

PHYLOGENÈSE DES AMMONITES HÉTÉROMORPHES DU CRÉTACÉ INFÉRIEUR

N. Dimitrova

I. INTRODUCTION

La taxonomie, la position systématique de la signification phylogénétique des Ammonites hétéromorphes ont occupé nombre de paléontologues durant près de 170 ans. Des renseignements isolés et fragmentaires à leur sujet sont connus dès 1792 et 1801, quand Lamarck décrit les genres *Baculites* et *Turrilites*. Un peu plus tard Parkinson (1811) communique les genres *Scaphites* et *Hamites*, alors qu'en 1837 Leveillé et Sowerby publient respectivement les genres *Crioceratites* et *Tropaeum*. Trois ans après eux d'Orbigny (1840) a créé les genres *Toxoceras*, *Ancyloceras*, *Ptychoceras* et *Helicoceras* — groupés en la famille Ammonitidae.

Des collections riches d'Ammonites déroulées du Crétacé inférieur décrivent Ooster (1857), Neumayr et Uhlig (1881, 1883), Sarasin et Schöndelmayer (1901—1902), v. Koenen (1902), Sarkar (1955), Друщиц et Кудрявцев (1960), Casey (1960—1965), Wiedmann (1962), Thomel (1964), Димитрова (1967), etc.

Certains parmi les auteurs énumérés traitent en plus de la taxonomie également la position systématique et la signification phylogénétique de ce grand groupe hétéromorphe. C'est ainsi que Neumayr et Uhlig (1881) n'admettent pas d'une façon marquée la classification morphologique des Ammonites déroulées par d'Orbigny et proposent une subdivision des espèces de Crioceratites en tenant compte de leur origine et liens phylogénétiques. Tout comme Quenstedt (1846) et Pictet (1863), ils voient dans le hoplite enroulé de façon normale *l'Amm. angulicostatus* d'Orb., fondateur des Ammonites déroulées. Il est à retenir également l'opinion de Sarkar (1955) concernant le lien étroit de certains groupes de *Crioceratites* avec des représentants de Neocomitinae.

La systématique des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur est abordée également par des auteurs qui ne se sont pas occupés d'une manière directe de leur élaboration monographique. Zittel (1924) groupe en deux familles — Lytoceratidae et Hoplitidae — les Ammonites déroulées connues jusque là de l'ordre — *Ammonoidea* et souligne l'affinité du „genre“ *Crioceras* avec quelques hoplites. E. L. Basse (1952) répartit les Ammonites à tests hétéro-

morphes en trois superfamilles — Criocerataceae, Hamitacea et Scaphitacea du sous-ordre Lytoceratina (Ammonoidea). La systématique de Wright (1952, 1957) se distingue sensiblement de celle de Basse. Il classe également les Ammonites développées dans le sous-ordre Litoceratina, mais ne propose que deux super-familles — Ancylocerataceae et Turrilitaceae. La conception relative aux liens réciproques et les orientations génétiques des différents groupes d'Ammonites déroulées du rang de famille est exprimée par Wright au diagramme (fig. 1). En 1958, un groupe de paléontologues soviétiques Лупнов, Друщиц, Эристави et etc. proposent une nouvelle répartition des unités taxonomiques déjà existantes des Ammonites déroulées. Ils classent la plupart d'entre elles dans la superfamille Ancylocerataceae, une seconde et plus petite partie — aux Berriasellaceae, normalement enroulées du sous-ordre des Ammonitina, tandis qu'une troisième partie — dans la superfamille Turrilitaceae du sous-ordre Lytoceratina.

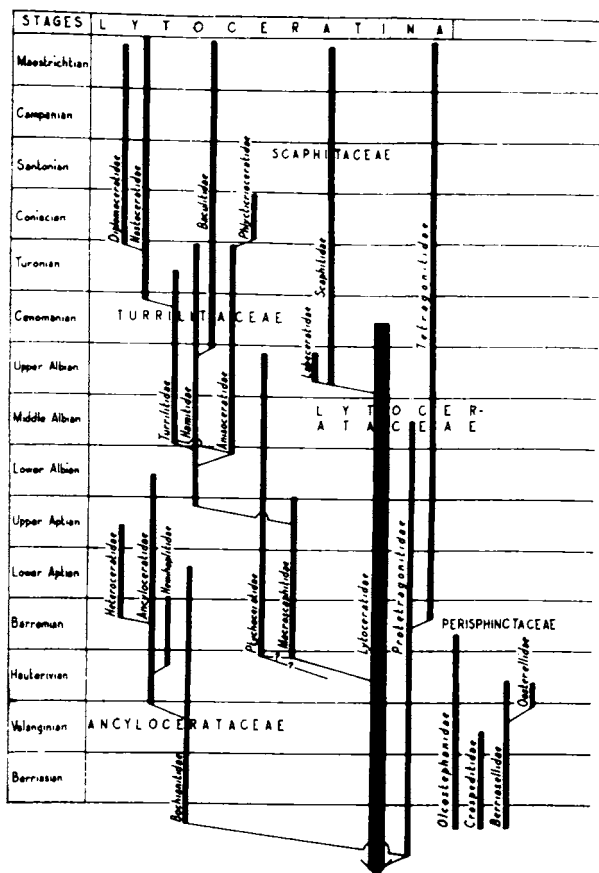


Fig. 1. Diagramme du développement phylogénétique des Ammonites crétacées (jusqu'à famille) d'après Wright, 1957

Afin d'élucider les liens phylogénétiques des Ammonites, il étudie la suture et son ontogénèse. Les superfamilles Ancylocerataceae et Turrilitaceae sont examinées par lui ensemble et il ne manifeste aucun doute quant à leur genèse — de Lytocerataceae. En 1966, Wiedmann consacre son ouvrage à la classification des Ammonites post-triassiques. En tant qu'indice taxonomique il admet le nombre des éléments de la suture. Wiedman ajoute aux trois sous-ordres déjà existants, un sous-ordre nouveau — Ancyloceratina.

Presque tous les schémas systématiques des Ammonites hétéromorphes élaborés jusqu'à présent, à quelques exceptions près, portent le caractère des ainsi dits groupements typologiques. Le lien entre les différentes catégories taxonomiques y est basé généralement sur des indices extérieurs morpholo-

giques et de ce fait s'est avéré très lâche. Les tentatives des différents auteurs ayant en tête Neumayr et Uhlig d'établir des liens génétiques entre les différents groupes taxonomiques n'amenèrent pas, toutefois, à l'élaboration de schémas du type des schémas phylogénétiques. Aussi difficile que s'est avéré dans ce genre d'exploration l'observation et l'application de certains principes fondamentaux de la systématique, ceux-ci garantissent pourtant le succès sous ce rapport.

Quoique la phylogénie et la systématique en tant que sciences poursuivent des tâches différentes et ne se superposent pas l'une l'autre, les principes et les méthodes de leur exploration sont les mêmes. Ils sont, chez la phylogénie, indispensables afin d'établir la continuité réelle et le lien réciproque entre les catégories taxonomiques, alors que chez la systématique il s'agit de séparer les chaînons réels dans cette continuité.

Tout dernièrement, Руженцев (1960) propose cinq principes à appliquer à l'étude phylogénétique des Ammonites paléozoïques qui de par leur essence se rapprochent du „principe du triple parallélisme“ de Heckel. Ce sont là le principe chronologique, homologique, ontogénétique, horologique et le principe du chaînon fondamental. De l'application complexe de ces principes dépend, selon Руженцев, le succès dans le travail visant le rétablissement de la marche historique de développement d'un groupe taxonomique donné.

Il est parfaitement clair que la phylogenèse d'un groupe donné ne saurait être comprise que moyennant la séparation des différentes catégories taxonomiques reflétant l'unité effective entre les individualités qui s'y trouvent. L'accès toujours plus proche à cette réalité, selon Руженцев, exige non seulement l'observation méthodique de la substitution d'un groupe par un autre dans le temps et l'espace, mais il est indispensable de saisir le moment auquel au sein de l'ancien s'engendre le nouveau, suivre son évolution et enfin son dépérissement dans la lutte avec des formes mieux adaptées à la vie.

La justesse lors de la détermination de la catégorie taxonomique dépend du mode d'étude des indices d'un groupe donné. Руженцев est d'avis que le principe de la valeur égale des tous les indices prônés par les partisans des classifications „naturelles“ doit être réfuté. D'après lui, l'étude historique des organismes nous permet d'affirmer que l'importance des indices est déterminée par l'époque de leur manifestation du développement ontogénétique. Ainsi donc, le succès de l'entreprise dépend aussi du savoir faire dans la séparation des indices essentiels pour une étape donnée du développement de l'organisme.

Les indices morphologiques extérieurs, exposés toujours à l'action directe de l'ambiance externe, manifestent une grande inconstance et une labilité de sorte qu'ils ne revêtent pas une importance particulière lors de la séparation des groupes taxonomiques d'un rang plus élevé. Et au contraire, es indices internes ne subissant pas l'action directe de l'ambiance extérieure, comme le siphon, les cloisons et la suture ont été utilisés comme base de certaines élaborations systématiques. La position du siphon par rapport au côté extérieur a été à la base de la position systématique adoptée par Fischer (1887) — *Retrosiphonata* et *Prosiphonata*; par Zittel (1895) — *Extrasiphonata* et *Intrasiphonata*; par Schindewolf (1923) — *Immotosiphonata* et *Motosiphonata* et plus tard, en 1931 — *Extrasiphonata* et *Variosiphonata*.

Les cloisons offrent, par leur plissement, une grande diversité qu'on ne saurait toujours observer dans les matériaux paléontologiques. Bien plus accessibles sous ce rapport s'avèrent les contours extérieurs du côté interne de la coquille qui représentent l'ainsi dite suture. Elle consiste en lobes et en selles qui, au cours du développement historique des Ammonites ont subi de grandes modifications pour atteindre des contours d'une complexité extraordinaire. La portée de la suture lors de la détermination des unités taxonomiques de tout rang et à propos de leur rattachement à des rangées phylogénétiques est excessivement grande. A la question de savoir pourquoi la suture joue-t-elle précisément un rôle aussi important dans ces élaborations, Руженцев (1960) répond de manière très approfondie et argumentée en se basant sur ses études fondamentales de la suture chez les Ammonites paléozoïques. Tout d'abord, il faut, d'après lui, se rendre à l'évidence que la suture n'est pas seulement un indice, mais constitue un ensemble de quelques qualités intimement liées entre elles. Elle revêt une grande importance fonctionnelle, contrecarrant en premier lieu toutes sortes de tensions mécaniques qui menacent le test et, en second lieu, en isolant la chambre de gaz située derrière elle. Celle-ci garantit la possibilité de nage de la coquille. Cet indice acquiert ainsi une importance d'adaptation. Dans le processus d'évolution, les propriétés d'adaptation de l'organisme acquièrent des qualités de profonde organisation qui, de leur côté, se trouvent influencées par de nouvelles adaptations.

Les cloisons séparées de la partie postérieure du manteau apparaissent comme une formation interne non exposée à l'action directe externe du milieu. Indépendamment de ce fait, celles-ci et respectivement la suture en tant qu'indices d'adaptation, possèdent de grandes possibilités d'évolution. Leur grande plasticité et instabilité individuelle n'enfreignent cependant pas le type dans leur développement ontogénétique. Celui-ci est très constant et se trouve conservé dans les groupes phylogénétiquement liés entre eux (Руженцев, 1960).

Par sa complexité et la variété de sa structure, la suture a donné aussi naissance à une terminologie correspondante. Cette terminologie est toute formelle au début, n'exprimant que la forme et la disposition des éléments sur la coquille et cela dans le stade adulte de développement (Buch, 1829; d'Orbigny, 1842; Sanberger, 1850).

La terminologie du type génétique n'apparaît qu'en 1905 — Netling, Wedekind, 1913, Zittel, Douvillé, Basse, Schmidt (1921—1952), Schindewolf (1928—1963). Certains de ces auteurs utilisent comme point de départ le développement de la première cloison, d'autres, la seconde, tandis que d'autres encore les premiers 5—7 dans l'ordre consécutif. Les différentes dénominations des éléments de la suture sont désignées par des indices déterminés. Il existe dans la littérature spéciale une grande variété et des désaccords par rapport à leurs dénominations. On connaît aussi la controverse entre Руженцев (1964) et Schindewolf (1963) sous ce rapport. Les symboles proposés par Руженцев (1960) reflètent la genèse de chaque élément indépendamment de sa complication, démembrement et position ultérieurs, tandis que les formules fixent la marche de développement de la ligne de suture dans toute sa complexité.

La terminologie de Руженцев porte sur les six lobes suivants de la suture qui représentent ses éléments essentiels, s'étant développés déjà chez

les premiers représentants des Ammonitidae: V — lobe ventral ou abdominal, l'élément le plus ancien de par son origine, de la ligne de suture; O — omnimal ou lobe omnilatéral. De par son origine il s'avère le second élément et occupe la place entre la selle externe étroite et la selle dorsale ou interne. Plus tard, il cède sa place à d'autres éléments; D — lobe dorsal qui

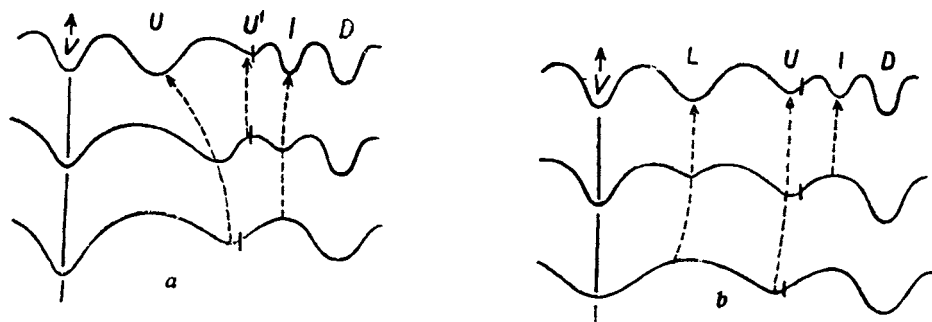


Fig. 2. Schéma du développement ontogénétique primaire de la suture des Ammonites
a) -type VU, b) -type VLU d'après Руженцев, 1960

est le troisième par ordre d'origine; U — lobe ombilical — le quatrième de par son origine. Il prend naissance du côté externe de la suture ombilicale et se substitue au lobe omnimal. Au cours du processus de son développement individuel, ce lobe ou bien reste à sa place ou bien se déplace en direction de la partie ventrale et devient morphologiquement latéral; L — lobe externe, latéral, non seulement du point de vue génétique, mais également morphologique. D'après Руженцев (1960), dans la suture des Ammonites mésozoïques ne se développe pas un lobe latéral du point de vue génétique; I — lobe latéral interne. Génétiquement il est lié au lobe dorsal et au cours du processus de son développement, il s'est déplacé en direction de la suture ombilicale.

Les indices des éléments essentiels utilisés dernièrement dans la littérature sont:

- VOLUID — d'après Руженцев;
- E — ALUI — d'après Schindewolf;
- E — LUKI — d'après Schmidt.

La complication des éléments essentiels au processus de l'évolution a dû s'effectuer soit par le démembrement des selles (L^1 , U^2), soit encore par le démembrement des lobes fondamentaux (L_2 , U_2).

En tant que base servant à l'élaboration des schémas systématiques des Ammonitidae est admise, selon Руженцев, (1960) la structure de la seconde cloisons et les suivantes, respectivement les lignes des sutures, qui ont une origine postembryonal. La première cloison, en tant que formation embryonale, manifeste un certain conservatisme dans son développement et pour cette raison elle ne saurait être utilisée pour le but mentionné. D'après Руженцев, le développement de la suture chez les Ammonites a évolué de la manière suivante: VO (chez les Agoniatidae, héritée des Bactritoidae), VO:D (apparaît déjà le troisième élément D). Parallèlement à ce type se développe un deuxième, chez lequel à la place de O se développe U, où

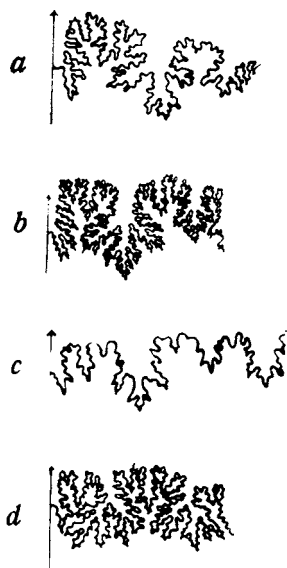


Fig. 3. Suture chez
 a — super-fam. Berriasellaceae (fam. Heteroceratidae, g. *Materonites*); b — super-fam. Ancylocerataceae (fam. Ancyloceratidae, g. *Crioceratites*); c — super-fam. Protancylocerataceae (fam. Protancyloceratidae, g. *Paraspinoceras*); d — super-fam. Turrillitaceae (fam. Bochianitidae; sous-fam. Ptychoceratinae, g. *Hamulina*)

ation des représentants. Il s'ensuit un système qui se distingue essentiellement de ceux de déjà existants:

- Ordre **Ammonitida**
- Sub-ordre **Ammonitina**
- Super-famille **Ancylocerataceae** Meek, 1876
- Famille **Himantoceratidae** n. fam.
- Famille **Ancyloceratidae** Meek, 1876
- Famille **Protocrioceratidae** n. fam.
- Super-famille **Protancylocerataceae** Breistroffer, 1947
- Famille **Protancyloceratidae** Breistroffer, 1947
- Famille **Leptoceratidae** Manolov, 1962
- Super-famille **Berriasellaceae** Spath, 1922
- Famille **Heteroceratidae** Hyatt, 1900
- Super-famille **Scaphitaceae** Meek, 1876
- Famille **Scaphitidae** Meek, 1876
- Sub-ordre **Lytoceratina**
- Super-famille **Turrillitaceae** Meek, 1876
- Famille **Bochianitidae** Spath, 1922
- Sub-famille **Bochianitinae**
- Sub-famille **Ptychoceratinae**

¹ La position de la ligne ombilicale est désignée par : (deux points); les indices des éléments imparfaitement individualisés sont donnés entre des parenthèses droites (), tandis que les indices établis approximativement sont donnés entre grandes parenthèses [].

Le nombre des genres est sensiblement réduit (49) en comparaison de celui que connaît la littérature (environ 75), vu que plusieurs noms se sont avérés des synonymes, alors que d'autres (environ 8) n'ont pas été compris dans le schéma en raison d'absence de données sur leur suture (voir la liste en fine).

La suture de toutes les Ammonites déroulées est assujettie en ligne générale à la formule VUID. Les différents contours et forme de ses éléments ne pouvant pas être exprimés par la formule sont décrits à propos des unités taxonomiques correspondantes (fig. 3).

II. SYSTÉMATIQUE DE LA SUPER-FAMILLE ANCYLOCERATAEAE MEEK, 1876

Super-ordre AMMONOIDEA

Ordre AMMONITIDA

La coquille possède une forme et sculpture des plus variées. Le siphon à l'état adulte est toujours ventral. D'une manière générale, la suture est fortement développée, à contours complexes. La seconde suture est désignée par la formule VUU¹:ID (V₁V₁) UU¹:ID. La complication a suivi la voie de l'apparition de U₁ I₁ et D ou bien au moyen de lobes complémentaires apparus aux sommets des selles (caractéristique d'après Руженцев, 1960).

Sous-ordre AMMONITINA

La coquille a un mode d'enroulement des plus variés, mais le mode normal y prédomine. L'ornementation est de même très variée — soit nettement exprimée, soit à peine visible. La suture se développe suivant le type VU. Les lobes sont à séparation triple, certains groupe accusant un aspect de bifurcation secondaire, sans jamais avoir une bifidité aussi nettement exprimée que chez *Lytoceratina*. Dans la plupart des cas, les selles sont bifides et n'accusent pas des terminaisons foliacées comme chez *Phylloceratina* (caractéristique d'après Луппов, Друщиз, Эристави et etc., 1958).

Super-famille Ancylocerataeae MEEK, 1876

[Nom. transl. Wright, 1957 (ex Ancyloceratidae MEEK, 1876)] Coquille hétéromorphes. Ils apparaissent dans tous les modes d'enroulement connus — normal, subcriocératique, toxocératique, aspinocératique, ancylocératique, hélicocératique, ainsi que pliés et redressés. L'ornementation y est d'intensité variée et diffère généralement aux différents stades de développement de la coquille. La coupe transversale est elliptique ou ronde. La loge, l'habitation est à longueur différente. En traits généraux la suture correspond à la formule V₁V₁ U:[ID] — V₁V₁ UI:[ID]. Il est caractérisé par le lobe U trifide bien exprimé (ayant occupé une position morphologique latérale), chez lequel la partie médiane est plus longue que les deux parties voisines (dans les trois familles relevant de la super-famille il est de longueur différente). Les selles sont profondément découpées, leurs bases et lobes sont de largeur presque égale, tandis que les éléments — sont en hauteur presque égaux. Il apparaît souvent dans des coquilles à développement gigantesque.

Distribution. Parties au sommet du Valanginien supérieur — Aptien supérieur. La caractéristique de la super-famille est élaborée selon les indices des familles y englobées actuellement: Himantoceratidae n. fam.; Ancyloceratidae Meek, 1876; Protacrioceratidae n. fam.

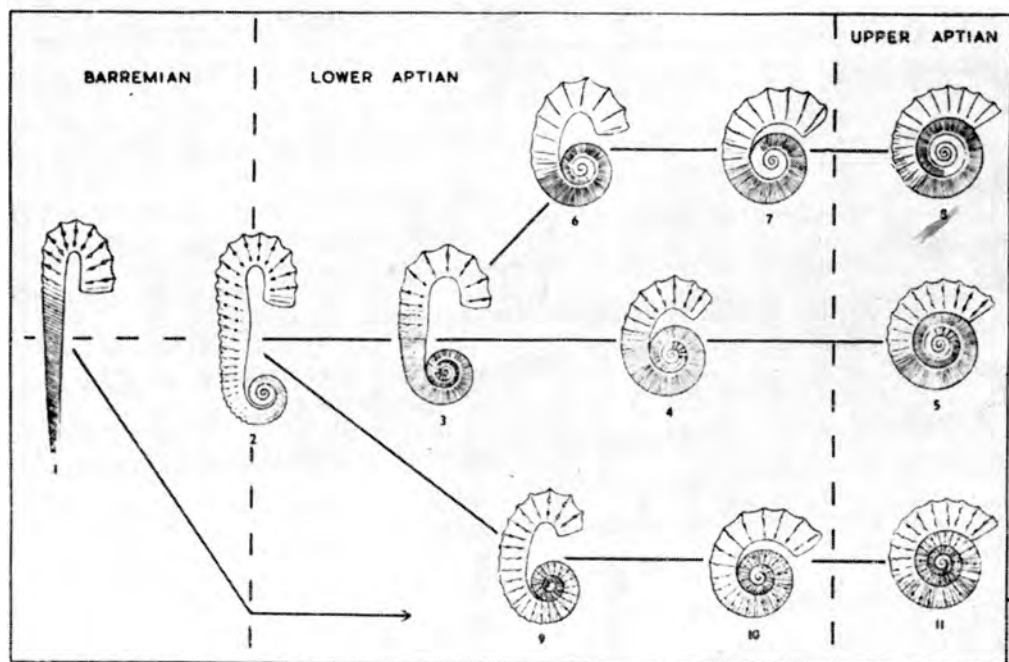


Fig. 4. Tableau de l'évolution supposée de quelques Ancyloceratidae d'après Casey, 1960

1 — *Litancyclus*; 2 — *Acyloceras*; 3 — *Australiceras* (gr. *A. gigas* J. de C. Sow.); 4 — *Australiceras* (gr. of *A. Tuberculatum* Sinzow sp.); 5 — *Australiceras* (gr. of *A. jacki* Etheridge sp.); 6 — *Tropaeum* (gr. of *T. hillsi* J. de C. Sowerby sp.); 7 — *Tropaeum* (gr. of *T. bowerbanki* J. de Sowerby); 8 — *Tropaeum* (gr. of *T. subarcticum* sp. n. v.); 9 — *Epancyclus*; 10 — *Ammonitoceras* (gr. of *A. ucetie* Dim.); 11 — *Ammonitoceras* (gr. of *A. torlense* Crick)

Notes. Concernant l'appartenance de sous-ordre de cette super-famille je partage l'avis de Sarkar (1955) et Друщиц, Луппов, Эристави et etc. (1958) en l'attribuant au sous-ordre Ammonitina, et non pas comme tous les autres auteurs — au Lytoceratina (Basse, 1952, Wright, 1952 et 1957; Casey, 1960; Wiedmann, 1962; Thomel, 1964). Le développement de la suture avec le lobe U trifide bien exprimé autorise une interprétation des liens de parenté de la super-famille par cette voie. Partant de la même base, il nous faut exclure la famille Bochianitidae resp. la sous-famille Bochianitinae attribuée jusqu'à présent à cette super-famille. Le lobe U bifide nettement individualisé, quoique imparfaitement symétrique, chez les représentants de ce groupe, ne peut pas trouver une place dans la chaîne phylogénétique des Ancylocerataceae. Son affinité avec la super-famille Turrilitaceae est plus naturelle, dont il va être question plus loin. La famille Protancyloceratidae n'y trouve pas de place aussi, indépendamment

de son lobe ombilical trifide. Les contours de sa suture, le caractère de ses éléments l'individualisent en tant qu'unité autonome.

Le volume de la super-famille diminue également par l'exclusion de la famille Heteroceratidae qui est liée génétiquement à la super-famille Berria-

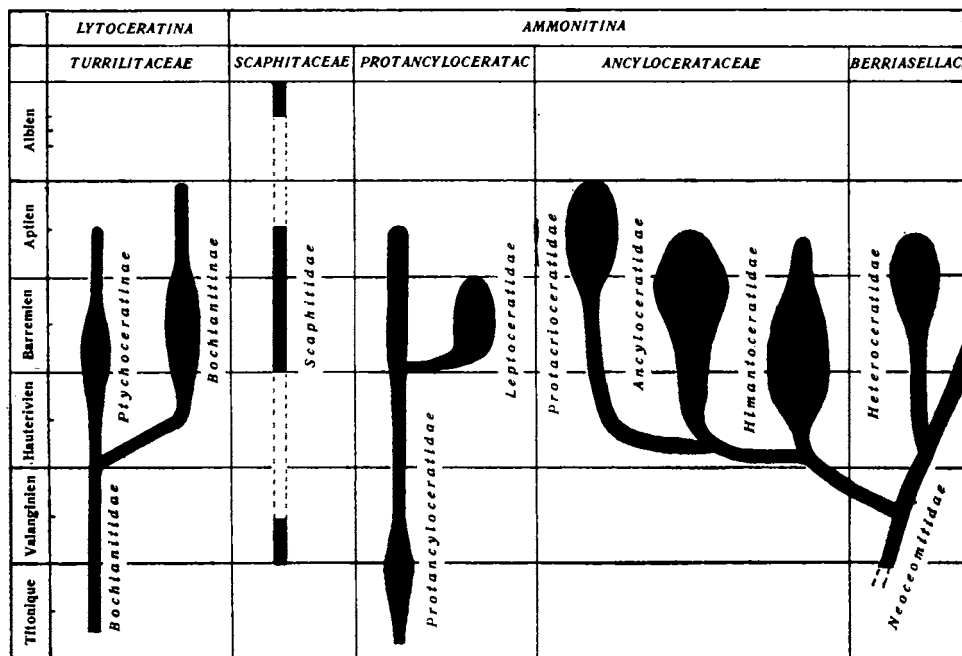


Fig. 5. Schéma phylogénétique des Ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur

sellaceae et à la famille Hemihoplitidae, lequel demeure, d'après la distribution proposée, sans représentants infracrétacés. Ainsi, les genres *Pseudoturmannia* et *Balearites* sont classés dans la nouvelle famille Himantoceratidae (fig. 8), tandis que le genre *Matheronites* trouve sa place dans la famille Heteroceratidae (fig. 13). En ce qui concerne le genre *Hemihoplites*, Spath (1924), étant donné qu'il a pour type l'espèce *Amm. feraudianus*, d'Orb. d'enroulement normal du Crétacé supérieur, ne fait pas l'objet de nos études. En 1966, Wiedmann classe la super-fam. Ancylocerataceae, ensemble avec trois autres super-familles Douvilleicerataceae, Deshayesitaceae et Scaphitaceae, dans le sous-ordre nouveau, Ancyloceratina, créé par lui. Le lien Ancylocerataceae avec Lytcerataceae jurassiques est donné sous réserve.

Famille *Himantoceratidae* n. fam.

Les genres classés dans cette famille apparaissent avec des coquilles normalement enroulés, redressés, pliés, toxocératiques et ancylocératiques. Généralement, l'ornementation consiste en une alternance de côtes lisses principales tuberculées et intercalaires. La coupe transversale en est elliptique, plus haute que large. La suture est assujettie à la formule $V_1 V_1 U: [ID]$

V_1V_1 ($U_2U_1U_2$) 1:[ID]. Cette famille se distingue des autres dans la super-famille par la configuration de sa suture. Dans lobe U trifide, la branche médiane bien formée est disposée de façon légèrement excentrique et accuse une longueur presque égale à celle des branches voisines.



Fig. 6. Suture chez :
a — g. *Thurmanniceras*; b — g. *Himantoceras*; c — g. *Crioceratites*; d — g. *Protacrioceras*



Fig. 7. Suture chez la super-fam. Ancylocerataceae
a — fam. *Himantoceratidae* (g. *Acriceras*);
b — fam. *Ancyloceratidae* (g. *Toxoceratoides*); c — fam. *Protacrioceratidae* (g. *Protacrioceras*)

Les bases, tout comme la hauteur des différents lobes et selles, sont égales. Les coquilles sont, généralement, de dimensions moyennes ou petites.

Distribution. Valangien supérieur au sommet — Aptien inférieur.

Les genres suivants y sont compris :

- 1) *Himantoceras* Thieuloy, 1964 (*H. trinodosum* Thieuloy, 1964);
- 2) *Menuthiocrioceras* Collignon, 1948 [*Cr. (Menuthiocrioceras) Lenoblei* Coll., 1948];
- 3) *Pseudothurmannia* Spath, 1923 (*Amm. angulicostatus* d'Orb., 1840);
- 4) *Balearites* Sarkar, 1954 (*Cr. balearense* Nolan, 1894);
- 5) *Acriceras* Hyatt, 1900 (*Ancyl. tabarelli* Ast., 1851);
- 6) *Euptychoceras* Breistroffer, 1952 (*Ptych. meyrati* Ooster, 1860);

Fig. 8. Schéma phylogénétique de la fam. Himantoceratidae, super-fam. Ancylocerataceae
Suture de : 1 — *Himantoceras acuticostatum* Thieuloy d'après Thieuloy, 1964; 2 — *Acriceras plicifoli* (Ooster) d'après Sar. et Schönd., 1902; 3 — *Cr. woekeneri* Koen d'après v. Koenen, 1932 proche de la suture chez *Men. lonoblei* (Coll.); 4 — *Pseudothurmannia angulicostata* (d'Orb.) d'après Друцки, 1960; chez g. *Balearites* suture comme chez g. *Pseudothurmannia*; 5 — *Euptychoceras teschenense* (Höb.) d'après Uhlig, 1932; 6 — *Janenschites janenschii* (Zwierz) d'après Zwerzycki, 1914; 7 — *Kabilufes superstes* (Perv.) d'après Wright, 1957; 8 — *Thurmannites thurmanni* (P. et C.) d'après Roman, 1938

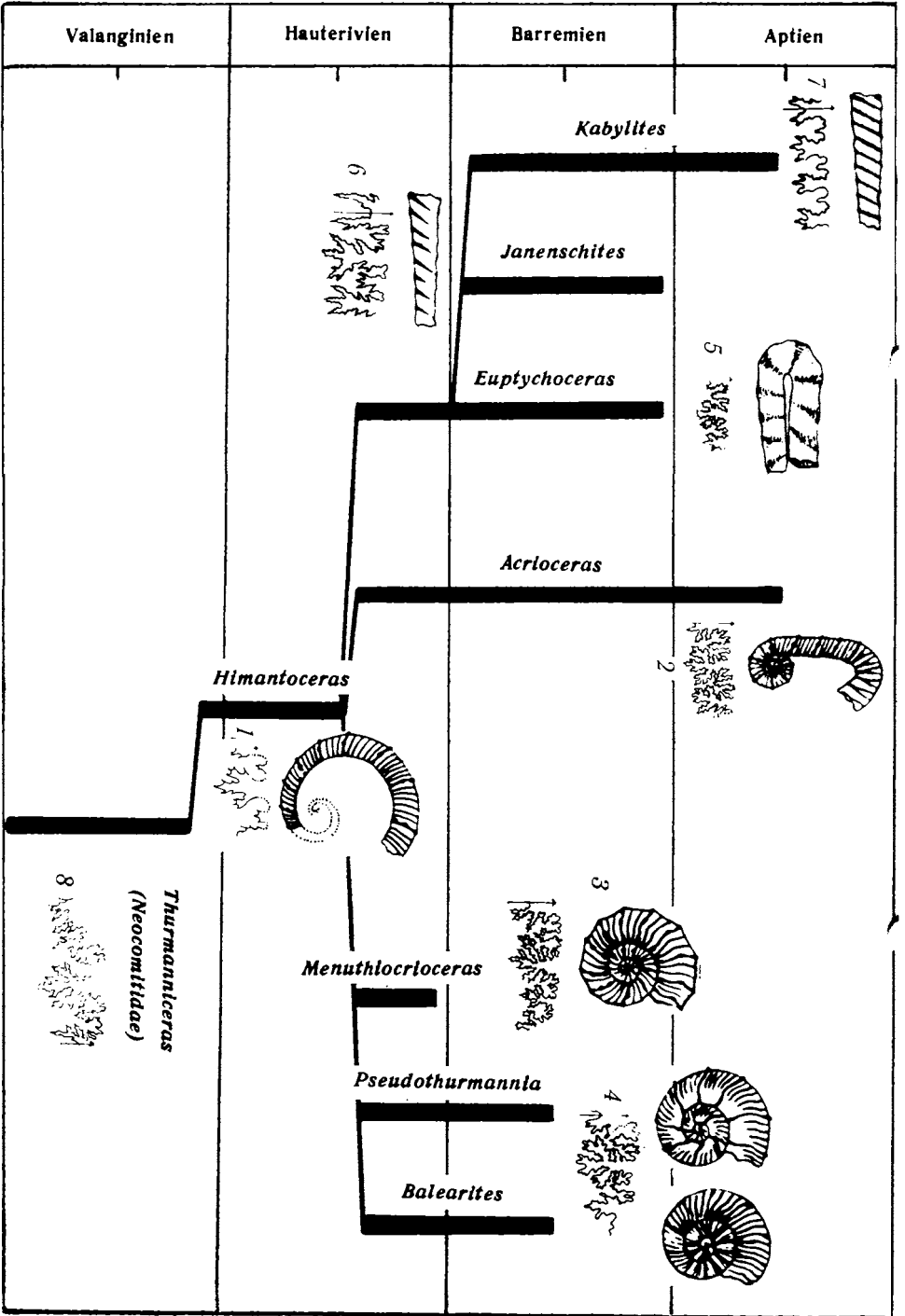


Fig. 8

- 7) *Janenschites* Durand Delga, 1954 (*Boch. janenschii* Z wierz., 1914);
 8) *Kabylites* Durand Delga, 1954 (*Boch. superstes* Perv., 1910).
 Notes. La famille porte le nom de son représentant le plus ancien —
 le genre *Himantoceras*, décrit par Thieuloy en 1964 à partir du Valan-

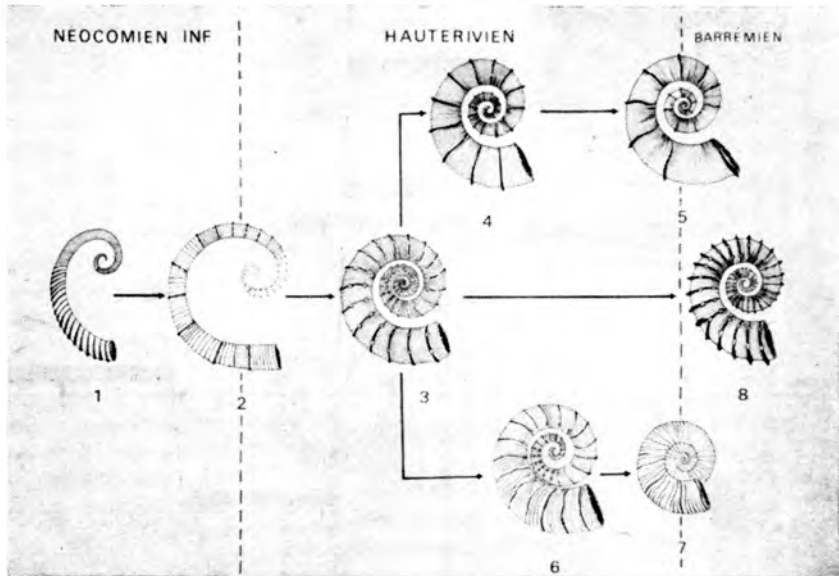


Fig. 9. Tableau de développement de *Crioceratites* d'après Thieuloy, 1964
 1 — *Protancyloceras kurdistanense* (Spath); 2 — *Himantoceras trinodosum* Thieuloy; 3 — *C. (Cr.) nolani* (Kilian); 4 — *C. (Cr.) duvali* Lév.; 5 — *C. (Cr.) villersianus* (d'Orb.); 6 — *C. (Cr.) majoricensis* (Nolan); 7 — *C. (Pseudoth.) angulicostatus* (d'Orb.); 8 — *C. (Emer.) emeriei* Lév.

ginien-Hauterivien de Drôme. La séparation de cette famille s'impose tout naturellement pour que la nouvelle forme indispensable au nouveau groupe génétiquement individualisé soit nouvelle de par son contenu, constituée par des genres classés jusqu'à présent par des auteurs différents dans des familles et sous-familles différentes. Le noyau principal auquel sont rattachées les nouveaux genres est constitué par les genres *Himantoceras*, *Acrioceras* et *Balearites*, classés jusqu'à présent dans les ancyloceras ou bien dans les crioceratites. Les genres qui complètent le contenu de cette famille sont *Janenschites* et *Kabylites*, classées jusqu'à présent dans les bochianites, *Euptyloceras*, classées dans les ptychoceras et *Balearites* et en partie *Pseudothurmannia*, classées jusqu'à présent par certains auteurs dans les hemihoplites. Lors de ce bref examen il devient tout à fait clair que l'indice

Fig. 10. Schéma phylogénétique de la fam. Ancyloceratidae, super-fam. Ancylocerataceae
 Suture de : 1 — *Himantoceras acusticostatum* Th. d'après Thieuloy, 1964; 2 — *Crioceratites picteti* (Nolan) d'après d'Orbigny, 1840; 3 — *Toxoceratoides royerianus* (d'Orb.) d'après d'Orbigny, 1840; 4 — *Hoplociocreras fissicostatum* (Roem.) d'après v. Koenen, 1932; suture chez *g. Shastierioceras*, comme chez *g. Hoploceras*; 5 — suture chez *g. Dirrymoceras* comme chez *g. Ancyloceras*; 6 — *Paractioceras elegans* (v. Koenen) d'après v. Koenen, 1932; 7 — *Ancyloceras matherotianum* (d'Orb.) d'après d'Orbigny, 1840; *g. Audouliceras* — suture comme chez *g. Ancyloceras* —>

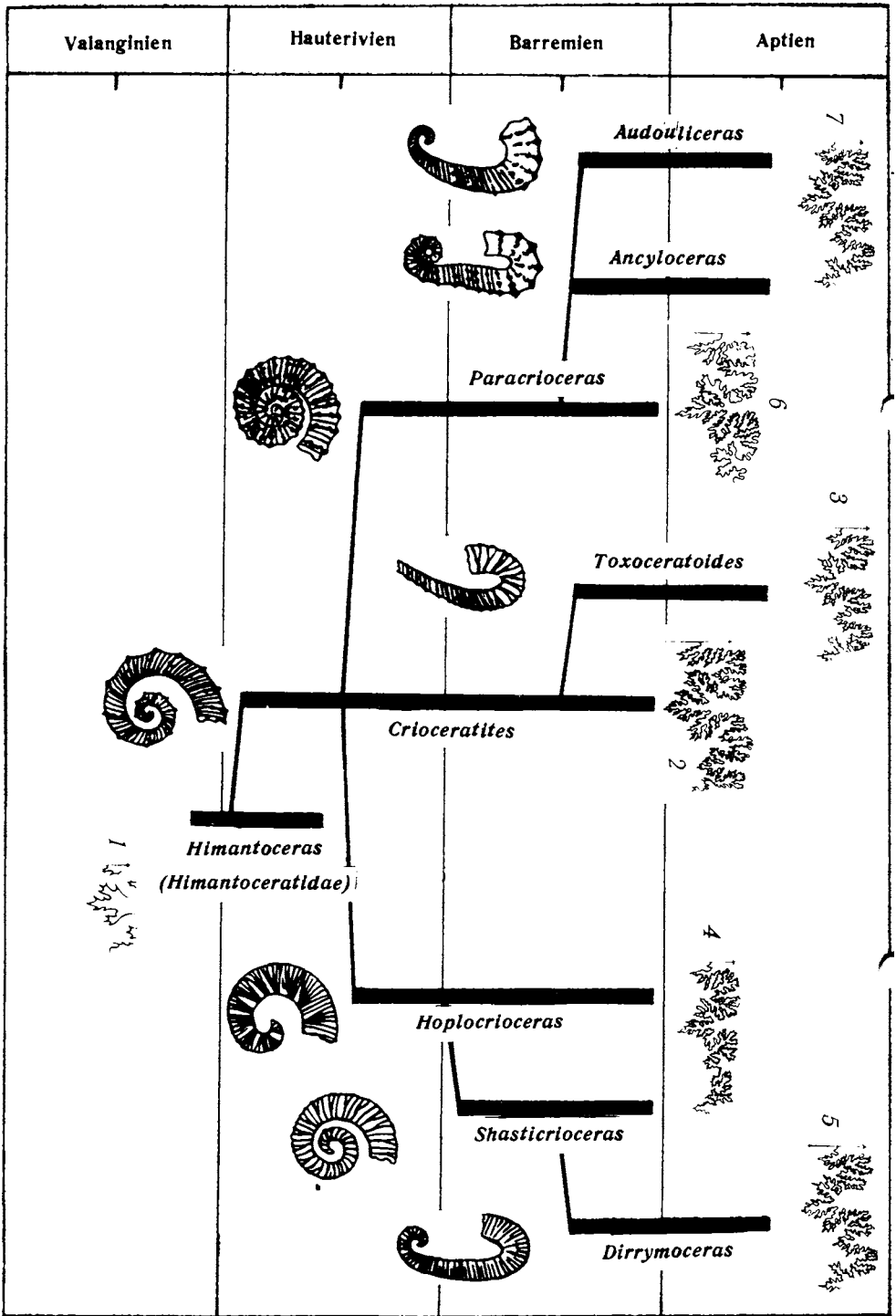


Fig. 10

fondamental dans la systématisation de ces genres a été le mode de leur enroulement, et, en aucun cas, la structure de leur suture. Ce n'est que de cette façon que l'on pourrait expliquer le classement des formes redressées et pliées à lobes trifides dans les bochianites et les ptychoceras se caractérisant par un lobe U bifide.

Famille *Ancyloceratidae* Meek, 1876 Emend.

La coquille est surtout du type d'enroulement criocératique et ancylocératique. L'ornementation consiste en côtes lisses ou tuberculées. La coupe transversale en est elliptique, plus haute que large. La suture y est aussi assujettie à la formule $V_1V_1U:[ID] - V_1V_1(U_2U_1U_2)[I:ID]$. Ce qui la fait distinguer des autres familles est la base rétrécie du lobe U et la base presque deux fois plus large de la selle voisine profondément striée. La branche médiane du lobe U est sensiblement plus allongée en comparaison avec celle chez la famille Himantoceratidae et bien plus courte de celle chez Protacrioceratidae. La hauteur des éléments est presque égale. En présence d'une conservation médiocre, cette suture peut être confondue avec celle des représentants plus anciens de la fam. Protancyloceratidae, chez lesquelles cependant les bases des lobes sont larges au lieu d'être rétrécie comme dans notre cas.

Bon nombre des représentants de cette famille atteignent des dimensions gigantesques.

Distribution. Hauterivien inférieur — Aptien inférieur.

Les ordres suivants y sont classés par nous :

- 1) *Crioceratites* Lèveillé, 1837 (*Cr. duvali* Lév., 1837);
- 2) *Paracrioceras* Spath, 1924 (*Cr. oculatum* Seelay, 1865);
- 3) *Ancyloceras* d'Orbigny, 1842 (*A. mathetonianum* d'Orb., 1842);
- 4) *Hoplocrioceras* Spath, 1924 (*H. phillipsi* Bean in Phill., 1828);
- 5) *Shasticroceras* Anderson, 1938 (*S. poniente* And., 1938);
- 6) *Dirrymoceras* Hyatt, 1900 (*A. simplex* d'Orb., 1872).

Notes. Cette famille excessivement riche en genres et en espèces, garde son nom dans le schéma systématique proposé, modifiant cependant qualitativement son contenu en comparaison avec celui qui lui est attribué par Wright, 1957, jusqu'à présent, qui modifie son rang donné par Meek, 1876, et le place dans une sous-famille. N'y entrent pas les genres *Aspino-ceras*, *Uhligia*, *Hamiticeras*, possédant un lobe U nettement bifide, indépendamment du mode ancylocératique d'enroulement; le genre *Acrioceras*, comme il a été déjà mentionné, a trouvé sa place dans la famille Himantoceratidae, le genre *Leptoceras* — dans Protancyloceratidae (il en sera question plus tard), les genres *Australiceras*, *Ammonitoceras*, *Tropaeum* et *Epancyclus* qui accusent un développement intensément marqué de la branche médiane du lobe U sont mis de côté afin d'être rattachés au genre *Protacrioceras* et forment un groupe génétique autonome.

Il convient de faire les remarques suivantes au sujet du sort de la famille Crioceratidae, créée en 1952 par Wright dans les limites suivantes — *Aegocrioceras*, *Crioceratites*, *Balearites*, *Paracrioceras*, *Menuthiocrioceras*, *Hoplocrioceras*, *Schasticroceras*, *Pedioceras*, *Parancyloceras*, *Karsteniceras* et *Veleziceras*. De l'analyse faite de ce contenu générique en nous conformant surtout à la structure de la ligne de suture ou plus précisément du lobe

U, il s'est avéré indispensable de classer les genres *Crioceratites*, *Hoplocrioceras*, *Schasticroceras* dans la famille Ancyloceratidae, existant depuis longtemps; aux genres *Balearites* et *Menuthiocrioceras* — dans la famille Himantoceratidae, tandis que le genre *Aegocrioceras*, comme nous allons le voir plus loin — dans la famille Heteroceratidae. Les genres *Parancyloceras*, *Karsteniceras* et *Veleziceras* (y compris les *Protoleptoceras* Nikolov) sont individualisés dans un groupe étranger à la super-famille dont l'appartenance, si l'on juge d'après la structure de la ligne de suture et le mode d'enroulement de la coquille, aurait dû, peut-être, être déterminée dans le groupe de *Worthoceras platydorsatus* (Scott) de l'Albien à partir de Scaphitacea en tant que ses représentants les plus anciens.

Famille *Protacrioceratidae* n. fam.

La coquille est à enroulement ancylocératique.

L'ornementation consiste en côtes principales tuberculées et en côtes secondaires lisses alternant généralement entre elles. La coupe transversale en est ronde, elliptique — plus large que haute et rarement plus haute que large. La suture est exprimée en traits généraux dans la formule $V_1V_1 (U_2U_1U_2)$ [I:D], les contours en étant caractéristiques pour ce groupe. La branche médiane du lobe U se développe fortement et s'avance en pointe à l'intérieur, tandis que la base du lobe U est sensiblement plus étroite que la base des selles.

Distribution. Hauterivien inférieur — Aptien supérieur.

Elle comprend les genres suivants:

- 1) *Protacrioceras* Sarkar, 1955 (*Ancyl. ornatum* d'Orb., 1840);
- 2) *Lithancylylus* Casey, 1960 (*H. grandis* Sow., 1825);
- 3) *Epancyloceras* Spath, 1930 (*E. hythense* Spath, 1930);
- 4) *Ammōnitoceras* Dumas, 1876 (*A. ucetiae* Dumas, 1876);
- 5) *Tropaeum* J. de C. Sowerby, 1837 (*T. bawerbanksi* Sow., 1837);
- 6) *Australiceras* Whitehouse, 1926 (*Gr. jacki* Ether, 1880).

Notes. Nous donnons à cette famille le nom de son représentant le plus ancien — genre *Protacrioceras*, décrit par Sarkar en 1955.

Les genres classés par nous ici ont été attribués jusqu'à présent ou bien aux ancylocéras, ou bien aux criocéras. Le genre *Protacrioceras* qui a été créé par Sarkar en tant que sous-genre du genre *Acrioceras* Hyatt, 1900, acquiert une individualité en tant que genre. Cela fut imposé par les différences dans la structure de la suture existante entre *Protacrioceras* et *Acrioceras* rendant inadmissible leur rattachement antérieur.

En 1960, Casey tout en réduisant les limites de la sous-famille Ancyloceratinae lui attribue à peu près le contenu que nous proposons pour la famille Protancyloceratidae, à cette différence près, qu'il y rattache le genre *Ancyloceras* sans y inclure le genre *Protacrioceras*. Il propose aussi un diagramme dans lequel sont exprimés les liens génériques entre les genres et la famille. Il y souligne nettement la conception relative à la tendance qui existe au sujet de l'enroulement du test et de façon plus concrète dans notre cas, la tendance d'un roulement ancylocératique vers un enroulement criocératique (fig. 4).

III. PHYLOGÉNIE DE LA SOUS-FAMILLE ANCYLOCERATACEAE M E E K. 1876

Les possibilités qui s'offrent pour une détermination sur l'origine de ce groupe se trouvent limitées par une série de circonstances dont la plus importante est l'absence d'études ontogénétiques quelles qu'elles soient de ses représentants, tout comme des groupes dans lesquels il faudrait, éventuellement, chercher sa genèse.

Les liens que nous déterminons dans le schéma proposé sont basés sur la structure de la suture ne répondant qu'à un stade du développement d'une espèce donnée.

Compte tenu de l'époque où se développe cette super-famille — Valanginien supérieur — Aptien, on peut aisément admettre qu'elle vient se substituer à la famille Neocomitidae se trouvant déjà en déclin et qui cesse d'exister dans le Hauterivien inférieur. Vers la fin du Valanginien supérieur, de la famille Neocomitidae, stable encore quoique d'une composition générique réduite, se détache la branche des ancyloceras (fig. 5). Au début (vers la fin du Valanginien supérieur) ce groupe, représenté uniquement par le genre *Himantoceras*, s'accroît lentement, pour connaître plus tard un accroissement rapide et sûr. Au cours de l'Hauterivien inférieur, les genres passent d'un à trois — *Himantoceras*, *Crioceratites*, *Protacrioceras*; pendant l'Hauterivien supérieur ils sont déjà au nombre de 9 — *Menuthiocrioceras*, *Balearites*, *Pseudothurmannia*, *Euptychoceras*, *Acrioceras*, *Hoplocrioceras*, *Crioceratites*, *Paracrioceras*, *Protacrioceras*; au Barrémien inférieur, 11 — *Balearites*, *Pseudothurmannia*, *Euptychoceras*, *Acrioceras*, *Janenchites*, *Kabylites*, *Protacrioceras*, *Paracrioceras*, *Crioceratites*, *Hoplocrioceras*, *Shastiacrioceras* et 12 pendant le Barrémien supérieur — *Janenchites*, *Kabylites*, *Euptychoceras*, *Acrioceras*, *Dirrymoceras*, *Audouliceras*, *Ancyloceras*, *Paracrioceras*, *Crioceratites*, *Toxoceratoides*, *Hoplocrioceras*, *Shastiacrioceras*. Durant l'Aptien inférieur ils sont réduits à 11 — les genres *Kabylites*, *Acrioceras*, *Dirrymoceras*, *Audouliceras*, *Ancyloceras*, *Toxoceratoides*, *Epancyloceras*, *Australiceras*, *Lithancylus*, *Ammonitoceras*, *Tropaeum*, pour être nettement réduits pendant l'époque de l'Aptien supérieur à 4 genres: *Epancyloceras*, *Australiceras*, *Ammonitoceras* et *Tropaeum* de la famille Protacrioceratidae. Cette riche variété générique groupée presque de façon régulière en trois famille ayant un ancêtre commun, le genre *Himantoceras*, survit presque trois siècles géologiques — Hauterivien, Barrémien et Aptien en se déplaçant rapidement pour occuper les latitudes géographiques de leurs auteurs. L'activité vitale en l'occurrence de la super-famille nouvelle quant au temps est indubitable. Ce fait milite en faveur d'un progrès biologique évident dans le développement de ce groupe d'Ammonites.

L'engendrement de ce groupe hétéromorphe est à déceler dans les coquilles à faible involution, mais à gros ombilic des représentants du genre Valanginien *Thurmanniceras*. Sa suture (fig. 6) se caractérise par un lobe U trifide nettement exprimé, ayant occupé une position latérale, cloisonnée

Fig. 11. Schéma phylogénétique de la fam. Protacrioceratidae, super-fam. Ancylocerataceae
Suture de: 1 — *Protacrioceras zotteli* (Uhlig) d'après Uhlig, 1883; 2 — *Lithancylus grandis* (Sow.) d'après Casey, 1960; 3 — *Tropaeum hillsi* (Sow.) d'après Koenen, 1902; 4 — *Australiceras gigas* (Sow.) d'après Casey, 1964; 5 — *Epancyloceras fractum* Casey d'après Casey, 1960; 6 — *Ammonitoceras transcaspium* (Sinzow) d'après Casey, 1960

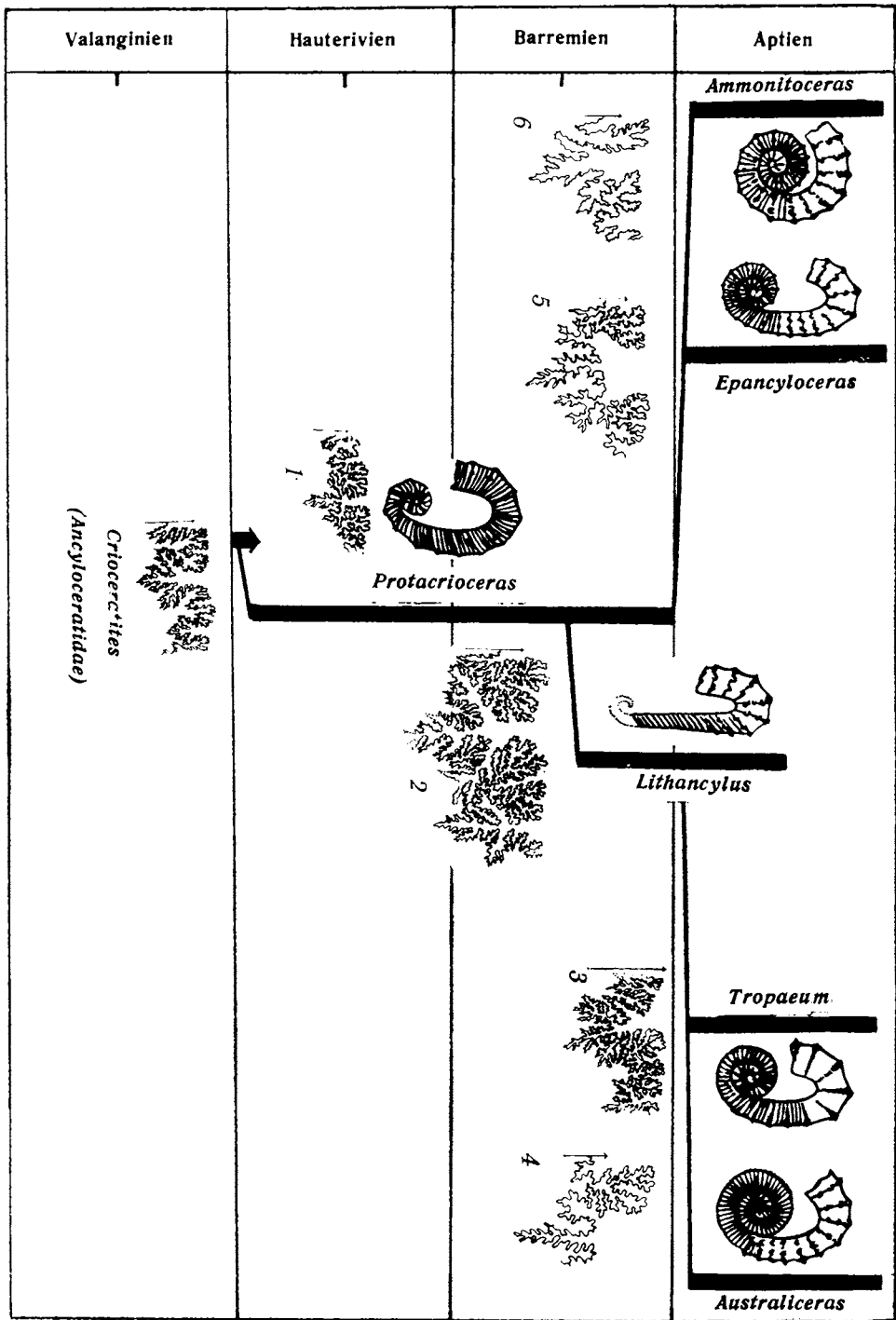


Fig. 11

par des selles bifides relativement profondes. Les lobes et les selles sont allongés par des bases d'une largeur presque égale. Ceux qui sont disposés du côté de l'ombilic (ID) sont sensiblement plus bas que les autres, ce qui est probablement conditionné par l'involute de la coquille. Le genre *Himantoceras* possède, en lignes générales, la même structure (fig. 6). Cet indice apparaît avec une grande constance et s'impose dans le groupe nouvellement engendré Ancylocerataceae. Son perfectionnement au sens morphologique s'exprime dans un développement plus intense de la branche médiane du lobe U trifide. Cet indice, imperceptible presque dans la famille Himantoceratidae se manifeste progressivement dans la famille Ancyloceratidae pour s'exprimer avec la plénitude de sa force et se consolider dans Protacrioceratidae de l'Aptien (fig. 7).

A la différence de la suture, le mode d'enroulement de la coquille en tant qu'indice nouveau se manifeste aussitôt et s'impose dans toutes les familles par sa variété. L'enroulement normal de la coquille en tant qu'indice hérité des ancêtres ne se manifeste qu'au cours du bref stade primaire dans les coquilles déroulées chez le type ancylocératique (s. l.) fait parfois défaut — chez les formes redressées et persiste encore comme chez *Pseudothurmannia*, *Balearites* et autres. Le changement dans les indices chez les représentants de cette super-famille ayant vécu au cours de trois siècles géologiques — Hauterivien, Barrémien et Aptien militent en faveur d'un développement à caractère idioadaptif. Cette adaptation étroite aux conditions de vie que propose un bassin épicontinental, ne contribue pas au relèvement de l'activité vitale du groupe créé, en raison de quoi apparaît un équilibre général et une quiétude dans son développement (sans toutefois admettre un arrêt du processus d'évolution). Cette longue période dans lequel s'effectuent des accumulations quantitatives d'indices au sein du groupe vient de façon toute naturelle après la brève période d'aromorphose pendant lequel a été effectué le passage de l'ancienne famille Neocomitidae en la famille Himantoceratidae (super-famille Ancylocerataceae).

Le groupe le plus ancien du Ancylocerataceae, du point de vue époque apparaît la famille Himantoceratidae (fig. 8). Son genre *Himantoceras* commence son existence dans les secteurs au sommet du Valanginien supérieur, provenant du genre *Thurmanniceras* (famille Neocomitidae). Ainsi, par l'intermédiaire de ces deux genres, est réalisé le lien entre les super-familles Ancylocerataceae et Berriasellaceae. Le développement de la famille Himantoceratidae suit la route d'une divergence manifeste des caractéristiques morphologiques, en raison de quoi se dessinent trois rangées génétiques englobant des formes à enroulement différent de la suture. La branche *Himantoceras* — *Acrioceras*, la première et la plus démunie de contenu, n'englobe qu'un genre à enroulement ancylocératique et à ornementation à côtes tuberculée et côtes lisses. La seconde branche est composée des genres *Euptyhoceras* — *Janenschites* — *Kabylites* est caractérisée par une coquille droite ou recourbée à basse sculpture de côtes lisses. La troisième branche qui tire, aussi bien que les deux autres, son origine du genre *Himantoceras* suit la voie d'enroulement de la coquille et englobe les genres *Menuthiocrioceras*, *Pseudothurmannia* et *Balearites*.

Cette famille qui a pris sa naissance au Valanginien supérieur, acquiert son épanouissement au cours du Barrémien inférieur et survit jusqu'à l'Aptien inférieur avec les genres *Acrioceras* et *Kabylites*, où elle dépérit.

En 1964, Thieuloy, tout en créant le genre *Himantoceras*, tait ressortir sa grande portée au sujet de l'hypothèse relative à la genèse des criocératites. Il voit, d'une part, un lien étroit entre les genres *Protancyloceras* et *Himantoceras*, surtout si l'on tient compte du mode d'enroulement de la coquille et, d'autre part, sa sculpture l'autorise à rapprocher le genre *Himantoceras* aux criocératites, où il voit son développement. Enfin Thieuloy fait remarquer que la suture du genre *Himantoceras* n'apporte aucune contribution à l'appui d'une telle solution quant à la genèse des criocératites et propose une possibilité de leur origine à partir de *Lytoceratidae* ou *Neocomitidae*. C'est précisément cette possibilité que nous avons mise en valeur pour rechercher le lien du genre *Himantoceras* avec le genre *Thurmanniceras* de la famille *Neocomitidae*. Ses raisonnements au sujet du développement et du lien du nouveau genre avec les autres représentants des Ammonites déroulées. J. Thieuloy exprime dans un schéma (fig. 9) dans lequel il fait la démonstration de l'idée d'enroulement réitéré de la coquille dans le groupe des Ammonites déroulées, idée déjà lancée par Sarkar, Casey et Wiedmann.

La famille *Ancyloceratidae* (fig. 5) tire son origine de la famille *Himantocerotidae* et plus précisément du genre *Himantoceras*. Son développement a suivi des chemins variés et divergents sans qu'une branche centrale se soit formée. Le genre le plus ancien de la famille *Ancyloceratidae* (fig. 10) — *Crioceratites*: génétiquement lié avec le genre *Himantoceras* (suivant l'opinion de Thieuloy), forme une ramification avec le genre *Toxoceratoides*. Ses représentants héritent le mode d'involution des criocératites et le type d'ornementation, alors que la suture, égale chez tous les représentants de la famille, apparaît avec une dentelure bien plus complexe, une concavité forte de la deuxième selle extérieure à base plus large en comparaison avec celle chez le genre *Himantoceras*. La deuxième branche de la famille, après son détachement du genre *Crioceratites* au cours de l'Hauterivien supérieur est représentée par la rangée *Paracrioceras* — *Ancyloceras* et *Audouliceras*. Leur adaptation suit la voie du type ancylocératique d'enroulement au stade initial, du qui est manifesté l'enroulement chez les ancêtres. C'est un groupe à ornementation fruste soulignée, surtout au crochet.

La troisième branche se détache du genre *Crioceratites* au cours de l'Hauterivien supérieur. La continuité et le lien génétique entre ses représentants, compte tenu également de leur distribution stratigraphique, s'expriment ainsi: *Hoplocrioceras* — *Schasticrioceras* — *Dirrymoceras*. C'est un groupe qui se caractérise par une sculpture relativement simple et une coquille dont l'étape de développement final tout comme chez les deux autres branches, apparaît le type d'involution ancylocératique. Cette famille aussi connaît son épanouissement au cours du Barrémien pour dépérir pendant l'Aptien inférieur.

La troisième famille de la super-famille *Ancylocerataceae* — famille *Protacrioceratidae*, provient de la famille *Ancyloceratidae* (fig. 5). Le lien génétique entre ces deux familles est réalisé au moyen du plus ancien représentant de la famille *Protacrioceratidae* — genre *Protacrioceras*, s'étant détaché au cours de l'Hauterivien inférieur du genre *Crioceratites* (famille *Ancyloceratidae*). Il possède presque la même suture, mais accuse un nouveau type d'involution — ancylocératique. Le développement de la famille *Protacrioceratidae* s'oriente surtout dans trois lignes ayant trait aux indices ornementation, coupe et involution (fig. 11). Ainsi, la plus ancienne branche *Protacrio-*

ceras — *Lithancylus* se caractérise par une coupe presque ronde, une involution ancylocératique (s. l.) et une ornementation consistant en une alternance de côtes principales, tuberculées et secondaires, simples, lisses. Son descendant, détaché au cours de l'Aptien du genre *Lithancylus*, s'avère la branche du genre *Tropaeum* et du genre *Australiceras*. Les deux genres possèdent un enroulement ancylocératique (s. l.) à coupe ovale allongée.

La troisième branche se détache aussi au cours de l'Aptien inférieur, mais du genre *Protacrioceras*. Elle n'est composée que de deux genres — *Evancyloceras* et *Ammonitoceras* à coupe transversale plus large que haute et accuse tout comme les deux autres branches une haute organisation morphologique de la suture.

En 1960, Casey a proposé un schéma (fig. 4) concernant l'évolution supposée de quelques Ancyloceratidae dans laquelle apparaît nettement l'idée d'un enroulement réitéré de la coquille chez les Ammonites déroulées. Notre schéma phylogénétique du groupe ammonitique presque le même réuni dans la famille Protacrioceratidae se distingue de celui de Casey 1960 avant tout par le fait que nous admettons pour son ancêtre le genre *Protacrioceras* et non pas le genre *Ancyloceras*, rattaché par nous à une autre famille.

IV. SYSTÉMATIQUE ET DÉVELOPPEMENT DE LA SUPER-FAMILLE PROTANCYLOCERATAEAE BREISTROFFER, 1947

SOUS-ORDRE AMMONITINA

Super-famille Protancylocerataeae Breistoffer, 1947

[Nom. transl. herein (ex Protancyloceratidae Breistoffer, 1947)]

Les représentants de cette super-famille (fig. 12) possèdent des tests à dimensions relativement petites. Celles du Crétacé inférieur accusent une involution toxocératique, ancylocératique et criocératique; on en rencontre et recourbées et droites, alors que les jurassiques montrent même une involution hélicocératique (genre *Cochlocrioceras* Spath). L'ornementation consiste, en traits généraux, en côtes simples, généralement lisses qui passent dans la plupart des cas dans la région siphonale sans interruption. La coupe transversale en est elliptique, plus haute que large. La suture, développée selon le type VU, est assez découpée et peut, en traits généraux, être exprimée par la formule $V_1V_1(U_2U_1U_2)$ [:ID] La suture est caractérisée par un lobe ventral assez étroit, un lobe U trifide à base presque deux fois, plus étroite que la base des selles qui sont dentelées à des degrés différents. Ces dernières sont souvent profondément entaillées et ont une configuration quadrangulaire. Tous les éléments de la suture sont presque d'égale hauteur

Fig. 12. Schéma phylogénétique de la fam. Protancyloceratidae et de la fam. Leptoceratidae super-fam. Protancylocerataeae

Suture de: 1 — „*Bochianites*“ Maz. d'après Mazenot, 1939; 2 — *Protancyloceras* — la suture est schématique, composée d'après description; 3 — *Juddiceras curvicoelatus* (Koene) d'après Koene, 1902; 4 — *Mouloniceras annularis* (d'Orb.) d'après d'Orbigny, 1840; 5 — *Paraspinoceas Jurcatum* (d'Orb.) d'après d'Orbigny, 1840; 6 — *Shastoceras californicum* Anderson d'après Anderson, 1938; 7 — *Tonohamites decurrens* (Roem.) d'après Koene, 1902; 8 — *Tzankoviceras assimilas* (Uhlig) d'après Uhlig, 1883; 9 — *Eoleptoceras parvum* (Uhlig) d'après Uhlig, 1883; 10 — *Hamulinites munteri* Nicklès d'après Nicklès, 1894; 11 — *Leptoceras subtile* Uhlig d'après Uhlig, 1883 →

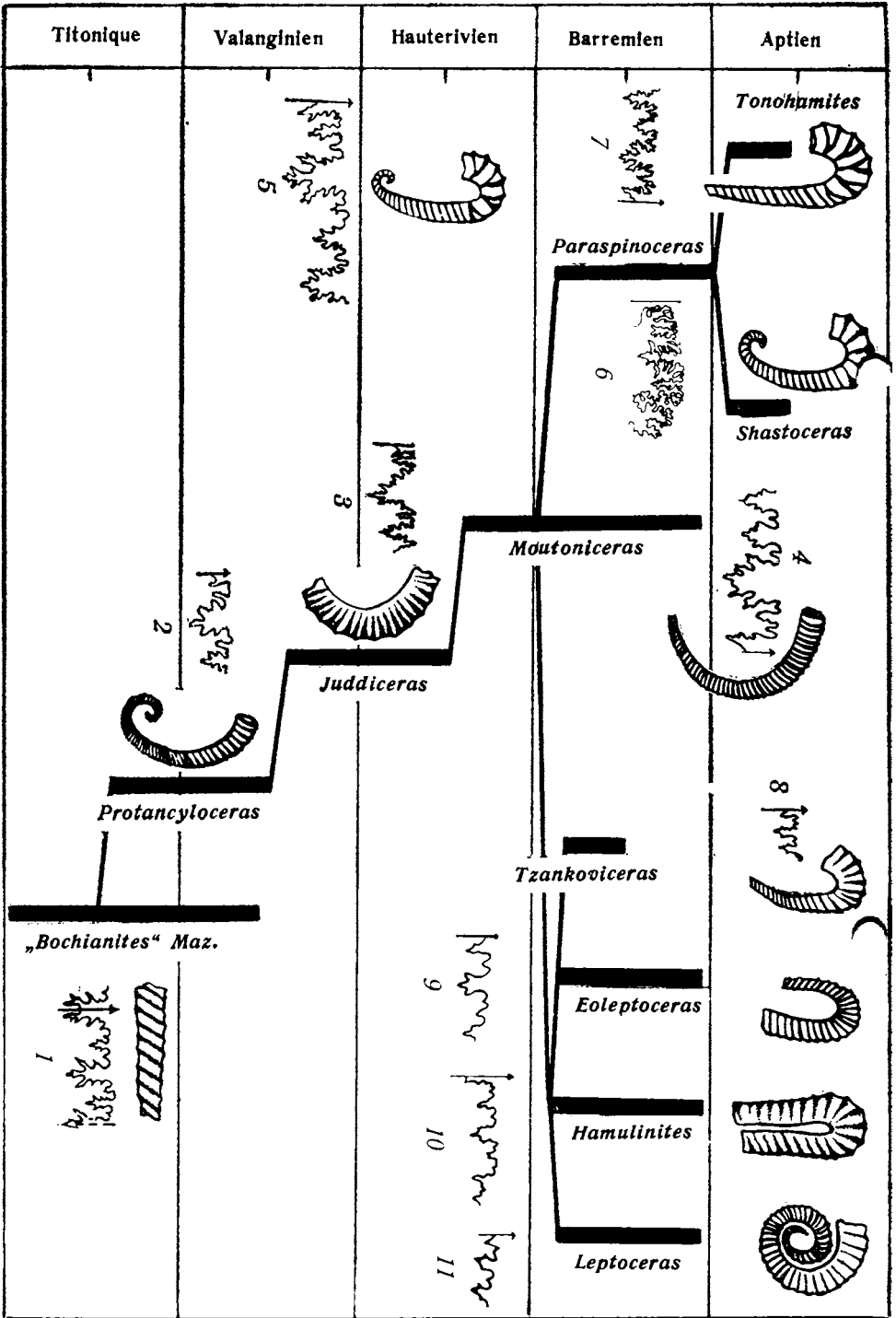


Fig. 12

et sont disposés en ligne droite. Cette suture rappelle de prime abord la suture chez la famille Bochianitidae qui est cependant à lobe U bifide asymétrique.

Distribution. Titonique inférieur — Aptien inférieur.

Il y entre les deux familles:

- 1) *Protancyloceratidae* Breistroffer, 1947;
- 2) *Leptoceratidae* Manolov, 1962.

Famille *Protancyloceratidae* Breistroffer, 1947

La coquille est droite ou à involution toxocératique, ancylocératique et hélicocératique (fig. 12).

L'ornementation consiste généralement en côtes lisses isolées ou dichotomisées. La coupe transversale est presque toujours elliptique, plus haute que large. La suture est exprimée d'une manière très générale par la formule $V_1V_1(U_2U_1V_2)$ [:ID], est à dentelure complexe à base largement ouverte du lobe U et à seconde selle profondément entaillée.

Distribution. Titonique — Aptien inférieur.

Comprend les genres:

- 1) „*Bochianites*“ Mazenot, 1939 („*Bochianites*“ sp. Mazenot, pl. XL fig. 9);
- 2) *Protancyloceras* Spath, 1924 (*A. gymbeli* Opp. in. Litt., 1868);
- 3) *Juddiceras* Spath, 1924 (*Cr. curvicosta* Koenen, 1902);
- 4) *Moutoniceras* Sarkar, 1954 (*T. Moutonianum* d'Orb., 1840);
- 5) *Paraspinoceras* Breistroffer, 1952 (*Ancyl. furcatus* d'Orb., 1842);
- 6) *Shastoceras* Anderson, 1938 (*Sh. californicum* And., 1938);
- 7) *Tonohamites* Spath, 1924 (*T. decurrens* Spath, 1924).

Notes. Au schéma proposé la composition de cette famille, créée par Breistroffer se modifie considérablement par le détachement de celle-ci d'une part, du genre *Bochianites* (dès Липпов, Друщиц, Эристави et etc., 1958) et, d'autre part, par l'adjonction du genre *Moutoniceras* (rattaché jusqu'à présent par son créateur Sarkar, aux hémihoplites), du genre *Paraspinoceras*, du genre *Shaetoceras*, „*Bochianites*“ Maz. du genre *Tonohamites*. En 1957 Wright classe la sous-famille Protancyloceratidae aux bochianites en partant, de toute évidence, d'indices morphologiques extérieurs, sans tenir compte de la grande différence existant dans la structure de leur suture, différence qui, d'après nous, exclue même les rapports les plus éloignés entre elles.

Famille *Leptoceratidae* Manolov, 1962

La coquille est à dimensions petites, recourbée ou à involution criocératique. L'ornementation consiste en côtes fines, lisses radiales, avec la coupe elliptique. La suture accuse une simplification VU [:ID] évidente.

Fig. 13. Schéma phylogénétique de la fam. Heteroceratidae, super-fam. Berriasellacea
Suture de: 1 — *Distoloceras hystrix* (Phill.) d'après Neumayer et Uhlig, 1891; 2 — *Aegocrioceras capricornum* (Roem.) d'après Koenen, 1902; 3 — *Matheronites soulieri* (Math.) d'après Rentgen, 1926; 4 — *Heteroceras emerici* d'Orb. d'après d'Orbigny; 5 — *Imerites javrel* Rouch. d'après Rouchadze, 1933; 6 — *Colchidites tzoetnel* Rouch. d'après Rouchadze, 1933; 7 — *Argvetites communis* Rouch. d'après Rouchadze, 1933

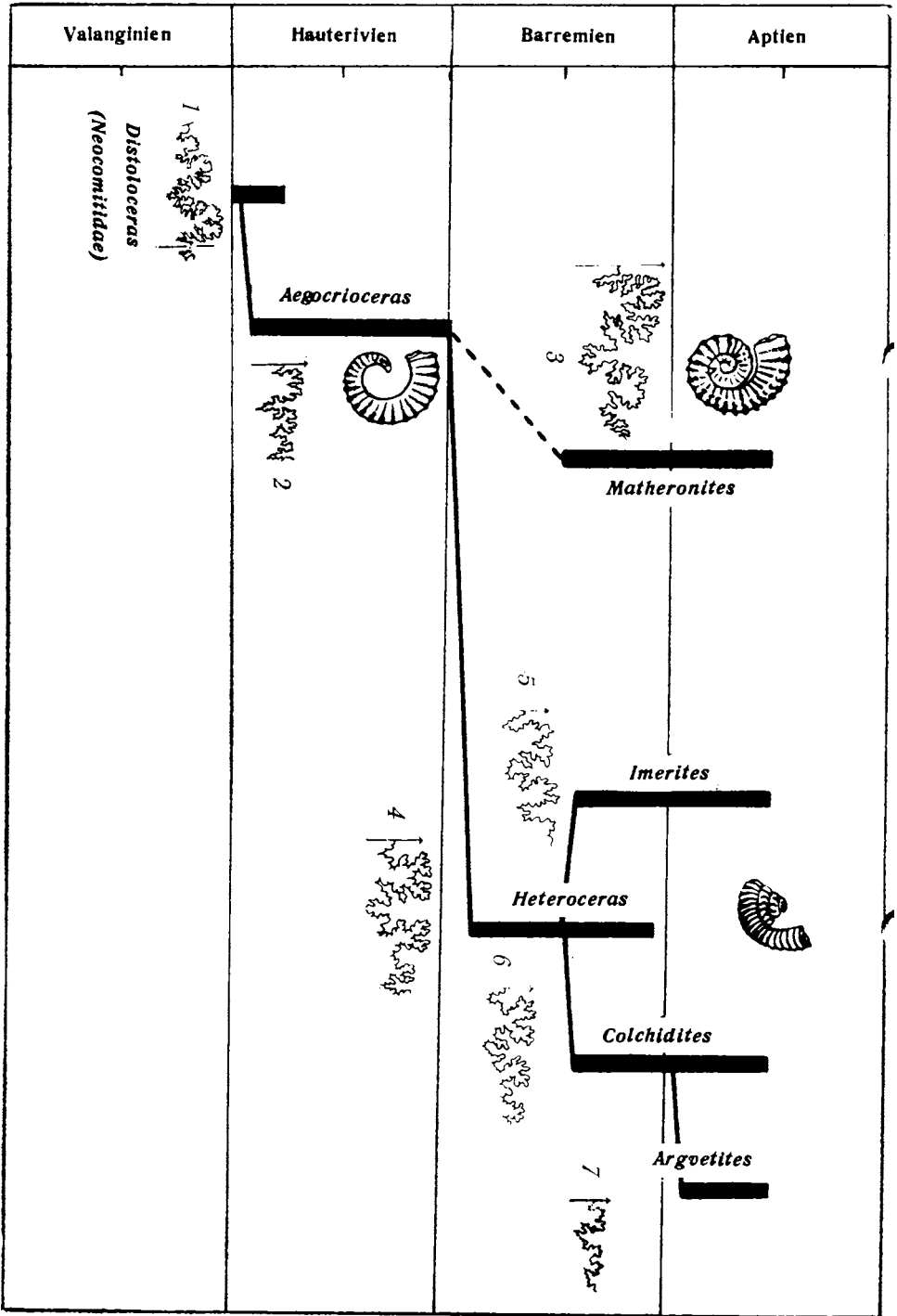


Fig. 13

Distribution. Barrémien inférieur.

Y sont inclus les genres :

- 1) *Hamulinites* Paq., 1900 (*H. munieri* Nicklès, 1894);
s. g. *Hamulinites* Paq.;
s. g. *Eoleptoceras* Manolov, 1962 (*Cr. (L.) parvulum* Uhlig 1883);
s. g. *Tzankoviceras* Manolov, 1962 (*Cr. (L.) assimie* Uhlig 1883);
- 2) *Leptoceras* Uhlig, 1883 (*Anc. bruneri* Oost.).

Notes. Cette famille peu nombreuse (fig. 12) est individualisée fort bien par ses dimensions réduites, sa fine sculpture et sa suture simplifiée en comparaison avec celle chez la famille Protancyloceratidae. Les genres qui la composent à présent avaient été rattachés à ce jour à la famille Ptychoceratidae (genre *Hamulinites*) soit à la famille Ancyloceratidae (genre *Leptoceras*).

L'ancêtre de la super-famille Protancyloceratacea doit être recherché quelque part dans le Titonique inférieur, en tenant compte que son représentant le plus ancien selon notre schéma, le genre „*Bochianites*“ Mazenot, 1939, est connu du Titonique inférieur en France. Le développement de ce groupe évolue suivant un mode assez original en deux sens. La première branche fondamentale est structurée par les genres „*Bochianites*“ Mazenot, 1939, *Protancyloceras* — *Juddiceras* — *Moutoniceras* — *Paraspinoceras* — *Shastoceras* et *Tonohamites* et correspond à la famille Protancyloceratidae. On n'y observe pas dans la suture presque aucune complication, tandis que l'on voit dans l'involution une transition du type droite vers le type toxocératique et ancylocératique. La seconde branche qui se détache du genre *Moutoniceras* à l'époque du Barrémien inférieur s'engage manifestement sur la voie de la dégénérescence. La suture est simplifiée, les dimensions de la coquille diminuent fortement, le genre ne vit qu'au cours du Barrémien.

V. SYSTÉMATIQUE ET DÉVELOPPEMENT DES REPRÉSENTANTS HÉTÉROMORPHES DE LA SUPER-FAMILLE BERRIASELLACEAE SPATH 1922

sous-ordre AMMONITINA

Super-famille *Berriasellaceae* Spath, 1922

[Nom. transl. Louppov, Drouchitz, Eristavi, 1958 (ex *Berriasellidae* Spath, 1922)]

Famille *Heteroceratidae* Spath, 1922 emend.

Chez les représentants plus anciens de cette famille la coquille accuse une involution subcriocératique, tandis que chez les plus récents — hélicocératique (fig. 13). L'ornementation en consiste en côtes lisses ou tuberculées ou dichotomisées. La coupe transversale en est ronde ou elliptique, plus haute

Fig. 14. Schéma phylogénétique de la fam. Bochianitidae (avec sous-fam. Bochianitinae et sous-fam. Ptychoceratinae de la super-fam. Turrilitaceae

Suture de : 1 — *Bochianites neocomiensis* d'O r b. d'après d'O r b i g n y, 1840 ; 2 — *Uhligia minutus* (N. u n d U h l.) d'après K o e n e n, 1902 ; chez le g. *Aspinoceras* la suture proche de celle chez *Uhligia* ; 3 — *Hamiticeras pilsbysii* A n d. d'après A n d e r s o n, 1938 ; 4 — *Ptychoceras emericianum* d'O r b. d'après d'O r b i g n y, 1840 ; 5 — *Anahamulina subcyncta* (U h l i g) d'après U h l i g, 1883 ; 6 — *Hamulina astieriana* d'O r b. d'après R o m a n, 1938

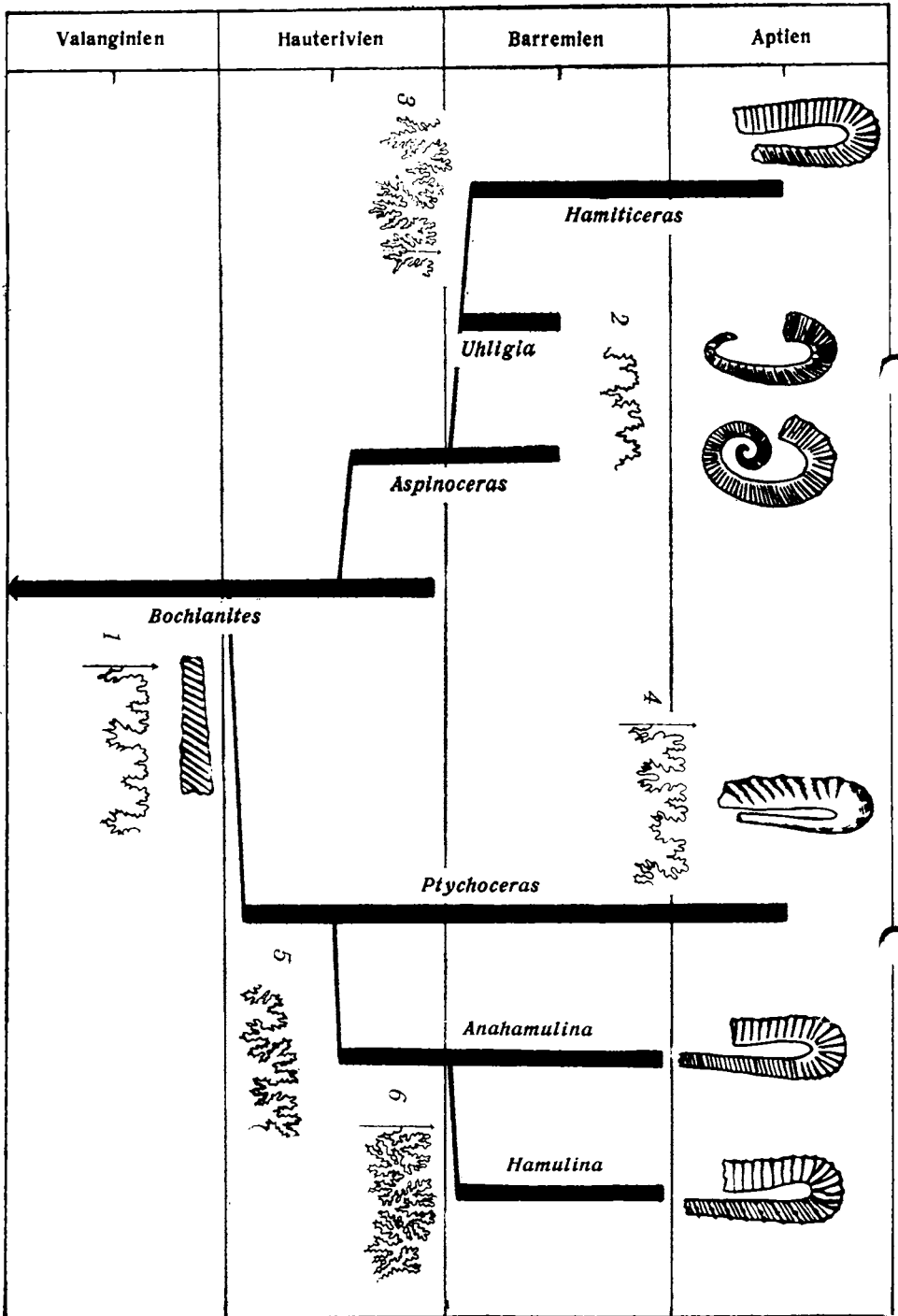


Fig. 14

que large. D'une manière très générale la suture peut être représentée par la formule $V_1V_1(U_2U_1U_2)$ [:I (I') D]. La branche médiane chez le lobe U est un peu plus longue que les deux autres; la base en est ouverte, élargie; la seconde selle est profondément entaillée, tandis que la hauteur des éléments de la suture diminue en direction de l'ombilic. Les dimensions de la coquille varient beaucoup.

Distribution. Hauterivien inférieur — Aptien inférieur.

Les genres suivants y sont rattachés:

- 1) *Aegocrioceras* Spath, 1924 (*Cr. capricornum* Roem., 1841);
- 2) *Matheronites* Rengarten, 1926 (*Am. soulieri* Matheron, 1879);
- 3) *Heteroceras* d'Orbigny, 1850 (*H. emerici* d'Orb., 1951);
s. g. *Argvetites* Rouchadzé, 1933 (*A. minor* Rouchadzé, 1932);
- 4) *Coldchidites* Djanelidzé, 1924 (*C. colchicus* Djan., 1924);
s. g. *Imerites* Rouchadzé, 1933 (*Im. giraudi* Kil., 1888);

Notes. Dans les cadres de cette famille n'avaient été jusqu'à présent, inclus que des représentants possédant une involution hélicocératique. Au schéma proposé par nous (fig. 13) y sont rattachés également les genres qui possèdent une involution normale et criocératique: *Aegocrioceras* et *Matheronites* qui, dans les schémas antérieurs, avaient été classés aux crioceras ou les hemihoplites. Cependant leur suture impose leur rattachement aux formes hélicocératiques et dans ce cas ils comblent les lacunes dans l'ordre phylogénétique de ce groupe. La suture des genres de cette famille, bien représentée dans la littérature, ainsi que l'étude ontogénétique de certains genres *Colchidites* Товбина, 1965 (fig. 16) nous donnent amplement le droit d'admettre pour ancêtre de la famille Heteroceratidae le genre *Distoloceras* de la famille Neocomitidae, super-famille Berriasellaceae (Луппов et coll., 1958). L'ornementation fruste, la suture à lobe U trifide et à base largement ouverte, la position stratigraphique du genre *Distoloceras* (zone de *radiatus*, selon Koenen) militent indubitablement en faveur de cette assertion. Le descendant direct de ce genre ayant apparu au cours de l'Hauterivien inférieur (la zone *capricornum*, selon Koenen, 1902, disposée au-dessus de la zone *radiatus*) s'avère le genre *Aegocrioceras*. En celui-ci se manifeste le déroulement du test, comme il a été manifesté déjà chez certaines espèces du genre *Distoloceras*. Le développement ultérieur de ce groupe persiste en deux directions. Dans l'une se forme la branche *Distoloceras* — *Aegocrioceras* — *Matheronites*, chez lesquels est hérité presque le même mode d'involution, tandis que dans le second le développement suit la voie de l'involution hélicocératique: *Aegocrioceras* — *Heteroceras*, *Imerites* — *Colchidites*, *Argvetites*.

Le rattachement de cette famille aux Berrisellaceae se base, d'une part, aux affinités soulignées plus haut avec le genre *Distoloceras* et, de l'autre, — sur le lien du genre *Colchidites* et du genre *Deschayesites* (super-famille Berriasellaceae, d'après Луппов, Друщиц, 1958) établi par Товбина (1965).

Fig. 15. Développement des représentants infracrétacés de la super-fam. Scaphitaceae
Suture de: 1 — *Protoloptoceras jelevi mazenoti* Nik. d'après Mazenot, 1939; 2 — *Karsteniceras beyrichi* (K. Arst.) d'après Royo & Gomez, 1945; 3 — *Parancylloceras bidentatum* (Koenen) d'après Koenen, 1902; 4 — *Worthoceras platydorsatus* (Scott) d'après Roman, 1938

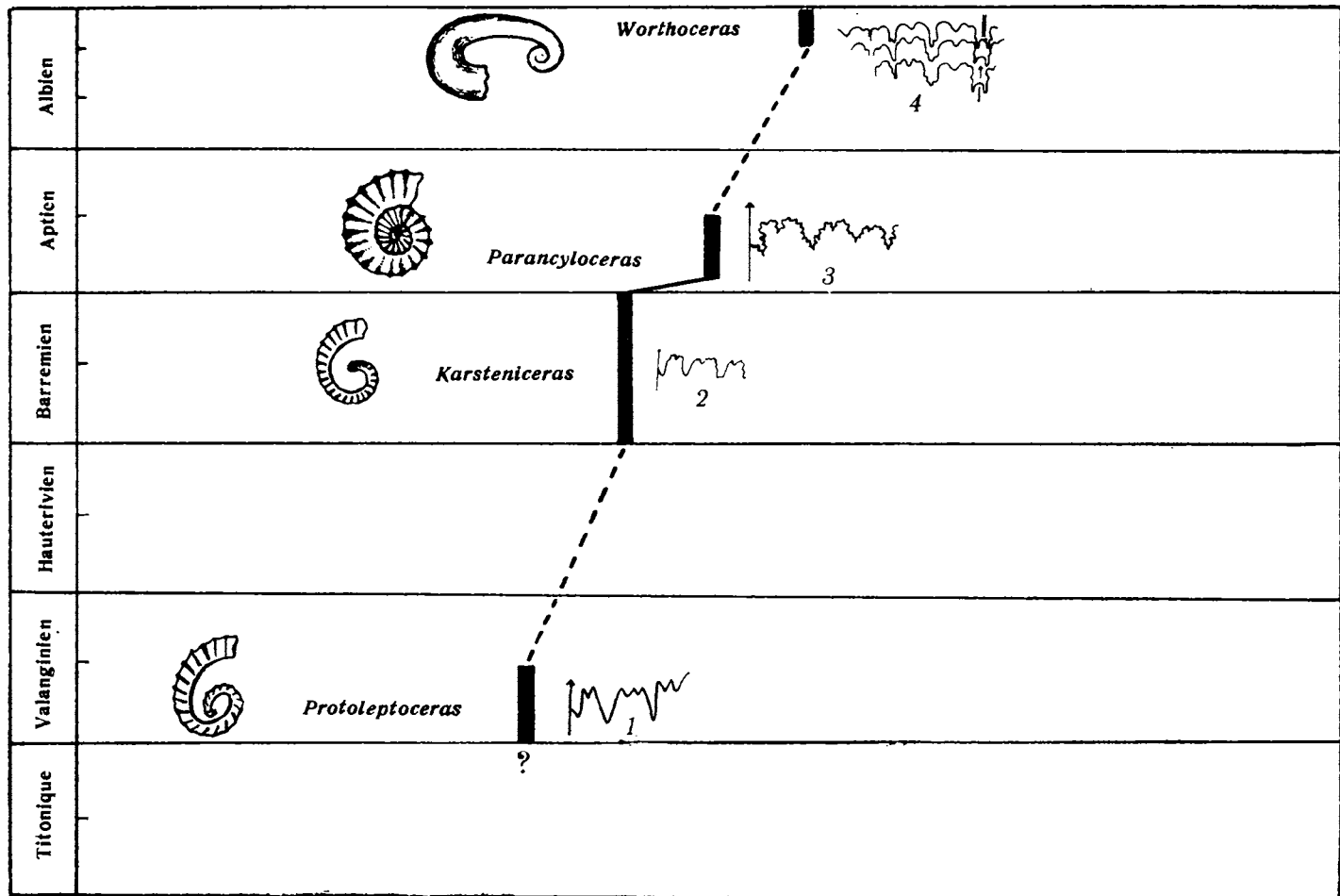


Fig. 15

VI. REPRÉSENTANTS VALANGINIEN-APTIENS DE LA SUPER-FAMILLE SCAPHITACEAE MEEK, 1876

Sous-ordre AMMONITINA

Super-famille **Scaphitaceae** M e e k, 1876

Un petit groupe d'Ammonites déroulées (fig. 15) représente les genres du crétacé inférieur *Protoleptoceras* Nik., *Karsteniceras* Royoy Gomez et *Parancyloceras* Spath. Ils ont une involution normale et crioceratique, une ornementation à côtes droites lisses, parfois munies de tubercules siphonales et une elliptique. La suture des genres du Valanginien inférieur et du Barrémien de ce groupe accuse une structure extrêmement simple. Les lobes en sont à contour triangulaire, lisses ou faiblement brisés tandis que les selles sont à peine striées à forme presque rectangulaire. Le plus récent représentant du groupe, le genre *Parancyloceras*, accuse une suture dans laquelle la complication ne consiste qu'en une dentelure fine de ses éléments (fig. 15).

Concernant la genèse de ce groupe criptogénétique, nous ne saurions pour le moment avancer aucune hypothèse. Sur son développement aussi on ne peut avancer que peu de choses. Quant à l'affinité génétique entre les genres *Karsteniceras* et *Protoleptoceras*, on peut en juger tant par sa suture que par le mode d'involution de leur coquille, quoiqu'il n'a pas été établi un lien direct entre eux. En ce qui concerne leur développement plus tardif, celui-ci pourrait être recherché dans l'Albien supérieur et l'involution ancylocératique (s. l.) du genre *Worthoceras* Adkins 1928), classé par Wright, 1957 à la sous-famille Otoscapitinae Wright, 1953, famille Scaphitidae M e e k, 1876, super-famille Scaphitaceae M e e k, 1876, et par Wiedman, 1965, dans la sous-famille Ptychoceratidae. Compte tenu de la structure du lobe U dans la suture chez le groupe des *Wortoceras*, je considère que celui-ci aurait dû être rattaché aux Labeceratidae, resp. au genre *Labeceras* (Schindewolf a exprimé d'ailleurs en 1960 la même opinion). En ce qui concerne l'appartenance de ce groupe à la super-famille Scaphitaceae, je dois exprimer à ce sujet une grande réserve.

VII. SYSTÉMATIQUE ET DÉVELOPPEMENT DES REPRÉSENTANTS DU TITONIQUE- APTIENS DE LA SUPER-FAMILLE TURRILITACEAE MEEK, 1876

SOUS-ORDRE LYTOCERATINA

Coquilles à involution variée. La suture à lobes et à selles bifides.

Super-famille **Turrilitaceae** M e e k, 1876 emend.

[Nom. transl. Wright, 1957 (ex *Turrilitidae* M e e k, 1876)]

Le volume de cette super-famille qui ne comprend, selon Луппов, Друщиц, Эристави et etc. 1958, et Wright, 1957, que les genres du Barrémien-Maastrichtien, est amplement élargi dans notre schéma. Nous y rattachons encore six genres groupés dans la famille Bochianitidae, ayant vécu du Titonique supérieur à l'Aptien inférieur inclusivement. Ceci étant, la famille Bochianitidae apparaît comme le plus ancien représentant de la super-famille Turrilitaceae dont l'origine devrait être recherchée quelque part

dans le Jurassique et non pas, comme on le supposait jusqu'à présent — dans le Barrémien.

La suture de cette super-famille se développe selon la formule VUD. Le trait caractéristique dans sa structure consiste dans le lobe U bifide au niveau le plus extérieur, les lobes restant trifides, les selles bifides et la hauteur égale des éléments.

Distribution. Titonique supérieur — Maastrichtien¹ (fig. 14)

Famille *Bochianitidae* Spath, 1922

[Nom. transl. Breistroffer 1947 (ex *Bochianitinae* Spath, 1922)]

Cette famille y est rattachée pour la première fois à la super-famille Turrilitaceae. Son classement à la super-famille Ancylocerataceae par les auteurs précédents est considéré par nous comme non fondé, ayant en vue la structure du lobe U chez les représentants des deux super-familles. Il s'agit là de différences qualitatives fondamentales entre ceux-ci et sa place toute naturelle dans la super-famille s'avère indubitable. La famille *Bochianitidae* renferme deux groupes génétiquement et morphologiquement bien individualisés du rang des sous-familles: *Bochianitinae* et *Ptychoceratinae* (fig. 14).

Sous-famille *Bochianitinae* Spath, 1922

La coquille est droite, recourbée ou bien à involution ancylocératique. L'ornementation consiste en côtes lisses, simples. La coupe en est elliptique. La suture est à fine dentelure d'une asymétrie fortement accusée dans le lobe bifide U.

Distribution. Titonique supérieur — Aptien inférieur.

Les genres suivants y sont rattachés:

- 1) *Bochianites* Lory, 1890 (*Baculites neocomiensis* d'Orb., 1842);
- 2) *Aspinoceras* Anderson, 1938 (*A. hamulini* And., 1938);
- 3) *Uhligia* Koenen, 1902 (*Hamites minutus* N. und Uhl., 1881);
- 4) *Hamitoceras* Anderson, 1938 (*H. pilsbryi* Anderson, 1938).

L'aspect de la sous-famille est considérablement modifié. Dans notre schéma ne reste au fond que le genre *Bochianites* (Лыпов et coll., 1958, le rattachent à la famille Protancyloceratidae). Nous y rattachons et y lions génétiquement les genres *Aspinoceras*, *Uhligia* et *Hamitoceras* dont la suture porte le caractère de celle chez le genre *Bochianites* et qui avaient été inclus par Wright, 1957, dans la famille Ancyloceratidae. Nous écartons de cette sous-famille les genres *Jenenshites* et *Kabylites* que Wright, 1957, rattache, d'autre part, au genre *Bochianites* d'une manière très nette rien que par le mode d'involution, étant donné que le lobe trifide U dans leur suture rend impossible leur groupement ensemble avec le genre *Bochianites*.

¹ Les représentants de cette super-famille de l'Albien n'y sont pas examinés. Ils feront l'objet d'une autre étude.

[Nom. transl. hereit (ex *Ptychoceratidae* Meek, 1876)]

La coquille est recourbée ornementée par des côtes lisses obliques ou tuberculées. La suture, à la différence de celle chez *Bochianitinae*, est plus profondément striée et à lobe U bifide nettement symétrique.

Distribution. Hauterivien inférieur — Aptien inférieur.

Les genres suivants y sont inclus :

- 1) *Ptychoceras* d'Orbigny, 1942 (*P. emericianum* d'Orb., 1842);
- 2) *Anahamulina* Hyatt, 1900 (*H. subcylindrica* d'Orb., 1858);
- 3) *Hamulina* d'Orbigny, 1890 (*H. astieriana* d'Orb., 1850).

Le volume de cette sous-famille est réduit en comparaison de celui que Wright lui a attribué en 1957, mettant hors de ses limites les genres *Hamulinites* et *Euptychoceras*. Le genre *Hamalinites* accuse des liens génétiques manifestes avec les représentants de la famille *Leptoceratidae* (fig. 12), tandis que le genre *Euptychoceras* — avec ceux de la famille *Himantoceratidae*, de sorte que leur rattachement à la famille *Bochianitidae* aurait été tout à fait artificiel.

Le développement de la famille la plus ancienne de la super-famille *Turritellaceae* — la famille *Bochionitidae* (fig. 14) aurait suivi la voie de divergence des indices à caractère d'accommodements idioadaptifs, qui se sont imposés par suite d'une action directe du milieu. Dans la branche fondamentale — *Bochianites* — *Aspinoceras* — *Hamiticeras* la caractéristique générale — le lobe U bifide asymétrique se manifeste par une grande constance, tandis que le développement de la coquille évolue de droite vers recourbée. La seconde branche qui se détache de la première dès l'Hauterivien inférieur, renferme les genres *Ptychoceras* — *Anahamulina* — *Hamulina*.

On y observe dans cet ordre des choses une grande constance dans les indices. L'asymétrie dans le lobe U bifide est consolidée, tandis que le mode d'involution demeure le même recourbée de façon coudée.

VIII. DÉDUCTIONS

Lors de l'édification du schéma systématique proposé concernant les Ammonites déroulées du Valanginien à l'Aptien, a été tenté un essai d'appliquer, autant que possible, les principes de la position systématique élaborés par Руженцев. Il en est résulté un système se distinguant de ceux déjà existants et cela non seulement par le changement du rang des unités taxonomiques. Les différences se sont en effet avérées bien plus profondes, plus substantielles quant à leur contenu qualificatif, leur volume, origine et développement.

I. En premier lieu il a été tenté, par le nouveau schéma systématique proposé, de faire la lumière sur la genèse de ce grand groupe hétéromorphe. A notre avis, la question posée par Uhlig vers la fin du siècle écoulé — à savoir, si le groupe des *criocératites* devait être conservé comme un groupe autonome après avoir englobé des formes à origine différente, — aurait pu trouver ici sa réponse.

De la répartition et le groupement des genres à coquille hétéromorphes effectués, il s'est avéré que ce grand groupe renferme des formes différentes par leur structure externe et interne, ainsi que par leur âge géologique

et par leur genèse. Cette dernière circonstance rend hors de propos toute pose de question quant à leur origine „poly ou monophylitique“. Le caractère hétérogène du groupe exige leur différenciation taxonomique et la recherche, après cela, de la genèse de chaque unité nouvellement obtenue.

La désagrégation, la réduction ainsi que la modification du contenu d'un tel grand groupe taxonomique, représenté par la super-famille Ancylocerataceae sont une preuve des rapports peu solides, artificiels qui avaient groupé les unités le composant. Le détachement des familles Bochianitidae, Protancyloceratidae et Heteroceratidae (fig. 5), manifestement étrangères à cette super-famille s'est imposé par la structure différente de leurs sutures (indice intérieur complexe d'adaptation et d'organisation), ce qui, par ailleurs, détermine de son côté détermine les orientations à part, dans lesquelles leur origine doit être recherchée. Dans ces conditions, la super-famille Ancylocerataceae a été mise en relief et se dessina dans son nouvel aspect en tant qu'unité entièrement monofylitique, tirant son origine du genre *Thurmanens*, Famille *Neocomitidae*, super-famille *Berriasellaceae*.

II. La divergence complexe, à laquelle a été soumis le développement des Ammonites hétéromorphes, est due aux conditions de vie différentes qui se sont créés dans les niches écologiques des bassins aquatiques. D'un autre côté cependant, les groupes se trouvant dans les conditions de vie analogues, tout en étant d'origine différente, s'acheminent dans leur développement sur la voie d'une divergence manifeste et acquièrent une grande affinité morphologique. Un tel caractère revêt l'affinité des tests à involution toxocératique chez le genre *Himantoceras* (de la super-famille Ancylocerataceae), le genre *Protancyloceras* (de la super-famille Protancylocerataceae), des coquilles droites chez le genre *Bochianites* (de la super-famille Turrilitaceae) et le genre „*Bochianites*“ Mazenot, 1938 (de la super-famille Protancylocerataceae); les coquilles à involution ancylocératique des genres au cours du Barrémien et de l'Aptien, comme par exemple *Lytancyclus*, *Australiceras*, *Epancyclus*, *Acrioceras*, *Ancyloceras*, *Dirrymoceras* (de la super-famille Ancylocerataceae), et *Aspinoceras* et *Uhligia* (de la super-famille Turrilitaceae), *Paraspinoceras*, *Shastoceras* (de la super-famille Protancylocerataceae) et autres; les coquilles recourbées du genre *Euptyhoceras* (de la super-famille Ancylocerataceae) et les genres *Anahamulina*, *Hamulina* et *Ptyhoceras* (de la super-famille Turrilitaceae), *Hamulinites* de Protancyloceratacea et autres.

Le développement de la super-famille Ancylocerataceae suit, en particulier, la voie de la divergence la plus libre. Trois branches s'individualisent avec une longévité de vie presque égale. Ces trois branches ayant un ancêtre commun, suivent la voie de développement parallèle idioadaptatif et

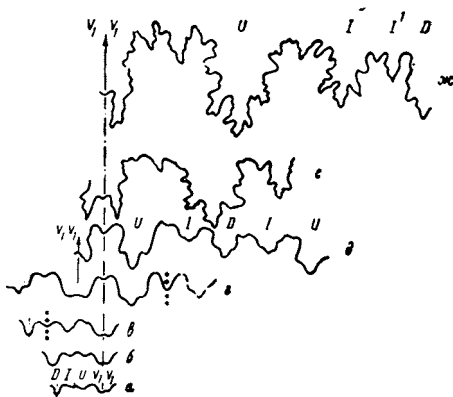


Fig. 16. Développement ontogénétique de la suture chez g. *Colchidites* aff. *Shaoriensis* Djan. d'après Товбина, 1965

parviennent à une individualisation par groupes homéomorphiques. L'homéomorphisme chez cette super-famille est le mieux exprimé quant au mode d'involution de la coquille, indice qui par le passé avait été admis comme un indice génétique unifiant. Un exemple frappant dans ce sens est le rattachement antérieur des genres *Epancyloceras*, *Australiceras* (de la famille Protacrioceratidae) au genre *Acrioceras* (de la famille Himantoceratidae) et aux genres *Dirrymoceras* et *Ancyloceras* (de la famille Ancyloceratidae), ainsi de suite.

Il est intéressant à relever qu'au processus du progrès biologique chez la super-famille Protancylocerataceae on observe le phénomène de dégénération. C'est par cette voie que se modifient les représentants de sa famille Leptoceratidae. Il est à remarquer une forte simplification de la suture, une forte diminution des dimensions de la coquille. En l'espace d'un seul siècle géologique — le Barrémien, elles naissent, se développent et périssent, car la dégénération a réduit au maximum l'activité biologique de tout le groupe.

Les observations que nous avons faites sur l'ensemble du groupe hétéromorphique nous amènent à la déduction que tout en étant faiblement manifesté au cours du Valanginien (3 genres) et l'Hauterivien inférieur (8 genres), il se multiplie au cours de l'Hauterivien supérieur (16 genres) et atteint à son plein épanouissement au cours du Barrémien inférieur (22 genres) et le Barrémien supérieur (28 genres). Au cours de l'Aptien inférieur il est représenté déjà par un nombre relativement plus petit de genres (19), tandis qu'au cours de l'Aptien supérieur il dépérit presque (5 genres) ne laissant subsister au cours de l'Albien que les descendants de la super-famille Turritaceae. Aux rythmes ralentis du progrès biologique, réalisé sur la voie de l'idioadaptation, de la spécialisation et même de la dégénérescence, se sont créés des groupes excessivement sensibles à la modification du milieu ambiant. C'est là que nous devons voir la cause de la période si brève (trois siècles géologiques) de leur existence qui s'est terminée par le dépérissement de presque tous les représentants du groupe des Ammonites déroulées, n'ayant pas pu s'adapter aux nouvelles conditions d'existence imposées par la situation géologique nouvelle intervenue au cours de l'Albien et du Crétacé supérieur.

III. L'idée de l'involution réitérée de la coquille dans les différents groupes d'Ammonites déroulées, exprimée dans les schémas génétiques de certains auteurs (Casey, Viedmann, Thieuloy) n'a pas pu trouver une confirmation dans nos schémas. Les cas de développement de la coquille de déroulé à enroulé ne sont pas exclus. Il en est ainsi chez la famille Himantoceratidae dans la branche *Himantoceras* — *Menuthioceras* — *Balearites*, *Pseudothurmania* (fig. 9); ou bien chez la famille Ancyloceratidae, en partie dans la série *Crioceratites* — *Paracrioceras* — *Ancyloceras* (fig. 10), où le genre enroulé *Paracrioceras* apparaît comme une étape sur la voie de l'individualisation de la coquille du type ancylocératique. Les cas de développement de la coquille de criocératique à recourbée et à la fin à droite — *Himantoceras* — *Euptychoceras* — *Janenchites*, *Kabylites* sont cependant fréquents (fig. 8). Sont notoires les cas de développement d'enroulement criocératique à enroulement ancylocératique — *Himantoceras* — *Acrioceras* ou bien *Crioceratites* — *Toxoceroïdes*; soit d'enroulement normal à criocératique : *Aegocrioceras* — *Matheronites*, etc. On peut conclure de ces exemples

que la transition d'un mode d'enroulement à un autre est déterminée non pas par quelques tendances internes ou des lois quelconques, mais bien par les conditions extérieures de l'ambiance, qui de leur côté engendrent une modification dans le mode de vie des Ammonites déterminant à un haut

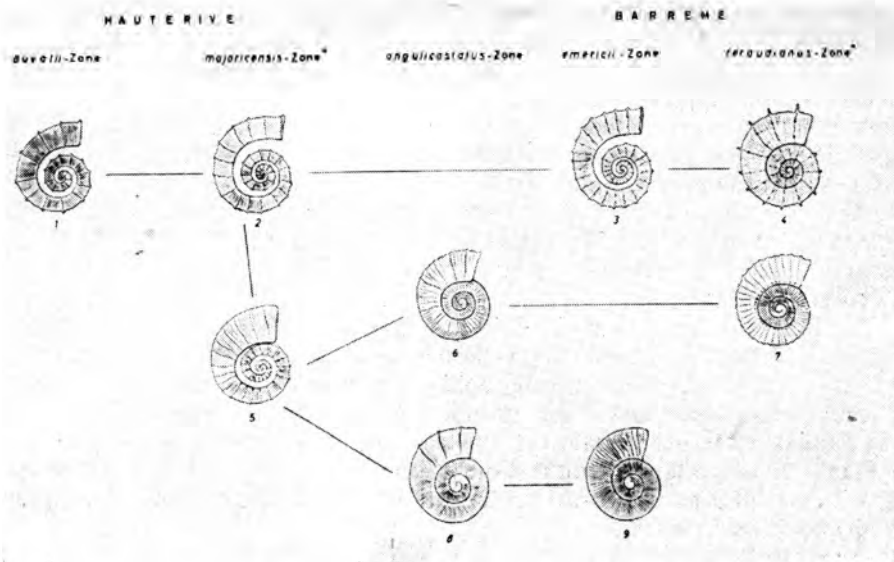


Fig. 17. Lignes générales dans le développement de *Crioceratites* d'après J. Wiedmann, 1962

1 — *C. (C.) duvalli* Lév.; 2 — *C. (C.) notani* (Kill.); 3 — *C. (C.) emericii* Lév. = „*Emericeras*“ ; 4 — *C. (C.) majoricensis* (Nol.); 6 — *C. (Pseudothurmannia) angulicostatus* (d'Orb.); 7 — *Hemihoplites feraudianus* (d'Orb.); 8 — *C. (Pseudoth.) balearis* (Nol. = „*Balearites*“ ; 9 — *C. (Pseudoth.) balearis ibizensis* Wiedm.

degré la structure de la coquille. Avec cela, un enroulement normal ne saurait d'aucune façon être admis comme l'indice d'une organisation plus élevée, mais bel et bien comme une manifestation d'un développement d'adaptation.

Concernant le degré de perfectionnement morphologique de ce groupe on pourrait en juger d'après la ligne de suture. Ainsi par exemple, chez la super-famille Ancyloceratacea, où l'évolution s'est déroulée plus rapidement en comparaison avec les autres super-famille, apparaît avec une structure des plus simples, la ligne de suture chez son représentant le plus ancien — le genre *Himantoceras*, tandis qu'avec une structure des plus compliquées — chez ses représentants de l'Aptien de la famille Protacrioceratidae, les genres *Epancyloceras*, *Ammonitoceras*, etc.

Chez les représentants de la super-famille Turrilitaceae, les genres du Barrémien — Aptien *Hamulinites* et *Hamulina* possèdent une suture sensiblement plus striée en comparaison avec celle chez le genre du Valanginien-Hauterivien, *Bochianites*, ce qui atteste déjà une organisation plus élevée chez les représentants plus récents.

Chez les représentants de la famille Heteroceratidae et Protancylocerataidae l'évolution paraît avoir emprunté des cadences plus lentes et il serait difficile de déterminer aussi par la structure de la suture, les genres d'une organisation plus élevée.

On ne saurait établir aucune dépendance dans le développement entre les indices tels qu'enroulement, ornementation et coupe transversale. Bien entendu, ils ont été pris en considération lors de l'élaboration des différents embranchements génétiques (sur la base de la position stratigraphique des genres qui les possèdent) sans qu'ils soient décisifs quant à l'élaboration des schémas systématiques d'un rang plus élevé.

Il nous faut mentionner ici que l'équivalence dans la hauteur des éléments de la ligne de suture est influencée par le mode d'enroulement. Plus dense est l'enroulement, plus grande s'avère la différence dans la hauteur des éléments du côté ventral et dorsal (genre *Aegocrioceras*, *Matheronites*, *Colchidites*). Plus la coquille est redressée, plus la hauteur des éléments de la suture s'avère équivalente (genre *Bochianites*, *Kabilytes*, *Hamulina*, *Euptychoceras* et autres).

En guise de conclusion je dois dire que la richesse des genres chez les Ammonites hétéromorphes nous a permis dans la plupart des cas de déterminer une continuité chronostratigraphique ininterrompue dans les différentes branches phylogénétiques. Le groupe des protoleptoceras et une branche de la famille Heteroceratidae, où un lien immédiat entre les genres n'a pas été établi en fait une exception. Cela suppose soit une certaine cryptogénéité, soit une information insuffisante concernant la distribution stratigraphique de quelques genres.

LISTE DES NOMS GÉNÉRIQUES DES AMMONITES DÉROULÉES DU VALANGINIEN À L'APTIEN

- Acantholytoceras* Spath, 1923 = *Crioceratites* Lé v., 1837 (communiqué ici)
Acrioceras Hyatt, 1900
Aegocrioceras Spath, 1924
Ammonitoceras Dumas, 1876
Anahamulina Hyatt, 1900
Ancyloceras d'Orbigny, 1842
Argvetites Rouchadze, 1933
Aspinoceras Anderson, 1938
Atopoceras Jaubert in Kilian, 1888 = *Jmerites* Rorch, 1933, d'après C. W. Wright, 1957
Audouliceras Thomei, 1964
Australiceras Whitehouse, 1926
Baculina d'Orbigny, 1847*
Balearites Sarkar, 1954
Bochianites Lory, 1898
 „*Bochianites*“ Maz., 1939
Colchidites Djanelidze, 1924
Cochlocrioceras Spath, 1950
Colombaticeras Royo y Comez, 1949 = *Australiceras* Whitehouse, d'après C. W. Wright, 1957
Crioceratites Léveillé, 1837
Dirrymoceras Hyatt, 1900
Dissimilites Sarkar, 1954 = *Acrioceras* Hyatt, 1900, d'après C. W. Wright, 1957
Emericeras Sarkar, 1954 = *Crioceratites* Léveillé, 1837, d'après C. W. Wright 1957

Eoleptoceras Manolov, 1962
Epancyloceras Spath, 1930
Escragolleites Sarkar, 1954=*Imerites* Rouchadzé, 1933, d'après
 C. W. Wright, 1957
Euptyloceras Breistroffer, 1952
Georgioceras Wilckens, 1947*
Hamiticeras Anderson, 1938
Hamulina d'Orbigny, 1850
Hamulinites Paquier, 1900
Helicancylus Gabb, 1869*
Hemibaculites Hyatt, 1900*
Hemicrioceras Spath, 1924=*Paracrioceras* Spath, 1924, d'après
 C. W. Wright, 1957
Hemihoplites — exclu en tant que genre du Crétacé inférieur
Hoteroceras d'Orbigny, 1850
Himantoceras Thieuloy, 1965
Hoplocrioceras Spath, 1924
Jonenschites Durand Delga, 1954
Imerites Rouchadzé, 1933
Jubertites Sarkar, 1955=*Crioceratites* Lé v., 1837, d'après
 C. W. Wright 1957
Juddiceras Spath, 1924
Kabylites Durand Delga, 1954
Karsteniceras Royo y Gomez, 1945
Leptoceras Uhlig, 1883
Lindigia Karsten, 1858=*Heteroceras* d'Orbigny, 1850, d'après
 C. W. Wright, 1957
Lithancylus Cassey, 1960
Lytocrioceras Spath, 1924=*Paraspinoceras* Breistroffer, 1952
 (communiqué ici)
Macroscephites Meek, 1876*
Matheronites Renngarten, 1926
Menuthiocrioceras Collignon, 1949
Moutoniceras Sarkar, 1954
Neohoplites Gerth., 1921=*Balearites* Sarkar, 1954, d'après
 C. W. Wright, 1957
Paracrioceras Spath, 1924
Parancyloceras Spath, 1924
Paraspinoceras Breistroffer, 1952
Pascoeites Spath, 1933*
Pedioceras Gerhardt, 1897*
Peltocrioceras Spath, 1924=*Paracrioceras* Spath, 1924, d'après
 C. W. Wright, 1957
Pictetia classé dans la famille *Lytoceratidae* (Друщниц, В. В., 1956)
Protacrioceras Sarkar, 1955
Protancyloceras Spath, 1924
Prototeptoceras Nikolov, 1966
Pseudocrioceras Spath, 1924=*Pedioceras* Gerth, 1897, d'après
 C. W. Wright, 1957
Pseudothurmannia Spath, 1923
Ptychoceras d'Orbigny, 1842
Santandericeras Royo y Gomez, 1945=*Colchidites* Djan 1924, d'après
 C. W. Wright, 1957
Shastiacrioceras Anderson, 1938
Shastoceras Anderson, 1938
Sořnayites Wiedmann, 1962*
Spathiacrioceras Sarkar, 1955=*Balearites* Sark., 1954, d'après
 C. W. Wright, 1937
Tonoceras Hyatt, 1900*
Tonohamites Spath, 1924
Toxoceras d'Orbigny, 1842=*Crioceratites* Lé v., 1837, d'après
 C. W. Wright, 1957

Toxoceratoides Spath, 1924
Tropaeum Sow., 1837
Tzankoviceras Manolov, 1962
Uhligia Koenen, 1902
Veleziceras Wright*
Worthoceras Adkins, 1928

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson T. M. 1938. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, No. 16.
- Basse E. 1952. *Classe des Céphalopodes* (in *Traité de Paléontologie* publ. sous la direction de J. Piveteau).
- Breistroffer M. 1946—1947. Sur les zones d'ammonites dans l'Albie. *Fac. de Sciences de l'Univ. de Grenoble*, XXVI.
- Breistroffer M. 1952. Sur la position systématique du genre *Ptychoceras* d'Orb. *Trav. du Lab. de géol. de l'Univ. de Grenoble*, XXIX.
- Casey R. 1960—1965. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. *Palaeont. Society*, 113, 1959.
- Collignon M. 1948. Faune Néocomienne des couches à *Crioceras* de Belohasifaka. *Amm. Géol. du Serv. de Mines fasc.*, N° XV, Paris.
- Dumas E. 1876. *Statistique géologique minéral et paléontol. du Départ. du Gard. Paris and Nimes*.
- Hyatt A. 1900. In *Text-Book of Palaeontology* by K. A. von Zittel, London — New York.
- Koenen A. v. 1902. Über die Ammoniten des Norddeutschen Neocom. *Abh. v. preuss. Geol. Land.*, Nr. F. NR. 24.
- Kilian W. 1907—1913. *Unterkreide (Palaeocretacicum)* in French: Lethaca Geognostica II — Mesozoicum. III, Kreide.
- Kilian W. et P. Reboul. 1915. Contribution à l'Etude des faunes Paléocrétacées du Sud-Est de la France. *Met. Explic. carte géol. de France*.
- Léveillé Ch. 1837. Description de quelques nouvelles coquilles fossiles du département des Basses-Alpes. *Mém. Soc. Geol. France*, 1 sér., 2.
- Manolov J. R. 1962. New ammonites from the Barremian of North Bulgaria. *Palaeontology*, 5, part. 3, London.
- Mazenot G. 1939. Les *Paleohoplitidae* Titoniques et berriasiens du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France, N. ser.*, 18.
- Neumayr M. und V. Uhlig. 1881. Über Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutshl., *Paleontographica*, 27.
- Nicklès R. 1894. Contribution à la paléontologie du Sud-Est de l'Espagne. *Mem. Soc. géol. France*, s. 1, fasc. 2, 3.
- Nikolov T. 1966. *Protoleptoceras* gen. n. — a genus of Berriasian Ammonites., *C. R. de l'Ac. bulg. des Sci.*, 19, N° 9.
- Ooster W. 1857—1863. *Catalogue des Cephalopodes Fossiles des Alpes Suisses*.
- Orbigny A. d'. 1840—41. Description des animaux invertébrés terrain crétaé Céphalopodes. *Paléont. Franc.*, 1.
- Orbigny A. d'. 1851. Notice sur le genre *Hétéroceras* de la classe des céphalopodes. *Journ. de Conchyliologie*, 2, Paris.
- Orbigny A. d'. 1952. Notice sur le genre *Hamulina*. *Journ. de Conchyliologie*, 3, Paris.
- Paquier V. 1900. Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies Orientales. *Trav. Lab. géol. de Fac. des Sci. de l'Univ. de Grenoble*, 5.
- Pictet F. J. 1868. *Mélanges paléontologiques*. Genève.
- Quenstedt F. A. 1845—1849. *Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden*. Tübingen.

* Les genres, non compris au schéma phylogénétique proposé faute de données sur leur suture, sont marqués d'un astérisque.

- Roman F. 1938. *Les ammonites jurassique et crétacées le genera*. Paris.
- Rouchadze J. 1933. Les ammonites aptiennes de la Géorgie Occid. *Bull. Inst. geol. Géorgie*, 1, fasc. 3.
- Sarasin Ch. et Ch. Schöndelmayer. 1901—1902. Etude monographique des Ammonites du Crét. inférieur de Ch. St. Denis. *Mem. Soc. paléont. Suisse*, 28, 29.
- Sarkar S. 1955. Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mem. Soc. géol. France, N. ser.* № 72.
- Schindewolf O. H. 1963. Zur sowjetrussischen Terminologie der Lobenlinie. *N. Jahrb. Geol. und Paläont. Monatshefte*, Heft 1.
- Schoeller H. 1942. Considérations sur les Ammonites dites déroulées (L'origine de leurs formes). *B. S. G. Fr.*, s. 5, 12.
- Sowerby J. 1837. *The Mineral Conchology of Great Britain*. V.
- Spath L. F. 1930. On some ammonioidea from the Lower Greensand. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (10).
- Thieuloy J. P. 1964. Un Céphalopode remarquable de l'Hauterivien basal de la Drome: *Himantoceras* nov. gen. *Bull. Soc. Géol., France*, ser. 7, VI. M. 2.
- Thieuloy J. P. et G. Thomel. 1964. Sur l'utilisation éventuelle des ammonites déroulées dans la chronologie du crétacé inférieur. *Trav. géol. de la faculté des sciences de Grenoble*, 40.
- Thomel G. 1964. Note sur les ammonites déroulées du crétacé infér. Vocontien. *Mem. Soc. géol. France N. sul. Mem.* № 101.
- Uhlig V. 1883. Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. *D. k. Ak. Wiss. math.-nat. Cl.*, Bd. 46
- Wiedmann J. 1952. Unterkreide-Ammoniten von Mallorea. 1. Lieferung. Lytoceratina, Aptychi. *Abh. d. Wiss. und d. Liter. Abh. d. math.-nat. Cl. N. R.* 1, Wiesbaden.
- Wiedmann J. 1965. Origin, limits, and systematic position of Scaphites. *Paleontology*, 8, N° 3.
- Wiedmann J. 1966. Stammesgeschichte und System der Posttriadischen Ammoniten. *Neues Jahrb. Paläontol. Abh.*, 125, Nr. 1.
- Wright C. W. 1952. A Classification on Cretaceous ammonites. *J. Paleont.*, 26.
- Wright C. W. 1957. *Mesozoic Ammonoidea* (in: Treatise on Invertebrate paleont. Part. L. Dir. and Ed. by R. C. Moore).
- Дави́ташвили Л. Ш. 1948. *История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней*. Изд. АН СССР, Москва—Ленинград.
- Дави́ташвили Л. Ш. 1968. *Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира*. АН СССР, Институт палеобиологии.
- Дарвин Ч. 1859. *Происхождение видов* (български превод, 1950 г.).
- Димитрова Н. 1967. *Фосилите на България, IV. Главноноги (Nautiloidea и Ammonoidea)*.
- Друщиц В. В. 1956. *Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа*. Изд. Моск. университета.
- Друщиц В. В. и М. П. Кудрявцев. 1960. *Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма*. Москва.
- Коробков И. А. 1968. Современное состояние систематики организмов. *Вестник Ленингр. университета*, № 6.
- Лупнов И. П., В. В. Друщиц, Эривани и др. 1958. *В Основы палеонтологии* (Гл. ред. Ю. А. Орлов).
- Ренггартен В. П. 1926. Фауна меловых отложений Ассинско Камбилевского района на Кавказе. *Тр. Геол. Ком., Н. серия*, вып. 147, Ленинград.
- Руженцев В. Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонитов. *АН СССР, Тр. Палеонт. инст.*, LXXXII, Москва.
- Руженцев В. Е. 1960. Некоторые вопросы классификации аммонитов, *Палеонтологический журнал*, № 1, Москва.
- Руженцев В. Е. Проблема перехода в палеонтологии. *Палеонтологический журнал*, № 2.
- Руженцев В. Е. 1964. К вопросу о терминологии лопастной линии аммонитов. *Палеонтологический журнал*, № 3.
- Северцов А. Н. 1967. *Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции*. Изд. Московск. университета.
- Товбина С. З. 1965. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. *Палеонтологический журнал*, № 3.
- Цанков В. 1934. Бележки върху рода *Halcodiscus*. *Год. на Соф. у-т. Физико-математ. фак.*, 31, 3.

Цителъ К. 1924. *Основы палеонтологии (палеозология)*. I. *Беспозвоночные* (руски превод, 1934).

Шовырев А. А. 1962. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. *Палеонтологический журнал*, № 2.

ФИЛОГЕНЕЗА НА ХЕТЕРОМОРФНИТЕ ДОЛНОКРЕДНИ АМОНИТИ

Н. Димитрова

(Резюме)

В предлаганата работа се прави опит да се приложат принципите на систематиката на Руженцев при филогенетичното изследване на палеозойските амонити, при построяване филогенетична схема на хетероморфните долнокредни амонити. Използва се сутурната линия като систематичен белег, който представлява съчетание от няколко тясно свързани помежду си качества, белег както с функционално, така и с приспособително значение. Използва се свойството на сутурната линия да запазва типа си в онтогенетичното си развитие независимо от големите еволюционни възможности, които има.

Хетероморфните долнокредни амонити (без албските) са отнесени към два подразреда — *Lytocerotina* и *Ammonitina*; към 5 надсемейства — *Scaphitaceae*, *Turrilitaceae*, *Ancylocerataceae*, *Berriasellaceae* и *Protancylocerataceae*; към 7 семейства — *Scaphitidae*, *Vochianitidae* (с подсем. *Vochianitinae* и *Ptychoceratinae*), *Protancyloceratidae*, *Protacrioceratidae*, *Ancyloceratidae*, *Himantoceratidae* и *Heteroceratidae* и към 49 рода.

Надразред *Ammonoidea*

Разред *AMMONITIDA*

Подразред *Ammonitina*

Надсемейство *ANCYLOCERATACEAE* Meek, 1876

[Nom. transl, Wright, 1957 (ex. *Ancyloceratidae* Meek, 1876)]

Характеризира се с добре изразен триразделен лоб U (заел морфоложки латерално положение), при който средният раздел е по-дълъг от съседните два (в трите семейства на това надсемейство той е различен по дължина). Седлата са дълбоко разсечени, основите на седлата и лобовите са почти еднакви по ширина. Тук са включени три семейства: *Himantoceratidae* fam. n., *Ancyloceratidae* Meek, 1876 и *Protacrioceratidae* fam. n.

Това надсемейство (фиг. 8, 10, 11), живяло от горния валанж до апта включително, идва да замести семейство *Neosomitidae*, което прекратява живота си в долния хотрив (фиг. 5). Зараждането на тази хетероморфна група може да се види в слабо инволютните представители на р. *Thur-*

manniceras. Родът *Himantoceras* (най-стария род от сем. Himantoceratidae) притежава сутура в общи линии, близка до тази при р. *Thurmanniceras* (фиг. 6).

Надсемейство **PROTANCYLOCERATACEAE** Breistroffer, 1947

[Nom. transl. herein (ex. *Protancyloceratidae* Breistroffer, 1947)]

Сутурната линия се характеризира с тесен вентрален лоб, триразделен лоб U с основа почти два пъти по-тясна от основата на седлата, които често имат четириъгълно очертание. На пръв поглед напомня сутурната линия при сем. *Bochianitidae*, която обаче е с асиметрично двуразделен лоб U. Тук са включени две семейства: *Protancyloceratidae* Breistroffer, 1947 и *Leptoceratidae* Manolov, 1962. Родоначалникът на надсемейството трябва да се търси в долния титон, като се има предвид, че най-старият му представител по нашата схема — род "*Bochianites*" Maz. — е познат в долния титон. Развитието му върви в две направления — сем. *Protancyloceratidae* и *Leptoceratidae* (фиг. 12).

Надсемейство **BERIASSELLACEAE** Spath, 1922

[Nom. transl. Луппов, Друщиц, Эристави, 1958 (ex. *Berriasellidae* Spath, 1922)]

Сутурната линия се характеризира с триразделен лоб U, при който средният раздел е малко по-дълъг от останалите два, а основата му е отворена, разширена. Височината на елементите намалява по посока към пъпа. Хетероморфният представител на това надсемейство се явява сем. *Heteroceratidae*, за пръв път разглеждано тук като пряк потомък на род *Distoloceras* от сем. *Neocomitidae* (фиг. 13).

Надсемейство **SCAPHITACEAE** Meek, 1876

Една малка група от родовете *Protoleptoceras* Nik., *Karsteniceras* R & G и *Parancyloceras* Spath според предлаганата схема обхваща валанж-аптските представители на надсем. *Scaphitaceae*. Сутурната линия е с много просто устройство. Лобовете са с триъгълно очертание, гладки или слабо назъбени, а седлата — едва нарязани, с почти правоъгълна форма. За произхода на тази криптогенна група засега не правим никакви предположения, а развитието ѝ може да се търси в горноалбския род *Worthoceras* Adkins (фиг. 15).

Подразред **Litoceratina**

Надсемейство **TURRILITACEAE** Meek, 1876

[Nom. transl. Wright, 1957 (ex. *Turrilitidae* Meek, 1876)]

Характерно в устройството на сутурната линия е двуразделният ѝ най-външен лоб U и триразделни останали лобове, двуразделни седла и еднаквата височина на елементите.

Титон-аптският представител на това надсемейство, обявен за първи път тук, е сем. *Vochianitidae* (причислявано досега към надсем. *Ancylocerataceae*) с двете му подсемейства: *Vochianitinae* Spath, 1922 и *Ptychoceratinae* Meek, 1876 (фиг. 14). Произходът на надсем. *Turrillitaceae* по предлаганата филогения ще трябва да се търси някъде в юрата, а не, както досега се смяташе, в барема.

Като резултат от приложения филогенетичен метод на Руженцев, при съставянето на филогенетичните схеми се получи такава класификационна постройка, която се различава от досегашните не само по смяна на ранга на таксономичните единици. Разликите се оказаха много по-дълбоки, отнасящи се до тяхното качествено съдържание, обем, произход и развитие.

От направеното разпределение и групиране на родовете с хетероморфни черупки се оказа, че те обхващат форми, различни по вътрешно и външно устройство, по геоложка възраст и произход. Разпадането, редуцирането, както и промяната на съдържанието на надсем. *Ancylocerataceae* говори за нездравите изкуствени връзки, които са обединявали съставящите го единици. Отделянето на семействата *Vochianitidae*, *Protancylocerataceae* и *Heteroceratidae* (фиг. 5), явно чужди на това надсемейство, се наложи от различното устройство на техните сутури, което от своя страна определи поотделно насоките, в които трябва да се търси техния произход. Така отделните надсемейства се очертах като напълно монофилетични единици от голямата хетероморфна група амонити.

Развитието на тази голяма хетероморфна група се е подчинило на сложна дивергенция, дължаща се на различните условия на живот. От друга страна, попадналите в еднакви условия на живот групи с различен произход тръгват по пътя на конвергентното развитие и придобиват голямо морфоложко сходство. При бавните темпове в биологичния си прогрес, осъществявал се по пътя на идиоадаптацията и дори на дегенерацията, са се създали групи, крайно чувствителни към изменението на средата, което изглежда се явява причина за краткия период (три геоложки века) на тяхното съществуване. Обяснено по този начин, развитието на хетероморфните амонити изключва идеята за повторно завиване на черупката в разните групи развити амонити, изразена в генетичните схеми на някои автори (Casey, фиг. 4; Thieuloy, фиг. 9; Wiedmann, фиг. 17). Преминаването от един начин на завиване към друг се определя от външните условия на средата, а не от вътрешни тенденции.

Някаква зависимост в развитието между белезите като завиване, украса, напречно сечение, не се установи. Те са вземани пред вид при построяването на отделните генетични разклонения, без да бъдат решаващи в построяването на класификационни схеми от по-висок ранг.