Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 77 (1984-1985)

Heft: 365

Artikel: Estimations numériques de la qualité de l'enregistrement fossile des espèces

Autor: Guex, Jean

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-278504

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

BULLETIN N° 274 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

Estimations numériques de la qualité de l'enregistrement fossile des espèces[1]

PAR

JEAN GUEX[2]

Résumé. – 1) Quatre coefficients permettant d'estimer numériquement la qualité de l'enregistrement des espèces fossiles sont proposés dans la première partie de cette note.
2) L'étude de résultats produits récemment par une version informatisée de la méthode des « associations unitaires » (= A.U.) nous a, d'autre part, permis de constater l'existence de certains problèmes qui sont induits par la procédure de construction du graphe représentatif des relations stratigraphiques entre les A.U.: l'adjonction d'un test simple à l'algorithme original permet d'éviter ces problèmes.
3) Une nouvelle technique de détection des espèces dont la distribution biochronologique est discontinue est également proposée ici.

INTRODUCTION

La présente note fait suite à une série d'articles relatifs aux corrélations biochronologiques qui ont été publiés dans ce même bulletin (GUEX, 1980 → 1982). Elle concerne essentiellement les problèmes posés par la mise en pratique de la méthode des « associations unitaires » qui a été développée dans ces travaux. L'interprétation des solutions de plusieurs problèmes biochronologiques obtenues à l'aide d'une version informatisée de recherche des associations unitaires (GUEX & DAVAUD, 1982) nous a permis d'analyser certaines difficultés d'application qu'il est important de discuter ici avec quelques détails.

Ces difficultés sont de deux sortes:

1) Les premières sont liées au fait que le nombre de configurations interdites S3, S4, Z4 (définitions in GUEX, 1980) d'un graphe biostratigra-

[1] Travail publié dans le cadre du projet 2.685.0-80 du Fonds national pour la recherche scientifique.

[2] Institut de Géologie, Palais de Rumine, CH-1005 Lausanne.

phique peut croître de manière exponentielle lorsque ce graphe représente les relations stratigraphiques entre des espèces qui sont mal documentées dans l'enregistrement fossile. Ces espèces sont souvent inutiles pour établir des corrélations et leur présence dans un ensemble de données analysé avec l'aide de notre méthode tend, d'autre part, à diminuer le pouvoir de résolution biochronologique de celles qui sont enregistrées de manière satisfaisante: il peut donc s'avérer fructueux de les détecter le plus «objectivement» possible et de les éliminer. Pour cela nous proposerons quelques coefficients qui permettent d'estimer numériquement le degré d'enregistrabilité des espèces fossiles et qui peuvent servir à détecter celles qui sont les plus mal documentées.

2) La deuxième catégorie de difficultés que l'on peut rencontrer dans l'analyse de cas réels est induite par la méthode de construction du graphe Gk représentatif des relations stratigraphiques entre les associations unitaires identifiées dans les profils (GUEX, 1980, p. 121-124). L'adjonction d'un test simple à l'algorithme original permet d'éviter ces difficultés: on les discutera dans la deuxième partie de cette note.

ESTIMATION QUANTITATIVE DU DEGRÉ D'ENREGISTRABILITÉ DES ESPÈCES

Trois critères permettent d'estimer quantitativement la qualité de l'enregistrement fossile des espèces:

1) la dispersion biochronologique des «datums»
2) le degré d'enregistrement latéral des espèces
3) leur fréquence d'implication dans les configurations «interdites» S3, S4 et Z4 du graphe biostratigraphique.

Nous définirons ici quatre coefficients simples qui donnent une expression numérique de ces variables. Les relations «fonctionnelles» entre ces facteurs seront évaluées plus loin à l'aide d'un exemple réel.

Dispersion biochronologique et datums hétérochrones

Le terme de «datum» est utilisé ici dans le sens de «1re apparition locale» d'une espèce (= FAD: first appearance datum des auteurs américains) et de «disparition locale» d'une espèce (= LAD: last appearance datum).

Rappelons également qu'une espèce montre une dispersion biochronologique de magnitude 1 dans ses moments d'apparition (resp. disparition) locale lorsque son «FAD» (resp. «LAD») se situe dans la zone A d'un profil p_i et dans la zone B d'un profil p_j (avec A adjacent à B). Si le FAD (resp. LAD) de cette espèce se situe dans la zone A d'un profil p_i et dans la zone C d'un profil p_j, la magnitude de la dispersion de ce FAD (resp. LAD) est égale à 2 etc.

La magnitude de la dispersion dans les moments d'apparition locale (abrégé: DA) des espèces sera notée m(DA) et la magnitude de la dispersion dans les moments de disparition locale (abrév. DD) des espèces sera notée m(DD).

Le degré d'hétérochronie global des datums (FAD + LAD) des différentes espèces peut être exprimé comme étant la somme des magnitudes des dispersions DA et DD de ces espèces.

Le coefficient de dispersion biochronologique d'une espèce sera défini ainsi:

$$D = 1 - \frac{m_i}{m_{max}}$$

où m_i = m(DA) + m(DD) pour chaque espèce i et où m_{max} = la plus grande valeur de m_i.

Remarque: Si la limite inf. (ou sup.) d'une zone se situe en dehors de l'intervalle stratigraphique enregistré dans un profil stratigraphique donné, on doit ignorer les premières apparitions locales (resp. disparitions) qui surviennent à la base (ou au sommet) de ce profil lors de l'établissement des valeurs de m(DA) (resp. m(DD)).

Degré d'enregistrement latéral

L'intervalle d'existence apparent d'une espèce est défini comme étant égal au nombre de subdivisions biochronologiques («zones») dans lesquelles cette espèce existe; sa «*géofréquence réelle*» est égale au nombre de localités dans lesquelles cette espèce est observée et sa «*géofréquence idéale*» est égale au nombre de localités dans lesquelles cette espèce devrait se trouver si elle était présente dans toutes les localités où est enregistrée au moins l'une des zones qui est recouverte par son «*intervalle d'existence apparent*».

Exemple: Si l'intervalle d'existence apparent d'une espèce x recouvre n zones et que l'une ou l'autre de ces zones est identifiée dans 5 localités distinctes, la *géofréquence idéale* de x est égale à 5. Si cette même espèce n'est enregistrée que dans 3 de ces localités, on dira que sa *géofréquence réelle* est égale à 3.

Le degré d'enregistrement latéral d'une espèce peut donc être estimé à l'aide d'un coefficient

$$L = \frac{\text{Géofréquence réelle}}{\text{Géofréquence idéale}}$$

Coefficient d'implication dans les sous-graphes S3, S4, Z4

Dans les problèmes biochronologiques raisonnablement complexes, la majeure partie des sous-graphes induits interdits S3, S4 et Z4 du graphe biostratigraphique sont engendrés par une insuffisance de l'échantillonnage paléontologique.

Le nombre de configurations interdites dans lesquelles une espèce est impliquée reflète donc en partie la qualité de son enregistrement dans les terrains fossilifères.

On peut ainsi définir, pour chaque espèce, un coefficient normalisé:

$$I = 1 - \frac{n_i}{n_{max}}$$

où n_i = le nombre de configurations interdites auxquelles l'espèce i participe et où n_{max} = le plus grand n_i.

Remarque: Les coefficients D, L et I sont normalisés de manière à varier de 0 à 1 et dans le même sens (0 = mauvais score: 1 = meilleur score).

Degré d'enregistrabilité global

Nous verrons plus loin que les valeurs respectives de D, L et I sont plus ou moins fortement corrélées entre elles. Le degré d'enregistrabilité «global» de chaque espèce peut donc être exprimé par un coefficient

$$E = \frac{D + L + I}{3}$$

Ce coefficient permet de classer les différentes espèces selon la qualité de leur enregistrement fossile et de retirer de manière relativement objective celles qui présentent les plus mauvais scores dans un ensemble de données particulier. Dans l'exemple discuté ci-dessous, nous verrons que le retrait des espèces dont les scores sont les plus faibles ne modifie pas les corrélations qui résultent de l'analyse des relations stratigraphiques entre les espèces résiduelles.

Exemple d'application

A titre d'exemple on examinera ici les données relatives à la distribution verticale locale de 15 espèces d'alvéolines ilerdiennes dans 11 localités de Yougoslavie (compilation in Guex, 1981, fig. 1) en ignorant le remaniement de l'une des espèces (N° 3) dans la première de ces localités (Fatji hrib) (discussion in Guex, 1981, p. 188). On rappellera que les relations stratigraphiques locales entre ces espèces permettent de reconnaître 5 subdivisions biochronologiques («niveaux» informels 2 à 6 in Drobne 1977 = associations K_1 à K_5 in Guex, 1981, p. 187, fig. 6-h = A.U. 5 à 1 in Guex & Davaud, 1982, p. 58, fig. 2).

a) Relations entre les coefficients D, L et I

Les valeurs des paramètres m(DA), m(DD) etc. de ces 15 espèces sont données dans le tableau 1. Ces valeurs sont établies de la manière suivante:

m(DA) et m(DD): L'espèce 4 apparaît tantôt dans la «zone» K4, tantôt dans la «zone» K5: la magnitude de sa dispersion DA est égale à 1; cette même espèce disparaît tantôt dans la «zone» K4, tantôt dans la «zone» K5: la magnitude de sa dispersion DD est donc aussi égale à 1.

GR et GI: L'intervalle d'existence apparent de l'espèce 4 recouvre 2 «zones» (K4 et K5) qui sont respectivement identifiées dans 9 localités. Or cette espèce n'est enregistrée que dans 4 localités: le rapport entre sa géofréquence réelle et sa géofréquence idéale est donc égal à 4/9.

SP	*m(DA)*	*m(DD)*	*GR*	*GI*	*n*	*D*	*L*	*I*	*E*
1	0	0	4	8	4	1	0.5	0.85	0.8
2	0	0	4	4	0	1	1	1	1
3	0	0	4	5	0	1	0.8	1	0.9
4	1	1	4	9	18	0.5	0.45	0.3	0.4
5	1	1	4	5	0	0.5	0.8	1	0.8
6	2	1	6	9	10	0.25	0.7	0.61	0.5
7	2	1	7	9	10	0.25	0.8	0.61	0.5
8	1	0	4	9	20	0.75	0.45	0.23	0.5
9	1	0	5	9	0	0.75	0.6	1	0.8
10	1	1	7	9	10	0.5	0.8	0.61	0.6
11	0	0	4	8	8	1	0.5	0.7	0.7
12	0	0	6	8	6	1	0.75	0.77	0.8
13	0	0	5	6	6	1	0.83	0.77	0.9
14	0	0	6	6	10	1	1	0.61	0.9
15	2	2	4	10	26	0	0.4	0	0.1

Tableau 1

Sp: espèces 1 à 15 (compilation in GUEX, 1981)
m(DA): magnitude de la dispersion DA (voir texte)
m(DD): magnitude de la dispersion DD (voir texte)
GR: géofréquence réelle (voir texte)
GI: géofréquence idéale (voir texte)
n: nombre de configurations interdites (S3, S4, Z4) dans lesquelles les différentes espèces sont impliquées. Les valeurs de n sont automatiquement données dans l'output du programme GUEX & DAVAUD, 1984)
D, L, I et E: coefficients décrits dans le texte.

Les diagrammes ci-dessous (fig. 1-a, b, c) montrent qu'il existe une corrélation non négligeable entre les coefficients D, L et I caractéristiques de chacune des espèces considérées. La figure 1-d illustre, d'autre part, le fait que la valeur du coefficient I dépend essentiellement de la combinaison des valeurs de D et de L.

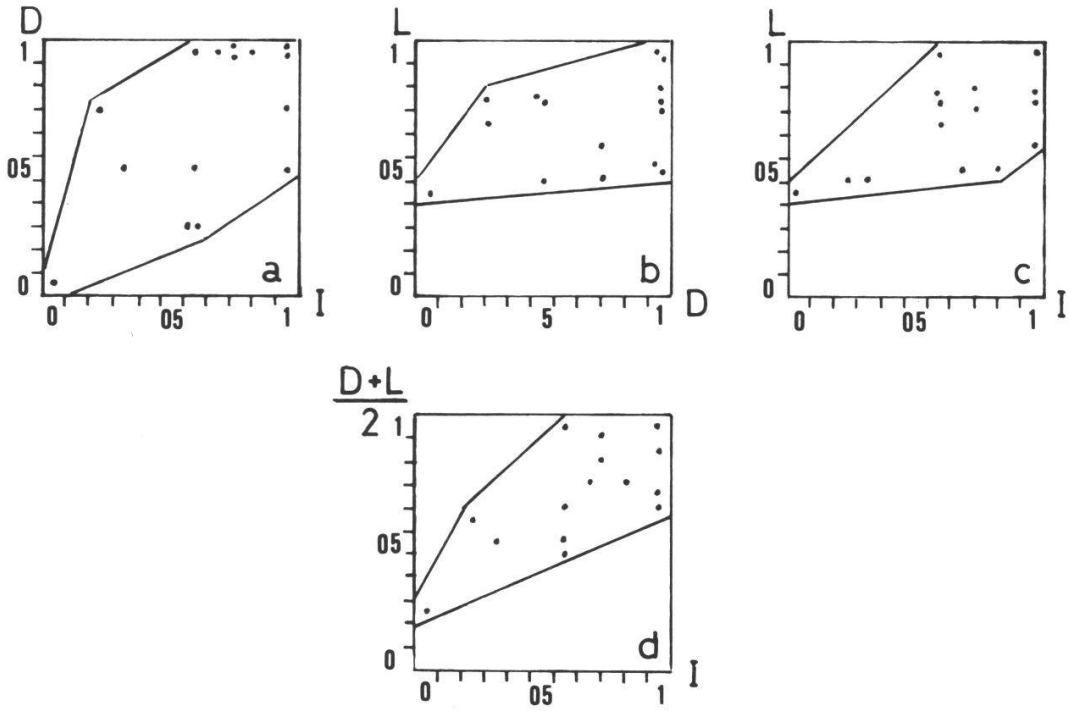

Figure 1.
a) Relations entre les valeurs de D et de I pour chacune des 15 espèces
b) Relations entre les valeurs de L et de D
c) Relations entre les valeurs de L et de I
d) Relations entre les valeurs de 1/2 (D+L) et de I

Remarques: La corrélation entre les coefficients L et D, d'une part, (fig. 1b), et L et I, d'autre part, (fig. 1c), est artificiellement amoindrie par le fait que seules les espèces présentes dans au moins 4 profils sont prises en considération dans la compilation de GUEX, 1981.

b) Utilisation du coefficient E

Les valeurs du coefficient E données dans la dernière colonne du tableau 1 permettent de repérer immédiatement les espèces qui sont les mieux documentées. Dans le cas de figure discuté ici, on remarque que toutes les espèces caractéristiques des subdivisions biochronologiques K_1 à K_5 (in GUEX, 1981, p. 187, fig. 6-h) ont un coefficient E dont la valeur est supérieure ou égale à 0.7. Dans ce cas particulier, cela veut dire que les corrélations entre les profils ne sont pas modifiées si l'on ignore les espèces qui ont un score d'enregistrabilité inférieur à ce seuil.

CONSTRUCTION DU GRAPHE G_k

Rappelons qu'une «zone» biochronologique correspond soit à une association unitaire reproductiblement identifiable, soit à la réunion de plusieurs associations unitaires qui sont peu reproductibles lorsqu'on les considère isolément mais qui le deviennent lorsqu'on les coalesce.

Pour optimiser la reproductibilité des associations unitaires et faciliter leur interprétation en termes de «zones», nous avons proposé une procédure de sériation (GUEX, 1980, p. 122 et suiv.) qui tient compte exclusivement des relations stratigraphiques observées entre les *éléments caractéristiques* respectifs (espèces / paires d'espèces) de ces associations: les relations superpositionnelles sont exprimées dans un graphe orienté (Gk) que l'on réduit à une chaîne unique (L') par coalescence des associations dont les relations sont indéterminées. Dans cette procédure de construction et de transformation de Gk, on ignore donc délibérément les relations superpositionnelles entre A.U. qui pourraient être déduites des relations stratigraphiques observées entre les espèces non caractéristiques (i.e. les espèces et les couples d'espèces qui existent dans plus d'une A.U.).

Exemple: considérons deux associations unitaires K_1 et K_2 respectivement caractérisées par les couples d'espèces (x_1, x_2) et (x_2, x_3): si ces deux couples caractéristiques ne sont pas observés en séquence stratigraphique, la relation superpositionnelle entre K_1 et K_2 sera indéterminée dans le graphe Gk, même si une relation stratigraphique entre x_1 et x_3 est observée dans une localité quelconque. Les deux A.U. seront en outre coalescées dans L' car x_2 existe exclusivement dans K_1 et K_2 (GUEX, loc. cit. p. 124).

Cette méthode de construction de Gk donne des résultats satisfaisants lorsque les coalescences d'A.U. effectuées automatiquement aboutissent à des subdivisions biochronologiques qui sont optimales du point de vue de leur reproductibilité et du contrôle superpositionnel qui existe entre elles. Il est, toutefois, apparu récemment que ça n'est pas toujours le cas et que l'artifice sus-mentionné peut avoir pour conséquence de masquer certaines limites biochronologiques utiles. Cet écueil peut aisément être évité par l'adjonction d'un test supplémentaire au programme de DAVAUD (in GUEX & DAVAUD, 1982, 1984): il suffit en effet de construire un 2e graphe Gk («Gk-2») dans lequel les relations superpositionnelles entre les A.U. sont établies à l'aide des relations stratigraphiques observées entre les espèces, sans se préoccuper de savoir si ces espèces sont caractéristiques ou non. La «plus longue chaîne» (L) de ce deuxième Gk sera en général plus longue que celle du premier. La comparaison des corrélations biochronologiques qui correspondent respectivement aux deux solutions permettra donc une détection immédiate des coalescences excessives qui peuvent survenir lors de la transformation du Gk construit selon la première procédure.

REMARQUES

1) Identification séparée des A.U. des différentes chaînes de Gk-2

D'un point de vue technique, il peut s'avérer utile d'examiner séparément les différentes chaînes qui constituent Gk-2 et d'établir indépendamment les corrélations qui correspondent à chacune d'entre elles. Pour cela il est nécessaire de commencer par «forcer» les 1-consécutifs dans les

matrices d'incidences «A.U. – espèces» respectivement associées à ces chaînes (i.e.: on remplace par des 1 les zéros qui sont intercalés entre des 1 dans les colonnes où ceux-ci ne sont pas consécutifs). Les A.U. qui ne correspondent plus à des cliques maximales à la suite de cette opération doivent naturellement être radiées. L'adjonction d'un tel test au programme principal doit également faciliter l'évaluation de la qualité des coalescences effectuées automatiquement lors de la transformation de Gk-2 en une chaîne unique.

2) Optimisation de la procédure de recherche des arêtes virtuelles

Dans le programme mentionné plus haut, l'optimisation du remplacement des arcs conjointement impliqués dans les configurations interdites (S3, S4, Z4) par des arêtes virtuelles est effectuée de manière à minimiser le nombre d'arcs détruits: la reproductibilité de ces arcs n'est prise en considération que lorsque deux d'entre eux présentent la même fréquence d'implication dans ces sous-graphes (détails: loc. cit., p. 54). Dans certains cas, cette optimisation peut également masquer des relations stratigraphiques potentiellement significatives au plan biochronologique (voir BAUMGARTNER 1984 pour un exemple particulier). Ceci est schématisé de manière simple dans la figure 2 qui illustre un ensemble de 6 Z4 imbriqués, représentant des relations stratigraphiques contradictoires entre 6 espèces. Dans un tel cas de figure, le programme remplace automatiquement l'arc (1, 2) par une arête virtuelle pour détruire simultanément les 6 configurations interdites imbriquées. Cette solution est «optimale» dans le sens qu'elle préserve les arcs (3, 4), (3, 5), (3, 6), (4, 5), (4, 6) et (5, 6), mais elle peut s'avérer inadéquate si la relation stratigraphique 1 → 2 représente une relation chronologique vraie.

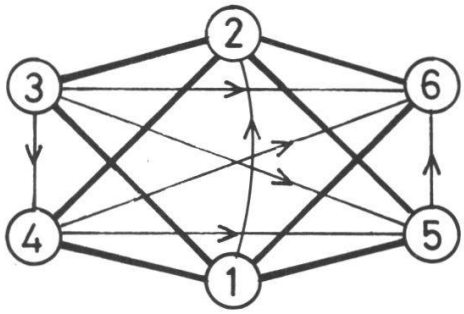

Figure 2. Représentation graphique des relations stratigraphiques contradictoires entre 6 espèces. Explications: voir texte.

Pour éviter ce genre de problème, il suffit de modifier légèrement les instructions préliminaires du programme en offrant à son utilisateur la possibilité de décider à l'avance que certains arcs ne doivent *pas* être remplacés par des arêtes virtuelles.

Dans l'exemple donné ici, la décision éventuelle de préserver l'arc (1, 2) implique nécessairement le remplacement de tous les autres arcs du graphe illustré dans la figure 2 par des arêtes virtuelles.

SOUS-GRAPHES «INTERDITS» ET DISTRIBUTIONS BIOCHRONOLOGIQUES DISCONTINUES

Il est notoire qu'en l'absence de critères sédimentologiques ou taphonomiques clairs, la mise en évidence des remaniements des microfossiles peut poser des problèmes délicats. Deux techniques de détection distinctes ont été proposées dans des travaux antérieurs:

– la première, que l'on peut qualifier de «directe», consiste simplement à détecter les espèces qui sont absentes dans certaines associations unitaires reproductibles alors qu'elles sont présentes dans les A.U. qui leur sont adjacentes (GUEX, 1980);

– la deuxième consiste à analyser les circuits C3 et Cn (voir GUEX, 1982, p. 203 et suiv.) et à détecter les arcs qui sont simultanément peu reproductibles et fréquemment impliqués dans ces circuits.

Une troisième technique de détection des distributions biochronologiques discontinues est proposée ici.

Circuits semi-orientés S3 «virtuels»

Rappelons que deux espèces x et y sont virtuellement associées de manière triviale lorsqu'on observe x au-dessous de y dans une localité et que la relation stratigraphique inverse est observée dans une autre localité. La plupart des associations virtuelles triviales sont imputables à la nature discontinue de l'enregistrement fossile. Il est, toutefois, évident qu'elles peuvent également être induites par des remaniements (ou par des contaminations). Examinées isolément, ces associations virtuelles triviales nous livrent peu d'indications susceptibles d'en interpréter l'origine (documentation insuffisante vs. remaniement). Il n'en va pas de même lorsqu'elles engendrent des circuits semi-orientés S3 dans le graphe biostratigraphique: ces circuits seront qualifiés de «S3 virtuels».

Deux types de situations stratigraphiques différentes peuvent engendrer de telles structures graphiques:

1) S3 virtuel de type 1 (noté S'_3)

On dira qu'un S3 engendré par les relations entre 3 espèces x, y et z est «virtuel de type 1» si

a) une séquence $x \rightarrow y \rightarrow z$ est observée dans plus d'une localité et si
b) la séquence $z \rightarrow x$ (qui induit l'arête virtuelle du S3) est observée de manière isolée.

Dans un tel cas il sera raisonnable de présumer que c'est la relation z→x qui est induite par une distribution biochronologique discontinue de l'espèce x (remaniement potentiel).

2) S3 virtuel de type 2 (noté S''_3)

On dira qu'un S3 engendré par les relations entre 3 espèces x, y et z est virtuel de type 2 si les relations stratigraphique x→y, y→z, z→x et x→z sont observées dans des localités distinctes. De telles structures peuvent éventuellement permettre de détecter des discontinuités dans la distribution biochronologique des espèces lorsque les deux premières relations stratigraphiques énumérées ci-dessus sont reproductibles.

Exemple: Appliqué au cas des alvéolines ilerdiennes réexaminé plus haut, le test S'_3 permet un diagnostic immédiat du fait que l'espèce 3 (= *Alveolina solida* in DROBNE 1977) occupe une position anormale dans le niveau 4 du profil I de notre compilation (GUEX, 1981, fig. 1) (= échantillon Fh-5 in DROBNE, loc. cit.):

Le couple virtuel (3, 12) forme en effet un S'_3 dans le graphe G qui représente globalement les relations entre les 15 espèces étudiées (GUEX, 1981, fig. 2-a):

a) la séquence 3→13→12 est observée dans les profils II et III
b) la séquence 3→13 l'est dans le profil VII
c) la relation 12→3 est observée dans le profil I uniquement (c'est elle qui engendre l'arête virtuelle (3, 12) qui est « triviale »).

Dans ce cas de figure, il est donc clair que c'est la relation stratigraphique 12→3 qui est induite par une distribution biochronologique discontinue de l'espèce 3 (discussion détaillée in GUEX, 1981, p. 188).

Remarque: Dans la première partie d'une note consacrée à la détection des remaniements (GUEX, 1982), nous avons émis l'hypothèse que la dispersion « DD » observée chez le nannoplancton paléogène de Californie pouvait s'expliquer par des déplacements latéraux induits par des paléocourants. Cette hypothèse doit être rejetée au profit d'une explication plus prosaïque: on peut en effet prouver que cette dispersion est exclusivement déterminée par la combinaison d'un artefact d'échantillonnage et d'une préservation verticale discontinue des espèces.

ADDENDUM

Nous profitons de la présente occasion pour proposer une modification de la légende de la figure 11 de l'article de GUEX 1981 (p. 196):

« Chemin III: variation catastrophique dans laquelle le groupe nouveau montre une morphologie simplifiée par rapport à celle du groupe ancestral ». Ceci permet de décrire sur un même modèle les phénomènes de progenèse, de simplifications suturale et d'« hétéromorphisation » (= tendance à la déspiralisation des coquilles d'ammonites).

On remarquera également ici qu'une application du modèle de la fronce aux variations catastrophiques qui surviennent dans les lignées évolutives d'ammonites n'est pas toujours possible car les variations qui affectent l'ornementation des coquilles sont indépendantes de celles qui affectent leur géométrie.

Deux exemples illustreront provisoirement ce propos:

1) L'évolution morphologique de la lignée *Hildoceras sublevisoni* → *Hildoceras semipolitum* est caractérisée: a) par le développement progressif et protérogénétique d'un sillon latéral et b) par le développement plus ou moins progressif d'une géométrie involute.

2) L'évolution de la lignée *Liparoceras* → *Androgynoceras* est caractérisée: a) par le développement protérogénétique d'une ornementation capricorne et b) par l'acquisition simultanée d'une géométrie évolute.

Dans le premier cas, le développement protérogénétique de l'ornementation latérale est concomitant d'une transformation géométrique «évolute → involute», alors que dans le deuxième cas le développement protérogénétique de l'ornementation capricorne est concomitant d'une transformation géométrique «involute → évolute».

Des remarques analogues s'appliquent également aux cas où les transformations ornementales s'opèrent de manière palingénétique (i.e. acquisition des caractères nouveaux dans la morphologie adulte et migration de ces caractères vers le stade juvénile des groupes descendants):

1) La lignée *Proarietites* (évolute) → *Pseudaetomoceras* (relativement involute) est en partie caractérisée par une migration de la carène vers le stade juvénile du groupe résultant.

2) La lignée *Amaltheus* (involute) → *Pleuroceras* (évolute) est en partie caractérisée par l'acquisition d'une forte tuberculation ventro-latérale dans le stade adulte du groupe descendant.

Ces constatations impliquent qu'il est nécessaire de construire des modèles distincts pour décrire les variations qui affectent la géométrie des coquilles et celles qui touchent à leur ornementation.

Travaux cités

BAUMGARTNER, P. O. 1984. – Comparison of Unitary Associations and Probabilistic Ranking and Scaling applied to a Mesozoic radiolarian data base. *Computer and Geosciences 10/1.*

DROBNE, K. 1977. – Alvéolines paléogènes de la Slovénie et de l'Istrie. *Mém. suisses Pal. 99.*

GUEX, J. 1980. – Calcul, caractérisation et identification des associations unitaires en biochronologie. *Bull. Lab. Géol. Univ. Lausanne 249,* et *Bull. Soc. Vaud. Nc. Nat. 358.*

—. 1981. – Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles. Ibid. 255 et 359.

—. 1982. – Remarques sur l'origine de la dispersion biochronologique du nannoplancton calcaire paléogène de Californie et sur la détection des remaniements. Ibid. 267 et 362.

et DAVAUD, E. 1982. – Recherche automatique des associations unitaires en biochronologie. Ibid. 261 et 361.

—. 1984. – Unitary Associations method: use of Graph Theory and computer algorithm. *Computer and Geosciences 10/*1.

Manuscrit reçu le 16 février 1984