Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 60 (1967)

Heft: 1

Artikel: Etude biométrique et statistique de plusieurs populations de Globotruncanidae. 2 : le sous-genre Rotalipora (Thalmanninella) dans l'Albien supérieur de la Breggia (Tessin)

Autor: Caron, Michèle

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-163483

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: 11.07.2025

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

Etude biométrique et statistique de plusieurs populations de Globotruncanidæ. 2. – le sous-genre *Rotalipora (Thalmanninella)* dans l'Albien supérieur de la Breggia (Tessin)[1])

Par MICHÈLE CARON (Fribourg)[2])

Avec 22 figures, 1 tableau dans le texte et 2 planches (I–II).

RÉSUMÉ

Plusieurs niveaux de l'Albien supérieur de la Breggia ont fourni le matériel de cette étude statistique. Les *Thalmanninelles* recueillies ont été soumises à des mesures précises. Les paramètres biométriques choisis (et discutés) ont permis la construction des diagrammes et des courbes de fréquence pour 200 individus de chacun des niveaux étudiés. En fonction des aires de répartition et de la détermination spécifique des spécimens, on a pu définir les caractéristiques biométriques des espèces *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI), *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI), *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* (MORROW) et suivre l'apparition de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* (RENZ) et *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* (MORROW). Ce travail à grande échelle (au total 1.500 individus ont été mesurés) met en lumière la nécessité de préciser la notion d'espèce en Paléontologie. Un exemple en est donné avec *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) dont le niveau-type est encadré par la coupe étudiée.

ABSTRACT

Several levels in the Upper Albian of the Breggia RiverValley have provided the necessary material for this statistical study. The *Thalmanninellas* collected have been submitted to exact measurements. The biometrical parameters which have been chosen (and are discussed here) have allowed the construction of diagrams and frequency curves for each group of 200 individuals from the studied levels. The distribution areas and the specific determination of these specimens have given the possibility to define the biometrical caracteristics of the species *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI), *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI), *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* (MORROW) and to observe the emergence of *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* (RENZ) and *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* (MORROW). This work established on a wide scale (1.500 specimens have been measured) point out the necessity to define more precisely the species concept in the field of Paleontology. An exemple of it is given with *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) whose type-locality of the biozone is enclosed in the studied section.

---

[1]) Publiée avec l'aide du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique, cette étude fait suite au travail de J. Klaus (1960) «étude biométrique et statistique de quelques espèces de Globotruncanidés. 1. – les espèces du genre Praeglobotruncana dans le Cénomanien de la Breggia».

[2]) Institut de Géologie de l'Université, Pérolles. Fribourg.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 49
Historique et généralités 49
But de l'étude 51

Méthodes de travail 51
Echantillonnage 51
Manipulations 52
Construction des diagrammes et des courbes 53
Vérifications tentées pour connaître la marge des erreurs 56
Critique de l'échantillonnage statistique 57

Résultats statistiques et paléontologiques 59
Etude de chaque niveau 61
Analyse des différents groupes reconnus 65
Etude paléontologique et diagnose des espèces 69
Le sous-genre *Rotalipora* (*Thalmanninella*) (SIGAL) 1948 70
Les espèces: *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI) 1957 70
Rot. (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) 1957 70
Rot. (*Thalm.*) *multiloculata* (MORROW) 1934 73
Rot. (*Thalm.*) *apenninica* (RENZ) 1936 74
Rot. (*Thalm.*) *greenhornensis* (MORROW) 1934. 74

Interprétation phylogénétique et conclusions sur la notion d'espèce 75
Relations phylogénétiques envisagées 75
Conclusions sur la notion d'espèce en Paléontologie 77

Bibliographie 77

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Tableau 1. Corrélations stratigraphiques entre les niveaux étudiés et la coupe de GANDOLFI (1942) 52
Figure 1. Schéma de la position du spécimen sous le microscope 53
Figure 2. Schéma des mesures 54
Figure 3. Histogramme de la fréquence des valeurs de h/D pour le niveau K. 1806 54
Figure 4. Courbes de la fréquence instantanée de la valeur h/D pour 600 exemplaires du niveau K. 1806. 55
Figure 5. Dessins de contrôle pour 5 individus pris au hasard. 56
Figure 6. Schéma des mesures donnant le paramètre h'' 57
Figure 7. Histogrammes comparés des fréquences de h/D, $h'/h+h'$ et $h''/h+h''$ pour le niveau K. 1806. 58
Figure 8. Courbes de la fréquence instantanée de la valeur h/D pour 200 exemplaires de chacun des niveaux étudiés 60
Figure 9. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1755. 61
Figure 10. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1806. 62
Figure 11. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1807. 63
Figure 12. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1810. 64
Figure 13. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1813. 65
Figure 14. Schéma de l'extension stratigraphique et quantitative des groupes reconnus dans les 5 niveaux étudiés 66
Figure 15. Diagrammes de dispersion de *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* dans les 5 niveaux étudiés 67
Figure 16. Courbe de la fréquence relative de *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* dans les niveaux successifs étudiés. 67
Figure 17. Schéma phylogénétique tel qu'il apparaît à travers chacun des niveaux successivement étudiés. 68
Figure 18. *Ticinella praeticinensis* SIGAL, exemplaire K. 1755/111 68

Figure 19. Dessins-robots de trois espèces de *Thalmanninelles* 71
Figure 20. Diagramme de dispersion de *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* cumulant les résultats des 5 niveaux étudiés 72
Figure 21. Ouvertures supplémentaires ombilicales chez *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis*, exemplaire K. 1806/640 73
Figure 22. *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis*, individu aberrant dont les 2 dernières loges sont du type *Rot.* (*Rot.*) *montsalvensis*, exemplaire K. 1813/126 76

Planches 1 et 2: Illustrations des espèces et sous-espèces étudiées 80–83

Introduction

Historique et Généralités

Actuellement de nombreuses publications nous révèlent des recherches, de plus en plus minutieuses et variées, utilisant les mesures biométriques et la statistique dans un but tant systématique que phylogénétique. Elles sont pourtant soumises au feu des critiques qui y voient, soit un cadre trop rigoureusement mathématique pour saisir les lois de la Vie, soit une accumulation d'erreurs de mesure lorsqu'il s'agit de la Micropaléontologie. C'est en gardant ces difficultés présentes à l'esprit que M. le prof. J. KLAUS poursuit des travaux statistiques sur les Globotruncanidae depuis plusieurs années à l'Institut de Géologie de l'Université de Fribourg.

Dès 1960, J. KLAUS publie dans cette revue une étude biométrique et statistique de quelques espèces de *Praeglobotruncana: delrioensis*, *marginaculeata*, *stephani* et sa variété *gibba*. Les exemplaires proviennent de la coupe classique de la Breggia (Tessin), dans la partie supérieure de la Scaglia rossa, correspondant au niveau 56 de GANDOLFI (1942) pour l'échantillon K. 1788 et à la Scaglia bianca, niveau 35 de GANDOLFI (1942) pour l'échantillon K. 1820. L'étude biométrique de la variation des convexités dorsale et ventrale chez ces espèces a permis à l'auteur de les regrouper autour de 3 centres de concentration correspondant aux 3 espèces distinguées jusqu'alors et à une variété de la *Praeglobotruncana stephani*, var. *gibba*, nom. nov. En conclusion, J. KLAUS suggère l'utilisation stratigraphique, non seulement des espèces reconnues, mais surtout de leurs proportions relatives et des variations de leurs caractères biométriques.

En 1962, dans une étude inédite, CH. EMMENEGGER poursuit les recherches de J. KLAUS sur «quelques espèces de Globotruncanidae, gen. *Thalmanninella*, limitées à l'Albien supérieur (compte-rendu d'activité interne de recherches effectuées pour le Fonds national suisse de la recherche scientifique, juin 1962). Dans le Crétacé de la Breggia, 5 niveaux successifs ont été choisis (échantillons conservés à l'Institut de Géologie de l'Université de Fribourg sous les n^{os} K. 1755, K. 1806, K. 1807, K. 1810 et K. 1813). Pour chaque niveau 200 exemplaires ont été triés, dessinés à la chambre claire et mesurés; les paramètres déduits des dessins ont permis la construction des diagrammes de dispersion et des courbes de fréquence. CH. EMMENEGGER met ainsi en évidence 5 groupes de populations dont les aires de dispersion recouvrent les espèces successives: *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis*, *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* I et II (où il voit un dimorphisme sexuel), *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* et *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*.

C'est sur la base de ces deux études que nous avons poursuivi les recherches statistiques présentées ici[3]).

Travaillant sur un matériel abondant où sont réunies quelques espèces seulement, nous avons pris peu à peu conscience de la valeur relative attribuée à l'espèce dans la conception classique de LINNÉ. Deux ouvrages récents, parmi beaucoup d'autres traitant ce sujet, nous ont aidée à préciser cette pensée.

Il s'agit en premier lieu de la Thèse de H. TINTANT (1963) sur les «Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale». La révision de cette famille d'Ammonites, dont les gisements sont disséminés à travers l'Europe, a conduit l'auteur à utiliser les méthodes statistiques pour la comparaison rigoureuse des gîtes, des associations, des niveaux successifs. L'interprétation des résultats obtenus l'a amené à revoir d'un œil critique les bases de la classification. Devant la désagrégation lente de la notion d'espèce telle qu'on peut la suivre en Paléontologie actuellement, H. TINTANT réagit en proposant d'abandonner le critère morphologique de l'espèce, utilisé seul, et de le remplacer par le critère de «discontinuité morphologique». La systématique qu'il propose devient une «systématique de populations, l'unité la plus restreinte étant la population locale ou topodème, qui constitue avec les populations identiques voisines une sous-espèce ou une race, l'ensemble de ces dernières constituant l'espèce». Un variant individuel s'appellera forme ou morphotype, mais jamais sous nom latin. Dans cette conception, appuyée par les études statistiques de l'auteur, il devient difficile de nommer chaque exemplaire isolé qui appartient à un point précis du temps et de l'espace. L'espèce perd son individualité dès qu'on l'étudie sous l'angle de l'Evolution. H. TINTANT cependant, préconise sagement le maintien des vieux genres classiques, s'ils ne sont ni trop artificiels, ni trop étendus, dans le cadre d'une classification horizontale (classification gardant sa valeur stratigraphique et son utilisation immédiate par les géologues). Les spécialistes y réajusteront une classification phylétique verticale, par l'usage de sous-genres, facultatifs, et par là-même plus maniables selon l'évolution des recherches.

La seconde publication que nous avons retenue est celle de Mme RAUZER-CHERNOUSSOVA D. M. (1965): l'auteur y souligne la tendance qui se fait jour actuellement chez les biostratigraphes, d'analyser les populations selon les concepts de la biologie moderne. La Micropaléontologie, en particulier l'étude des Foraminifères, est favorisée par l'abondance du matériel, profusion suffisante pour permettre de passer de l'étude des individus à l'analyse de la population par les méthodes biométriques. Un problème important à résoudre par les paléontologistes est celui du repérage de l'émergence de nouvelles espèces. Il leur revient de préciser la valeur taxinomique des caractères nouvellement acquis, car dans une population ancienne toute forme présentant un nouveau caractère n'est pas automatiquement une nouvelle espèce. Les paléontologistes ont la possibilité de mettre en évidence des mutations non-viables, des modifications n'atteignant pas le niveau de l'espèce, des mutations successives annonçant la future espèce. L'auteur cite les analyses biologiques de B. GRABERT (1959)

---

[3]) Je remercie à cette occasion M. le professeur J. KLAUS d'avoir bien voulu me confier ce travail et d'en avoir suivi la réalisation avec un intérêt constant. Cette étude a été rendue possible grâce à une subvention du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique attribuée à M. le professeur J. KLAUS pour ses recherches statistiques.

portant sur 18.000 individus du genre *Spiroplectinata*. B. GRABERT utilise le terme «en mosaïque» pour expliquer l'émergence hétérochrone des caractères. Elle reconnaît une nouvelle unité taxinomique seulement à partir du moment où un ensemble de caractères est hérité de manière solide, à l'intérieur d'une aire d'occupation définitive, pendant un intervalle de temps assez continu. En conclusion, Mme RAUZER-CHERNOUSSOVA montre que la détection d'une nouvelle espèce, même sur une petite population, est en général facilitée par le fait que les caractères morphologiques tincts sont très vite définitifs (on peut alors les suivre à travers des générations consécutives sur plusieurs couches) et que le plus souvent la diffusion est rapide. Le problème stratigraphique (de nombreuses limites devrontelles être rajeunies?) est ramené à l'explosion de l'espèce[4]).

But de l'étude

Dans l'optique de l'étude statistique entreprise par J. KLAUS, ce travail tente de montrer la possibilité d'analyser des populations successives par la méthode biométrique et d'en tirer des conclusions paléontologiques. Les échantillons, en partie étudiés par CH. EMMENEGGER, ont servi de base à ce travail:

a) D'abord le reste du niveau K. 1806, lavé et trié, a livré un matériel supplémentaire de 500 individus, que nous avons dessinés et mesurés. Nous étions donc en possession de 700 individus (200 étudiés par EMMENEGGER et 500 par l'auteur) pour une même population, ce qui nous a permis d'éliminer le plus possible d'erreurs dûes à un même observateur, à la difficulté d'orienter parfaitement chaque individu, à l'imprécision des mesures. Les courbes de fréquence obtenues pour chaque centaine isolée nous ont permis la comparaison des maxima et minima. Le résultat global pour les 6 centaines conservées est ensuite présenté en une seule courbe de fréquence.

b) Les 200 individus de chacun des niveaux, dessinés par EMMENEGGER, ont été ensuite déterminés avec le plus de précision possible par nos soins. Chaque espèce et ses variations ont été portées sur les diagrammes de dispersion à l'aide d'un signe conventionnel schématique. Nous avons alors tenté de circonscrire les aires de répartition des espèces reconnues, de définir leurs paramètres biométriques, de situer les formes intermédiaires.

c) En conclusion, nous avons essayé de tracer les relations phylétiques des 4 espèces présentes, les zones d'émergence ou de bifurcation, le niveau à partir duquel une espèce devient stable, le niveau où une espèce atteint son apogée, le rôle des formes intermédiaires.

Méthodes de travail

Echantillonnage

L'étude statistique demandant un grand nombre d'individus de la même population, J. KLAUS avait choisi la coupe classique de la Breggia où les Globotruncanidae,

---

[4]) Outre ces travaux, signalons 2 publications importantes touchant ce sujet (VIALLI, 1963; SIGAL, 1966) dont nous n'avons eu connaissance qu'après le dépôt de ce manuscrit.

bien conservées, se trouvent en abondance dans une série stratigraphique continue et bien étudiée. C'est de cette coupe que sont tirés les exemplaires de J. KLAUS (1960) et CH. EMMENEGGER (1962).

Le tableau 1, ci-dessous, indique les corrélations avec le travail de GANDOLFI (1942).

Tab. 1: Corrélations stratigraphiques entre les niveaux étudiés et la coupe type de GANDOLFI (1942).

	Niveaux de GANDOLFI (1942)	Échantillons de J. KLAUS	Repères stratigraphiques		
base Cénomanien	N. 34 Niveau type de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* (RENZ), var. *alpha* GANDOLFI	K. 1813	à 251 m du Biancone. Marnes dures, grises, en gros bancs.		SCAGLIA BIANCA
Albien supérieur	N. 30–33	K. 1810	à 239 m du Biancone	Marnes dures, grises, à passées sombres	
	N. 29 Niveau type de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*	K. 1807	à 230 m du Biancone		
		K. 1806	à 227 m du Biancone		
	N. 28 Niveau type de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*	K. 1755	à 220 m du Biancone. Marnes grises, blanches, à passées noires.		

Manipulations

Une fraction importante de chaque prélèvement (les $^3/_4$) a été traitée par la méthode VERNIORY (cf. J. KLAUS, 1959, pp. 788–789) afin d'obtenir une microfaune parfaitement dégagée. En fonction de la taille maximale et minimale des espèces que nous voulions étudier, nous avons retenu le résidu du tamis 70, c'est à dire la microfaune et les débris insolubles qui traversent le tamis à maille de 0,510 mm et qui sont retenus par le tamis à maille de 0,250 mm. Après quoi, un tri sous le microscope nous a permis de ne conserver pour l'étude statistique que les Thalmanninelles, mais tous les individus sans distinction d'espèce, de taille ou de belle apparence. Chaque niveau nous a ainsi fourni 200 exemplaires pris au hasard dans la cuvette de tri. Ils ont ensuite été calcinés et disposés isolément dans des cellules portant les numéros 1 à 200, précédés de l'indication du niveau. (Lors de l'établissement des diagrammes de dispersion, ces numéros ont été reportés sur les feuilles originales.)

Chaque individu a donné lieu à un dessin à la chambre claire. En prenant grand soin de l'orientation, on le fixe en position latérale «l'axe de la spire disposé perpendiculairement à l'axe optique du microscope et le diamètre de l'exemplaire passant par l'axe de la grande loge lui aussi dans une position perpendiculaire à cet axe optique» (cf. J. KLAUS 1960, p. 290).

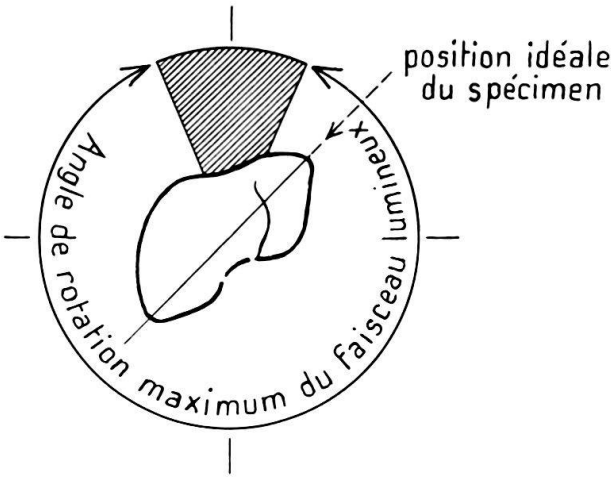


Fig. 1. Schéma de la position du spécimen sous le microscope.

Les spécimens dessinés à la chambre claire ont un grossissement de 100. A chacun correspond une fiche portant le dessin original, les mesures directes sur le dessin, le calcul des paramètres et les observations faites simultanément sous le microscope, c'est-à-dire:

le nombre de loges présentes au dernier tour;

le nombre de loges portant une carène au dernier tour;

le nombre d'ouvertures ombilicales visibles;

le nombre d'ouvertures suturales visibles;

les pustules ou bourrelets périombilicaux visibles.

C'est seulement après le dessin de tous les exemplaires que nous avons fait la détermination spécifique de chacun, cette longue manipulation initiale nous ayant familiarisée avec ces espèces et leurs variétés. Nous avons remplacé, dans le présent travail, les numéros portés sur les feuilles originales des diagrammes de dispersion par des signes conventionnels représentant chaque espèce, rendant ainsi ces figures plus lisibles.

Construction des diagrammes et des courbes

Choix des paramètres:

Les valeurs qui ont donné les meilleurs résultats sont le rapport de la hauteur de la courbure dorsale sur le diamètre (h/D) et le rapport de la hauteur de la courbure ventrale sur la somme des hauteurs des courbures dorsale et ventrale ($h'/h+h'$).

Construction des diagrammes de dispersion:

Ils sont établis en fonction des paramètres retenus plus haut, h/D figurant en ordonnée, $h'/h+h'$ en abcisse. Chaque individu y est figuré initialement par une croix, avec son numéro d'ordre. Par la suite, après la détermination spécifique précise, numéro et croix sont remplacés par le signe conventionnel de l'espèce. Les diagrammes

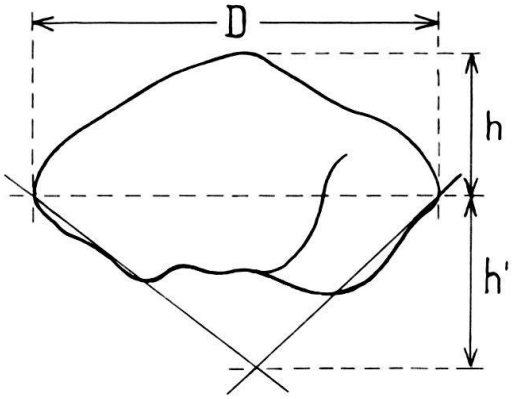


Fig. 2. Schéma des mesures.

sont établis pour chaque centaine séparée. Pour avoir la vue d'ensemble de la population d'un niveau, on superpose par calque les 2 centaines constitutives (cf. diagramme, fig. 9, p. 61, avec la signification des signes conventionnels).

Construction des histogrammes de la fréquence de h/D:

Leur construction, très simple et rapide, permet la discrimination initiale de divers groupes de population (voir fig. 3): un groupe A pour h/D = entre 200 et 240; un

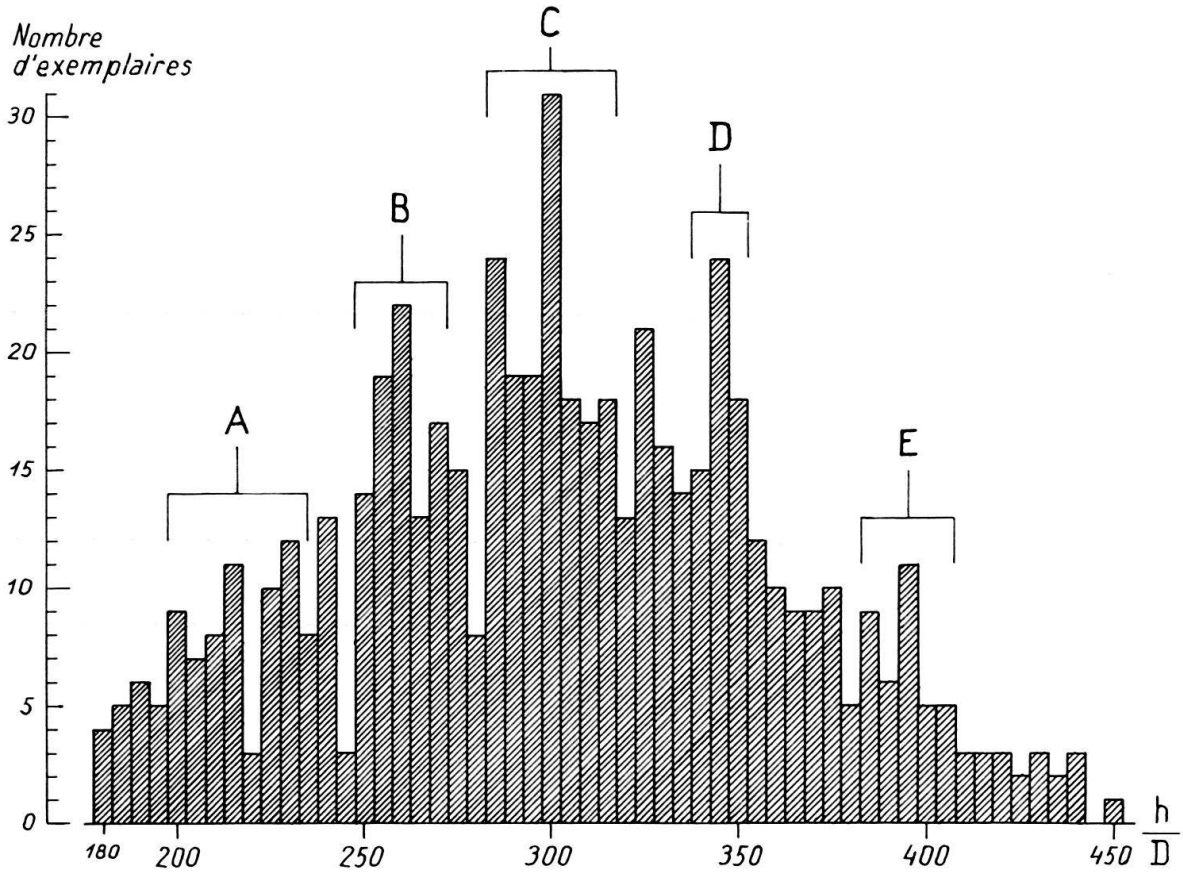


Fig. 3. Histogramme de la fréquence des valeurs de h/D pour le niveau K. 1806.

groupe B pour h/D entre 250 et 270; un groupe C pour h/D entre 290 et 310; un groupe D pour h/D entre 340 et 350 et un groupe E pour h/D entre 390 et 400.

Construction des courbes cumulatives de Laplace et des courbes de fréquence instantanée:

Les courbes cumulatives de Laplace sont construites en portant en ordonnée les nombres cumulés des échantillons d'après les valeurs progressivement croissantes de h/D (en abcisse). On en tire ensuite les courbes de fréquence instantanée en «prenant la tangente à 100 points de chacune des courbes, régulièrement espacés dans le sens de l'ordonnée» (cf. J. KLAUS, 1960, p. 292). Cette valeur est la fréquence in-

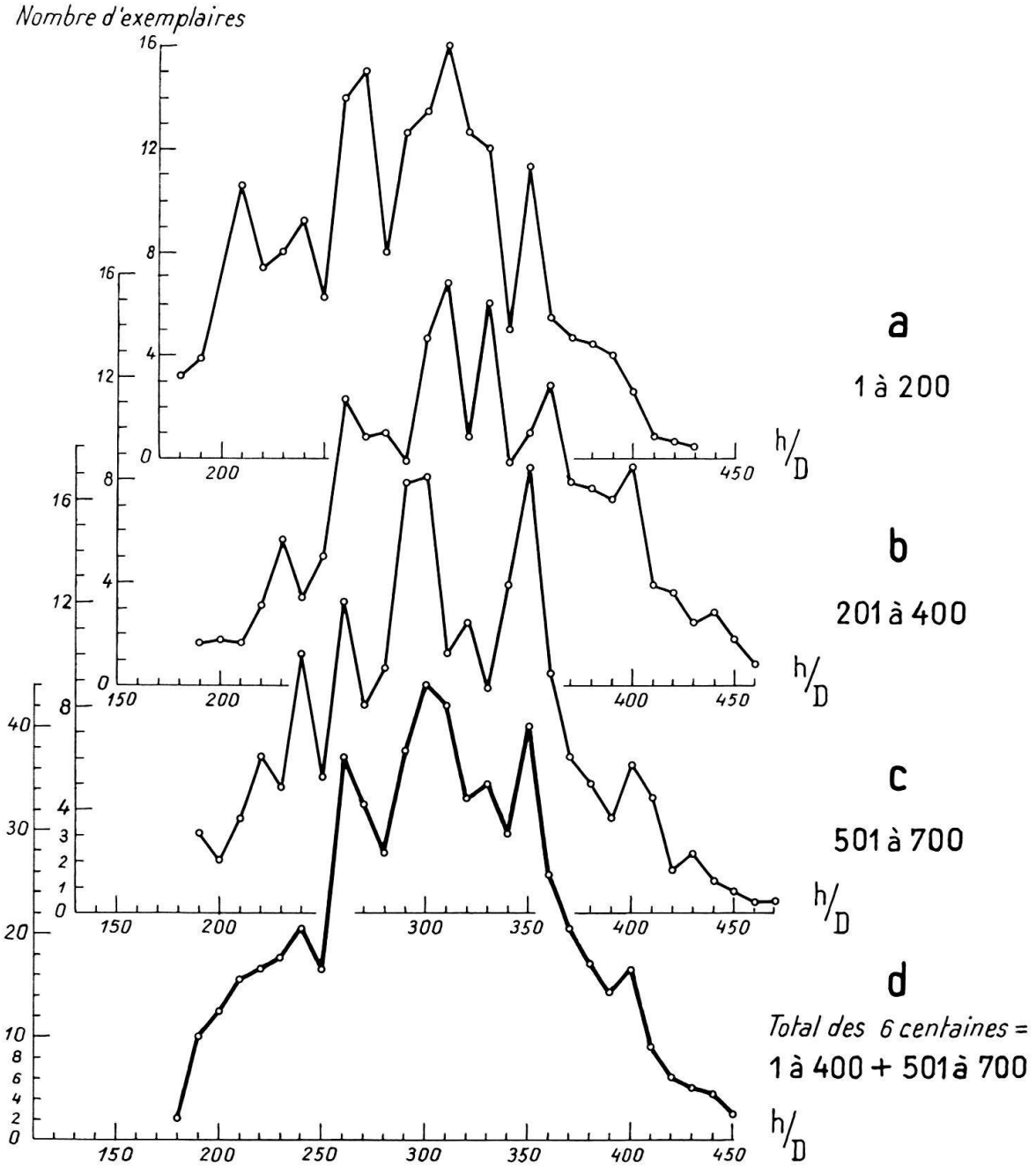


Fig. 4. Courbes de la fréquence instantanée de la valeur h/D pour 600 exemplaires du niveau K. 1806

stantanée pour les valeurs correspondantes de h/D (dérivée); on la porte en ordonnée, les valeurs de h/D figurant en abcisse.

Les courbes obtenues (cf. fig. 4 et 8) montrent un nombre réduit de maxima et de minima que l'on essaie d'interpréter en les comparant aux maxima et minima des diagrammes de dispersion. On parvient ainsi à isoler sur les diagrammes, d'abord les 3 ou 4 centres de concentration correspondant à des maxima des courbes de fréquence, puis autour de ces centres, à délimiter les aires de dispersion des populations, ainsi que leurs zones d'interférence.

Vérifications tentées pour connaître la marge des erreurs

Exécution des dessins par un 2ème opérateur:

Nous avons entrepris la vérification des diagrammes et des courbes obtenus pour le niveau K. 1806 par Ch. Emmenegger, sur 200 exemplaires (n. 1–200): dans ce niveau, nous avons trié 500 nouveaux spécimens de *Thalmanninelles* que nous avons orientés et dessinés (n. 201–700). Là-dessus, 4 centaines ont été conservées dont les résultats statistiques sont juxtaposés ici avec les 200 d'Emmenegger, afin de rendre plus lisibles les divergences, mais aussi les similitudes. On se reportera à la fig. 4:

La courbe *a* correspond au travail exécuté par Ch. Emmenegger. En la comparant à la courbe globale *d*, nous voyons un emboîtement excellent des maxima et des minima. Seul, un sommet démesuré à cette place, entre les valeurs 200 et 210 de h/D, demande une explication: il s'agit d'une déviation volontaire de la rigueur du tri, Ch. Emmenegger ayant ajouté intentionnellement quelques exemplaires du tamis 150 (à maille inférieure à 0,125 mm) dans sa cuvette de tri. Il a suffit d'un bien petit nombre de ces formes pour fausser les résultats statistiques indiqués par le sommet en question.

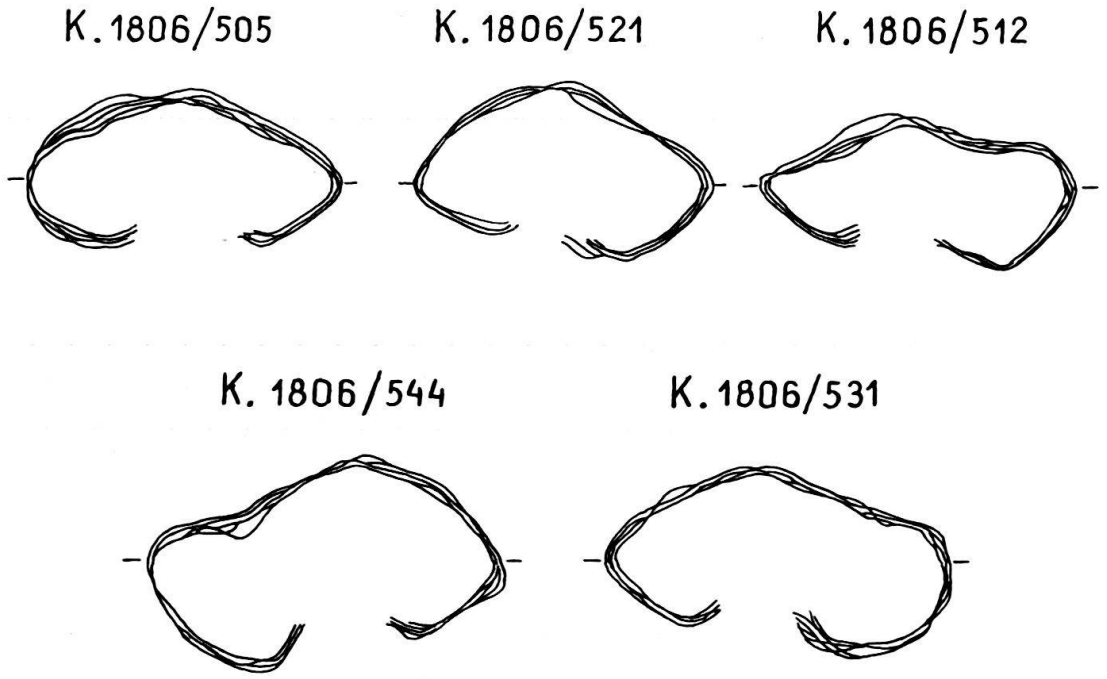


Fig. 5. Dessins de contrôle pour 5 individus pris au hasard.

Les courbes *b* et *c*, résultats de nos mesures, montrent une correspondance assez exacte avec la courbe globale *d*. L'emboîtement des maxima des courbes *c* et *d* est même très bon, ce qui nous incite à penser que l'expérience acquise dans l'orientation et le dessin à la chambre claire des individus, a limité la marge des erreurs personnelles sur les 2 dernières centaines.

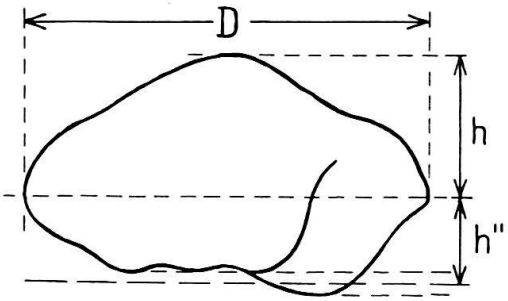


Fig. 6. Schéma des mesures donnant le paramètre h''.

Les dessins de contrôle:

Nous désignons ainsi la figure obtenue par la superposition de plusieurs dessins successifs d'un même individu. Elle a pour but de montrer les déviations dûes à la difficulté d'orienter chaque exemplaire selon le meilleur angle. Cinq échantillons pris au hasard ont été ainsi dessinés 5 fois de suite, l'orientation de l'individu étant refaite chaque fois entièrement. En se reportant à la figure 5, on pourra voir que la marge d'erreur reste dans les limites acceptables et minimes.

Essai du paramètre h'':

Ce paramètre a été choisi pour tenter de limiter l'imprécision du point d'inflexion de la courbure de la face ventrale des loges, certaines étant globuleuses. Il est égal à la demi-somme des hauteurs ventrales de la dernière loge et de celle qui lui est diamétralement opposée, suivant le schéma ci-joint:

Nous l'avons calculé sur 300 exemplaires, correspondant aux n^{os}. K. 1806/51 à 200 et 501 à 650. Le diagramme de dispersion a été construit en portant en ordonnée h/D et en abcisse $h''/h+h''$. L'histogramme de la fréquence des valeurs $h''/h+h''$ qu'on en déduit, ne donne pas de meilleurs résultats qu'avec le paramètre $h'/h+h'$ (cf. fig. 7). En effet h'' étant une moyenne arithmétique entre 2 valeurs limites (alors que h' est une mesure brute), il est normal que l'histogramme des fréquences de $h''/h+h''$ soit plus trapu, déplacé sur l'axe des abcisses vers des valeurs plus faibles. Les groupes de populations se retrouvent en même nombre, correspondant aux mêmes maxima de h/D, mais l'étalement des fréquences de $h'/h+h'$ facilite leur distinction.

Critique de l'échantillonnage statistique

Pour toute étude statistique une question se pose: dans les populations étudiées, sommes-nous en présence d'un échantillonnage parfait? On ne pourra jamais l'affirmer, mais deux faits nous incitent à admettre cette hypothèse de travail:

a) La proportion des individus jeunes ou séniles ne peut-elle fausser les résultats biométriques (basés sur le postulat de populations adultes comparées entre elles)? Si l'on étudie le cycle de reproduction des Foraminifères actuels (cf. J. LE CALVEZ, 1950) et la distribution des tests de Foraminifères planctoniques sur les fonds marins actuels (cf. G. GLAÇON, 1959), nous apprenons que «chaque test obtenu dans un sédiment correspond à un individu qui devait avoir l'âge de la reproduction» (G. GLAÇON, 1959, p. 645). En effet le cycle des Foraminifères se fait sur l'alternance de 2 générations:

les schizontes, à loge initiale microsphérique et noyaux à 2 n chromosomes, se divisent activement (les 2 dernières divisions sont une méïose) en petites spores. Chacune secrète un test au dépend des matériaux du test du schizonte. Les tests microsphériques, le plus souvent ainsi dissouts, sont inconnus des paléontologistes.

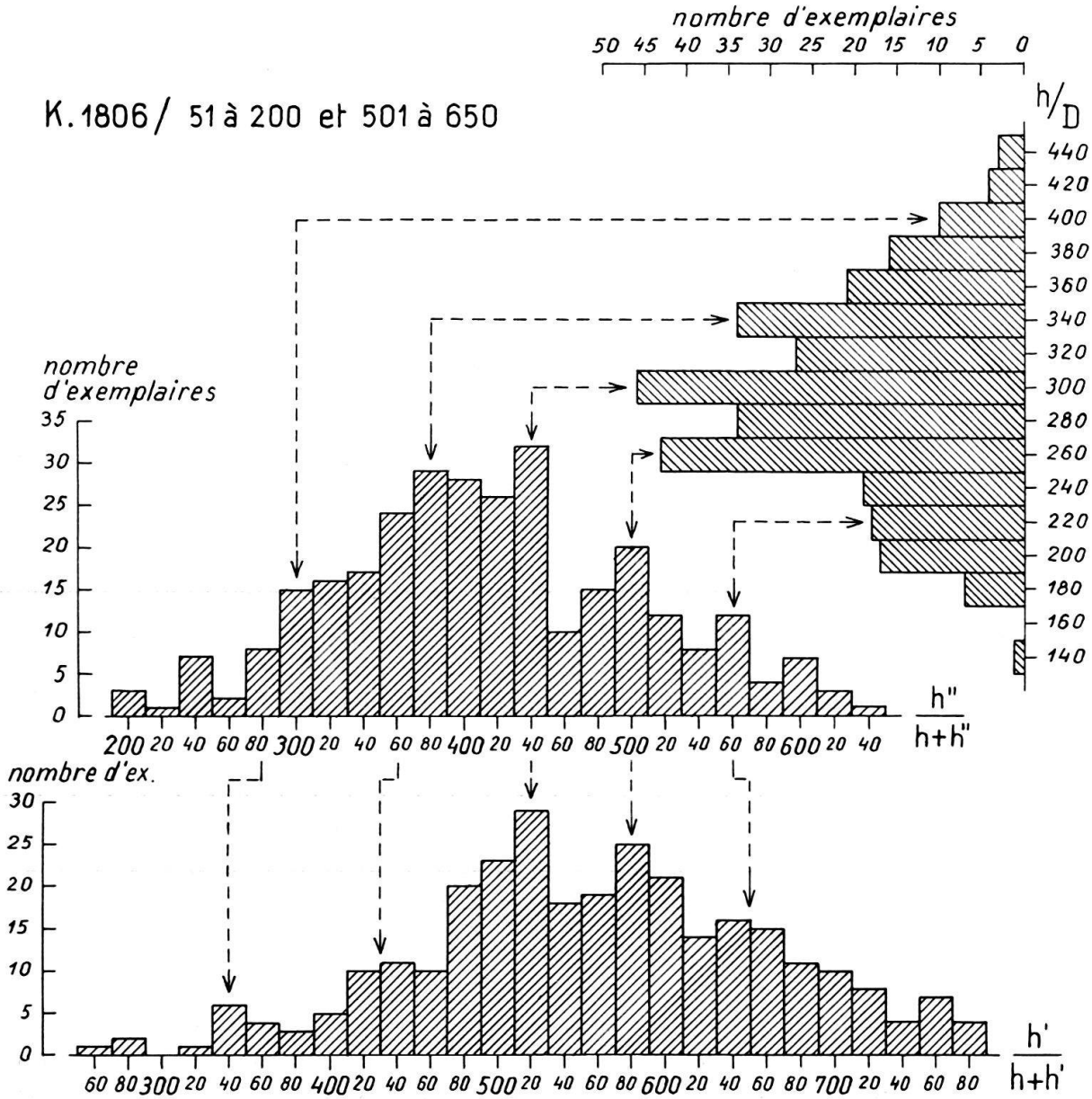


Fig. 7. Histogrammes comparés des fréquences de h/D, $h'/h+h'$ et $h''/h+h''$ pour le niveau K. 1806

les gamontes, à loge initiale macrosphérique et noyaux à n chromosomes, libèrent au contraire, par découpage du protoplasme, leurs gamètes dans l'eau où a lieu la fécondation. Le test du gamonte ne sert donc pas de matériau de construction.

Dans les sédiments on trouve des squelettes de Foraminifères pélagiques, mais pas de «cadavres», sauf dans les cas de mort accidentelle (présence de jeunes), ou de sénilité (présence de formes ayant une insuffisance de la dernière loge).

b) Peut-il y avoir eu contamination d'individus non contemporains par action de courants sous-marins? Cette éventualité peut être vérifiée par l'analyse des courbes de fréquence instantanée: la variation des maxima en fonction du temps s'explique assez bien dans les niveaux que nous avons étudiés par l'évolution de la population sans avoir à tenir compte de perturbations sédimentologiques.

Résultats statistiques et paléontologiques

Sur la figure 8 nous avons reporté, dans l'ordre stratigraphique, les courbes de fréquence instantanée de h/D, pour chacun des niveaux étudiés. D'une manière générale, si le nombre des sommets semble se conserver avec leur importance relative d'un niveau à l'autre, on observe toutefois un déplacement progressif des courbes vers les valeurs croissantes de h/D. Ce qui revient à dire qu'à un sommet important, comme celui de la valeur $h/D = 200$ pour le niveau K. 1755, correspond une fréquence plus faible dans le niveau K. 1806, cette valeur se conserve dans le niveau K. 1807, mais tombe rapidement dans K. 1810, pour disparaître dans le niveau K. 1813. Parallèlement, ce qui n'était qu'un replat vers $h/D = 340$–360 au niveau K. 1755, devient un sommet nettement individualisé pour $h/D = 350$ en K. 1806, donnant dans les niveaux suivants, toujours vers $h/D = 330$–350, un maximum vigoureux, dominant même toute la population dans le niveau K. 1813.

Avant toute analyse spécifique, une constatation vient à l'esprit: les individus ayant un rapport h/D faible, abondants dans les niveaux inférieurs, vont presque disparaître dans les derniers niveaux et simultanément, les formes à h/D fort apparaissent, puis augmentent d'importance numérique dans l'ordre stratigraphique.

La difficulté réside dans l'interprétation des maxima: représentent-ils un groupe de population homogène, ou quelquefois ne sont-ils qu'une zone d'interférence entre 2 groupes? La méthode statistique est d'un emploi délicat car elle ne livre que des résultats bruts, mathématiques. Nous avons tenté d'éclairer ces données, utiles en elles-mêmes, par la détermination spécifique de chaque individu. Un signe conventionnel a été initialement choisi pour représenter chaque espèce; la présence de caractères appartenant à 2 espèces ou davantage chez un même individu étant rendue par les signes de ces 2 espèces ou plus, superposés (voir la légende de la fig. 9, p. 61). Chaque exemplaire a été ainsi reporté sur le diagramme de dispersion du niveau auquel il appartient.

Sur les diagrammes de dispersion, nous avons limité l'aire de chaque groupe de population par une ellipse. Mais l'on peut voir (fig. 9, par exemple) qu'une ellipse recouvre en général l'aire de dispersion d'une espèce dominante, plus des individus isolés, attribués aux espèces voisines. En principe une ellipse est construite autour du

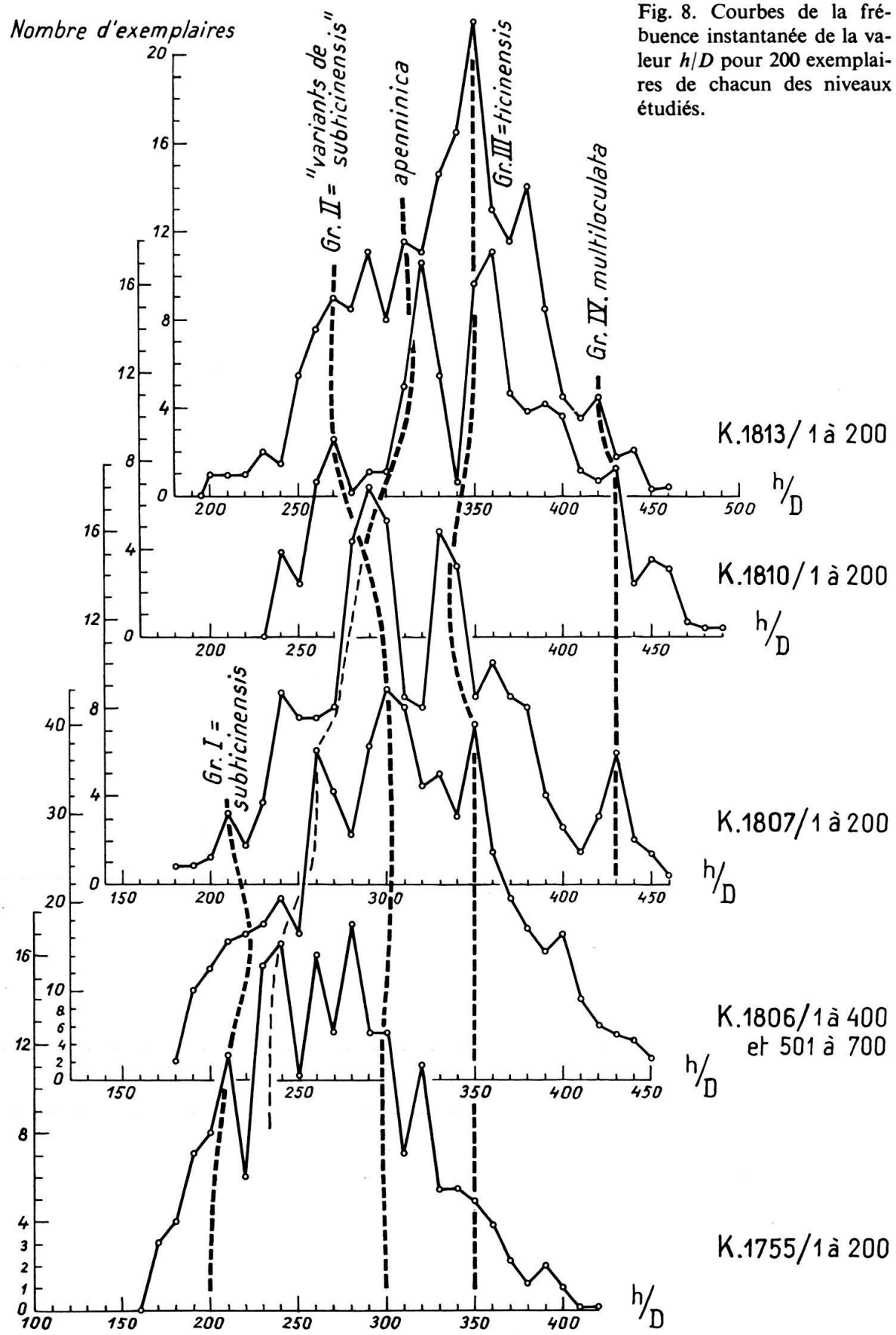


Fig. 8. Courbes de la fréquence instantanée de la valeur h/D pour 200 exemplaires de chacun des niveaux étudiés.

centre de dispersion, lui-même correspondant à un des maxima de la courbe de fréquence instantanée. Mais tous les maxima ne sont pas des maxima de concentration d'une espèce; certains signalent seulement une zone d'interférence entre deux espèces. Dans ce cas, ce sont les déterminations minutieuses de tous les individus qui ont permis de circonscrire les aires spécifiques et leurs chevauchements.

Etude de chaque niveau

Niveau K. 1755, où 200 individus ont été étudiés (voir fig. 8, p. 60, et fig. 9, p. 61):

La courbe de la fréquence instantanée de h/D pour ce niveau comporte plusieurs sommets de valeur inégale (on se reportera au diagramme de dispersion, fig. 9, et à la courbe correspondant à ce niveau, fig. 8). La délimitation des aires de dispersion a été faite en tenant compte des maxima de la courbe de fréquence et des données de la détermination spécifique. Nous voyons que ce niveau renferme au moins 3 groupes de population:

Le groupe I (maximum à $h/D = 200$) correspond en majorité à *Rot.* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI), bien que déjà de nombreuses formes de passage à *Rot.* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) s'y trouvent mêlées.

Le groupe II (marqué par 3 sommets de même valeur pour h/D entre 230 et 290) est limité par la 2ème ellipse. Il renferme ce que nous avons appelé «les variants de *Rot.* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis*», car on a l'impression que dans cette zone se différencient les 3 espèces qui vont prendre forme par la suite. Les individus de ce groupe constituent une population subissant de profondes variations, mais un certain classement préférentiel commence à se faire: les individus les plus nettement

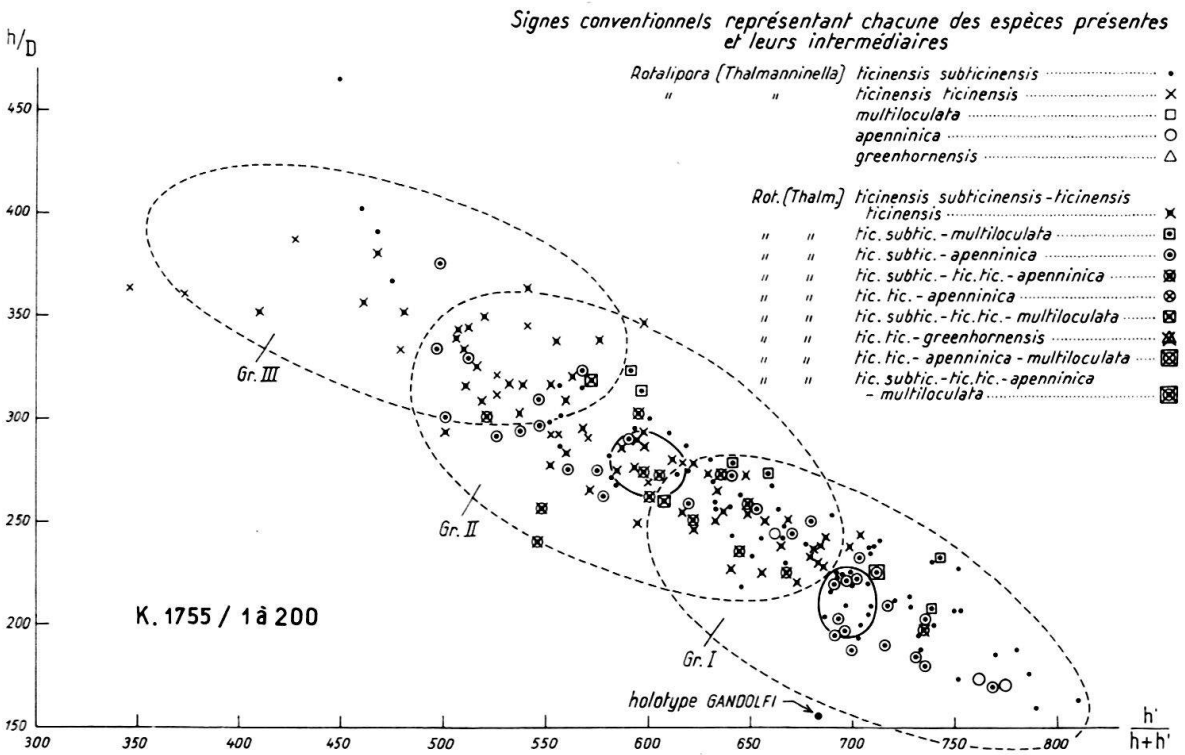


Fig. 9. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1755.

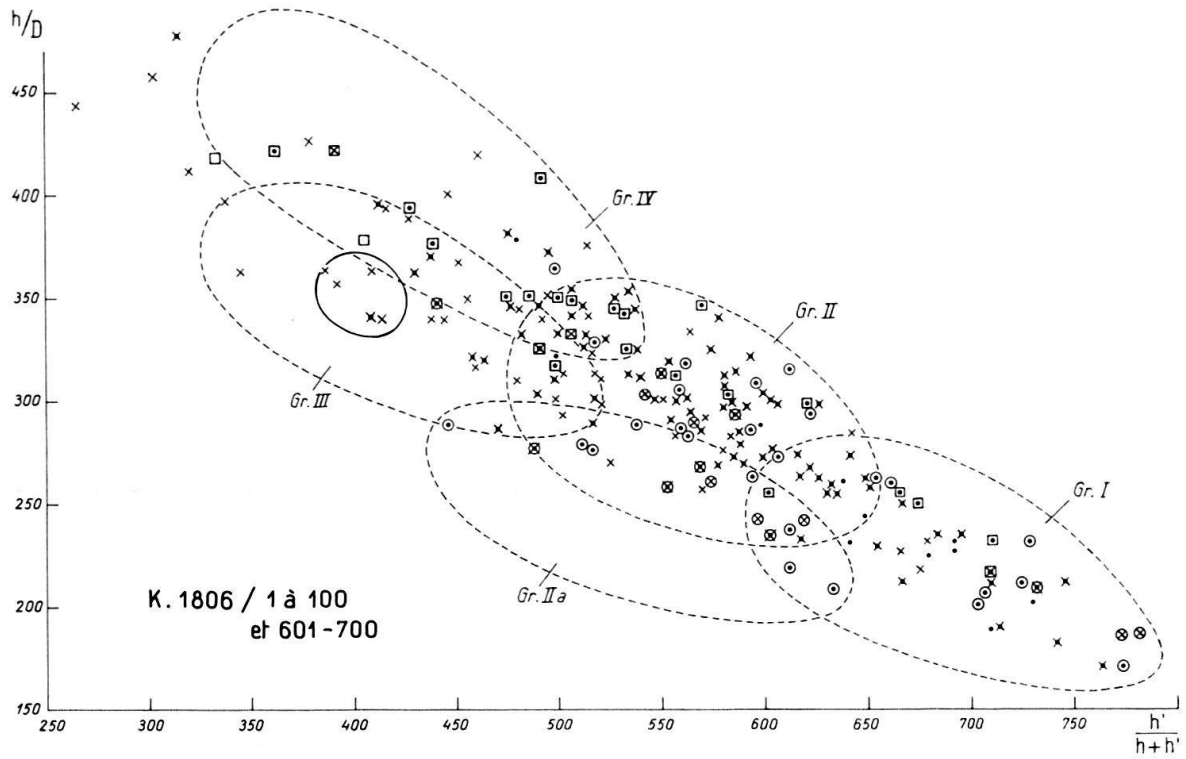


Fig. 10. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1806.

différenciés en *Rot.* (*Thalmanninella*) *apenninica* sont groupés sur le bord inférieur de l'aire de dispersion, les individus annonçant *Rot.* (*Thalminnanella*) *multiloculata* sur le bord supérieur, les individus évoluant vers *Rot.* (*Thalminnanella*) *ticinensis ticinensis* s'étalent sur une bande médiane. Les sommets, vers $h/D = 260$–280, sont interprétés comme une zone d'interférence entre les groupes I et II; la concentration des formes pré-*apenninica* semble devoir expliquer le sommet de la courbe pour $h/D = 240$.

Le groupe III est encore mal individualisé ici; il n'est d'ailleurs marqué sur la courbe que par un replat ($h/D = 340$–350). Cependant plusieurs *Rot.* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* nettes y figurent déjà, accompagnées encore de formes de passage *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* à *tic. ticinensis.* Le dernier sommet à droite, à $h/D = 390$, ne s'explique que par la présence de quelques *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis*, à forte courbure dorsale, comme cela se rencontre souvent dans certains groupes proches de l'extinction.

Niveau K. 1806 (voir fig. 8, p. 60, et fig. 10, p. 62):

L'étude statistique complète a été faite sur 600 exemplaires, mais pour la commodité de la comparaison nous avons choisi 2 centaines seulement (1–100 et 600–700) pour l'analyse spécifique sur le diagramme, figure 10. La courbe de fréquence, cf. figure 8, établie sur 600 individus, indique 5 sommets et 2 replats que nous interprétons à l'aide du diagramme de dispersion: nous trouvons encore ici les 3 groupes de population du niveau précédent.

Le groupe I ($h/D = 230$) montre une rapide diminution des *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* et la présence de nombreuses formes de passage, surtout vers *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica.*

Le groupe II, dont l'ellipse a été centrée sur les valeurs 300–310 de h/D, voit dominer les formes de passage de *subticinensis* à *ticinensis*, accompagnées toujours des formes *subticinensis apenninica* sur le bord inférieur et des *subticinensis multiloculata* sur le bord supérieur. Le petit sommet, vers $h/D = 260$, est dû à l'interférence de l'aire de *subticinensis*, celle de *ticinensis* et celle *d'apenninica*.

Le groupe III s'isole timidement avec un nombre plus grand de vraies *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis*, pour $h/D = 350$.

Vers $h/D = 400$, le sommet est constitué par quelques formes de passage *subticinensis multiloculata* et par des *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* assez coniques pour sortir de l'aire de répartition de l'espèce.

Niveau K.1807, où 200 individus ont été observés (cf. fig. 8, p. 60, et fig. 11, p. 63):

Toujours d'après la même méthode, les 6 sommets présents sur la courbe de fréquence nous ont permis d'interpréter les groupes composant cette population.

Il ne reste presque rien du groupe I, avec les *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis*: c'est ce qu'indique le premier sommet, très petit, pour $h/D = 210$. Le sommet suivant est tenu pour une zone d'interférence entre les groupes I et II ($h/D = 240$).

Le groupe II, le plus important, occupe une aire large aux alentours de $h/D = 290$, c'est celui des «variants de *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis*».

Le groupe III, dont l'ellipse est centrée sur $h/D = 330$, est plus étoffé que dans le niveau précédent. Il correspond à *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis*, mais renferme aussi des formes proches de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* (dont une vraie), et de plus son aire de dispersion chevauche celle du groupe des *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*.

Le groupe IV, autour de $h/D = 380$, ne contient que quelques *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* (MORROW). Statistiquement il devient impossible de les différencier des

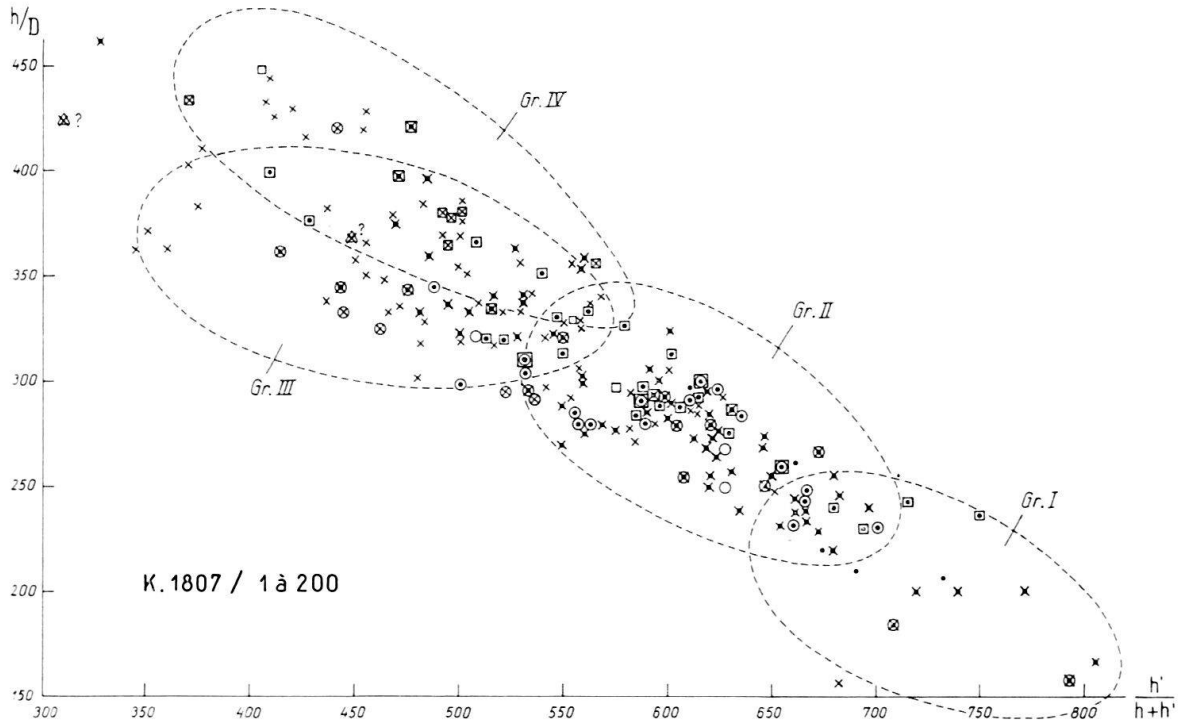


Fig. 11. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1807.

formes *ticinensis* à forte convexité dorsale; le choix d'un autre paramètre (nombre de loges, par exemple) permettrait de pousser plus avant cette étude. C'est ce mélange des 2 formes qu'indique le sommet pour $h/D = 430$.

Niveau K. 1810 (voir fig. 8, p. 60, et fig. 12, p. 64):

Etudié sur 200 exemplaires, ce niveau donne une courbe de fréquence à 6 sommets et 2 replats: le premier maximum très faible, pour $h/D = 240$, ne correspond à rien de précis d'après le diagramme de dispersion de ce niveau.

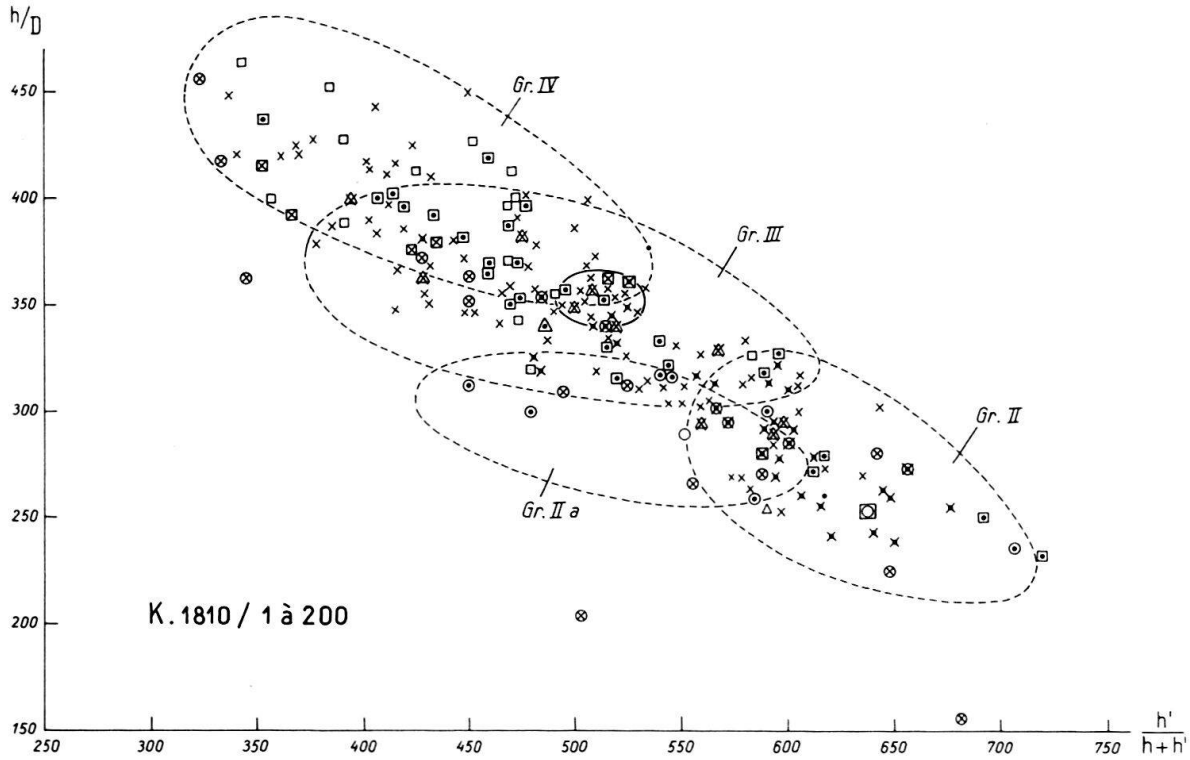


Fig. 12. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1810.

Le groupe I, celui de *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis*, a complètement disparu.

Le sommet, pour h/D = 270, représente le reste du groupe II, les «variants de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*» auxquels viennent s'ajouter ici quelques *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*.

Nous interprétons le 3ème sommet, pour $h/D = 320$, comme l'interférence des groupes II et III; un certain nombre de formes annonçant *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* s'y mêlent encore. Le replat aux alentours de $h/D = 280$, indique une certaine concentration de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* plates.

Le groupe III se retrouve à $h/D = 350$, mais ici largement chevauché par l'aire des *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* (groupe IV), ce qui donne le replat entre $h/D = 370$ et 390.

Le groupe IV des *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* se concentre autour de $h/D = 420$. Le sommet suivant, plus réduit, correspond à un groupe de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* très coniques, ayant une valeur de $h/D = 450$; nous l'avons interprété comme une dégénérescence de l'espèce, à la fin de son développement rapide.

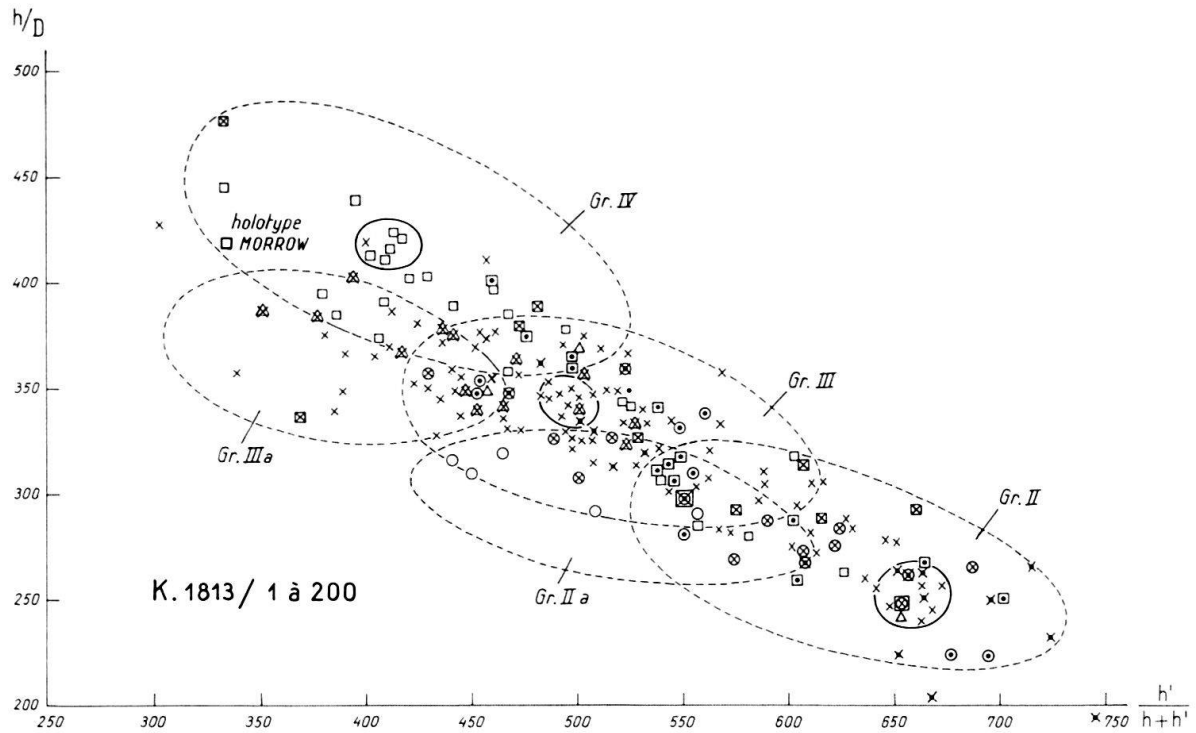


Fig. 13. Diagramme de dispersion pour le niveau K. 1813.

Niveau K. 1813, dont 200 individus ont été étudiés (voir fig. 8, p. 60, et fig. 13, p. 65):

Nous avons, sur la courbe de fréquence, 6 maxima. La première aire, centrée sur $h/D = 270$, contient surtout des *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* plates alors qu'elle occupe l'emplacement de l'aire des «variants de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*»: mais ces derniers ont presque disparu. Une zone de chevauchement donne le sommet à $h/D = 290$, puis le groupe des *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* apparaît (plusieurs formes sont typiques) vers $h/D = 310$, donnant une aire de dispersion encore mal définie et largement chevauchante sur le groupe III.

Ce dernier, correspondant aux *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*, toujours centré sur $h/D = 350$, est aussi recouvert vers le haut par l'aire des *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* qui s'individualise nettement autour de $h/D = 420$, et par une nouvelle aire qui se différencie entre *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* et *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*, vers $h/D = 380$, comprenant quelques *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* (MORROW), mais seulement sous des formes de passage et des *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* coniques. A partir de ce niveau, il devient difficile de différencier sur ces mêmes paramètres les groupes en présence, car nous voyons apparaître de nouvelles espèces: *apenninica*, *greenhornensis*, *multiloculata* dont les aires de dispersion, pour les paramètres choisis, se chevauchent largement.

Analyse des différents groupes reconnus.

En conclusion, nous pouvons caractériser rapidement les différents groupes rencontrés dans les 5 populations étudiées (voir fig. 14, p. 66):

Le groupe I correspond à l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI) 1957. Statistiquement il est caractérisé par une valeur faible du paramètre $h/D = 210$. Il a son plein développement dans le niveau K. 1755, il tend à disparaître dès le niveau K. 1806; il est absent du niveau K. 1810.

Le groupe II réunit les formes que nous avons appelées «les variants de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*» possédant en commun les caractères ancestraux de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*, mais aussi les caractères des futures espèces qui se différencieront par la suite sur cette base. Le paramètre h/D prend des valeurs allant de 280 à 300. Ce groupe atteint son maximum de développement dans le niveau K. 1807, puis il diminue d'importance pour finalement se trouver très réduit dans K. 1813.

Le groupe III correspond à l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) 1957. Les résultats statistiques des 5 niveaux étudiés ont donné la valeur $h/D = 350$ comme stable et caractéristique de l'espèce. Ce groupe est peu représenté dans le premier niveau, il progresse rapidement pour atteindre son maximum dans le niveau K. 1810. Dès le niveau suivant il est moins abondant, annonçant la diminution de l'espèce dans les niveaux supérieurs. (On se reportera pour ce groupe aux fig. 14, 15 et 16).

Le groupe IV renferme en majorité les formes de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata* (MORROW) 1934, groupées autour de la valeur $h/D = 420$. Dans l'aire de dispersion de cette espèce viennent s'ajouter quelques *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*, de forme très conique, à h/D non précis mais supérieur à 400. Nous ne considérons pas ces

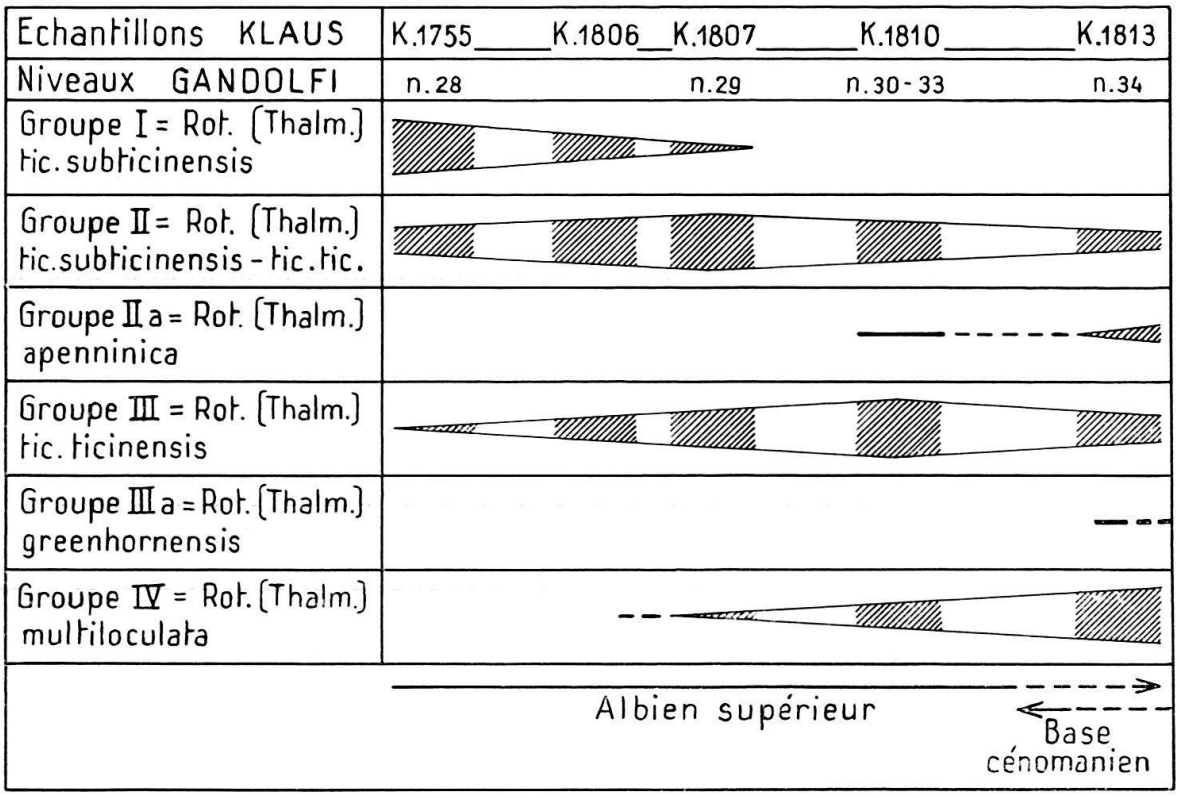
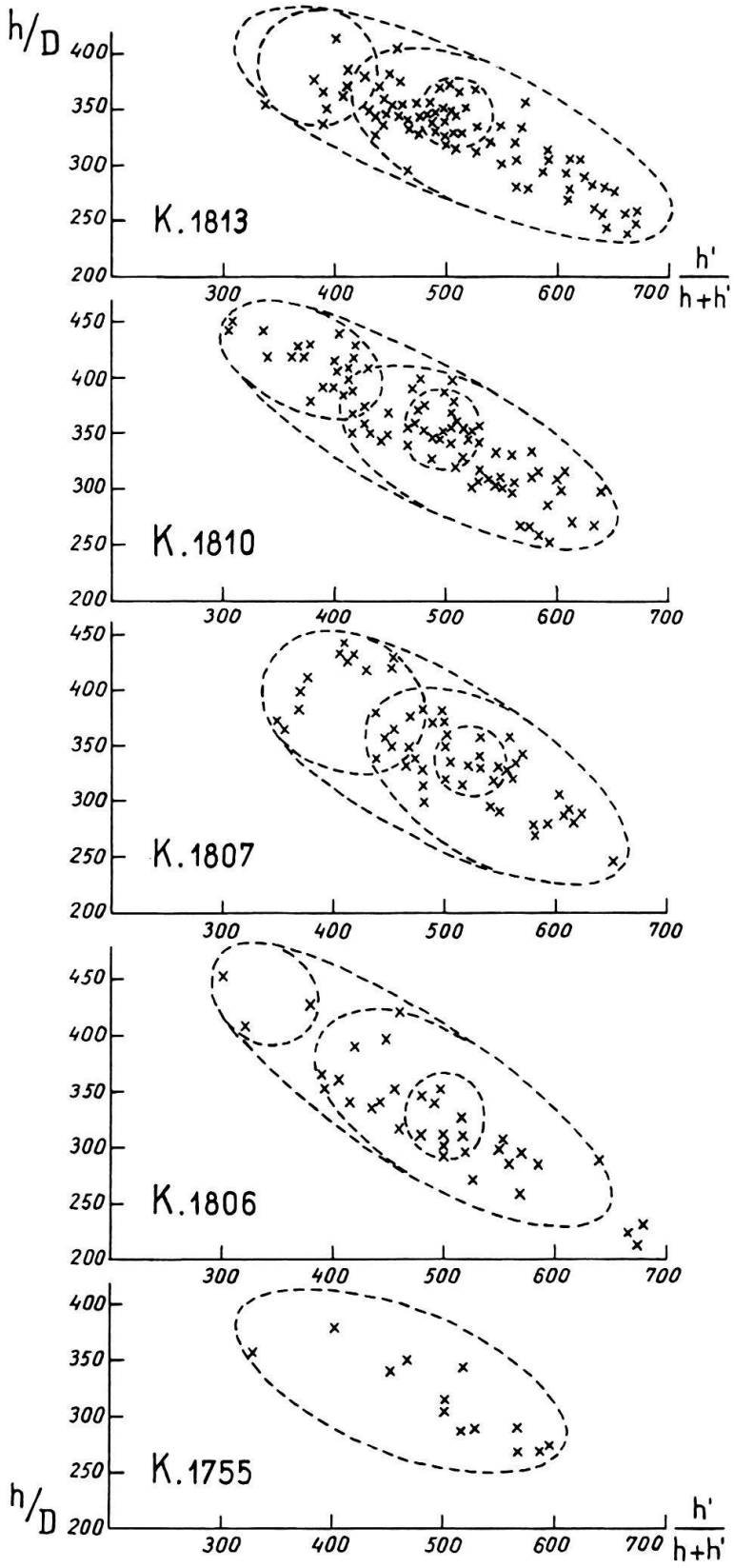


Fig. 14. Schéma de l'extension stratigraphique et quantitative des groupes reconnus dans les 5 niveaux étudiés.



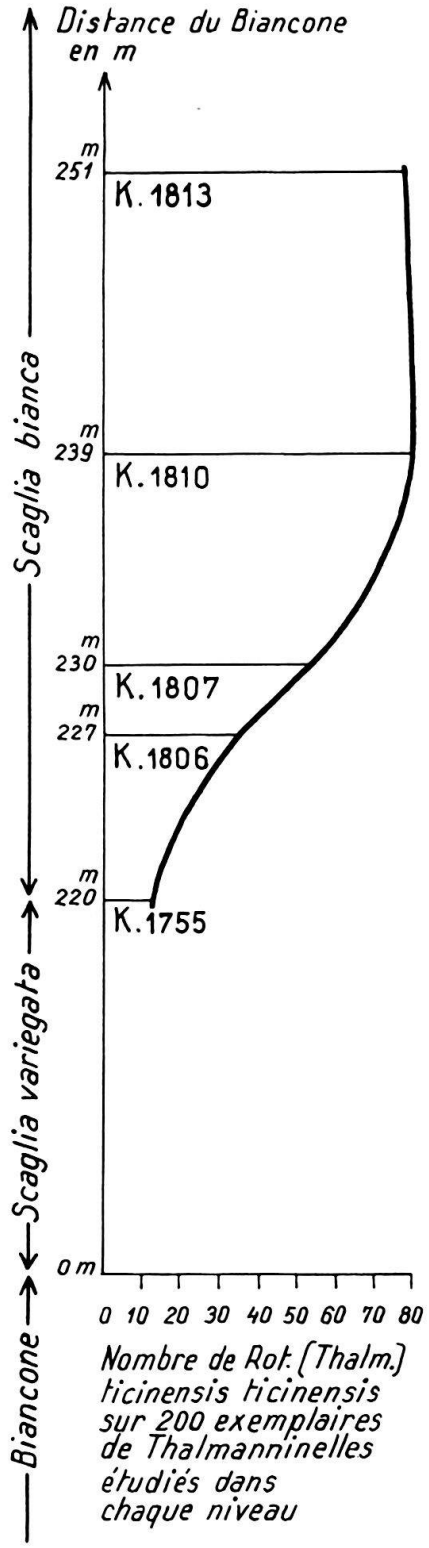


Fig. 15 Fig. 16

Fig. 15. Diagrammes de dispersion de *Rot. (Thalm.) tic. ticinensis* dans les 5 niveaux étudiés.
Fig.16. Courbe de la fréquence relative de *Rot. (Thalm.) tic. ticinensis* dans les niveaux successifs étudiés.

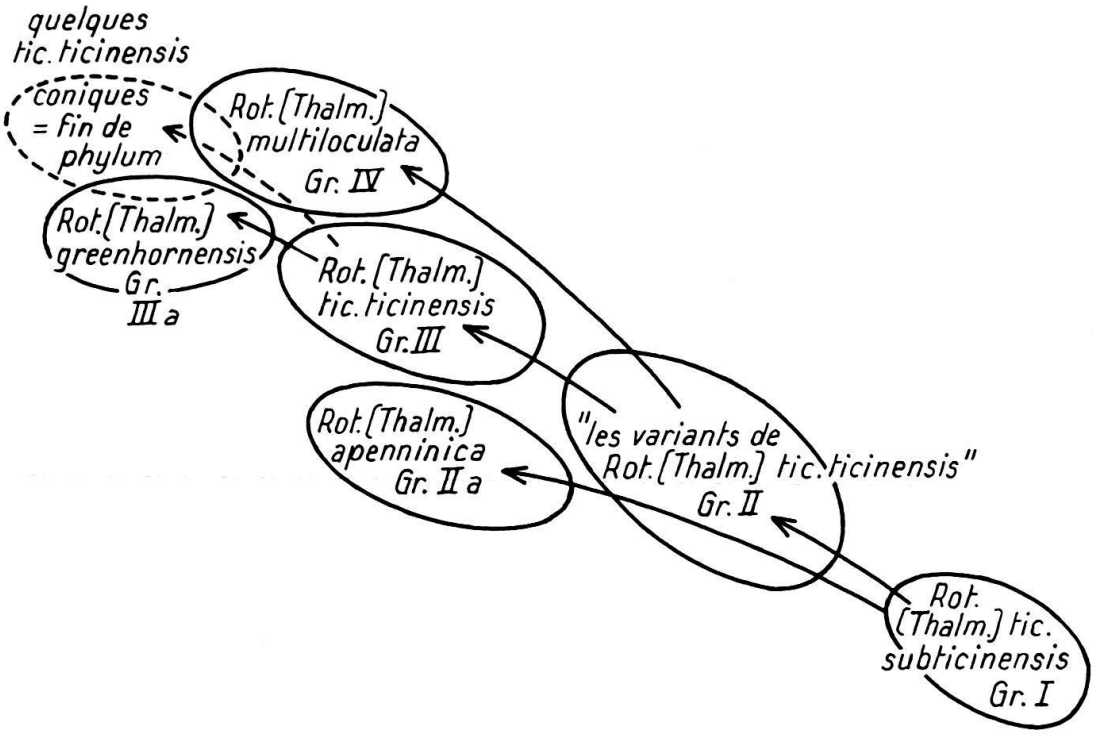


Fig. 17. Schéma phylogénétique tel qu'il apparaît à travers chacun des niveaux successivement étudiés.

individus comme une sous-espèce, mais seulement comme une dégénérescence de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis.*

Sur ces groupes viennent se greffer des variations de forme qui deviennent des espèces individualisées dans les niveaux supérieurs. Nous avons ainsi pu mettre en évidence l'apparition de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* (RENZ) 1936, d'abord sous des formes de passage dès le niveau K. 1755. Cette espèce a au plus près *Rot.* (*Thlam.*) *tic. subticinensis* pour ancêtre[5]): en effet dans le groupe I de ce premier niveau, des

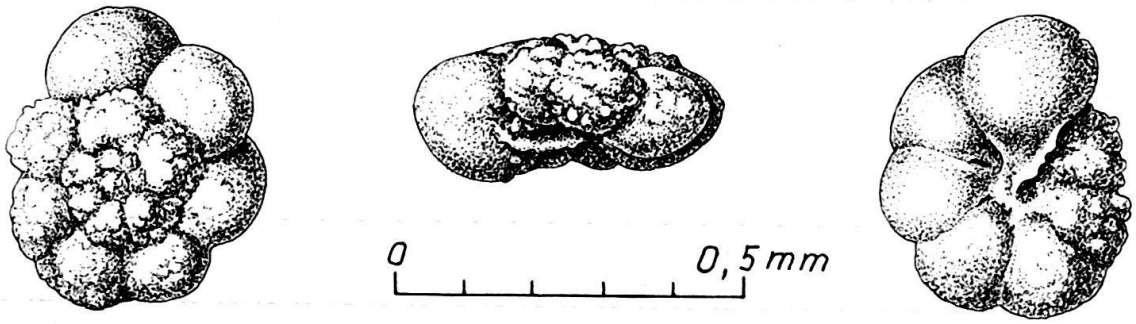


Fig. 18. *Ticinella præticinensis* SIGAL. Exemplaire K. 1755/111.

---

[5]) C'est au moment où ce manuscrit se termine que paraît la magnifique monographie des *Ticinelles* de J. SIGAL: «Contribution à une monographie des Rosalines. 1. Le genre *Ticinella* REICHEL, souche des *Rotalipores.*» Eclogae geol. Helv. *59*/1, (1966).

Nous n'avons pas pu remanier notre texte en fonction des nouvelles données qui s'y trouvent, en particulier à propos de l'origine du sous-genre *Rotalipora* (*Thalmanninella*) et des espèces *ticinensis* et *apenninica*. Nous sommes tout à fait d'accord avec l'auteur pour voir dans le genre *Ticinella* la souche

formes très semblables à *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* présentent 1 à 2 ouvertures suturales, respectivement sur la ou les deux dernières loges. Ce caractère devient plus courant dans le groupe II où nous assistons à la différenciation de cette espèce au sein d'une population à potentialités variées. En gros, l'aire de l'*apenninica* se situe dans la partie inférieure de la 2ème ellipse, aux alentours des valeurs de $h/D = 310–320$. C'est là que nous avons trouvé quelques formes caractéristiques de l'espèce: 2 dans le niveau K. 1807, 1 dans le niveau K. 1810, 5 dans le niveau K. 1813. Nous avons désigné ce groupe, dans la figure 17, par II a afin de laisser en évidence sa zone d'émergence. Par mesure de sécurité, nous avons lavé et trié un des niveaux immédiatement supérieur (K. 1818), correspondant approximativement aux niveaux 35 ou 36 de GANDOLFI, au début de l'affleurement qu'il a appelé des «couches horizontales»: l'association microfaunique présente comporte une majorité de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* qu'accompagnent encore plusieurs *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis.* Nous pouvons donc dire que l'émergence de *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica* s'est faite entre les niveaux K. 1807 à K. 1813 (= niveaux 29 à 34 de GANDOLFI), l'explosion de l'espèce entre K. 1813 et K. 1818 (= niveaux 34 à 35 de GANDOLFI).

Le processus de l'apparition de *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* n'a pas pu être suivi d'une manière aussi complète: des formes annonçant cette espèce par certains caractères commencent à se différencier dans l'aire de dispersion du groupe III; elles restent d'ailleurs très proches encore de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* (voir pl. 2, fig. 4a–c et 5a–c), mais l'apparition de pustules périombilicales sur certaines loges du dernier tour et, sur la face spirale, la tendance chez quelques exemplaires à une légère torsion des loges dans le sens de l'enroulement, permettent de suivre cette évolution. On en rencontre quelques exemplaires dans le niveau K. 1810 autour de $h/D = 350$. Par contre dans le niveau suivant elles gravitent autour de $h/D = 380$, mais nous n'avons toujours pas rencontré de formes caractéristiques de l'espèce. Il nous est impossible, à l'aide de ces seules données, de préciser l'aire de dispersion définitive. L'analyse du niveau K. 1818 révèle la présence de formes typiques mais nous n'y avons pas entrepris une étude statistique. Dans le texte et sur la figure 17, nous avons désigné par groupe III a ces formes situées entre *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* et *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata.*

Etude paléontologique et diagnose des espèces

Nous nous limiterons ici à donner seulement les caractéristiques qui ont servi à la détermination spécifique et à l'analyse statistique. Il est bien évident qu'une diagnose plus complète serait nécessaire dans le cas d'une révision du genre et des espèces étudiés.

---

des *Rotalipores* et, seul, le cadre volontairement limité de notre étude statistique nous empêche de faire remonter si loin nos conclusions. Nous donnons ci-dessous, fig. 18, l'illustration d'un exemplaire de *Ticinella praeticinensis* SIGAL, 1966, pl. 2, fig. 3–8 et pl. 3, fig. 1–6. Quelques unes de ces formes, annonçant *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* (remarquer la pseudo-carène à peine individualisée), se rencontrent encore dans le niveau K. 1755, mais nous nous étions attachées à étudier surtout les *Thalmanninelles.*

Thalmanninella SIGAL 1948.

Nous le plaçons ici au rang de sous-genre, du genre *Rotalipora* s. l. (voir J. KLAUS 1959, pp. 799–800):
- test trochoïde, plus ou moins évolute dorsalement;
- loges globuleuses à comprimées, avec une carène périphérique (ou au moins une ébauche sur les premières loges du dernier tour);
- ouverture principale allant de l'ombilic à la périphérie, mais sans l'atteindre;
- une ouverture supplémentaire par loge, sur la face ventrale seulement, débouchant dans l'aire ombilicale, se déplaçant parfois légèrement dans la suture entre les dernières loges.

Rot. (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI) 1957

Pl. 1, fig. 1a–c

1942 *Globotruncana ticinensis* var. *alpha* GANDOLFI, p. 113; pl. 2, fig. 4a–c; pl. 4, fig. 8, 9, 21, 22; pl. 11, fig. 5; pl. 13, fig. 9, 10.
1957 *Globotruncana* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis* GANDOLFI; GANDOLFI, p. 59; pl. 8, fig. 1a–c.
1959 *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI); KLAUS, p. 803–804; pl. 1, fig. 4a–c.

L'holotype de GANDOLFI provient du niveau 28 de la Breggia et ses caractéristiques biométriques font tomber son point figuratif à l'extérieur de l'aire de dispersion de cette sous-espèce (voir le diagramme, fig. 9, p. 61):
- loges globuleuses à comprimées;
- 6 à 8 loges au dernier tour;
- carène partiellement absente au dernier tour, mais toujours nette sur les premières loges;
- en général, une ouverture supplémentaire ombilicale par loge;
- rares cas d'apparition d'une (ou 2) ouverture suturale;
- formes peu convexes dorsalement;
- caractéristiques biométriques:
  coordonnées de l'ellipse ... $h/D = 150–250$
  $h'/h+h' = 600–800$;
  dessin-robot: le centre de gravité de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*, dans le niveau K. 1755, comporte 7 exemplaires typiques dont nous avons superposée les silhouettes (voir fig. 19, 1a). Nous en avons déduit un tracé intermédiaire schématique qui donne le dessin-robot de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* avec les valeurs suivantes des paramètres ... $h/D = 213$
  $h'/h+h' = 690$ (voir fig. 19, 1b);
- extension stratigraphique: cette espèce est abondante dans le premier niveau étudié ici, elle a complètement disparu dès le niveau K. 1810, donc avant la fin de l'Albien supérieur.

Rot. (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI) 1957

Pl. 1, fig. 5a–c et 6a–c

1942 *Globotruncana ticinensis typica* GANDOLFI, p. 113; pl. 2, fig. 3a–c; pl. 4, fig. 10, 11, 23; pl. 5, fig. 2, 4; pl. 8, fig. 4–7; pl. 12, fig. 1; pl. 13, fig. 11a, b; 12a, b; 14.

1957 *Globotruncana* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* GANDOLFI; GANDOLFI, p. 59; pl. 8, fig. 2a–c.
1959 *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI); KLAUS, p. 804, pl. 1, fig. 1a–c.

L'holotype de GANDOLFI provient du niveau 29 de la Breggia. Les paramètres biométriques mettent son point figuratif sur le bord de l'aire de dispersion de la variété conique de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *ticinensis ticinensis* (voir fig. 20):
- loges globuleuses à comprimées;
- 6 à 8 loges au dernier tour;

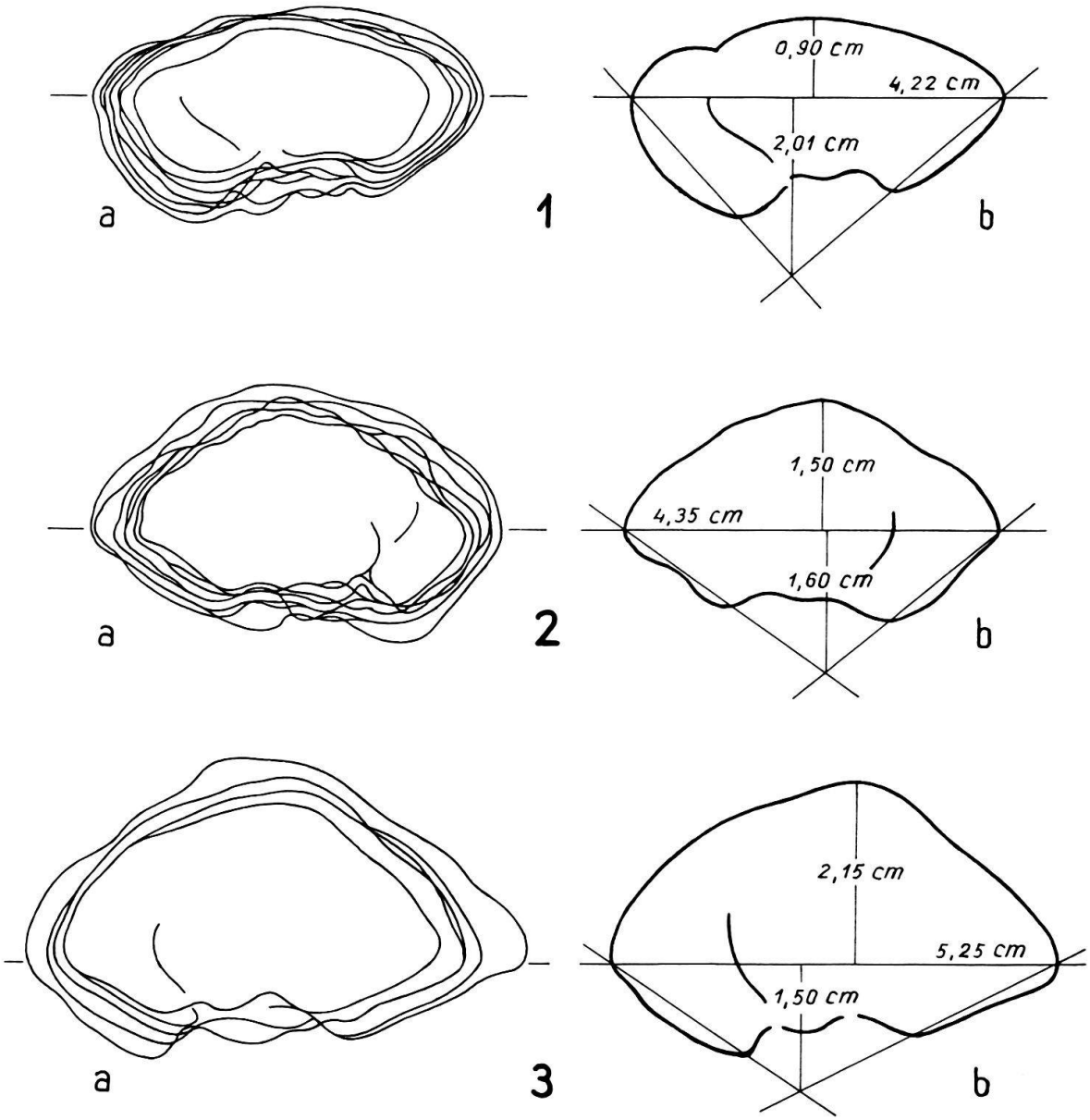


Fig. 19. Dessins-robots de 3 espèces de Thalmanninelles.
1a: 7 exemplaires de *Rot. (Thalm.) tic. subticinensis* du niveau K. 1755.
1b: dessin-robot de *Rot. (Thalm.) tic. subticinensis.*
2a: 8 exemplaires de *Rot. (Thalm.) tic. ticinensis* du niveau K. 1810.
2b: dessin-robot de *Rot. (Thalm.) tic. ticinensis.*
3a: 5 exemplaires de *Rot. (Thalm.) multiloculata* du niveau K. 1813.
3b: dessin-robot de *Rot. (Thalm.) multiloculata.*

- 1 carène vraie présente sur 4 à 8 loges au dernier tour;
- 1 ouverture supplémentaire ombilicale par loge;
- cas très rares d'apparition d'une ouverture suturale;
- formes moyennement à fortement convexes dorsalement;
- caractéristiques biométriques:
  coordonnées de l'ellipse ... $h/D = 250–400$
  $h'/h+h' = 400–600$;

  dessin-robot: dans le niveau K. 1810, 8 exemplaires de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*, pris dans le centre de gravité de l'ellipse correspondante, donnent le dessin-robot, fig. 19, 2b, dont les valeurs des paramètres sont:

$$h/D = 344$$
$$h'/h+h' = 516;$$

- extension stratigraphique: cette espèce est présente dans tout l'Albien supérieur et nous avons vu qu'elle persiste dans le Cénomanien inférieur.

Discussion:

Les caractères biométriques que nous donnons ici correspondent à l'espèce type, mais nous avons signalé plus haut la présence de formes à convexité très accentuée, de même qu'un certain nombre de formes à convexité dorsale très faible. Pour mettre en évidence la position de ces variations par rapport à la forme type, nous avons réuni (voir fig. 20) sur le même diagramme de dispersion toutes les *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* des 5 niveaux. L'ellipse principale regroupe tous les individus dont les paramètres gravitent autour du centre de dispersion situé à $h/D = 350$ et $h'/h+h' = 500$; une

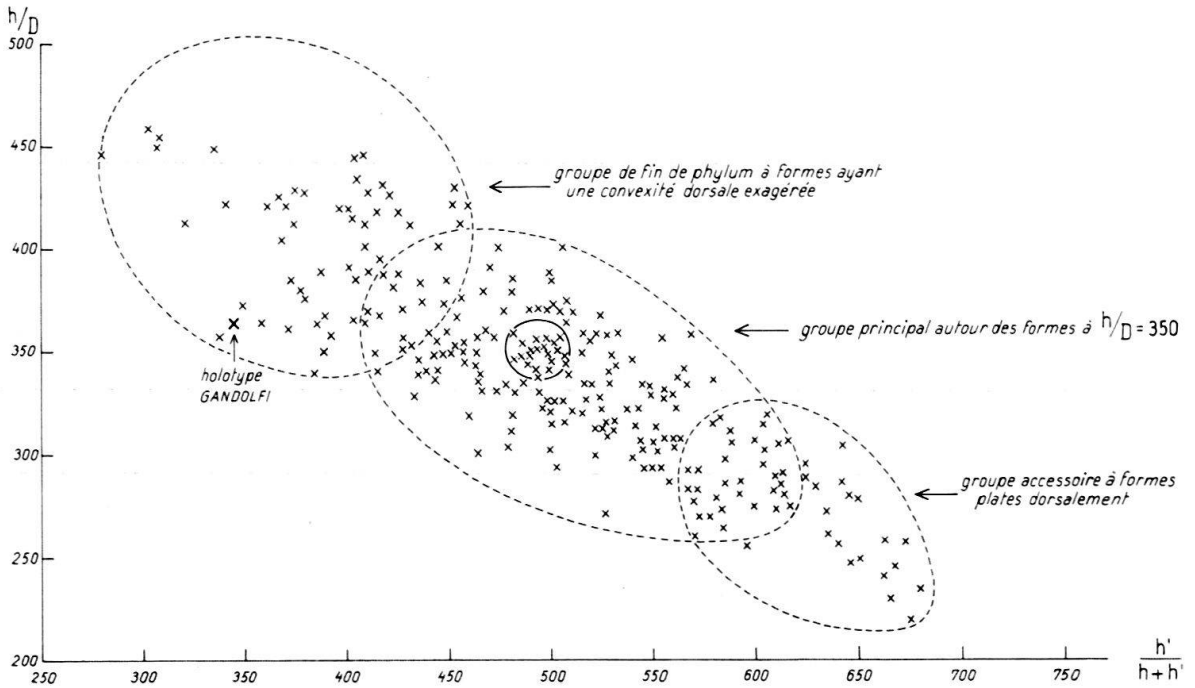


Fig. 20. Diagramme de dispersion de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* cumulant les résultats des 5 niveaux étudiés.

ellipse plus réduite fait apparaître un groupe accessoire, à formes plates, autour des valeurs $h/D = 280$ et $h'/h+h' = 560$–680; une autre variation apparaît vers les valeurs fortes de h/D, entre 350 et 450, $h'/h+h' = 300$ à 450. Ces formes (pl. 1, fig. 6a–c) à courbure dorsale supérieure à la moyenne, sont mal définies: tantôt larges et moyennement convexes dorsalement, tantôt étroites et fortement bombées. Nous les avons attribuées à un cas de dégénérescence de l'espèce. En se reportant à la figure 15, on pourra voir que ces variétés apparaissent lors du développement maximum de l'espèce. Les formes plates seraient dûes à un phénomène semblable mais inverse.

Un bel exemplaire de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*, dont nous donnons l'illustration figure 21, montre, face ventrale, la disposition parfaitement lisible des ouvertures ombilicales. Chaque loge s'ouvre dans l'ombilic par un orifice protégé par un court tunnel, orienté vers l'arrière de la loge dans le sens de l'enroulement. On peut ainsi voir que l'ouverture correspondant à chaque loge n'est pas celle qui vient directement dessous dans la cavité ombilicale, mais celle qui la précède immédiatement.

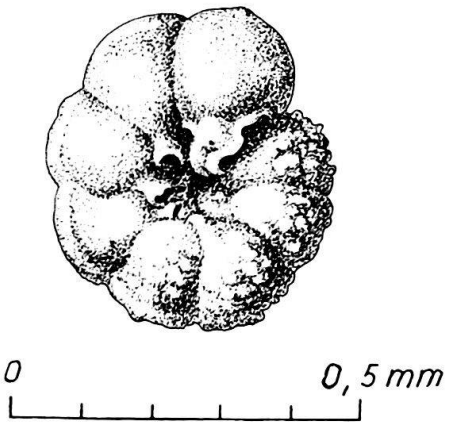


Fig. 21. Ouvertures supplémentaires ombilicales chez *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*. K. 1806/640.

Rot. (*Thalmanninella*) *multiloculata* (MORROW) 1934

pl. 2, fig. 3a–c

1934 *Globorotalia*? *multiloculata* MORROW, p. 200; pl. 31, fig. 3a–b, 5a–b.
1959 *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *multiloculata* (MORROW); KLAUS, p. 804, pl. 2, fig. 2a–c.

L'holotype de MORROW a des caractéristiques biométriques qui font tomber sont point figuratif sur le bord de l'aire de dispersion de l'espèce (voir fig. 13).

- loges globuleuses, rarement comprimées;
- 8 à 10 loges au dernier tour;
- 1 carène vraie toujours présente, au moins sur les 4 premières loges du dernier tour;
- 1 ouverture ombilicale par loge;
- cas timides d'ouvertures suturales, sur 1 ou 2 loges, chez les formes de passage;
- formes fortement convexes dorsalement;
- caractéristiques biométriques:
  coordonnées de l'ellipse... $h/D = 350$–450
  $h'/h + h' = 350$–500;

dessin-robot: dans le niveau K. 1813, 5 exemplaires de *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*, pris dans le centre de gravité de l'ellipse correspondante, donnent le dessin-robot, fig. 19, 3b, avec les valeurs suivantes des paramètres:

$$h/D = 409$$
$$h'/h+h' = 410;$$

- extension stratigraphique: cette espèce débute avant la fin de l'Albien supérieur et se poursuit dans le Cénomanien inférieur. Nous n'avons pas atteint son extinction.

Rot. (*Thalmanninella*) *apenninica* (RENZ) 1936

Pl. 2, fig. 1a–c

1936 *Globotruncana apenninica* RENZ, p. 14, fig. 2 (section gauche).
1942 *Globotruncana apenninica* RENZ, var. *alpha* GANDOLFI, p. 117, fig. 40a–c; pl. 4, fig. 112.
1957 *Globotruncana* (*Rotalipora*) *apenninica balernaensis* GANDOLFI; GANDOLFI, p. 60, pl. 8, fig. 3a–c.
1962 *Rotalipora apenninica apenninica* (RENZ), LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA, p. 266, pl. 19, fig. 2a–c.

- Loges comprimées;
- 6 à 8 loges au dernier tour;
- 1 carène vraie toujours présente, sur toutes les loges du dernier tour;
- 1 ouverture suturale toujours présente, au moins sur la dernière loge, les autres loges portant 1 ouverture ombilicale;
- courbure dorsale constante, autour de $h/D = 300$, à l'origine de l'espèce;
- $h'/h+h'$ est trop variable pour être caractéristique;
- extension stratigraphique: les premiers exemplaires typiques de l'espèce apparaissent dans les niveaux 29 à 33 de GANDOLFI 1942, c'est-à-dire nettement au sommet de l'Albien supérieur et non dans le Cénomanien inférieur. Ceci vient confirmer les données les plus récentes sur l'extension de cette espèce (cf. J. SIGAL, 1956, 1966; COTILLON, MOULLADE & PORTHAULT, 1965; RENZ, LUTERBACHER & SCHNEIDER 1963).

Rot. (*Thalmanninella*) *greenhornensis* (MORROW) 1934

Formes de passage, pl. 2, fig. 4a–c et 5a–c

Cette espèce est encore, à l'origine, très proche de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis.*

1934 *Globorotalia greenhornensis* MORROW, p. 199; pl. 31, fig. 1a–c.
1959 *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *greenhornensis* (MORROW); KLAUS, p. 805; pl. 2, fig. 3a–c.

- Loges comprimées;
- 7 à 9 loges au dernier tour;
- 1 carène vraie sur toutes les loges du dernier tour;
- pas d'ouverture suturale;
- 1 ouverture supplémentaire ombilicale par loge;
- enroulement trochoïde plus serré que les autres espèces citées ci-dessus;
- la face ventrale des premières loges du dernier tour présente des pustules péri-ombilicales, comme dans le cas de *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*;

- courbure dorsale intermédiaire entre *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* et *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*;
- caractéristiques biométriques:
  coordonnées de l'ellipse... $h/D = 320–400$
  $h'/h+h' = 350–500$;
- extension stratigraphique: cette espèce, n'étant pas encore typique dans les derniers niveaux étudiés ici, n'apparaît donc pas avant le début du Cénomanien inférieur.

Interprétation phylogénétique et conclusions sur la notion d'espèce

Relations phylogénétiques envisagées (cf. fig. 17, p. 68)

Par l'étude statistique et paléontologique des populations de *Thalmanninelles* des 5 niveaux stratigraphiques successifs, nous avons pu caractériser plusieurs espèces et préciser les liens qui les unissent:

De l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* sort un faisceau de formes à caractères multiples et croisés, que nous avons appelé le groupe des «variants de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*», on y retrouve toujours les caractères de base de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*, auxquels viennent s'ajouter:

- soit la présence d'une carène sur plus de 4 loges au dernier tour;
- soit la présence d'une ouverture suturale sur la ou les deux dernières loges du dernier tour;
- soit la présence d'un nombre plus grand de loges au dernier tour.

Ces caractères ont été reconnus, isolés ou croisés, chez les individus examinés. De ce groupe de formes, s'individualisent alors 3 lignées:

- l'une donnant *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*;
- l'autre donnant *Rot.* (*Thalm.*) *multiloculata*;
- la dernière *Rot.* (*Thalm.*) *apenninica*;
  dont nous avons analysé plus haut l'apparition. Elles ont toutes *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* pour ancêtre le plus proche (voir note infrapaginale, p. 68).

Enfin, un dernier groupe se détache de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*, c'est *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis*.

Un fait que nous expliquons encore mal, est à signaler: chez toutes ces espèces en formation, plus l'on est encore éloigné de l'émergence de l'espèce, c'est-à-dire, plus l'on est près de la souche ancestrale, et plus les formes intermédiaires sont nombreuses. La nature semble jeter à profusion une grande quantité de mutations dans le combat que représente la formation d'une espèce: mais beaucoup sont non-viables, ce qui expliquerait l'hécatombe avant l'émergence. Toutes les mutations ne peuvent être reconnues actuellement par l'observateur; nombreuses sont celles qui ont eu une durée trop brêve pour être accessibles à notre investigation, plus nombreuses encore sont celles qui n'ont pas eu de répercussion immédiate sur la morphologie externe (c'est

tout ce qu'il nous reste à observer), mais n'en ont pas moins entraîné l'incapacité à survivre.

Au cours de nos observations minutieuses, nous avons eu l'occasion de trouver 2 individus présentant une mutation intéressante: il s'agit de formes extrêmement proches de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis*. L'exemplaire K. 1813/126 a été illustré ici (fig. 22). Il présente 6 loges $^1/_2$ au dernier tour; la forme habituelle de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis* se retrouve sur les 4 premières loges où l'on voit la carène perlée, les faces dorsale et ventrale couvertes de pustules, du coté ombilical l'ouverture supplémentaire à la base des loges. Mais les 2 dernières loges prennent un aspect totalement différent: la dernière est lisse, renflée, avec un profil du type *Rot.* (*Rot.*) *montsalvensis*, mais sans carène; sur la face ventrale elle porte une belle ouverture principale intériomarginale-ombilicale avec une grosse lèvre, et une grande ouverture supplémentaire suturale, avec bourrelet. L'avant-dernière loge a, de même, un profil de *montsalvensis*, sans carène, la surface non pustuleuse, et sur la face ventrale une ouverture supplémentaire dédoublée dans la suture. Cette loge a formé, en plus, une ouverture supplémentaire ombilicale, dont la position montre bien la différence avec les ouvertures suturales coexistantes.

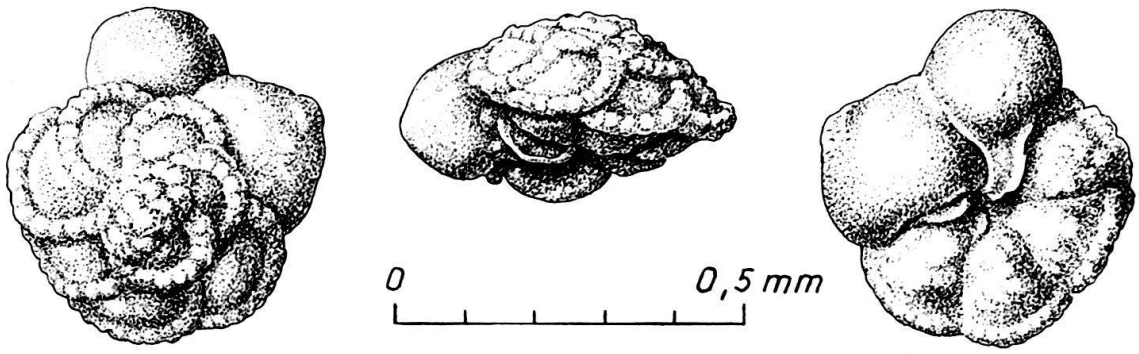


Fig. 22. *Rot. (Thalm.) tic. ticinensis*, individu aberrant dont les dernières loges sont du type *Rot. (Rot.) montsalvensis*. Exemplaire K. 1813/126.

Interprétation

Il s'agirait là d'une forme du groupe à potentialités variées, venant donc de *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis*, mais ce serait un mutant extrêmement rare (du moins pour l'observateur; peut-être pas dans la nature où les essais se sont faits dans toutes les directions). Cette forme commence comme *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* ou *tic. ticinensis*, mais les dernières loges, celles qui habituellement (lorsqu'il s'agit d'un intermédiaire entre *subticinensis* et *ticinensis*) apparaissent avec les caractères ancestraux de *subticinensis*, montrent ici un saut en avant, un passage brutal par la forme des loges et la position des ouvertures supplémentaires suturales. Sur la base de ces observations peut-on encore séparer *Thalmanninelles* et *Rotalipores* en 2 genres différents? Il semblerait que non. Il convient cependant de noter que la coexistence, sur la 2ème loge avant la fin, d'ouvertures supplémentaires suturale et ombilicale, montre bien qu'il s'agit de caractères régis par des gènes différents. Une explication physiologique (impossible bien sûr sur ces espèces fossiles) mettrait au clair l'incompatibilité de ces 2 sortes d'ouvertures sur la même loge.

Une dernière observation nous paraît importante à signaler: lorsque l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. subticinensis* commence à évoluer, par l'apparition de plusieurs caractères nouveaux et croisés sans ordre, nous pensons à une explosion. Pourtant très rapidement, nous assistons à un regroupement des caractères, canalisés dans 3 lignées, comme si se trouvait là la seule condition de la survie des nouvelles espèces.

Il nous est impossible de travailler sur les relations chromosomiques qui ont engendré ces variations, mais nous avons la chance de pouvoir suivre 1, 2 ou 3 caractères combinés à travers un nombre d'espèces assez réduit, sur un espace de temps plus grand que n'en a le biologiste. Les possibilités restent immenses pour l'étude de la formation des espèces. Cependant, les précautions initiales sont primordiales et délicates: il faudra choisir une espèce-souche parfaitement connue dans son extension verticale et horizontale, dans sa morphologie, dans ses formes d'adaptation aux différents faciès où elle a vécu. Il sera nécessaire de connaître aussi les rameaux évolutifs qui y ont pris naissance, afin de choisir judicieusement les 2 ou 3 caractères qui seront à suivre à travers les couches stratigraphiques successives. Une étude statistique entreprise alors sur plusieurs populations, mais précisée par l'analyse spécifique de chaque individu, à travers un intervalle de temps (variable suivant la vitesse de l'évolution étudiée) au moins mesurable à l'échelle géologique, aura de grandes chances d'aboutir à des résultats intéressant non seulement la paléontologie et la stratigraphie fine, mais aussi la génétique et la biologie.

Conclusions sur la notion d'espèce en Paléontologie

On reproche beaucoup à l'espèce, depuis plusieurs années, de n'être qu'un schéma fixe, représenté par une forme unique: l'holotype de l'espèce selon LINNÉ. La notion biologique de l'espèce pourrait être appliquée à notre matériel fossile en prenant, par exemple, le développement de l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *tic. ticinensis.*

On la voit apparaître, se développer, se préciser morphologiquement et numériquement (dans le temps et dans l'espace), tenter 2 variétés, et un rameau viable qui a donné l'espèce *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis.* L'espèce, uniquement fossile ici, donne lieu alors à une diagnose qui comprend forcément: la description de la forme ayant atteint son plein épanouissement (niveau stratigraphique optimum), mais aussi les détails des formes prae- et post-maximum qui gravitent autour de ce qu'on appelait «l'holotype». L'espèce-fossile doit pouvoir englober les formes de la période préparatoire (nombreuses formes intermédiaires), les formes de la période de déclin, donnant lieu à des variétés, parfois, par l'exagération d'un caractère (augmentation de la convexité dorsale, de la taille, etc...). Ceci devrait entraîner une plus grande simplification de la classification par le regroupement de formes dont les liens spécifiques semblent évidents. Mais le travail de longue haleine qui serait nécessaire ne permet pas pour l'instant une généralisation de cette méthode.

BIBLIOGRAPHIE

Paléontologie stratigraphique

COTILLON, P., MOULLADE, M., et PORTHAULT, B. (1965), *Recherche de microfossiles permettant de définir la limite entre l'Albien et le Cénomanien dans les chaines subalpines méridionales*, C. r. somm. Séanc. Soc. geol. Fr. *3*.

GANDOLFI, R. (1942), *Ricerche micropaleontologiche e stratigrafiche sulla Scaglia e sul Flysch Cretacei dei dintorni di Balerna (Canton Ticino)*, Riv. Ital. Pal. Mem. *4*, 48.

– (1957), *Notes on Some Species of Globotruncana*, Contr. Cushman Fdn foramin. Res. *8*/2.

KLAUS, J. (1959), *Le «Complexe schisteux intermédiaire» dans le synclinal de la Gruyère (Préalpes médianes)*, Eclogae geol. Helv. *52*/2.

MASLAKOVA, N. I. (1961), *Sur la systèmatique et la phylogènie des genres Thalmanninella et Rotalipora (Foraminifera)*, Zurn. Paleontol. Akad. Nauk SSSR n° *1*, 50–55; trad. J. SIGAL, réf. IFP n° 10.156.

PREMOLI-SILVA, I., et LUTERBACHER, H. P. (1962), *Note préliminaire sur une révision du profil de Gubbio, Italie*, Riv. Ital. Paleont. *68*/2.

REICHEL, M. (1949), *Observations sur les Globotruncana du gisement de la Breggia (Tessin)*, Eclogae geol. Helv. *42*.

RENZ, O., LUTERBACHER, H. P., et SCHNEIDER, A. (1963), *Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im Albien und Cenomanien des Neuenburger Jura*, Eclogae geol. Helv. *56*/2.

SIGAL, J. (1948), *Notes sur les genres de Foraminifères Rotalipora* BROTZEN *1942 et Thalmanninella. Famille des Globorotaliidae*, Revue Inst. fr. Pétrole *3*/4.

– (192), *Aperçu stratigraphique sur la Micropaléontologie du Crétacé*, XIXe Congrès géol. int., Monographies régionales, 1re série, Algérie *26*.

– (1955), *Notes micropaléontologiques nord-africaines*. II: *Sur l'extension du genre Ticinella* REICHEL 1949. III: *Rosalines à une carène du Cénomanien et du Sénonien inférieur*, C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr. fasc. *12*, 225–226.

– (1956), *Notes micropaléontologiques malgaches*. II: *Microfaunes albiennes et cénomaniennes* C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr. *12*, 210–214.

– (1958), *La classification actuelle des familles de Foraminifères planctoniques du Crétacé*, C.r, somm. Séance. Soc. géol. Fr. *12*, 262–263.

– (1963), *Conclusions du Colloque de Stratigraphie sur le Crétacé inférieur en France. Lyon, septembre 1963*, C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr. *8*, 292–294.

– (1964), *La qualification de l'orifice du test, sa signification taxinomique et son rang hiérarchique dans les classifications naturelle ou pratique des Foraminifères planctoniques*, C. r. somm Séanc. Soc. géol. Fr. *8*, 328–330.

– (1966), *Contribution à une monographie des Rosalines*. I: *Le genre Ticinella* REICHEL, *souche des Rotalipores*, Eclogae geol. Helv. *59*/1.

Etudes statistiques et notion d'espèce

BURMA, B. J. (1948–1949), *Studies in Quantitative Paleontology*. I: *Some Aspects of the Theory and Practice of Quantitative Invertebrate Paleontology*, J. Paleont. *22*/6.

CITA-SIRONI, M. B. (1963), *Tendances évolutives des Foraminifères planctiques (globotruncanae) du Crétacé supérieur*, dans: *Evolutionary Trends in Foraminifera* (Elsevier, Amsterdam).

GEORGE, T. N. (1956), *Biospecies, Chronospecies and Morphospecies*, The Systematics Association, publication n° 2, 123–137.

GLAÇON, G. (1959), *Remarques au sujet des Foraminifères du sous-ordre des Pluriloculinidea*, Bull. Soc. géol. Fr. [7], *1*, 645–647.

GRABERT, B. (1959), *Phylogenetische Untersuchungen an Gaudryina und Spiroplectinata (Foraminifères) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb*, Abh. senkenb. naturforsch. Ges. 498.

KLAUS, J. (1960), *Etude biométrique et statistique de quelques espèces de Globotruncanidés*. I: *Les espèces du genre Praeglobotruncana dans le Cénomanien de la Breggia*, Eclogae geol. Helv. *53*/1.

LAMOTTE, M. (1948), *Introduction à la biologie quantitative* (Masson éd., Paris).

LE CALVEZ, J. (1938), *Recherches sur les Foraminifères*. I: *Développement et reproduction*, Arch. Zool. exp. gén. *80*/3.

– (1950), *Place de la méïose et sexualité*, Arch. Zool. exp. gén. *87*/4.

MATSCHINSKI, M. (1962), *Problème de la transformation des espèces et méthodes statistiques*, C. r. somm. Séance. Soc. géol. Fr. *4*, 104.

RAUZER-CHERNOUSSOVA, D. M. (1965), *Dating the Emergence of New Species in the Geologic Past* (translation), Int. Geol. Rev. *7*/11, 2049–2053.

SIGAL, J. (1966), *Le concept taxinomique de spectre*, Mém. n° 3, Soc. geol. Fr.

SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (1956), *Un symposium sur «The species concept in Palaeontology»*, The Systematics Association, publication n° 2 (London).

TINTANT, H. (1963), *Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de Paléontologie quantitative*, Thèse (Dijon).

– (1965), *Quelques réflexions sur l'évolution des Foraminifères*, Cahiers d'études biologiques n° *13*, *14* et *15*.

VIALLI V. (1963), *Il problema della specie e la Paleontologia*, Giornale Geol., ser. II, 31, 1963.

Manuscrit reçu le 11 octobre 1966

Planche I

Fig. 1a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis* (GANDOLFI). K. 1755/61. Profil de la Breggia, niveau 28, Albien supérieur.

Fig. 2a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis*, passant à *Rotalipora* (*Thalman ninella*) *apenninica*. K. 1806/628. Profil de la Breggia, entre les niveaux 28 et 29, Albien supérieur.

Fig. 3a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis*, passant à *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *apenninica*. K. 1806/618. Profil de la Breggia, entre les niveaux 28 et 29, Albien supérieur.

Fig. 4a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis*, passant à *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis*. K. 1806/639. Profil de la Breggia, entre les niveaux 28 et 29, Albien supérieur.

Fig. 5a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI). K. 1813/8. Profil de la Breggia, niveau 34, Albien supérieur.

Fig. 6a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis* (GANDOLFI), variété conique. K. 1810/61. Profil de la Breggia, entre les niveaux 30 et 33, Albien supérieur.

Grossissement 75 ×.

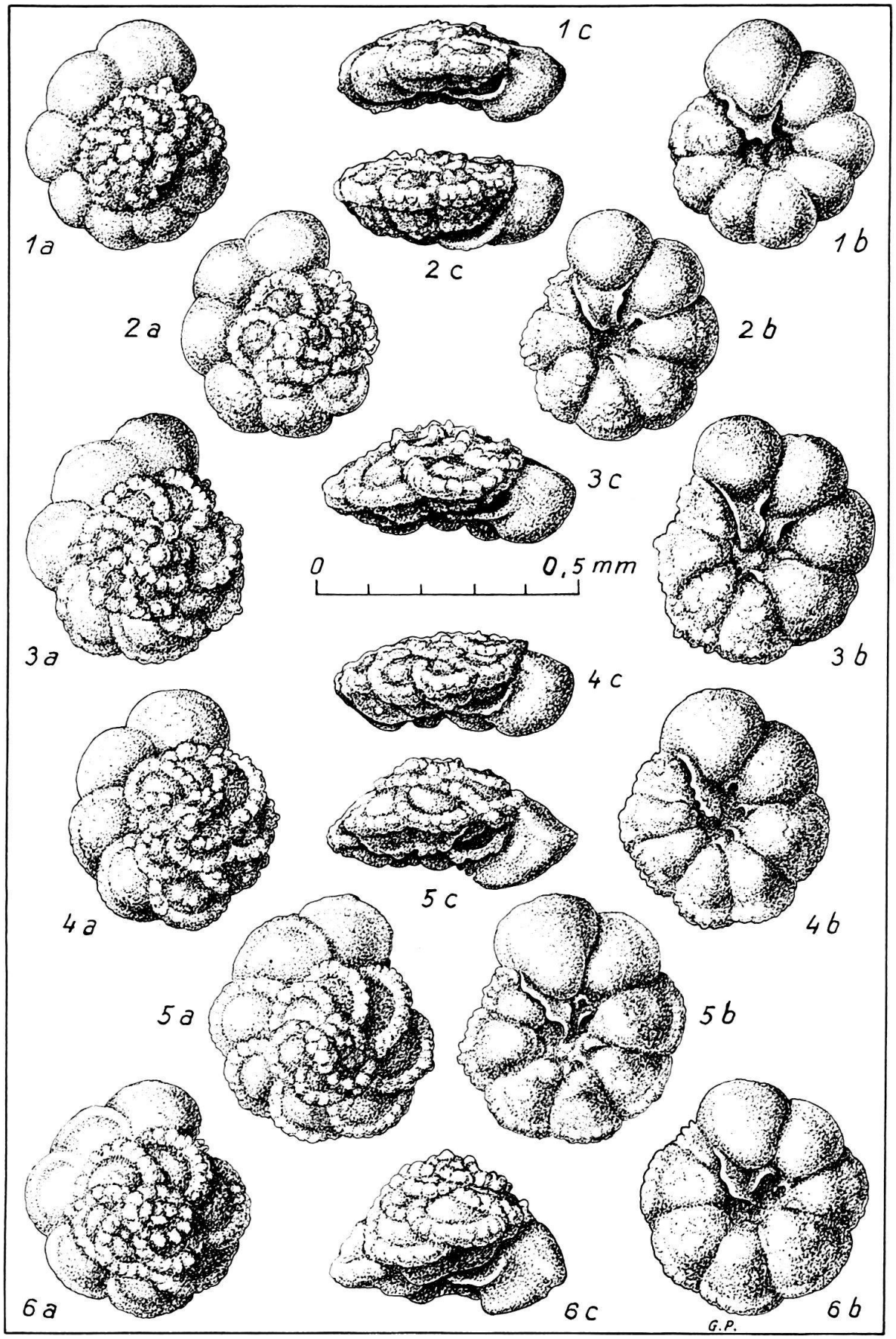

1 c
1 a
1 b
2 c
2 a
2 b
3 c
0
0,5 mm
3 a
3 b
4 c
4 a
4 b
5 c
5 a
5 b
6 a
6 c
6 b
G.P.

Planche II

Fig. 1a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *apenninica* (RENZ). K.1813/16. Profil de la Breggia, niveau 34, Albien supérieur.

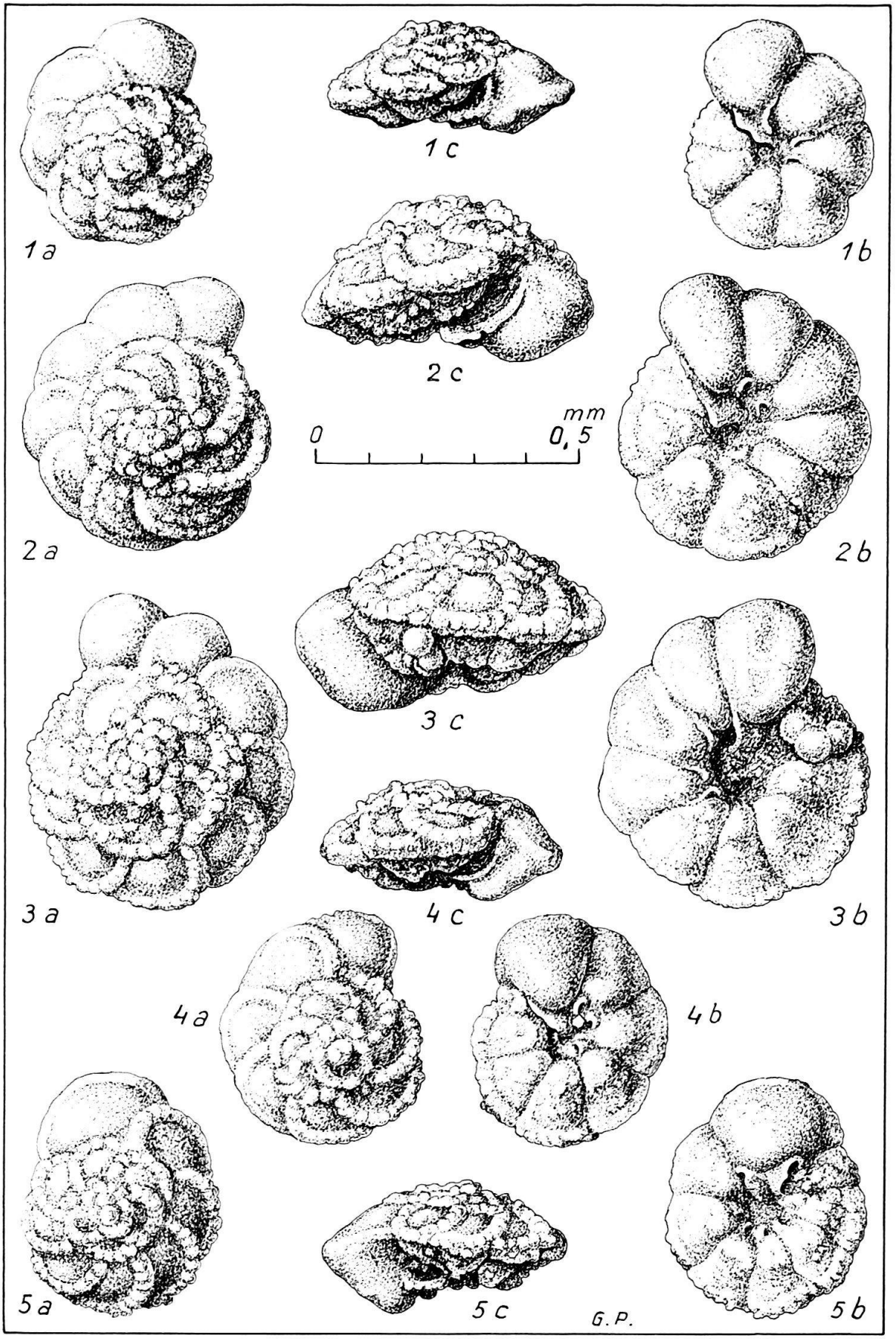
Fig. 2a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis subticinensis*, passant à *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *multiloculata*. K.1810/121. Profil de la Breggia, entre les niveaux 30 et 33, Albien supérieur.

Fig. 3a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *multiloculata* (MORROW). K.1813/116. Profil de la Breggia, niveau 34, Albien supérieur.

Fig. 4a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis*, passant à *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *greenhornensis* (MORROW). K.1813/169. Profil de la Breggia, niveau 34, Albien supérieur.

Fig. 5a–c *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *ticinensis ticinensis*, très proche de *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *greenhornensis* (MORROW). K.1813/51. Profil de la Breggia, niveau 34, Albien supérieur.

Grossissement 75 ×.


1a
1c
1b
2c
2a
mm
0
0,5
2b
3c
3a
3b
4c
4a
4b
5a
5c
5b
G.P.