ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1939-1940

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GROUPE DE *ACANTHODISCUS RADIATUS*

PAR

JEAN GOGUEL

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GROUPE DE *ACANTHODISCUS RADIATUS*

PAR

Jean GOGUEL

INTRODUCTION

La présente étude se borne à un groupe restreint d'Ammonites, provenant toutes d'un même niveau, l'Hauterivien inférieur. Nous nous sommes proposé d'étudier les formes de ce groupe d'une façon assez approfondie pour pouvoir distinguer ce qui est variation individuelle de ce qui peut réellement servir de base à des coupures spécifiques.

Ce travail n'était possible qu'à condition de disposer d'un matériel assez abondant. Les échantillons de nos propres récoltes dans le Sud-Est de la France présentaient l'avantage inappréciable de pouvoir être brisés pour l'étude des tours internes. Nous avons pu les comparer aux échantillons de l'École des Mines, et à ceux du Laboratoire de Géologie de l'Université de Grenoble. M. Breistroffer, conservateur de cette collection, nous a facilité l'étude de ces échantillons, dont M. Gignoux nous a autorisé à figurer quelques-uns. Nous leur en exprimons nos plus vifs remerciements, ainsi qu'à Me Pietresson de Saint-Aubin, qui nous a communiqué une série d'échantillons recueillis aux environs de Troyes.

CHAPITRE PREMIER

POSITION SYSTÉMATIQUE

Historique.

L'ornementation de l'Ammonite radiée de Bruguière (1) est assez typique pour qu'on puisse la reconnaître sans hésitation sur des figures remontant jusqu'à 1718 (2). En 1841 encore, d'Orbigny écrivait : « Cette espèce se distingue facilement de toutes les autres Ammonites de la même division. »

Cet isolement n'a pas duré jusqu'à nos jours. Les coupures qui ont été pratiquées dans le groupe trop vaste des Ammonites ont obligé à rapprocher *A. radiatus* d'autres formes ; les groupements proposés ont été plus ou moins heureux ou artificiels. Mais, surtout, des récoltes abondantes ont permis de constater certaines variations et de trouver des échantillons, numériquement en minorité, qui s'écartent nettement du type.

Nous allons passer en revue les coupures successives par lesquelles on a limité le groupe auquel appartient notre espèce. Nous examinerons ensuite les formes les plus voisines, et les variétés qu'on a voulu y reconnaître, en nous demandant si leurs caractères distinctifs légitimaient la création d'espèces distinctes.

Les premières classifications des Ammonites semblent avoir eu surtout un but de commodité. Il ne semble pas, à lire Pictet, qu'il ait voulu traduire une affinité particulière avec d'autres formes en rangeant *A. radiatus* dans le groupe des *flexuosi*.

Ces premières classifications avaient préparé le chemin aux coupures génériques de Neumayr. Le genre *Hoplites*, en particulier, repose sur un ensemble de caractères assez nets pour qu'on ait pu lui reprocher d'englober des éléments trop différents, mais non de séparer des espèces voisines.

(1) Histoire naturelle des Vers, t. I, 1792.

(2) Scheuchzer, Helvetiæ hist. nat., in *Meteorologia et Oryct. helv.*, p. 265, fig. 39, 1718. — Bourguet, Traité des pétrifications, 1re édition, 1742, p. 72 ; 2e édition, 1778, p. 302, pl. XLIII, no 280. « Corne d'Ammon ornée de raies, de tubercules et de fleurs, et au dos terminé par une espèce de tænia. » La figure montre nettement le stade lisse dont il sera question ci-après.

Le genre *ACANTHODISCUS* Uhlig.

La coupure suivante est due à Uhlig (1) qui, parmi les *Hoplites* néocomiens, distingue trois sous-genres : *Berriasella*, *Blanfordia* et *Acanthodiscus*. Il a cherché à fonder cette distinction sur des caractères très apparents et faciles à saisir. Pour le sous-genre *Acanthodiscus*, ce caractère est le suivant : au stade adulte, chaque côte principale porte trois tubercules, et les faibles côtes secondaires, un tubercule externe seulement.

Le sous-genre ainsi délimité est artificiel. L'apparition de tubercules sur les flancs est un caractère secondaire, qui peut se retrouver chez des formes très diverses à tubercules siphonaux. Sayn (2) et Kilian (3) ont vivement insisté sur le caractère polyphylitique du sous-genre *Acanthodiscus*, dans lequel ont été rangées, d'après Kilian, des formes appartenant aux genres : *Berriasella*, *Neocomites*, *Kilianella*, *Thurmania*, *Leopoldia*.

Si on examine par exemple les formes décrites par Uhlig dans le mémoire où il fondait le genre *Acanthodiscus* (4), et dont il avait pris soin d'indiquer la répartition en plusieurs groupes naturels, on remarque :

Hoplites (*Ac.*) *himalayanus* Uhl. qui, jusqu'au diamètre de 50 millimètres (pour un diamètre maximum de 75 millimètres), présente l'allure de certain *Neocomites* avec un ombilic relativement petit, une forme aplatie, et des côtes falciformes, pour un tiers issues de petits tubercules ombilicaux, et les autres intercalées entre les précédentes à mi-hauteur des flancs. Les côtes s'atténuent beaucoup à la traversée de la bande siphonale, de part et d'autre de laquelle elles présentent des renflements. Jusque-là, cette forme est voisine de *Neocomites amblygonius*, sans que nous voulions proposer une assimilation spécifique d'après une figure. A partir du diamètre de 50 millimètres, l'ornementation change. Bien que les cloisons ne soient pas visibles, on peut penser qu'il s'agit de la chambre d'habitation. Les côtes deviennent plus larges, arrondies, et irrégulièrement espacées, en même temps qu'il y apparaît par places des tubercules latéraux. Nous avons déjà signalé (5) une évolution très analogue de l'ornementation de *N. amblygonius* sur la dernière loge, qui prend les caractères de *N. longinodus* ou *N. paucinodus*, suivant qu'il y a ou non des tubercules latéraux (ces dernières espèces paraissent représentées uniquement par des fragments de la chambre d'habitation). *H. hymalayanus*

(1) Uhlig, Einige Bemerkungen über die Ammoniten-gattung Hoplites (*Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaft in Wien; Math. Naturw. Klasse*, Bd CXIV, Ab. 1, juli 1905). — Himalaya fossils. The fauna of the Spiti shales (*Paleont. Indica*, série 15, vol. IV, 1903-1910).

(2) Sayn, Ammonites nouvelles du Néocomien inférieur (*B. S. G. F.*, 3, XVII, 1889).

(3) Kilian, Lethæa geognostica ; Unterkreide, Stut., 1907, p. 218. — Hauterivien de la Begude (*Mém. Carte*, 1915).

(4) Fauna of the Spiti shales (*Pal. Ind.*, s. 15, vol. IV, 1910).

(5) Description géologique du Luberon (*Bull. Carte Géol.*, t. XXXVI, n° 186, 1932, p. 15).

serait donc simplement un *Néocomites*, dont l'ornementation irrégulière qui caractérise la chambre d'habitation présenterait des tubercules latéraux.

Uhlig range dans un même groupe *H.* (*Ac.*) *spitiensis*, *H.* aff. *Michælis*, *H. tibetanus*, *H. asiaticus*, *H. Ruprechti* Oppel, représentées chacune par un seul échantillon, et qui ne diffèrent que par des nuances. Il est permis de mettre en doute la valeur de telles coupures spécifiques. Ces formes sont à rapprocher de *Hoplites Roubaudi* d'Orb. que Kilian range dans le genre *Kilianella*, et sont caractérisées par le rôle tout à fait secondaire que jouent les tubercules par rapport aux côtes dans l'ornementation. Uhlig rattache au même groupe un certain nombre de formes européennes.

Le groupe dans lequel Uhlig range *H.* (*Ac.*) *Hookeri*, *H. La Touchei*, *H. acanthoptycus*, *H. Smithi*, *H.* aff. *hystricoides*, des couches de Spiti, diffère assez peu du précédent. Les tubercules et les côtes principales jouent un rôle un peu plus important, mais à aucun moment les côtes intercalaires ne s'effacent devant les principales. La distinction de ces espèces, représentées par un ou deux échantillons chacune, repose sur le mode de bifurcation des côtes, souvent assez variable dans la même espèce.

A côté du groupe de *Ac. subradiatus*, qui n'est qu'une variété géographique de *Ac. radiatus*, Uhlig distingue encore le groupe de *Ac. octagonus*, dont l'ornementation très accusée ne comporte pas de côtes intercalaires, mais seulement des côtes principales, simples ou bifurquées.

SUBDIVISIONS DU GENRE *ACANTHODISCUS*

Pour exprimer les distinctions qui s'imposent au sein du genre *Acanthodiscus* s. l., Spath (1) a créé un certain nombre de genres nouveaux. Restreignant *Acanthodiscus* au groupe de *radiatus*, auquel se bornera notre étude, il a nommé *Octagoniceras* les formes du groupe de *H. octagonus* (très développées dans les couches de Spiti), et *Raimondiceras*, *Ac. Raimondi* Gabb, du Pérou (2), dont les côtes traversent la région siphonale. Enfin, il range dans le genre *Protacanthodiscus* les formes berriasiennes dont le type est *Pr. Andreœi*, et insiste à juste titre sur les différences profondes qui séparent ce groupe des *Acanthodiscus* s. s. malgré l'analogie des formes extérieures.

Antérieurement, Blanchet avait proposé (3) le genre *Neocosmoceras* pour quelques formes berriasiennes : *H. Sayni* Sim., *H. Rerollei* Paquier, *Ac. octagonus* Stracheÿ-Blanford, dont le rapprochement avec les *Acanthodiscus* vrais lui paraissait superficiel et dû à une convergence. Le rapprochement suggéré avec les *Cosmoceras*

(1) SPATH, On Ammonites of Speeton Clay (*Geol. Magazine*, t. LXI, n° 716, 1924, p. 73-89).
(2) LISSON, Geologia de Lima. Lima, 1907, p. 41, et pl. V, fig. 4.
(3) F. BLANCHET, Sur un groupe d'Ammonites éocrétacées dérivées des *Cosmoceras* (*C. R. S. G. F.*, 16 juin 1922, p. 159).

est, lui, bien hypothétique. Nous ne nous prononcerons pas sur la question de savoir dans quelle mesure les genres *Neocosmoceras* et *Protacanthodiscus* font double emploi, les caractères de ces genres n'ayant été indiqués que très sommairement par leurs auteurs, qui ont pris pour types des espèces différentes.

Spath indique, d'autre part, la parenté entre les *Acanthodiscus* et les *Neocomites*, les genres qu'il en a séparés : *Lyticoceras* (ex. : *L. noricum*, *L. regale*), *Distoloceras* (ex. : *D. hystrix*) et les *Leopoldia*. Malgré de grosses différences d'ornementation, les rapports entre *Ac. radiatus* et *L. Leopoldi*, par exemple, sont très frappants, au point que Pictet hésitait à réunir ces deux espèces. Nous reviendrons plus loin sur cette question.

La conception de la coupure générique dont les travaux de Spath représentent l'expression la plus radicale présente l'avantage théorique de ne jamais laisser dans un même groupe des formes dont les affinités soient douteuses. Mais l'introduction de noms nouveaux pour des groupes qui ne sont parfois connus que par très peu d'échantillons est un inconvénient pratique grave.

Quant à la signification stratigraphique que présenteraient les genres ainsi compris, nous sommes obligé de faire toutes réserves. Dans le travail cité plus haut, Spath est obligé de supposer dans le Sud-Est de la France une série de lacunes, masquées par « une marmorisation et d'autres changements dus au métamorphisme régional » qui n'existent nullement dans la fosse vocontienne et les régions voisines. Ce n'est qu'à l'aide de lacunes attribuées arbitrairement à d'autres régions également que Spath arrive à dresser une échelle stratigraphique dont il vaut mieux reconnaître qu'elle s'applique très mal au Sud-Est de la France.

CHAPITRE II

L'ORNEMENTATION D'*ACANTHODISCUS RADIATUS*

Stade adulte.

L'ornementation de *Acanthodiscus radiatus* (1) est une des plus variables qui soient avec l'âge. Il est curieux que d'Orbigny ne mentionne pas le stade ultime lisse, étant donné le nombre d'échantillons qui le montrent. A notre connaissance, ce stade a été signalé pour la première fois par Neumayr et Uhlig en 1881.

Nous désignerons les phases successives de l'ornementation en parlant des stades jeune, adulte et sénile, uniquement par commodité, et sans attacher aucune signification physiologique à ces termes, puisqu'au stade sénile, lisse, l'animal était encore capable d'accroître considérablement sa coquille et de sécréter de nombreuses cloisons.

Un échantillon typique, au diamètre de 10 centimètres, présente un ombilic large, un tour à peu près aussi épais que haut. L'ornementation comporte des formes arrondies, avec trois rangs de tubercules. Les tubercules ombilicaux et les tubercules latéraux, situés au milieu des flancs, se présentent sous la forme de mamelons arrondis sur le moule interne, et sont réunis deux à deux par des côtes

(1) *Cornu ammonis* Scheuchzer, 1718, Helvetiæ hist. nat., pl. III, in *Meteorologia et Oryct. helv.*, p. 265, f. 39. — *Corne d'ammon* Bourguet, 1742. Traité des pétrifications, p. 72, pl. XLIII, n° 280. — *Corne d'ammon* Bertrand, 1763. Dict. universel des fossiles, t. I, p. 159, n° 18. — *Ammonites radiata* Bruguière, 1789. Encyclopédie méthod. Vers, t. II, p. 21. — *Ceratites radiatus* de Haan, 1825. Monogr. Ammonites et Goniatites, p. 156, n° 1. — *Ammonites asper.* Mérian. Mss. *in* de Buch, 1829, *Ann. Sc. Nat.*, t. XXIX, pl. V, fig. 11. — *Ammonites asper* de Buch, 1831. Recueil de planches de pétrifications remarquables, pl. III, fig. 4 à 6. — *Ammonites radiatus* d'Orbigny, 1840. Paléontologie française, terr. crétacé, t. I, p. 110, pl. XXVI. — *Ammonites radiatus* Matheron, 1842. Cat. corps org., p. 262. — *Ammonites asper nodosus* Quenstedt, 1847. Petref. Deutsch., t. I, Ceph., p. 157, pl. X, fig. 16. — *Ammonites radiatus* d'Orb, 1850. Prodrome, t. II, p. 63. — *Ammonites radiatus* Pictet et Campiche, 1858. Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix, p. 238-241, pl. XXXII, fig. 1 et 2. — *Ammonites radiatus* Bayle, 1870. Explication de la Carte géologique de la France, vol. IV, pl. LXX. — *Ammonites radiatus* Neumayr et Uhlig, 1881. Ammonitiden der Hilsbindungen Norddeutschlands (*Paleontographica*, vol. XXVII, taf. XXXIV, p. 165). — *Ammonites radiatus* Sarasin, 1897. Quelques considérations sur les genres Hoplites, etc. (*B. S. G. F.*, 3, XXV, 1897, p. 773-776). — *Ammonites radiatus* Baumberger, 1906. Unterkreide West. Jura (*Mém. Soc. Pal. Suisse*, t. XXXIII, p. 13, pl. XVI, XVII et XVIII). — *Ammonites radiatus* Roman, 1933. Sur quelques formes de Céphalopodes de l'Yonne et des régions voisines (*Trav. Lab. géol. Fac. sc. Lyon*, XXII, 19, p. 7, fig. 1).

larges et arrondies. Ces côtes principales sont au nombre de douze en moyenne par tour. Il existe une bande lisse entre les tubercules latéraux et les tubercules siphonaux, qui sont beaucoup plus nombreux (quarante par tour pour fixer les idées), et ont la forme d'une crête oblique, inclinée en général à 45° vers l'avant. Une bande siphonale lisse assez large sépare les deux lignes de tubercules siphonaux.

Les tubercules arrondis représentent la base d'épines longues et aiguës, qui ne sont que très rarement conservées. En dégageant des échantillons calcaires, on retrouve leurs sections, et on constate qu'elles atteignent facilement une hauteur égale à la moitié de l'épaisseur du tour. Elles sont, en général, formées de calcite fragile, et il est impossible de les isoler, sauf lorsque le tour suivant est venu s'appuyer par la paroi ombilicale contre les épines latérales (ce qui n'est pas nécessairement le cas).

Les rares exemplaires avec test montrent un canal axial dans les épines, dont la paroi est assez épaisse. D'autre part, le moule interne ne comporte qu'un mamelon arrondi. On peut en conclure qu'une lamelle séparait l'intérieur de l'épine de la cavité générale de la coquille. Cette lamelle n'existe-t-elle que dans la partie cloisonnée, ou déjà dans la chambre d'habitation ? Uhlig penchait vers la première hypothèse.

Stade sénile.

L'ornementation que nous venons de décrire, où les côtes se réduisent à une simple coalescence des tubercules ombilicaux et latéraux, passe bientôt au stade lisse ; les tubercules s'atténuent assez rapidement et disparaissent. La section du tour devient ovale, avec une paroi ombilicale arrondie mais assez abrupte. Tubercules ombilicaux, latéraux et siphonaux disparaissent à peu près au même niveau ; du côté siphonal, la coquille acquiert sa forme arrondie à un moment où les deux lignes de tubercules siphonaux sont encore nettement visibles. La partie lisse présente parfois des nodosités peu marquées du côté ombilical, dernier rappel des côtes disparues, mais, en général, aucun ornement ne vient altérer sa régularité.

Il n'y a pas de rapport direct entre les dernières cloisons et l'apparition du stade sénile. Nous avons des échantillons où la dernière cloison est suivie d'un demi-tour encore tuberculé (Pl. I, fig. 4), d'autres où elle se place au niveau du changement (Pl. I, fig. 3), d'autres, enfin, où un demi-tour lisse tout entier est cloisonné (Pl. I, fig. 1).

La forme de l'enroulement devient assez différente, au stade sénile, de ce qu'elle était pour les tours précédents. Le tour devient sensiblement plus haut qu'épais (76 millimètres contre 60 millimètres, par exemple, à 20 centimètres de diamètre, pour l'échantillon de la Pl. I, fig. 3), mais, surtout, l'accroissement en hauteur devient beaucoup plus lent, presque insensible (sur le même échantillon, la hauteur du tour passe de 38 à 63 millimètres sur le dernier demi-tour tuberculé, de 63 à 76 millimètres sur le demi-tour suivant, lisse).

TOURS INTERNES.

Nous avons commencé par décrire l'ornementation à son stade ultime, juste avant l'atténuation définitive, parce qu'elle est alors très uniforme ; mais cette uniformité ne résulte que de l'atténuation de détails qui peuvent différer. En remontant de ce stade vers le jeune, on voit la bande comprise entre les tubercules latéraux et siphonaux cesser d'être lisse : les côtes, dont les tubercules siphonaux représentent la terminaison, apparaissent d'abord du côté externe ; assez longtemps, elles s'effacent avant d'atteindre les tubercules latéraux, si bien qu'il n'est pas possible de dire quelles sont leur relations avec les côtes principales. Résultent-elles de leur bifurcation au niveau des tubercules latéraux ? Représentent-elles le prolongement de côtes intercalaires effacées entre les côtes principales ? L'étude du jeune chez qui les côtes jouent un rôle plus important va nous montrer que les deux solutions peuvent être valables. A ce stade se situent des divergences assez fortes dont nous parlerons ultérieurement.

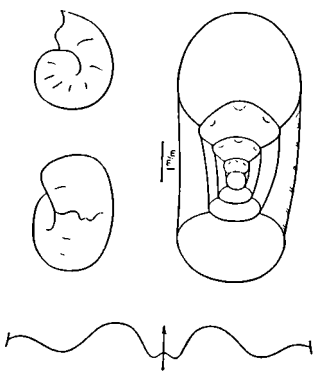


Fig. 1. — Tours embryonnaires de *Ac. radiatus*.

A gauche : loge initiale et premier tour ; *en bas :* cloison du premier tour ; *à droite :* section des trois premiers tours.
(Échantillon de l'Aube, collection Pietresson de Saint-Aubin.)

Nous n'avons pu examiner les tours les plus internes que sur un seul échantillon, de l'Aube, qui nous a été communiqué par Me Pietresson de Saint-Aubin. La figure 1 montre que les trois premiers tours, à partir de la loge initiale, sont extrêmement enveloppants, beaucoup plus larges que hauts. La suture de chaque tour s'appuie sur la crête qui marque le milieu du flanc du tour précédent, et qui n'apparaît donc pas dans l'ombilic. Dès le troisième tour, cette crête présente une suite de petits renflements, qui commencent à être visibles dans l'ombilic, la section du tour suivant devenant très différente : il est beaucoup plus haut et arrondi. Les renflements qui, sur la crête latérale des tours antérieurs, formaient de petits tubercules, s'étalent en côtes allongées sur le flanc plus large.

Les tours ultérieurs conservent une section plus haute que large. Les côtes principales, dont nous avons constaté la présence dès que le flanc se dessine, s'infléchissent vers l'avant, se bifurquent au milieu du flanc, et d'autres côtes secondaires apparaissent au même niveau entre les côtes principales. Toutes les côtes, principales ou secondaires, s'interrompent brusquement le long d'une bande siphonale lisse assez large. Dès un rayon d'un centimètre, parfois même un peu avant, toutes ces côtes se terminent par un léger renflement siphonal. Comme chez beaucoup de *Leopoldia* et de *Neocomites* qui ne dépassent jamais ce stade costulé, l'origine des côtes principales, sur le bord ombilical, est marquée par une petite nodosité (Pl. III, fig. 3 et 4).

Il apparaît un peu plus tard sur les côtes principales, au milieu des flancs, un léger tubercule. De la nodosité ombilicale à ce tubercule, la côte est droite, saillante et assez fine. Le tubercule latéral marque, en général, le point de bifurcation, mais il peut arriver — le cas n'est pas rare — que la côte principale ne soit pas bifurquée. Elle se continue vers le bord siphonal, beaucoup plus faible qu'entre les tubercules. Les côtes principales sont assez espacées — quatre sur un demi-tour — et, dans l'intervalle, une ou deux côtes secondaires sont visibles jusque beaucoup plus bas que le milieu des flancs, parfois jusqu'à l'ombilic (côtes intercalaires). Elles ne paraissent pas, en général, être issues du tubercule ombilical d'une des côtes principales, mais il peut y avoir des exceptions. Ces côtes intercalaires disparaissent au bout d'un demi-tour, mais peuvent réapparaître accidentellement.

Les échantillons de l'Aube à test conservé montrent, presque dès l'origine des tubercules latéraux, que ceux-ci sont surmontés par une épine bien dessinée, dont la hauteur pouvait atteindre le quart de l'épaisseur du tour, dès un rayon inférieur à 2 centimètres. L'épine portée par le tubercule ombilical paraît d'abord beaucoup moins importante, bien qu'elle atteigne chez l'adulte un développement égal.

Dès ce moment, les flancs prennent l'aspect qu'ils conserveront chez l'adulte, formant une large surface arrondie d'une côte principale à la suivante. Non seulement les côtes intercalaires ne sont plus visibles entre les côtes principales, mais les côtes secondaires n'occupent qu'une bande étroite à côté des tubercules siphonaux.

Chez les échantillons de l'Aube, qui permettent le mieux l'étude des jeunes, le rayon auquel apparaissent les tubercules latéraux est en général voisin de 17 millimètres, parfois jusqu'à 20 millimètres. Pour un ou deux échantillons, une précocité particulière des tubercules, qui apparaissent dès 12 millimètres de rayon, s'accompagne d'un espacement beaucoup moindre (quatorze côtes principales par tour au lieu de huit) et d'une épaisseur un peu plus forte du tour. Nous ignorons complètement si les individus qui se distinguent ainsi, dans leur jeune âge, du type moyen de l'espèce, présentent à l'état adulte des particularités spéciales. Il ne peut donc être question d'en faire une variété nouvelle.

Les échantillons grâce auxquels nous pouvons décrire le jeune proviennent tous du faciès récifal de l'Hauterivien de l'Aube. L'expérience montre que les Ammonites restent toujours de petite taille dans ce faciès. Cela peut tenir aux conditions de fossilisation, qui assureraient la conservation des tours internes, les tours externes étant brisés, mais il est très possible que le milieu se soit opposé à ce que les individus atteignent une très grande taille (1). On doit donc s'attendre

(1) Une question analogue se pose pour les gisements pyriteux : près d'Apt, nous avons constaté que des huîtres de l'Aptien supérieur portaient fréquemment l'empreinte d'ammonites sur lesquelles elles étaient fixées. Or ces empreintes sont toujours de la taille des ammonites pyriteuses qu'on retrouve dans les mêmes gisements, ce qui tend à prouver que nous avons affaire à des individus de petite taille, et non à des tours internes seuls conservés. Cette conclusion ne peut d'ailleurs s'étendre à tous les gisements pyriteux.

à retrouver les différentes phases de l'ornementation à des stades plus précoces que dans les grands échantillons du Sud-Est. Effectivement, en dégageant les tours internes de ceux-ci, on trouve, de 2 à 4 centimètres de rayon, une ornementation formée de côtes fines espacées, bien marquées sur un flanc plat, et portant chacune deux tubercules très localisés (Pl. I, fig. 2*a*).



Fig. 2. — Ligne cloisonnaire à 3 mm. de diamètre (même échantillon que la fig. 1).

Ce type d'ornementation, à peine indiqué au moment de l'apparition des tubercules latéraux chez les échantillons de l'Aube, est ici beaucoup plus tardif et prolongé. On ne doit donc pas accorder une valeur absolue aux chiffres que nous avons donnés pour le rayon au moment de l'apparition des différents types d'ornementation, puisque ce rayon est soumis à l'influence du milieu.

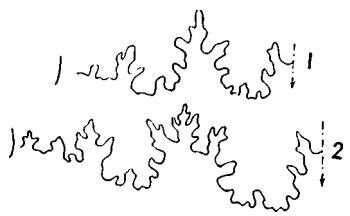


Fig. 3. — Cloisons du jeune de *Ac. radiatus* 1, au diamètre de 15 mm., et 2, au diamètre de 25 mm. × 3,5. D'après un échantillon de l'Aube.

LIGNE CLOISONNAIRE.

La ligne cloisonnaire que nous avons pu relever sur le premier tour de la coquille, en contact avec la loge initiale (fig. 1), ne présente encore aucun caractère spécifique. Mais, dès le troisième tour, pour un diamètre qui n'est encore que de 3 millimètres (fig. 2), on peut déjà reconnaître les particularités qui caractériseront la ligne cloisonnaire de l'adulte : forte asymétrie du premier lobe latéral, existence de lobes secondaires subdivisant les selles en deux parties.

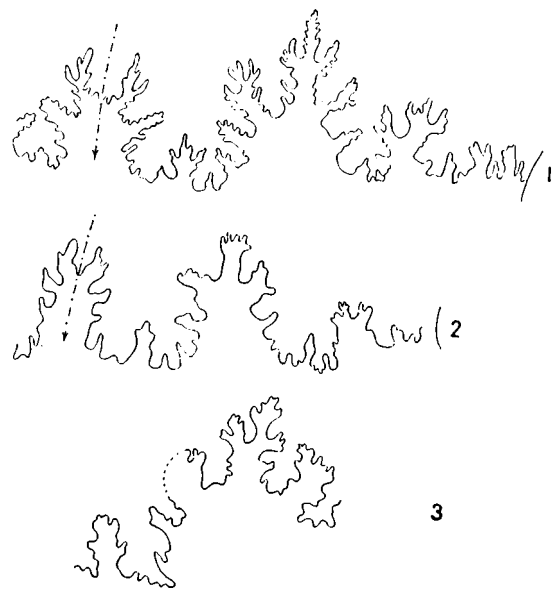


Fig. 4. — Cloisons de *Ac. radiatus*.

1, échantillon d'Auxerre, École des Mines, n° A. 868 au rayon de 60 mm., grandeur naturelle ; 2, échantillon d'Hauterive, École des Mines, n° A. 872, diamètre de 85 mm., grandeur naturelle ; 3, échantillon figuré pl. I, fig. 1, au diamètre de 18 cm. × 2/3.

La figure 3 montre la ligne cloisonnaire aux diamètres de 15 et 25 millimètres. Le plan général restant le même, on voit les différents éléments se ramifier de plus en plus.

Les différences entre les cloisons d'individus adultes, données par la figure 4, restent du même ordre : le plan général reste identiquement le même, mais le degré de ramification des éléments et l'allongement des subdivisions extrêmes varient beaucoup, même en dehors de toute usure des échantillons. La seule différence s'observe

(fig. 5) sur la cloison que nous reproduisons d'après Neumayr et Uhlig. La première selle serait subdivisée par trois lobes secondaires, dont celui du milieu serait le plus court, contrairement à ce qu'on observe d'ordinaire. Une erreur du dessinateur, gêné par les tubercules siphonaux, n'est pas invraisemblable.

Indiquons tout de suite que les cloisons des autres espèces que nous étudierons plus loin partagent ces caractères : lobes asymétriques à tronc large, selles subdivisées en deux parties principales, avec des degrés de ramification assez variés, même pour des échantillons non usés.

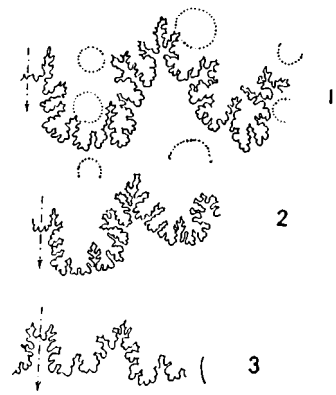


Fig. 5. — Cloisons d'après Neumayr et Uhlig (Hils), de 1, *Hoplites radiatus*, pl. XXXIV, fig. 2 ; 2, *H. Vaceki*, pl. LVI, fig. 2 ; 3, *H. Ottmeri*, pl. XXXV, fig. 1. (Échelle : 2/3.)

Variations accidentelles.

Pour savoir quels sont ceux des caractères auxquels on peut accorder une certaine importance, il est intéressant d'étudier les variations accidentelles que présentent certains échantillons.

En ce qui concerne le nombre de côtes principales par tour, il importe de tenir compte de sa variation normale avec l'âge : ce nombre augmente avec le rayon ; de dix pour un rayon de 2 centimètres (échantillon figuré Pl. I, fig. 3), il passe finalement à seize pour un rayon de 6 à 9 centimètres, taille où l'ornementation disparaît. Ceci tient en partie à ce que le rayon s'accroît plus rapidement que la hauteur du tour ; le rapport de l'intervalle entre deux côtes à la hauteur du tour est peu variable, mais décroît toutefois quand le rayon augmente. En même temps, l'ombilic s'accroît proportionnellement, le rayon ombilical passant de 0,33 pour un rayon de 2 à 8 centimètres, à 0,37 pour un rayon de 14 centimètres (stade sénile lisse).

L'épaisseur, comptée entre les côtes, n'est que les deux tiers de la hauteur en dessous de 3 centimètres de rayon. De 4 à 9 centimètres de rayon, elle est à peu près égale à la hauteur, pour tomber aux cinq sixièmes au stade sénile.

Si on tient compte de cette variation normale, on constate que les divergences entre individus sont beaucoup moins marquées qu'il ne le semble à première vue.

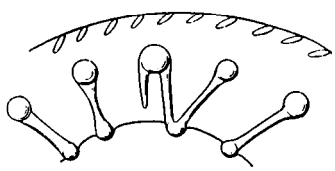


Fig. 6. — Schéma d'une irrégularité de la costulation principale, sur un échantillon de Saint-Vallier. (Échelle : 1/2.)

L'ornementation présente assez souvent de petites irrégularités : nous n'avons observé qu'une fois (chez un échantillon de l'Aube, Pl. III, fig. 4, à 4 centimètres de diamètre) deux côtes secondaires aboutissant à un même tubercule siphonal.

Un échantillon de Saint-Vallier (Alpes-Maritimes) (coll. lab. Grenoble) montre deux côtes principales aboutissant à un même tubercule ombilical (fig. 6). L'un

des tubercules latéraux montre l'amorce d'une côte principale supplémentaire qui n'atteint pas l'ombilic. Sur l'autre face, un seul tubercule latéral correspond aux deux tubercules anormaux (comparer aussi Pl. II, fig. 6).

Un petit échantillon de Moustiers (Basses-Alpes) (coll. Grenoble) montre sur une face une côte principale divisée en deux par un sillon longitudinal. Sur l'autre face, les deux côtes principales, très voisines, sont bien séparées. Le même échantillon montre, sur ses deux faces, une côte intercalaire issue d'un tubercule ombilical.

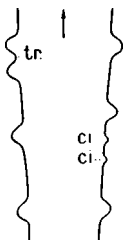


Fig. 7. — Coupe longitudinale schématique d'un échantillon d'Esparron.

tr., tubercule redoublé ; *ci.*, côte intercalaire.

Un échantillon provenant d'Esparron (Basses-Alpes) montre, au rayon de 52 millimètres, sur une face, deux côtes intercalaires non tuberculées, visibles jusqu'à l'ombilic, entre deux côtes principales. Sur l'autre face, un tubercule latéral est redoublé, mais sans qu'il en soit de même du tubercule ombilical correspondant. Dans l'intervalle entre ces deux accidents, les côtes principales ne sont plus en regard (fig. 7). Il semble que le redoublement d'un tubercule latéral ait été un moyen pour rétablir la symétrie, troublée par la persistance de deux intercalaires sur un flanc.

Le même échantillon montre, à un rayon de 70 millimètres, une disposition qui peut être réalisée d'une façon permanente, par exemple sur l'échantillon représenté par la figure 4, planche I : les tubercules latéraux sont tous égaux, ils présentent des relations normales avec les tubercules siphonaux, et sont à peine un peu plus nombreux que dans le type (20 par tour, au lieu de 15 ou 18, à rayon égal). Mais à un sur deux seulement des tubercules latéraux correspond une côte principale complète avec tubercule ombilical. L'échantillon figuré, qui provient de Saint-Martin-de-Brômes (Basses-Alpes), correspond, pour la plus grande part, à la chambre d'habitation. Un échantillon de l'École des Mines, de provenance inconnue (Var ou Alpes-Maritimes), montre également cette disposition, tout à fait nette au rayon de 55 millimètres, en dessous duquel nous n'avons pu dégager la coquille. A un rayon supérieur, cette disposition subsiste jusqu'à atténuation complète de l'ornementation. Le fait que cette disposition se trouve réalisée accidentellement pour un ou deux tubercules chez des échantillons normaux à d'autres points de vue montre bien qu'elle n'a pas de signification spécifique.

ÉCHANTILLON MONSTRUEUX.

Nous figurons également (Pl. II, fig. 1, 1 *a*, 1 *b*) un échantillon de la collection du laboratoire de Grenoble (coll. Zurcher) provenant de La Martre (Var). Sur l'une des faces, les tubercules siphonaux manquent complètement, et l'ensemble des tubercules ombilicaux et latéraux se trouve déplacé vers le bord siphonal, comme le montre la section ci-contre (fig. 8). Du côté incomplet, on aperçoit une partie

du tour interne, sur lequel les tubercules manquent. On a donc affaire à un échantillon monstrueux de *Ac. Ottmeri* (Voir ci-après). Il est intéressant de remarquer que la ligne cloisonnaire est complète : certains éléments sont simplement étirés

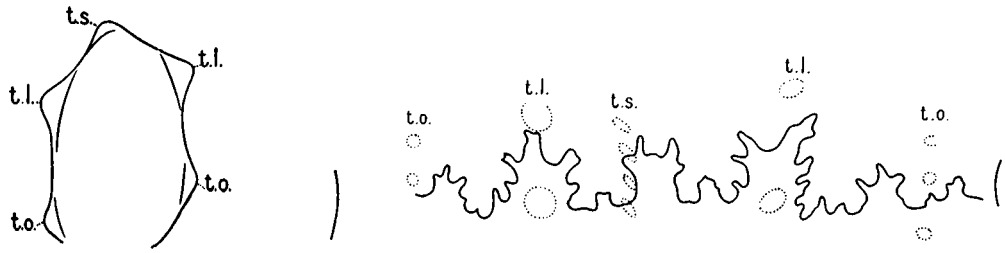


Fig. 8. — Section et cloison de l'échantillon monstrueux représenté pl. II, fig. 1.
t. o., tubercule ombilical ; *t. l.*, tubercule latéral ; *t. s.*, tubercule siphonal.

du côté monstrueux. On peut en déduire que l'anomalie affectait le bord antérieur du manteau, et non le bord postérieur. On connaît d'ailleurs d'autres exemples d'échantillons tératologiques dont les deux faces sont fortement différentes.

Variétés décrites antérieurement.

De ces diverses irrégularités d'ornementation, on peut rapprocher *Ac. Wallrathi* Baumberger (1). Cette espèce a été créée pour un seul échantillon, et sa diagnose mentionne toutes les irrégularités de l'ornementation au moment du passage aux caractères adultes en des termes si précis qu'il paraît impossible qu'on trouve jamais un second échantillon qui y satisfasse.

Il s'agit d'un échantillon où les côtes intercalaires peuvent se suivre jusqu'à l'ombilic, ce qui est plutôt rare chez *Ac. radiatus*, et où, au moment où l'ornementation s'accuse pour prendre les caractères typiques de l'adulte, on trouve successivement quatre fortes côtes non bifurquées, d'allure un peu irrégulière (Baumberger précise que les deux premières sont parallèles, et que les suivantes divergent, mais inégalement).

Un échantillon provenant de Marolles (Aube) (coll. Dupin, École des Mines) présente une certaine analogie avec *Ac. Wallrathi* (Pl. I, fig. 5). Au-dessus de 70 millimètres de diamètre, l'ornementation présente les caractères ordinaires de *Ac. radiatus*, avec une côte principale pour trois à quatre tubercules siphonaux. En dessous de ce diamètre, le nombre des côtes principales double brusquement, ce qui leur donne une allure assez serrée (il y en a onze sur un demi-tour) ; les deux premières de ces côtes qui viennent s'intercaler entre les principales sont un peu moins fortes que celles-ci, mais elles deviennent rapidement toutes égales. Il y a,

(1) Unterkreide W. Jura, 1906, p. 22, pl. XV, fig. 2.

à ce stade, deux tubercules siphonaux par côte principale ; la deuxième côte secondaire paraissant s'intercaler entre les deux principales, et non résulter de leur bifurcation.

Il ne saurait être question de rapporter l'échantillon de Marolles à l'espèce de Baumberger. Simplement, les deux échantillons ont en commun la tendance des côtes principales à devenir beaucoup plus serrées au moment où apparaît l'ornementation de l'adulte, tendance dont il n'y a point d'indice dans la majorité des échantillons.

Les différences entre *Ac. subradiatus* Uhlig (1), qui n'est représenté que par deux échantillons des couches de Spiti, et l'espèce européenne sont très légères. Les côtes principales seraient un peu plus nombreuses : dix-sept par tour (mais ce chiffre n'a rien d'anormal pour un rayon un peu considérable), les côtes secondaires très distinctes ; le stade trituberculé apparaît très tôt ; le premier lobe latéral est largement ramifié. Il ne semble pas que ces caractères sortent bien nettement du cadre des variations normales de *Ac. radiatus*, dont *subradiatus* ne représente que le nom indien.

A côté de cette espèce, Uhlig en décrit plusieurs, représentées chacune par un seul échantillon, et plus ou moins voisines de la précédentes. *Ac. acanthinus* (2) est caractérisée par des côtes secondaires qui portent d'abord des tubercules siphonaux. A un diamètre supérieur, ceux-ci disparaissent et les côtes traversent la ligne siphonale. Les autres espèces paraissent plus voisines de *Ac. octagonus* Strachey-Blanford, assez différente de *Ac. radiatus*.

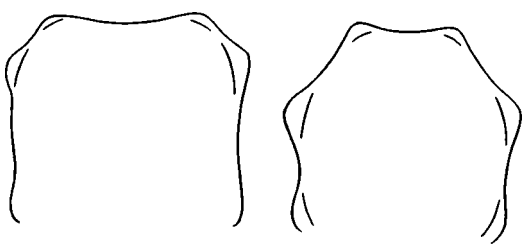


Fig. 9. — Sections comparées d'un échantillon du Nord de l'Allemagne (*à gauche*) (Coll. Grenoble), et d'un échantillon du Sud-Est (*à droite*).

La variété *stenonotus* Baumberger (3) est caractérisée parce que, chez le jeune (rayon 2 à 3 cm.), la bande siphonale lisse serait moitié moins large que chez les échantillons de même diamètre de l'espèce type. Ce caractère, qui disparaît à un diamètre un peu plus élevé, s'accompagnerait de côtes principales un peu moins fortes qu'à l'ordinaire.

Nous n'avons pas, sur les échantillons que nous avons eus entre les mains, constaté nettement ces caractères, et, bien que Baumberger insiste sur la constance de cette corrélation sur plusieurs échantillons, nous doutons de la valeur de cette coupure. L'apparition des gros tubercules de l'adulte s'accompagne d'une forte augmentation d'épaisseur de la coquille, et cette période de transition est souvent une période d'instabilité, où les différences individuelles s'exagèrent. Un léger

(1) Spiti shales (*Pal. Indica*, p. 208, pl. XXIII, fig. 1, pl. XXVI, fig. 1, 1910).
(2) *Op. cit.*, p. 210, pl. XXI, fig. 1.
(3) Unterkreide W. Jura 1906, p. 19, pl. XVI, fig. 4, et pl. XVIII, fig. 1.

retard dans l'augmentation d'épaisseur suffirait à expliquer les caractères observés par Baumberger.

Inversement, des échantillons du Nord de l'Allemagne montrent une bande siphonale particulièrement large, et des tubercules latéraux situés assez haut sur les flancs : la figure 9 montre les sections comparées d'un échantillon allemand et d'un échantillon moyen du Sud-Est de la France. En même temps, les tubercules siphonaux sont un peu plus forts et plus arrondis que la normale. Il existe d'ailleurs des échantillons provençaux dont les tubercules siphonaux sont aussi gros que ceux d'Allemagne.

Ces caractères sont visibles sur la figure de Neumayr et Uhlig (1), mais il faudrait un matériel de comparaison plus abondant que celui dont nous avons pu disposer pour dire à quel point les races géographiques sont distinctes.

Dans tous les échantillons que nous avons eus entre les mains, le stade lisse apparaît à très peu près au même diamètre, vers 13 centimètres. Cependant, V. Renngarten, dans un travail encore inédit, a distingué parmi les échantillons du Caucase une variété *prœmatura*, caractérisée par l'apparition précoce du stade sénile (Musée S. N. I. G. R. I., Léningrad).

(1) *Op. cit.*, pl. XXXIV.

CHAPITRE III

ESPÈCES VOISINES D'*ACANTHODISCUS RADIATUS*

Acanthodiscus Ottmeri.

Ac. Ottmeri Neumayr et Uhlig (1) a été considérée par ses auteurs comme intermédiaire entre *Hoplites radiatus* et *H. Leopoldi*, dont elle se rapproche jusqu'au diamètre de 63 millimètres. Les flancs ne portent jusque-là aucun tubercule, mais on y distingue cependant des côtes, qui existent également à ce diamètre chez certaines variétés de *H. Leopoldi* (Voir, par exemple, Pictet, Sainte-Croix, Pl. XXXII, fig. 6). Les lobes, plus ramifiés que chez *Hoplites Leopoldi*, ne diffèrent pas sensiblement de ceux de *H. radiatus*.

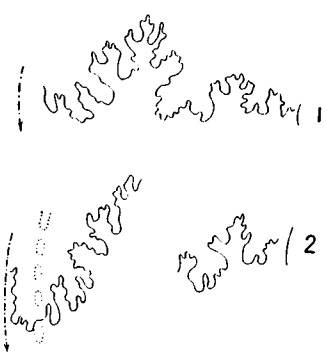


Fig. 10. — Cloisons de *Ac. Ottmeri*.
1, échantillon de la Bégude, diamètre de 64 mm. ; 2, échantillon figuré Pl. II, fig. 2, au diamètre de 7 cm.

Dans les tours ultérieurs, l'ombilic devient plus large, et on voit apparaître la forte sculpture de *radiatus* dont, à ce stade, *Ac. Ottmeri* ne se distingue que par une sculpture un tout petit peu plus faible ; mais la première figure de Neumayr et Uhlig, comme certains de nos échantillons, montre que, si on ignorait les tours internes, on serait incapable de séparer cette espèce de *Ac. radiatus*. De même, si on ne connaissait que les tours internes, on les rapporterait à une forme voisine de *L. Leopoldi*.

Précisément, la deuxième figure de Neumayr et Uhlig (Pl. XXXV) représente les tours internes seuls, et Kilian l'a prise pour type de *Hoplites Frantzi* Kil. Nous pensons que les auteurs germaniques n'avaient pas, sans de bonnes raisons, rapporté l'échantillon qu'ils ont figuré aux tours internes de *H. Ottmeri*, et qu'il n'y a pas lieu de conserver l'espèce de Kilian, au moins sous cette forme (Voir ci-après, p. 25).

Comme *Ac. Ottmeri*, *Ac. pseudoradiatus* Baumberger (2) est caractérisée par le stade tardif auquel apparaît l'ornementation trituberculée. Baumberger ne précise pas les rapports de cette espèce avec *Ac. Ottmeri* ; on ne pourrait guère

(1) Hils, p. 166, pl. XXXIV, fig. 1, et pl. XXXV, fig. 1.
(2) *Op. cit.*, 1906, p. 20-21, pl. XVIII, fig. 3, et pl. XIV, fig. 4 et fig. texte 87-89.

fonder une distinction que sur des différences dans l'ornementation des tours internes : mais les figures données par Baumberger comme *Ac. Ottmeri* diffèrent de la figure originale de Neumayr et Uhlig plus que les figures de *Ac. pseudoradiatus*. La figure de Neumayr et Uhlig montre des côtes bien marquées et assez flexueuses, avec intercalaires du côté externe, mais on peut soupçonner une inexactitude du dessinateur. Les figures de *Ac. Ottmeri* in Baumberger montrent des côtes relativement fortes sur les tours internes, et les figures de *Ac. pseudoradiatus* des côtes assez rectilignes inclinées vers l'avant, s'effaçant sur le milieu des flancs. Aucune de ces différences ne correspond à une coupure réelle.

Tous les échantillons que nous avons eus entre les mains forment une série continue, qui correspond fort bien aux figures de Baumberger, et à celles de Neumayr et Uhlig, si on fait abstraction du peu de fidélité avec laquelle avait été reproduite l'ornementation du tour intérieur. *Ac. pseudoradiatus* doit donc tomber en synonymie avec *Ac. Ottmeri*.

Dès qu'on peut observer les tours internes, fût-ce dans l'ombilic, la distinction de *Ac. Ottmeri* d'avec *Ac. radiatus* est facile ; dans beaucoup de gisements du Sud-Est, on trouve presque autant d'échantillons de la première espèce que de la seconde.

L'examen des séries assez abondantes dont on peut ainsi disposer permet de constater des variations assez considérables portant sur le stade trituberculé de *Ac. Ottmeri*. Cette espèce comporte un stade sénile lisse, apparaissant au même diamètre que chez *Ac. radiatus*, et, pour peu que le stade trituberculé apparaisse un peu tard, il n'occupe plus qu'une très petite portion de la coquille. Nous possédons un échantillon provenant de La Palud (Basses-Alpes) qui, comme la figure originale de Neumayr et Uhlig, montre une ornementation trituberculée aussi forte que *Ac. radiatus*, mais, chez beaucoup d'individus, elle est sensiblement moins accusée. On comparera, dans l'ordre où nous les citons, les figures 2, 5, 6, 3 et 4 de la planche II. Le stade trituberculé peut n'occuper qu'un demi-tour environ de la coquille ; le tour est alors sensiblement moins épais que haut, et les tubercules restent moins forts que chez l'espèce type. L'ornementation ne garde pas jusqu'à l'apparition du stade trituberculé ses caractères juvéniles, tels que nous les avons décrits pour les tours les plus internes de *Ac. radiatus*. Les côtes un peu flexueuses et bifurquées font place à des côtes rectilignes, nettement dirigées vers l'avant du côté ombilical, où elles naissent d'un tubercule nettement

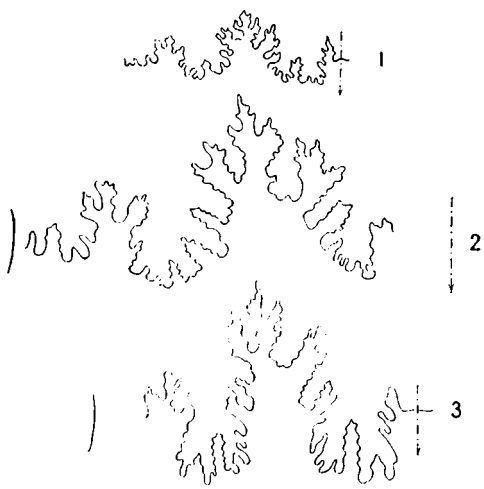


Fig. 11. — Cloisons de *Ac. obliquecostatus*.

1, d'après Baumberger (Unterkreide W. Jura), fig. 49 ; 2 et 3, d'après nos échantillons (dont le second est fortement déformé). × 4/3.

marqué. Les côtes sont presque effacées sur le milieu des flancs, et réapparaissent, accompagnées de côtes secondaires, sur le bord externe.

Hoplites obliquecostatus Baumberger (1) réalise d'une façon permanente ces caractères. Nous figurons (pl. III, fig. 5) un échantillon qui répond tout à fait à la description et à la figure de Baumberger, et montre bien le stade sénile lisse. La figure 11 montre les cloisons que nous avons pu relever sur nos échantillons, et celle donnée par Baumberger, tout à fait conformes à celles de *Ac.. radiatus*

L'échantillon représenté par la figure 2 de la planche III établit la transition entre *Ac. Ottmeri* et *Ac. obliquecostatus*. Il ne se distingue de cette dernière espèce que par la présence de très légers tubercules sur quatre à cinq côtes successives, ce qui permet de le ranger dans la série de *Ac. Ottmeri*, dont il constitue le terme à l'ornementation la plus atténuée. Baumberger avait souligné la similitude de la forme de l'enroulement de *H. obliquecostatus* avec certains *Neocomites* (le tour est cependant un tout petit peu plus épais), mais il avait noté la différence d'allure des tubercules ombilicaux et de la ligne cloisonnaire. Dans son mémoire de 1915 (2), Kilian range cette espèce parmi les *Neocomites*, avec un point d'interrogation. Nous pensons avoir montré qu'elle n'est que le dernier terme d'une série continue, dans laquelle l'ornementation trituberculée peut apparaître d'une façon plus ou moins tardive. Par contre, cette série ne se raccorde pas à *Ac. radiatus*, qui reste séparée par une coupure franche de ses termes les plus ornés.

ACANTHODISCUS VACEKI

Ac. Vaceki Neumayr et Uhlig (3) est considérée par ses auteurs comme intermédiaire, au moins par ses proportions, entre *Ac. radiatus* et *Ac. Ottmeri*. D'après Neumayr et Uhlig, l'apparition des tubercules latéraux et ombilicaux est plus tardive que chez *Ac. radiatus*, et ils restent moins forts. Mais la caractéristique de l'espèce est que, chez l'adulte — dans les deux derniers centimètres conservés de l'échantillon type, — à chaque côte principale ne correspond qu'un seul tubercule siphonal. On voit progressivement les intercalaires devenir beaucoup moins importantes que les branches bifurquées des côtes principales, puis celles-ci rester simples et devenir très serrées. La coquille est moins épaisse que chez *Ac. radiatus*, et le tubercule latéral plus éloigné de l'ombilic.

L'existence, à un certain stade, de côtes principales serrées rapproche *Ac. Vaceki* de *Ac. Wallrathi*, mais ce stade se place à un âge assez différent.

La ligne siphonale figurée par Neumayr et Uhlig est assez analogue à celle de *Ac. radiatus* (fig. 5).

(1) *Op. cit.*, 1905, p. 75, pl. XIII, fig. 3.
(2) Hauterivien de la Bégude (*Mém. Carte*, 1915).
(3) HILS, p. 165, pl. LVI, fig. 2.

Baumberger (1) a décrit et figuré toute une série d'échantillons répondant à cette espèce. Il a constaté la même opposition que chez *radiatus* entre les échantillons à tubercules latéraux précoces, et ceux à stade simplement costulé tardif, mais ses matériaux ne lui ont pas semblé suffisants pour établir une coupure spécifique : on ne peut, en effet, distinguer les jeunes de *Ac. Vaceki* de ceux de *Ac. radiatus* ou *Ottmeri*. Cette coupure a d'ailleurs été établie par Kilian, qui a appelé *Ac. Baumbergeri* Kil. la forme à stade tuberculé tardif (2).



Fig. 12. — *Ac. Vaceki*, N. et Uhl. La Palud-de-Moustiers (B.-A.). Coll. Grenoble. × 0,4.

D'après Baumberger, l'ornementation de *Ac. Vaceki*, qui ne se substitue qu'à un stade assez tardif à celle de *Ac. radiatus*, est caractérisée par l'allure flexueuse des côtes, qui s'infléchissent vers l'avant, aussi bien du côté ombilical, où elles se prolongent sur la paroi ombilicale, que du côté siphonal. Les côtes principales se prolongent, en effet, jusqu'à la bande siphonale, au lieu de s'arrêter au tubercule latéral, lequel se réduit à un simple renflement. Les côtes intercalaires prennent une allure incurvée analogue à celle des côtes principales, qui sont irrégulièrement espacées, mais en général serrées. Les tubercules siphonaux qui terminent les côtes principales deviennent plus forts que ceux qui terminent les côtes secondaires, si bien que l'on voit alterner, le long de la bande siphonale, des tubercules de grosseurs inégales. Mais les côtes secondaires peuvent également disparaître complètement. La figure 99, page 8, *in* Baumberger, montre, à partir d'un diamètre de 10 centimètres (sur la figure), des côtes très serrées, sur lesquelles les tubercules perdent toute importance.



Fig. 13. — *Ac. Vaceki*, N. et Uhl. Sources du Loup (A.-M.). École des Mines. Grand échantillon montrant le stade sénile. (Échelle : 1/4.)

On voit qu'il existe, entre les échantillons rapportés à *Ac. Vaceki* par Baumberger ou par nous-même, des différences assez sensibles ; l'examen de séries un peu nombreuses montre cependant qu'il n'est pas possible d'établir d'autres coupures. La distinction de cette espèce reposant sur la transformation de l'ornementation à un diamètre déjà élevé, il n'y a rien d'étonnant à ce que cette transformation ne se fasse pas toujours de la même

(1) *Op. cit.*, 1907, p. 1-10.
(2) Hauterivien de la Bégude, p. 259.

façon, et à ce que, par exemple, la disparition des côtes secondaires ne suive qu'avec plus ou moins de retard la modification des côtes principales. Neumayr et Uhlig, qui ne possédaient qu'un échantillon, n'ont pu décrire que le type de l'espèce, et c'est Baumberger qui a montré quelle était la marge de variation admissible.

Aux caractères qu'il a indiqués, nous pouvons ajouter les observations suivantes : notre figure 13 représente un échantillon de l'École des Mines, provenant des sources du Loup (Alpes-Maritimes). Le centre en est malheureusement mal conservé, mais on distingue cependant les gros tubercules de *radiatus*, qui font place à des côtes arrondies, infléchies vers l'avant à leurs deux extrémités, caractéristiques de *Vaceki*. Ces côtes s'atténuent au diamètre où les *Acanthodiscus* parviennent au stade sénile, mais ne disparaissent pas : la coquille reste ornée de côtes flexueuses peu accusées et très nombreuses.

Par comparaison avec cet échantillon qui nous fait connaître le stade sénile de *Ac. Vaceki*, nous rapportons à la même espèce un échantillon de la collection de Grenoble, provenant de la Bégude, et cité par Kilian (1) comme *Ac. Bernensis* Bbger sp., « un très bel échantillon ». Le dernier tour atteint un diamètre de 26 centimètres, et porte une ornementation de côtes courbes tout à fait analogue à celle de l'échantillon des sources du Loup, dont l'épaisseur un peu moindre peut tenir à un léger écrasement. Les tours internes ne sont dégagés qu'en un point : on y distingue de gros tubercules qui suffisent à écarter l'échantillon de *Ac. Bernensis*.

Nous avons vu certains échantillons de *Ac. Vaceki* présenter, le long de la bande siphonale, une alternance de tubercules inégaux. Cette disposition a été décrite par Baumberger comme *Ac. hystrix* (2), mais l'échantillon figuré par Baumberger ne répond pas à l'espèce de Phillips, et pourrait représenter simplement une variété de *Ac. Vaceki* à bande siphonale étroite.

Baumberger figure également deux échantillons de *Ac. Euthymii*, dont l'un proviendrait de l'Hauterivien, au lieu du Berriasien, niveau ordinaire de cette espèce ; il insiste d'ailleurs sur les différences entre ses échantillons et ceux antérieurement décrits et figurés. Il semble bien que sa détermination soit erronée. Elle repose principalement, si l'on en croit ses figures, sur la netteté avec laquelle les côtes secondaires se raccordent au tubercule latéral. Mais cette disposition se retrouve, au moment de l'apparition de l'ornementation caractéristique, chez *Ac. Vaceki*. Il nous paraît donc vraisemblable que les échantillons de Baumberger, ou l'un au moins d'entre eux, ne représentent qu'une variété de *Ac. Vaceki*.

La plupart des échantillons de cette espèce se distinguent nettement de *Ac. radiatus*. Nous devons cependant mentionner l'existence de formes intermédiaires : les deux ou trois dernières côtes principales, avant le stade sénile lisse, présentent chez certains échantillons de *radiatus*, tel celui figuré planche I, figure 3, une allure

(1) Hauterivien de la Bégude, p. 259.
(2) *Op. cit.*, 1907, p. 16, pl. XXII, fig. 2.

incurvée, avec l'amorce d'un prolongement sur la paroi ombilicale, dont d'autres échantillons (Pl. I, fig. 1) ne présentent pas le moindre indice. L'ornementation caractéristique de *Vaceki* apparaît donc comme une disposition qui peut être réalisée à des degrés divers.

Autres formes voisines.

Ac. Rollieri Baumberger (1) présente une certaine parenté avec *Ac. radiatus*, sans que ces relations soient aussi étroites que pour les espèces dont nous venons de parler. Nous figurons (Pl. III, fig. 1) un bel échantillon de la collection de Verneuil (École des Mines), provenant d'Escragnolles, et qui correspond parfaitement à cette espèce très rare, tant par l'ornementation que par la ligne cloisonnaire (fig. 14). Il n'y a pas à proprement parler de tubercule ombilical ni de tubercule latéral, mais un simple renflement des côtes sur le milieu des flancs. Ces côtes principales sont au nombre de vingt-huit par tour, c'est-à-dire beaucoup plus nombreuses que chez *Ac. radiatus* ou *Ac. Ottmeri*. *Ac. Rollieri* se distingue de plus des variétés atténuées de cette espèce parce que l'ornementation de *Ac. Rollieri* reste à peu près constante sur toute la partie visible du tour. Cependant, au plus petit rayon visible, les côtes secondaires s'intercalent entre les principales, alors que, plus tard, il apparaît une bande lisse qui masque les relations entre les petites côtes siphonales et les côtes principales.



Fig. 14. — Cloison de *Ac. Rollieri*, au diamètre de 7 cm. (Échelle : 0,7.)
Échantillon d'Escragnolles, figuré pl. III, fig. 1.

La figure donnée par Baumberger pour *Ac. bernensis* (2) paraît bien mauvaise, et nous ne connaissons pas d'échantillon qui lui corresponde étroitement. Il ne nous paraît pas impossible que cette espèce doive tomber en synonymie avec la précédente.

Rapports avec les *LEOPOLDIA*.

Parmi les formes voisines de *Ac. radiatus*, une mention spéciale doit être accordée à *Leopoldia Leopoldi* d'Orb. et aux espèces voisines, qu'on trouve presque toujours dans les mêmes gisements. A première vue, ces espèces sont pourtant très différentes, *L. Leopoldi* étant caractérisée par une forme aplatie, des flancs lisses et un petit ombilic. Et, cependant, la parenté de ces formes avait déjà été remarquée par Pictet (3).

On ne peut manquer d'être frappé par l'analogie des tubercules siphonaux qui, chez *Ac. radiatus* comme chez *L. Leopoldi*, ont la forme de crêtes obliques, d'une

(1) *Op. cit.*, 1905, p. 72, pl. XIII, fig. 1-2.
(2) *Op. cit.*, 1906, p. 4, pl. XV.
(3) Sainte-Croix, p. 245.

allure particulière. D'autre part, le stade jeune comme le stade sénile nous donnent l'impression que les énormes côtes et tubercules latéraux de *Ac. radiatus* ne représentent qu'un ornement passager, et la série *Ottmeri-obliquecostatus* nous montre qu'ils peuvent disparaître complètement.

La différence entre la grandeur de l'ombilic chez *Ac. radiatus* et *L. Leopoldi* est plus profonde : elle s'observe également entre le stade lisse de *Ac. Ottmeri* et *L. Leopoldi*.

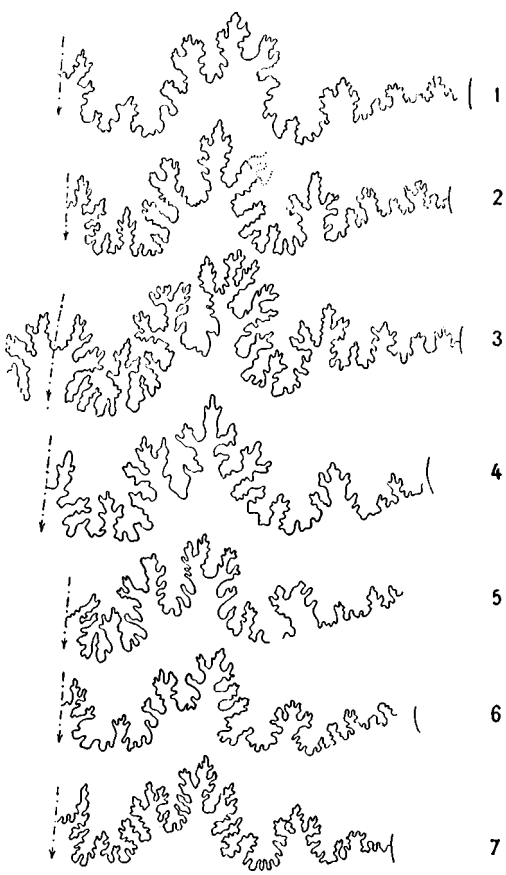


Fig. 15. — Cloisons des différentes espèces de *Leopoldia*, d'après Baumberger (op. cit.).

1, *L. Leopoldi* ; 2, *L. Lorioli* ; 3, *L. Buxtorfi* ; 4, *L. Kiliani* ; 5, *L. neocomiensis* ; 6, *L. incerta* ; 7, *L. mucronata*.

Pictet avait également insisté sur l'analogie des cloisons, contredit en cela par Uhlig. Confirmant une hypothèse de von Kœnen, qui pensait que la figure de Pictet pouvait représenter une espèce différente de *L. Leopoldi* d'Orb., Baumberger a montré qu'on pouvait distinguer toute une série d'espèces voisines de *L. Leopoldi*. En dehors de très faibles variations dans la forme, l'effacement plus ou moins parfait des côtes, ou l'inclinaison de la paroi ombilicale toujours abrupte, la distinction de *L. Leopoldi* (d'Orb.) ss. st. em. Baumberger, *L. Lorioli* Bbger, *L. Kiliani* von Kœnen, *L. incerta* Bbger, *L. mucronata* Bbger, repose surtout sur le degré de complication de la ligne cloisonnaire, dont le plan général reste le même caractérisé par la forte dyssymétrie du premier lobe latéral (fig. 15), *L. Buxtorfi* Bbger et *L. neocomiensis* Bbger semblent présenter une dyssymétrie d'un type un peu différent. Lorsque, dans une récolte abondante, et tout à fait homogène au point de vue de l'ornementation et des formes extérieures, comme celles qu'on peut faire aux environs de Moustiers-Sainte-Marie (Basses-Alpes), l'étude des cloisons permet seule de séparer *L. Leopoldi* ss. st., *L. Lorioli* et *L. Buxtorfi*, on peut se demander si ces coupures ont bien une valeur spécifique, et s'il ne vaudrait pas mieux admettre une large variabilité pour la ligne cloisonnaire de *L. Leopoldi* d'Orb., les noms créés par Baumberger désignant simplement des variétés.

Parmi celles-ci, une mention spéciale doit être accordée à *L. Renevieri* Bbger (1),

(1) *Op. cit.*, p. 38, pl. VI, 1905.

dont l'ornementation montre d'assez fortes côtes principales rectilignes, espacées, visibles jusqu'au milieu des flancs. Le plan de cette ornementation reproduit, en très atténué, celui de l'ornementation de *Ac. radiatus*. D'ailleurs, *L. Renevieri* n'est remarquable que par le diamètre exceptionnellement élevé (13 cm.) auquel ces côtes restent visibles. Les jeunes *Leopoldia* (cf. Pictet, Sainte-Croix) montrent fréquemment une ornementation estompée analogue, avec des côtes rectilignes et très espacées sur la première moitié des flancs.

Il faudrait, pour pouvoir dire si certaines des espèces créés par Baumberger méritent d'être conservées, des matériaux que nous n'avons pas.

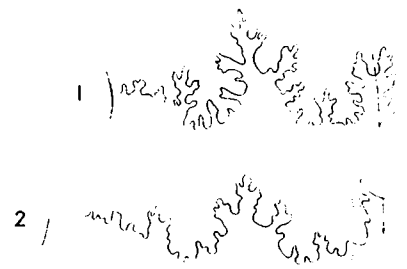


Fig. 16. — Comparaison entre les cloisons de *Ac. radiatus* et de *Leopoldia Leopoldi*.

1, *Ac. radiatus*, échantillon d'Auxerre, École des Mines, n° A. 864. 2, *L. Léopoldi*, Auxerre. Mines. n° A. 878. (Échelle 3/2.)

Nous avons indiqué ci-dessus que les figures représentant les tours internes de *Ac. Ottmeri* avaient été prises par Kilian comme types d'une espèce nouvelle, *Hoplites Frantzi*. Ce nom avait été attribué par Kilian à des échantillons de La Martre (Var) (coll. Lab. géol. Grenoble), d'assez grande taille, à flancs lisses ou presque lisses, comme les *Leopoldia* du groupe de *Leopoldi*, dont ils ne diffèrent que par un ombilic plus large. Au point de vue de l'attribution générique, Kilian a oscillé entre *Acanthodiscus* et *Leopoldia*. On peut considérer l'espèce ainsi comprise comme un terme intermédiaire entre *Ac. radiatus* ou *Ottmeri* et *L. Leopoldi*, dont elle souligne les rapports.

Nous figurons (fig. 16) les cloisons de deux échantillons de l'École des Mines, provenant tous deux d'Auxerre, de diamètres comparables (*Ac. radiatus* est encore au stade costulé) pour montrer la parenté du plan général des lignes cloisonnaires. D'une façon générale, l'asymétrie du premier lobe latéral est plus marquée chez *L. Leopoldi*, et le tronc en est encore plus large et évasé que chez *Ac. radiatus* ; ce sont là des différences assez secondaires, au prix des caractères communs qui sont infiniment plus nombreux.

Malgré leur incontestable parenté, nous estimons donc que la distinction entre *Ac. radiatus* ss. l. et *L. Leopoldi* ss. l. est justifiée. Mais le fait que ces espèces soient rangées dans deux genres différents condamne le système des coupures génériques actuellement en usage.

CONCLUSION

Notre profonde ignorance des parties molles des Ammonites nous a contraint à une étude purement géométrique des caractères de leur ornementation. Faute de connaître la signification physiologique des dispositions que nous observons, nous sommes très mal placé pour choisir celles sur lesquelles doivent s'appuyer les coupures spécifiques ou génériques.

Nous avons essayé d'étudier ici les variations et le degré de corrélation des particularités morphologiques de la coquille, dans un groupe limité. Nous avons été conduit à une notion assez large de l'espèce, qui correspond à une marge de variation individuelle notable, les espèces voisines étant séparées par des discontinuités assez nettes. En analysant les variantes de l'ornementation, nous avons constaté que beaucoup d'entre elles présentaient un caractère accidentel qui, des cas où elles ne s'observent qu'en un point, peut s'étendre avec vraisemblance à celui où elles se maintiennent pendant toute la vie de l'animal. Nous avons pu former des séries dans lesquelles les proportions de certains éléments de l'ornementation varient d'une façon continue, entre des extrêmes très dissemblables. L'absence de corrélation entre le degré de ramification de la ligne cloisonnaire et les autres caractères nous a permis de considérer ces variations comme individuelles.

En fin de compte, nous avons été conduit à ne distinguer, dans le groupe étudié, que les espèces suivantes : *Ac. radiatus* caractérisée par l'apparition précoce des tubercules et leur disparition sans autre modification ; *Ac. Ottmeri* (en y comprenant le terme extrême *Ac. obliquecostatus*), caractérisée par l'apparition tardive des tubercules, qui peuvent manquer complètement. D'un autre côté, un mode d'évolution de l'ornementation adulte caractérise *Ac. Vaceki* ; pour compléter le tableau, mentionnons *Ac. Baumbergeri* qui, d'après Baumberger, présenterait, avec l'ornementation adulte de *Vaceki*, l'apparition tardive des tubercules de *Ottmeri*. Si on laisse de côté quelques formes très rares, comme *Ac. Rollieri*, ces quatre espèces constituent l'essentiel du genre *Acanthodiscus*, pris dans le sens le plus étroit.

Nous parlons d'espèces distinctes, parce que nous avons constaté des discontinuités entre les caractères de ces quatre groupes de formes. Mais ils présentent des caractères tellement systématiques que le doute est permis. Il serait tentant de voir dans *Ac. radiatus* et *Ottmeri* les deux sexes, la même relation existant entre *Ac. Vaceki* et *Ac. Baumbergeri*. (Nous envisageons cette relation plutôt que la relation inverse, qui ferait se correspondre *Ac. radiatus* et *Ac. Vaceki*, parce que *Ac. radiatus* et *Ottmeri* se trouvent dans les mêmes gisements, souvent sans *Ac. Vaceki*.) Ne pourrait-on aller plus loin, et accorder une signification physio-

logique à la transformation de type *Vaceki* de l'adulte de *radiatus* ? Nous ignorons malheureusement d'une façon trop complète la physiologie des Ammonites pour pouvoir faire autre chose que poser la question.

Si on y répondait d'une façon affirmative, les limites de l'espèce ainsi conçue se trouveraient coïncider à peu de choses près avec celles du genre *Acanthodiscus senso stricto*. Cette coïncidence n'est sans doute pas fortuite, et il est bien possible que la notion moderne étroite du genre corresponde souvent à l'espèce physiologique, l'espèce étroite ne correspondant qu'à des individus ou, au plus, à des races ou variétés. La présence fréquente dans les mêmes gisements de nombreuses espèces *ss. st.* appartenant au même genre *ss. st.* viendrait à l'appui de cette idée. Les relations très étroites entre des espèces comme *Ac. radiatus* et *L. Leopoldi*, rangées actuellement dans des genres différents, montrent également que ceux-ci correspondent à des coupures beaucoup trop étroites.

La seule définition correcte de l'espèce, la définition génétique, nous est inaccessible. Du moins nous a-t-il semblé qu'il était possible de reconnaître un certain nombre de groupes naturels qui paraissent présenter les caractères d'espèces distinctes. Nous avons préféré cette méthode à celle qui consiste à mettre, *a priori*, toutes les différences perceptibles entre les échantillons étudiés sur le compte de coupures spécifiques.

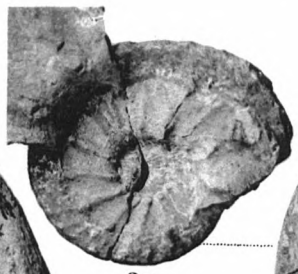
GROUPE DE « ACANTHODISCUS RADIATUS »

Planche I.

Fig. 1. — Acanthodiscus radiatus Brug. — La Bastide-des-Jourdans (Vaucluse). Notre collection.
Fig. 2. — Ac. radiatus. — Esparron-du-Verdon (Basses-Alpes). Notre collection.
Fig. 2 *a*. — Tours internes de même échantillon.
Fig. 3. — Ac. radiatus. — La Bégude, près La Palud-de-Moustiers (Basses-Alpes). Notre collection.
Fig. 4. — Ac. radiatus. — Saint-Martin-de-Brômes (Basses-Alpes). Notre collection. Variété à tubercules latéraux deux fois plus nombreux que les tubercules ombilicaux.
Fig. 5. — Ac. radiatus. — Marolles (Aube). Coll. Dupin, École des Mines. Exemplaire montrant le doublement des côtes principales au passage du stade adulte au stade jeune.

Tous ces échantillons sont représentés à l'échelle 1/2.





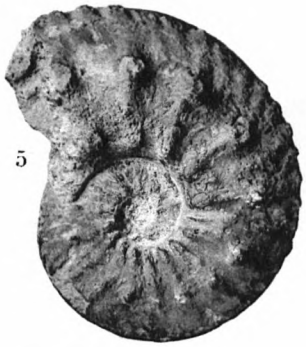
2a



2



4



5



3



3a

Clichés Cintract. Phototypie G. Boüan, Paris.

ACANTHODISCUS RADIATUS

Masson et Cie, Editeurs.

GROUPE DE « ACANTHODISCUS RADIATUS »

Planche II.

Fig. 1, 1 *a*, 1 *b*. — Acanthodiscus Ottmeri Neumayr et Uhlig. — La Martre (Var). Coll. Zurcher, Laboratoire de Géologie de l'Université de Grenoble.
Échantillon monstrueux, sur l'une des faces duquel (1) les tubercules siphonaux manquent complètement.

Fig. 2. — Ac. Ottmeri. — La Palud-de-Moustiers (Basses-Alpes). Notre collection.

Fig. 2 *a*. — Tours internes du même échantillon.

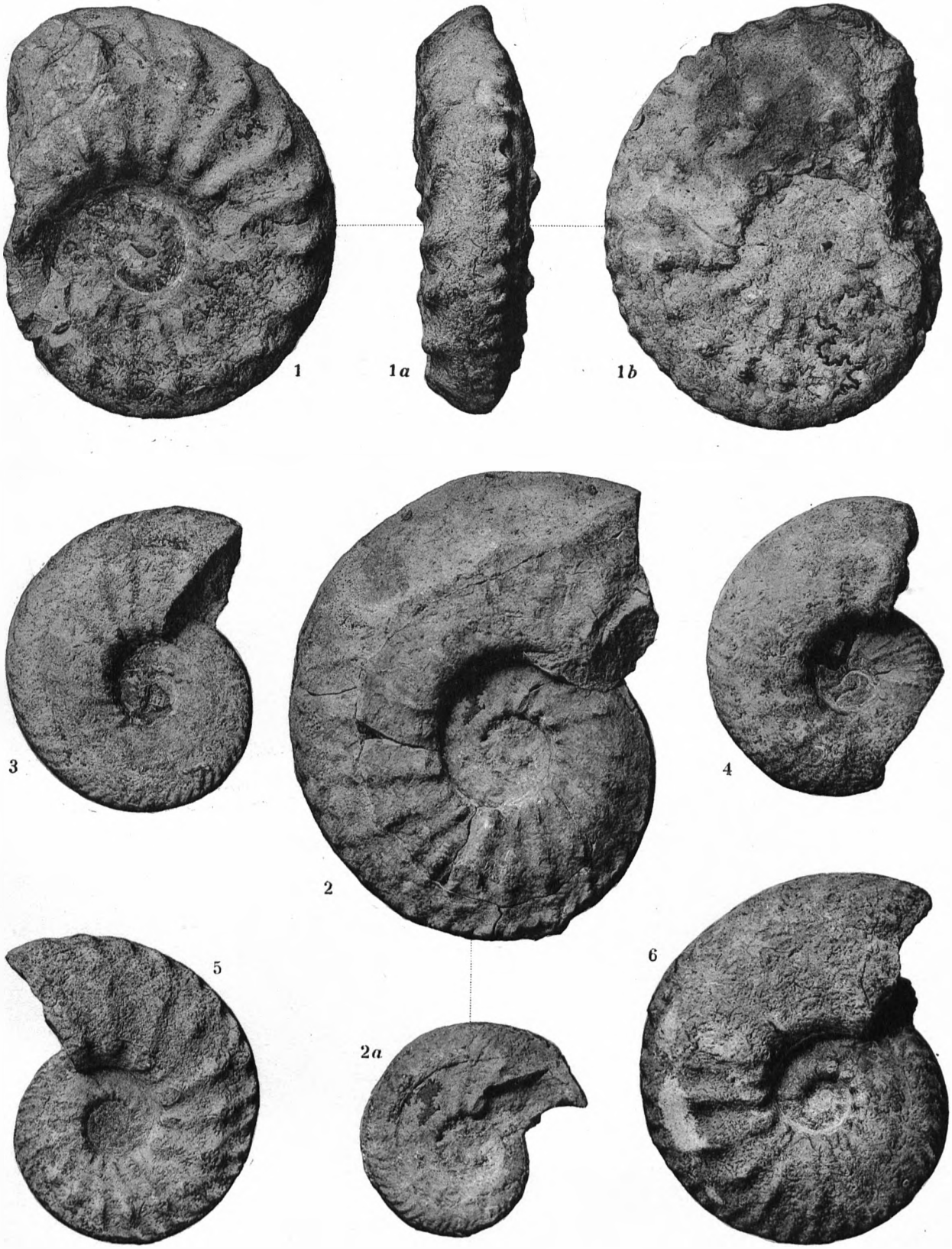
Fig. 3. — Ac. Ottmeri. — La Martre (Var). Coll. Guébhard, Lab. Grenoble (N° 547).

Fig. 4. — Ac. Ottmeri. — La Martre (Var). Coll. Guébhard, Lab. Grenoble (N° 532).

Fig. 5. — Ac. Ottmeri. — Escragnolles (Alpes-Maritimes). Coll. Puzos, École des Mines (N° A-874).

Fig. 6. — Ac. Ottmeri. — Escragnolles. École des Mines (N° A-875).

Tous ces échantillons sont représentés à l'échelle 1/2.



Clichés Cintract. Phototypie G. Boüan, Paris.

ACANTHODISCUS OTTMERI

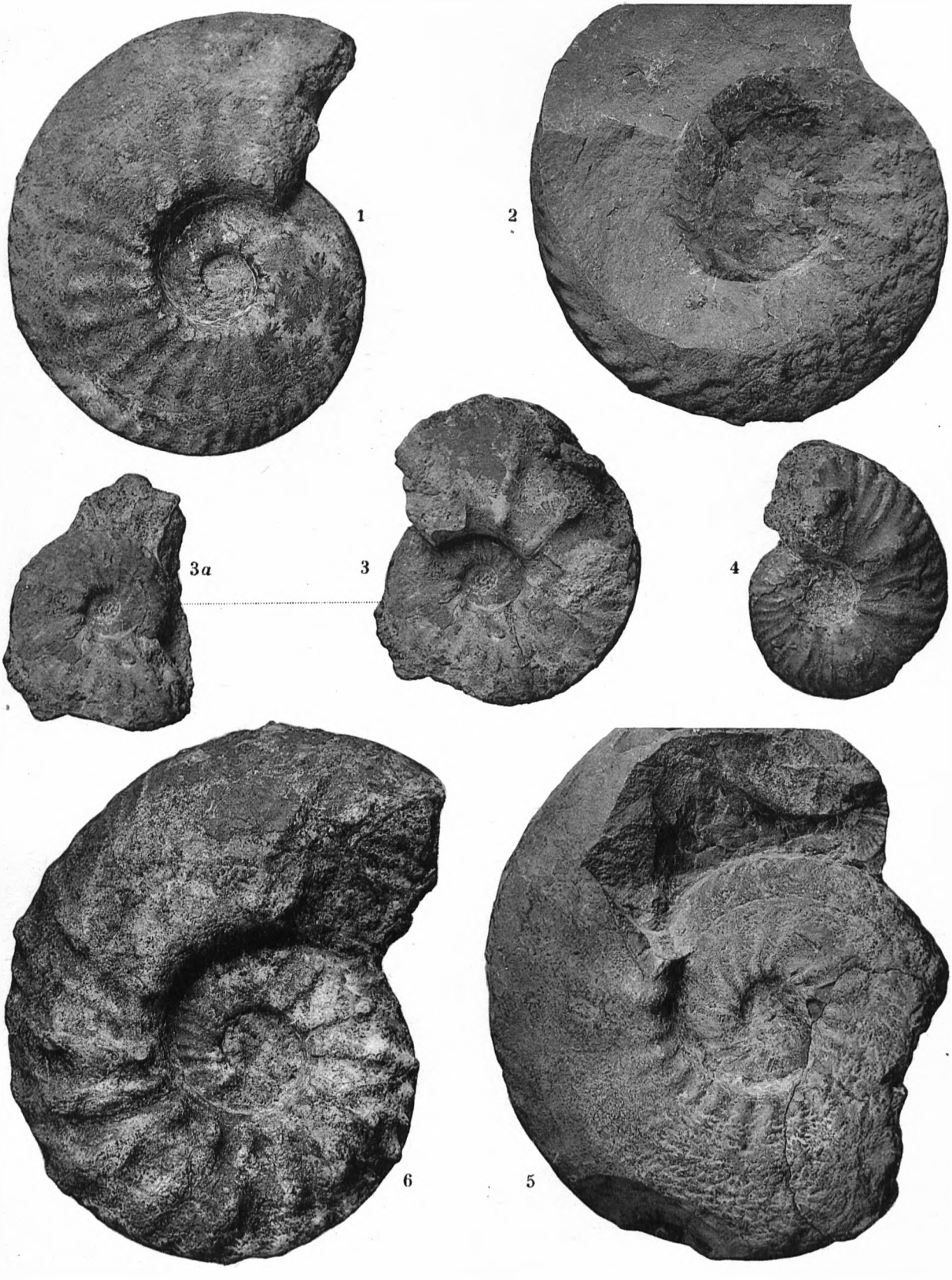
Masson et Cie, Éditeurs.

GROUPE DE « ACANTHODISCUS RADIATUS »

Planche III.

Fig. 1. — Acanthodiscus Rollieri Baumberger. — Escragnolles (Alpes-Maritimes). Coll. de Verneuil, École des Mines.
Fig. 2. — Ac. Ottmeri N. et Uhl. — La Bégude (Basses-Alpes). Notre collection. Exemplaire passant à la variété obliquecostatus Baumberger.
Fig. 3. — Ac. radiatus. — Aube. Coll. Pietresson de Saint-Aubin (grandeur naturelle).
Fig. 3 *a*. — Tours internes du même échantillon (grandeur naturelle).
Fig. 4. — Ac. radiatus. — Aube. Coll. Pietresson de Saint-Aubin (grandeur naturelle).
Fig. 5. — Ac. Ottmeri N. et Uhl. var. obliquecostatus Bbger. La Bégude (Basses-Alpes). Notre collection.
Fig. 6. — Ac. Vaceki N. et Uhl. var. Baumbergeri Kil. Bargème (Var). Coll. Grenoble. Les tours internes semblent ne pas porter de tubercules.

Tous ces échantillons, sauf ceux des figures 3 et 4, sont réduits de moitié.



Clichés Cintract.

Phototypie G. Boüan, Paris.

ACANTHODISCUS OTTMERI

Masson et Cie, Éditeurs