Bathonien est une grosse pierre d'achoppement.

En tout cas, il nous semble que la définition de la famille doit être avant tout *phylogénique*¹; l'argument *morphologique* seul est tout à fait insuffisant et a bien souvent conduit à rapprocher des groupes d'origines très diverses, momentanément rapprochés morphologiquement par des phénomènes de convergence.

LIGNES SUTURALES DES OPPELIIDÉS. — Elles présentent des caractères essentiellement statifs dans chaque genre mais assez spéciaux à chacun. Caractères presque constants dans la famille : prédominance de s_2 sur s_1 , nombre généralement grand des éléments auxiliaires 3, 4, 5. — La cloison est à éléments nombreux, profondément découpés, selles et lobes étranglés à la base chez *Oppelia*; à éléments peu nombreux, massifs, peu découpés chez *Hecticoceras*; à éléments auxiliaires 3, 4, 5 décroissant très rapidement d'importance chez *Lissoceras*; *Distichoceras* se rapproche, par sa ligne suturale d'*Oppelia*, mais ses lobes ont des terminaisons paires.

I. — Tronc principal de la famille : *Oppelia* à section de plus en plus tranchante.

OOLITHE INFÉRIEURE. — Le début de cette série (formes bajo-ciennes et bathoniennes) a été étudié par Waagen² et Henri Douvillé³. Ces auteurs ont montré qu'elle se composait d'espèces (*præradiata*, *subradiata*, *fuscus*, *aspidoides*) d'autant plus tran-

1. On ne s'étonnera donc pas de ne nous voir donner ici aucun caractère propre à l'ensemble de la famille. La famille est un groupement déjà trop considérable pour pouvoir le faire. Seuls les genres et les espèces nous paraissent pouvoir être définis avec quelque précision au point de vue purement morphologique. La définition de la famille doit être exclusivement phylogénique : c'est un tronc évolutif avec plus ou moins de rameaux latéraux. L'ancienne façon de procéder, à savoir, définition de la famille par un certain nombre de caractères choisis *a priori* offre le grand inconvénient de ne tenir aucun compte ni des phénomènes de convergence ni des apparitions brusques de caractères. La classification générale des Ammonites donnée par Eastman dans la traduction anglaise du *Manuel* de K. von Zittel est le meilleur exemple de cette façon néfaste d'établir des groupements : il en résulte par exemple que des formes aussi voisines que *Distichoceras* (type : *Amm. bipartitus* ZIETEN) et *Oppelia* s.s. sont placées dans des sous-ordres différents.

Les genres pourront correspondre, soit à de petits rameaux bien déterminés n'ayant pas évolué rapidement, soit à des stades d'évolution successifs et nettement distincts d'un même rameau. Il est également évident que l'apparition brusque d'un caractère nouveau en est aussi un excellent critérium.

2. WAAGEN. Die Formenreihe des Ammonites *subradiatus* — *Benecke geognost. palæontolog. Beiträge*, 2^e vol., p. 179-256, pl. XVI-XX, 1869.

3. HENRI DOUVILLÉ. Sur quelques fossiles de la zone à *Amm. Sowerbyi* des environs de Toulon. *B. S. G. F.*, (3), XIII, p. 12-14, pl. 1-III, 1884.

chantes qu'elles sont moins anciennes. Les remarquables travaux de A. de Grossouvre¹ et de notre collègue et ami François Favre² ont beaucoup précisé ces vues ingénieuses. Le mémoire déjà ancien de Vacek sur l'Oolithe du cap San Vigilio³ et un second tout récent de Roemer⁴ ont de leur côté, apporté au problème quelques données morphologiques.

Voici, rapidement résumée d'après ces différents auteurs, la diagnose des principaux stades d'évolution de cette série phylétiqua à l'époque de l'Oolithe inférieure.

Oppelia præradiata H. D. — Région siphonale arrondie, jamais carénée, ornée de côtes externes petites et droites. Les flancs, à peu près parallèles, sont sans ornementation. Carène ombilicale nette. Cette forme montre « une grande constance dans le mode d'ornementation, contrairement aux autres espèces du même genre dont l'ornementation et la section varient avec l'accroissement des tours (Favre, 5 b) ». Bajocien, zone à *Emileia Sauzei*.

Oppelia subradiata Sow. — Espèce très variable dans l'enroulement, la section du tour et l'ornementation (5 b). Le jeune n'est orné que de costules externes comme l'*Opp. præradiata*; l'âge moyen possède, plus ou moins accentuée, une ornementation typique d'*Oppeliidés*: grandes côtes en accent circonflexe atteignant l'ombilic mais toujours plus marquées dans la moitié externe des flancs et petites costules externes intercalaires. Carène généralement assez nette bien que peu détachée.

Groupe des *Oppelia fusca* et *aspidoides*. — Les *Oppelia* de ce groupe sont caractérisées par une section tranchante dans le jeune et l'adulte; chez les formes très âgées seulement la section du tour devient franchement arrondie. L'ornementation est, dans l'ensemble, très différente de ce qu'elle était aux stades d'évolution précédents: tandis que chez *præradiata* elle se composait avant tout de costules externes et chez *subradiata* des mêmes costules avec, en plus, de grandes côtes en accent circonflexe atteignant l'ombilic, ici les costules ont disparu, il n'y a plus que de grandes côtes mais dont la moitié interne est presque toujours à peu près complètement effacée. L'ornementation formée de ces moitiés de côtes est très différente de l'ornementation de

1. DE GROSSOUVRE. Études sur l'étage bathonien. *B.S.G.F.*, (3), XVI, p. 366-401, pl. III-IV, 1888.

2. FRANÇOIS FAVRE. Sur la coexistence d'*Opp. subradiata* Sow. et d'*Opp. aspidoides* Opp. dans le Bajocien et le Bathonien. *C.R. Acad. Sc.*, p. 1069-70, vol. CLII, 1911. — Contribution à l'étude des *Oppelia* du Jurassique moyen. *Mém. Soc. pal. suisse*, XXXVIII, 1912, 34 p., 1 pl.

3. VACEK. Ueber die Fauna der Oolithe von Cap. S. Vigilio. *Abhandl. k. k. g. R.*, XII, p. 57-209, pl. I-XX, 1886.

4. ROEMER. Die Fauna der Aspidoides-Schichten von Lechstedt bei Hildesheim, Göttingen, 1911.

costules du premier stade. Les deux espèces *fusca* et *aspidoides* sont bien difficiles à distinguer l'une de l'autre aux stades jeunes. J. Roemer a figuré un grand nombre de formes de ce groupe qui ont le grand intérêt de montrer à quel point il y a passage entre elles; malheureusement le gisement étudié par cet auteur n'a pas fourni de formes adultes. Or c'est justement dans l'évolution ontogénique que de Grossouvre pense qu'il doit y avoir des différences entre les formes représentant le groupe dans le Bathonien inférieur (*O. fusca*) et dans le Bathonien supérieur (*O. aspidoides*).

Nous citons ci-dessous le passage si intéressant de la note de de Grossouvre (*loc. cit.*). Avec les discussions si précises de Fr. Favre ces lignes nous paraissent représenter de la façon la plus naturelle l'état de la question relative au groupe *fuscus-aspidoides*.

« Il n'y a donc pas de différences bien tranchées entre les formes du Bathonien supérieur et celles du Bathonien inférieur: cependant, si l'on a séparément deux séries d'échantillons des deux niveaux, il sera possible de reconnaître leur âge relatif, d'après les caractères de l'ensemble de chacune de ces séries: ainsi, chez les jeunes d'*Am. fuscus*, on observera un bord externe un peu obtus, orné d'une petite quille disparaissant assez tard: chez *Am. aspidoides* le jeune a bien encore un bord ventral obtus, mais celui-ci fait place à un bord externe tranchant plus tôt que chez *Am. fuscus*. En outre, l'angle formé par les flancs sur le bord externe est d'ordinaire plus aigu chez *Am. aspidoides* que chez *Am. fuscus*. Enfin le jeune de ce dernier est orné de côtes serrées occupant la moitié externe des flancs beaucoup plus longtemps que cela n'a lieu dans l'autre espèce: chez celle-ci, le jeune est souvent lisse pendant un certain temps, puis apparaissent immédiatement sur le bord externe des côtes espacées; ou bien, s'il y a dans le jeune des côtes externes un peu serrées comme chez *Am. fuscus*, elles ne persistent que très peu de temps et font place beaucoup plus tôt à des côtes espacées » (A. de Grossouvre, Étage bathonien, 1888).

OOLITHE MOYENNE. — Nous pensions, au moment où nous avons présenté à la Société notre étude sur les *Oppeliidés* de Villers, que la série phylétiqua des formes tranchantes s'éteignait brusquement au sommet du Bathonien et ne donnait naissance aux *Oppelia* tranchantes oxfordiennes et lusitaniennes que par l'intermédiaire d'une espèce bathonienne carénée mais à section arrondie de très bonne heure: l'*Oppelia subdisca* d'ORB. En réalité cette espèce, que nous considérons en même temps comme point de départ de la série des *Oppelia* arrondies, paraît avoir comme descendants uniques ces formes à section toujours arrondie. Les *Oppelia* tranchantes de l'Oolithe moyenne descendraient directement de l'espèce *aspidoides*. C'est, je crois, l'opinion de François Favre.

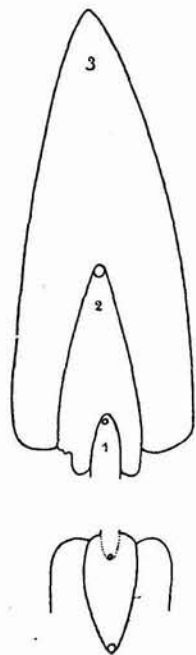


FIG. 1. — *Oppelia* sp. Section réduite aux 2/3 d'une *Oppelia* provenant du Callovien inférieur de Niort.

Nous avons pu réduire considérablement le hiatus qui séparait l'*Opp. aspidoides* du Bathonien supérieur de l'*Opp. villersensis* de l'Oxfordien inférieur. Les collections paléontologiques de l'École des Mines renferment en effet de grandes *Oppelia* tranchantes d'environ 16 cm. de diamètre provenant du Callovien inférieur à *Kepplerites Goweri* de Niort (avenue de la Gare) où elles ont été recueillies par feu Gourbine¹. Une section de ces échantillons (fig. 1) montre assez nettement trois stades. Le stade sénile (fig. 1, 3) est très nettement différent du stade correspondant des *Oppelia* du groupe *aspidoides* qui sont toujours franchement arrondies à cette taille. Le stade (2) rappelle presque exactement l'adulte d'*Opp. villersensis*.

Le stade jeune (1) de ces formes est moins aigu que celui des *Opp. aspidoides*; la carène paraît légèrement détachée; l'ensemble de la section rappelle assez celle d'*Opp. inflexa*.

Au-dessus de ces *Oppelia* tranchantes du Callovien inférieur apparaît l'*Opp. villersensis* d'ORB. L'échantillon le plus ancien connu provient du Callovien à *St. coronatum* de Montbizot (Sarthe).

Oppelia villersensis d'ORB². — Cette forme est caractérisée par une section du tour tranchante et une ornementation extrêmement atténuée: simplement de grandes côtes en accent circonflexe, très espacées et à peine marquées, surtout dans la région ombilicale. Le type est de l'Oxfordien inférieur de Villers.

La même espèce existe dans le Callovien supérieur à *Stepheoceras coronatum*: les collections paléontologiques de l'École des Mines de Paris en possèdent en effet un échantillon provenant de Montbizot (Sarthe). Cet échantillon callovien est seulement un peu plus épais dans la région ombilicale que les échantillons oxfordiens.

1. M. de Grossouvre nous signale, dans le Callovien à *Stepheoceras coronatum* l'existence d'une forme tranchante de 10 à 12 cm. de diamètre dont le jeune avait une ornementation analogue à celle d'*Opp. subcostaria*. Elle est peut-être alliée à la forme de Niort récoltée par Gourbine.

2. L'étude complète de cette forme se trouve dans mon mémoire « OPELLIIDÉS de Dives et Villers-sur-Mer » présenté à la séance de la Société géologique de France le 3 juin 1912.

L'un des deux exemplaires que nous avons figurés dans *Palæontologia Universalis*, fiche d'*Opp. villersensis*, n° 53, présente, dans sa section, une particularité fort importante: les deux flancs rencontrent la région siphonale en formant un angle obtus mais net: la coquille commence donc à être tricarénée. Ce caractère région siphonale tricarénée n'apparaît ici que dans une variété du type normal. Quand à partir de l'Oxfordien supérieur, il deviendra prédominant, nous aurons l'*Opp. Henrici*. — Ce caractère est déjà bien développé chez *Oppelia prahecquensis* provenant du Callovien supérieur à *Steph. coronatum* des environs de Niort. Nous en devons la communication à l'obligeance de M. A. de Grossouvre.

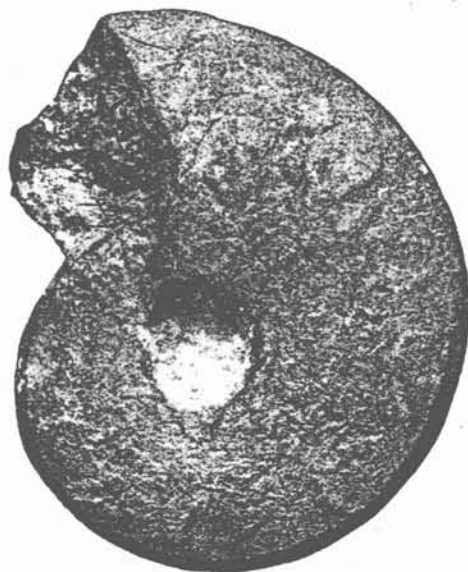


FIG. 2. — *Oppelia prahecquensis* n. sp., grandeur naturelle.



FIG. 3. — *Oppelia prahecquensis* n. sp., section d'un moulage réduit d'un peu moins de moitié.

Oppelia prahecquensis n. sp. (fig. 2, 3). — Ornementation formée exclusivement de quelques grandes côtes en accent circonflexe. Carène tranchante. Les flancs rencontrent la région siphonale en formant un angle net de sorte que cette forme est en quelque sorte tricarénée, les deux carènes latérales n'étant pas détachées. La carène centrale ne l'est pas non plus, bien qu'étant naturellement beaucoup plus aiguë que les deux latérales. Cloison inconnue. Provient de Prahecq près de Niort. Coll. de Grossouvre.

Il est vraisemblable qu'il y a les mêmes rapports entre l'*Opp. prahecuensis* n. sp. et l'*Opp. villersensis* de Montbizot qu'entre les *Opp. villersensis* normales et celles commençant à se tricarèner que l'on trouve ensemble à Villers. Le caractère *région siphonale tricarénée* est du reste beaucoup plus marqué sur la forme callovienne.

Nous ne connaissons pas *Opp. villersensis*, forme toujours rare du reste, au-dessus des couches oxfordiennes à *Quenst. Lamberti*. Elle paraît représentée dans les couches immédiatement supérieures, celles à *Quenst. præcordatum* R. DOUVILLÉ, par l'*Oppelia Hersilia*. Cette forme est, dans le jeune, extrêmement voisine sinon identique à l'*Opp. villersensis*, mais chez l'adulte l'ornementation peut se modifier d'une façon très spéciale que nous allons maintenant étudier.

II. — Le tronc principal (*Oppelia* de plus en plus tranchantes) est relayé par le rameau *Ochetoceras*.

Examinons les magnifiques figures données de l'espèce *Hersilia* par de Loriol, planche I de son « Jura bernois ». Les jeunes sont normalement indifférenciables des jeunes *Opp. villersensis* de la zone sous-jacente ; mais vers 4 ou 5 cm. de diamètre apparaît un caractère nouveau : un changement d'ornementation se produit aux points de rebroussement des côtes et la ligne suivant laquelle ce changement s'effectue devient un facteur important de l'ornementation : tantôt entre elles et l'ombilic les côtes disparaissent complètement (*loc. cit.*, fig. 8), tantôt la moitié ombilicale des côtes se sépare nettement de la moitié externe (*loc. cit.*, fig. 9). *En tout cas les côtes se modifient en passant sur la région de la coquille qui a porté les languettes.*

Dans la zone supérieure, à *Card. cordatum*, le même fait s'observe chez *Opp. Henrici* : les côtes sont nettement interrompues à leur point de rebroussement. Enfin, dans la zone à *Pelt. transversarium*, l'*Ammonites canaliculatus* réalise la forme typique du genre *Ochetoceras* HAUG 1885, genre caractérisé précisément par un sillon spiral déprimant les flancs aux points de rebroussement des côtes.

L'*Amm. canaliculatus* est accompagnée, dans la même zone à *P. transversarium* par diverses formes du même genre : *subclausus* OPP., *stenorhynchus* OPP., *arolicus* OPP., *hispidus* OPP., *trimarginatus* OPP. Dans la zone suivante le phylum se poursuit avec seulement des modifications spécifiques : *Ochetoceras marantianum* D'ORB., *semifalcatum* OPP.

Dans la zone à *Per. Achilles* (Lusitanien supérieur) on ne connaît jusqu'ici que très peu de faunes d'Ammonites. Nous ne nous en occuperons donc pas. Par contre les riches faunes de la zone à *Amm. tenuilobatus* nous offrent un magnifique épanouissement du phylum *Ochetoceras* : *canaliferum* OPP., *Palyssyanum* FONT., *semimutatum* FONT., *hispidiforme* FONT.

Dans la zone suivante, à *Aulacostephanus pseudomutabilis*, nous trouvons les *Ochet. Zio* OPP. et *Steraspis* OPP. Cette dernière espèce existerait encore dans le Tithonique inférieur à *Oppelia lithographica*.

Le rameau *Ochetoceras* serait représenté dans la zone supérieure du Tithonique par l'*Amm. folgariacus* OPP. et dans le Valanginien par l'*Amm. macrotelus* OPP. (Kilian, Lethæa, p. 175).

En résumé on observe dans ce rameau la dominance simultanée des deux caractères suivants : 1) carène tranchante ; 2) sillon spiral au milieu des flancs aux points de rebroussement des côtes.

III. — Le rameau *Ochetoceras* donne naissance, au Lusitanien, au rameau *Streblites* qui évolue ensuite parallèlement.

LE GENRE *Streblites* EASTMAN. — Ce genre a été établi en 1900 par Eastman dans l'adaptation en langue anglaise du Manuel de Paléontologie de K. v. Zittel. Il l'a été par simple désignation du type choisi : l'*Amm. pictus-costatus* QUENSTEDT (1849, Céph., pl. ix, fig. 16).

Oppel a pris cette figure comme type de son espèce *tenuilobatus* (1862, Ueber jurass. Ceph., p. 160-161) tout en en donnant une représentation assez différente de celle de Quenstedt. L'année suivante, 1863, Oppel désigna sous le nom de *Frotho* l'espèce qu'il avait appelée l'année précédente (*ibid.*, 1^{re} partie, 1862) *tenuilobatus* et spécifia que la figure de Quenstedt sus-indiquée devait être considérée comme le type de l'espèce *tenuilobatus*.

La figure de Quenstedt choisie comme type de l'espèce *tenuilobatus* montre bien l'ornementation du jeune et de l'adulte : de petites et très nombreuses côtes externes avec, toutes les 10 ou 11 environ, une côte beaucoup plus marquée, descendant jusqu'à l'ombilic et ayant la forme en accent circonflexe propre aux *Oppeliidés*. Au-dessus de 6 ou 7 cm. de diamètre cette ornementation se modifie, seules les grandes côtes restent visibles ; c'est à ce stade que correspond la figure de Fontannes (Calc. du Château, pl. iii, fig. 5). D'autres échantillons de la même localité montrent l'existence du 1^{er} stade et l'exactitude de la détermination de Fontannes, bien qu'il n'ait figuré l'espèce qu'à un seul stade. La forme générale est aplatie, avec région externe mousse, accidentée d'une légère carène peu prononcée. Le profil de la section est relativement aigu. *Streblites tenuilobatus* est accompagné dans les calcaires du Château, de toute une série de formes analogues : *levi-*

pictus FONT.; *Weinlandi* OPP.; *oxydictus* FONT.; *Frotho* OPP.; *mediogranosus* FONT.

Origine du type Streblites. — Le type *Streblites* provient du type *Ochetoceras* par simple disparition du caractère « sillon spiral aux points de rebroussement des côtes », le caractère « section tranchante » restant au contraire dominant.

La démonstration de ce fait est donnée par l'étude de la faune du Château de Crussol, étudiée avec tant de détail par Fontannes. Il existe, dans cette faune, toute une série de formes intermédiaires entre les deux genres et il est difficile de ne pas les considérer comme de simples formes ou modalités d'un même type d'*Oppeliidé*. Ces formes sont : *steraspidoides* FONT.; *Palissyanus* FONT.; *canaliferus* OPP.; *semimutatus* FONT.; *hispidiformis* FONT. Elles passent manifestement aux *Streblites* les plus typiques : *tenuilobatus*, *Weinlandi*, *levipictus*, etc.

C'est là l'origine de la série phylétique des *Streblites* qui évolue ensuite parallèlement à la série *Ochetoceras*, elle se poursuit dans le Kiméridgien supérieur (*Str. Weinlandi*) et peut-être même dans le Portlandien et le Valanginien inférieur (*Str. zonarius*), d'après Kilian (*Lethæa*, p. 175).

IV. — Le groupe de l'*Opp. subdisca* est l'origine de deux rameaux, celui des *Oppelia* à section toujours arrondies et celui des *Hecticoceras*.

De Grossouvre a figuré sous le nom d'*Opp. aspidoides, inflexa, subinflexa* et *semistriata* (*loc. cit.*, p. 372, pl. III) toute une série de formes du Bathonien supérieur de la Sarthe qui sont d'un intérêt capital pour l'étude de l'évolution des *Oppeliidés*.

Groupe de l'Oppelia subdisca. — Formes très variables comme épaisseur et ornementation. La section de la région siphonale est en biseau tranchant mais plus ou moins aigu. L'arête du biseau dessine une carène non détachée. Ornementation de grandes côtes marquées seulement dans la moitié extérieure des tours mais dont on devine dans quelques échantillons, la forme générale en accent circonflexe. Ces côtes s'élargissent dans la région siphonale et s'accidentent, des deux côtés de la carène, d'un tubercule transverse parallèle à celle-ci. Il y a d'énormes différences dans l'importance de ce tubercule qui peut être nul (*loc. cit.*, pl. III, fig. 1) ou très accentué (*ibid.*, pl. III, fig. 2,5).

Depuis Fr. Favre a très justement remarqué : 1) que les espèces figurées par de Grossouvre sous le nom d'*aspidoides, subinflexa, inflexa* n'étaient sans doute que les jeunes d'*Opp.*

subdisca D'ORB. ; 2) que le jeune d'*Opp. inflexa* devait être rapporté à *Hecticoceras pleurospanium* PAR. et BON.

L'intérêt de la question me paraît avoir été très bien souligné par ces deux remarques de notre savant confrère.

Il est certain que les formes du groupe de l'*Opp. inflexa* sont les jeunes plus ou moins tuberculés de l'*Opp. subdisca*. D'autre part elles passent, par leurs variétés inermes à l'*Opp. aspidoides* ; par leurs variétés ornées, aux *Hecticoceras*.

Nous pouvons donc conclure :

Au Bathonien supérieur *Opp. aspidoides*, abondamment représentée en individus typiques, se met en même temps à varier largement dans deux directions :

A) elle tend à devenir de plus en plus épaisse et à s'arrondir de plus en plus tôt. Les adultes de ces formes d'*Opp. aspidoides* arrondies de bonne heure sont rapportés généralement à *Opp. subdisca* ; les jeunes sont les formes épaisses et plus ou moins inermes des *Oppelia* du groupe *inflexus* DE GROSS.

B) elle tend à prendre des tubercules externes de plus en plus marqués : ce sont les formes à ornementation vigoureuse d'*Opp. inflexa*. C'est l'origine des *Hecticoceras*.

On doit donc considérer *Opp. subdisca* comme formant le passage entre le groupe d'*Opp. aspidoides* et la série des *Oppelia* à section arrondie, et ses formes tuberculées (*Opp. inflexa*) comme formant le passage entre le groupe d'*Opp. aspidoides* et les *Hecticoceras*. On sait du reste que ce dernier type est déjà représenté à ce niveau par une espèce bien constante : *Hect. retrocostatum* DE GROSS. connu de la Nièvre, de la Vendée, d'Aix-en-Provence (Vauvenargues) et du Mt. Strunga en Roumanie.

Dans l'Ouest de la France, *Hect. retrocostatum* paraît une forme isolée, séparée par un assez grand hiatus du groupe de l'*Opp. inflexa*.

Il n'en est pas partout de même et c'est ainsi qu'au Mt. Strunga (Roumanie) il existe toute une série de formes intermédiaires allant de la forme épaisse et vigoureusement sculptée qui est précisément l'*Hect. retrocostatum* à la forme inermes et tranchante qui reproduit assez exactement le type d'*Opp. aspidoides*.

Ces deux formes extrêmes sont reliées par tout un ensemble de formes (*Opp. Marioræ, Hect. Haugi*) qui varient d'une façon à peu près continue au point de vue : 1) de la section du tour et de l'intensité ; 2) de la costulation ; 3) de la tuberculisation. Les formes extrêmes (*retrocostatum, aspidoides*) sont seulement réalisées moins fréquemment que les autres.

Villers-sur-mer, mais l'ornementation redevient notable et, en vertu de l'irréversibilité naturelle de l'évolution, le type orné ainsi obtenu ne reproduit pas l'ancien type orné du phylum, celui d'*Opp. subradiata*: les costules se prolongent jusqu'à l'ombilic en s'anastomosant plus ou moins. La forme habituelle en accent circonflexe des côtes d'*Oppeliidés* a réapparu mais avec une modification: le dessin général de la côte est plus flexueux et la partie ombilicale des côtes, bien détachée des flancs est légèrement reportée en avant. En outre certaines côtes acquièrent des tubercules externes et la carène ancestrale si bien développée du Bathonien est remplacée par une ligne de tubercules siphonaux.

C'est là le type d'ornementation réalisée par exemple chez *Taramelliceras oculatum*.

Si nous mettons à part les tubercules, tant externes que siphonaux, l'ornementation des flancs reproduit exactement celle des *Simbirskites* du Crétacé inférieur ou des *Macrocephalites curvicostati* de l'Extrême-Orient. C'est évidemment un simple phénomène de convergence.

EN RÉSUMÉ le caractère *ornementation accentuée* n'a pas été simplement *mis en latence* dans le groupe *subcostaria-inconspicua*. Il a disparu réellement et quand il a reparu chez *Taramelliceras* c'est sous une forme différente des côtes primaires biflexueuses avec costules intercalées qui constituent l'ornementation des *Oppelia* de l'Oolithe inférieure. Ce type primitif n'est pas reproduit et il y a apparition d'un nouveau type d'ornementation à côtes flexueuses qui est celui propre au nouveau genre. Il y a apparition brusque d'un caractère nouveau¹.

OOLITHE MOYENNE. — La série des *Taramelliceras* est bien représentée dans la zone à *Pelt. transversarium* (*Tar. anar, bachianum, callicerum*) et dans celle à *Pelt. bimammatum* (= *P. bicristatum* RASP.) (*Tar. flexuosum, Pichleri, hauffianum,*

1. Il y a peut-être là quelque chose de comparable, en tant qu'exemple d'irréversibilité de l'évolution à ce qui se passe entre les *Quenstedticeras* et les *Cardioceras*. Les *Quenstedticeras* ont un adulte à section arrondie. Mais dans la zone à *Q. præcordatum* ils sont représentés par des formes naines sans adultes.

Quand le phylum recommence à atteindre une taille suffisante pour montrer des caractères séniles, à savoir chez les *Cardioceras*, l'adulte ne reprend pas la forme ancienne qu'il avait chez les *Quenstedticeras*: il devient brusquement tranchant.

Il y a eu incapacité à reproduire le type ancien.

Il faut donc bien séparer le cas où un caractère est simplement *mis en latence* et celui où il *disparaît* réellement pour réapparaître ensuite sous une forme nouvelle.

lochense). On n'en connaît pas de représentant dans la zone à *Per. Achilles*, pauvre du reste en faunes de Céphalopodes. Dans le Kiméridgien au contraire, nous assistons à un brusque et magnifique épanouissement du phylum, bien mis en évidence par la belle étude de Fontannes sur les calcaires du Château. Le genre *Taramelliceras* y est représenté par les espèces typiques suivantes: *trachynotum* OPP., *Greenackeri* MOESCH., *compsum* OPP., *franciscanum* F., *fragile* NEUM., *circumnodosum* F.

Certaines espèces tendent à devenir inermes, les tubercules et la carène s'atténuant et disparaissant peu à peu. Les côtes, flexueuses et fasciculées, restent toujours bien caractéristiques du genre. Ces formes sont *Gaetani* F., *Holbeini* OPP., *hemipleurum* F., *Strombecki* OPP., *Karrereri* NEUM., *nobile* NEUM., *nugatorium* F., *nereum* F.

D'autres sont complètement inermes, les côtes s'atténuent presque totalement sur les flancs et l'on est en présence de formes qui rappellent un peu les espèces bajociennes: *subnudatum* F., *subsidents* F., *Rebouletianum* F., *otropleurum* F. Dès que les côtes apparaissent, leur forme flexueuse les caractérise facilement: on est bien en présence de *Taramelliceras* inermes.

VII. — Le rameau *Hecticoceras*.

Nous avons vu qu'au Bathonien supérieur certaines formes d'*Opp. aspidoides* tendaient à se tuberculiser plus ou moins. Les formes jeunes ainsi tuberculeuses ont été nommées *Opp. inflexa* par de Grossouvre.

A la même époque, la faune du Mt. Strunga nous montre le passage entre l'*Opp. aspidoides* et l'*Hectic. retrocostatum*.

Par conséquent le rameau *Hecticoceras* apparaît brusquement au Bathonien supérieur, le passage paraissant bien se faire dans différentes régions à la fois, mais toujours à partir du groupe *aspidoides*.

A partir du Callovien inférieur le type *Hecticoceras* prend un très grand développement. Il se continue jusqu'à la zone à *Quenstedticeras præcordatum* incluse en évoluant peu et d'une façon encore mal connue. C'est un phylum à caractères toutefois très bien délimités.

Genre *Hecticoceras* PAR. et BON. — Formes toujours ornées de côtes en accent circonflexe atteignant l'ombilic, ces côtes pouvant être bi- ou tri-furquées ou simplement séparées par un nombre variable de costules intermédiaires. La partie ombilicale des grandes côtes peut être très bien marquée ou complètement effacée avec tous les inter-

médiaires. La région de la coquille où se fait le rebroussement des côtes est généralement ornée d'une façon spéciale : on peut observer un sillon spiral rappelant celui de certains *Hildoceras* ou des tubercules aux points de bifurcation des côtes. Cette tuberculisation est très variable comme intensité.

L'extrémité distale des côtes peut se surélever notablement dans certains représentants du genre dont la région siphonale s'accidente ainsi de deux rangées de tubercules externes de chaque côté d'une carène à peine indiquée. Quand ces tubercules externes n'existent pas ou sont peu développés, on a les *Lunuloceras* PAR. et BON., simple modalité de genre *Hecticoceras*.

L'ombilic, enfin, est essentiellement variable dans ses proportions. Deux espèces très voisines peuvent être, l'une à ombilic étroit, l'autre à ombilic large. Cette variabilité est intéressante à rapprocher de la constance du même caractère dans d'autres phylums de la famille, par exemple chez les *Oppelia* tranchantes et chez les *Neumayria*.

Finalement le genre *Hecticoceras* est parfaitement caractérisé par certains caractères d'ornementation et surtout par une variabilité très grande s'effectuant dans des limites bien définies.

Les *Hecticoceras* du Callovien sont encore très mal connus. Bien que représentés par d'innombrables formes dans nos gisements de l'Ouest de la France, très peu ont été décrits.

J'ai étudié en détail ceux de la zone à *Quenst. Lamberti* (Oxfordien inférieur) de Dives et Villers-sur-Mer (*loc. cit.*). Ils appartiennent aux espèces *punctatum* STAHL., *pseudopunctatum* LAHUSEN, *nodosulcatum* LAH., *suevum* BON., race nova, *nodosum* BON., cf. *Matheyi* LORIOU ; plusieurs de ces espèces sont connues mais non figurées dans le Callovien.

Quant aux *Hecticoceras* de l'Oxfordien supérieur et notamment dans la zone à *Creniceras Renggeri* (= zone à *Quenst. præcordatum*) du Jura, nous possédons les belles descriptions de de LorioU.

Les caractères généraux du genre restent bien les mêmes que dans le Callovien et l'Oxfordien ; il paraît encore impossible dans l'état actuel de nos connaissances de déterminer si le genre *Hecticoceras* est réellement monophylétique, ses représentants dans la zone à *Quenst. præcordatum* n'étant jamais représentés que par de jeunes individus.

En outre d'une très grande *variabilité spécifique* le genre *Hecticoceras* possède une grande *variabilité géographique*. La faune d'Hermon en Styrie décrite par Noetling, celles de Russie décrites par de nombreux auteurs, présentent des caractères spéciaux tels qu'il est souvent difficile d'identifier spécifiquement ces différentes *rares*. La grande *plasticité* du genre, que nous considérons

déjà tout à l'heure comme une de ses meilleures caractéristiques, rendra bien difficile l'étude de détail de son évolution si elle peut jamais être abordée.

Dans mon mémoire sur les *Oppeliidés* de Dives et Villers-sur-Mer, je me suis attaché à montrer d'une façon précise les différences de races, souvent assez notables, existant entre les espèces russes et leurs représentants français.

VIII. — Le tronc latéral des *Lissoceras*.

Cette série phylétique comprend un certain nombre de formes possédant des caractères morphologiques très constants. Bien qu'elle soit sûrement à rapprocher de la *série rampeuse* des *Oppeliidés* l'origine commune aux deux séries est encore complètement inconnue.

Le genre *Lissoceras* BAYLE. — Formes généralement épaisses, à ombilic assez étroit, les flancs tendant à devenir de plus en plus parallèles au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série stratigraphique. Ornementation à peine indiquée ou absente ; quand on peut la distinguer (*L. oolithicum* D'ORB., *L. subelimum* FONT., *tenuifalcatum* FONT.) on voit qu'elle se compose essentiellement de côtes en accent circonflexe, parfois fasciculées, comme chez les *Oppeliidés*. Chez quelques espèces kiméridgiennes il existe une ligne de tubercules siphonaux. Cloison d'*Oppeliidés* des plus nettes, s_2 étant plus élevée que s_1 , sauf chez la forme la plus ancienne de la série, *L. oolithicum*, où ce caractère n'existe pas encore.

La série débute avec *L. oolithicum* dans la zone à *Cosmoceras* (*Garantiana*) *Garanti*. Elle est représentée dans le Bathonien par *L. psilodiscum*, dans l'Oxfordien inférieur par une espèce non encore décrite de Villers-sur-Mer, dans le Lusitanien par *L. Erato*, dans le Kiméridgien par la belle faune décrite par Fontannes des calcaires du Château (*L. carachtheis*, *elimatum*, *Staszycii*) enfin, du Tithonique au Valanginien par *L. Grasi*.

Il semble y avoir, dans cette série, orthogénèse dans deux directions bien déterminées :

1) Les flancs tendent à devenir de plus en plus parallèles. Ce caractère, à peine visible au Bathonien devient net à l'Oxfordien et surtout à partir du Lusitanien. C'est chez *L. Grasi*, forme la plus récente de la série, qu'il atteint son maximum d'importance.

2) La prédominance de s_2 sur s_1 et la décroissance rapide des selles accessoires sont deux autres caractères qui paraissent augmenter peu à peu d'importance au fur et à mesure que l'on

s'élève dans la série stratigraphique. Ils sont peu marqués chez *L. oolithicum* pour devenir de plus en plus importants chez les formes plus récentes.

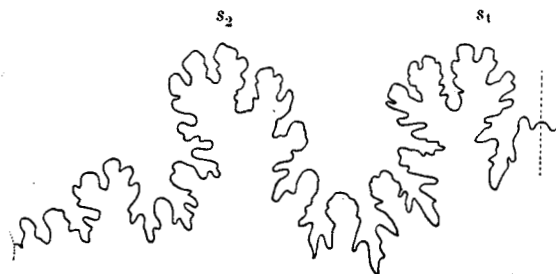


FIG. 4. — *Lissoceras oolithicum* D'ORB. ; $\times 4,5$.



FIG. 5. — *Lissoceras psilodiscum* SCHLÖNB. Grossissement : 4 fois (D'après Henri DOUVILLÉ. Zone à *Amm. Sowerbyi*, fig. 13).



FIG. 6. — *Lissoceras* n. sp., de Villers-sur-Mer ; $\times 10$.

LIGNE SUTURALE DES LISSOCERAS. — Celle du type le plus ancien, *L. oolithicum* (fig. 4) possède une selle s_2 à peine plus élevée ou égale à la selle s_1 . Les éléments accessoires décroissent très rapidement vers l'ombilic.

Chez *L. psilodiscum*, (fig. 5) apparaît le caractère Oppéliidé principal : s_2 est nettement plus élevée que s_1 . Le même fait s'observe chez *Lissoceras* sp. (fig. 6) de Villers-sur-Mer où s_2 est toujours grêle et haute.

Les mêmes caractères s'observent chez *L. Erato* (fig. 7) et *L. Grasianum* (fig. 8) mais s_1 restant toujours grêle et haute, la chute des

éléments accessoires se fait d'autant plus brusquement que la forme est plus récente.



FIG. 7. — *Lissoceras Erato* D'ORB., Rians ; $\times 10$

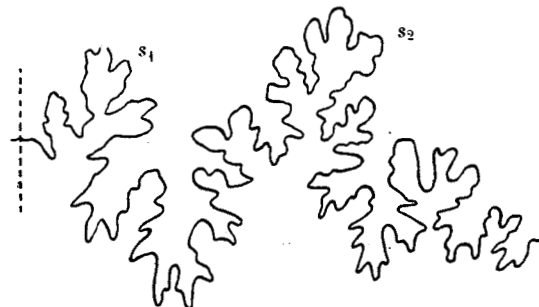


FIG. 8. — *Lissoceras Grasianum* D'ORB., la Motte-Chalançon (Drôme) ; $\times 10$

CONCLUSION : MODE D'ÉVOLUTION DE LA FAMILLE DES OPPELIIDÉS.

L'étude de cette famille met remarquablement en évidence l'irrégularité de l'évolution dans le temps, déjà signalée à plusieurs reprises par les biologistes.

En 1906, Henri Douvillé écrivait à propos des Foraminifères (Évol. et enchain. des For., *B. S. G. F.*, (4), VI, p. 602) : « Dans tous les groupes on est frappé de l'irrégularité du développement dans le temps. Certaines branches végètent pendant une ou plusieurs périodes géologiques sans éprouver de modifications sensibles, puis brusquement

elles se développent d'une manière vraiment extraordinaire... dans ces périodes d'épanouissement les Foraminifères évoluent rapidement et deviennent presque toujours d'excellents fossiles. »

Dans sa note intitulée : « Du caractère périodique de la mutabilité chez les Cérithes du bassin de Paris » Jean Boussac arrivait à des conclusions analogues pour un tout autre groupe d'animaux : « Il convient de réduire la mobilité de l'espèce, disait-il, à des périodes définies et probablement très courtes, et ces périodes semblent toujours coïncider avec la limite de deux étages » [C.R. Acad. Sc., 26 avril 1909].

Cette *discontinuité de l'évolution dans le temps*, phénomène sans aucun rapport avec sa *discontinuité dans l'espace* mise en évidence par de Vries et son école, avait été déjà entrevue par Giard et Dollo, remarquables précurseurs sur ce point comme sur tant d'autres

Voici comment on peut résumer schématiquement l'évolution de la famille :

BAJOCIEN SUPÉRIEUR, BATHONIEN INFÉRIEUR. — Le tronc principal évolue lentement et très peu par *orthogénèse* normale.

BATHONIEN SUPÉRIEUR. — Période de *mutabilité* considérable et soudaine. Le tronc principal continue à évoluer dans le même sens que précédemment (formes de plus en plus *inermes* et *tranchantes*) mais beaucoup plus vite et cette *orthogénèse accélérée* se continuera jusqu'au sommet de l'OXFORDIEN.

En même temps prennent naissance les deux rameaux latéraux : 1) des *Hecticoceras*, 2) des *Oppelia arrondies*.

Du BATHONIEN à l'OXFORDIEN SUPÉRIEUR ces deux rameaux se modifient par *orthogénèse* parallèlement au tronc principal et ceci exactement pendant le même temps, jusqu'à l'OXFORDIEN SUPÉRIEUR qui est de nouveau une remarquable période de *mutabilité*. Le rameau *Hecticoceras* disparaît, le *tronc principal* est *relayé* par le rameau *Ochetoceras* et le rameau des *Oppelia arrondies* par le rameau *Taramelliceras*.

Au KIMÉRIDGIEN, une nouvelle période de *mutabilité* correspond à la faune de Crussol et à la naissance du type *Streblites*, individualisé dès lors à l'état de rameau latéral. Elle paraît, toutefois, moins importante que les deux autres.

Ultérieurement *Streblites*, *Ochetoceras*, *Taramelliceras* continuent à vivre, mais leur *capacité évolutive* a entièrement disparu ; dès le sommet du Kiméridgien *Taramelliceras* disparaît et le même fait se produit au Valanginien pour les deux autres rameaux qui s'éteignent sans avoir donné naissance à la moindre variété remarquable.

Donc, périodes de *mutabilité* soudaine et considérable séparées par de longs espaces de temps où, parfois, se poursuit une lente *orthogénèse* dans un sens ou dans un autre.

ESQUISSE D'UNE CLASSIFICATION PHYLOGÉNIQUE DES OPELIDÉS. — ● Extinction des rameaux.

Valanginien	zonalis	macrolelum, aff. folgiatacum	Grasianum
Berriasien	zonalis	folgiatacum	carpathensis, eliminatum, Slaszycit
H. confignus Tilthonique 2		tilthographicum, Heberleini, Steraspis	
O. lithographica Tilthonique 1	Weinlandi	Zio, Steraspis	
A. pseudomulabris Kiméridgien 2	Weinlandi, Frotho, tenuilobatus	canaliferum Gümbeli	
S. tenuilobatus Kiméridgien 1		maradaniatum, trimarginatum, semifaciatum	
P. binammatum (bieristatum) Lusitanien 2	RAMEAU STREBLITES	canaliculatum, senorhynchum, hispidum, subclavatum, trimarginatum, arollicum, hespidum	
P. transversatum Lusitanien 1		Hersilia variété canaliculée	Erafo
G. cordatum Oxfordien 2	Faunes du Jura (Marnes à Cr. Hennegri)		
Q. Lambertii Oxfordien 1	Villers-sur-Mer	inconspicua Rollieri	Lissorceras n. sp.
Callovien	Nombreux représentants en Anjou, Vendée, etc., etc.	inconspicua	
Bathonien	retrocostatum, inflexum, Haugi	subdisca, subcostata, mamerlensis	
Z. à G. Garantii	aspidoides, fusca, subradiata	subdisca	psiloticum
Z. à E. Saurzei	aspidoides, subradiata		oolithicum
TERMIENS ET ZONES D'AMONTES	preradiata		
	TRONC PRINCIPAL OPELIA TRANCHANTES	RAMEAU DES OPELIA ARRONDIES	TRONC SECONDAIRE LISSOCERAS
		RAMEAU OCHETOCERAS	RAMEAU TARAMELLICERAS