

## LES AMMONITES DU PERMIEN ET DU TRIAS.

### REMARQUES SUR LEUR CLASSIFICATION,

par **Emile HAUG** (1).

Les Ammonoïdés du Permien et du Trias ont fait l'objet, dans les dix dernières années, de plusieurs travaux de la plus haute importance, grâce auxquels la question de l'origine des Ammonites secondaires pourra être abordée avec quelques chances d'arriver à une solution satisfaisante. Parmi ces travaux il convient de citer en première ligne les belles monographies de M. E. von Mojsisovics (2) et en particulier le superbe ouvrage sur les Céphalopodes des calcaires de Hallstadt, dont le deuxième volume vient de paraître. Je tiens à exprimer ici toute l'admiration que j'ai pour ce travail, qui dépasse, pour la beauté des planches et l'intérêt des matériaux étudiés, tout ce qui a été publié jusqu'à ce jour sur les Ammonites.

J'ai l'intention, dans la présente note, de donner un aperçu général de l'évolution de l'ordre des *Ammonoidea* pendant les époques permienneres et triasiques et de soumettre à une étude critique les subdivisions qui ont été proposées récemment. Plusieurs auteurs (3) ont fait très judicieusement remarquer l'inconvénient qu'il y avait à faire intervenir dans les classifications un caractère unique, tel que la forme de la première suture, la direction du goulot siphonal ou la forme du péristome. Je ne reviendrai pas sur cette discussion et je me contenterai de rappeler que

(1) Communication présentée à la séance du 18 juin 1894; manuscrit remis le 2 juillet 1894. Epreuves corrigées par l'auteur, parvenues au secrétariat le 23 juillet 1894.

(2) E. von Mojsisovics, die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. *Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt.* T. X. 94 pl. 1882.

Id. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. *Ibid.*, T. VI., 1873-1893, 2 vol. avec atlas de 200 pl.

Id. Arktische Triasfaunen. *Mém. Acad. Imp. Sciences St-Pétersb.*, 7<sup>e</sup> sér., t. XXXIII, n° 6, 20 pl., 1886.

(3) E. Holzapfel, Die Cephalopoden-führenden Kalke des unteren Carbon von Erdbach-Breitscheid bei Herborn. *Pal. Abhandl. v. Dames u. Kayser.* Vol. V, n° 1, p. 14-22.

M. Douvillé (1) a fort bien montré tout le parti que l'on peut tirer pour la classification des Ammonites du plan général de la cloison. On ne fait plus intervenir ici un stade donné, en établissant des coupures horizontales rappelant le degré de l'évolution, mais ce sont des caractères fixés, indiquant une variation dans une direction déterminée, qui serviront de base dans l'établissement des groupes naturels. En d'autres termes, la classification devient la traduction de l'évolution phylogénique des divers rameaux.

Une classification des *Ammonoidea* en Goniatitidés et en Ammonitidés ou en Rétrosiphonés et en Prosiphonés ne serait donc vraiment naturelle que si l'ensemble des Ammonites dérivait d'une famille unique de Goniatites. Or, l'étude des faunes permianes a montré que ceci n'est pas le cas et que, au contraire, plusieurs familles d'*Ammonoidea* paléozoïques évoluent parallèlement pour passer du stade Goniatite au stade Ammonite.

Il résulte des beaux travaux de MM. Gemmellaro (2) et Karpinsky (3) sur les Ammonoïdés du Permien de Sicile et de l'Oural que deux familles principales de Goniatites sont en voie de se transformer dans le Permien en Ammonites, les Glyphiocératidés et les Prolécanitidés.

Parmi les Glyphiocératidés, le genre *Gastrioceras* Hyatt possède, avec des cloisons de Goniatite, une ornementation rappelant celle de certaines Ammonites (*Sibirites*, *Cæloceras*) ; le genre *Thalassoceras* Gemm., par contre, possède, avec de vraies cloisons d'Ammonites, des stries d'accroissement rejetées en arrière sur la partie externe, caractère essentiellement propre aux Goniatites, qui est probablement en rapport avec le stade rétrosiphonné.

Les Prolécanitidés proprement dits sont représentés dans le Permien par les genres *Pronorites* Mojs., *Agathiceras* Gemm., *Clinolobus* Gemm., qui sont de véritables Goniatites, tant par leurs cloisons que par leur mode d'ornementation, mais qui se relient intimement à de véritables Ammonites. *Pronorites* donne naissance, par l'intermédiaire de *Sicanites* Gemm., à *Medlicottia* Waag. ; *Agathiceras* est si rapproché d'*Adrianites* Gemm., que plusieurs auteurs

(1) H. Douvillé, Sur la classification des Cératites de la Craie, *B. S. G. F.*, 3<sup>e</sup> Sér., t. XVIII, p. 275.

(2) G. Gemmellaro, La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio I. 1887. Appendice 1888.

(3) A. Karpinsky, Ueber die Ammoneen der Artinsk-Stufe. *Mém. Ac. imp. des Sc. de Saint-Pétersb.*, 7<sup>e</sup> Sér., t. XXXVII, n° 2, 1889.

ont proposé de réunir les deux genres ; *Daraelites* Gemm., la plus ancienne forme à cloison de Cératites, descend en ligne directe du genre *Prolecanites* lui-même ; enfin, l'importante famille des Arcestidés, représentée dans le Permien par les genres *Stacheoceras* Gemm., *Hyattoceras* Gemm., *Waagenoceras* Gemm. et *Cyclobulus* Waag., est reliée aux Prolécanitidés par *Popanoceras* Hyatt, véritable Goniatite par la forme de son péristome.

Si l'on fait abstraction du genre *Pinacoceras* Mojs., qui se rapproche du genre dévonien *Beloceras* Hyatt, toutes les Ammonites du Trias semblent pouvoir être rattachées aux deux familles de Goniatites des Glyphiocératidés et des Prolécanitidés, qui auraient donné naissance à deux grandes branches parallèles et indépendantes. Chacune des deux séries est caractérisée par un type propre de cloisons, qui se retrouve aussi bien dans les formes persistant dans le stade Goniatite que dans les formes plus évoluées.

Les Glyphiocératidés sont caractérisés par la présence d'un, ou au maximum de deux lobes latéraux et de deux lobes externes séparés par une selle siphonale nettement individualisée. Les lobes sont aigus, à pointe unique, les selles sont arrondies et le plus souvent largement ouvertes. Les groupes d'Ammonites auxquels les Glyphiocératidés ont donné naissance, c'est-à-dire les Tropitidés et très probablement les Cératitidés sont également caractérisés par un petit nombre de selles largement ouvertes, jamais étranglées à la base. C'est le type de cloison que je désignerai dorénavant sous le nom de type *sténophyllien* (fig. 1).

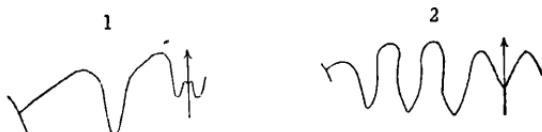


Fig. 1. — Type *sténophyllien*. Cloison de *Glyphioceras micronotum* (Phil.).  
Copie. Holzapfel, Carbon-Kalke von Erdbach, pl. II, fig. 1 b.

Fig. 2. — Type *euryphyllien*. Cloison de *Prolecanites Henslowi* (Sow.).  
Copie. Ibid., pl. III, fig. 14.

Les Prolécanitidés présentent, par contre, un nombre assez considérable de lobes latéraux. Les lobes sont lancéolés et les selles elliptiques sont étranglées à la base. Dans les Ammonites qui dérivent des Prolécanitidés (Arcestidés, Phyllocératidés, etc.), cet étranglement de la base des selles atteint souvent des limites invrai-

semblables. Je désigne ce type de cloison sous le nom de type *euryphyllien* (1) (fig. 2).

Dans plusieurs familles du phylum des Prolécanitidés il y a une tendance marquée à la réduction du nombre des éléments de la cloison ; dans le phylum des Glyphiocératidés l'évolution progressive tend, au contraire, à augmenter le nombre de ces éléments. Dans le phylum des Prolécanitidés il existe, comme je le démontrerai dans un autre travail, une série de formes régressives dans lesquelles la cloison, euryphyllienne dans le principe, devient nettement sténophyllienne ; dans le phylum des Glyphiocératidés, par contre, il y a quelquefois tendance à passer du type sténophyllien au type euryphyllien, c'est ainsi que, dans les genres *Gastrioceras* Hyatt, et *Paralegoceras* Hyatt, les selles sont légèrement étranglées à leur base et les lobes sont lancéolés (2), caractères dont on retrouve une indication dans les premiers stades de l'évolution du genre *Tropites* (3).

Avant de passer à l'examen des diverses familles qui constituent les deux grands phylums des Ammonites triasiques, je m'empresse de constater que M. von Mojsisovics (4) est arrivé, par une voie toute différente, à grouper les Ammonites du Trias en deux grandes sections, les TRACHYOSTRACA et les LEIOSTRACA, qui concordent, à quelques légères différences près, avec les deux séries qui se rattachent aux Glyphiocératidés et aux Prolécanitidés. Et pourtant, en proposant sa nouvelle classification, l'illustre paléontologue viennois avait considéré non pas les Glyphiocératidés mais bien les Clyménies comme la souche des *Trachyostraca*, tandis qu'il faisait descendre les *Leiostraca* des genres paléozoïques *Anarcestes*, *Aphyllites* et *Pinacites* (5).

Les subdivisions de second ordre adoptées par M. von Mojsisovics dans ses deux grandes sections sont basées uniquement sur la longueur de la dernière loge, c'est-à-dire sur un caractère auquel

(1) Ces deux types de cloisons sont complètement indépendants du degré de découpage des cloisons. Les types *brachyphyllien*, *dolichophyllien* et *lepto-phyllien* que M. von Mojsisovics a distingués dans sa monographie des Ammonites de Hallstadt (p. 3) peuvent se rencontrer aussi bien chez le type sténophyllien que chez le type euryphyllien.

(2) Karpinsky, loc. cit., pl. III, fig. 4 c., 3 c.

(3) Branco, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. 1. *Paläontogr.*, t. XXVI., pl. V, fig. 2 n.

(4) Ceph. medit. Triasprov., p. 2.

(5) Ibid. p. 181.

on attachait autrefois une valeur tout à fait capitale, mais dont l'importance a été singulièrement exagérée. Voici comment M. von Mojsisovics groupe, dans ses différentes monographies, les Ammonites du Trias.

### I. — LEIOSTRACA.

A. ARCESTIDAE. Dernière loge dépassant en longueur le dernier tour de spire.

- a *Arcestinae*.
- b *Joannitinae*.
- c *Didymitinae*.
- d *Lobitinae*.

B. PINACOCERATIDAE. Dernière loge n'atteignant pas la longueur du dernier tour de spire.

- a *Pinacoceratiniae*.
- b *Lytoceratiniae*.
- c *Ptychitinae*.

### II. — TRACHYOSTRACA.

A. TROPITIDAE. Dernière loge longue.

- a *Haloritinae*.
- b *Tropitinae*.
- c *Sibiritinae*.
- d *Celtitinae*.

B. CERATITIDAE. Dernière loge courte.

- a *Dinaritinae* (*Dinaritea*, *Heracitea*, *Orthopleuritea*).
- b *Tirolitinae* (*Tirolitea*, *Distichitea*, *Trachyceratea*).

En 1882, M. von Mojsisovics admettait que, seuls parmi les formes jurassiques et crétacées, les genres *Phylloceras* et *Lytoceras* rentraient dans la section des *Leiostraca*, tandis que tous les autres groupes représenteraient des descendants des *Trachyostraca* triasiques et en particulier des *Tropitidae*. Dans son dernier mémoire, M. von Mojsisovics a renoncé à cette manière de voir et considère maintenant, conformément à l'opinion généralement admise, la totalité des Ammonites jurassiques et crétacées comme issues par voie de filiation de la famille des *Phylloceratidés*. Les Ammonites jurassiques et crétacées, malgré leurs caractères extérieurs, ne sont donc plus des *Trachyostraca*, mais sont devenues des *Leiostraca*. Dans ces conditions, la classification des Ammonites en deux sections des *Trachyostraca* et des *Leiostraca* ne peut plus être appliquée à l'ensemble des *Ammonoidea* (1) et les deux termes

(1) M. von Mojsisovics écrivait lui-même en 1882 (*loc. cit.*, p. 2), que « une classification tirée des Ammonites triasiques doit également pouvoir s'appliquer aux Ammonites paléozoïques et jurassiques, en supposant toutefois qu'elle repose sur des prémisses exactes. »

proposés par M. von Mojsisovics ne peuvent être conservés qu'à titre provisoire pour désigner les deux phylums des Ammonites triasiques et des Ammonites triasiques seulement.

Je vais maintenant étudier successivement les deux séries triasiques des *Leiostraca* et des *Trachyostraca*, en examinant si les divisions de second ordre proposées dans chacune d'elles par M. von Mojsisovics correspondent à un groupement naturel et je rechercherai, au cas contraire, quelles sont, dans l'état actuel de nos connaissances, les coupures qui paraissent s'imposer.

La famille des ARCESTIDÉS, établie pour les *Leiostraca* dont la dernière loge atteint un tour de spire ou même un tour et demi, comprend, dans la classification de M. von Mojsisovics, les quatre tribus des *Arcestinae*, des *Joannitinae*, des *Didymitinae* et des *Lobitinae*.

Les caractères des cloisons sont suffisamment particuliers dans les deux dernières familles pour qu'on puisse leur assigner une place à part. Le genre *Lobites* (1) Mojs. rappelle, par ses lobes lancéolés, les Prolécanitidés carbonifères et permiens, tandis que le genre *Didymites* Mojs. possède, contrairement à tous les Arcestidés, des cloisons sténophylliennes et se rapproche peut-être de certains Tropitidés.

M. von Mojsisovics réunit dans la tribu des *Joannitinae* les genres *Popanoceras* Hyatt, *Cyclolobus* Waag., *Joannites* Mojs., *Procladiscites* Mojs. et *Cladicistes* Mojs. M. Zittel (2) a proposé avec raison pour ces deux derniers une famille spéciale des *Cladiscitidae*, qui se distingue par le stade angustisellé de sa première cloison de tous les Arcestidés, qui sont latisellés. Quant au genre *Popanoceras*, que M. von Mojsisovics range dans les *Joannitinae*, il me paraît difficile de ne pas le considérer comme la forme ancestrale du genre *Arcestes*, avec lequel il possède en commun l'échancrure ventrale

(1) La ressemblance entre les cloisons de *Lobites* et celles des Prolécanitidés, ainsi que le montre l'évolution individuelle de *Lobites nautilinus* (Münst.), étudiée par M. Branco (*Paläontogr.*, t. XXVI, pl. VII, fig. 2) n'est qu'apparente. Les lobes latéraux sont, dans le jeune âge, au nombre de deux et non de quatre, chacun d'eux est divisé en deux pointes égales au moyen d'une selle secondaire, qui, dans la suite, devient égale aux selles principales. *Lobites* a donc des lobes fondamentalement bifides. Dans le Jurassique et le Crétacé, la bifidité des lobes est un caractère des séries régressives ; si l'on admet l'hypothèse du dimorphisme sexuel chez les Ammonites, proposée récemment ici même par M. Munier-Chalmas, on doit donc considérer *Lobites* comme le mâle d'une forme qui reste encore à déterminer, peut-être d'*Arcestes*.

(2) *Handb. d. Paläont.* II, 2, p. 431.

du péristome et les fossettes latérales, que l'on rencontre chez quelques espèces dans les deux genres. De plus, *Arcestes* présente, dans le jeune âge, des cloisons identiques à celles des *Popanoceras* adultes.

Les *Arcestinae* constituent un groupe aussi peu homogène que les *Joannitinae*. En effet, si l'on doit considérer, avec M. von Mojsisovics, le genre *Proshingites*, du Werfénien de Sibérie, comme le prototype du genre *Spingites*, ce dernier appartiendrait à une série toute différente de celle qui mène au genre *Arcestes*.

Si les *Arcestidae* de M. von Mojsisovics doivent être considérés comme un groupe artificiel, la même critique peut être adressée à plus forte raison aux *Pinacoceratidae*, véritable ramassis des formes les plus hétérogènes. Les trois tribus qui constituent cette famille sont elles-mêmes loin de correspondre à des séries naturelles, aussi M. Zittel en a-t-il considérablement modifié les limites dès 1884.

Parmi les *Pinacoceratinae*, les genres *Beneckeia* Mojs. et *Longo-bardites* Mojs. ne rappellent *Pinacoceras* Mojs. que par leur forme extérieure ; *Sageceras* Mojs. présente, comme *Medlicottia* Waag., des lobes à deux pointes, mais est angustisellé, tandis que *Medlicottia*, comme les Prolécanitidés auxquels il se rattache, est encore latissellé (1) ; *Megaphyllites* Mojs. doit être rangé, ainsi que le propose M. Zittel, dans les Phyllocératidés (*Lytoceratinae* Mojs.). Le genre *Pinacoceras* reste donc seul dans la tribu à laquelle il a donné son nom et paraît du reste appartenir à une série tout à fait indépendante, qui remonterait au genre *Beloceras* Hyatt, du Dévonien. Malgré leur division infinie en lobes secondaires, les cloisons sont essentiellement sténophylliennes.

Il est difficile de se rendre compte des raisons qui ont poussé M. von Mojsisovics à réunir sous le nom de *Lytoceratinae* les genres *Monophyllites* Mojs. et *Phylloceras* Suess, d'une part, aux genres *Lecanites* Mojs. et *Norites* Mojs.

La sous-famille des *Ptychitinae* Mojs. est également des plus hétérogènes. Le genre *Nannites* Mojs., par ses cloisons essentiellement sténophylliennes et conservant jusque dans l'adulte le stade Goniatite, rentre plutôt dans le phylum des Glyphiocératidés. Les genres *Xenodiscus* Waag., *Meekoceras* Hyatt et *Hungarites* Mojs., si l'on en détache certains représentants qui paraissent dériver de *Ceratites*, constituent un groupe naturel, dans lequel rentre également le

(1) Karpinsky, loc. cit., p. 43.

genre *Carnites* Mojs., et qui se rapproche de *Longobardites* Mojs., et de *Norites* Mojs. Les genres *Gymnites* Mojs. et *Sturia* Mojs. diffèrent complètement par leurs cloisons des genres précédents et paraissent plutôt voisins de *Cladiscites*. Quant au genre *Ptychites* Mojs., je serais tenté de le rapprocher de *Proshingites* Mojs.

Il résulte de cet examen rapide des subdivisions établies par M. von Mojsisovics dans ses *Leiostraca*, que la classification de cette grande section, telle qu'elle est adoptée dans les travaux de l'illustre paléontologue viennois, est basée bien plutôt sur des caractères tirés de la forme extérieure que sur des affinités réelles. L'étude du plan fondamental de la cloison m'a amené à un groupement tout différent des formes appartenant au phylum des Prolécanitidés, groupement que je vais chercher à motiver sommairement.

Les véritables Prolécanitidés (*Prolecanites* Mojs., *Paraprolecanites* Karp., *Agathiceras* Gemm.) sont caractérisés par le type lancéolé des lobes et par les selle arrondies et entières ; ce type, qui se retrouve dans le genre *Adrianites* Gemm., est relié au type de cloison des Ammonites par plusieurs séries d'intermédiaires appartenant à trois types différents.

Dans un premier cas, les lobes se bifurquent profondément et présentent deux pointes souvent inégales ; on arrive ainsi, en partant de *Pronorites* Mojs. et en passant par *Sicanites* Gemm., aux genres *Propinacoceras* Gemm. (fig. 3) et *Medlicottia* Waag., si remarquables par le grand développement de la selle externe. L'évolution individuelle et la phylogénie des espèces de ce groupe, que je désignerai sous le nom de Dicranidiens (1), ont été étudiées d'une manière magistrale par M. Karpinsky (2).

Au lieu de se bifurquer, les lobes peuvent présenter une division fondamentale en trois pointes disposées en trident. Ce type est réalisé avec sa simplicité primitive dans les genres *Stacheoceras* Gemm. et *Popanoceras* Hyatt, il se retrouve avec la plus grande netteté dans les premiers stades de l'évolution individuelle d'un très grand nombre de familles triasiques et dans toutes les familles jurassiques. Je désigne sous le nom de Triænidiens (3) (fig. 4), l'ensemble des formes du phylum des Prolécanitidés qui possèdent cette disposition fondamentale. L'évolution qui mène des Triænidiens à

(1) Δίχρωνον, fourche.

(2) Loc. cit., p. 42, 43.

(3) Τρίατον, trident.

selles entières aux Triænidiens à selles profondément découpées se fait par deux voies différentes, ainsi que l'a montré M. von Mojsisovics (1). Dans le premier cas, les lobules s'étendent rapidement sur

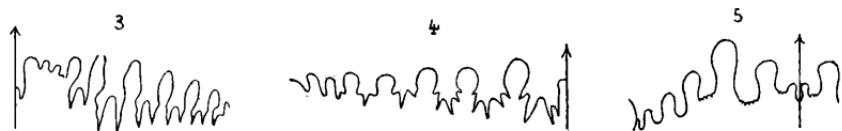


Fig. 3. — Cloison *dicranidienne*. *Propinacoceras Galilaei* Gemm. Copie. Gemm. Fauna dei calcari con Fusulina, pl. IX, fig. 5.

Fig. 4. — Cloison *triænidienne*. *Popanoceras Moelleri* Gemm. Copie. Ibid., pl. III, fig. 16.

Fig. 5. — Cloison *prionidienne*. *Daraelites Meek.* Gemm. Copie. Ibid., pl. X, fig. 20.

tout le pourtour de la selle ; c'est le type *brachyphillien* de M. von Mojsisovics, réalisé dans le jeune âge chez les Arcestidés. Dans le deuxième cas, les lobules se développent surtout à la base des selles, qu'ils échancrent profondément, et respectent les sommets des selles, qui restent entiers et prennent la forme de feuilles arrondies ; c'est le type *phyllöide* de M. von Mojsisovics, qui me paraît plutôt mériter le nom de type *mégaphyllien* et qui se trouve réalisé chez les Joannitidés et surtout chez les Phyllocératidés.

Enfin, au lieu de présenter deux ou trois divisions fondamentales, les lobes peuvent être accidentés à leur extrémité d'un nombre considérable de denticulations de même valeur, disposées comme les dents d'une scie. Je propose le nom de Prionidiens (2) (fig. 5) pour désigner les descendants des Prolécanitidés qui conservent ce type de cloisons jusque dans l'adulte ou qui le présentent dans le jeune âge.

Les genres *Daraelites* Gemm., *Norites* Mojs., *Xenodiscus* Waag. (3), *Hungarites* Mojs., *Otoceras* Griesb., *Proptychites* Waag., *Proshin-*

(1) Arkt. Triasfaunen, p. 63.

(2) Πρίων, scie.

(3) Le genre *Xenodiscus* Waag., tel qu'il a été primitivement compris, paraît contenir des éléments disparates, M. von Mojsisovics a déjà attribué quelques espèces au genre *Ceratites*.

Le genre *Meekoceras* Hyatt est dans le même cas. Plusieurs espèces arctiques devront être réunies au genre *Xenodiscus* ; *Meekoceras furcatum* (Öberg) Mojs. ne peut être séparé de *Norites* ; les principales espèces alpines se rattachent à *Ceratites* ; enfin, *Meek. maturum* Mojs. et *Emmrichi* Mojs. ont des cloisons toutes différentes qui les rapprochent de *Procladiscites* et de *Sturia*. L'hétérogénéité du genre *Hungarites* Mojs., est également probable.

## PHYLUM DES PROLÉCANITIDÉS.

(LEIOSTRACA, Mojs.).

### I. MONACANTHIENS (*Lanceolati*).

1. Péristome à échancrure ventrale.

*Agathiceras* Gemm., *Clinolobus* Gemm.

2. Péristome à apophyse ventrale.

*Adrianites* Gemm., *Doryceras* Gemm., *Hoffmannia* Gemm.

### II. DICRANIDIENS.

1. Latisellés.

*Pronorites* Mojs., *Sicanites* Gemm., *Propinacoceras* Gemm., *Medlicottia* Waag.

2. Angustisellés.

*Sageceras* Mojs.

### III. TRIENIDIENS.

1. Latisellés.

**Arcestidés.** Péristome à échancrure ventrale. Cloisons à évolution brachyphyllienne.

*Popanoceras* Hyatt, *Arcestes* Mojs.

**Joannitidés.** Péristome sans échancrure ventrale. Cloisons à évolution mégaphyllienne.

*Waagenoceras* Gemm., *Cyclolobus* Waag., *Stachoeoceras* Gemm., *Joannites* Mojs.

2. Angustisellés. Cloisons à évolution mégaphyllienne.

**Cladiscitidés.** Ornements en spirale, comme dans *Agathiceras* et *Adrianites*, mais absence complète de varices internes.

*Procladiscites* Mojs., *Cladiscites* Mojs., ? *Sturia* Mojs.

**Phyllocératidés.** Stries d'accroissement flexueuses, péristome avec apophyse ventrale. Selles à phyllites elliptiques.

*Hyattoceras* Gemm., *Rhacophyllites* Zitt., *Megaphyllites* Mojs., *Phylloceras* Suess., *Monophyllites* Mojs., *Psiloceras* Hyatt.

### IV. PRIONIDIENS.

*Daraelites* Gemm., *Norites* Mojs., *Longobardites* Mojs., *Xenodiscus* Waag. (?), *Otoceras* Griesb., *Hungarites* Mojs., *Carnites* Mojs., *Proptychites* Waag., *Proshpingites* Mojs., *Parapopanoceras* n. gen., *Proteites* Hau. (*Protesites*), (?) *Pthychites* Mojs.

gites Mojs., *Parapopanoceras* (1) n. gen., etc., sont dans le premier cas, tandis que les genres *Carnites* Mojs. et *Ptychites* Mojs. atteignent le stade Ammonite en devenant brachyphylliens. On ne pourra essayer de grouper les Prionidiens d'après leurs affinités naturelles que lorsque les faunes des étages inférieurs du Trias de la Salt-Range et de l'Himalaya auront été décrites par MM. Waagen et von Mojsisovics. D'ailleurs, on ne connaît encore les premiers stades de l'évolution individuelle d'aucun Prionidien, mais M. Karpinsky a montré les relations intimes qui relient *Daraelites* et *Norites* à *Paraprolecanites* et à *Pronorites* (2).

Dans le tableau ci-contre de la classification du phylum des Prolécanitidés, j'ai introduit les *Lanceolati* des anciens auteurs, sous le nom de MONACANTHIENS, pour établir l'harmonie avec les autres dénominations que j'ai proposées.

Passons maintenant aux TRACHYOSTRACA. M. von Mojsisovics divise cette grande section en deux familles basées sur la longueur de la dernière loge, les *Tropitidae* et les *Ceratitidae*.

On peut dire que ce n'est que depuis la publication du deuxième volume des Céphalopodes des calcaires de Hallstadt que les *Tropitidae* sont tant soit peu connus. En effet, cette importante famille est très mal représentée dans les étages inférieurs du Trias, au moins en Europe, et ce n'est qu'avec le Carnien que ses genres principaux apparaissent dans les régions alpines, pour prendre tout de suite un développement considérable et constituer un des éléments prédominants de la faune des calcaires de Hallstadt. M. von Mojsisovics a consacré aux *Tropitidae* plus de soixante planches de son magnifique ouvrage, et il en a étudié les divers genres avec les grandes qualités d'analyse que l'on se plaît à lui reconnaître.

(1) M. von Mojsisovics décrit sous le nom de *Popanoceras* une série d'espèces (Arktische Triasaufaunen, p. 65-72, pl. XIV, fig. 6-8, pl. XV, fig. 1-9) du Virglorien du Spitzberg, qui diffèrent considérablement des vrais *Popanoceras* du Permien et devront constituer un genre nouveau (PARAPOPANOCERAS, type *P. Verneuilli* Mojs.). Tandis que les *Popanoceras* permiens sont triénidiens et présentent des stries d'accroissement fortement rejetées en arrière sur la partie externe, les formes triasiques sont nettement prionidiennes et leurs stries d'accroissement sont normales au contour externe. Le péristome, au lieu d'être échancré sur le côté ventral, possède même une légère apophyse. De plus, dans « *Popanoceras* » Verneuili Mojs., le dernier tour est réfracté, ce qui n'a pas lieu dans *Popanoceras*.

« *Popanoceras* » Mc Connelli Whiteaves (Contrib. to Canad. Palaeont. Vol. I. Part. II. n° 3) du Trias de la Colombie Britannique est une forme analogue à celles du Spitzberg.

(2) Loc. cit. p. 42.

L'auteur considère maintenant les Glyphiocératidés, et en particulier les genres *Pericyclus* Mojs. et *Gastrioceras* Hyatt, comme les ancêtres des Tropitidés. Je m'associe entièrement à cette manière de voir.

La famille des Glyphiocératidés, représentée dans le Carbonifère et dans le Permien par les genres *Pericyclus* Mojs., *Dimorphoceras* Hyatt, *Gastrioceras* Hyatt, *Glyphioceras* Hyatt, *Paralegoceras* Hyatt, est accompagnée dans le Permien de deux genres considérés par M. Gemmellaro comme de véritables Tropitidés, mais dont l'un, *Thalassoceras* Gemm., est encore très voisin des Glyphiocératidés, malgré ses cloisons d'Ammonite (1), tandis que l'autre, *Paraceltites* Gemm. constitue, par son ornementation d'Ammonite, le point de départ d'un rameau indépendant, qui se détache du phylum des Glyphiocératidés.

Ce rameau, qui correspond à la tribu des *Celtitinae* de M. von Mojsisovics et qui est suffisamment spécialisé pour être considéré comme une famille des CELTITIDÉS, est le seul que l'on puisse actuellement suivre sans grandes lacunes depuis la base du Permien jusqu'au sommet du Trias (couches de Zlambach), et il est vraisemblable qu'il compte encore quelques représentants dans le Lias. Les *Celtites* ne se distinguent guère des *Paraceltites* que par leur lobe siphonal bifide.

Je serais tenté de ranger également dans la famille des Celtidés, le genre *Styrites* Mojs., que M. von Mojsisovics place dans les Tropitidés, et le genre *Sibirites* Mojs. (2), type d'une tribu spéciale des *Sibiritinae*.

Si l'on en détache les Celtidés, les « *Tropitidae* », ne sont représentés dans le Trias inférieur, au moins en Europe, que par le genre *Acrochordiceras* Hyatt, type très isolé parmi les « *Tropitidae* », mais qui se rattache intimement au genre *Thalassoceras* Gemm., du Permien de l'Oural et de Sicile. Les cloisons des deux genres sont presque identiques et réalisent le type triénidien, mais le genre permien présente encore des stries d'accroissement rejetées en arrière sur la partie externe, comme les Goniatites, tandis que le genre triasique possède une ornementation très prononcée de Trachyostracé.

(1) M. Gemmellaro (loc. cit., p. 69) et M. Karpinsky (loc. cit., p. 81) ont insisté sur la parenté étroite qui existe entre les genres *Thalassoceras* et *Dimorphoceras*.

(2) Je n'ai en vue ici que les *Sibirites* du Werfénien de Sibérie, les *Sibirites* des calcaires de Hallstadt, dont les cloisons sont d'ailleurs inconnues, présentant un type d'ornementation tout différent. Quant au genre *Millites* Mojs., je ne vois pas du tout pourquoi il ne trouverait pas sa place dans les *Tropitinae*.

Les genres *Dimorphoceras* Hyatt (Fig. 6), *Thalassoceras* Gemm. (Fig. 7, 8) et *Acrochordiceras* Hyatt (Fig. 9) forment une série continue

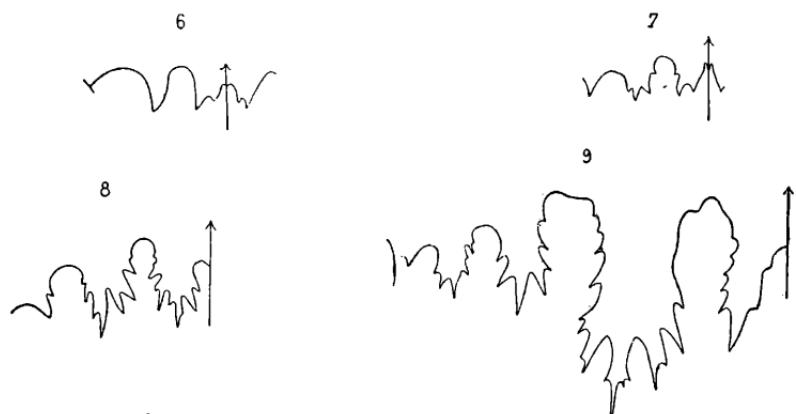


Fig. 6. — Cloison de *Dimorphoceras Gilbertsoni* (Phil.). Copie. Holzapfel, Carbon-Kalke von Erdbach, pl. III, fig. 12 b.

Fig. 7. — Cloison de *Thalassoceras varicosum* Gemm. Copie. Gemm. Fauna dei calciari con Fusulina, pl. V, fig. 22.

Fig. 8. — Cloison de *Thalassoceras Phillipsi* Gemm. Copie. Ibid. pl. X, fig. 15.

Fig. 9. — Cloison d'*Acrochordiceras Damesi* Nötl. Copie. Hauer, Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalkes, Denkschr. d. k. Akad. d. W. Math. naturw. Classe, vol. LIV, 1., pl. V., fig. 2 c.

à cloisons essentiellement sténophylliennes ; je propose d'en faire une famille spéciale, les THALLASSOCÉRATIDÉS.

Parmi les formes qui constituent les *Haloritinae* et les *Tropitinae* de M. von Mojsisovics on peut distinguer plusieurs types de cloisons, qui peuvent se ramener à autant de types de cloisons de Goniatites, que l'on retrouve parmi les Glyphiocératidés, mais qui ne sont d'ailleurs pas nettement tranchés.

Un premier type se trouve réalisé dans le genre *Halorites* Mojs. (Fig. 11); il est caractérisé par des lobes très étroits et se terminant en une pointe unique excessivement aiguë.

Les selles sont très allongées et leurs divisions secondaires sont peu profondes (stade dolichophyllien Mojs.). Si l'on supprime par la pensée ces échancrures, l'on obtient une cloison à selles entières, arrondies et à lobes extrêmement aigus, caractères qui se retrouvent dans le genre *Pericyclus* Mojs. (Fig. 10) du Carbonifère.

Un deuxième type, réalisé dans le genre *Isculites* Mojs., est carac-

térisé par des selles larges, à peine échancrées et par des lobes beaucoup moins aigus (Mojs. Ceph. d. Hallst. Kalke, pl. 87, fig. 6-13). C'est le type qui se rapproche le plus de celui des *Glyphiocératidés*



Fig. 10. — Cloison de *Pericyclus virgatus* (de Kon.). Copie. Holzapfel, Carbon-Kalke von Erdbach, pl. III, fig. 8 b.

Fig. 11. — Cloison de *Halorites superbus* Mojs. Copie. Mojsisovics, Ceph. d. Hallst. Kalke, pl. LXXXI, fig. 1 e.

primitifs, des genres *Brancoceras* Hyatt (non Steinm.) et *Glyphioceras* Hyatt.

Le genre *Isculites*, comme l'indiquent la petite taille des individus et l'« égression » du dernier tour, appartient évidemment à une série régressive, à moins que, adoptant l'hypothèse du dimorphisme sexuel, on ne doive considérer ses représentants comme des mâles atrophiés.

Le genre *Tropites* Mojs., dont l'évolution individuelle a été étudiée par M. Branco (1), réalise un troisième type. Les lobes sont beaucoup moins larges que dans *Isculites* et moins aigus que dans *Halorites*, ils sont d'abord plus ou moins lancéolés, puis trifides, les selles sont étroites, au moins dans le jeune âge, dans l'adulte elles sont plus larges et présentent des découpures dolichophylles. Immédiatement avant d'atteindre le stade Ammonite, les cloisons de *Tropites* ressemblent beaucoup à celles des genres *Gastrioceras* Hyatt et *Paralegoceras* Hyatt (2).

Les genres *Jovites* Mojs., *Juvavites* Mojs., *Barrandeites* Mojs., *Miltites* Mojs., *Margarites* Mojs. et *Sibyllites* Mojs. présentent le même type de cloison que *Tropites*, leurs lobes sont fondamentalement trifides, tandis que dans le genre *Sagenites* Mojs., chose singulière, ils se terminent d'une manière assez constante par deux pointes nettement séparées par une petite selle assez profonde, sans que toutefois l'on puisse affirmer que cette disposition soit primordiale.

Je laisserai pour le moment de côté le genre *Eutomoceras* Hyatt,

(1) Branco, loc. cit. pl. V, 2 n. V. aussi Zittel, Handb. d. Pal. vol. II, fig. 589.

(2) V. Karpinsky, loc. cit. pl. III, fig. 1 c-3 c.

qui paraît représenter un quatrième type, assez distinct des précédents.

En résumé, si l'on s'en tient au plan général de la cloison, il existe des différences plus considérables entre le genre *Halorites* et les autres genres de *Haloritinae* qu'entre ces derniers et les principaux *Tropitinae*. Le genre *Halorites*, par les particularités si intéressantes de son ornementation, occupe également une place à part; il est actuellement le représentant unique d'une famille des HALORITIDÉS, qui paraît descendre du genre carbonifère *Pericyclus* et qui est caractérisé par des lobes extrêmement aigus. Les autres représentants des *Haloritinae* de M. von Mojsisovics peuvent être réunis avec les *Tropitinae* (excl. *Eutomoceras*) en une famille des TROPITIDÉS, qui dérive de *Gastrioceras* Hyatt. Tandis que les genres *Pericyclus* et *Halorites* sont séparés par une lacune allant du Carbonifère inférieur au Carnien, les Tropitidés sont représentés dans le Virglorien de l'Inde par quelques espèces des genres *Iskulites* et *Sagenites* et leurs précurseurs présumés existent encore dans le Permien moyen de Sicile.

M. von Mojsisovics désigne les *Trachyostraca* dont la dernière loge ne dépasse pas trois quarts de tour sous le nom de *Ceratitidae* et divise cette famille en deux sous-familles, les *Dinaritinae* et les *Tirolitinae*, qu'il fait descendre des deux genres *Dinarites* Mojs. et *Tirolites* Mojs. Tous les *Ceratitidae* traverseraient dans le jeune âge un stade auquel ils présentent les caractères d'ornementation propres à l'un ou à l'autre de ces deux genres.

Quant à la souche qui aurait donné naissance à *Dinarites* et à *Tirolites*, M. von Mojsisovics, guidé par des ressemblances remarquables dans l'ornementation et frappé par la position dorsale du siphon dans le jeune âge chez les *Trachyostraca*, croyait l'avoir trouvée dans les Clyménies dévonien (1). Depuis, il a entièrement abandonné cette manière de voir et cherche à rapprocher les *Ceratitidae* de certaines formes à cloisons de Cératitidés, telles que *Xenodiscus* Waag. et *Meekoceras* Hyatt, issues des Prolécanitidés. Dans cette hypothèse, les deux familles des *Ceratitidae* et des *Tropitidae*, qui constituent la grande section des *Trachyostraca*, descendraient de deux souches très différentes et la section serait « polyphylétique ». On ne conçoit pas que, dans ces conditions, M. von Mojsisovics, qui attache d'ordinaire une telle importance taxonomique à la filiation des groupes, n'ait pas abandonné sa classification des Ammonites en *Leiostraca* et *Trachyostraca*.

(1) Ceph. d. medit. Triasprov., p. 3.

Les relations phylogéniques des Cératitidés avec les Prolécanitidés sont toutefois loin d'être démontrées. D'abord, si les analogies entre les *Ceratites* et les descendants des Prolécanitidés pour lesquels j'ai établi le groupe des Prionidiens sont frappantes, il n'en est pas de même si l'on compare les formes primitives des *Ceratitidae*, les genres *Dinarites* et *Tirolites*, avec les Prionidiens. Ces formes primitives — et l'évolution individuelle de la cloison des *Ceratitidae* montrent qu'elles doivent être considérées comme telles — sont essentiellement sténophylliennes, tandis que les descendants triasiques des Prolécanitidés sont tous euryphylliens. Il faudrait, pour que la filiation des *Ceratitidae*, telle que la considère M. von Mojsisovics, soit admissible, que les genres *Dinarites* et *Tirolites* soient des formes régressives des Prolécanitidés qui auraient donné naissance à deux séries éminemment progressives, ce qui serait tout-à-fait contraire aux lois de l'évolution généralement admises.

Les rapports évidents qui existent entre les genres *Xenodiscus* et *Meekoceras* d'une part et certaines espèces du genre *Ceratites* (1) de l'autre, peuvent être conçus dans un sens tout différent de celui de M. von Mojsisovics. Le genre *Meekoceras* doit être considéré, selon toute vraisemblance, non comme un descendant des Prolécanitidés qui aurait donné naissance, par réduction du nombre des lobes et des selles, au genre *Ceratites*, mais comme une forme dérivée de *Ceratites*, dont l'ornementation se serait atténuée, dont l'ombilic se fermerait graduellement, en même temps que le nombre des lobes auxiliaires irait en augmentant (2).

L'origine des *Tirolites* et des *Dinarites* doit être cherchée, non dans la famille des Prolécanitidés, mais dans celle des Glyphiocéra-

(1) Comparer les cloisons de

<i>Ceratites elegans</i> Mojs.	Ceph. medit. Triasprov.	Pl. IX, fig. 5 d.
» <i>Bæckhi</i> Roth.	id.	Pl. IX, fig. 8 c.
» <i>Petersi</i> Mojs.	id.	Pl. XI, fig. 10 c., pl. XL, fig. 14 c.
avec celles de		
<i>Meekoceras reuttense</i> Beyr.	id.	Pl. XI, fig. 3 c.
» <i>cadoricum</i> Mojs.	id.	Pl. XII, fig. 9 c.
» <i>Beneckeii</i> Mojs.	id.	Pl. XXXIX, fig. 6, pl. LXI, fig 2 b.

Le type d'ornementation de *Meekoceras Ragazzonii* Mojs. est exactement le même que dans le groupe du *Ceratites cimeganus*.

Les *Meekoceras* werféniens du groupe du *Meek. sibiricum* sont remarquables par la petitesse des nombreux lobes auxiliaires, caractère qui se retrouve chez *Ceratites semipartitus*.

(2) Evolution parallèle à celle qui mène de *Ceratites nodosus* à *Ceratites semipartitus*.

tidés. Les cloisons de *Dinarites spiniplicatus* Mojs. (1) sont constituées par les mêmes éléments que celles de *Paraceltites Halli* Gemm. et la forme extérieure des jeunes *Dinarites* du groupe des *Spiniplicati* n'est pas sans rappeler celle de certains *Celtites*. La différence dans la longueur de la dernière loge ne saurait constituer un caractère distinctif de premier ordre.

Passons maintenant en revue les formes réunies par M. von Mojsisovics dans sa sous-famille des *Dinaritinae*, c'est-à-dire les groupes des *Dinaritea*, des *Heraclitea* et des *Orthopleuritea*.

Les *Dinaritea* comprennent, à côté du genre *Dinarites* Mojs., les genres *Ceratites* Haan et *Arpadites* Mojs., ainsi qu'un assez grand nombre de genres de moindre importance, qui se rattachent plus ou moins à ces deux genres principaux.

Les belles recherches de M. von Mojsisovics sur les Céphalopodes triasiques des régions arctiques et méditerranéennes ont démontré à l'évidence que les différents groupes qui constituent le genre *Ceratites* descendaient directement des *Dinarites* du groupe des *Circumplicati*. Les passages insensibles qui existent entre les formes boréales de ce groupe et les *Ceratites subrobusti* sont particulièrement frappants et l'évolution de la cloison peut être suivie pas à pas depuis *Dinarites spiniplicatus* Mojs., à lobe latéral unique, par la variété de cette espèce à deux lobes latéraux non dentelés et par *Dinarites glacialis* Mojs., chez lequel les lobes présentent déjà de légères indentations, jusqu'à *Ceratites Middendorfi* Keys., à cloisons de Cératites bien typiques, avec lobe auxiliaire.

M. von Mojsisovics propose, à titre de sous-genres de *Ceratites*, les subdivisions suivantes: *Buchites*, *Danubites*, *Helictites*, *Phormedites*, *Thisbites*, *Parathisbites*, *Glyphidites*. Ces sections, dont quelques-unes ont des caractères suffisamment différenciés pour que l'on soit en droit de les ériger au rang de véritables genres, comprennent surtout des formes naines très particulières qui, par leurs cloisons, se rattachent au genre *Ceratites*.

Le genre *Arpadites* a été établi par M. von Mojsisovics pour des formes différentant de *Ceratites* par la présence d'un sillon ventral bordé de deux carènes. Si on met à part « *Arpadites* » *Liepoldti* Mojs., qui est un véritable *Ceratites*, et « *Arpadites* » *trettensis* Mojs., qui est basé sur un échantillon fort mal conservé, tous les véritables *Arpadites* (groupes de l'*Arp. Arpadis*, de l'*Arp. cinensis*, de l'*Arp. rimosus*) se distinguent très nettement des *Ceratites* propre-

(1) E. von Mojsisovics, Über einige arktische Trias-Ammoniten des nördlichen Sibirien. *Mém. Ac. Imp. des Sc. de St-Pétersb.*, 7<sup>e</sup> sér., t. XXXVI, n° 5, pl. I, fig. 1c.

ment dits et je suis plutôt porté à les considérer comme des descendants directs de *Dinarites* que de *Ceratites* (1).

A côté des *Arpadites* proprement dits, M. von Mojsisovics distingue les groupes suivants, qui pourraient, dit-il, être considérés éventuellement comme des sous-genres : *Dittmarites*, *Münsterites*, *Clionites*, *Steinmannites*, *Daphnites*, *Dionites*, *Drepanites*. Ces coupures ne semblent avoir, pour la plupart, que la valeur de simples sections d'un genre très homogène. *Clionites*, *Daphnites* et *Drepanites* me paraissent toutefois faire exception : *Drepanites* présente des caractères qui indiquent une évolution indépendante et doit constituer un genre propre ; *Clionites* et *Daphnites* devront, par contre, être réunis à des sections de *Ceratites*. *Danubites*, *Buchites* et *Clionites* forment un groupe très naturel, comprenant des espèces à tours peu embrassants, à côtes vigoureuses, à cloisons de Cératites, parmi lesquelles celles qui présentent une carène sur la partie externe sont réunies par M. von Mojsisovics sous le nom de *Danubites*, celles dont les ornements passent sur la partie externe sans s'interrompre sous le nom de *Buchites*, tandis que la section des *Clionites* comprend les formes dont les côtes sont interrompues sur la partie externe par un sillon. De même *Parathisbites*, *Phormedites* et *Daphnites* présentent entre eux les mêmes relations et ne diffèrent que par les caractères de la partie externe. M. von Mojsisovics insiste lui-même, dans les deux cas, sur ces rapports, mais, au lieu de réunir d'une part *Danubites*, *Buchites* et *Clionites*, de l'autre *Parathisbites*, *Phormedites* et *Daphnites* et d'établir deux genres, comprenant chacun trois sections basées sur les caractères de la partie externe, il sépare *Clionites* et *Daphnites* de leurs proches parents pour les rattacher au genre *Arpadites*, qui devient ainsi tout-à-fait hétérogène et ne repose plus alors que sur le caractère artificiel du sillon ventral, par lequel il se distingue de *Ceratites*.

Les *Heraclitea* de M. von Mojsisovics comprennent les genres *Heraclites* Mojs. et *Cyrtopleurites* Mojs. : *Heraclites* est très voisin de *Ceratites*, dont il dérive probablement par descendance directe ; quant à *Cyrtopleurites*, il diffère complètement par ses cloisons, par la forme de ses tours et par son ornementation aussi bien de *Ceratites* que d'*Heraclites*, tandis qu'il se rapproche par tous ses caractères de formes voisines de *Trachyceras*, que M. von Mojsisovics

(1) Voir surtout *Arpadites cinensis* Mojs. Ceph. d. medit. Triasprov. pl. XXVI, fig. 4-6-7, qui porte des tubercules ombilicaux identiques à ceux des *Dinarites circumplaciti*.

distingue sous les noms de *Sirenites*, d'*Anasirenites*, etc. Il existerait, paraît-il, dans l'Himalaya, des formes qui établissent le passage entre *Heraclytes* et *Cyrtopleurites*, mais, tant que M. von Mojsisovics ne les aura pas fait connaître, il me paraît plus naturel de rattacher *Cyrtopleurites* aux Trachycératidés, au lieu d'attribuer à un phénomène de convergence les ressemblances frappantes qu'il présente avec *Sirenites*. Il n'y a donc alors pas de raison de conserver un groupe des *Heraclytea*, *Heraclytes* pouvant être sans inconvénient réuni aux Cératitidés, malgré ses cloisons brachyphylliennes et quelquefois même dolichophylliennes.

M. von Mojsisovics réunit sous le nom d'*Orthopleuritea* une série de formes généralement de petite taille, d'origine inconnue, dont les cloisons conservent pendant toute la durée de l'évolution individuelle le stade Goniatite (stade « clydonitique » Mojs.) et dont la coquille présente un enroulement normal (*Polycyclus* Mojs., *Choristoceras* Hau.), avec dernier tour quittant souvent la spirale, ou bien un enroulement anormal (*Rhabdoceras* Hau., *Cochloceras* Hau.).

Il y aura lieu probablement de considérer tout ce groupe comme une famille indépendante.

Les *Tirolitinae* de M. von Mojsisovics comprennent les tribus des *Tirolitea*, des *Distichitea* et des *Trachyceratea*.

Dans les *Tirolitea* viennent se placer : le genre *Tirolites* Mojs., qui ne diffère de *Dinarites* que par la position marginale des tubercules ; le genre *Metatirolites* Mojs., chez l'unique représentant duquel les tubercules occupent la même position que chez *Tirolites* et qui, par ses cloisons, est à ce genre ce que le genre *Ceratites* est au genre *Dinarites* ; enfin, le genre *Badiotites* Mojs., comprenant deux espèces naines, qui pourraient tout aussi bien être rangées parmi les *Celtitidés*.

La tribu des *Distichitea* renferme les deux genres *Distichites* Mojs. et *Ectolcites* Mojs. Les *Distichites* du groupe des *megacanthi*, qui ont probablement donné naissance aux *compressi*, présentent les ressemblances les plus remarquables avec le genre *Margarites* Mojs., de la famille des *Tropitidae*. Les deux genres possèdent identiquement les mêmes cloisons et sont caractérisés par la même disposition de leurs deux rangées de tubercules et par leurs côtes recourbées en avant sur la partie externe. La seule différence réside dans la partie externe, *Margarites* présentant une carène bordée de deux sillons, *Distichites* un sillon limité par deux carènes. On sait le peu de valeur qu'il convient d'attacher à ce caractère, aussi il y a-t-il lieu de s'étonner que M. von Mojsisovics place les

deux genres dans deux familles différentes, étant donné surtout que la longueur de la dernière loge n'est pas connue dans *Distichites*. Les selles étroites, allongées et profondément découpées de ce genre et ses lobes fondamentalement triénidiens ne se rencontrent jamais chez les descendants de *Dinarites* et de *Tirolites*, ce sont, par contre, des caractères essentiels des Tropidités. Quant au genre *Ectolcites* Mojs., représenté par deux espèces seulement, il diffère complètement de *Distichites* par ses cloisons de Cératite et constitue peut-être parmi les *Tirolitinae* le type *Arpadites*.

Les *Trachyceratae* sont représentés dans les calcaires de Hallstadt par les genres *Trachyceras* Laube, *Eremites* Mojs., *Sandlingites* Mojs., *Clydonites* Hau, et *Sirenites* Mojs., auxquels il faut ajouter le genre *Balatonites* Mojs., qui n'existe que dans les étages inférieurs du Trias.

C'est précisément ce genre *Balatonites* que M. von Mojsisovics considère comme la souche du genre *Trachyceras*, souche par laquelle ce genre se relie à *Tirolites*. Or, rien ne me paraît moins démontré que cette filiation, et tout d'abord le genre *Balatonites* est hétérogène, comme l'a montré M. Hyatt (1) qui a séparé des *Balatonites* s. str. (*Gemmati*) les genres *Arniotites* Hyatt (*Arietiformes*) et *Dorycranites* Hyatt (*Acuti*). Ce dernier genre (type *D. bogdoanus* Buch) n'est encore connu que du Werfénien du Mont Bogdo, dans la steppe d'Astrakhan, et se rapproche beaucoup des *Dinarites circumPLICATI*, tant par ses cloisons que par ses tours internes, que j'ai pu étudier dans les collections de l'Ecole des Mines, sur le type figuré par de Verneuil (2). Les relations des *Arietiformes* avec les *Tirolites* paraissent seules bien établies, car les premiers *Balatonites* vrais qui apparaissent, ceux de la zone à *Ceratites binodosus* (Virglorien inférieur), sont très mal conservés et leur évolution individuelle est encore inconnue, de sorte que l'on ne peut rien affirmer au sujet de leur origine.

Un peu après *Balatonites*, dans la zone à *Ceratites trinodosus* (Virglorien supérieur), apparaît *Anolcites* Mojs., puis, dans la zone à *Trachyceras Reitzi* (Ladinien inférieur), *Protrachyceras* Mojs., deux sous-genres du genre *Trachyceras*. *Balatonites*, *Anolcites* et *Protrachyceras* paraissent représenter la forme carénée, la forme annelée et la forme à sillon externe d'un même type. Dans les trois genres

(1) In Whiteaves, loc. cit., p. 144.

(2) Murchison, Verneuil et Keyserling, Géol. de la Russie d'Europe, pl. XXVI, fig. 1.

on a affaire à des tours peu embrassants, à côtes simples ou bifurquées, légèrement infléchies en avant, portant toujours un tubercule à leur extrémité marginale et souvent un tubercule périombilical et plusieurs tubercules latéraux. Les côtes multituberculées sont un des caractères les plus frappants des *Trachycératidés*, qui n'existe pas dans les *Ammonites* jurassiques, mais se retrouve chez certains genres crétacés. Les cloisons rappellent celles des *Cératites*, les lobes sont à dents multiples, les selles sont entières ou brachyphyliennes.

*Balatonites* et *Anolcites* ne s'élèvent pas dans les zones supérieures du Trias et ne paraissent pas avoir donné naissance à d'autres genres ; *Protrachyceras*, par contre, passe insensiblement à *Trachyceras* s. str. La limite entre les deux sections, telle qu'elle est adoptée par M. von Mojsisovics, est tout à fait arbitraire. Alors que beaucoup d'espèces du Ladinien s'éloignent déjà considérablement, par leur ombilic étroit et leurs côtes à nombreux tubercules, des *Protrachyceras* primitifs, à ombilic large et à tubercules latéraux absents ou rudimentaires et présentent déjà des cloisons plus profondément découpées, comme les vrais *Trachyceras*, M. von Mojsisovics restreint le genre *Trachyceras* aux formes qui présentent le dédoublement des tubercules de la rangée marginale, caractère évidemment des plus secondaires. Le genre *Trachyceras* ainsi restreint n'en compte pas moins 50 espèces, dont 40 dans les couches carniennes de Hallstadt. Ici, plus que partout ailleurs, l'esprit analytique, si remarquablement développé chez M. von Mojsisovics, s'est donné libre cours et l'espèce paraît de plus en plus se confondre avec la variation individuelle. Parmi les 40 « espèces » des calcaires de Hallstadt plus du quart n'est représenté que par un exemplaire unique. Les personnes qui chercheront à déterminer des *Trachyceras* d'après la monographie de M. von Mojsisovics éprouveront certainement le même embarras que celles qui se trouveront dans le cas de déterminer une *Sonninia* d'après la monographie bien connue de M. Buckman.

Les genres *Eremites*, *Sandlingites* et *Clydonites* constituent des groupes isolés, sans grande importance, qui sont évidemment très voisins de *Trachyceras* ou de *Protrachyceras*. Enfin, le genre *Sirenites*, par lequel se termine la belle monographie de M. von Mojsisovics, paraît également se rattacher à *Protrachyceras*, quoiqu'il apparaisse brusquement dans les régions alpines à l'époque carnienne seulement.

*Sirenites*, qui est un des genres les plus curieux des calcaires de

Hallstadt, se distingue de *Trachyceras* par la bifurcation constante que présente chacune des côtes immédiatement avant d'atteindre le sillon externe ; le nombre des tubercules marginaux se trouve par le fait doublé et, quand les côtes sont nombreuses, ces tubercules se rapprochent de manière à former, de chaque côté du sillon externe, une carène cordée. Dans le sous-genre *Anasirenites*, ces carènes sont lisses et tranchantes ; dans *Diplosirenites*, il y a deux rangées de tubercules marginaux de chaque côté du sillon externe, comme dans *Trachyceras* s. str.

Le genre *Cyrtopleurites* Mojs., que M. von Mojsisovics range dans les *Heracelitea*, exagère les caractères de *Sirenites* : les tours deviennent plus plats, plus embrassants, les côtes, au lieu de se bifurquer régulièrement à leur extrémité, s'élargissent et se terminent par des tubercules en forme d'aigrette, allongés transversalement. Dans le sous-genre *Hauerites*, que l'on aura de la peine à distinguer d'*Anasirenites*, les carènes deviennent à peu près lisses, les tubercules latéraux disparaissent ; dans *Acanthinites*, par contre, ces tubercules latéraux prennent un grand développement.

*Cyrtopleurites* possède exactement les mêmes côtes sigmoïdes que *Sirenites*, la bifurcation des côtes se fait de la même manière, les tubercules, quand ils sont bien développés, réalisent dans les deux cas une ornementation transversale ; enfin, les cloisons ne diffèrent que par des caractères peu importants, si bien que personne ne comprendra pourquoi M. von Mojsisovics place les deux « genres » non seulement dans deux tribus mais même dans deux sous-familles différentes. Pour moi, *Sirenites*, *Anasirenites*, *Diplosirenites*, *Cyrtopleurites*, *Hauerites*, *Acanthinites* sont à peine des sections d'un genre unique *Sirenites*, dans lequel on pourra se contenter d'établir tout au plus deux sous-genres *Hauerites* et *Cyrtopleurites*.

Le genre *Eutomoceras* Hyatt, que M. von Mojsisovics range dans les *Tropitinae*, présente sur les flancs identiquement les mêmes caractères d'ornementation que *Sirenites*, les côtes sont flexueuses, bifurquées, lisses ou multituberculées. Seule la partie externe permet de distinguer les deux genres : tandis que *Sirenites* est caractérisé par un sillon limité par deux carènes, *Eutomoceras* possède une carène unique médiane. *Sirenites* paraît être à *Eutomoceras* ce que *Distichites* est à *Margarites*, et, en effet, dans les deux genres, les cloisons sont encore disposées d'après un plan identique. Très simples, avec des selles généralement entières dans *Sirenites*, elles deviennent brachyphylliennes dans *Cyrtopleurites* (Fig. 12), en même temps que chacune des deux pointes du lobe siphonal se

divise en deux. Cette disposition se retrouve exactement dans *Eutomoceras* (Fig. 13), qui est souvent dolichophyllien.

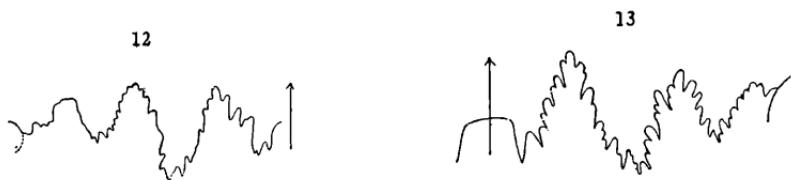


Fig. 12. — Cloison de *Cyrtopleurites bicrenatus* (Hau.). Copie. Mojs., Ceph. d. Hallst. Kalke, pl. CLVIII, fig. 3.

Fig. 13. — Cloison d'*Eutomoceras Sandlingense* (Hau.). Copie. Mojs., Ceph. d. Hallst. Kalke, pl. CXXX, fig. 12.

Tous les *Trachycerataea* sont caractérisés par une cloison primitivement cératitique, les selles ne deviennent brachyphylliennes ou dolichophylliennes que dans les formes les plus élevées. La base des selles est toujours large (type sténophyllien), elle n'est jamais resserrée et il existe en général une tendance marquée à une disposition en zigzag des éléments, les lobes et les selles se terminant en angles aigus. Les côtes, presque toujours flexueuses, se bifurquent régulièrement sur le milieu des flancs et, dans les formes les plus élevées, elles se bifurquent encore une fois immédiatement avant d'atteindre la partie externe. Elles sont rarement dépourvues de tubercules et en portent très souvent un nombre bien supérieur à trois. La forme des tours et l'évolution de la cloison indiquent des affinités avec les Cératitidés, mais les caractères propres aux *Trachycerataea* sont assez nombreux pour que l'on soit en droit de considérer ce groupe si important comme une famille indépendante, les TRACHYCÉRATIDÉS, parallèle à celle des CÉRATITIDÉS.

Le tableau ci-contre résume la classification du phylum des Glyphiocératidés, telle qu'elle ressort des remarques précédentes. Comme dans le phylum des Prolécanitidés, les familles ont été groupées en faisceaux caractérisés par le plan général de la cloison. Tous les « *Trachyostraca* » sont latisellés.

En résumé, il paraît dès à présent possible d'établir pour les *Ammonoidea* permo-triasiques une classification basée sur la phylogénie.

On peut reconnaître l'existence de deux grands phylums, qui coïncident presque exactement avec les deux grandes sections des *Leiostraca* et des *Trachyostraca* de M. von Mojsisovics,

## PHYLUM DES GLYPHILOCÉRATIDÉS

### (TRACHYOSTRACA, Mojs.).

#### I. MONACANTHIENS.

##### 1. Selles entières.

**Glyphiocératidés.** Rétrosiphonés.

*Glyphioceras* Hyatt, *Gastrioceras* Hyatt, *Paralegoceras* Hyatt, *Pericyclus* Mojs.

**Celtitidés.** Prosiphonés, enroulement normal.

*Paraceltites* Gemm., *Celtites* Mojs., *Arnioceltites* Mojs., *Tropiceltites* Mojs., *Styrites* Mojs., *Sibirites* Mojs., *Badiotites* Mojs.

? **Orthopleuritidés.** En partie rétrosiphonés. Enroulement souvent anormal.

*Polycyclus* Mojs., *Choristoceras* Hau., *Rabdoceras* Hau., *Cochloceras* Hau.

##### 2. Selles échancreées.

**Haloritidés.**

*Halorites* Mojs.

#### II. TRIAENIDIENS.

**Thalassocératidés.**

*Dimorphoceras* Hyatt, *Thalassoceras* Gemm., *Acrochordiceras* Hyatt.

#### Tropitidés.

*Jovites* Mojs., *Juvavites* Mojs.

*Barrandeites* Mojs., *Militites* Mojs.

*Tropites* Mojs., *Margarites* Mojs., *Sibyllites* Mojs.

*Distichites* Mojs. ? *Sagenites* Mojs. (? Dicranidien).

(?) *Didymites* Mojs.

#### III. PRIONIDIENS.

**Cératitidés.**

*Dinarites* Mojs., *Tirolites* Mojs. (?), *Nannites* Mojs.,

*Ceralites* Hau., *Helictites* Mojs., *Thisbites* Mojs.,

*Glyphidites* Mojs., *Japonites* Mojs., *Heraclytes* Mojs.,

*Arpadites* Mojs., (*Dittmarites* Mojs., *Münsterites* Mojs., *Steinmannites* Mojs., *Dionites* Mojs.), *Drepanites* Mojs., *Danubites* Mojs. (*Buchites* Mojs., *Cliognites* Mojs.), *Phormedites* Mojs. (*Parathisbites* Mojs., *Daphnites* Mojs.), *Metatirolites* Mojs., *Ectolites* Mojs.

*Dorycranites* Hyatt, *Arniotites* Hyatt.

#### Trachycératidés.

*Balatonites* Mojs., *Anolcites* Mojs., *Protrachyceras* Mojs., *Trachyceras* Laube, *Eremites* Mojs., *Sandlingites* Mojs., *Clydonites* Hau.

*Sirenites* Mojs. (*Cyrtopleurites* Mojs., *Hauerites* Mojs.), *Eutomoceras* Mojs.

Dans chacun de ces phylums les caractères tirés du plan général de la cloison permettent d'établir un groupement naturel des familles. Nous n'avons rencontré qu'un petit nombre de cas où ces caractères nous aient insuffisamment renseignés sur la position systématique d'un genre. C'est ainsi que les représentants du phylum des Prolécanitidés sont à peu près sans exception euryphylliens, tandis que ceux du phylum des Glyphiocératidés sont, d'une manière générale, sténophylliens. Le genre *Ptychites* est le seul que nous ayons eu de réelles difficultés à classer d'après la disposition fondamentale de ses lobes ; son évolution individuelle est encore inconnue, de sorte que nous ne savons pas s'il est triénien ou prionidien.

La classification des Ammonites permo-triasiques d'après les caractères généraux de la cloison m'ayant donné des résultats satisfaisants, j'ai cherché à l'appliquer aux Ammonites jurassiques. Il est facile de reconnaître que ces dernières sont en grand nombre euryphylliennes (ex. *Phylloceras*, *Lytoceras*, *Deroferas*, *Hammatoceras*, *Perisphinctes*, etc.), mais que le type nettement sténophyllien est également représenté (ex. *Oxynoticeras*, *Amaltheus*, *Grammoceras*, *Paroniceras*, etc.).

A première vue, il paraît donc très simple d'étendre aux Ammonites jurassiques la classification adoptée pour celles du Trias et de considérer les formes euryphylliennes comme des descendants du phylum des Prolécanitidés, les formes sténophylliennes, comme des descendants du phylum des Glyphiocératidés. Mais ici d'autres difficultés surgissent. On sait d'une manière certaine qu'il existe parmi les Ammonites jurassiques quelques genres comme *Psiloceras*, *Arietites*, *Dumortieria*, dont certaines espèces sont euryphylliennes (*Psiloceras calliphylum* Neum., *Arietites Deffneri* Fraas, *Dumortieria Levesquei* d'Orb.), tandis que d'autres sont sténophylliennes (*Psiloceras planorbis* Sow., *Arietites Bucklandi* Sow., *Dumortieria Munieri* Haug). Neumayr a même montré que les selles de *Psiloceras planorbis* étaient beaucoup plus larges sur le dernier tour que sur les tours précédents. Il y a donc, dans beaucoup de genres jurassiques, une tendance à l'élargissement des selles, tendance qui peut être envisagée comme une véritable dégénérescence. Bientôt ce nouveau caractère est fixé par l'hérédité et le genre devient sténophyllien, quoique appartenant à un rameau primitivement euryphylien.

Le plan général de la cloison cesse également de constituer un caractère de premier ordre.

Les représentants du genre *Lytoceras* sont triénidiens dans le

jeune âge et deviennent bientôt dicranidiens, ainsi qu'il résulte des observations de MM. Branco (1) et Canavari (2). Beaucoup de séries régressives ont des lobes dicranidiens (3) et ce caractère devient tout à fait constant chez beaucoup de formes déroulées, telles que *Hamites*, *Baculites*, que l'on a sans doute rangées à tort dans les Lytocératidés. Par dégénérescence les cloisons peuvent aussi devenir prionidiennes (ex. *Oxynoticeras*, *Pulchellia*, *Tissotia*, etc.).

On voit donc que les caractères tirés du plan général de la cloison, qui étaient si bien fixés dans les Ammonites permo-triasiques, cessent de l'être dans les Ammonites jurassiques. C'est d'ailleurs un fait reconnu que tel caractère qui a une importance fondamentale à un moment donné de l'évolution d'un groupe n'est plus que secondaire à un autre moment.

L'évolution individuelle des Ammonites jurassiques, si bien étudiée sur de nombreux exemples par M. Branco, est toujours caractérisée par un stade très constant où le premier lobe latéral est nettement trifide et où la selle externe est généralement trilobée. Cette uniformité dans les premiers stades de l'évolution indique déjà une origine commune.

D'autre part, depuis les travaux de Neumayr, on admet assez généralement que la presque totalité des Ammonites jurassiques, les Lytocératidés et les Phyllocératidés exceptés, appartiennent à un grand phylum homogène, celui des *Ægocératidés*. Neumayr et M. Hyatt ont indiqué le genre *Psiloceras* comme la souche probable de ce phylum, et les études de M. Wöhner (4) ont montré que ce genre se rattachait immédiatement à la famille des Phyllocératidés qui devrait donc être considéré comme la souche du phylum des *Ægocératidés*.

J'avoue que ces conclusions, qui ont été acceptées même par les auteurs de deux traités élémentaires de paléontologie, m'ont paru pendant quelque temps très aventureuses. Elles me semblaient devoir être renversées par la publication de la monographie des *Trachyostraca* des calcaires de Hallstadt, si impatiemment attendue par tous les spécialistes. D'après ce que M. von Mojsisovics avait annoncé précédemment, les genres *Psiloceras*, *Arni-*

(1) *Paläontogr.*, t. XXVI, pl. VIII, fig. 6.

(2) M. Canavari, Fauna del Lias inferiore della Spezia. *Mem. Com. geol. d'Italia*, vol. III, pl. III, fig. 1c, 3.

(3) V. Haug. *B. S. G. F.*, 3<sup>e</sup> Sér., t. XX, p. 320.

(4) Fr. Wöhner. Beiträge zur Kenntniss der tieferen Zonen des unteren Lias der nordöstlichen Alpen. *Beitr. z. Pal. Oesterr.-Ung.* Vol. II-VIII.

*ceras*, *Hildoceras*, etc., devaient être représentés dès l' « étage nôrien » dans la « province juvavique » et, dans ces conditions, il était difficile de considérer *Psiloceras planorbis* (Sow.) comme un « radical ».

Dans la faune de Hallstadt il se trouve en effet de nombreux genres identiques par la forme de leurs tours et par leur ornementation à des genres jurassiques : *Tropites* correspond à *Hammatoceras*, *Margarites* à *Amaltheus*, *Eutomoceras* à *Oxynoticeras*, *Sibirites* à *Caloceras*, *Arnioceltites* à *Arietites*, *Tropiceltites* à *Dumortieria*, etc.

Toutes ces analogies de forme sont dues, d'après M. von Mojsisovics — et je partage entièrement sa manière de voir — à des convergences hétérochrones. Tous les *Trachyostraca*, tout notre phylum des *Glyphiocératidés*, paraissent avoir disparu à la fin du Trias sans avoir laissé de descendants (1).

M. von Mojsisovics rattache également le genre *Psiloceras* aux *Phyllocératidés* et décrit même, sous le nom de *Monophyllites Clio*, une espèce qui, par ses cloisons, constitue une forme de passage entre le genre *Monophyllites* et *Psiloceras planorbis*.

D'autre part, des observations personnelles sur l'évolution des cloisons d'*Alsatites* (2) *liasicus* d'Orb., d'*Arietites spiratissimus* Qu., d'*Oxynoticeras oyynotum* Qu., d'*Amaltheus margaritatus* Montf. m'ont montré que ces espèces, soit par leurs selles primitivement mégaphylliennes, soit par la forme elliptique de leurs phyllites, se rapprochent des *Phyllocératidés*. Quant au genre *Lytoceras* Suess, qui apparaît brusquement et déjà nettement différencié dans l'*Infra-lias*, sa parenté avec *Phylloceras* est assez généralement admise. Tous ces faits me portent à croire que la presque totalité des Ammonites jurassiques, y compris la famille des *Amalhéidés*, doit être considérée comme appartenant à un grand phylum issu des *Phyllocératidés*. C'est cette famille, déjà si bien représentée dans le Permien, qui seule aurait possédé une vitalité suffisante pour survivre à la fin de l'époque triasique et pour donner naissance à des rameaux

(1) Il y aura peut-être lieu de faire une exception pour le genre *Celtites*, dont quelques représentants existeraient encore à l'époque du Lias. Il est possible également que quelques genres liasiques très particuliers, tels que *Arnioceras* Hyatt, *Paroniceras* Bonarelli (groupe de l'*Amm. sternalis*), etc., dérivent de genres de *Trachyostraca* triasiques. Je compte revenir sur cette question délicate dans un travail ultérieur.

(2) *ALSATITES* n. gen., type : *Amm. liasicus* d'Orb. Le genre *Caloceras* Hyatt (type *Amm. raricostatus* Ziet.) ne saurait englober tous les Ariétidés sans sillons externes.

nouveaux, qui prennent leur plein épanouissement dès le commencement de l'époque jurassique.

Notons en terminant que les Phyllocératidés sont angustisellés et qu'aucune des familles latisellées, malgré le remarquable développement que quelques-unes d'entre elles ont pris dans le Trias, n'a continué à évoluer au-delà de la fin de la période.

---