Géologie Méditerranéenne
Tome XIX, n° 3, 1992, pp. 189-227

Evolution du déroulement - Passage du stade criocératique au stade subaspinocératique ou protacriocératique - chez certaines populations d'ammonites hétéromorphes de l'Hauterivien moyen (zones à Nodosoplicatum et à Sayni).

P. ROPOLO*
M. SALOMON*

RESUME

La découverte au sein de l'Hauterivien moyen du Bassin Vocontien, (Curnier - Buis-Les-Baronnies, Drôme - zone à Nodosoplicatum), d'une ammonite hétéromorphe *Crioceratites curnieri*, ROPOLO 1991, présentant un enroulement à tendance elliptique, l'amorce d'une hampe et d'une crosse brève, nous a permis de nous interroger dans un récent article, (ROPOLO, 1991), sur un phénomène évolutif de première importance, peu connu jusqu'ici : l'acquisition à partir d'un schéma criocératique d'un déroulement de type aspinocératique.

De nouvelles récoltes dans le gisement de Curnier précédemment décrit, nous donnent aujourd'hui la possibilité de préciser toutes les étapes de cette évolution.

Les coupures taxonomiques pratiquées par les auteurs au sein des genres d'Ammonoidea : *Crioceratites* LEVEILLE 1837 - *Acrioceras*, HYATT 1900 - *Aspinoceras* ANDERSON 1938 et leurs dérivés des temps hauteriviens, sont discutées et si nécessaire, redéfinies.

ABSTRACT

Whorl evolution and transition from crioceratic to subaspinoceratic or protacrioceratic stage inside some Middle-Hauterivian heteromorphic ammonites populations (Nodosoplicatum - Sayni zones).

The dicovery in the Middle-Hauterivian of Vocontian-Basin, (Curnier - Buis-les-Baronnies, Drôme, South of France - Nodosoplicatum zone), of an heteromorphic ammonite : *Crioceratites curnieri*, ROPOLO 1991, showing a tripartite structure tendency, allowed us, in a recent issue, to question ourselves about a yet not well known phenomenon : The acquisition of an aspinoceratic involution with shaft and hook, from a Crioceratic scheme.

New investigations in the Curnier deposit described before, give us the possibility to clarify each stage of this evolution. Authors' taxonomic cuts are discussed and a new definition is given, if necessary, inside the following Ammonoidea genera : *Crioceratites*, LEVEILLE 1837 - *Acrioceras*, HYATT 1900 - *Aspinoceras*, ANDERSON 1938, with their relatives during Hauterivian Period.

MOTS CLES : Hauterivien-moyen, Bassin vocontien, enroulement criocératique, Enroulement aspinocératique, Evolution.
KEY WORDS : Middle-Hauterivian, Vocontian Basin, Crioceratites involution, Aspinoceratic involution, Evolution.

* CENTRE D'ETUDES MEDITERRANEENNES - M. H. N. 60 Bd Risso, 06300 - NICE.

I - AVANT-PROPOS ET HISTORIQUE

Le classement systématique des ammonites repose depuis d'ORBIGNY sur un certain nombre d' "*à priori*", le premier étant leur enroulement.

Est considérée comme "normale" l'involution de la plupart des ammonites à tours jointifs : spirale s'enroulant dans un même plan.

Lorsque les tours se disjoignent ou se redressent pour former une hampe ou une crosse, ont un enroulement turriliticône dans un axe différent du dernier tour, ou bien deviennent hamuliniformes, on parle d' "*Hétéromorphie*" considérée par certains auteurs comme une aberration évolutive, un "dérèglement de la lignée", voire une "dégénérescence".

C'est oublier que les Céphalopodes les plus primitifs Nautiloïdes ou Ammonoïdes possédaient à l'origine une coquille droite ou faiblement arquée de type orthocône, et que l'histoire de leur évolution est jalonnée du Jurassique au Crétacé, d'étapes de déroulement ou de re-enroulement.

Des schémas d'enroulement a découlé une classification par genres ou par familles, essentiellement basée sur une conception typologique, ne tenant aucun compte de deux aspects fondamentaux de l'ontogénie, que l'on commence à peine à entrevoir :

- le polymorphisme intraspécifique,
- le dimorphisme sexuel.

(Ces deux manifestations n'étant pas forcément, d'ailleurs, indépendantes l'une de l'autre).

Le premier à avoir établi des coupures génériques parmi les ammonites hétéromorphes, est d'ORBIGNY qui, en 1840, dans une classification strictement morphologique, distingue à côté du genre *Crioceratites* créé par LEVEILLE en 1837, les genres *Ancyloceras*, *Toxoceras*, *Ptychoceras*, et en 1851, *Heteroceras* et *Hamulina*.

Cette façon de voir n'est pas partagée par tous, en particulier en ce qui concerne la validité des genres *Crioceratites* et *Ancyloceras*, les seuls dont nous nous occuperons ici.

En 1851, dans son "Catalogue descriptif des Ancyloceras" ASTIER écrivait :

..."J'ai rencontré à Anglès (sic) et à Cheiron (Basses-Alpes), des échantillons du *Crioceras duvalii* dont le dernier tour se projette en une ligne arquée comme dans les *Ancyloceras dilatatus* et *ornatus* de M. d'Orbigny. J'ai aussi d'Anglès, plusieurs échantillons du *Crioceras Villersianus* avec leur prolongement bien marqué, et M. Panescorse, agent-voyer à Draguignan, m'a communiqué un échantillon de la même espèce trouvé par lui à Aiglun, (Var), dont le dernier tour, à son extrémité, est presque droit."

A partir des observations faites sur ces espèces, il concluait ensuite :

..."Ne pourrait-on pas tirer de cette induction que *les Crioceras ne sont que des Ancyloceras incomplets ou que les Ancyloceras ne sont que des Crioceras complets et que les deux genres n'en font réellement qu'un ?*"

Très rapidement, BAYLE et COQUAND, (1851 p. 34), OOSTER (1861), et PICTET (1861 p. 25) partagent ce point de vue. Ce dernier va toutefois changer d'opinion, après avoir découvert un *Crioceras duvalii*, (en réalité un *Crioceratites nolani, sensu* KILIAN), dont la partie buccale est entièrement conservée. Dès lors, le genre *Crioceras* prévaut sur le genre *Ancyloceras*. NEUMAYR, NEUMAYR et UHLIG (1881-1883), HAUG (1889), SARASIN et SCHÖNDELMAYER (1901-1902), se basant sur les principes de la nomenclature, donnent la préférence au terme le plus ancien et appellent *Crioceras* toutes les formes spiralées ou tripartites.

Selon SARASIN, il faut réunir sous une même dénomination générique, les espèces présentant :

..."*des tours disjoints avec un enroulement qui peut être tantôt criocératique, tantôt ancylocératique...*"

La notion de genre ainsi conçue, s'étend à tous les groupes distincts comprenant chacun un ensemble de formes plus spécialement voisines.

Pour établir une nouvelle classification plus rationnelle, Sarasin prône l'ornementation, en particulier celle des premiers tours de la coquille, comme critère de base. Mais il ne rejette pas l'enroulement qui lui paraît avoir un rôle à jouer, comme critère d'importance secondaire.

SPATH, en 1924, pense lui aussi que les formes criocératiques et aspinocératiques doivent être rangées dans un même genre : *(Hoplocrioceras)*.

ROMAN (1938), penche pour l'adoption du terme imprécis de "*forme*" : forme *Crioceras*, *Ancyloceras*, etc..., car, dit-il :

..."*L'unique étude de l'allure du déroulement conduit à des erreurs manifestes, erreurs aggravées encore par les phénomèmes de convergence...*"

Peu à peu cependant, le genre *Ancyloceras* émendé s'est différencié du genre *Crioceras*.

WRIGHT, en 1952, fait des *Crioceratidae* et des *Ancyloceratidae* deux super-familles bien distinctes.

SARKAR, en 1955, admet six types d'enroulements : les types

- subcriocératique, pour les taxons dont la dernière partie de la coquille tend à se dérouler ;
- criocératique proprement dit ;
- toxocératique, exagération du précédent ;
- aspinocératique, extrêmement difficile, selon lui, à séparer nettement de l'enroulement criocératique ;
- ancyclocératique, avec comme variété l'enroulement acriocératique ne différant du précédent que par la taille des coquilles.

Quant au genre *Acrioceras* créé par HYATT en 1900, l'auteur indien le subdivise en :

(1) - Formes à enroulement acriocératique et côtes principales tuberculées : *Acrioceras s. str.*.

(2) - Formes à enroulement acriocératique, côtes principales non tuberculées, ou bien pas de côtes principales, crosse hamuliniforme : *Paraspinoceras emend.*

(3) - Formes à enroulement aspinocératique, côtes principales non tuberculées ou pas de côtes principales : *Aspinoceras*.

(4) - Formes à enroulement aspinocératique, côtes principales tuberculées : *Protacrioceras*.

II - DISCUSSION

A partir de cette classification, SARKAR établit les genres, les sous-genres, les espèces, les sous-espèces.

Cette manière de voir désormais communément admise, aboutit à une tendance pulvérisatrice inquiétante. Méconnaissant le niveau stratigraphique exact des échantillons sur lesquels il base sa classification, SARKAR crée des coupures en fonction de critères purement morphologiques. A la moindre variation intraspécifique, au moindre changement de déroulement, il propose une nouvelle espèce.

S'il s'interroge quelquefois sur la curieuse identité d'ornementation entre des ammonites à coquille spiralée et d'autres à coquille tripartite, il n'en tire aucune conclusion, ni même ne se penche sur le problème des analogies de sutures.

Pour lui, la forme elliptique issue de la forme spiralée correspond au départ d'un nouveau type de déroulement qui, lui-même, engendrera de nouveaux phylums avec hampe et crosse.

..."*tout se passe comme si l'enroulement criocératique avait donné naissance à deux rameaux évolutifs, morphologiquement parlant, conduisant l'un au type toxocératique, l'autre au type ancylocératique, peut-être par l'intermédiaire du type aspinocératique...*".

De nombreux auteurs contemporains n'ont pas partagé le point de vue de SARKAR et ont pressenti le caractère quelque peu artificiel de cette classification, dont l'origine remonte à d'ORBIGNY. RAWSON (1975) suggère un possible dimorphisme entre les *Ancyloceratidae* : Aspinoceras, Acrioceras, Ancyloceras et les *Crioceratitidae*. THOMEL (1981) constate des similitudes entre *Emericiceras ottohaasi* (Sarkar) et *Acrioceras tabarelli* (Astier), entre *Crioceratites duvali* (LEVEILLE) et *Paraspinoceras dilatatum* d'ORBIGNY. A propos des ressemblances entre les formes aspinocératiques / acriocératiques, KAKABADZE, se référant aux vues de RAWSON, parle de "*proximité phylogénétique*", plutôt que de dimorphisme. THOMEL, quelques années plus tard (THOMEL et al., 1987), s'inquiète de : ..."*la pulvérisation manifestement excessive et anarchique des coupures spécifiques...*". Tandis qu'AVRAM (1990 - Communication orale personnelle) s'interroge sur les critères de classification. Enfin, tout récemment, KLINGER et KENNEDY établissent la parenté de deux formes dimorphes du Barrémien supérieur d'Afrique du Sud : *Acrioceras zulu* (KLINGER - 1990) et *Crioceratites yrigoyeni* (LEANZA - 1970) et se prononcent pour une réunion des deux sous-familles *Crioceratitinae* et *Ancyloceratinae* :..."*there is no justification for maintaining Paracrioceras, Emericiceras, or Cryptocrioceras separate from each other or from Crioceratites s. s. ; neither is separation into tow subfamilies Ancyloceratitinae and Crioceratitinae, (as here reluctanly employed for taxonomic "tidines") justifiable...*".

Il semble maintenant évident que la conception typologique de l'espèce soit inadéquate et dépassée. Poussée à l'extrême, elle aboutit à la création d'une espèce nouvelle toutes les fois qu'un individu présente des différences avec un holotype précédemment défini.

Préférable paraît être une conception plus biologique prenant en compte les importants phénomènes polymorphiques, c'est-à-dire l'existence au sein d'une même population interféconde de morphes présentant des variations plus ou moins discontinues de caractères, le plus souvent qualitatifs.

Il en est de même pour la notion de genre. Le Traité International de Paléontologie (ARKELL, KUNNEL, WRIGHT, 1957) et la seconde édition de ce Traité (DONOVAN, CALLOMON et HOWARTH 1980) se basent surtout sur la morphologie des coquilles et ne tiennent pas compte des entités phylétiques ni des dimorphismes. Il n'est aucunement question d'évolution adaptative ni de polymorphisme intraspécifique. Selon la conception de Sarkar, la systématique actuelle continue à classer les genres en fonction du déroulement. L'exemple du couple dimorphe *Crioceratites yrigoyeni* (LEANZA) - *Acrioceras zulu* (KLINGER) trouve son équivalence chez *Lytocrioceras jauberti* (ASTIER), du Barrémien inférieur, zone à Hugii. Ce taxon qui vient d'être révisé par DELANOY et POUPON, se rencontre sous deux formes différentes. Le macroconche a une involution criocératique avec hypermorphose, tandis que le microconche est tripartite, avec hampe et retour de crosse. Classer ces morphes en fonction de leur mode d'enroulement revient à situer la même espèce dans deux genres différents.

Que dire enfin, des formes intermédiaires, dites "atypiques" ou "aberrantes", trop fréquentes pour être considérées comme monstrueuses ? Chez elles, comme le dit Thomel (G. THOMEL *et al.*, 1987), le type aspinocératique est à peine ébauché. C'est le cas de *Crioceratites gignouxi* et de *Protacrioceras oosteri* (SARKAR - 1955), rattachés tant bien que mal à l'un ou l'autre genre selon leur stade d'évolution. Une autre étude de DELANOY *et al.* (1991) sur *Moutoniceras nodosum* d'ORBIGNY, du Barrémien inférieur, semble donner la solution. Une modélisation mathématique sophistiquée basée sur les travaux récents de OKAMOTO (1985) - SAVAZZI (1990), mais aussi, en ce qui concerne la spirale, sur ceux de RAUP et CHAMBERLAIN (1967), une estimation du potentiel de flottabilité, leur permettent de décrire les diverses attitudes de vie adoptées par cette ammonite durant sa croissance,

avec une évolution et un déplacement du centre de poussée,(centre de gravité du volume d'eau), et du centre de masse, (centre de gravité de la chambre d'habitation). Les divers changements d'orientation de la coquille ainsi obtenus correspondent chacun à un schéma d'enroulement caractéristique, de la forme criocératique à la forme aspinocératique, voire ancylocératique. Chaque schéma est une étape de l'ontogénie de l'animal.

Nous avons eu la chance de rencontrer ces "formes intermédiaires", en nombre relativement élevé, dans les bancs hauteriviens de Curnier (Drôme) - zones à Nodosoplicatum et à Sayni. Grâce à la bienveillante coopération de R. GONNET qui nous à ouvert ses magnifiques collections et conduit sur le terrain, nous avons pu acquérir la certitude qu'en domaine vocontien, on pouvait retrouver toujours dans les mêmes niveaux, tous les types successifs de développement des ammonites hétéromorphes, de la coquille spiralée à la coquille elliptique tripartite et nous avons pu ainsi constituer des séries évolutives-types.

III - ETUDE DU PROCESSUS DE DEROULEMENT

Les ammonites hétéromorphes du Crétacé constituent un matériel précieux pour l'étude des modifications de l'ontogénèse. Les genres ancestraux de ces Céphalopodes à formes multiples montrent d'abord une coquille droite, (*Bochianites*), ou légèrement arquée à spirale très ouverte, (*Protancyloceras*).

Les premiers Criocères *sensu-stricto*, sans doute issus du genre *Himantoceras* (THIEULOY - 1964) du Valanginien supérieur zones à Trinodosum et à Callidiscus, apparaissent dès l'Hauterivien basal, dans la zone à Radiatus, d'abord sous des formes rares, tituberculées, à enroulement plan-spiralé. Leur principal représentant, *Crioceratites nolani* (KILIAN - 1907) dont la longévité n'est plus à démontrer puisqu'on le rencontre encore dans certains gisements de l'Hauterivien supérieur et même du Barrémien inférieur, semble bien être le rameau duquel vont partir la plupart des espèces hétéromorphes.

Dans la zone à Loryi, on assiste à un épanouissement démographique du genre *Crioceratites*, particulièrement des espèces bituberculées qui atteignent leur période de fréquence maximale.

Dès la zone à Nodosoplicatum se produit chez certaines populations de Criocères une évolution explosive des formes due sans doute à des évènements ponctués qui restent à définir. Par voie de conséquence, une spéciation phylétique complexe se manifeste, facilitant selon toutes probabilités, la colonisation d'environnements nouveaux.

Dans un récent article, (ROPOLO - 1991), nous évoquions le statut particulier de *Crioceratites curnieri* (ROPOLO - 1991) dont l'épibole se situe en cette même zone et qui, présentant une tendance à une structure tripartite était en quelque sorte la charnière entre les coquilles à déroulement spiralé et celles à déroulement elliptique de type "*Subaspinoceras*" (THOMEL *et al.* - 1987). Nous mentionnions l'apparition de ces nouvelles formes tripartites avec une ornementation rigoureusement identique à celle de *C. Curnieri* et nous nous interrogions sur la nature même de cette mutation, en envisageant deux hypothèses possibles :

1) - une modification graduelle de l'ontogénèse amenant l'épanouissement de coquilles à enroulement aspinocératique ;
2) - la manifestation brusque d'un dimorphisme.

En approfondissant nos recherches en domaine vocontien, nous avons pu constater après un strict repérage stratigraphique qu'à partir de la zone à Nodosoplicatum, la plupart des espèces hétéromorphes présentaient des variations polymorphiques importantes, variations portant essentiellement sur le déroulement. Ce phénomène que l'on croyait jusqu'ici chronologiquement plus tardif, se poursuit et s'accentue dans la zone à Sayni et dans l'Hauterivien supérieur.

De façon générale, on note chez la plupart des ammonites bi/ou tituberculées une tendance à l'acquisition d'une involution elliptique, tendance qui se manifeste :

• soit par un desserrement de plus en plus lâche de la spirale accompagné d'hypermorphose : passage, par exemple, de *Crioceratites nolani*, (KILIAN), d'enroulement uniforme, même au plus grand diamètre, à des formes plus évolutes d'ornementation strictement semblable, mais qui peuvent atteindre des tailles remarquables dans leur développement complet, comme *Crioceratites elegans, sensu* SARKAR - 1955, ou *Crioceratites sablieri*, (ASTIER - 1851), l'un et l'autre de même origine selon l'auteur indien.

• soit par l'acquisition progressive, à partir du schéma criocératique, d'une coquille tripartite avec pour étapes successives :

1) - Tendance au raidissement du dernier tour de spire, avec un hiatus de disjonction de plus en plus important au niveau de la dernière cloison du phragmocône (ip), mais surtout au niveau de la région buccale (I), ou au plus grand diamètre, (I max.).

2) - Port en 6 très marqué, avec ébauche d'une hampe.

3) - Apparition d'une crosse courte qui se rapproche de la spire, mais n'est jamais parallèle à la hampe, tandis que l'ombilic semble parfois marquer un resserrement.

On assiste ainsi à un saut évolutif à la fois qualitatif et quantitatif, correspondant à deux types structuraux. Tandis que subsiste en grande quantité la forme criocératique (52 % de la faune collectée), apparaît une nouvelle adaptation morphologique plus rare, (23 % de la faune collectée), mais qui concerne l'ensemble des hétéromorphes mono-, bi-, ou trituberculés, avec toutes les ébauches, tous les intermédiaires, jusqu'à atteindre un enroulement aspinocératique. Le phénomène, en vérité, revêt un double aspect : D'une part une différenciation dimorphique avec le macroconche dont la forme reste stable (criocératique), avec toutefois une hypermorphose toutes les fois, croyons-nous, qu'il y a mutation. (Il semble que ce soit le cas pour *Crioceratites nolani*, KILIAN).

D'autre part un polymorphisme ontogénique du microconche dont la coquille se modifie tout au long du développement ; chacun des âges étant marqué par une attitude de vie différente. (cf. figure1).

Des travaux récents, (TINTANT, MARCHAND et MOUTERDE, 1982, mais aussi WESTERMANN, 1989) permettent d'estimer de façon plus précise l'habitat et le maximum de profondeur que pouvaient atteindre les Ammonoïdés. Il est certain que les Criocères, relativement peu spécialisés, ne présentaient que peu de différences sur le plan de l'adaptation à la nage et de l'efficacité hydrodynamique avec leurs concurrents non déroulés. Leur stabilité hydrostatique, leur flottaison, devaient leur permettre d'occuper sensiblement les mêmes niches écologiques. En revanche, la soudaine évolution des Hétéromorphes vers une structure tripartite, nous permet de penser que l'apparition brusque d'un dimorphisme, probablement d'origine sexuelle va impliquer pour chaque forme une différenciation de niche écologique et de niveau bathymétrique. Tandis que le macroconche à coquille hydrostatiquement plus stable devait mener une existence nectique, ou même franchement pélagique, l'asymétrie déterminée par les phénomènes de déroulement conduisait les microconches à un mode de vie nettement benthique. Mais cela, sans doute, devait se produire par étapes, avec des niveaux bathymétriques différents. Les formes jeunes, meilleures nageuses parce que plus proches morphologiquement du schéma criocératique, devaient de préférence fréquenter des niveaux de pleine eau, tandis que les adultes, au fur et à mesure de leur développement se rapprochaient des milieux littoraux.

IV - METHODE

Les faunes d'hétéromorphes collectées peuvent se subdiviser en trois grandes catégories :

- Les faunes franchement trituberculées,
- Les faunes bi- ou monotuberculées,
- Les faunes trituberculées sur les tours jeunes, (persistance sans doute d'une néoténie), qui deviennent bituberculées, monotuberculées ou dont les tubercules disparaissent à mesure que la coquille se développe.

Dans ces ensembles de morphes possédant, à cause du phénomène de convergence des analogies de structures et de transformation, il était difficile d'isoler les espèces par des critères totalement objectifs. Il faut bien admettre qu'il y a toujours une part d'arbitraire dans la définition d'une unité spécifique. Nous avons cependant retenu deux types de caractères :

1) - LES CRITERES MORPHOLOGIQUES

Etant donnée l'extrême variabilité de chaque espèce, variabilité de déroulement surtout, il était impossible d'utiliser uniquement les rapports dimensionnels traditionnels, tels que H/D, O/D, E/D, etc..., qui n'étaient pas, et pour cause, des critères spécifiques. Nous les avons cependant considérés, à titre de complément, pour mieux préciser les limites de la variabilité, comprises entre deux valeurs extrêmes. Par contre s'imposaient, comme de première importance le rapport E/H, déterminant la forme de la section, (e1/h1, e2/h2, e3/h3...) ainsi que les pourcentages de croissances :

$$\text{formules } \frac{h2 - h1}{L1} \times 100, \text{ et } \frac{h3 - h2}{L2} \times 100$$

(L1 et L2 étant les longueurs de segments de coquilles étudiés).

2) - LES CRITERES D'ORNEMENTATION

a) - L'indice de costulation :

- côtes principales : vp
- côtes secondaires : vs

b) - La tuberculation :

- mono-, bi-, ou trituberculation,
- le nombre total de tubercules ventraux, dorsaux, médians.

d) • Les stades d'ornementation.

c) • L'écartement des côtes primaires et secondaires : (Formules H/vp - 1 ; H'/vs - 1).

f) • La forme des côtes : (proverses, droites, dichotomisées, etc...).

L'ensemble de ces données a été traité informatiquement en Analyses statistiques (CHADOC), d'abord en Classification ascendante hiérarchique, (Méthode de Ward) en Classification par la Méthode des Nuées Dynamiques, en Analyse factorielle en composantes principales, enfin en Analyse discriminante, avec un pourcentage de 98 % d'individus bien placés. (Cf. Annexes).

Les résultats de cette analyse portant sur 62 échantillons, tous de conservation satisfaisante à excellente ont donné une partition de neuf espèces différentes présentant chacune des variations d'enroulement, et sont donc venus confirmer les hypothèses de travail.

V - PALEONTOLOGIE

Notre étude paléontologique va donc tenter de mettre en évidence les variations polymorphiques d'une succession d'espèces de la lignée *Crioceratites* provenant toutes de l'Hauterivien moyen de la région de Curnier, Arpavon (Drôme, S-E France).

Il était difficile de proposer une nomenclature adaptée à nos conclusions, la Systématique encore typologique n'ayant pas prévu le "*polymorphisme ontogénique*".

Il est clair qu'à partir de la zone à Nodosoplicatum la plupart des formes spiralées vont vers des formes tripartites, mais dans l'état actuel de nos travaux, nous n'avons pu en apporter la preuve que pour neuf espèces, limitées dans deux zones : les zones à Nodosoplicatum et à Sayni. Des travaux futurs sur le Crétacé pourront sans doute préciser d'autres couples dimorphes, d'autres variations polymorphiques, voire pour l'ensemble des espèces hétéromorphes clarifier les rapports entre microconches et macroconches. Dans cette hypothèse, les genres mal définis : *Subaspinoceras*, *Protacrioceras*, *Aspinoceras*, *Acrioceras*, tomberont en synonymie avec le genre *Crioceratites*. Pour l'heure, nous avons choisi d'employer les termes suivants :

- morphe à enroulement criocératique
- morphe à enroulement elliptique
- morphe à enroulement subaspinocératique
- morphe à enroulement protacriocératique

en conservant pour des commodités d'interprétation, la dénomination la plus communément admise.

Trois des espèces étudiées ont un développement elliptique avec hypermorphose :

- *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER, 1851)
- *Crioceratites elegans* (*sensu* SARKAR, 1955)
- *Crioceratites joliboisi* (SARKAR, 1955)

Les six autres présentent une croissance ellipsoïdale pour atteindre à la forme adulte un enroulement de type subaspinocératique ou de type aspinocératique, (formes bituberculées) ou protacriocératique, (formes tritubercullées).

- *Crioceratites curnieri* (ROPOLO, 1991), morphes à enroulement criocératique passant à des morphes à enroulement subaspinocératique.
- *Crioceratites sornayi* (SARKAR, 1955) - même processus.
- *Crioceratites* aff. *majoricensis* (NOLAN, 1894) - même processus
- *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY, 1840), morphes à enroulement criocératique passant à des morphes à enroulement protacriocératique.
- *Protacrioceras morphe alpina* (SARKAR, 1955) - même processus.
- *Protacrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY, 1840), morphes à enroulement elliptique passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Ordre : **Ammonoidea** (Zittel, 1884)
Sous-ordre : **Ancyloceratina** (Wiedmann, 1960)
Super-famille : **Ancyloceratacea**e Meek, 1876)
Famille : **Ancyloceratidae** (Gill, 1871)
Genre : **Crioceratites** (Léveillé, 1837)
Espèce-type : **Crioceratites duvali** (Léveillé, 1837) (p. 313, pl. 22, fig. 1a et 1b).

CRIOCERATITES NOLANI (KILIAN) morphe *SABLIERI* (ASTIER)
(Planche 1, fig. 1 - 8)

- 1851 - *Ancyloceras sablieri*, ASTIER, p. 15, pl. IV, fig. 4
- 1861 - *Ancyloceras sablieri*, OOSTER, pl. 42, fig. 2
- 1861-64 - *Ancyloceras sablieri*, PICTET et CAMPICHE, p. 48

- 1900 - *C. sablieri*, SIMIONESCU, p. 135
- 1902 - *C. sablieri*, SARASIN et SCHÖNDELMAYER, p. 100
- 1907-13 - *C. sablieri*, KILIAN, p. 270
- 1955 - *C. sablieri*, SARKAR, p. 54, pl. II, fig. 1
- 1964 - *C. sablieri*, THOMEL, p. 18

Caractères généraux :

Espèce possédant une très grande variabilité de déroulement.

Crioceratites nolani, KILIAN, se rencontre sous sa forme spiralée, dès la zone à Radiatus et peut apparaître encore au dessus de la zone à Pseudoturmannia.

A partir de la zone à Nodosoplicatum, on commence à trouver des formes plus évolutes, tout à fait semblables à *Crioceratites sablieri* décrit par ASTIER. Ces morphes ne présentent aucune différence sur le plan de l'ornementation non seulement avec l'espèce d'ASTIER, mais encore avec les gros nolani macroconches, que l'on peut recueillir sur les mêmes bancs.

Les caractères communs sont :

- section ovale avec une face interne aplatie,
- côtes principales trituberculées plus ou moins droites, devenant de plus en plus vigoureuses vers la partie adulte et traversant la face exerne. Elles marquent un très net sinus vers l'avant sur la face interne.
- côtes secondaires variant de cinq à douze, selon le diamètre, qui peuvent se dichotomiser en forme de fourches ou simplement s'intercaler entre deux côtes secondaires plus affirmées. Quelquefois, ces côtes secondaires diminuent et tendent même à s'effacer et à disparaître vers la partie buccale.

CRIOCERATITES ELEGANS, d'ORBIGNY.

(Planche 2, fig. 1 à 4)

- 1840 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, p. 477, pl. 177, fig. 1-5
- 1846 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, QUENSTEDT, p. 282, pl. 20, fig. 5
- 1850 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, p. 606, n° 62
- 1852 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, GIEBEL, p. 291
- 1902 - *Non C.* elegans, VON KOENEN, p. 295, pl. 24, fig. 1, 2, 3 ; pl. 27, fig. 1 ; pl. 29, fig. 3
- 1902 - *Toxoceras elegans*, VON KOENEN, SARASIN et SCHÖND., p. 122
- 1907-13 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, KILIAN, p. 271
- 1919 - *Toxoceras elegans* d'ORBIGNY, RODIGHIERO, p. 121, pl. 13 (6), fig. 4
- 1964 - *Crioceratites* (*Crioceratites*) *nolani*, KILIAN - var. *elegans* (d'ORBIGNY), THOMEL, p. 17, pl. 2, fig. 1
- 1978 - *Crioceratites nolani* (KILIAN) var. *elegans* (D'ORBIGNY), *in* Immel, p. 35

Bien qu'ayant de nombreuses affinités avec *Crioceratites nolani*, Kilian, principalement sur le plan de l'ornementation, trituberculation et costulation, *Crioceratites elegans* en diffère par une croissance très lente, par une section différente, par des flancs plus plats. Thomel proposait de mettre en synonymie cette espèce avec *Crioceratites nolani* et "*Ancyloceras*" *sablieri*. Le rapport E/H est toujours inférieur chez *C. elegans* à celui des deux autres espèces, quel que soit le diamètre. Enfin, l'ornementation est plus fine, plus régulière. Pour toutes ces raisons nous pensons que l'espèce est valable et doit se placer au voisinage de *C. nolani*. Certains échantillons peuvent atteindre une taille impressionnante, tout en conservant un accroissement en hauteur très lent. Nous avons pu observer en collecion privée un individu de 680 mm de diamètre, dont la hauteur au niveau de la région buccale était de 37,2 mm. Le dernier tour de spire ressemblait tout à fait à la représentation de *Toxoceras elegans* de la "Paléontologie Française".

CRIOCERATITES JOLIBOISI (SARKAR)

(Planche 3, fig 1 - 3)

- 1955 - *Emericiceras joliboisi*, SARKAR, pl. V, fig. 11

Dans l'ignorance du niveau stratigraphique de l'espèce qu'il créait, Sarkar a jugé bon de rattacher Crioceratites joliboisi au groupe de Emericiceras emerici.

Or Crioceratites joliboisi apparaît à Curnier dans les derniers bancs de la zone à Nodosoplicatum et à Arpavon au début de la zone à Sayni, en même temps que les premiers Crioceratites duvali (Léveillé) sensu-stricto.

Les trois échantillons que nous représentons, ont une section semi-ovale, légèrement comprimée sur les flancs. Les côtes principales présentent trois tubercules saillants et passent sur les régions internes et externes sans interruption. Les côtes secondaires sont fines et serrées, leur nombre variant entre quatre et quatorze vers la région buccale. La croissance est caractéristique : l'ombilic très fin, vigoureusement tuberculé sur les côtes principales, se renforce dès la fin du premier tour, la spire s'épaissit et s'écarte de plus en plus des tours jeunes en formant une ellipse. Certains échantillons peuvent atteindre une taille assez remarquable : diamètre maximum rencontré, 176 mm.

CRIOCERATITES CURNIERI (ROPOLO, 1991)

(Planche 4, fig. 1 - 7)

La diagnose de cette espèce ayant été donnée dans un récent article (ROPOLO, 1991), nous n'insisterons pas sur sa description. Précisons seulement que comme les espèces décrites ci-dessous, ce taxon comporte des morphes à enroulement criocératique, passant à des morphes à enroulement tripartite. (subaspinocératique, puis aspinocératique) ; (fig 1)

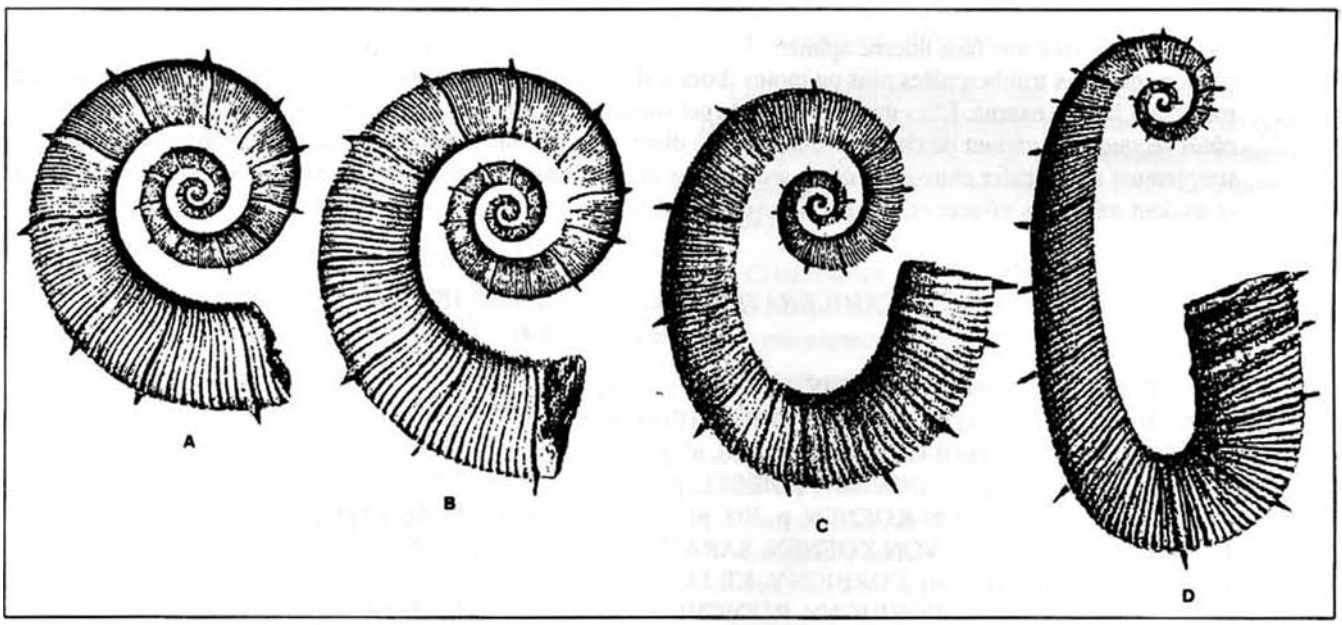


Figure 1 - Attitudes de vie et polymorphisme ontogénique d'un microconche (*Crioceratites curnieri*, ROPOLO, 1991) - A - Morphe à enroulement criocératique - **B** - Morphe à enroulement criocératique, mais une tendance au redressement de la hampe commence à s'esquisser - **C** - Morphe à enroulement subaspinocératique. Le microconche est devenu tripartite, avec hampe et crosse - **D** - Morphe à enroulement aspinocératique. C'est la forme finale, qui correspond à l'âge adulte.

CRIOCERATITES SORNAYI (SARKAR)

(Planche, fig. 1 à 5)

- 1955 - *Crioceratites sornayi*, SARKAR, p. 50 - 51, pl. 1, fig. 7
- 1964 - *Crioceratites sornayi*, THOMEL, p. 26
- 1964 - *non C. basseae*, SARKAR, *in* Thomel, p. 26
- 1978 - *non C. basseae, Sarkar, in* Immel, p. 50

La première partie de la coquille de ce taxon est d'abord trituberculée, avec une ornementation de type "nolani". Les tours juvéniles ont une section presque ronde. Vers la fin du phragmocône, la section devient un peu plus comprimée, tandis que les côtes principales sont seulement bituberculées sur la chambre d'habitation, par disparition du tubercule médian. Le dos et les flancs demeurent arrondis, tandis que les côtes secondaires s'affirment et tendent à égaler en volume les côtes principales. Comme pour *Crioceratites curnieri* et *Crioceratites* aff. *majoricensis*, nous avons pu rencontrer dans les mêmes bancs des morphes à enroulement criocératique et d'autres à enroulement subaspinocératique.

Fin de la zone à Nodosoplicatum.

CRIOCERATITES aff. *MAJORICENSIS* (NOLAN)
(Planche 6, fig. 1 - 6)

Vers le milieu de la zone à Sayni apparaissent des taxons de forme criocératique, passant à des morphes d'enroulement subaspinocératique, puis aspinocératique, possédant trois stades d'ornementation successifs.

- Un stade trituberculé avec côtes principales droites séparées par quatre ou cinq côtes secondaires,
- Un stade bituberculé, avec disparition du tubercule latéral,tandis que les côtes secondaires deviennent plus flexueuses et plus nombreuses : (de 5 à 8).
- un stade monotuberculé, ou même simplement inerme, avec des côtes secondaires plus grosses, tendant à égaler les côtes principales. C'est la chambre d'habitation. Les flancs sont plats, le ventre et le dos arrondis. Les coquilles généralement de petite taille n'excèdent pas 7 à 8 cm.

PROTACRIOCERAS ORNATUM, d'ORBIGNY
(Planche 7, fig. 1 - 7)

- 1840 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, p. 101, n° 633
- 1851 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, ASTIER, p. 7
- 1852 - *Ancyloceras ornatum* d'ORBIGNY, GIEBEL, p. 321
- 1861 - *Ancyloceras couloni*, OOSTER, pl. 40, fig. 3
- 1861-64 - *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, PICTET et CAMPICHE, p. 51
- 1902 - *Crioceras ornatus* d'ORBIGNY, SARASIN et SCHÖND., p. 100
- 1937- *Ancyloceras ornatus* d'ORBIGNY, COTTREAU, p. 65, pl. 79, fig. 1 et 2
- 1955 - *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY, SARKAR, p. 132, pl. 8, fig. 20 ; pl. 7, fig. 14 - non pl. 10, fig. 8

Morphes à enroulement criocératique, passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Le groupe de *Protacrioceras ornatum* débute très tôt dans la zone à Nodosoplicatum. Les premiers individus rencontrés tout en possédant une ornementation semblable aux formes protacriocératiques et une section identique, ont un enroulement criocératique à spirale ouverte. Deux au moins de ces échantillons récoltés à ce niveau, sont de véritables "*Crioceratites gignouxi*" *sensu* SARKAR. D'autres, ont un port en 6 très marqué, et une hampe droite, ne se terminant pas par une crosse. D'autres, enfin, possèdent l'enroulement caractéristique de l'espèce, avec hampe et crosse et une spire relativement grande, par rapport au plus grand diamètre. La hampe est toujours assez courte. Sur la totalité de la coquille, la section est ovale, à ventre et dos arrondis, les flancs sont bombés, la trituberculation sur les côtes principales ne s'estompe jamais. Le nombre de côtes secondaires est variable, quelquefois de 2 à 8, mais le plus souvent de 5 à 6.

Comme l'indique SARKAR, cette espèce présente des affinités avec Acrioceras (Protacrioceras) puzosianum. Les différences résident surtout dans le nombre de côtes secondaires beaucoup moins nombreuses chez Protacrioceras ornatum, et une croissance beaucoup plus rapide. Tandis que Protacrioceras ornatum prend vite un aspect vigoureux, *Acrioceras* (*Protacrioceras*) *puzosianum* demeure grêle, même sur la hampe et la crosse, qui elle, peut atteindre 88 mm.

PROTACRIOCERAS morphe "*ALPINA*", SARKAR
(Planche 8, fig. 1 - 8)

- 1955 - *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY, var. *alpina*, Sarkar, p. 133, pl. VII, fig. 13

La variété "*alpina*" décrite par Sarkar présente de grandes différences morphologiques avec *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY. La section est beaucoup plus plate, tandis que les flancs sont généralement comprimés. La région anti-siphonale très faiblement arrondie sur le ventre et le dos, présente une section presque rectangulaire. L'indice de costulation est aussi différent chez l'une et l'autre variété, de même que le rapport E2/H2 au niveau de la dernière suture. Il va de 0, 680 à 0, 787 pour l'espèce de d'ORBIGNY, et de 0,428 à 0, 692, pour celle décrite par SARKAR. Dans ces conditions, il semble difficile de conserver le nom "d'*ornatum*" à l'espèce de l'auteur indien. Nous pensons qu'il s'agit vraisemblablement de deux taxons différents, mis en synonymie à cause de leur tritubercullation et de leur ornementation de type "*nolani*".

Si l'on examine attentivement les descriptions des divers *Protacrioceras ornatum* décrits par les auteurs, on est frappé par :

- L'exceptionnelle longévité de l'espèce, qui va de l'Hauterivien inférieur au Barrémien inférieur ; on ne rencontre pareille longévité que chez *Crioceratites nolani*, KILIAN.
- Le nombre assez élevé de variétes et de formes voisines.
- La tuberculation est tantôt discrète, tout juste apparente, tantôt vigoureuse ; la costulation peut être fine et très régulière, ou grossière et irrégulière ; la section est ovale à flancs bombés, ovale à flancs plats, ovale très comprimée, subquadratique...
- Le port ou l'ornementation peuvent rappeler :
  - *Acrioceras puzosianum* (SARKAR, p. 133)
  - *Acrioceras dilatatum* (SARKAR, p. 134)
  - *Emericiceras emerici* (SARKAR, p. 132 - THOMEL p. 49)
  - *Emericiceras alpinum* (SARKAR, p. 134)

Tous ces caractères semblent dépasser le cadre de la variabilité intraspécifique. Une révision basée sur une meilleure approche dimentionnelle et portant sur un grand nombre d'individus récoltés dans des niveaux stratigraphiques bien repérés, démontrerait peut-être que l'on a classé des formes sosies dans une même espèce, à cause des phénomènes de convergence, mais qu'en réalité, la forme *Protacrioceras* ne constitue qu'un passage obligé dans le développement ontogénique de plusieurs espèces différentes.

PROTACRIOCERAS PUZOSIANUM, d'ORBIGNY
(Planche 9, fig 1 - 7)

- 1840 - *Ancyloceras puzosianus* d'ORBIGNY, p. 506, pl. 127, fig. 1 - 4
- 1850- *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, p. 100, n° 625
- 1861 - *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, OOSTER, p. 61
- 1861-64 - *Ancyloceras puzosianus* d'ORBIGNY, PICTET et CAMPICHE, p. 51
- 1902 - *C. puzosianum* d'Orbigny, SARASIN et SCHÖND., pp. 98, 101, 102, 129, 130, 131.
- 1907-13 - *Ancyloceras puzosianum* d'ORBIGNY, KILIAN, p. 271
- 1955 - *Acrioceras puzosianum* d'ORBIGNY, SARKAR, p. 114, pl. IX, fig. 4
- 1964 - *Acrioceras* cf. *puzosianum* d'ORBIGNY, THOMEL, p. 45
- 1987 - *Acrioceras* (*Protacrioceras*) *puzosianum* d'ORBIGNY, THOMEL *et al.*, p. 218, pl. 1, fig. 5 - 6.

Morphes à enroulement elliptique, passant à des morphes à enroulement protacriocératique.

Cette espèce essentiellement caractérisée par ses côtes trituberculées qui se poursuivent sur la hampe et sur la crosse, conserve toujours un aspect grêle très caractéristique. Ses côtes secondaires très fines sont quelquefois flexueuses ou obliques en s'éloignant de la spire. La hampe peut être assez longue et légèrement incurvée vers l'avant.

VI - POSITION STRATIGRAPHIQUE ET ASSOCIATION FAUNISTIQUE

Les individus étudiés proviennent tous de deux gisements voisins de la Drôme, présentant une grande unité lithologique. Il s'agit de Curnier, pour la zone à Nodosoplicatum et d'Arpavon pour la zone à Sayni (fig. 2, 3).

A Curnier, nous avons pu recueillir dans les mêmes bancs, voire parfois dans les mêmes blocs : *Spitidiscus fasciger*, Thieuloy, *Jeannoticeras jeannoti*, d'Orbigny, *var. crassissima*, Wegner, *Spitidiscus mikadiensis*, Thieuloy, *Abrytusites thieuloyi* Vasicek et Michalik, *Abrytusites julianyi*, Honn. Bast., *Lyticoceras gr. cryptoceras*, *Lyticoceras nodosoplicatum*, d'Orbigny, et de nombreux *Olcostephanus* cf. *variegatus*, Paquier.

A Arpavon, nous avons pu noter dans la zone à Sayni outre la présence de *Plesiospitidiscus ligatus*, d'Orbigny, *Ptychoceras* cf. *meriati*, Ooster, et de nombreux Criocères du type duvali, (Léveillé), la disparition complète des *Holcostephanidae*. La présence de quelques rares Subsaynella sayni, Paquier, à côté d'espèces non significatives comme *Phyllopachyceras infundibulum*, d'Orbigny, ou *Neolissoceras grasi*, d'Orbigny, est venue conforter notre certitude du bon repérage de la zone.

		ZONES	SUBZONES	HORIZONS
HAUTERIVIAN	UPPER	H7 *P. angulicostata aact.*	*P. catulloi*	
			P. angulicostata auct.	
		H6 *B. balearis*		
		H5 *P. ligatus*		
		H4 *S. sayni*		*C. cauasense*
	LOWER	H3 *L. nodosoplicatum*		
		H2 *C. loryi*		*O (?) jeannoti*
				C. loryi
		H1 *A. radiatus*		

Figure 2 - Zonation de l'Hauterivien, d'après les derniers travaux du "2nd Workshop of the Lower Cretaceous Cephalopod team of IGCP- Project 262" - Mula, Espagne, juillet 1992.

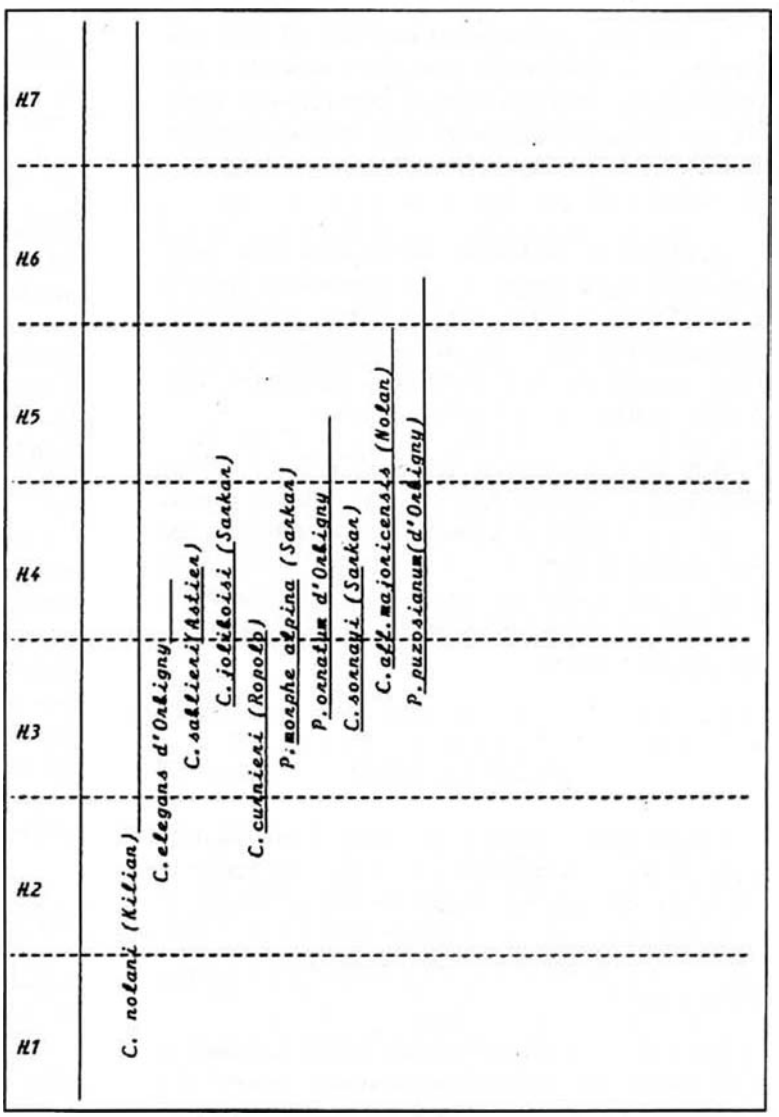


Figure 3 - Distribution verticale des ammonites hétéromorphes étudiées dans le présent travail. Par mesure de simplification, toutes les zones sont supposées d'épaisseur égale.

VII - PERENNITE PROBABLE DU PHENOMENE DE DEROULEMENT

Comme nous avons pu le constater, à l'Hauterivien moyen (Zones à Nodosoplicatum et à Sayni), le phénomène de déroulement s'effectue selon deux processus différents.

D'une part, l'ouverture de la spirale s'accompagne d'hypermorphose. C'est le cas de *Crioceratites sablieri*, dont le type conservé au British Museum a un diamètre de 430 mm, de *Crioceratites elegans*, qui peut atteindre un diamètre de 680 mm, de *Crioceratites joliboisi*, dont l'un des échantillons étudiés a une taille de 176 mm. Ce type de schéma d'enroulement à spirale très ouverte se retrouve au Barrémien, chez les *Lytocrioceras*, *Moutoniceras*, etc..., formes juvéniles ou macroconches. Le schéma criocératique avec hypermorphose, identique à celui des grands *Crioceratites nolani* que l'on commence à trouver dès la fin de la zone à Loryi, se prolonge au Barrémien inférieur et moyen.

Le deuxième processus de déroulement s'effectue dans la zone à Nodosoplicatum, par l'acquisition progressive d'une structure tripartite, après passage obligé par un stade *préprotacriocératique*, (taxons trituberculés), ou *subaspinocératique* (taxons mono-, bituberculés, atuberculés).

La plupart de ces formes sont de petite taille, excédant rarement 12 à 15 cm. C'est seulement à la fin de la zone à Sayni que l'on commence à noter une tendance au gigantisme, mais pour des espèces rares, comme *Megacrioceras doublieri* JAUBERT, par exemple, dont le type atteignait, selon l'auteur, 34 cm.

A la lueur des travaux de KLINGER, il n'est pas interdit de penser que l'on trouvera dans un laps de temps assez court, des phénomènes évolutifs analogues, pour le genre *Acrioceras*, dans le Barrémien et pour le genre *Ancyloceras*, dans le Barrémien et l'Aptien, puisque des phénomènes de dimorphisme y ont déjà été reconnus.

CONCLUSION

On a coutume d'avancer que durant le crétacé inférieur aucun évènement majeur n'était venu perturber les séries. Pourtant, des arguments stratigraphiques et paléobiologiques laissent à penser qu'il y a eu, à cette époque, des phases importantes déterminant des équilibres ponctués.

Les zones à Nodosoplicatum et à Sayni apparaissent à la faveur des recherches en cours, comme des périodes à variations intenses, où se manifestent de véritables explosions de formes, peut-être en rapport avec des "*maximum flooding*".

On pourra, sans doute, intégrer avec plus de précision, ces évènements dans un schéma de stratigraphie séquentielle. Rappelons que FERRY (1987), a défini deux séquences hauteriviennes (C 5 et C 6 :séquences klupféliennes repérables dans les chaînes subalpines septentrionales), séparées par une rupture entre la zone à Nodosoplicatum (horizon à Cruasense), et la zone à Sayni.

AUTRAN, (1989), propose que la discontinuité séparant ces deux séquences soit distinguée sous le nom de "discontinuité de l'Hauterivien moyen", ou D. H. M.. La préparation et le déroulement de ces épisodes pourraient bien être à l'origine du stress écologique subi à cette époque par les ammonites hétéromorphes. Pendant cette période relativement courte de développement maximum, des "clades", c'est-à-dire des entités phylétiques en pleine évolution, naissent avec des sorts variés. La plupart des espèces, cependant, sont liées par des phénomènes de convergence morphologique, souvent déconcertante et génératrice de confusions. Le déroulement des coquilles toujours accentué dans le même sens, se produit par palliers. Il semble lié à un double phénomène interactif :

- adaptation à de nouvelles conditions écologiques,
- affirmation et généralisation d'un dimorphisme sexuel. Tandis que la forme macroconche, conserve un enroulement spiralé, l'autre morphe, correspondant au mâle, se différencie par sa taille plus petite, le nombre moins grand des individus, mais aussi par l'acquisition progressive d'une structure tripartite, avec passage par diverses phases de développement. L'ornementation et les lignes de suture sont identiques à celles des macroconches.

La plasticité évolutive des ammonites hétéromorphes est donc étroitement liée aux conditions de l'environnement qui déterminent leurs modes de vie. Elle constitue la réponse génétique aux modifications des fonds marins et du niveau des eaux, provoquées par des variations eustatiques et des phases transgressives. Ces mouvements devaient créer des conditions de compétition intense pour la nourriture et la reproduction, autant de facteurs stimulants pour une adaptation de cette importance.

Du rameau principal *Crioceratites*, peu de genres semblent se détacher au cours des temps hauteriviens, la famille des *Ancyloceratidae* étant finalement peu touffue. Des études plus affinées des phénomènes de dimorphisme et de polymorphisme, contribueront, nous n'en doutons pas, à une simplification de la systématique. Le temps de la multiplication des espèces et des genres semble révolu. Déjà, d'importants travaux ont

permis d'amorcer une tendance au regroupement des coupures taxonomiques.

ELDREDGE et GOULD (1972), GOULD et ELDREDGE (1977), en définissant les "*équilibres ponctués*" et en dressant des schémas évolutifs, ont montré que de nombreux exemples classiques du graduélisme phylétique, reposaient, en réalité, sur une argumentation insuffisante. Pour eux, l'espèce est la conséquence du phénomène de spéciation. Elle apparaît de façon soudaine par concentration de tous les changements morphologiques et génétiques. Elle atteint ensuite, une sorte d'équilibre sans modifications importantes jusqu'à son extinction.

Pour CHALINE (1984), les modifications sont continuelles, un isolement reproductif et des stades évolutifs (morphoespèces), pouvant se produire à n'importe quel moment de la durée de vie d'une "*chronoespèce*". CHALINE, MARCHAND et BERGE (1986) établissent un tableau de spéciation séquentielle polyphasée, qui définit les diverses possibilités de spéciation à partir des contraintes de l'environnement ou de circonstances aléatoires. La définition d'espèce ainsi élargie, devient :

"*...un continuum dans le temps et dans l'espace entre des groupes de populations naturelles qui, à chaque instant du continuum temporel, sont interfécondes et isolées au point de vue reproductif de tout autre groupe analogue*". (CHALINE 1972, 1984).

REMERCIEMENTS

Je voudrais exprimer toute ma gratitude à Monsieur J. P. THIEULOY, de l'Institut Dolomieu, à Grenoble, qui m'a encouragé à commencer cette étude, et a bien voulu se pencher sur mon manuscrit et m'apporter ses précieux conseils. Ma reconnaissance va aussi à Monsieur G. THOMEL, du Museum d'Histoire Naturelle de Nice, qui m'a apporté toutes ces dernières années, aide précieuse, bienveillance et conseils. Je remercie tout particulièrement mon excellent ami, Monsieur R. GONNET, enseignant à Avignon, qui a bien voulu mettre ses magnifiques collections à ma disposition et me conduire plusieurs fois sur le terrain, ainsi que Monsieur H. DEVINAT, Professeur d'Analyse Mathématique à l'Ecole Supérieure de Commerce de Luminy, qui s'est chargé de la partie "analyse informatique". Sans eux, le présent travail n'aurait pu être conduit à son terme. Mes remerciements vont enfin à Monsieur G. DELANOY, de la Faculté des Sciences de Nice et du Centre d' Etudes Méditerranéennes, et Monsieur G. AUTRAN, lui aussi du Centre d'Etudes Méditerranéennes qui ont bien voulu m'adresser leurs suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

ASTIER J. E. (1851) - Catalogue des Ancyloceras appartenant à l'étage néocomien. Ann. *Sc. phys. agr. ind.* - Lyon, 3 ; 435 - 456, ç pl.

BAYLE et COQUAND (1851 - 1852) - Mémoire sur les fossiles secondaires recueillis dans le Chili. *Mém. Soc. Géol. de France*, Géol. 2ème partie, t. 4, 34, Paris.

CHALINE J. (1984) - Le concept d'évolution polyphasée et ses implications. *Géobios*, 17 (6) : 783 - 795.

CHALINE J. (1985) - Une nouvelle conception de la formation des espèces et ses conséquences dans l'interprétation de l'évolution. *Le Courrier du CNRS*, 59 : 23 - 24.

DOMMERGUES J. L., DAVID B. et MARCHAND D. - Les relations Ontogenèse-Phylogenèse ; Applications Paléontologiques : *Géobios*, 19 (3) : 335 - 356, 9, fig.2, tabl., Lyon (juin 1986).

DELANOY G., MAGNIN A., DELEBRAN M. SELEBRAN J. (1991) - Moutoniceras nodosum, d'Orbigny (1850), une très grande ammonite hétéromorphe du Barrémien inférieur - *Revue de Paléobiologie*, 10 (2) 229 - 245, Genève, sept. 91.

DELANOY G., POUPON A. (1992) - Sur le genre Lytocrioceras - Spath, 1924 (Ammonoidea - Ancyloceratina). *Géobios*, 25 (3) 367 - 382.

ELDREDGE N. et GOULD S. J. (1972) - Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. *In* T. M. S. Schopf. (edit.) Models in Paleobiology. San Francisco, Freeman, Cooper and Co : 82 - 115.

GOULD S. J. (1977) - Ontogeny and Phylogeny - *Harvard Univ. Belknap Press* : 352 - 409.

GOULD S. J. et ELDREDGE N. (1977) - Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3 (2) : 115 - 151.

HYATT A. (1900) - Text-Book of Paleontology Cephalopodes. *Mem. Mus. Comp. Zool.* - Harvard, 16 (3), 536 - 592.

IMMEL H. (1978) - Die Crioceratiten (Ancyloceratina - Ammonoidea) der mediterranen und borealen Hauterive-Barreme (Unterkreide) E. Schweizebart' sche verlagsbuchandlung, (Nägele u. Obermiller) *Paleont. Beit. Nat. Vorzeit*, 163, t. 13", 85, Stuttgart.

KAKABADZE M. V. (1981) - The Ancyloceratids of the South of the USSR and their stratigraphic significance. *Trüdy Geologicheskogo instituta, Akademia pauk Gruzinskoï*, SSR, (n. r.) 71, 1 - 196.

KLINGER H. C. - KENNEDY W. J. (1992) - Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South-Africa - Barremians representatives of the Ammonites family, Ancyloceratidae, Gill (1871). *Annals of the South-African Museum*, 71, 138 ; 40 fig. - Capetown, south-africa.

MARCHAND D. J., THIERRY J. et TINTANT H. (1985) - Influence des seuils et des hauts-fonds sur la morphologie et l'évolution des ammonoides : *Bull. Sect. Sci.*, (Lyon) 9 ; 191 - 202.

NEUMAYR M. (1875) - Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. *Deutsch geol. Ges.*, Bd 27.

NEUMAYR M. und UHLIG V. (1880-81) - Ueber Ammonitiden aus der hilsbildungen Nordeutschlands. *Palaeontographica*, Bd. 27, pl. 15 - 57, 129 - 203.

OOSTER W. A. (1860) - Catalogue des Céphalopodes fossiles des Alpes suisses. Nouv. *Mém. Soc. Helv. Sc. Nat.*, t. 18 , 96 + 25 p., pl. 13 - 61.

RAWSON P. F. (1975) - The interpretation of the Lower Cretaceous heteromorph ammonite genera : Paracrioceras and Hoplocrioceras, Spath 1924. *Palaeontology*, 18 (2) : 275 - 283.

ROMAN F. (1938) - Les Ammonites Jurassiques et Crétacées : Paris, Masson édit.

ROPOLO P. (1991) - Crioceratites cumieri nov. sp., une nouvelle espèce d'ammonite hétéromorphe préfigurant l'acquisition des coquilles tripartites de l'Hauterivien inférieur (Ammonoidea, Ancyloceratina) Mésogée - *Bul. Mus. Hist. Nat.*, Marseille, 65 - 73, vol. 51.

SARASIN C. et SCHÖNDELMAYER C. (1901 - 1902) - Etude monographique des Ammonites du Crétacé inférieur de Châtel-Saint-Denis. *Mém. Soc. paléont. suisse*, 28 - 29 ; p. 1 - 195.

SARKAR S. S. (1955) - Révision des ammonites déroulées du Crétacé inférieur du SE de la France. *Mém. Soc. Géol. de France*, (n. s.) 34, 1 - 176.

SPATH L. F. (1924) - On the ammonites of the Speeton-Clay and the subdivisions of the Neocomian. *Geological Magazine*, 61 ; 73 - 89.

THOMEL G. (1964) - Contribution à la connaissance des céphalopodes Crétacés du SE de la France. Note sur les ammonites déroulées du Crétacé inférieur. *Mém. Soc. Géol. de France*, (n. s.) 43 (2) : 1 - 80.

THOMEL G. (1980) - Ammonites ; Saint-Laurent-du-Var, Edit. Serre.

THOMEL G., DELANOY G., AUTRAN G.(1987) - Valeur taxonomique et relations phylétiques des genres d'Ammonoidea : *Acrioceras*, Hyatt 1900, et *Aspinoceras*, Anderson 1938, au cours des temps hauteriviens ainsi que de leurs dérivés. *Acad. Sci., Paris*, (2) 305 ; 215 - 219.

WESTERMANN G. E. G. (1969) - Sexual dimorphism in fossil metazoa and taxonomic implications ; Int. *Union of Geol. Sc. Ac.* - Stuttgart, 1 ; 1 - 15.

WESTERMANN G. E. G. (1989) - New developments in Ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids ; *Annals of Mc Master University*, Canada, L 8 à 4 M 1 : 1 - 20.

ANNEXES

N°	TUBE	V.P.	V.S.	VTM	VTD	VTV	H3E3	H2E2	CPH	CCH	COFL
1	TUB2	0,69	8,26	0,69	0,69	0,69	8,07	0,00	12,57	6,41	8,00
2	TUB2	0,76	9,13	0,76	0,76	0,76	7,25	5,70	10,82	10,41	8,00
3	TUB2	0,56	6,33	0,56	0,56	0,56	8,00	5,76	11,50	4,00	8,00
4	TUB2	0,90	5,95	0,90	0,90	0,90	7,18	4,50	11,35	7,02	8,00
5	TUB2	0,70	6,25	0,70	0,70	0,70	6,45	5,63	11,97	9,56	8,00
6	TUB2	0,69	6,19	0,69	0,69	0,69	7,05	6,21	10,58	8,40	8,00
7	TUB2	0,64	5,52	0,64	0,64	0,64	7,17	5,92	10,91	8,82	8,00
8	TUB2	0,54	7,76	0,54	0,54	0,54	7,20	4,64	10,85	6,47	8,00
9	TUB2	0,68	8,37	0,68	0,68	0,68	7,30	5,97	10,14	12,05	8,00
10	TUB2	0,66	9,09	0,66	0,66	0,66	6,81	4,09	12,32	2,08	8,00
11	TUB2	0,76	7,76	0,76	0,76	0,76	6,76	6,08	11,63	4,71	8,00
12	TUB2	0,77	7,69	0,77	0,77	0,77	6,69	5,99	10,74	6,56	8,00
13	TUB2	1,56	6,04	1,56	1,56	1,56	6,67	6,33	8,09	10,58	12,00
14	TUB2	1,52	5,80	1,52	1,52	1,52	7,31	5,60	9,00	10,12	12,00
15	TUB2	1,67	6,02	1,67	1,67	1,67	6,46	5,62	10,55	10,77	12,00
16	TUB1	0,69	6,91	0,00	0,69	0,69	6,15	4,21	9,09	5,64	10,00
17	TUB1	0,75	6,33	0,00	0,75	0,75	6,18	4,28	9,09	4,65	10,00
18	TUB1	0,68	7,75	0,00	0,68	0,68	7,06	5,50	9,44	5,12	10,00
19	TUB1	0,60	6,85	0,00	0,60	0,60	7,13	5,18	6,83	5,77	10,00
20	TUB1	0,75	6,75	0,00	0,75	0,75	6,36	4,21	10,98	3,52	10,00
21	TUB1	0,67	6,77	0,00	0,67	0,67	6,00	4,28	10,30	4,39	10,00
22	TUB1	0,71	6,52	0,00	0,71	0,71	7,08	4,50	10,69	4,15	10,00
23	TUB1	0,73	6,50	0,00	0,73	0,73	6,44	4,16	10,94	3,57	10,00
24	TUB1	0,70	6,45	0,00	0,70	0,70	6,50	4,68	10,63	5,59	10,00
25	TUB2	0,93	6,66	0,93	0,93	0,93	7,42	4,37	10,35	5,05	12,00
26	TUB2	1,09	9,45	1,09	1,09	1,09	7,17	6,75	9,08	6,84	12,00
27	TUB2	1,03	8,34	1,03	1,03	1,03	7,20	4,25	11,03	5,35	12,00
28	TUB2	0,86	8,26	0,86	0,86	0,86	6,61	4,94	10,25	5,32	12,00
29	TUB2	1,06	9,19	1,06	1,06	1,06	8,76	5,30	10,41	6,92	12,00
30	TUB2	0,98	10,30	0,98	0,98	0,98	6,80	4,11	9,27	5,24	12,00
31	TUB2	0,98	10,30	0,98	0,98	0,98	7,47	5,02	8,45	5,59	12,00
32	TUB2	11,62	84,70	11,62	11,62	11,62	6,21	7,38	9,52	8,79	12,00
33	TUB2	11,90	88,40	11,90	11,90	11,90	7,12	7,80	8,75	6,65	12,00
34	TUB2	11,65	77,70	11,92	11,65	11,65	6,63	7,87	9,56	5,56	12,00
35	TUB2	11,72	107,80	11,72	11,72	11,72	6,80	7,64	10,37	6,81	12,00
36	TUB2	12,30	84,20	12,30	12,30	12,30	6,64	6,80	9,36	5,45	12,00
37	TUB2	12,50	78,10	12,50	12,50	12,50	6,51	7,20	8,62	6,86	12,00
38	TUB2	11,98	91,20	11,98	11,98	11,98	6,53	7,22	9,56	6,62	12,00
39	TUB2	1,03	9,17	1,03	1,03	1,03	5,21	3,75	11,60	6,64	10,00
40	TUB2	1,37	7,35	1,37	1,37	1,37	7,14	5,68	11,85	5,79	10,00
41	TUB2	1,12	9,87	1,12	1,12	1,12	6,31	6,42	11,11	7,14	10,00
42	TUB2	1,35	8,91	1,35	1,35	1,35	6,42	5,00	12,28	6,22	10,00
43	TUB2	1,41	7,43	1,41	1,41	1,41	7,33	6,92	11,45	5,64	10,00
44	TUB2	1,34	9,09	1,34	1,34	1,34	6,61	4,60	12,32	6,06	10,00
45	TUB2	1,19	8,72	1,19	1,19	1,19	5,90	4,28	10,12	5,92	10,00
46	TUB2	1,06	8,80	1,06	1,06	1,06	6,95	4,21	9,55	5,55	10,00
47	TUB3	0,66	6,69	0,98	0,66	0,66	7,08	5,28	11,11	6,25	4,00
48	TUB3	0,92	6,60	0,85	0,92	0,92	7,22	5,66	11,66	5,26	4,00
49	TUB3	0,65	6,72	0,97	0,65	0,65	7,00	5,33	9,89	5,76	4,00
50	TUB3	0,75	6,87	0,94	0,75	0,75	7,29	5,23	6,44	5,26	4,00
51	TUB3	0,64	6,82	0,98	0,64	0,64	7,64	5,25	9,23	5,42	4,00
52	TUB3	0,69	6,99	0,90	0,69	0,69	7,72	5,42	8,80	6,41	4,00
53	TUB3	0,89	6,50	1,08	0,89	0,89	8,16	6,50	8,83	5,55	7,00
54	TUB3	0,86	6,10	1,12	0,86	0,86	6,26	6,66	9,89	6,41	7,00
55	TUB3	0,77	9,07	1,08	0,77	0,77	7,27	6,31	11,97	6,66	7,00
56	TUB3	0,90	8,46	1,10	0,90	0,90	7,91	6,19	10,77	6,61	7,00
57	TUB3	0,96	9,10	1,06	0,96	0,96	6,66	6,02	9,93	6,70	7,00
58	TUB3	0,98	8,72	1,15	0,98	0,98	8,27	6,50	9,27	7,00	7,00
59	TUB2	1,16	7,51	1,16	1,16	1,16	6,90	4,96	12,58	5,32	10,00
60	TUB2	1,09	7,26	1,09	1,09	1,09	6,66	4,88	12,42	5,26	10,00
61	TUB2	1,12	7,35	1,12	1,12	1,12	7,15	5,03	12,16	5,02	10,00
62	TUB2	1,15	7,48	1,15	1,15	1,15	7,27	5,05	13,62	4,27	10,00

Tableau 1 - ANALYSES INFORMATIQUES. Impression de tableau de données : (CHADOC) - Résultats de l'analyse : 1 tableau de données traitées. 11 variables sélectionnées. TUBE Tuberculation. TUB 1 Bituberculé. TUB 2 Trituberculé. TUB 3 Mixte. V. P. Indice côtes principales. V. S. Indice côtes secondaires. VTM. Indice tubercules médians. VTD. Indice tubercules dorsaux. VTV. Indice tubercules ventraux. H3E3 Hauteur bouche / Epaisseur bouche. H2E2 Hauteur phragmocône / Epaisseur phragmocône. CPH. Croissance phragmocône. CCH. Croissance chambre. COFL Coefficient flancs. Variable poids = 1. *Pour plus de commodités informatiques, les données VP, VS, VTM, VTD, VTV, H3E3, H2E2, ont été multipliées par dix.*

ANALYSE N° 1 : *Classification ascendante hiérarchique (Méthode de Ward)*

Isolation de *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY) : N ° 0032 à 0038.

Variable partition obtenue :

Classe N° 1

0001 0002 0003 0004 0005 0006 0007 0008 0009 0010 0011 0012 0013 0014 0015 0016 0017 0018 0019 0020 0021 0022 0023 0024 0025 0026 0027 0028 0029 0030 0039 0040 0041 0042 0043 0044 0045 0046 0047 0048 0049 0050 0051 0052 0053 0054 0055 0056 0057 0058 0059 0060 0061 0062

Classe N° 2

0032 0033 0034 0035 0036 0037 0038

ANALYSE N° 2 : *Classification par la méthode des nuées dynamiques*

Isolation des espèces :

- *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY) : N° 0032 à 0038
- *Crioceratites* aff. *majoricensis* (NOLAN) : N° 0047 à 0052

Variable partition obtenue :

Classe N° 1

0039 0040 0041 0042 0043 0044 0045 0046 0053 0054 0055 0056 0057 0058 0059 0060 0061 0062

Classe N° 2

0032 0033 0034 0035 0036 0037 0038

Classe N° 3

0001 0002 0003 0004 0005 0006 0007 0008 0009 0010 0011 0012 0013 0014 0015 0016 0017 0018 0019 0020 0021 0022 0023 0024 0025 0026 0027 0028 0029 0030 0031

Classe N° 4

0047 0048 0049 0050 0051 0052

ANALYSE N° 3 : *Classification par la méthode des nuées dynamiques (II)*

Isolation des espèces :

- Crioceratites joliboisi (Sarkar) : N° 0013 à 0015
- Crioceratites aff. majoricensis (Nolan) : N° 0047 à 0052

Classe N° 1

0020 0021 0022 0023 0024 0025 0026 0027 0028 0029 0030 0031 0041 0045 0046

Classe N° 2

0004 0008 0012 0053 0054 0055 0056 0057 0058

Classe N° 3

0016 0017 0018 0019

Classe N° 4

0003 0010 0011 0040 0042 0043 0044 0059 0060 0061 0062

Classe N° 5

0002 0005 0006 0007 0009

Classe N° 6

0047 0048 0049 0050 0051 0052

Classe N° 7

0001 0039

Classe N° 8

0013 0014 0015

Points superposés

0007	AXE1 =	-0.94	AXE2 =	-0.44
0011	AXE1 =	-1.06	AXE2 =	-0.50
0012	AXE1 =	-0.91	AXE2 =	-0.67
0017	AXE1 =	-1.12	AXE2 =	-1.24
0019	AXE1 =	-0.75	AXE2 =	-0.24
0022	AXE1 =	-1.18	AXE2 =	-0.46
0023	AXE1 =	-1.33	AXE2 =	-1.07
0025	AXE1 =	-0.72	AXE2 =	-0.41
0027	AXE1 =	-0.81	AXE2 =	-0.71
0028	AXE1 =	-0.70	AXE2 =	-1.01
0030	AXE1 =	-0.67	AXE2 =	-0.98
0031	AXE1 =	-0.28	AXE2 =	-0.13
0045	AXE1 =	-0.86	AXE2 =	-1.02
0049	AXE1 =	-1.13	AXE2 =	1.64
0054	AXE1 =	-0.36	AXE2 =	2.67
0059	AXE1 =	-0.88	AXE2 =	0.58
0060	AXE1 =	-0.94	AXE2 =	0.54

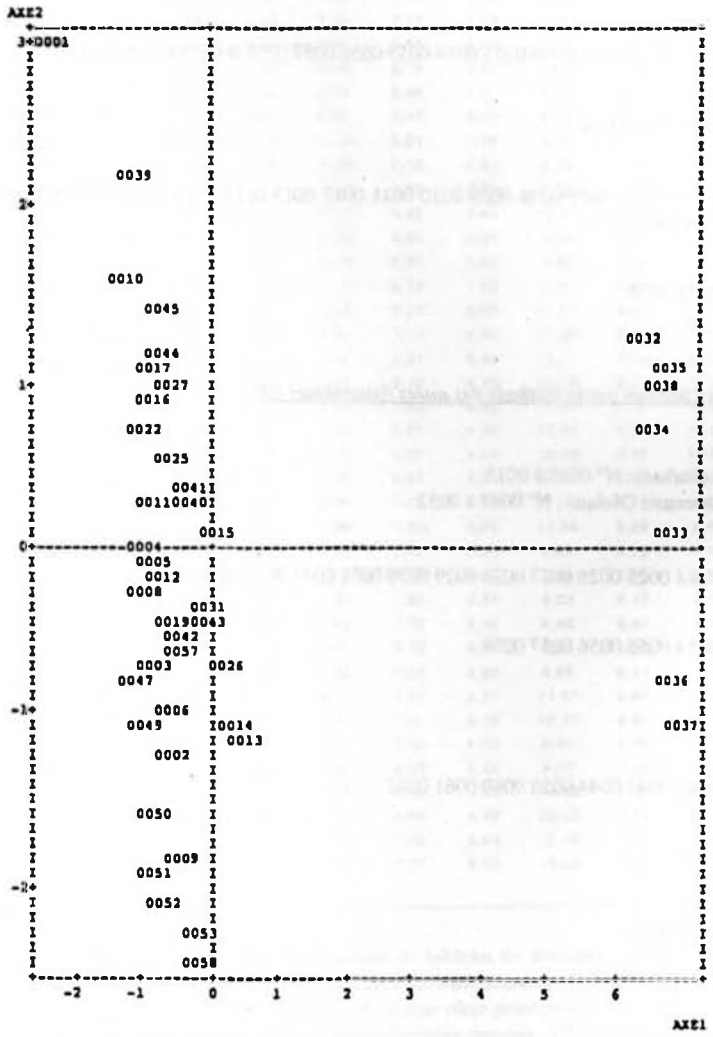


Tableau 2 - Analyse factorielle en composantes principales graphique variables x variables : Axe 1 - composante principale n°1. Axe 2 - Composante principale n°2. 0 individus hors du cadre ; 62 individus dans le cadre ; 17 points superposés.

Points superposés

0007	AXE1 =	-0.88	AXE2 =	-0.97
0018	AXE1 =	-0.76	AXE2 =	-0.19
0020	AXE1 =	-1.30	AXE2 =	1.64
0021	AXE1 =	-1.25	AXE2 =	1.61
0023	AXE1 =	-1.31	AXE2 =	1.56
0024	AXE1 =	-1.12	AXE2 =	0.91
0028	AXE1 =	-0.69	AXE2 =	1.01
0029	AXE1 =	-0.46	AXE2 =	0.54
0030	AXE1 =	-0.66	AXE2 =	0.87
0046	AXE1 =	-0.78	AXE2 =	0.39
0048	AXE1 =	-1.31	AXE2 =	-0.72
0054	AXE1 =	-0.42	AXE2 =	-2.32
0055	AXE1 =	-0.89	AXE2 =	-0.68
0056	AXE1 =	-0.67	AXE2 =	-1.55
0059	AXE1 =	-0.96	AXE2 =	1.07
0060	AXE1 =	-1.01	AXE2 =	1.10
0061	AXE1 =	-0.91	AXE2 =	0.75
0062	AXE1 =	-1.07	AXE2 =	1.18

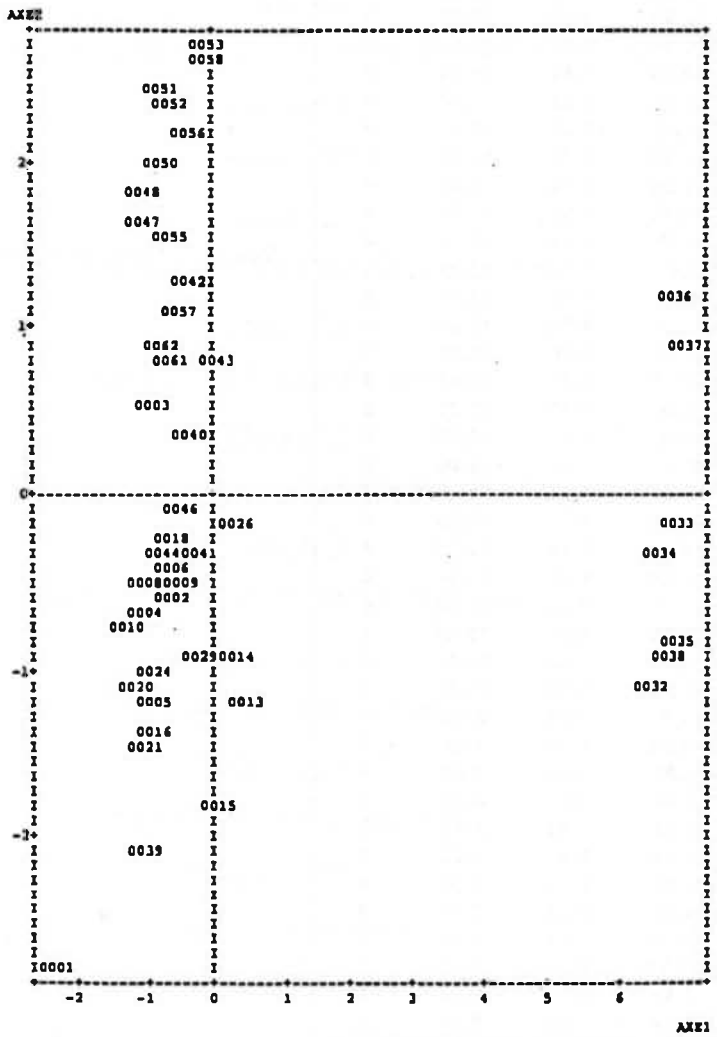


Tableau 3 - Analyse factorielle en composantes principales (II).

N°	CPH	CCH	CORL	GRPE
1	12,57	6,41	8,00	1
2	10,82	10,41	8,00	1
3	11,50	4,00	8,00	1
4	11,35	7,02	8,00	1
5	11,97	9,58	8,00	1
6	10,56	8,40	8,00	1
7	10,91	8,82	8,00	1
8	10,85	6,47	8,00	1
9	10,14	12,05	8,00	1
10	12,32	2,08	8,00	1
11	11,83	4,71	8,00	1
12	10,74	6,56	8,00	1
13	8,09	10,58	12,00	2
14	9,00	10,12	12,00	2
15	10,55	10,77	12,00	2
16	9,09	5,64	10,00	3
17	9,09	4,65	10,00	3
18	9,44	5,12	10,00	3
19	8,63	5,77	10,00	3
20	10,96	3,52	10,00	3
21	10,30	4,39	10,00	3
22	10,89	4,15	10,00	3
23	10,94	3,57	10,00	3
24	10,63	5,59	10,00	3
25	10,35	5,05	12,00	4
26	9,08	6,84	12,00	4
27	11,03	5,35	12,00	4
28	10,25	5,32	12,00	4
29	10,41	6,92	12,00	4
30	9,27	5,24	12,00	4
31	8,45	5,59	12,00	4
32	9,52	6,79	12,00	5
33	8,75	6,65	12,00	5
34	9,58	5,56	12,00	5
35	10,37	6,81	12,00	5
36	9,38	5,45	12,00	5
37	8,82	6,86	12,00	5
38	9,56	6,82	12,00	5
39	11,60	8,64	10,00	6
40	11,85	5,79	10,00	6
41	11,11	7,14	10,00	6
42	12,28	6,22	10,00	6
43	11,45	5,84	10,00	6
44	12,32	6,08	10,00	6
45	10,12	5,92	10,00	6
46	9,55	5,55	10,00	6
47	11,11	6,25	4,00	7
48	11,86	5,28	4,00	7
49	9,89	5,76	4,00	7
50	8,44	5,26	4,00	7
51	9,23	5,42	4,00	7
52	8,80	6,41	4,00	7
53	8,83	5,55	7,00	8
54	9,69	6,41	7,00	8
55	11,97	6,66	7,00	8
56	10,77	6,61	7,00	8
57	9,93	6,70	7,00	8
58	9,27	7,00	7,00	8
59	12,58	5,32	10,00	9
60	12,42	5,28	10,00	9
61	12,16	5,02	10,00	9
62	13,62	4,27	10,00	9

Tableau 4 - Analyse discriminante : résultats.

RESULTATS DE L'ENSEMBLE DES ANALYSES

Variable partition obtenue :

Classe N° 1

0001 0002 0003 0004 0005 0006 0007 0008 0009 0010 0011 0012

Classe N° 2

0013 0014 0015

Classe N° 3

0016 0017 0018 0019 0020 0021 0022 0023 0024

Classe N° 4

0025 0026 0027 0028 0029 0030 0031

Classe N° 5

0032 0033 0034 0035 0036 0037 0038

Classe N° 6

0039 0040 0041 0042 0043 0044 0045 0046

Classe N° 7

0047 0048 0049 0050 0051 0052

Classe N° 8

0053 0054 0055 0056 0057 0058

Classe N°9

0059 0060 0061 0062

PLANCHE 1

Polymorphisme de *Crioceratites nolani* (KILIAN), morphe sablieri (ASTIER). Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos R GONNET.

Fig. 1. *Crioceratites* cf. *nolani* (KILIAN)
Le dernier tour de spire commence à s'écarter de l'ombilic. L'ornementation est vigoureuse. (Collection GONNET, Avignon, RG/63).

Fig. 2. *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri*, (ASTIER)
L'ornementation et la section sont identiques à l'échantillon n° 1, mais ici la spirale se desserre de plus en plus. On note sur le ventre une puissante tuberculation bien conservée. (Collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460026).

Fig. 3. *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER)
(Collection GONNET - Avignon, RG/29).

Fig. 4. *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER)
(Collection GONNET - Avignon, RG/200)

Fig. 5 - 6. *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER)
Le hiatus de disjonction entre la région buccale et l'ombilic s'accroit de plus en plus. (Collection GONNET - Avignon, RG/201 ; Collection SALOMON SM/460011, Musée de Mormoiron).

Fig. 7 - 8. *Crioceratites nolani*, morphe *sablieri* (ASTIER)
La tuberculation et l'ornementation tendent à s'effacer, bien qu'apparaissent encore de fortes côtes principales. Le dernier tour de la spirale se dresse maintenant presque comme une hampe. (Collection SALOMON - SM/460300 et SM/460301, Musée de Mormoiron)

PI. 1

PLANCHE 2

Polymorphisme de Crioceratites elegans (d'ORBIGNY). Tous les échantillons : Zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos R. GONNET.

Fig. 1. *Crioceratites* cf. *nolani* (KILIAN)
Trituberculation sur les côtes principales, mais peu accentuée. Les flancs sont plats, la croissance est très lente. Le dernier tour de spire commence à s'écarter de l'ombilic. (Collection GONNET - Avignon, RG/14).

Fig. 2 - 3. *Crioceratites elegans* (d'ORBIGNY)
Ornementation, croissance et section sont identiques à celles de l'échantillon n° 1. Les flancs sont plats. (Collection GONNET - Avignon, RG/210, RG/212).

Fig. 4. *Crioceratites elegans* (d'ORBIGNY)
La tuberculation externe est conservée sur le phragmocône. La hampe se redresse et amorce une sorte de crosse. (Collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460008).

Pl. 2

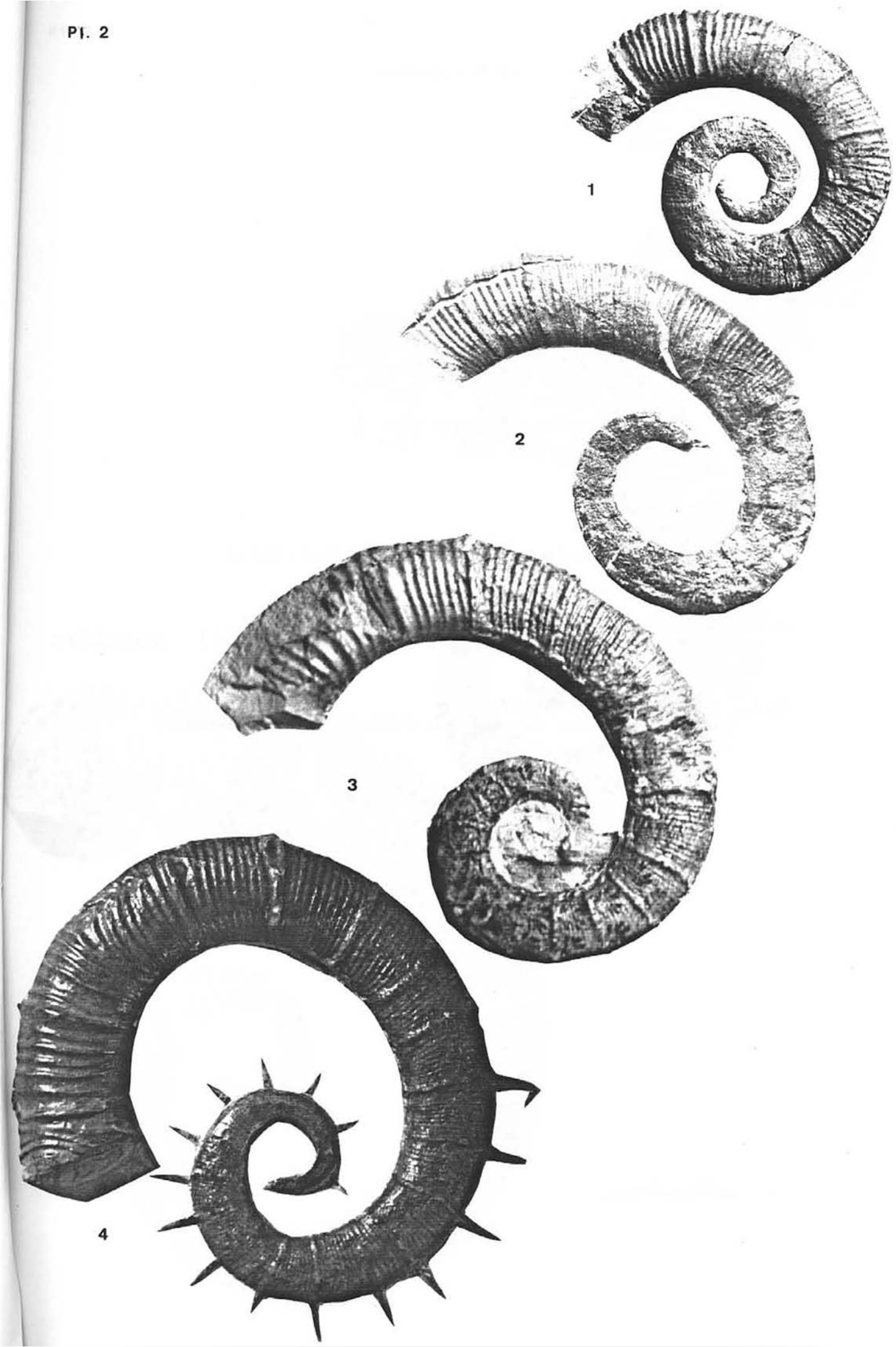


PLANCHE 3

Polymorphisme de *Crioceratites joliboisi* (SARKAR). Photos R. GONNET.

Fig. 1 - 2. *Crioceratites joliboisi* (SARKAR).
Fin de la zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). (Collection GONNET - Avignon RG/70 et RG/54.

Fig. 3. *Crioceratites joliboisi* (SARKAR)
Début de la zone à Sayni - Arpavon (Drôme). (Collection GONNET- Avignon RG/72).

Pl. 3

PLANCHE 4

Variations polymorphiques de *Crioceratites curnieri* (ROPOLO, 1991). Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos R. GONNET.

Fig. 1. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Forme très proche de *C. loryi*, (Sarkar), mais en différant par des côtes secondaires non fasciculées et par sa section. La spirale est ici très fermée. (collection GONNET - Avignon, RG/56).

Fig. 2. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Holotype, MHNM 1990-45, (Museum d'Histoire Naturelle de Marseille).

Fig. 3. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Même ornementation, même section que le type, mais ici la hampe se forme à partir du dernier tour et un retour de crosse s'amorce. (Collection GONNET - Avignon, RG/8).

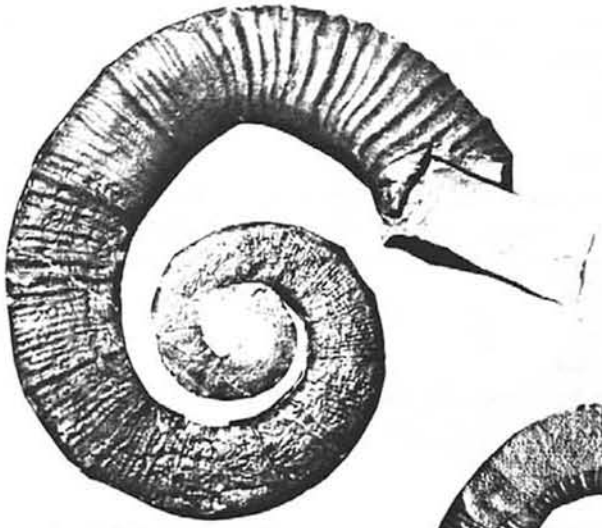
Fig. 4. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Individu macroconche. (Collection GONNET - Avignon, RG/9).

Fig. 5, 6a, 6b. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Morphes à enroulement subaspinocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/58 et Collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM 460080).

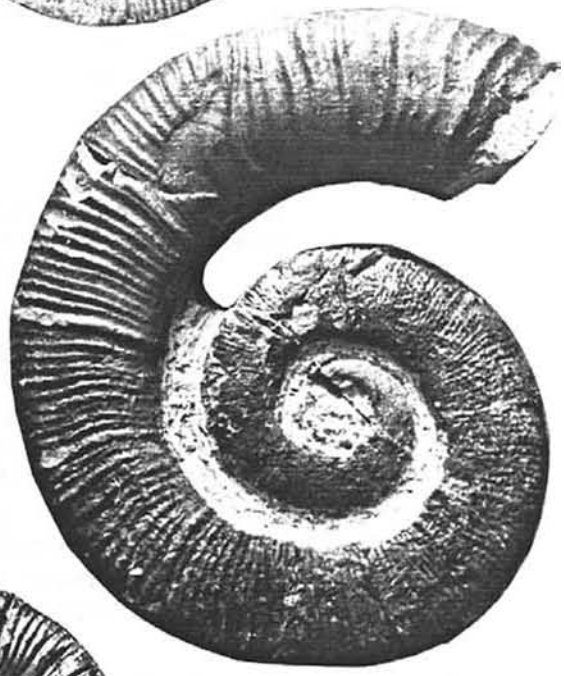
Fig. 7. *Crioceratites curnieri* (ROPOLO)
Morphe à enroulement aspinocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/170).

1

2



3



4

5

6a

6b

7

5 0 mm

PLANCHE 5

Polymorphisme de *Crioceratites sornayi* (SARKAR). Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum. Photos R. GONNET, P. ROPOLO.

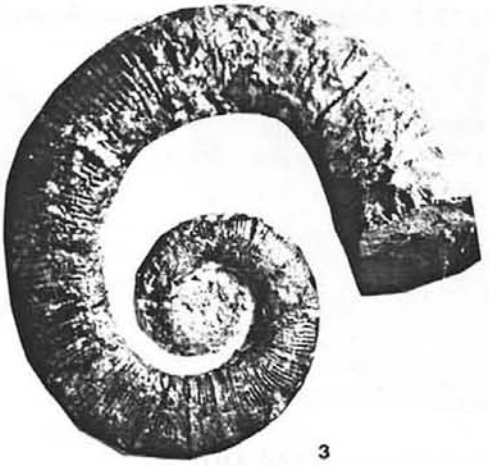
Fig. 1. *Crioceratites sornayi* (SARKAR)
Macroconche. Cet échantillon présente de grandes ressemblances avec Crioceratites curnieri, mais en diffère cependant, par sa trituberculation sur les tours juvéniles, qui devient bituberculation sur le dernier tour, et par sa section ovale et ses flancs bombés. (collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460085).

Fig. 2, 3, 4. *Crioceratites sornayi* (SARKAR)
Individus microconches à enroulement subaspinocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/45, RG/27, RG/12).

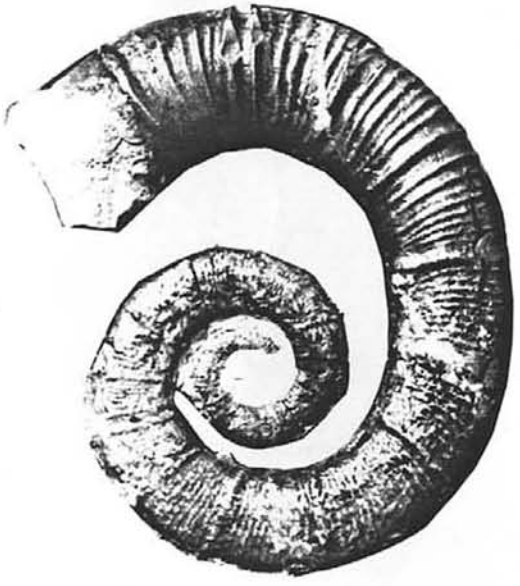
Fig. 5. *Crioceratites sornayi* (SARKAR)
Individu microconche ; le hiatus de disjonction est un peu plus accentué que chez l'échantillon n° 4, l'enroulement est elliptique. (Collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460002).

1

2



3



4

5

50 mm

PLANCHE 6

Polymorphismes de *Crioceratites* aff. *majoricensis* (Nolan). Photos GONNET, P. ROPOLO.

Fig. 1, 3. Morphes à enroulement criocératique
(1, Collection GONNET - Avignon, RG/3 ; 3, Collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460078).

Fig. 2. *Crioceratites* aff. *majoricensis* (NOLAN)
Le port en 6 est très caractéristique. (Collection GONNET - Avignon, RG/126).

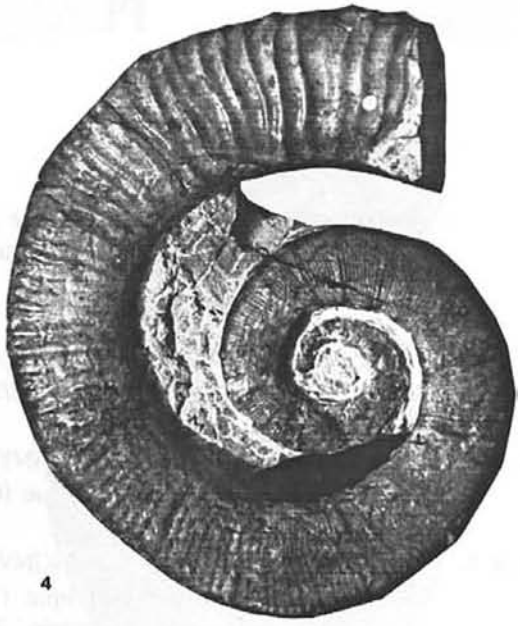
Fig. 4. *crioceratites* aff. *majoricensis* (NOLAN)
(Collection GONNET - Avignon, RG/42).

Fig. 5, 6. *Crioceratites* aff. *majoricensis* (NOLAN)
Morphes à enroulement elliptique. (5, Collection GONNET - Avignon, RG/33 ; 6, Collection SALOMON - Musée de Mormoiron SM/460023).

1

2

3



4

5

6

50 mm

PLANCHE 7

Polymorphisme au sein de l'espèce *Protacrioceras ornatum* d'ORBIGNY. Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos GONNET et ROPOLO.

Fig. 1. *Crioceratites "gignouxi", sensu SARKAR* (?)
(Collection GONNET - Avignon, RG/106).

Fig. 2. *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY)
Morphe à enroulement criocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/174).

Fig. 3, 4, 5. *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY)
Morphes à enroulement elliptique. (3 et 4, Collection GONNET - Avignon ; 5, Collection SALOMON - Musée de Mormoiron ; RG/173 ; RG/175 ; SM/460050).

Fig. 6, 7. *Protacrioceras ornatum* (d'ORBIGNY)
Morphes à enroulement protacriocératique, avec hampe et crosse. (Collection SALOMON - Musée de Mormoiron : SM/460003 et SM/460005).

Pl. 7

1

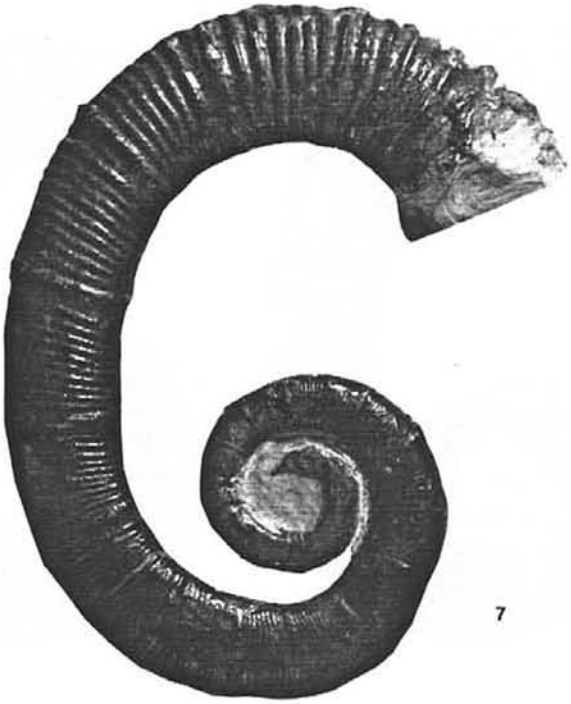
2

3

4

5

6



7

50 mm

PLANCHE 8

Variations polymorphiques de *Protacrioceras* morphe "*alpina*" (Sarkar). Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos GONNET.

Fig. 1, 2, 3. *Protacrioceras* morphe *alpina* (SARKAR)
Formes à enroulement criocératique : trituberculation, flancs plats, section identique. (Collection GONNET - Avignon, RG/10, RG/40, RG/19).

Fig. 4, 5. *Protacrioceras* morphe *alpina* (SARKAR)
Formes préprotacriocératiques. (Collection GONNET - Avignon, RG/36, RG/02).

Fig. 6, 7, 8. *Protacrioceras* morphe *alpina* (SARKAR)
Formes à enroulement protacriocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/202, RG/121, RG/210).

1

2

3

4

5

6

7

8

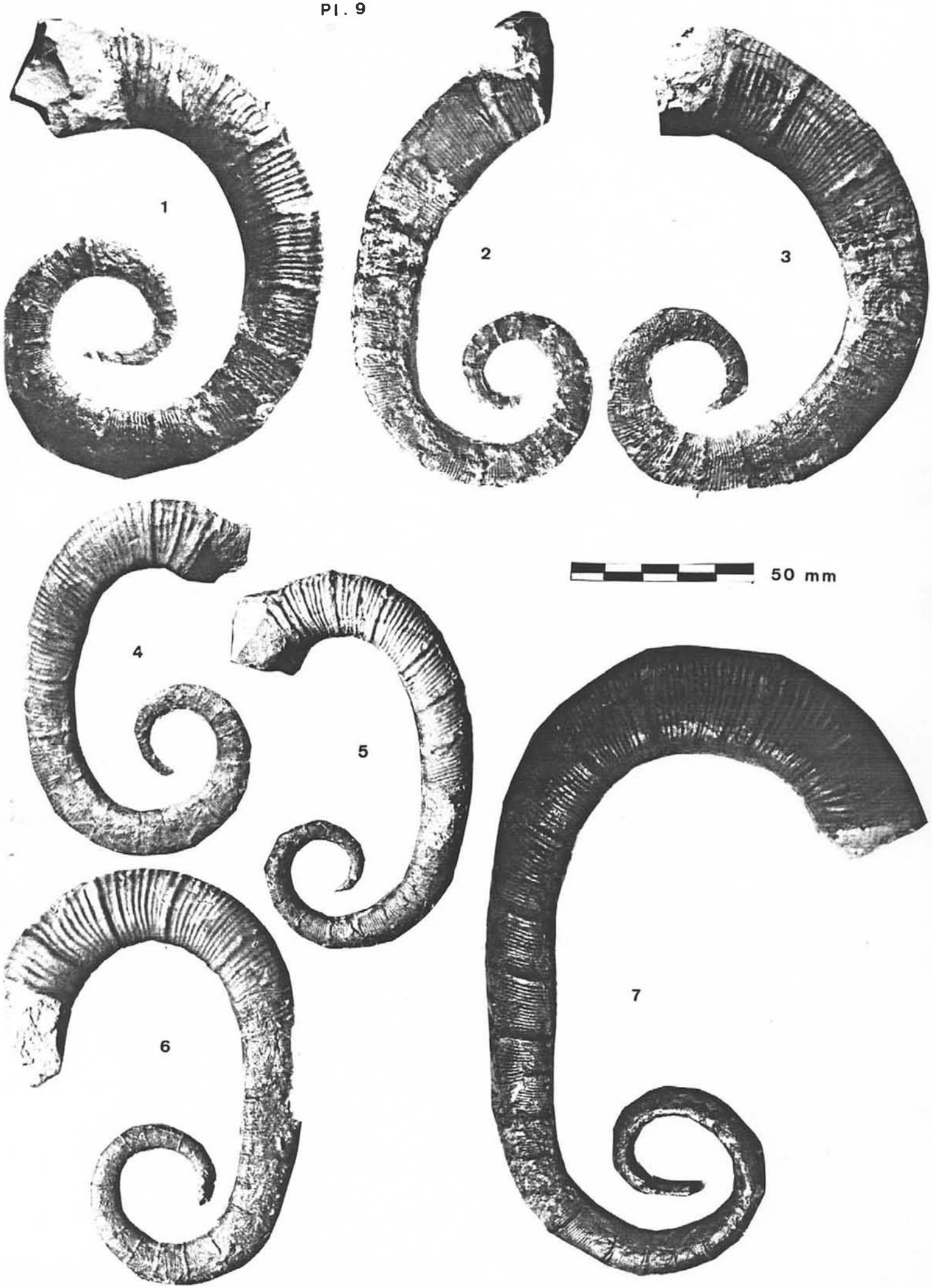
50 mm

PLANCHE 9

Variations polymorphiques d'*Acrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY). Tous les échantillons : zone à Nodosoplicatum - Curnier (Drôme). Photos GONNET.

Fig. 1. *Acrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY)
Morphe à enroulement elliptique, encore très proche du schéma criocératique. (Collection GONNET - Avignon, RG/122).

Fig. 2, 3. *Acrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY)
Formes à enroulement préaspinocératique, port en 6 très ouvert. (Collection GONNET - Avignon, RG/120, RG/118).

Fig. 4, 5, 6, 7. *Acrioceras puzosianum* (d'ORBIGNY)
Evolution finale de l'espèce, en coquilles tripartites. Echantillons 4 à 6, Collection GONNET - Avignon, RG/119, RG/37, RG/180 - 8, collection SALOMON - Musée de Mormoiron, SM/460079.

Pl. 9