Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur

Autor(en): **Guex, Jean**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **78 (1986-1987)**

Heft 372

PDF erstellt am: **25.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-278923

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Bulletin N° 292 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur[1]

PAR

JEAN GUEX[2]

Résumé. – Des recherches en cours sur l'Hettangien de la Gabbs Valley Range (Nevada) permettent d'apporter des données nouvelles sur l'évolution des ammonoïdés du Jurassique basal: toutes ces données tendent à prouver que les *Psiloceratina* (= *Ammonitina* + *Lytoceratina* des auteurs classiques) sont monophylétiques et qu'ils s'enracinent chez *Psiloceras.* Un genre nouveau, *Tayloricites* gen.n., est défini ici.

Abstrat. – Phylogeny of Lower Liassic Ammonites
New data on the lowermost Jurassic ammonoids evolution are presented here and a new genus, *Tayloricites* gen.n., is defined. These results are essentially based on a current research on the Hettangian of the Gabbs Valley Range (Nevada).

INTRODUCTION

Comme point de départ à la discussion qui suit, nous citerons une revue récente de TOZER (1981) qui a très clairement présenté l'état des connaissances récentes relatives aux groupes d'ammonites communs au Trias terminal et au Jurassique basal, ainsi que l'état des données sur lesquelles on peut se fonder pour interpréter l'origine des ammonoïdés du Jurassique inférieur chez leurs prédécesseurs triasiques.

TOZER (*loc. cit.* p. 86) résume lui-même ses conclusions comme suit:

– «(1) The only clear and undisputed link between the ammonoid faunas of the Triassic and Jurassic is provided by the *Phylloceratida.*

– (2) *Lytoceratida* (*sensu* Treatise) are unknown in the Triassic. Triassic faunas provide no obvious ancestors for this group.

---

[1] Travail publié dans le cadre du projet 2.685.080 du Fonds national suisse pour la recherche scientifique. Contribution au projet I.G.C.P. 171 (Circum-Pacific Jurassic).

[2] Institut de Géologie, BFSH2, 1015 Lausanne-Dorigny.

– (3) *Psiloceras* of the *planorbis* group and *Caloceras* are not demonstrably close to *Phylloceratida. Gymnitidae* or *Japonitidae* (*Ceratitida*) are possible praecursors for these Jurassic ammonites.
– (4) Some *Psiloceratidae* (*Euphyllites, Parapsiloceras, Paraphylloceras*) have external suture lines that suggest derivation from *Phylloceratida.* »

Le seul point sur lequel nous nous sommes trouvés en désaccord avec notre ami Tim TOZER est le troisième. Nous l'avons discuté en détail dans une note récente (GUEX 1982) dans laquelle nous concluons d'une part au monophylétisme du genre *Psiloceras* et d'autre part à une origine de ce groupe chez les *Phylloceratida* du Trias supérieur. Nos arguments ont été ultérieurement acceptés par TOZER (1984, p. 25) et nous n'y reviendrons pas ici.

L'étude de la diversification des ammonites au Jurassique basal est l'un des problèmes les plus passionnants qui concerne l'évolution de ces céphalopodes éteints depuis près de 70 millions d'années. L'objet de la présente note est de montrer que tous les indices phylogénétiques nouveaux dont nous disposons pour expliquer l'origine des principaux groupes d'ammonites du Lias inférieur convergent et tendent à prouver l'idée ancienne (rejetée sans argument par de nombreux spécialistes: voir DONOVAN *et al.* 1981) selon laquelle tous s'enracinent chez des représentants du genre *Psiloceras.*

La façon la plus simple d'aborder la question qui nous intéresse consiste à partir d'un schéma évolutif montrant les relations présumées entre les principaux genres (texte-fig. 1: d'après GUEX 1981, fig. 1). Ce schéma a été légèrement modifié en fonction de données stratigraphiques nouvelles et d'ajustements taxonomiques que nous discutons brièvement dans les annotations données à la fin de cet article. Une partie des relations phylogénétiques représentées dans ce tableau sont bien connues et nous ne les discuterons pas ici. C'est notamment le cas des lignées suivantes:
– *Psiloceras* → *Neophyllites* (= *Psiloceras* «néoténique»)
– *Psiloceras* → *Caloceras*
– *Kammerkarites* → *Saxoceras* → *Schlotheimia* → *Sulciferites*
– *Pleuroacanthites* → *Eolytoceras*
– *Pleuroacanthites* → *Analytoceras*
– *Alsatites* (voir discussion ci-dessous) →*Sunrisites* → *Badouxia*
– *Alsatites* → *Paracaloceras*
– *Alsatites* → *Pseudaetomoceras*

Selon notre interprétation, *Psiloceras* donne principalement naissance à six genres distincts (*Caloceras, Primapsiloceras, Kammerkarites, Discamphiceras, Euphyllites* et *Pleuroacanthites*) et il va de soi que ces groupes se sont individualisés à partir de différentes espèces de *Psiloceras.* Tout porte à croire que les premiers *Psiloceras* vrais montrent un très fort potentiel de variabilité: à la base de l'Hettangien, on trouve en effet des *Psiloceras* costulés involutes et évolutes associés à des *Psiloceras* lisses dont le degré

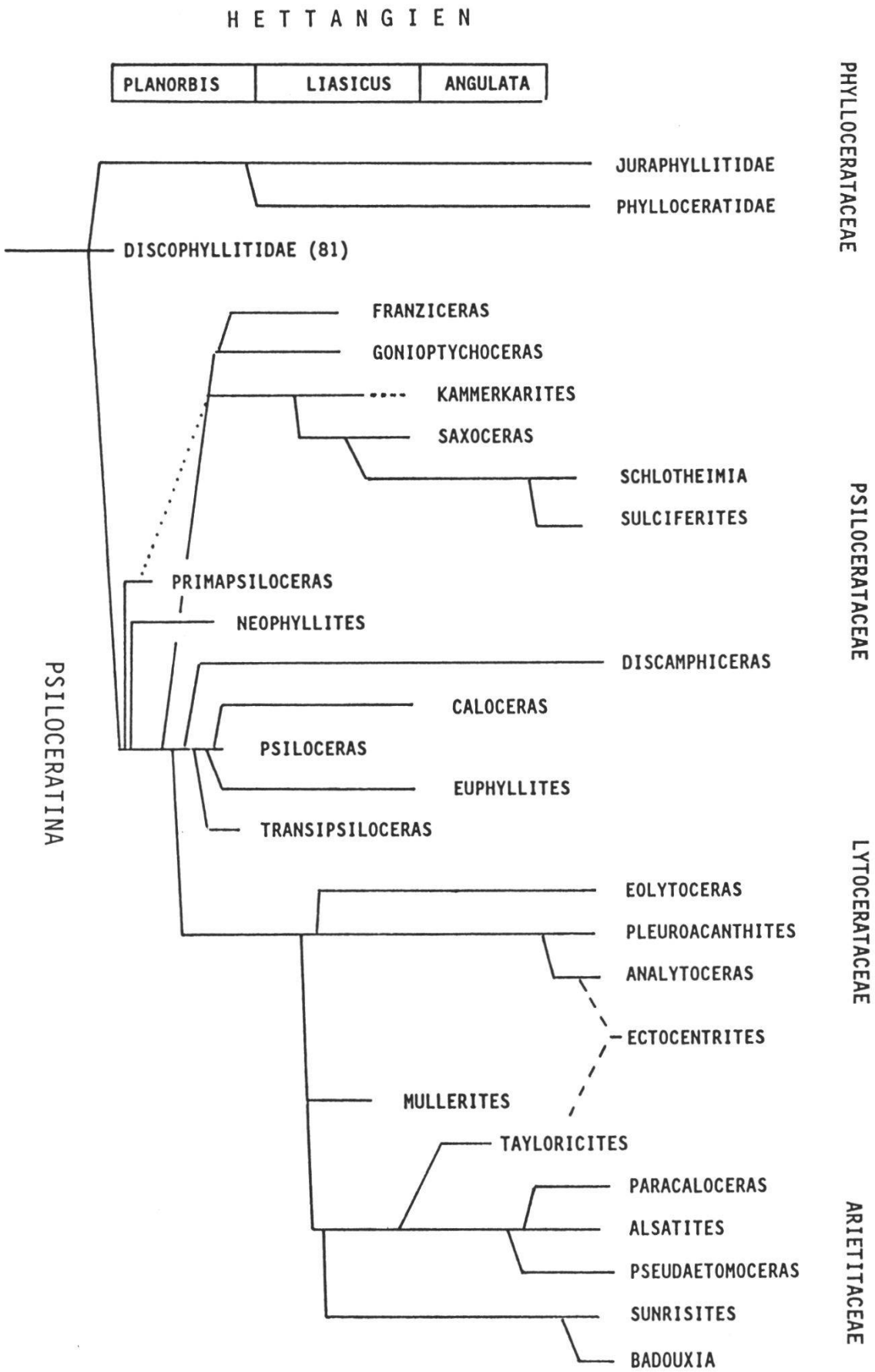

Figure 1. – Relations phylogénétiques entre les principaux genres du Lias basal (d'après GUEX 1981, modifié: voir texte). Les groupes microconches ne sont pas représentés dans ce schéma. Les *Discophyllitidae* sont pris ici au sens de TOZER 1981.

d'involution est assez variable (voir GUEX 1982 et LANGE 1952, p. 113). Il est donc réaliste de présumer que ce groupe peut aisément donner naissance à des ensembles de formes aussi distinctes que celles qui appartiennent aux genres énumérés plus haut. A l'heure actuelle il est toutefois exclu d'établir plus précisément quelle «espèce» de *Psiloceras* est à l'origine de tel ou tel genre descendant.

Trois caractères apomorphes sont particulièrement importants chez les *Psiloceras* primitifs alpino-pacifiques:

– Un premier stade orné (5-10 mm) constitué par des nodosités latérales arrondies et plus ou moins saillantes: c'est le «Knötchenstadium» de LANGE (1952).
– Des stries spirales sur le moule interne.
– Des constrictions juvéniles plus ou moins bien développées.

Nous verrons dans la discussion qui suit que ces caractéristiques se retrouvent chez plusieurs groupes de l'Hettangien inférieur.

On notera finalement qu'un fort gradient Sud→Nord (domaine alpino-pacifique → plateforme «boréale») de simplification suturale s'observe chez de nombreux groupes hettangiens:

– Hettangien inférieur: *Psiloceras* alpino-pacifiques (prédominance du type *calliphyllum*) → *Psiloceras* NW-européens (prédominance du type *psilonotum* en Allemagne du Sud et de *Neophyllites* en Allemagne du Nord);
– Hettangien moyen: *Alsatites* alpino-pacifiques → *Alsatites* NW-européens;
– Hettangien terminal et Sinémurien: *Paracaloceras* alpino-pacifiques → *Paracaloceras* (?) *laqueoides.*

Ces différences entre les tracés suturaux d'espèces voisines représentent vraisemblablement des réponses morphologiques immédiates à des contraintes environnementales (probablement la profondeur: voir SPATH 1919).

DISCUSSION

L'ensemble des genres discutés ci-dessous est classé dans le sous-ordre des *Psiloceratina* (= *Lytoceratina* + *Ammonitina* des auteurs classiques). Au niveau des superfamilles, la classification supragénérique adoptée ici est conforme à celle que propose David TAYLOR (à paraître).

Sous-ordre ***Psiloceratina***
Superfamille ***Psiloceratacea*** HYATT 1867
Famille ***Psiloceratidae*** HYATT 1867

Genre *Euphyllites* WAEHNER 1898

La première ornementation des *Euphyllites* débute par un «Knötchenstadium» qui est suivi par le développement de constrictions plus ou moins

fortes et disparaissant relativement tôt. Leur moule interne montre en outre des lignes spirales nettes et leur tracé sutural latéral est pratiquement identique à celui de *Psiloceras calliphyllum.* Ces caractéristiques apomorphes des *Psiloceras* lisses alpino-pacifiques (voir plus haut) suggèrent une origine des *Euphyllites* chez les *Psiloceras* plutôt que chez les *Juraphyllitidae,* comme le proposent implicitement DONOVAN *et al.* 1981 (cf. DONOVAN et FORSEY 1973).

On notera aussi que certains *Euphyllites* adultes développent de fortes gibbosités sur leur loge d'habitation, un caractère qui se retrouve chez certains *Pleuroacanthites* primitifs: cette convergence parle naturellement en faveur d'une même origine pour les deux groupes.

Genre *Discamphiceras* SPATH 1923

Les *Discamphiceras* bien préservés les plus anciens que nous avons pu étudier montrent un tracé sutural relativement simple de type *psilonotum.* La plupart des espèces lisses montrent en outre des lignes spirales sur le moule interne et certaines espèces possèdent aussi un «Knötchenstadium» assez net: cela suggère également une parenté de ce groupe avec les *Psiloceras.* Des formes relativement involutes provenant de l'extrême base de l'Hettangien (ou de l'extrême sommet du Rhetien?) du New York Canyon (Nevada: voir GUEX 1980) pourraient déjà appartenir au genre *Discamphiceras,* mais leur tracé sutural n'est malheureusement pas préservé. Il ne serait en fait pas surprenant que des découvertes ultérieures fassent apparaître une parenté immédiate entre les *Psiloceras* involutes du groupe *planorbis* et les premiers représentants du genre de SPATH.

Genre *Primapsiloceras* REPIN 1981

L'holotype de l'espèce-type du genre *Primapsiloceras* (*P. primulum* POLUBOTKO et REPIN) est orné d'une costulation légèrement flexueuse qui rappelle superficiellement celle de *Psiloceras harpoptychum* HOLLAND mais son enroulement est plus involute que celui de ce *Psiloceras* costulé tardif. Son degré d'involution se rapproche par contre de celui de *P. planorbis* (le plus involute des *Psiloceras*). *P. primulum* montre d'autre part un tracé sutural simple, du type psiloceratitique NW-européen (POLUBOTKO et REPIN 1983, fig. 1, p. 108).

Primapsiloceras semble donc être une variété modérément involute et costulée de *Psiloceras* de l'Hettangien basal.

Remarques

– Le contexte stratigraphique précis dans lequel les formes attribuées au

genre *Primapsiloceras* REPIN ont été trouvées a été décrit par POLUBOTKO et REPIN (1967, 1983). En Sibérie orientale, *Primapsiloceras primulum* provient de niveaux sous-jacents à ceux qui ont livré *«Psiloceras» viligense, «Psiloceras» suberugatum* (discutés plus loin) et *Psiloceras* (?) *cf. planorbis* mais on ne lui connaît pas d'ammonites associées ou plus anciennes qui permettraient de préciser sa position dans la sous-zone à *Planorbis.* Rien actuellement ne permet d'affirmer que *Primapsiloceras* est plus ancien que les premiers *Psiloceras* vrais: nous pensons que ce groupe appartient effectivement à la sous-zone à *Planorbis* mais qu'il est postérieur aux premiers *Psiloceras* vrais, même si cela n'est pas encore confirmé stratigraphiquement.

– GUERIN-FRANIATTE et MULLER (1979) ont décrit sous le nom de *«Schlotheimia»* des petites formes écrasées provenant des «pre-*Planorbis* beds» (sous-zone à *Psilonotum* probable) du Luxembourg belge. A cette époque, le tracé sutural de ces ammonites n'était pas connu et nous pensions qu'elles pouvaient être comparées au genre *Nassichukites* TOZER (GUEX 1980). POLUBOTKO et REPIN (1983) ont récemment montré qu'il s'agissait également de *Primapsiloceras.*

Famille ***Schlotheimiidae*** SPATH 1923

Genre *Kammerkarites* SPATH 1924

L'ancrage de la lignée des *Schlotheimiidae* chez *Psiloceras* est également certaine: les plus anciens *Kammerkarites* connus *(K. circacostatum* (WAEHNER) et *K. subrahana* (LANGE)), récoltés dans la zone à *Calliphyllum* par LANGE (1952), se rapprochent beaucoup de certains *Psiloceras* fortement costulés du sommet de la sous-zone à *Planorbis* (variants trapus et fortement costulés de *Psiloceras polymorphum, Psiloceras harpoptychum,* etc.). A cela on peut ajouter l'argument indirect suivant: les *Psiloceras* microconches costulés (groupe *tenerum*, espèce-type du genre *Waehneroceras*), sont très voisins de *«Waehneroceras» frigga* qui est de toute évidence un homologue microconche de *Kammerkarites* (GUEX 1981) et de *«W.» engonium* qui est un *Saxoceras* microconche (voir également RAKUS 1975). Une filiation précoce et directe de *Kammerkarites* chez *Primapsiloceras* ne saurait toutefois être exclue, bien que le tracé sutural de ce groupe boréal soit assez différent.

Genre *Gonioptychoceras* LANGE 1941

Plusieurs espèces de *Kammerkarites (p. ex. K. praecoronoides* GUEX, *K. megastoma* WAEHNER et *K. haploptychus* WAEHNER) montrent des tours internes à section subquadratique ornés de côtés fortes latéralement et légèrement saillantes sur la bordure ventro-latérale. Ces nuclei montrent

également une surélévation subanguleuse de la partie médiane de leur aire ventrale. Ces caractéristiques juvéniles de *Kammerkarites* typiques se retrouvent chez les *Gonioptychoceras.* L'espèce-type du genre *Gonioptychoceras (G. gonioptychum* (WAEHNER)) montre en effet une nette carène émoussée («blunt keel») dans son stade jeune. Cette carène tend à s'atténuer chez l'adulte (WAEHNER 1886, p. 203 et suiv.) mais elle persiste de façon plus ou moins nette chez certains variants que nous avions classés dans le genre *Alsatitoides* (GUEX 1980). Ces caractéristiques parlent fortement en faveur d'une origine protérogénétique de *Gonioptychoceras* chez *Kammerkarites.*

On notera finalement que l'espèce-type du genre *Franziceras* BUCKMAN montre de très fortes affinités avec les *Gonioptychoceras* à tours larges et il est possible que des recherches ultérieures permettent d'établir que ces deux groupes appartiennent en fait à un seul et même genre.

Superfamille ***Lytocerataceae*** NEUMAYR 1875

Genre *Pleuroacanthites* CANAVARI 1883

Une série de variants à tours internes larges et déprimés (*Transipsiloceras* GUEX) s'individualise clairement au sein des *Psiloceras* que nous avons décrits sous le nom de *polymorphum* (GUEX 1980). Parallèlement à ce développement protérogénétique d'une section de type lytocératitique, on observe chez les formes adultes une perte graduelle de la costulation qui tend à être remplacée par des ondulations costiformes irrégulièrement disposées et dont le style est identique à celle qui s'observent chez *Pleuroacanthites mulleri* (GUEX 1980).

Ces constatations ne démontrent pas que *Pleuroacanthites* dérive directement de *Transipsiloceras* et nous ne pensons d'ailleurs pas que cela soit le cas. Elles prouvent en revanche qu'un représentant indubitable du genre *Psiloceras (P. polymorphum)* tend à «fabriquer» des morphotypes dont trois traits essentiels sont ceux de *Pleuroacanthites:*

- véritable costulation tendant à disparaître chez l'adulte;
- acquisition juvénile (protérogénétique) d'une section de type lytocératitique;
- tracé sutural très voisin de celui de *P. calliphyllum.*

A cela on ajoutera que la plupart des *Pleuroacanthites* connus montrent également un «Knötchenstadium» et une linéation spirale sur leur moule interne. Certaines espèces (*P. polycyclus* par exemple) montrent en outre des constrictions juvéniles associées aux structures paraboliques caractéristiques du genre.

On notera enfin que deux espèces sibériennes très intéressantes ont été décrites et illustrées par POLUBOTKO et REPIN (*in* EFIMOVA *et al.* 1968,

Pl. IX, fig. 1 et 2) sous le nom de «*Psiloceras suberugatum* CHUD. et POLUB.» et «*Psiloceras vigilense* CHUD. et POLUB.». Ces formes hybrides ne sont pas des *Psiloceras* typiques car elles montrent à la fois des caractères de *Pleuroacanthites* (suggestion de lignes paraboliques juvéniles) et de *Euphyllites* (constrictions juvéniles et flancs parallèles): il pourrait s'agir de véritables intermédiaires entre *Psiloceras s. str.* et ces deux autres groupes.

Nombre de nos prédécesseurs (WAEHNER 1894; POMPECKJ 1895; DIENER 1908, 1922; SPATH 1914; SALFELD 1919) pensaient (plus ou moins explicitement) que l'origine des *Pleuroacanthitidae* devait être cherchée chez les *Psiloceras* tethysiens. Toutes nos observations parlent en faveur de cette conclusion aussi ancienne qu'elle est controversée aujourd'hui par certains spécialistes (voir DONOVAN *et al.* 1981).

Superfamille ***Arietitaceae*** HYATT 1874
Famille ***Arietitidae*** HYATT 1874
Sous-famille ***Alsatitinae*** HYATT 1874

Genre *Alsatites* HAUG 1894

Plusieurs arguments parlent en faveur d'une origine de *Alsatites* chez *Pleuroacanthites* (voir remarque ci-dessous). La première évidence que l'on peut avancer est que ce deuxième genre donne naissance aux *Mullerites* (GUEX 1980): schématiquement, ces formes de transition se présentent comme des homéomorphes de *Pleuroacanthites* dans leur stade adulte et leur morphologie juvénile est très voisine de celle de *Alsatites proaries*, certains nuclei des deux groupes étant parfois indistinguables. On rappellera que *Mullerites* montre souvent un très net développement de lignes paraboliques dont la trajectoire est conforme à celle des stries d'accroissement.

Ces structures de type lytocératitique sont connues de longue date chez les *Alsatites* NW-européens:

– *Alsatites laqueolus platystoma* décrit en détail par LANGE (1941, p. 165) montre, dans son stade juvénile, des vestiges de collerettes aperturales.

– *Alsatites «platysternus»* (= *sironotus* QUENST.) illustré par LANGE dans le même travail (Pl. XVII, fig. 3) montre également des lignes paraboliques sporadiques bien développées, identiques à celles que l'on peut observer chez l'*Alsatites «liasicus»* illustré en 1888 par WAEHNER (loc. cit. Pl. XX, fig. 2).

Chez les *Pleuroacanthites* anciens comme chez *Mullerites*, la carène apparaît plus ou moins tardivement dans le développement ontogénique. Cette caractéristique se retrouve chez tous les *Alsatites* anciens (*liasicus s.s., subliasicus, giganteus*, etc.); la carène est même virtuellement absente chez les *Alsatites* très comprimés du groupe *sublaqueus* où elle n'est représentée que par une ébauche de surélévation médiane de l'aire ventrale adulte.

On notera finalement que le tracé sutural des *Alsatites* – caractérisé par

une selle externe élevée et étroite, un aspect phylloïde plus ou moins marqué et un nombre réduit de lobes auxiliaires – est également très voisin de celui des *Pleuroacanthites* primitifs.

Remarque

En 1981, nous avions admis la validité d'une distinction taxonomique entre les genres *Proarietites* (restreint aux espèces méditerranéennes *proaries, latecarinatus* et *nigromontanus*) et *Alsatites* (restreint aux espèces NW-européennes *liasicus, laqueolus* et *platystoma*). La première raison qui nous avait conduit à admettre cela est de nature purement biochronologique: dans l'Hettangien du Nevada (New York Canyon: voir GUEX 1980) le niveau qui nous a livré d'excellentes formes intermédiaires (*Mullerites* GUEX) entre *Pleuroacanthites* et les premiers représentants du groupe *proaries* (espèce-type du genre *Proarietites*) contient *Schlotheimia angulata* (caractéristique de la zone du même nom). Suivant la définition classique de DEAN *et al.* (1961, p. 446), nous avons donc assigné ce niveau à la zone à *Angulata,* en excluant par là la possibilité d'une filiation identique pour le groupe NW-européen *liasicus* (caractéristique de la zone à *Liasicus*) et pour le groupe méditerranéen *proaries* (assigné à la zone sus-jacente). Cette corrélation est aujourd'hui rejetée (de même que la définition classique et standard de la zone à *Angulata*) pour des raisons qui, a posteriori, peuvent paraître très simples. Il ressort en effet des travaux de LANG (1924) et de SPATH (1924) que, dans le Dorset, la zone à *Liasicus* a livré exclusivement des *Schlotheimia* du groupe *phoenix* et *similis* (également caractéristiques de la zone à *Angulata*): or *Alsatites liasicus* semble être absent de ces niveaux... Dans la région de Cardiff, TRUEMAN (1920) mentionne d'autre part la présence de *Schlotheimia angulata* dans un niveau immédiatement sus-jacent à l'horizon à *Psilophyllites hagenowi,* plusieurs mètres au-dessous de *Alsatites gr. laqueolus* (caractéristique de la zone à *Liasicus*) et probablement accompagnée de *Saxoceras.* On notera finalement que GUERIN-FRANIATTE (1966) signale à plusieurs reprises la présence de *Schlotheimia similis* dans les niveaux à *liasicus* du Nord de la France. Ces raisons donnent à penser que le genre *Schlotheimia s.s.* existe bel et bien dans la zone à *Liasicus* et que la première apparition de ce groupe ne peut pas servir de base à une définition standard de la zone à *Angulata.*

La deuxième raison pour laquelle nous avions distingué les genres *Alsatites* et *Proarietites* tenait à une confiance excessive en l'opinion classique selon laquelle la filiation *Caloceras*→*Alsatites liasicus* via des formes du groupe *tortilis* était prouvée. David TAYLOR (à paraître) rejette cette interprétation. Il estime que les espèces *liasicus* et *proaries* appartiennent bien à un seul et même genre, les deux espèces dérivant de *Pleuroacanthites* via *Mullerites* (voir GUEX 1980, p. 134): nous nous rallions sans réserve à cette conclusion de David TAYLOR.

Sous-famille ***Arietitinae*** HYATT 1874

Dans un travail récent, David TAYLOR (à paraître) apporte des arguments très convaincants tendant à prouver d'une part le monophylétisme des *Arietitinae* du Sinémurien et d'autre part leur enracinement phylogénétique chez les *Alsatites* méditerranéens du groupe *proaries* via le genre *Paracaloceras.*

Incertae sedis

Genre *Ectocentrites* CANAVARI 1888

Nombre de spécialistes supposent que *Ectocentrites petersi* dérive des *Pleuroacanthites* via *Analytoceras articulatum* et nous avons partagé cet avis jusqu'en 1981. Les données établies par WAEHNER dans sa dernière monographie importante publiée en 1898 donnent toutefois à penser que cette espèce pourrait en fait dériver des *Alsatites* méditerranéens du groupe *proaries-nigromontanus* via le genre *Tayloricites gen. n.* (défini ci-dessous) par développement protérogénétique de la tuberculation ventro-latérale juvénile de ce taxon nouveau.

CONCLUSION

La protérogenèse (= acquisition des structures nouvelles chez le juvénile ancestral et migration irréversible de ces structures chez les adultes descendants) doit être clairement distinguée de la néoténie qui est un phénomène réservible (GUEX 1981, p. 196). Dans les cas étudiés ici, c'est la protérogenèse qui est le mode de transformation évolutionnaire prédominant dans les principales relations phylogénétiques schématisées dans la figure 1:

- *Caloceras:* acquisition des tours arrondis chez le juvénile de *Psiloceras.*
- *Kammerkarites:* acquisition de la forte costulation chez le juvénile de *Psiloceras.*
- *Saxoceras:* acquisition de l'ornementation schlotheimiomorphe chez le juvénile de *Kammerkarites.*
- *Gonioptychoceras:* acquisition de la carène émoussée et des tours à bordure ventro-latérale anguleuse chez le juvénile de *Kammerkarites.*
- *Euphyllites:* acquisition des constrictions chez le juvénile de *Psiloceras.*
- *Pleuroacanthites:* acquisition de la section lytoceratitique et des lignes paraboliques chez le juvénile de *Psiloceras.*
- *Alsatites:* acquisition de la géométrie et de l'ornementation de type *proaries* chez le juvénile de *Mullerites.*

ANNOTATIONS TAXONOMIQUES

REMARQUE PRÉLIMINAIRE: *« Waehneroceras » s.l.*

La classification générique des ammonites hettangiennes (et plus particulièrement celle des *« Waehneroceras »* au sens large) est souvent donnée en exemple de chaos taxonomique. Pour illustrer cet état de fait, il suffit de mentionner les diverses attributions génériques que les spécialistes ont données à l'espèce *megastoma* WAEHNER qui a été assignée à sept taxons génériques ou subgénériques distincts par les différents auteurs depuis le début des années 50:

- LANGE 1952: *Storthoceras (Megastomoceras)*
- DONOVAN 1952: *Schlotheimia (Waehneroceras)*
- ARKELL 1957: *Waehneroceras*
- BLIND 1863: *Psiloceras (Discamphiceras)*
- ELMI et MOUTERDE 1965: *Waehneroceras (Megastomoceras)*
- RAKUS 1975: *Waehneroceras (Megastomoceras)*

En 1980, nous avons conclu que le groupe *megastoma* devait en fait être classé dans le genre *Kammerkarites.* BLOOS (1985, p. 20) accepte implicitement cette conclusion: il a en effet remarqué récemment que le tracé sutural des *« Waehneroceras s.str. »* (= *Psiloceras* microconche du groupe *tenerum*) permettait de distinguer ce groupe des autres *« Waehneroceras »* (= les grandes formes alpines à tracé sutural complexe) «the correct name of which seems to be *Kammerkarites...*».

A la suite de Tim TOZER (1971b, p. 1001) nous citerons John CALLOMON (1969) qui écrivait: «the vast number of names with which ammonitology is burdened reflects what is a truly complicated subject»...

Ces remarques montrent que les contradictions évoquées plus haut ne résultent pas de spéculations phylogénétiques incohérentes: elles prouvent simplement que l'instabilité de la nomenclature générique des ammonites hettangiennes reflète avant tout les difficultés inhérentes à la classification d'un groupe dont la complexité tient à la nature de sa diversification à partir d'une souche unique et géométriquement simple.

SYNONYMIES

- *Pleuroacanthites* CANAVARI 1883 (syn. *Parapsiloceras* HYATT 1900);
- *Gonioptychoceras* LANGE 1941 (syn. *Alsatitoides* GUEX 1980) (? = *Franziceras* BUCKMAN 1923);
- *Alsatites* HAUG 1894 (syn. *Proarietites* LANGE 1922; *Laqueoceras* LANGE 1925);
- *Psiloceras* HYATT 1867 (syn. *Waehneroceras* HYATT 1889; *Paraphylloceras* SALFELD 1919; *Curviceras* BLIND 1963);

– *Saxoceras* LANGE 1924 (syn. *Storthoceras* LANGE 1941);
– *Kammerkarites* SPATH 1924 (syn. *Megastomoceras* LANGE 1941).

Tayloricites gen.n.

Espèce-type: *Tayloricites crebricinctus* (WAEHNER 1886, Pl. XVI, fig. 1: lectotype désigné par LANGE 1952, p. 144).

Derivatio nominis: Dédié au Dr David Taylor (Portland State University) en hommage à son importante contribution à la connaissance des ammonites du Jurassique inférieur et moyen de l'Amérique du Nord.

Diagnose: Alsatitinae dont le stade juvénile est caractérisé par la présence d'assez nombreuses constrictions et par la présence de nodosités ventro-latérales. L'ornementation adulte est proche de celle des *Alsatites* méditerranéens, mais la costulation est flexueuse.

Discussion: L'espèce *crebricinctum* (WAEHNER 1886) a été révisée en détail par WAEHNER (1898, p. 161-163) sur la base des originaux publiés par CANAVARI en 1888. Cette révision lui a permis d'établir que les tours internes de son *«Aegoceras» crebricinctum,* mal illustrés dans sa monographie de 1886, sont en fait identiques à une forme juvénile que CANAVARI (1888, Pl. III, fig. 25) avait publiée sous le nom de *Ectocentrites petersi.* C'est donc cet original de CANAVARI qui doit servir de référence à une connaissance précise de la morphologique des nuclei de *Tayloricites crebricinctus* (WAEHNER), la géométrie adulte de cette espèce étant parfaitement représentée dans l'illustration du lectotype (WAEHNER 1886, Pl. XVI, fig. 1).

Une espèce voisine de *T. crebricinctus* a été illustrée par RAKUS (1975, Pl. CIV, fig. 1) sous le nom de *Ectocentrites waehneri sp.n.* Il s'agit d'une forme adulte de petite taille qui montre toutes les caractéristiques de *Tayloricites gen.n.* et qui représente également un intermédiaire entre *Alsatites* et les vrais *Ectocentrites* de la zone à *Marmorea.*

L'existence d'*Alsatitinae* dont les tours internes sont très proches de ceux du groupe *petersi* semble indiquer que les *Ectocentrites* pourraient fort bien dériver des *Alsatites* mésogéens par développement protérogénétique des structures juvéniles de *Tayloricites. Ectocentrites petersi* montre en particulier une costulation intermédiaire dont la trajectoire est identique à celle de *T. crebricinctus* (voir par exemple WAEHNER 1898, Pl. XX, fig. 3).

INSTABILITÉ DES RECONSTRUCTIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

La comparaison des différents «arbres» phylogénétiques proposés par les divers auteurs qui ont cherché à illustrer les relations entre des catégories taxonomiques supérieures (superfamilles ou sous-ordres) permet souvent de constater des différences de points de vues qui peuvent paraître stupéfiantes (POMPECKJ 1895; LANGE 1941; ARKELL 1957; SCHINDEWOLF 1962;

WIEDMANN 1970; DONOVAN *et al.* 1981). Deux exemples précis permettent de montrer que des divergences d'opinions parfois minimes peuvent être responsables de la très grande instabilité de certaines reconstructions phylogénétiques à grande échelle.

Origine des *Eoderocerataceae: Lytocerataceae* ou *Arietitaceae*?

Tous les spécialistes s'accordent à chercher l'origine des *Eoderocerataceae* chez les *Ectocentritidae.* L'incertitude relative à l'origine du genre *Ectocentrites* lui-même en induit évidemment une autre: si *Ectocentrites* dérive des *Analytoceras,* les *Eoderocerataceae* s'enracinent chez les *Lytocerataceae;* si ce genre dérive des *Alsatitinae* (via *Tayloricites gen.n.:* voir plus haut), alors la souche des *Eoderocerataceae* se trouve chez les *Arietitaceae...*

Origine des *Hildocerataceae: Arietitaceae* ou *Eoderocerataceae*?

La majorité des auteurs récent font dériver les *Hildocerataceae* des *Eoderocerataceae* via les *Polymorphitidae* (ARKELL 1957; DONOVAN *et al.* 1981). Jean-Louis DOMMERGUES (comm. pers. 1980; voir également HILLEBRANDT 1985 et MEISTER 1986) pense quant à lui que ce groupe dérive directement des *Arietitidae* (via *Radstockiceras s.l.*) et nous partageons pleinement cet avis. L'existence de *Radstockiceras («Fanninoceras»)* dont la morphologie juvénile est pratiquement identique à celle de certains *Protogrammoceras* anciens est connue de longue date (D'ORBIGNY 1842; GEYER 1886) et toutes les données actuellement disponibles parlent en faveur d'une origine protérogénétique des *Hildocerataceae* chez des formes du type *«Oxynoticeras cf. collenoti» sensu* GEYER (1886, p. 23, Pl. II, fig. 19) plutôt que chez les *Polymorphitidae.*

Pour l'essentiel, les corrélations biochronologiques erronées sont toutefois la cause majeure des déductions phylogénétiques malencontreuses. Aujourd'hui, le principal problème de datation relative qui a une incidence directe sur les conclusions que l'on peut apporter sur la phylogenèse des ammonites hettangiennes concerne la corrélation entre la zone à *Badouxia canadensis* N-américaine, son équivalent alpin *(Schlotheimia marmorea)* et la zonation standard NW-européenne de DEAN *et al.* (1961).

Certains auteurs ont corrélé la zone à *Canadensis* avec l'Hettangien inférieur ou moyen sur la base d'une confusion entre les genres *Caloceras* et *Badouxia.* Or il est maintenant bien établi que *Schlotheimia marmorea* (index de la zone du même nom, équivalente à la zone à *Canadensis*) a un âge post-*Complanata* (BLOOS 1983; CORNA 1985).

Il est évident qu'une assignation de la zone à *Canadensis* à l'Hettangien inférieur ou moyen exclut toute discussion raisonnable de la diversification des ammonites au Jurassique inférieur car elle implique que tous les groupes décrits dans les zones à *Canadensis* et *Marmorea* existeraient déjà dans la zone à *Liasicus,* ce qui est simplement faux.

Remerciements

Ma gratitude s'adresse avant tout à David Taylor (Portland State University) pour l'aide qu'il m'a apportée sur le terrain et pour les nombreuses discussions que nous avons eues au sujet du présent article ainsi qu'à Tim Tozer (Service Géologique du Canada) pour l'influence bénéfique qu'il a eue sur mes recherches.

Norman Silberling, Clark Blake et David Jones (Denver et Menlo Park) trouveront également ici l'expression de ma reconnaissance pour leur hospitalité au Service Géologique des Etats-Unis.

Bibliographie

Arkell W. J., 1957. Mesozoic Ammonoidea (Jurassic). Treatise Invert. Paleont., L. Cephalopoda, Ammonoidea. Univ. Kansas Press: 185-361.

Blind W., 1963. Die Ammoniten des Lias Alpha aus Schwaben von Fonsjoch und Breitenberg. *Paleontogr. (A) 121:* 38-131.

Bloos G., 1983. The Zone of Schlotheimia marmorea (Lower Lias): Hettangian or Sinemurian? *Newsl. Stratigr. 12:* 123-131.

Bloos G., 1985. On open problems in lower Lias stratigraphy. Int. Symp. Jur. Strat., Erlangen 1984: 20-25.

Callomon J. H., 1969. Dimorphism in Jurassic ammonites. *Int. Union Geol. Sci., ser. A, 1:* 111-121.

Canavari M., 1888. Contribuzione alla Fauna del Lias inferiore di Spezia. *Mem. Com. Geol. Italia, 3.2:* 1-173.

Corna M., 1985. L'Hettangien du Jura Meridional. *Cahiers Inst. Catho. Lyon, 14:* 135-143.

Dean W. T., Donovan D. T., Howarth M. K., 1961. The Liassic zones and subzones of the NW-European Province. *Bull. Brit. Mus. (N. H.), 4.10:* 437-505.

Diener C., 1908. Upper Triassic and Liassic Faunae of the Exotic Blocks of Malla Johar. *Pal. Indica (15) 6.2:* 1-100.

Diener C., 1922. A Critical Phase in the History of Ammonites. *Amer. Journ. Sci., 5e Sér., 4.204:* 120-126.

Donovan D. T., 1952. The ammonites of the Blue Lias of the Bristol District, Part I. Psiloceratidae and Schlotheimiidae. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 12, 5.55:* 629-655.

Donovan D. T., Callomon J. H. et Howarth M. K., 1981. Classification of the Jurassic Ammonitina. *Syst. Assoc. Spec. Vol. 18:* 101-155.

Donovan D. T. et Forsey G. F., 1973. Systematics of Lower Liassic Ammonitina. *Pal. Contrib. Univ. Kansas 64:* 1-18.

Efimova A. F. et *al.*, 1968. Field Atlas of the Jurassic Fauna and Flora of the northeastern USSR. *Magadan:* 101-102.

Elmi S. et Mouterde R., 1965. Le Lias inférieur et moyen entre Aubenas et Privas (Ardèche). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon, N. S., 12:* 143-246.

Geyer G., 1886. Über die liassichen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstadt. *Abh. k. k. geol. Reichsanst. 12:* 213-286.

Guerin-Franiatte S., 1966. Ammonites du Lias inférieur de France (Arietitidae). CNRS, Paris, 455 p.

Guerin-Franiatte S. et Muller A., 1979. Découverte, en Luxembourg belge, de Schlotheimiidae primitives (Ammonites) dans les pre-Planorbis beds (Hettangien inférieur). *Ann. Soc. Géol. Belgique, 101:* 399-403.

Guex J., 1980. Remarques préliminaires sur la distribution stratigraphique des ammonites hettangiennes du New York Canyon (Gabbs Valley Range, Nevada). *Bull. Géol. Lausanne, 250* et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 75.2 (N° 358):* 127-140.

Guex J., 1981. Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles:

un exemple intéressant. *Bull. Géol. Lausanne 255* et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 75.3 (N° 359):* 179-197.

GUEX J., 1981. Quelques cas de dimorphismes chez les ammonoïdés du Lias inférieur. *Bull. Géol. Lausanne 258* et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 75.4 (N° 360):* 239-248.

GUEX J., 1982. Relations entre le genre Psiloceras et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias-Jurassique. *Bull. Géol. Lausanne 260* et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 76.2 (N° 361):* 47-51.

GUEX J., 1987. Corrélations biochronologiques et Associations unitaires. Presses Polytechniques Romandes. 249 p.

GUEX J. et TAYLOR D. T., 1976. La limite Hettangien – Sinémurien, des Préalpes Romandes au Nevada. *Ecl. Geol. Helv. 69:* 521-526.

HILLEBRANDT A. VON, 1985. The faunal relations of the Lower Jurassic ammonites of South America. Int. Symp. on Jurassic Stratigraphy, Erlangen 1984: 716-729.

LANG W. D., 1924. The Blue Lias of the Devon and Dorset Coasts. *Proc. Geol. Assoc. 35.3:* 175-185.

LANGE W., 1941. Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands. *Palaeontogr. 93/A:* 1-216.

LANGE W., 1952. Der untere Lias am Fonsjoch und seine Ammonitenfauna. *Palaeontogr. 100:* 50-162.

MEISTER C., 1986. Les Ammonites du Carixien des Causses (France). *Mém. suisses Pal. 109:* 1-209.

D'ORBIGNY A., 1842. Paléontologie française, terrains jurassiques. Céphalopodes. Paris. 642 p.

POLUBOTKO I. V. et REPIN Y. S., 1967. A new zonal differentiation pattern of lower Liassic in the northeastern USSR. *Doklady Akad. Nauk SSSR, 176:* 97-99.

POLUBOTKO I. V. et REPIN Y. S., 1983. Identification of a new ammonite zone at the base of the Jurassic System. *Scripta Publ. Moskow:* 106-109.

POMPECKJ J. F., 1895. Die Ammoniten des Rhät. *N. Jb. Min. Geol. Pal., 2:* 1-46.

RAKUS M., 1975. Hettangian Ammonites from Strazovska hornatina Mts (West Slovakia). *Zap. Karp. Ser. Pal. 1:* 7-24.

SALFELD H., 1919. Über die Ausgetaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammoniten. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 3:* 449-467.

SCHINDEWOLF O. H., 1962. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. *Akad. Wiss. Litt., Abh. Math.-Nat. Kl., 8 (II):* 429-571.

SPATH L. F., 1914. On the development of Tragophylloceras loscombi. *Quart. Jour. Geol. Soc. London, 70:* 336-362.

SPATH L. F., 1919. Notes on ammonites (I). *Geol. Mag., 6.6:* 27-35.

SPATH L. F., 1924. The Ammonites of the Blue Lias. *Proc. Geol. Assoc. 35:* 186-211.

TAYLOR D. T., 1986. The Hettangian-Sinemurian Boundary (Early Jurassic): Reply to BLOOS 1983. *Newsl. Stratigr.* 16.2: 57-67.

TAYLOR D. T. (à paraître). Latest Hettangian-Early Sinemurian (Jurassic) Ammonite zonation of the Western Cordillera United States.

TOZER E. T., 1971a. One, two or three connecting links between Triassic and Jurassic Ammonoids. *Nature 232:* 565-566.

TOZER E. T., 1971b. Triassic Time and Ammonoids: Problems and Proposals. *Can. J. Earth Sci. 8:* 989-1031.

TOZER E. T., 1981. Triassic Ammonoidea: Classification, Evolution and Relationship with Permian and Jurassic Forms. *Syst. Assoc. Spec. Vol. 18:* 397-431.

TOZER E. T., 1984. The Triassic and its Ammonoids: the History of a Time Scale. *Geol. Surv. Canada, Misc. Rep. 35:* 1-171.

TRUEMAN A. E., 1920. The Liasic Rocks of the Cardiff District. *Proc. Geol. Assoc. 31:* 93-107.

WAEHNER, 1882-1898. Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in nord-östlichen Alpen. *I-VIII, Beitr. Pal. Geol. Österr.- Ung. Orients 2-11:* 291 p.

WIEDMANN J., 1970. Über den Ursprung der Neoammonoiden: das Problem einer Typogenese. *Ecl. Geol. Helv., 63:* 923-1020.

Manuscrit reçu le 2 septembre 1987.