L'influence de la variabilité intraspécifique sur la taxinomie, la biostratigraphie et l'évolution des ammonites : une approche paléobiologique : exemples pris dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur

Didier Bert

▶ **To cite this version:**

Didier Bert. L'influence de la variabilité intraspécifique sur la taxinomie, la biostratigraphie et l'évolution des ammonites : une approche paléobiologique : exemples pris dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur. Sciences de la Terre. Universite Rennes 1, 2014. Français. NNT : . tel-01138094

HAL Id: tel-01138094

https://insu.hal.science/tel-01138094

Submitted on 1 Apr 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ANNÉE 2014

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie, spécialité Paléontologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Didier BERT

Préparée à l'unité de recherche U.M.R. C.N.R.S. 6118
Géosciences Rennes
Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

L'influence de la variabilité intraspécifique sur la taxinomie, la biostratigraphie et l'évolution des ammonites : une approche paléobiologique.

Exemples pris dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur.

Thèse soutenue à Rennes
le 25 Juin 2014
devant le jury composé de :

Stéphane REBOULET
Enseignant chercheur, Université de Lyon1 / *rapporteur*

Christian MEISTER
Chercheur Senior, Museum de Genève (Suisse) / *rapporteur*

Christian DELAMARCHE
Enseignant chercheur, Université Rennes 1 / *examinateur*

Michel BALLEVRE
Enseignant chercheur, Université Rennes 1 / *examinateur*

Ralf SHIEBEL
Enseignant chercheur, Université d'Angers / examinateur

Philippe COURVILLE
Enseignant chercheur, Université Rennes 1 / *co-directeur*

Didier NERAUDEAU
Enseignant chercheur, Université Rennes 1 / *directeur de travaux*

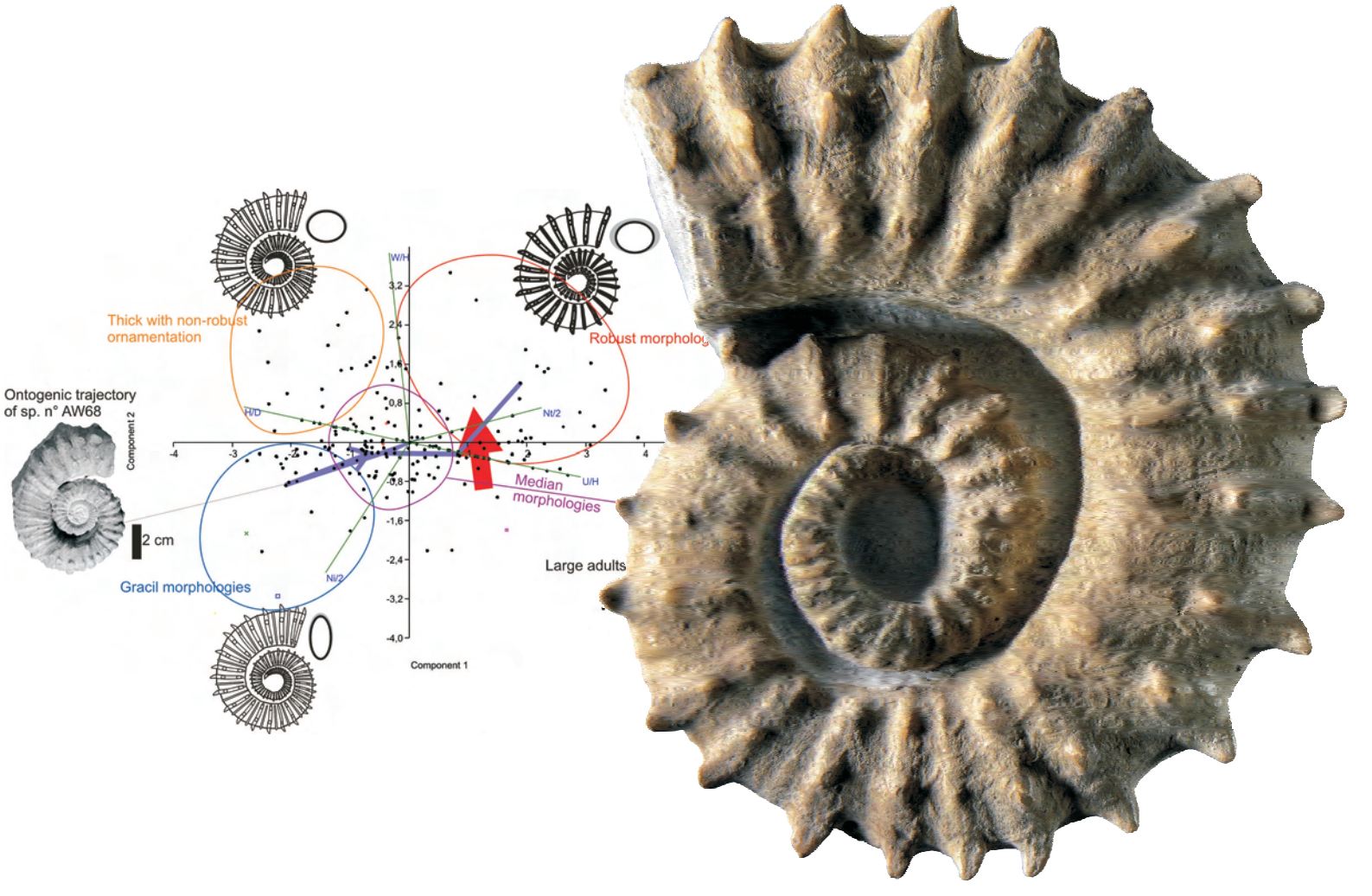
Isabelle ROUGET
Enseignant chercheur, UMPC – Paris 6 / *examinateur*

L'influence de la variabilité intraspécifique sur la taxinomie, la biostratigraphie et l'évolution des ammonites : une approche paléobiologique.

Exemples pris dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur.

par

Didier BERT



Remerciements

Cette thèse est le résultat de mes recherches de ces dix dernières années, initiées par un D.S.E.R soutenu à l'Université de Bourgogne (Dijon, France) sous la direction de Didier Marchand, et à la suite duquel j'ai été lancé directement sur la voie de la recherche qui s'est concrétisée par près de 50 contributions scientifiques. Ce n'est que très récemment, que j'ai appris par Philippe Courville que l'Université de Rennes 1 serait en capacité de me permettre de soutenir mon Doctorat sous sa direction. Il n'a pas ménagé sa peine pour que ce soit possible : je lui en suis très reconnaissant !

Il m'est aussi agréable de remercier toute l'équipe des chercheurs du laboratoire Géosciences Rennes 1, et tout particulièrement son directeur Michel Ballèvre, ainsi que Didier Neraudeau qui a accepté de co-encadrer cette Thèse.

Je suis très reconnaissant à Isabelle Rouget, Michel Ballèvre, Philippe Courville, Christian Delamarche, Christian Meister, Didier Néraudeau, et Stéphane Reboulet d'avoir accepté de juger ce travail.

Ma gratitude va également à mes collègues et proches collaborateurs. En particulier à mon ami Stéphane Bersac qui a pris, et depuis longtemps que nous nous connaissons, une part importante à ce travail. Qu'il soit assuré de mon indéfectible et sincère amitié. Léon Canut s'est montré un joyeux camarade de terrain dont j'ai toujours apprécié la collaboration ; il n'a jamais été avare de ses fossiles avec moi et m'a souvent confié son matériel, ce dont je le remercie. Il en va de même pour Roger Quelquejeu avec qui j'ai pris beaucoup de plaisir à faire du terrain.

J'ai toujours su apprécier à leur juste valeur mes contacts avec Raymond Enay qui m'a fait profiter de son expérience et de son matériel, et je le remercie ici très chaleureusement. Ma collaboration avec Gérard Delanoy est déjà ancienne et est concrétisée par plusieurs publications communes. L'aide d'Alain Bonnot a été précieuse pour l'étude des *Euaspidoceras*. Je tiens également à remercier Reinhart Gygi et Robert Busnardo, respectivement pour l'attention particulière qu'ils ont donnée à mes recherches sur les *Gregoryceras* et sur le Barrémien.

J'ai toujours reçu un excellent accueil de la part des responsables des collections, que ce soit dans les universités ou les musées. Je remercie donc Abel Prieur (Université de Lyon), Sylvain Charbonnier (M.N.H.N., Paris), Isabelle Rouget (U.M.P.C., Paris) et Joëlle Defaÿ (M.H.N., Nice). Mon travail de terrain doit beaucoup à l'autorisation de fouille délivrée par la Réserve Géologique de Haute Provence, et il m'est agréable par ces lignes d'en remercier toute l'équipe.

Je ne saurai oublier les nombreuses personnes qui ont contribué à ce travail, soit par leur aide sur le terrain, soit par les précieuses informations qu'elles m'ont fournies, ou par le prêt de certains spécimens, mais qui sont trop nombreuses pour pouvoir toutes les citer individuellement ici. Qu'elles soient assurées de mes sincères remerciements.

Je ne peux manquer de remercier Gwenaëlle Kervegant de l'Université de Rennes, ainsi que Jean-Pierre Lucchesi, qui par leur soutien constant pour monter les dossiers nécessaires, et pour leur aide à la recherche de financements ont rendu ma soutenance possible.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance envers les organismes qui ont contribué au financement de ce Doctorat : le Conseil Régional PACA, le Pôle Emploi de Digne, et le Lions Club de Manosque (en particulier Christophe Nyberg, Jean-Paul Déo et Jacques Thomas).

Enfin, j'exprime toute ma reconnaissance à ma mère pour son soutien constant et sans faille, et sans qui rien n'aurait été possible, ainsi qu'à ma compagne, Sandra, pour son soutien moral. A elles, ce mémoire est dédié.

Résumé

La problématique de ce travail concerne des cas concrets d'application de l'approche paléobiologique chez les ammonites. Une attention spéciale a été donnée à la variabilité intraspécifique et ses conséquences taxinomiques, ainsi qu'à l'étude des patterns et processus évolutifs des groupes étudiés, afin d'en tirer des généralités.

Les Gassendiceratinae (Hemihoplitidae) sont révisés dans le cadre d'une biozonation haute résolution du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. L'étude du genre *Gassendiceras* a mis en évidence certains caractères morphologiques symplesiomorphiques strictement liés à la variabilité intraspécifique autour de trois variants reliés par tous les intermédiaires, et qui implique aussi des mécanismes hétérochroniques. L'évolution anagénétique du genre correspond à l'expression une palingenèse qui conduit à des morphologies de plus en plus innovantes et originales, mais qui sont aussi de plus en plus graciles. Cette évolution peut être interprétée comme le résultat d'une sélection constante (adaptation aux changements environnementaux) au cours du temps des individus les plus péramorphiques (et donc les plus graciles), qui ont été favorisés au dépends des plus robustes. Le genre *Pseudoshasticrioceras* est issu des *Gassendiceras*, mais à l'opposé son évolution est caractérisée par un processus néoténique. L'apparition du stade turriculé chez *Imerites* est une innovation précoce dans l'évolution de la lignée *Pseudoshasticrioceras-Imerites*.

Plusieurs genres ont été étudiés pour l'Oxfordien : *Gregoryceras*, *Euaspidoceras*, *Paraspidoceras* (Aspidoceratidae), *Tornquistes*, *Protophites* (Pachyceratidae), et *Perisphinctes* (Perisphinctidae). Si l'on considère la tendance globale, l'évolution des *Gregoryceras* suit une péramorphocline dans le cadre d'une anagenèse. Toutefois, le pattern évolutif, plus complexe, est le résultat d'un équilibre entre pédomorphose et péramorphose, la péramorphose ayant le dessus le plus souvent. La variabilité intraspécifique de tous ces genres est soit de type dipolaire [*Euaspidoceras davouxi*, *Paraspiodoceras colloti*, *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*], soit tripolaire (*Tornquistes*). Des mécanisme hétérochronique y sont aussi associés (morphologique dépendante ou indépendantes). L'évolution des *Tornquistes* est marquée par la modification de seulement quelques caractères (e.g. hauteur de point de bifurcation des côtes) qui modulent une succession anagénétique de quatre, voire cinq, chronoespèces, tandis que chez *Protophites* elle concerne l'enroulement de la coquille et l'aspect du péristome.

Les études ontogéniques des genres *Taramelliceras* et *Streblites* (Kimméridgien) de la Montagne de Crussol (Sud-Est de la France) montrent un lien entre variabilité morphologique et hétérochronies. Chez *Taramelliceras compsum* les spécimens les plus graciles sont aussi les plus péramorphiques, mais le rapport est inverse chez *Streblites weinlandi*.

L'approche paléobiologique des Deshayesitidae du Lower Greensand (Aptien inférieur, Angleterre) permet : (1) de proposer un modèle cohérent pour expliquer leur très grande diversité morphologique, (2) de clarifier et de simplifier considérablement sa taxinomie et les critères d'identification des espèces, (3) de distinguer les caractères spécifiques évolutifs de ceux qui relèvent de la variabilité intraspécifique et du dimorphisme, et (4) de comprendre leur évolution au cours du temps.

Les études paléobiologiques sur des exemples très variés montrent que la variabilité et le degré de sa prise en compte par les auteurs a une influence particulière sur les conceptions taxinomiques, et par conséquent sur la biostratigraphie et sur la compréhension des mécanismes évolutifs. Les lois de Westermann semblent être prépondérantes pour expliquer la variabilité intraspécifique d'un grand nombre de groupes d'ammonites, mais elles ne sont pas la seule source de covariation et leur influence doit être relativisée face à d'autres facteurs habituellement peu pris en compte. Les facteurs de la variabilité intraspécifique reconnus concernent : (1) le dimorphisme, (2) une variabilité dipolaire dans l'application stricte de la première loi de Westermann, (3) des variation par rapport à l'énoncé général de cette loi, (4) une variabilité tripolaire, (5) des relations hétérochroniques morphologiques dépendantes ou indépendantes, (6) un facteur d'atténuation de l'ornementation, et (7) différents facteurs d'enroulement liés ou non à d'autres caractères morphologiques et ornementaux chez les ammonites hétéromorphes.

Sommaire

Chapitres *Pages*

Remerciements *5*
Résumé *7*
Sommaire *9*
Introduction *17*
A. BARREMIEN : Révision, variabilité, patterns et processus évolutifs des Gassendiceratinae (Hemihoplitidae, Barrémien supérieur) *27*
1. Cadre géologique du Bassin du Sud-Est de la France *29*
1.1. Structure du Bassin *29*
1.2. Lithostratigraphie *31*
1.3. Evolution du Bassin *32*
2. Cadre paléogéographique au Barrémien *33*
3. Matériel *36*
4. Biostratigraphie *36*
4.1. Généralités sur le Barrémien *36*
4.2. Limites du Barrémien *36*
4.3. La zonation du Barrémien *37*
4.4. Définitions *37*
4.5. Biochonostratigraphie du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France *39*
4.5.1. Zone à Vandenheckei *39*
4.5.1.1. Sous-zone à Vandenheckei *40*
4.5.1.2. Sous-zone à Alpinum *41*
4.5.1.2.1. Horizon à Alpinum *42*
4.5.1.2.2. Horizon à Breistrofferi *42*
4.5.1.2.3. Horizon à Marchandi *43*
4.5.2. Zone à Sartousiana *43*
4.5.2.1. Sous-Zone à Limentinus *43*
4.5.2.1.1. Horizon à Limentinus *44*
4.5.2.2. Sous-Zone à Provincialis *44*
4.5.2.1.1. Horizon à Provincialis *45*
4.5.2.1.2. Horizon épibolique à Provincialis *45*
4.5.2.1.3. Horizon à Casanovai *45*
4.5.2.3. Sous-Zone à Feraudianus *46*
4.5.2.3.1. Horizon à Feraudianus *47*
4.5.2.3.2. Horizon à Magnini *47*
4.5.2.3.3. Horizon à Bersaci *47*
4.5.2.3.4. Horizon à Autrani *48*
4.5.3. La limite entre les Zones à Sartousiana et à Giraudi dans le Sud-Est de la France *48*
4.5.4. Zone à Giraudi *49*
4.5.4.1. Sous-zone à Giraudi *50*
4.5.4.1.1. Horizon à Dichotomus *50*
4.5.4.1.2. Horizon à Giraudi *50*
4.5.4.1.3. Horizon à Emerici *50*
4.5.4.2. Sous-Zone à Sarasini *51*
4.5.4.2.1. Horizon à Puzosianum *51*
4.5.4.3. Sous-zone à *Pseudocrioceras waagenoides* *51*
4.6. Conclusions *52*
5. Les coupes étudiées *52*
5.1. Domaine pélagique *52*
5.1.1. Coupes A et A* *53*

5.1.2. Coupe A' *57*
5.1.3. Coupes LAC et GRY *57*
5.1.4. Coupes G12 et G15 *59*
5.1.5. Coupe VIG2 *60*
5.2. Domaine hémipélagique *62*
5.2.1. Coupe MJ1 *62*
5.3. Domaine néritique *64*
5.3.1. Coupe SO *64*
5.3.2. Coupe TAI *66*
5.3.3. Coupe CST *67*
5.3.4. Coupe VA *70*
5.3.5. Coupe SA *70*
5.3.6. Coupes RS et TF *72*
6. Paléontologie *73*
6.1. Introduction *73*
6.2. Statistiques *73*
6.2.1. Introduction *74*
6.2.2. Méthode *74*
6.2.2.1. Matériel *74*
6.2.2.2. Les variables testées *75*
6.2.3. Normalité *76*
6.2.4. Analyse univariée *77*
6.2.5. Analyse bivariée *77*
6.2.6. Analyse multivariée *78*
6.3. Définition des stages ornementaux récurrents *79*
6.4. Systématique *80*
7. Discussions taxinomiques *137*
7.1. Remarques sur le genre *Toxancyloceras* Delanoy, 2003 *137*
7.2. Problèmes sur l'identité de *« Crioceras » barremense* Kilian, 1895 (Ancyloceratida, Barrémien supérieur), et leur solution proposées *137*
7.2.1. Introduction et état du problème *138*
7.7.2. Le site de Nauvin *138*
7.2.3. Discussion paléontologique : *Crioceras* sp. ind. aff. *roemeri in* Uhlig, 1887 *versus « Crioceras » barremense* Kilian, 1895 *139*
7.2.4. L'interprétation de Simionescu *141*
7.2.5. Remarques sur le genre *Barrancyloceras* Vermeulen, 2000 *142*
7.2.6. En conclusion *142*
7.3. Espèces anciennement classées dans les Gassendiceratinae *143*
8. Patterns évolutifs – testés par la cladistique – et process en relation avec les paléoenvironnements, du genre Barrémien *Gassendiceras* (Ammonitina, Crétacé inférieur) *144*
8.1. Matériel et méthode *146*
8.1.1. Taxinomie et variabilité *146*
8.1.2. Ontogenèse et morphologie *146*
8.1.3. Caractères analysés *147*
8.1.4. Outgroup *148*
8.1.5. Méthode *149*
8.2. Résultats et discussion : reconstruction phylogénétique *150*
8.2.1. Cladogramme *150*
8.2.2. Du cladogramme à l'arbre phylogénique et à la classification *151*
8.2.3. Patterns et proccess évolutifs du genre *Gassendiceras* *153*
8.3. Confrontation avec les données paléoenvironementales *156*
9. Evolution des *Pseudoshasticrioceras* *157*
10. Origine et évolution des *Imerites* *158*
B. OXFORDIEN : Variabilité et évolution de quelques groupes remarquables de l'Oxfordien inférieur (pars) et moyen *161*

1. Cadre biostratigraphique *163*
2. Localités étudiées *163*
2.1. La Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, S-E de la France) *163*
2.1.1. Localisation géographique et contexte géologique *163*
2.1.2. Paléogéographie régionale *164*
2.1.3. Historique *165*
2.1.4. Lithologie *166*
2.1.5. Contenu faunique *166*
2.1.6. Biostratigraphie *168*
2.2. Les Clues de Chabrières (Alpes de Haute-Provence, S-E de la France) *169*
2.2.1. Conditions de gisement et âge du niveau 5 *169*
2.3. Les coupes d'Espagne, Algérie et Tunisie *171*
2.3.1 Biostratigraphie et datation des coupes *171*
2.3.2. Échelle biostratigraphique de référence et problème de datation des coupes *172*
2.3.3. Importance des *Gregoryceras* subméditerranéens *172*
2.3.4. Biostratigraphie des coupes étudiées en Espagne méridionale et en Afrique du Nord *174*
2.3.5. Espagne méridionale *174*
2.3.5.1. Oxfordien inférieur *175*
2.3.5.2. Oxfordien moyen *175*
2.3.5.3. Oxfordien supérieur (pars) *177*
2.3.6. Tunisie septentrionale *181*
2.3.6.1. Oxfordien inférieur *181*
2.3.6.2. Oxfordien moyen *181*
2.3.6.3. Oxfordien supérieur (pars) *186*
2.3.7. Algérie occidentale *187*
2.3.7.1. Oxfordien moyen *188*
2.3.7.2. Oxfordien supérieur (pars) *188*
3. Les *Gregoryceras* *188*
3.1. Historique *188*
3.1.1. Première phase : arbitrage entre *Ammonites transversarium* Quenstedt, 1847, et *Ammonites toucasianus* d'Orbigny, 1847 *188*
3.1.2. Seconde phase : mise en place de la conception actuelle du genre *Gregoryceras* Spath *190*
3.1.3. Conclusion *193*
3.1.4. Apport personnel *193*
3.2. Matériel et méthode *193*
3.3. Paramètres mesurés *194*
3.4. Paléontologie *195*
4. Le polymorphisme intraspécifique non sexuel chez les *Gregoryceras* *266*
4.1. L'expression du polymorphisme *266*
4.2. L'évolution du polymorphisme *267*
5. Le dimorphisme *267*
5.1. La maturité des spécimens *267*
5.2. L'aspect du péristome chez *Gregoryceras* *268*
5.3. Le dimorphisme *268*
5.3.1. Première hypothèse : un dimorphisme intraspécifique *269*
5.3.2. Seconde hypothèse : un dimorphisme interspécifique *269*
5.3.3. Troisième hypothèse : un dimorphisme intergénérique *270*
5.3.4. L'apport des *Gregoryceras* de l'Oxfordien supérieur *270*
6. Evolution des *Gregoryceras* *271*
6.1. Caractères évolutifs chez les *Gregoryceras* *271*
6.1.1. La taille *271*
6.1.2. L'ornementation *271*

6.2. Extension stratigraphique des espèces *271*
6.3. Définitions des hétérochronies reconnues *272*
6.4. Phylogenèse et évolution des *Gregoryceras* téthysiens en termes d'hétérochronies du développement *273*
6.4.1. De *Gregoryceras iteni* à *G. defayae* *273*
6.4.2. De *G. defayae* à *G. tenuisculptum* *273*
6.4.3. De *G. tenuisculptum* à *G. riazi* *273*
6.4.4. De *G. riazi* à *G. riaziformis* *273*
6.4.5. De *G. riaziformis* à *G. ferchaudi* *273*
6.4.6. De *G. ferchaudi* à *G. transversarium* *274*
6.4.7. De *G. transversarium* à *G. devauxi* *274*
6.4.8. De *G. devauxi* à *G. fouquei* *274*
6.4.9. De *G. fouquei* à *G. pervinquieri* *274*
6.4.10. De *G. pervinquieri* à *G. benosmanae* *275*
6.5. Apport de l'analyse en composantes principales à la problématique évolutive des *Gregoryceras* *275*
6.6. Discussion *278*
7. Le problème de l'origine du genre *Gregoryceras* *280*
7.1. Hypothèses *281*
7.2. Discussion *281*
8. Intérêt biochronologique des *Gregoryceras* *282*
8.1. Le problème de la zone à Transversarium *282*
8.2. Intérêt biochronologique des *Gregoryceras* *283*
8.3. Remarque sur la zonation Sicilienne *283*
9. Les *Euaspidoceras* *284*
9.1. Introduction *284*
9.2. Les *Euaspidoceras* de Bézaudun-les-Alpes *285*
9.2.1. Caractères dimensionnels de la coquille *285*
9.2.2. Caractères ornementaux *285*
9.2.3. Systématique *285*
9.3. Comparaison des *Euaspidoceras* de Bézaudun avec les Euaspidoceratinae de la Zone à Plicatilis et de la base de la Zone à Transversarium *295*
9.3.1. Comparaison avec les Euaspidoceratinae de la Zone à Plicatilis *pro parte* (Sous-zone à Vertebrale et base de la Sous-zone à Antecedens) *295*
9.3.2. Comparaison avec les Euaspidoceratinae du sommet de la zone à Plicatilis (sommet de la Sous-zone à Antecedens) et de la base de la Zone à Transversarium (Sous-zone à Parandieri) *296*
9.4. Les *Mirosphinctes* de Bézaudun-les-Alpes *297*
9.5. Dimorphisme *Mirosphinctes* / *Euaspidoceras* *297*
9.6. Position phylétique *298*
10. Les *Paraspidoceras* *298*
10.1. Introduction *298*
10.2. Les *Paraspidoceras* de la Montagne du Cheiron *298*
10.2.1. Caractères dimensionnels de la coquille *298*
10.2.2. Caractères ornementaux *299*
10.2.3. Systématique *299*
10.3. Le dimorphisme *311*
10.4. Position phylétique *312*
11. Les *Protophites* *312*
11.1. Méthode d'étude des *Protophites* *313*
11.2. Etude paléontologique *313*
11.3. Evolution du genre *Protophites* *316*
11.3.1. Conception des espèces *316*
11.3.2. Evolution *316*
11.4. Conclusions *317*

12. Les *Tornquistes* *318*
12.1. Introduction *318*
12.2. Les *Tornquistes* au sommet de la sous-zone à Vertebrale du Sud-Est de la France *318*
12.3. Discussion et nouvelle interprétation de la lignées *Tornquistes* *325*
12.3.1. Le problème de l'espèce et la variailité chez *Tornquistes* *325*
12.3.2. Discussion à propos des espèces de *Tornquistes* Lemoine, 1910 *327*
12.3.3. Origine et évolution de la lignée *Tornquistes* *330*
12.4. *Protophites* est-il un Pachyceratidae ? *331*
12.5. Conclusions *332*
13. Les *Perisphinctidae* *334*
13.1. Introduction *334*
13.2. Les *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* de la Montagne du Cheiron *334*
13.2.1. Caractères mesurés sur la coquille *334*
13.2.2. Systématique *335*
C. Kimméridgien : Les Oppeliidae de la zone à *Acanthicum* (Kimméridgien supérieur) de la montagne de Crussol (Ardèche, France) : ontogenèse, variabilité et dimorphisme des genres *Taramelliceras* et *Streblites* (Ammonoidea) *345*
1. Introduction *347*
2. Cadre géologique et biostratigraphique *347*
3. Mesures *351*
4. Les *Taramelliceras* *352*
4.1. Systématique et paléontologie *352*
4.2. Discussion *377*
5. Les *Streblites* *378*
5.1. Systématique et paléontologie *378*
5.2. Discussion *388*
6. Les *Ochetoceras* *390*
6.1. Systématique et paléontologie *390*
6.2. Remarque *392*
D. APTIEN : Ontogenèse, variabilité et évolution des Deshayesitidae du Lower Greensand (Ammonoidea, Crétacé inférieur, Sud de l'Angleterre) : réinterprétation des données de la littérature, implications taxinomiques et biostratigraphiques *393*
1. Introduction *395*
2. Buts et méthodes *397*
2.1. Exposé du problème : l'approche typologique des Deshayesitidae *397*
2.2. Secteur d'étude *398*
2.3. Echelle biostratigraphique *399*
3. Le Lower Greensand du Sud de l'Angleterre *399*
4. La monographie de Casey *400*
5. Les Deshayesitidae du Lower Greensand : synthèse et réinterprétation des données de la littérature *402*
5.1. Etude qualitative *402*
5.1.1. La zone à *Prodeshayesites fissicostatus* *402*
5.1.1.1. La sous-zone à *Prodeshayesites bodei* *402*
5.1.1.2. Synthèse pour la sous-zone à *Prodeshaysites bodei* *404*
5.1.1.3. La sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus* *405*
5.1.1.4. Synthèse pour la sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus* *406*
5.1.2. La zone à *Deshayesites forbesi* *406*
5.1.2.1. La sous-zone à *Deshayesites fittoni* *406*
5.1.2.2. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites fittoni* *407*
5.1.2.3. La sous-zone à *Deshayesites kiliani* *408*
5.1.2.4. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites kiliani* *410*

5.1.2.5. La sous-zone à *Deshayesites callidiscus* *411*
5.1.2.6. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites callidiscus* *412*
5.1.2.7. La sous-zone à *Deshayesites annelidus* *412*
5.1.2.8. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites annelidus* *413*
5.1.3. La zone à *Deshayesites deshayesi* *413*
5.1.3.1. La sous-zone à *Cheloniceras parinodum* *413*
5.1.3.2. Synthèse pour la sous-zone à *Cheloniceras parinodum* *414*
5.1.3.3. La sous-zone à *Deshayesites grandis* *414*
5.1.3.4. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites grandis* *415*
5.1.4. La zone à *Tropaeum bowerbanki* *415*
5.1.4.1. La sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* *416*
5.1.4.2. Synthèse pour la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* *417*
5.1.4.5. La sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* *418*
5.1.4.6. Synthèse pour la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* *418*
6. Etude quantitative *418*
6.1. Méthode *418*
6.2. Résultats *419*
6.2.1. Caractéristiques des données quantitatives *419*
6.2.2. Relations entre les paramètres morphologiques de la coquille *421*
6.2.3. Covariation des paramètres de la coquille *425*
6.2.4. Homogénéité des échantillons *426*
6.2.5. Absence de différence significative entre les échantillons pour les variables étudiées *427*
6.3. Conclusion à l'étude quantitative *430*
7. Ontogenèse, dimorphisme, variabilité et patterns évolutifs des Deshayesitidae du Lower Grennsand *430*
7.1. Ontogenèse *430*
7.1.1. Ontogenèse des tours post-embryonnaires et des flancs *430*
7.1.2. Ontogenèse de la zone ventrale *431*
7.2. Dimorphisme *431*
7.3. Variabilité des paramètres morphologiques *432*
7.3.1. Variabilité morphologique « de type 1 » *432*
7.3.2. Variabilité morphologique « de type 2 » *433*
7.3.3. Comparaison des variations de type 1 et de type 2 pour d'autres secteurs géographiques *434*
7.3.4. Interprétations *435*
7.4. Patterns et proccess évolutifs *435*
7.4.1. Patterns évolutifs des Deshayesitidae du Lower Greensand *435*
7.4.2. Process évolutifs des Deshayesitidae du Lower Greensand *437*
7.4.3. Comparaison avec les autres secteurs paléogéographiques et intérêt stratigraphique potentiel *438*
8. Conséquences taxinomiques *441*
9. Conséquences biostratigraphiques *456*
9.1. Révision du schéma zonal par ammonites pour l'Aptien inférieur du Lower Greensand *457*
9.1.1. Zone à Fissicostatus *457*
9.1.1.1. Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus *457*
9.1.1.2. Sous-zone à Fissicostatus Obsoletus *457*
9.1.2. Zone à Forbesi *457*
9.1.2.1. Sous-zone à Fittoni *458*
9.1.2.2. Sous-zone à Forbesi *458*
9.1.3. Zone à Deshayesites deshayesi *458*
9.1.3.1. Sous-zone à Deshayesites deshayesi *458*
9.1.3.2. Sous-zone à Multicostatus *459*

9.1.3.3. Sous-zone à Grandis *459*
9.1.4. Zone à Furcata *459*
9.1.4.1. Sous-zone à Furcata *460*
9.1.4.2. Sous-zone à Dufrenoyi *460*
9.2. Propositions pour la corrélation avec la zonation de référence *460*
9.2.1. Zone à Oglanlensis *460*
9.2.1.1. Sous-zone à Luppovi *461*
9.2.2. Zone à Forbesi *461*
9.2.2.1. Sous-zone à Hambrovi *462*
9.2.3. Zone à Deshayesi *462*
9.2.3.1. Sous-zone à Grandis *463*
9.2.4. Zone à Furcata *463*
Conclusions *465*
1. Barrémien *467*
2. Oxfordien *469*
3. Kimméridgien *472*
4. Aptien *473*
5. Facteurs de la variabilité intraspécifique *474*
5.1. Dimorphisme *474*
5.2. Covariation : la première loi de Westermann *479*
5.3. Autres facteurs de la covariation *483*
6. En conclusion *486*
Références *489*
Planches *525*

INTRODUCTION

Introduction

Les 19e et 20e siècles ont été prolifiques en travaux et monographies sur les ammonites, et ils représentent un très riche héritage pour notre discipline. C'est ainsi que les différents concepts de la taxinomie de ce groupe de céphalopodes éteints, leur biostratigraphie et leur évolution se sont construits petit à petit avec quelques tournants majeurs, comme par exemple la (re)découverte (et surtout l'acceptation) du dimorphisme au début des années 1960 (Makowski, 1962 ; Callomon, 1963 ; Tintant, 1963), et que des idées d'un concept de l'espèce de plus en plus proche des conceptions actuelles utilisées en biologie ont fait leur apparition. Pour un certain nombre d'auteurs cependant, les buts de la paléontologie de ce groupe d'invertébrés doivent se restreindre aux champs systématiques (taxinomie) et stratigraphiques – les ammonites restent parmi les meilleurs fossiles pour la réalisation d'échelles biostratigraphiques – (Clarkson, 2013). Ces champs de recherches sont bien entendu de la première importance, mais ils sont cependant remarquablement restrictifs au vu des progrès de cette science depuis la seconde moitié du 20e siècle. Or la paléobiologie, prise dans son sens large, est l'étude de la vie du passé, et elle embrasse ainsi des secteurs aussi vastes que l'évolution et ses mécanismes, l'étude des crises biologiques, les interactions entre systèmes vivants et milieu, l'écologie, la morphologie fonctionnelle, la biodiversité, les concepts spécifiques et la spéciation, la variabilité, etc.
Ce sujet n'est certes pas nouveau, mais tout comme Tintant en 1963 j'ai été personnellement très surpris de l'arbitraire des procédés typologiques de détermination encore bien trop souvent en usage aujourd'hui auprès des paléontologues – et en particulier pour le Crétacé inférieur –, et surtout par les divergences d'opinions concernant les unités taxinomiques au sein d'un groupe donné qui découlent de visions et de concepts sous-jacent souvent différents de l'espèce en paléontologie et de l'évolution.

Les données paléontologiques sont par nature incomplètes et donnent une vision souvent limitée de la vie passée dont doit se satisfaire le paléontologue. En particulier, à l'exception de quelques très rares cas, il est impossible d'avoir accès aux données génétiques en paléontologie, et bien souvent d'avoir même accès aux parties molles des organismes qui ne se fossilisent que dans des cas très exceptionnels. Et bien entendu le critère d'interfécondité ne peut pas être observé sur des fossiles, aussi l'utilisation dans un sens strict du concept biologique classique de l'espèce (Mayr, 1974) est théoriquement impossible.
En relation avec la nécessité de réaliser des reconstructions phylogéniques, le concept d'espèce en paléontologie a connu d'importants changements depuis la première partie du vingtième siècle où l'usage de « l'espèce typologique » dominait largement. Même si elle est encore largement utilisée de nos jours en ammonitologie par de nombreux auteurs, cette conception typologiste tend à être progressivement supplantée – au moins sur le plan conceptuel, sinon pratique – depuis les années 1950-1960 par d'autres approches qui intègrent des critères plus biologiques et évolutifs (e.g. Bersac & Bert, 2012 ; Bert, 2009b ; Bert & Bersac, 2013 ; Bert et al., 2013 ; Callomon, 1963 ; Chaline & Marchand, 2002 ; Chandler & Callomon, 2009 ; Courville, 2011 ; Courville & Crônier, 2003, 2005 ; Dagys et al., 1993 ; De Baets et al., 2013 ; Dzik, 1985 ; Kennedy & Cobban, 1976 ; Mahé & Devillers, 1983 ; Marchand & Dommergues, 2008 ; Mayr, 1974, 1982 ; Tintant, 1952, 1963, 1965, 1966, 1969, 1976, 1980 ; Westermann, 1966). Le chercheur qui souhaite étudier un échantillon fossile de manière « aussi biologique que possible » (ici paléobiologique) doit prendre en compte les quelques caractères encore accessibles après le processus de fossilisation, et les interpréter en accord avec la variabilité morphologique observée en néontologie lorsque le groupe étudié existe toujours (principe d'actualisme, e.g. Tintant, 1980). Dans le cas des ammonites qui sont

éteintes définitivement depuis la fin du Crétacé il y a 65 millions d'années, seul l'aspect de la coquille (formée sur le mode accrétionnaire) ou de son moule interne ou externe, qui présente de nombreuses structures ou formes possibles, permet de définir leur taxinomie, de cerner leur paléoécologie, de déterminer leur phylogénie, de comprendre leur évolution, etc. Toutefois les possibilités morphologiques de la coquille des ammonites ne sont pas infinies et bon nombre de ces structures sont interdépendantes suivant certaines « lois » qui sont considérées comme l'une des composantes majeures des patterns de la variabilité intraspécifique de ce groupe de céphalopodes disparu. Les lois les plus souvent invoquées sont les lois de covariation théorisées par Westermann (1966) à partir des travaux de Buckman sur les Sonninnidae du Bajocien inférieur (1892), et reformulées récemment par Hammer & Bucher (2005, p. 67) : *« size of lateral and ventral ornamentation correlates with size of the aperture (in width and height respectively) »*. Cette corrélation entre force de l'ornementation et aspect de la section des tours induit des contraintes mécaniques si fortes (et une place si importante dans le traitement de la variabilité par les auteurs modernes) que certaines morphologies qui ne pourraient pas être expliquées par ces lois sont considérées comme « improbables » pour des raisons épigénétiques (e.g. Courville & Crônier, 2005, p. 947). La seconde loi de Westermann, qui concerne la relation entre le découpage sutural et l'aspect de la coquille, a été exclue du présent travail en raison de la conservation trop souvent mauvaise des cloisons dans le matériel étudié.

L'étude d'un groupe éteint, tel que les ammonites, selon une approche paléobiologique implique de considérer que la variabilité morphologique d'une population interféconde suit une distribution particulière. Cette distribution est généralement de type gaussienne (cf. Chapitre A.6.2.3). En d'autres termes, lorsqu'une telle distribution des caractères est répandue dans un échantillon particulier, il est raisonnable (hypothèse la plus parcimonieuse) de le considérer comme une partie représentative d'une population monospécifique (et donc comme un seul taxon), plutôt que comme une multitude de taxons.

Lorsque l'aspect relatif à la variabilité n'est pas (ou trop peu) pris en compte, le nombre de coupures taxinomiques dans un groupe donné peut s'accroître artificiellement et ne plus refléter la biodiversité qu'elles sont censées matérialiser, sous le mauvais prétexte de vouloir saisir un maximum d'informations morphologiques. Or de telles coupures taxinomiques sont arbitraires et n'ont aucun sens. Contrairement à ce qu'on pourrait penser, ne pas faire apparaître ces informations hautement variables par une pulvérisation taxinomique ne représente qu'une perte apparente du signal morphologique. Quelques études récentes ont bien montré les effets néfastes de cette approche typologiste (e.g. Aguirre-Urreta, 1998 pour les *Karakashiceras* du Valanginien ; Bersac & Bert, 2012 pour les Deshayesitidae de l'Aptien inférieur ; Bert, 2004 pour les *Gregoryceras* de l'Oxfordien ; Bert, 2009 pour les *Tornquistes* de l'Oxfordien moyen ; Bert, 2012 pour les Leymeriellidae de l'Albien basal ; Dagys et al., 1993 pour les *Czekanowskites* du Trias ; De Baets et al., 2013 pour les *Anetoceras*/*Erbenoceras* du Dévonien inférieur ; Korn & Klug, 2007 pour les *Manticoceras* du Dévonien supérieur ; Reeside & Cobban, 1960 pour les *Neogastroplites* de l'Albien supérieur ; Wilmsen & Mosavinia, 2010 pour les *Schloenbachia* du Cénomanien inférieur ; etc. Voir aussi les exemples cités par Kennedy & Cobban dès 1976, p. 38-39). L'oversplitting produit par l'approche typologiste tend à noyer le signal évolutif et le rendre indétectable ou ininterprétable, et ainsi à rendre fastidieuse toute tentative d'utilisation biostratigraphique. Il contribue aussi à surestimer artificiellement la biodiversité, à surévaluer les effets des crises biologiques, à perturber nos connaissances sur la biogéographie, à produire des lignées phylétiques parallèles fictives très difficiles à interpréter sur un plan évolutif ou paléobiologique, etc. Ce biais typologiste, où un nom de taxon différent (espèce, voire même, genre) est attribué de manière rigide à tout individu présentant une particularité morphologique jugée un peu originale, à pourtant été décrié depuis longtemps (e.g. Marchand,

1986 ; Marchand & Dommergues, 2008). D'autant plus que lors de l'introduction de tels taxons, les comparaisons avec les formes réellement voisines ou proches sont bien souvent biaisées par leurs auteurs : les exemples sont trop nombreux (même dans la littérature récente) où le choix est fait de ne faire des comparaisons qu'avec des taxons très caractéristiques, et d'ignorer les formes trop proches sur le plan morphologique. Car sinon comment justifier, sans paraître fantaisiste, des distinctions marginales voire anecdotiques qui pourraient s'avérer gênantes ? Ainsi, comme le constataient De Baets et al. (2013), la variabilité morphologique intraspécifique est d'un intérêt primordial pour lutter contre ce biais dans l'étude des ammonites, et une extrême prudence taxinomique est requise lors de l'étude de groupes où elle est mal connue. Associée avec une vision évolutive, la prise en compte de la variabilité tend à occuper une place de plus en plus importante dans l'étude des ammonites : c'est le but de l'approche paléobiologique. Dans ce contexte, l'analyse statistique des données biométriques peut être un outil performant pour aider à suppléer la nature incomplète des données paléontologiques : ainsi, la paléontologie est aussi une science quantitative (Hammer & Harper, 2006). Dans ce cadre, et afin de réduire l'erreur type, l'échantillon étudié doit être le plus grand possible. Sa variabilité intraspécifique ne doit pas être confondue avec des caractères évolutifs, aussi l'échantillon doit aussi être le plus isochrone possible et de préférence géographiquement restreint (Callomon, 1963 ; Tintant, 1965). Malgré tout, cette approche paléobiologique de l'espèce ne certifie pas la réalité biologique d'une population donnée. Cette dernière reste subjective par la synchronicité incertaine de tous les individus de l'échantillon étudié – sauf dans des cas exceptionnels – (Tintant, 1965), par la présence potentielle d'espèces jumelles, par l'existence de différentes espèces biologiques dont les restes fossiles sont indiscernables (Dommergues et al., 2006), ou par le choix en parti subjectif des caratères morphologiques étudiés et leur interprétation. Mais l'approche paléobiologique possède de nombreux avantages par rapport à l'approche strictement typologiste : elle permet d'apporter une explication cohérente à la forte variabilité observable au sein de certains échantillons fossiles (disparité), en particulier chez les ammonites (e.g. Bert, 2004, 2009b ; Chandler & Callomon, 2009 ; Courville & Crônier, 2003 ; Kennedy & Cobban, 1976 ; Morard & Guex, 2003 ; Tintant, 1976), de fournir des modèles crédibles qui permettent d'expliquer leurs patterns évolutifs (e.g. Bersac & Bert, 2012 ; Bert & Bersac, 2013 ; Chaline & Marchand, 2002; Dommergues et al., 1986; Marchand & Dommergues, 2008; Westermann, 1966), ou encore d'identifier des caractères morphologiques pouvant servir d'outils biostratigraphiques reproductibles (e.g. Bert, 2004 ; Bert & Delanoy, 2009 ; Bert et al., 2009 ; Bonnot, 1995 ; Marchand, 1986) et qui peuvent autrement passer totalement inaperçus (Bersac & Bert, 2012). Bien entendu en paléontologie l'espèce acquière une dimension temporelle : à la suite de Simpson (1961) chaque espèce « instantanée » est nommée paléoespèce, et une succession anagénétique de paléoespèces est nommée chronoespèce (cf. Mahé & Devillers, 1983; Tintant, 1983).

La problématique de ce travail concerne des cas concrets d'approche paléobiologique chez les ammonites, avec une attention spéciale sur la variabilité intraspécifique et ses conséquences taxinomiques, ainsi que l'étude des patterns et processus évolutifs de ces groupes, afin d'en tirer des généralités. Les différentes méthodes utilisées (biostratigraphie, analyse en composantes principales, cladistique, etc.) sont détaillées dans les chapitres qui suivent.
J'ai essayé de réunir des échantillons isochrones les plus grands possibles, et géographiquement localisés. La présence de nombreux spécimens pour un échantillon donné accroît sa représentativité et permet une meilleure compréhension de sa variabilité. Mais la faible représentation quantitative en individus de certaines espèces dans les dépôts peut poser certains problèmes. Ce problème a été contourné si un échantillon est considéré comme représentatif de la population dont il tient son origine [e.g. *G. alpinum* (d'Orbigny, 1850) avec

un effectif de *N*=77 individus], il peut servir de base de comparaisons pour les autres échantillons du même groupe qui seraient moins bien représentés. Les études sur les ammonites (Tintant, 1963 ; Marchand, 1986) ont montré que la taille critique pour qu'un échantillon puisse être considéré comme statistiquement représentatif est d'au moins 32 individus. Le critère de l'isochronisme permet d'éviter de polluer le signal morphologique des échantillons avec de possibles variations dues à de faibles écarts temporels. Cela dépend bien sur de l'enregistrement sédimentaire local, mais les coupes échantillonnées (détaillées dans les chapitres suivants) permettent en général une précision satisfaisante. Le critère de restriction géographique permet d'éviter des problèmes potentiels de corrélations stratigraphiques entre différents bassins éloignés. Il permet aussi d'éviter d'éventuelles différences paléobiogéographiques au sein d'une même espèce (variants géographiques). La seule exception est celle des *Gregoryceras* de l'Oxfordien (Chapitre B3), mais les corrélations ont été effectuées à partir d'une série étalon.
Pour la problématique de ce travail, il était intéressant de comparer des groupes aussi différents que possibles et nécessairement sans lien phylétique direct entre eux, et donc étalés sur un temps relativement long. C'est pourquoi les exemples choisis se répartissent sur le Jurassique et le Crétacé, et concernent en particulier l'Oxfordien, le Kimméridgien, le Barrémien et l'Aptien.

Pour le Barrémien la famille étudiée appartient aux Hemihoplitidae, qui n'avait encore jamais été révisée et restait jusqu'à très récemment très mal connue. Pour expliquer ce fait il est possible d'invoquer en particulier (1) la rareté relative de certains de ses représentants, hormis dans quelques niveaux repères bien précis et très fossilifères où les Hemihoplitidae représentent une part importante de la faune (Horizon à Feraudianus par exemple), (2) la rareté générale des faunes dans l'intervalle de leur présence, ce qui n'a semble t'il pas motivé les chercheurs à l'étude de ces niveaux, (3) le fait que la plupart des « gisements à Hemihoplitidae » soient situés en domaine de plate-forme condensée/concentrée (Delanoy, 1990, 1992), ce qui ne facilite pas leur étude, et (4) quelquefois la difficulté d'accès à certains bancs non condensés en domaine de bassin (région stratotypique du Barrémien). L'étude systématique de nombreuses coupes du Barrémien supérieur dans le Sud-Est de la France, et en particulier des zones à Vandenheckei et à Sartousiana, a permis la récolte de nombreuses ammonites dont un certain nombre de représentants de la sous-famille des Gassendiceratinae (Hemihoplitidae) qui sont révisés. Les travaux publiés sur lesquels se base cette partie sont :

- Bert D. & Delanoy G. (2000) Considérations nouvelles sur quelques représentants barrémiens de Pulchelliidae Douville, 1890 et des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 15 : 63-89.
- Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2006) Descriptions de représentants nouveaux ou peu connus de la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Barrémien supérieur, Sud-Est de la France) : conséquences taxinomiques et phylétiques. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 21 : 179-253.
- Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2008) New biohorizons and proposal for a revision of the ammonite biozonation of the Upper Barremian of southeastern France. *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest, Article 2008/03 (CG2008_A03).
- Bert D., Delanoy G. & Canut L. (2009) L'origine des *Imerites* Rouchadze, 1933 : résultat d'une innovation chez les Gassendiceratinae Bert, Delanoy et Bersac, 2006 (Ammonoidea, Ancyloceratina). *Annales de Paléontologie*, 95 : 21-35.
- Bert D. & Delanoy G. (2009) *Pseudoshasticrioceras bersaci* nov. sp. (Ammonoidea, Gassendiceratinae), and new ammonite biohorizon for the Upper Barremian of southeastern France. *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest, Article 2009/02 (CG2009_A02).

- Bert D. (2009) Description de *Artareites landii* nov. (Ammonoidea) du Barrémien supérieur de Majastre (Sud-Est de la France) et discussion sur les Helicancylidae Hyatt, 1894. *Annales de Paléontologie*, 95(3) : 139-163.

- Bert D., Busnardo R., Delanoy G. & Bersac S. (2010) Problems in the identity of *"Crioceras" barremense* Kilian, 1895, (Ancyloceratida, Upper Barremian), and their proposed resolution. *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest, Article 2010/01 (CG2010_A01).

- Bersac S., Bert D. & Delanoy G. (2010) Description, biostratigraphie et interprétation des séries condensées du Crétacé inférieur de la Montagne de Ruth, à l'extrémité sud orientale de l'Arc de Castellane (Alpes-Maritimes, S-E. de la France). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 25 : 1-17.

- Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2011) The Dichotomus Horizon: a new biochronologic unit of the Giraudi Zone of the Upper Barremian of southeastern France, and considerations regarding the genus *Imerites* Rouchadze (Ammonoidea, Gassendiceratinae). *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest, Article 2011/01 (CG2011_A01).

- Reboulet S., Rawson P. F., Moreno-Bedmar J. A., Aguirre-Urreta M. B., Barragan R., Bogomolov Y., Company M., Gonzalez-Arreola C., Stoyanova V. I., Lukeneder A., Matrion B., Mitta V., Randrianaly H., Vasicek Z., Baraboshkin E. J., Bert D., Bersac S., Bogdanova T. N., Bulot L. G., Latil J.-L., Mikhailova I. A., Ropolo P., Szives O. (2011) Report on the 4th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the "Kilian Group" (Dijon, France, 30th August 2010). *Cretaceous Research*, 32 : 786-793.

- Bert D. (2012) The Upper Barremian pro parte of the Angles stratotype (SE France). In Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82 : 3-6.

- Bert D. (2012) Phylogenetic relationships among the Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea, Upper Barremian). In Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82 : 17-18.

- Bert D. & Bersac S. (2013) Evolutionary patterns – tested with cladistics – and processes in relation to palaeoenvironments of the Upper Barremian genus *Gassendiceras* (Ammonitina, Lower Cretaceous). *Palaeontology*, 56(3) : 631-646.

- Bert D., Bersac S., Delanoy G. & Canut L. (2013) Paleontology, taxonomic revision and variability of some species of the genus *Gassendiceras* Bert et al., 2006 (Ammonitina, Upper Barremian) from southeastern France. *Acta Geologica Polonica*, 63(3) : 355-397.

Pour la partie sur l'Oxfordien, plusieurs genres ont été étudiés (*Euaspidoceras*, *Paraspidoceras*, *Tornquistes*, *Protophites*, *Perisphinctes*), mais la contribution la plus importante concerne les *Gregoryceras* qui présentent un intérêt biostratigraphique particulier et sont un bon modèle évolutif (Bert, 2004). Le genre *Gregoryceras*, exclusivement Oxfordien, est connu dès la Zone à Cordatum (Oxfordien inférieur), jusqu'à la Zone à Bifurcatus (Oxfordien supérieur). Bien que numériquement peu important, sa répartition géographique est relativement large et s'étend sur le pourtour de la Méditerranée, Madagascar, l'Iran, l'Inde et même jusqu'au Chili. En plus de mes propres récoltes, j'ai pu bénéficier de celles réunies depuis plusieurs décennies par les chercheurs de l'U.F.R. des Sciences de la Terre de l'Université Cl. Bernard-Lyon 1. Celles-ci, en provenance du Bassin Méditerranéen (Espagne méridionale, Algérie, Tunisie), s'étalent sur la totalité de l'Oxfordien moyen, ainsi que sur la base de l'Oxfordien supérieur (Zone à Bifurcatus). Les travaux publiés sur lesquels se base cette partie sont :

- Bert D., Marchand D., Gygi R. A. & Delanoy G. (2003) *Gregoryceras defayi* sp. nov. et *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi 1977 : deux espèces successives de la sous-famille

des Peltoceratinae Spath, 1924 (Ammonitinae, Aspidoceratidae Zittel, 1895) de l'Oxfordien moyen. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 96 : 475-493.

- Bert D. (2003) Étude de *Protophites vannii* sp. nov. (Ammonoidea), sous-zone à Cardioceras vertebrale, Oxfordien moyen et évolution du genre *Protophites* Ebray, 1860. *Riviera Scientifique*, 87 : 69-84.

- Bert D. & Enay R. (2004) Les *Gregoryceras* (Ammonitina, Oxfordien moyen) de la Cluse de Chabrières (sud-est de la France) : étude paléobiologique et nouvelles interprétations. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(2) : 441-461.

- Bert D. & Bonnot A. (2004) Etude paléobiologique d'une population d'*Euaspidoceras davouxi* sp. nov. (Apidoceratidae Zittel, 1895, Ammonitina) du sommet de la sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) dans le sud-est de la France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(1) : 81-98.

- Bert D. (2004) Révision, étude systématique et évolution du genre *Gregoryceras* Spath, 1924 (Ammonoidea, Oxfordien). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 19 : 1-183.

- Bert D. (2008) Etude de *Paraspidoceras colloti* Zeiss, 1962 (Aspidoceratidae Zittel, 1895, Ammonitina) au sommet de la sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) du Sud-Est de la France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 27(2) : 335-356.

- Bert D., Enay R. & Atrops F. (2009) Les *Gregoryceras* (Ammonitina) de l'Oxfordien moyen terminal et supérieur téthysien : révision systématique, biostratigraphie et évolution.- *Géobios*, 42 : 451-493.

- Bert D. (2009) Discussion, evolution and new interpretation of the *Tornquistes* Lemoine, 1910 (Pachyceratidae, Ammonitina) with the example of the Vertebrale Subzone sample (Middle Oxfordian) of southeastern France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 28(2) : 47.

Pour le Kimméridgien, le travail s'est concentré sur les faunes d'Oppelliidae, et en particulier les genres *Taramelliceras* et *Streblites* de la Montagne de Crussol (Sud-Est de la France) dont un important échantillon a été récolté récemment par Cyril Baudouin et Patrick Boselli.

- Baudouin C., Boselli P. & Bert D. (2011) The Oppeliidae of the Acanthicus Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France): ontogeny, variability and dimorphisme of the genera *Taramelliceras* and *Streblites* (Ammonoidea). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 30(2) : 619-684.

- Baudouin C., Bert D. & Boselli P. (2012) Preview on the ontogeny, variability and dimorphism of the genera *Tarameliceras* and *Streblites* (Ammonoidea) of the Acanthicum Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France). In Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82 : 19-21.

Enfin, pour l'Aptien, un seul groupe a été étudié en collaboration avec Stéphane Bersac (qui en est l'instigateur principal) à partir des données de la littérature : la famille des Deshayesitidae. Cette famille est d'une très grande importance pour la biostratigraphie de l'Aptien inférieur, et représente un cas « d'école » pour l'application de l'approche paléobiologique chez les ammonites, tant elle a été excessivement pulvérisée et artificiellement complexifiée par les auteurs, dont certains en sont finalement venus à renoncer à son utilisation en biostratigraphie en raison de sa faible fiabilité (Pictet, 2012).

- Bersac S. & Bert D. (2012) Variability and evolution of the Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Aptian, Lower Cretaceous) from Southern England. In Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82 : 7-10.

- Bersac S., Bert D. & Matrion B. (2012) Revision of *Deshayesites deshayesi*: taxonomic and biostratigraphic consequences. In Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82 : 11-12.

- Bersac S. & Bert D. (2012) Ontogenesis, variability and evolution of the Lower Greensand Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Cretaceous, Southern England): reinterpretation of literature data; taxonomic and biostratigraphic implications. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 27 : 197-270.

A. BARREMIEN

Révision, variabilité, patterns et processus évolutifs des Gassendiceratinae (Hemihoplitidae, Barrémien supérieur)

A. BARREMIEN
Révision, variabilité, patterns et processus évolutifs des Gassendiceratinae (Hemihoplitidae, Barrémien supérieur)

1. Cadre géologique du Bassin du Sud-Est de la France

1.1. Structure du Bassin

Le Bassin du Sud-Est de la France (Fig. 1) est une vaste unité sédimentaire subsidente intracratonique qui représente l'un des grands bassins de la France. Comme son nom l'indique, il est situé géographiquement dans le quart Sud-Est du pays, entre le Massif Central qui le borde à l'Ouest, les Alpes qui le limitent à l'Est, le Jura au Nord, et la Mer Méditerranée au Sud. Bien que lié d'une certaine manière au domaine Alpin, le Bassin du Sud-Est reste indépendant sur le plan sédimentaire. Sa phase de sédimentation mésozoïque se situe entre le Trias (fin de l'orogenèse hercynienne) et le Crétacé supérieur (début de l'orogenèse alpine), les mouvements pyrénéo-provençaux de la fin du Crétacé marquant sa disparition en tant qu'unité. Pendant cette période de sédimentation, le bassin est individualisé à l'intérieur de faisceaux d'accidents mis en place au Tardi-Hercynien qui correspondent aux directions d'ouverture des fossés Stéphano-Permien, et ayant fonctionné en flexuration (déformations en plis inclinés par effet de charge des sédiments). Il s'agit (Fig. 2) des grands accidents Nord-Est/Sud-Ouest de la bordure cévenole et ardéchoise à l'Ouest et au Nord-Ouest, de la bordure durancienne plus à l'Est, et du prolongement de la zone axiale pyrénéenne au Sud. Ce sont ces accidents majeurs qui ont contrôlé et assuré la subsidence principale du bassin. D'autres failles parallèles de même orientation (failles de Corconne et de Nîmes, failles subdauphinoises) ont souvent limité le domaine marin profond en jouant le rôle de pentes actives. Les failles Est-Ouest (e.g. failles Ventoux-Lure et Nord-provençale) assurent le compartimentage géographique et tectonique du bassin en différentes zones : les zones bas-alpines et dauphinoises, la zone provençale et le rebord oriental du Massif Central (de l'Ardèche au Nord, jusqu'au Bas Languedoc au Sud-Ouest). Le jeu de ces failles a été épisodiquement important, comme celui de la faille Ventoux-Lure qui a limité le Bassin Vocontien pendant tout le Crétacé.
La série stratigraphique du Bassin du Sud-Est est pratiquement continue du Trias à la fin du Crétacé, soit sur un intervalle de temps de près de 160 millions d'années. Le jeu des accidents tectoniques a influencé et contrôlé la répartition des épaisseurs et des différents types de faciès, avec l'opposition classique entre les dépôts épais des parties centrales, et ceux plus minces, des bordures. La puissance des dépôts du bassin profond peut dépasser les 10.000 mètres d'épaisseur dans les zones les plus subsidentes, et se réduit à 2.500-3.000 mètres sur les bordures dont les faciès littoraux soulignent les limites originelles du bassin. Ce schéma sédimentaire est demeuré stable du Trias au Jurassique supérieur. Il s'est trouvé perturbé à partir de la fin du Crétacé inférieur par les mouvements qui ont conduit à l'émersion d'une zone centrale haute (« Isthme Durancien » - Fig. 2), et il a été définitivement oblitéré vers la fin du Crétacé supérieur qui marque le début des phases majeures des tectogenèses pyrénéenne puis alpine. Les seuls épisodes à dépôts continentaux/lagunaires de types évaporitiques généralisés à tout le bassin, ou à faciès clastiques grossiers, sont cantonnés au Trias et à la fin du Crétacé, et correspondent aux phases d'installation et de retrait de la sédimentation. Entre ces deux phases, la sédimentation dans le centre du bassin s'est effectuée en continu en milieu marin du Lias au Crétacé supérieur, soit pendant près de 120 millions d'années. Les dépôts sont généralement fins de type argilo-carbonaté et sont associés à des

faunes à caractère souvent pélagique (ammonites). Sur les bordures les faciès sont plus diversifiés et à caractère franchement littoral, ou plus ouvert, avec des faunes benthiques.

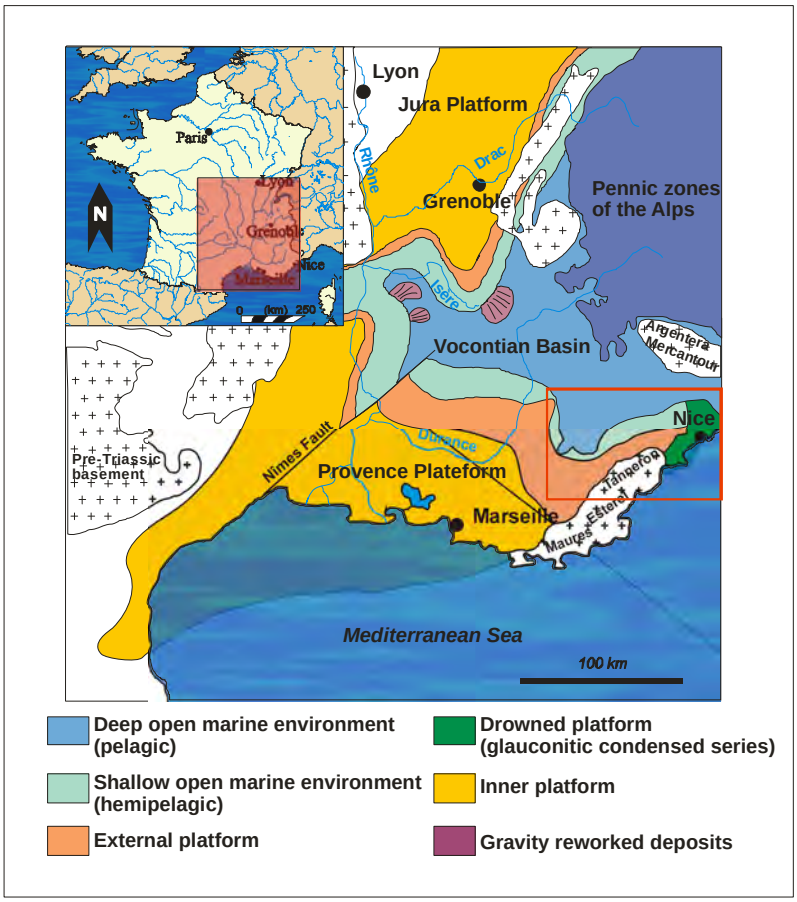


Figure 1. Carte paléogéographique du Sud-Est de la France (d'après Bert et al., 2013, modifié d'après Arnaud, 2005). En rouge, la zone d'étude.

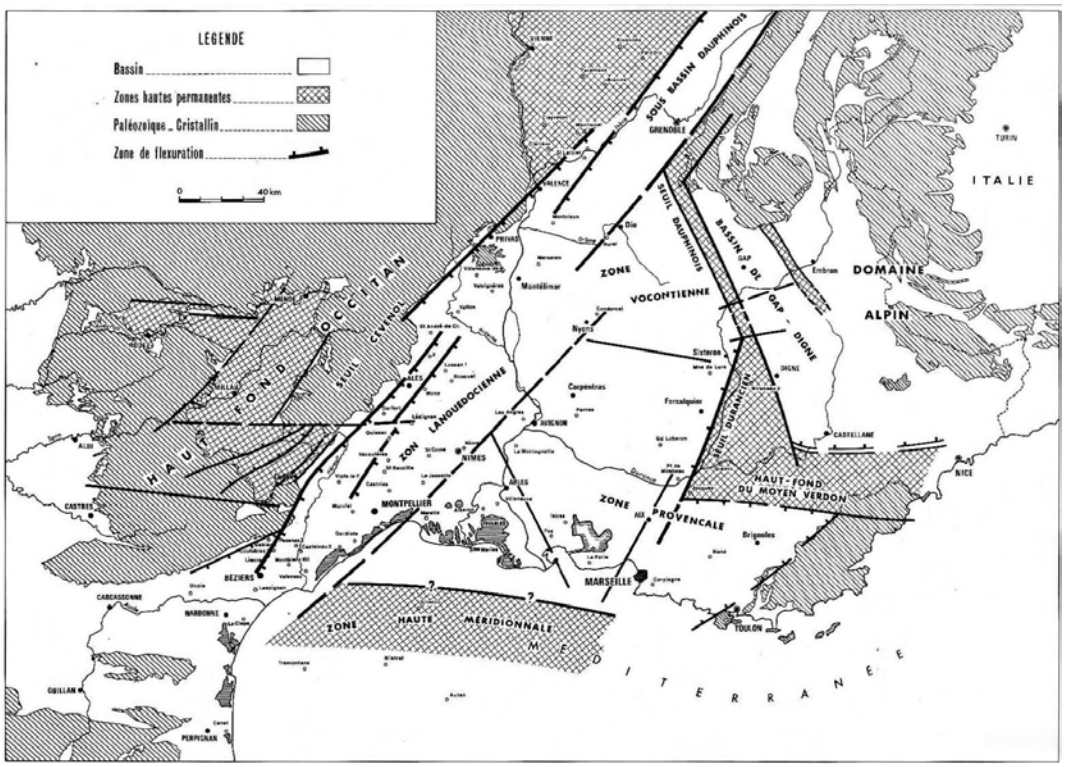


Figure 2. Carte structurale du Bassin du Sud-Est, d'après Baudrimont & Dubois, 1977.

1.2. Lithostratigraphie

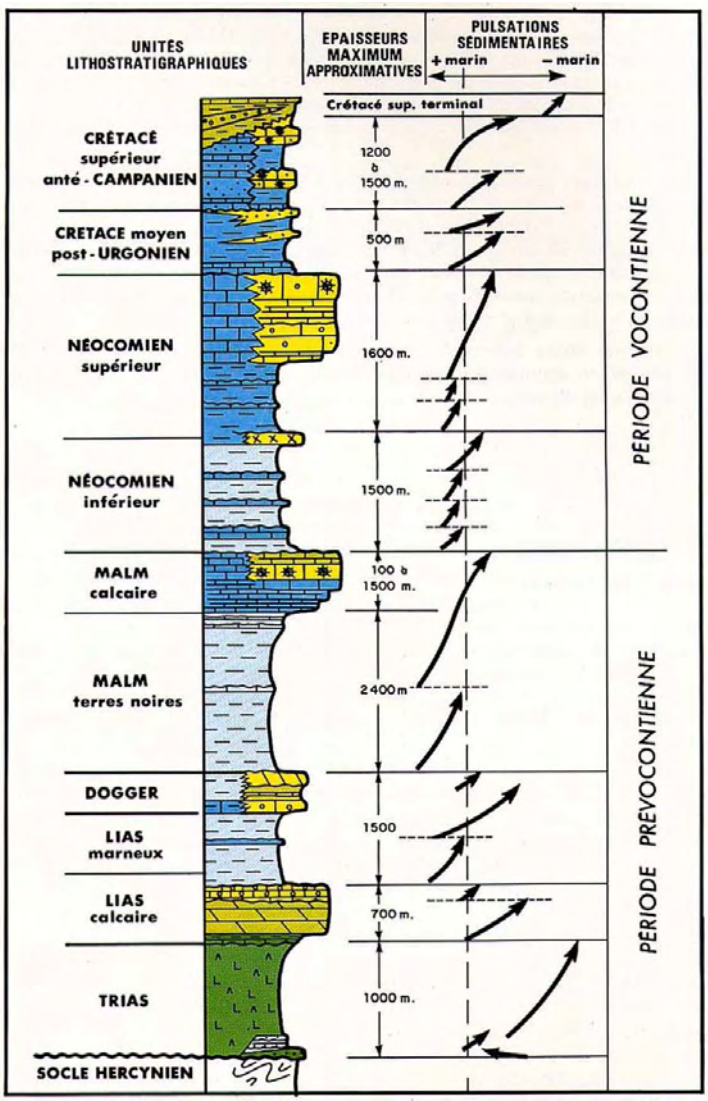


Figure 3. Ensembles lithostratigraphiques schématisés du Bassin du Sud-Est, d'après Baudrimont & Dubois, 1977.

A l'échelle du bassin, on peut distinguer huit ensembles lithostratigraphiques principaux dans la série sédimentaire (Fig. 3) : les ensembles (1) confinés à évaporites du Trias, (2) du Lias calcaire (Hettangien à Carixien), (3) du Lias marneux, du Dogger et de la base du Jurassique supérieur (Domérien à Oxfordien inférieur/moyen), (4) du Jurassique supérieur calcaire (à partir de l'Oxfordien supérieur au Tithonien), (5) de la base du Crétacé inférieur marneux (Berriasien et Valanginien), (6) du Crétacé inférieur calcaire (Hauterivien à Aptien inférieur), (7) du « Crétacé moyen » marneux post-Urgonien (Aptien supérieur à Cénomanien), et (8) du Crétacé supérieur calcaire (à partir du Turonien). Les ensembles (1) à (4) constituent la période pré-vocontienne, et les ensembles (5) à (8) forment la période voncontienne proprement dite (cf. infra). Ces ensembles sont limités entre eux par des surfaces de discontinuités diachrones, avec l'érosion plus ou moins importante des séries sous-jacentes, qu'on peut suivre sur de grandes distances mais qui sont plus nettes à proximité des bordures du bassin. C'est le cas par exemple de la discontinuité aptienne qui forme la limite entre les calcaires Barrémo-Aptien et les marnes Apto-Albiennes, et qui est mise en rapport avec

l'évènement anoxique océanique OAE1a. Cette discontinuité majeure est souvent matérialisée par une surface d'arrêt de sédimentation (hardground) à figures d'érosion et restes biologiques (traces fossiles *Rhyzocoralliums* – Cotillon, 2010 – Fig. 4).

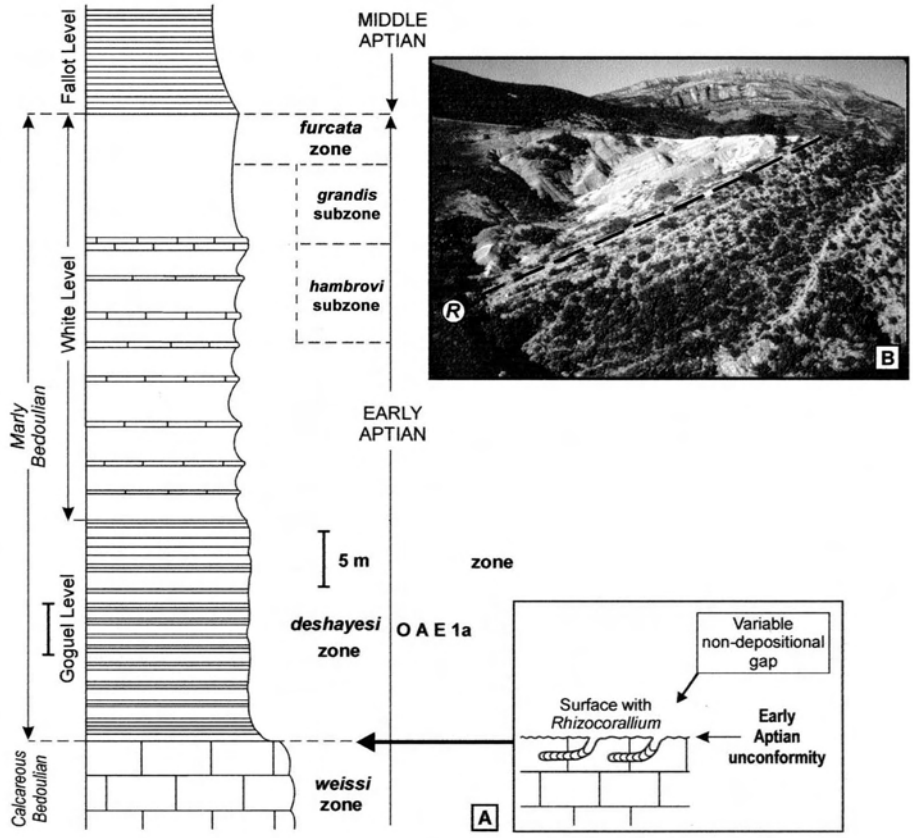


Figure 4. A. Contexte stratigraphique de la discontinuité aptienne et localisation de la surface à *Rhyzocoralliums*. **B.** Passage des calcaires Barrémo-Aptien aux marnes Apto-Albiennes dans le secteur de La Baume au Nord de Castellane dans le Sud du Bassin Vocontien (R=surface à *Rhyzocoralliums*). D'après Cotillon, 2010.

1.3. Evolution du Bassin

Plusieurs étapes importantes jalonnent l'évolution du Bassin du Sud-Est :

- (1) Etape de première ouverture caractérisée par la distension Est-Ouest entre les grands accidents Tardi-Hercyniens (orientés Nord-Est–Sud-Ouest) avec un remplissage évaporitique au Trias (phase relativement stable dite de « pré-rift triasique »).

- (2) Etape d'ouverture marine Est-Ouest au début du Lias (phase de rifting), à partir d'une étroite zone contre la bordure durancienne et alpine, puis qui s'étend jusqu'au rebord cévenol. La plateforme triasique est morcelée par de grandes failles normales qui délimitent un ensemble de structures disposées en blocs basculés et demi-grabens et qui permettent un approfondissement généralisé des milieux de dépôt ainsi que la mise en place des grandes structures du Bassin du Sud-Est. C'est la phase d'extension téthysienne qui perdurera jusqu'au Dogger (de Graciansky et al., 1988).

- (3) Etape de maturité du bassin (extension maximale avec quelquefois des débordements sur les marges) entre le Lias et le Jurassique supérieur. A partir du Trias, une subsidence plus générale, consécutive à l'ouverture téthysienne à l'Est, s'ajoute à la subsidence propre du bassin et enfonce une partie des bordures à certaines époques, ce qui a pour effet de générer de larges transgressions. Baudrimont & Dubois (1977) interprètent cette situation

comme celle d'une marge stable en déplacement extensif libre dans le cadre élargi de l'ouverture atlantique. Cette influence du rifting atlantique, qui se fera sentir jusqu'au Crétacé (Cénomanien), utilise ou recoupe les failles anciennes et les blocs basculés (Graciansky et al., 1987, 1988 ; Dardeau & de Graciansky, 1990).

- (4) Etape de fermeture du bassin, dès la fin du Jurassique jusqu'au Crétacé supérieur, avec la réduction progressive des zones de sédimentation à partir du sud. Les marges se fixent et ne seront plus transgressées, et de fortes pentes sédimentaires (talus du domaine hémipélagique) se différencient. Les axes sédimentaires majeurs sont devenus Est-Ouest, parallèles aux rides anticlinales dont l'émersion à partir du Crétacé moyen (Isthme Durancien) provoque le partage du bassin en deux unités de sédimentation sud-provençale et vocontienne. D'autre part, la structuration en blocs-basculés contrôle l'alimentation du bassin en matériel détritique via plusieurs vallées sous-marines.

- Et (5), étape de disparition du bassin à la fin du Crétacé sous l'effet des mouvements tectoniques compressifs pyrénéo-provençaux, et de la remontée vers le Nord de la plaque africaine.

2. Cadre paléogéographique au Barrémien

Au Crétacé inférieur, le Bassin du Sud-Est a amorcé sa réduction et est connu sous le nom de Bassin Vocontien (Paquier, 1900) (Fig. 1). Sa partie Sud, dans la région du stratotype historique du Barrémien (région d'Angles-Barrême-Castellane), est caractérisée par une sédimentation de type pélagique, généralement constituée par des alternances de marnes et de calcaires en bancs décimétriques à métriques. Cette région particulière est très favorable aux études biostratigraphiques car elle est peu affectée par les remaniements gravitaires et les effets de l'orogenèse alpine qui sont habituellement connus le long des grands accidents tectoniques (cf. supra). Devant la continuité des dépôts et de l'enregistrement paléontologique, il est possible d'y suivre avec une bonne précision la succession et l'évolution des faunes d'ammonites.

Le Bassin Vocontien est bordé au Sud par des plates-formes néritiques plus ou moins ouvertes sur l'océan. Différentes formations, inféodées à différents types de dépôts, sont reconnues au Barrémien ; elles sont le reflet des différents domaines paléo-environnementaux. On observe ainsi : (1) la province pélagique de type vocontien à sédimentation assez continue, (2) la province hémipélagique intermédiaire (talus), (3) la province néritique caractérisée par des dépôts de bordure de plate-forme moins profonds et à faible taux de sédimentation discontinue, et (4) la plate-forme récifale interne à faciès Urgonien qui présente épisodiquement des indices d'émergences, ou de hauts-fonds (prémices de la surrection des rides Est-Ouest, dont l'Isthme Durancien et la ride anté-albienne de l'Axe Ventoux-Lure sont les principales, et qui deviendra vraiment effective au cours de la période post-Urgonienne – Masse & Philip, 1976).

En tant que dépôt sublittoral, le faciès Urgonien caractérise une faible bathymétrie, et sa très large extension maximale marque une réduction importante du domaine pélagique du bassin (Fig. 5) et jalonne l'évolution de la remontée structurale dont le résultat sera la première fermeture du Bassin du Sud-Est (au Crétacé supérieur) en place depuis le Lias. Sur la bordure provençale, les faciès urgoniens apparaissent par endroit dès l'Hauterivien inférieur (région de Marseille), vers la base du Barrémien (Alpilles), ou vers la limite Barrémien-Aptien (l'axe Ventoux-Lure – Fig. 6). Ils disparaissent dès la base de l'Aptien dans le sud et persistent jusqu'à la fin l'Aptien inférieur au nord.

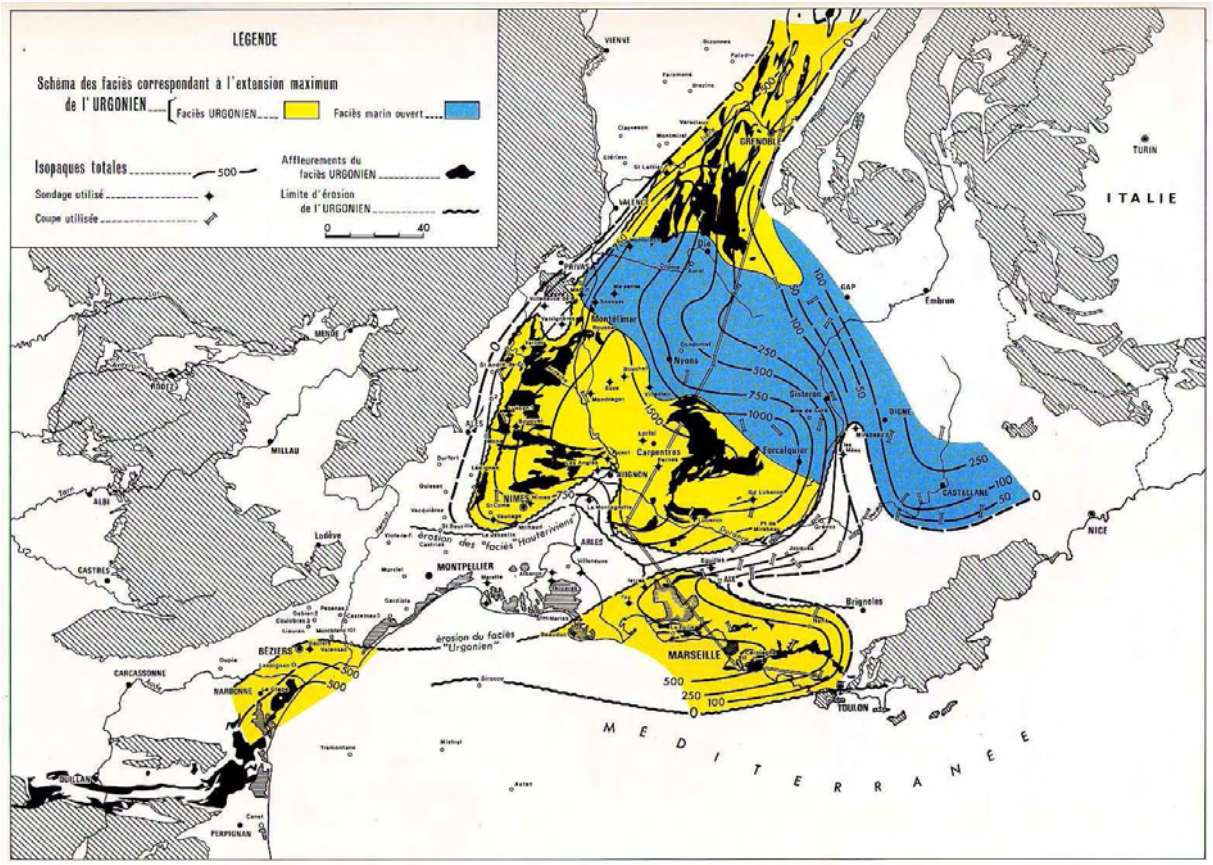


Figure 5. Extension maximale du faciès Urgonien dans le Bassin du Sud-Est, d'après Baudrimont & Dubois, 1977.

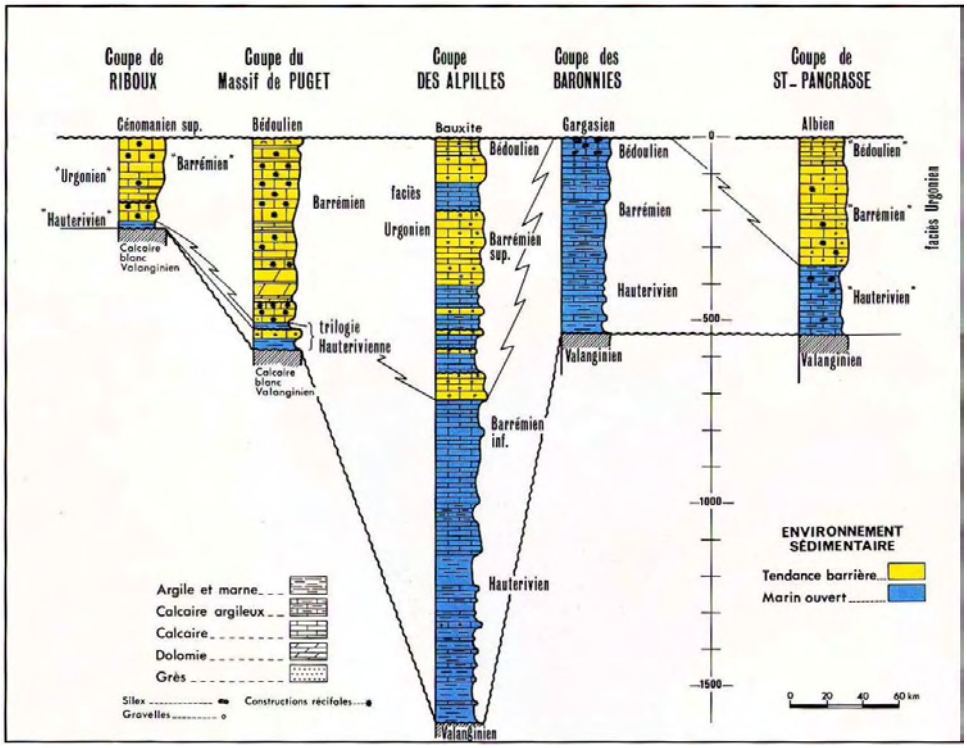


Figure 6. Coupes du Bassin du Sud-Est, avec l'extension du faciès Urgonien, d'après Baudrimont & Dubois, 1977.

La région située entre Digne et Castellane, dans la zone Sud du bassin du Sud-Est de la France (Alpes de Haute Provence), a la particularité de présenter, pour le Crétacé inférieur,

ces différentes formations (1 à 3) dans une aire géographique relativement restreinte. Les deux domaines provençal et vocontien ont été déplacés l'un par rapport à l'autre lors de l'orogenèse alpine et ont été rapprochés le long de deux accidents majeurs : le chevauchement de Digne, et le décrochement du Poil. Plus au Sud-Est, les domaines provençal et vocontien sont reliés entre eux par le domaine néritique de l'Arc de Castellane qui forme une étroite bande Est-Ouest longue d'une soixantaine de kilomètres (Fig. 7).

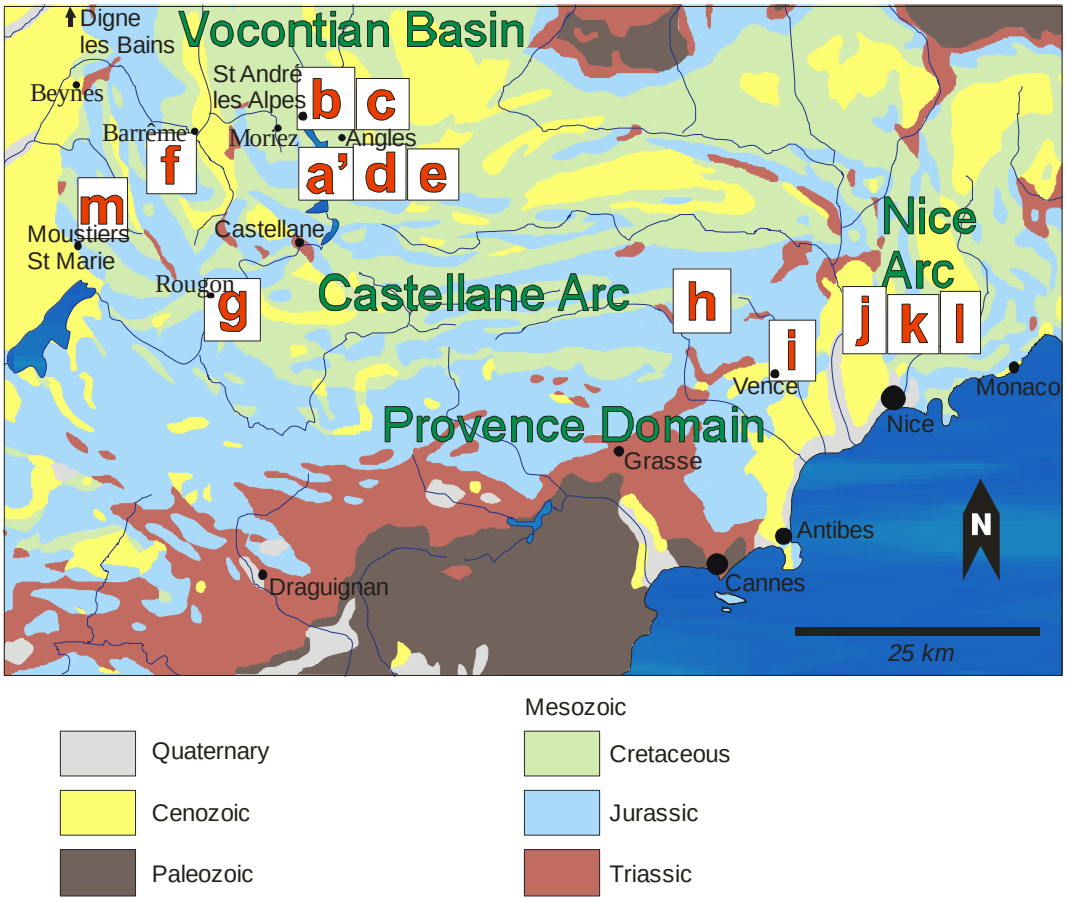


Figure 7. Carte géologique simplifiée de la zone d'étude (Alpes de Haute-Provence, Alpes-Maritimes et Var, dans le Sud-Est de la France). Coupes (voir texte) : a'=A, A* et A' ; b=LAC et MEO ; c=GRY ; d-e=G5, G12 et G15 ; f=VIG2 ; g=SO ; h=TAI ; i=VA, j=SA ; k=RS ; l=TF ; m=MJ1. D'après Bert et al., 2013 modifié.

Sur le plan lithologique, il existe des écarts importants d'épaisseur entre les dépôts de type pélagique et néritique. La lithologie du Barrémien dans le Bassin Vocontien résulte de l'alternance cyclique relativement régulière entre les calcaires et les marnes, même s'il existe certains faisceaux plus calcaires ou d'autres plus marneux. Ces alternances sont liées à l'abondance relative des microfossiles : *Nannoconus* dans les calcaires et *Coccolithes* dans les marnes (Noël, 1968). Par rapport aux dépôts du Bassin, les dépôts hémipélagiques sont en général plus détritiques en raison de la plus grande proximité de la côte. Les phénomènes de pente (glissements synsédimentaires - slumps) et les paléoreliefs y sont également plus fréquents. Plus on se rapproche de la côte, plus les dépôts deviennent irréguliers et détritiques : les affleurements qui correspondent au domaine néritique sont caractérisés par leur importante réduction, la présence fréquente de niveaux remaniés, de surfaces durcies (hard-ground et firm-ground), des glauconies, ainsi que par des phénomènes de concentration / condensation et des lacunes.

3. Matériel

Le matériel utilisé pour la réalisation de ce travail est le résultat de l'étude systématique et rigoureuse, banc par banc, de nombreuses coupes dans la région du stratotype historique du Barrémien et des bordures de plates-formes voisines, depuis de nombreuses années. Le secteur d'étude s'étend sur une partie des Chaînes Subalpines méridionales, entre le secteur de Nyons au Nord-Ouest et Nice au Sud-Est, réparti entre les cinq départements de la Drôme, des Hautes-Alpes, des Alpes de Haute-Provence, du Var et des Alpes Maritimes. Dans le Sud-Est de la France les Hemihoplitidae en général et les Gassendiceratinae en particulier sont exclusivement restreints au Barrémien supérieur. De nombreuses coupes ont été levées et étudiées, dont 16 sont décrites plus en détail : huit coupes appartiennent au domaine pélagique de la partie Sud du domaine vocontien (région du stratotype du Barrémien d'Angles), 1 appartient au domaine hémipélagique, et 7 autres sont situées le long de la marge Sud de la plate-forme péri-voncontienne. Elles sont réparties sur l'Arc de Castellane, le domaine provençal, et l'Arc de Nice (Fig. 7).

4. Biostratigraphie

4.1. Généralités sur le Barrémien

L'étage Barrémien, dont le nom dérive de la localité de Barrême dans les Alpes de Haute-Provence, a été proposé et défini pour la première fois par Coquand (1862) dans son article *« Sur la convenance d'établir dans le groupe inférieur de la formation crétacée un nouvel étage entre le néocomien proprement dit (couches à* Toxaster complanatus *et à* Ostrea couloni*) et le néocomien supérieur (étage Urgonien d'Alcide d'Orbigny) »*. Précédemment, les « couches à céphalopodes de Barrême », situées au dessus du Néocomien (ex. Néocomien supérieur), avaient été mises en parallèle avec l'Urgonien par d'Orbigny, alors que pour Coquand ces couches ne sont pas équivalentes : les calcaires de Barrême qui contiennent *Ancyloceras emerici* et *Scaphites yvani* seraient plus anciens que les calcaires à *Chama ammonia* de l'Urgonien. En réalité l'Urgonien est un faciès de plate-forme interne qui comprend une partie du Barrémien et de l'Aptien inférieur.
A son origine, l'étage Barrémien était compris dans un sens plus large qu'aujourd'hui, puisqu'il intégrait une partie de l'Hauterivien supérieur (à partir de la zone à Ligatus). Plus tard, les niveaux à *Plesiospitidiscus ligatus* et ceux à *Pseudothurmania angulicostatus* ont été replacés dans l'Hauterivien supérieur par Kilian (1888, 1910) et ses élèves (en particulier Paquier, 1900) au mépris total de la règle de priorité et de la définition antérieure de l'étage par Coquand. A noter que les idées de Kilian ont longtemps largement dominé les débats sur le Barrémien principalement en raison de son très important travail sur la Montagne de Lure, mais aussi de sa très forte personnalité (même longtemps après sa mort !). Ainsi, bien que très imprécise, la division du Barrémien en deux horizons seulement (niveau inférieur de Combe-Petite, et niveau supérieur de Morteiron) a longtemps prévalu.
Plus récemment, lors du Colloque sur le Crétacé Inférieur de 1963, la conception de Coquand d'un « Barrémien de Barrême » a été privilégiée par Busnardo qui a en proposé le stratotype le long de la route d'Angles. Ce choix, plutôt que vers Barrême même, est argumenté par la qualité et l'accessibilité de la coupe de la route d'Angles, ainsi que par l'imprécision des localisations données par Coquand (1862) qui a désigné toute la région située entre Barrême, Angles et Vergons lors de la définition du Barrémien.

4.2. Limites du Barrémien

En valeur absolue, la base du Barrémien a été datée en fonction de l'utilisation de l'anomalie magnétique M5n.8 à environ -130 millions d'années (+-1,5 Ma) [cf. Gradstein et al., 2004]. Sur le plan biostratigraphique, la limite inférieure du Barrémien est actuellement basée sur l'apparition de *Taveraidiscus hugii auctorum*. Le terme *auctorum* doit être pris en compte parce que cette espèce n'a pas encore été révisée, et qu'il existe un problème de consensus sur son utilisation. Dans la pratique l'apparition de *Taveraidiscus hugii auctorum* est proche de la disparition des *Pseudothurmania* (ancien critère de limite). Le sommet du Barrémien est déterminé par le début de l'Aptien basé sur la chronozone à polarité magnétique MOr, dont l'âge a été calculé par la décroissance Ar-Ar à -125 millions d'années (+-1 Ma) [cf. Gradstein et al., 2004]. Sur le plan biostratigraphique, la limite supérieure du Barrémien est caractérisée par l'apparition du genre *Deshayesites*. En résumé le Barrémien est estimé à une durée d'environ 5 millions d'années de -130 à -125 Ma. Mais ces valeurs absolues sont fonction des méthodes utilisées, ainsi pour Odin (1994) le Barrémien s'inscrit entre -117 et -113 Ma, et pour Paling (1995-1997), entre -127 et -121 Ma.

4.3. La zonation du Barrémien

Suite aux travaux de Delanoy (1990, 1997a, 1997b), Company et al. (1995) et Vermeulen (1997, 2002), repris lors des discussions des différentes réunions de l'*IUGS Lower Cretaceous ammonite working group, the Kilian group*, à Digne (Hoedemaeker & Bulot, 1990), à Mula (Hoedemaeker & Company, 1993), à Piobbico (Hoedemaeker & Cecca, 1995), à Londres (Rawson & Hoedemaeker, 1999), à Vienne (Hoedemaeker & Rawson, 2000), à Lyon (Hoedemaeker & Reboulet, 2003) à Neuchâtel (Reboulet & Hoedemaeker, 2006), et dernièrement à Vienne (Reboulet et al., 2009), l'étage Barrémien comprenait de 9 à 12 zones d'ammonites dont 5 à 7 pour la seule partie supérieure de l'étage (voir Fig. 8 pour un rappel historique). Malheureusement cette inflation zonale s'est accompagnée aussi d'une grande instabilité qui rendait délicate l'utilisation de la zonation barrémienne. Parmi les différentes causes de cette instabilité nous pouvons déplorer un problème de concept et de consensus entre les auteurs dans la définition et l'utilisation de la « zone ». Mais aussi la connaissance encore très partielle de nombreux groupes d'ammonites, de leur variabilité et de leur évolution, voire des conceptions très divergentes de la notion d'espèce et de la définition des taxons suivant les auteurs. D'autre part l'utilisation quasi exclusive de la seule coupe du stratotype historique de la route d'Angles (Alpes-de-Haute-Provence) dans l'établissement du schéma zonal actuel pose problème, puisque cette coupe présente d'importants manques dans les zones à Vandenheckei et Sartousiana. Tout cela fait que les limites de certaines zones sont quelquefois mal caractérisées sur le plan paléontologique ou, en tout cas, ne correspondent pas aux événements majeurs (renouvellements fauniques, variations du niveau marin, etc.) que l'on est en droit d'attendre pour de telles divisions.

4.4. Définitions

D'une manière générale, une biozone est un ensemble de couches géologiques reconnaissable par son contenu paléontologique. Il ne faut toutefois pas oublier que ce contenu est tributaire des enregistrements sédimentaires et biologiques qui peuvent être discontinus tant d'un point de vue géographique que temporel. Ainsi la durée d'existence réelle des espèces fossiles est rarement connue en totalité (Thierry, 1997, fig. 49) et peut subir localement d'importantes fluctuations en fonction de nombreux paramètres paléogéographiques et paléobiogéographiques.

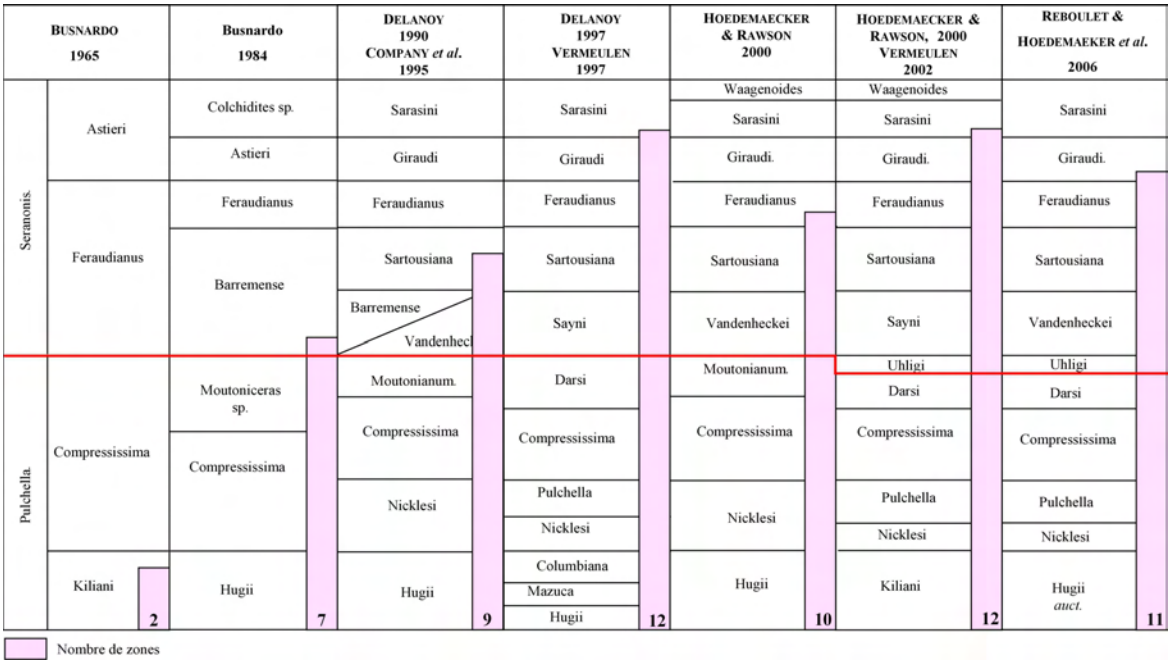


Figure 8. Corrélations des principales zonations du Barrémien depuis 1965, d'après Bert et al., 2008.

En dehors de toute tentative de corrélation, la reconnaissance d'une biozone est nécessairement limitée et dépend de la répartition géographique, écologique et stratigraphique de l'indice qui lui sert de référence. À la suite de Reboulet & Atrops (1999) puis de Hoedemaeker & Reboulet (2003) pour le Valanginien, des biozones d'intervalles ont été préférentiellement définies pour la biozonation de référence du Crétacé inférieur au détriment, par exemple, des biozones de distribution totale d'un taxon. Les limites de ces dernières sont en effet trop susceptibles d'être continuellement sujettes aux modifications que pourraient leur imposer les découvertes et les révisions systématiques de leurs taxons indices, ce qui entraînerait une instabilité de la biozonation. Ici, la limite inférieure d'une biozone d'intervalle est définie par celle de l'horizon sélectionné pour sa définition, et son sommet par la base de la biozone d'intervalle suivante (Thierry, 1997).
Un biohorizon correspond à un mince intervalle caractérisé par une association paléontologique particulière et au sein duquel aucune division plus fine n'est possible (Gabilly, 1976 ; Callomon, 1985 ; Thierry, 1997). Enfin la (bio)sous-zone est définie comme une partie caractéristique d'une biozone, voire comme un regroupement de biohorizons, utile pour exprimer des précisions biostratigraphiques (Thierry, 1997, p. 77).

Les chronozones représentent des entités différentes des biozones. La chronozone est un ensemble de couches bornées par deux surfaces temporelles (« time-plane » de Callomon, 1985) qui représentent des instants (registre du temps). Ces surfaces de temps sont définies dans une coupe de référence et éventuellement marquées par un « clou d'or » (un niveau repère) qui détermine la limite inférieure de la chronozone. Dans la pratique, les meilleurs marqueurs temporels sont donnés par les fossiles. Aussi pour le Mésozoïque la chronozone est caractérisée par une espèce indice, mais il n'est pas nécessaire que cette dernière soit confinée à sa chronozone éponyme, ni que sa distribution en couvre l'intégralité. De même, il n'est pas indispensable que le marqueur soit présent pour identifier la chronozone, sa seule fonction étant de la nommer (Callomon, 1985).
La nomenclature proposée par Callomon (1985), reprise dans les recommandations de l'*International Guide of Stratigraphic Nomenclature* (Salvador, 1994), a été adoptée ici pour distinguer biozones et chronozones : lettres minuscules et italiques pour les biozones, et lettre majuscules et romaines pour les chronozones.

4.5. Biochronostratigraphie du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France

Afin de stabiliser la biozonation du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France, et pour permettre sa meilleure reproductibilité et son utilisation pratique, il a été nécessaire d'en rediscuter puis d'en redéfinir la biostratigraphie (Bert et al., 2008 ; Bert & Delanoy, 2009 ; Bert et al., 2010). Une méthode de construction qui se fonde autant que possible sur des renouvellements fauniques et l'évolution de certains groupes d'ammonites a été adoptée, tout en tenant compte des données historiques (règles de priorité), pour limiter au maximum un nouveau bouleversement du schéma zonal. Ce cadre biostratigraphique est converti ici en échelle chronostratigraphique. La transformation des biozones en chronozones passe par la connaissance de la phylogenèse des espèces indices afin de s'assurer que leur niveau d'apparition (FAD) corresponde bien à une apparition biologique au sein d'une succession phylétique, qui s'apparentera donc ainsi à une donnée temporelle fiable et pas à une apparition fortuite. On parlera dans ce cas de biochronozones (lettre majuscule et romaine). Dans la pratique, pour le Barrémien supérieur, les FAD des espèces indices définissent des horizons fauniques (biochronohorizons) qui servent donc à caractériser la base des biochronozones et (biochono)sous-zones, qu'elles portent le même nom ou pas (basées sur le même ou sur un autre indice). Dans ce dernier cas l'espèce indice qui sert à donner son nom à la biochronozone peut ne pas apparaître à la base de celle-ci, si sa limite inférieure est basée sur un autre évènement (un horizon basé sur la FAD d'un autre indice).
La définition formelle des unités biochronostratigraphiques qui la constituent permet à cette échelle biochronologique d'être considérée comme un cadre chronostratigraphique standard pour le Sud-Est de la France (*« parallel standard chrono stratigraphie scale »* sensu Callomon, 1985). La corrélation entre le cadre biostratigraphique standard défini ici et la biozonation de référence (Reboulet et al., 2009) est donnée dans la Fig. 9.

4.5.1. Zone à Vandenheckei

Auteur : zone proposée par le *Working Group Cephalopods* du Crétacé inférieur du P.I.G.C. 262 à Digne (Hoedemaeker & Bulot, 1990).
Espèce indice : *Toxancyloceras vandenheckei* (Astier, 1851) dont la révision est en cours (en préparation).
Coupe de référence : le genre *Toxancyloceras* apparaît dans le banc 143-1 de la coupe stratotypique A*, qui est un équivalent latéral du banc 143-2 du bord de la route d'Angles (coupe A). Dans la coupe voisine G5 le genre apparaît dans le banc 83.
Statut : à partir de la présence d'un stade ornemental particulier chez certaines ammonites hétéromorphes (ici désigné sous le nom de « stade barremense »), Busnardo a proposé en 1984 la biozone à *barremense* à la base du Barrémien supérieur. Lors du Meeting de l'IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group de Digne-les-Bains (Hoedemaeker & Bulot, 1990), le choix de *Barrancyloceras barremense* en tant qu'indice a été remis en question en raison de ses difficultés d'interprétation. Elle a été remplacée par la biozone à *vandenheckei* qui devint alors la première zone du Barrémien supérieur. Sa limite inférieure est fixée ici par l'apparition (First Apparition Dating - FAD) du genre *Toxancyloceras*. Ce genre évolue à partir des *Moutoniceras* dont les derniers exemplaires à tubercules péri-ventraux [*M. eigenheeri* (Vermeulen, 2003)] disparaissent à l'extrême sommet du Barrémien inférieur, juste au dessous de la FAD du genre *Toxancyloceras*. L'utilisation de la biozone à *uhligi* est à proscrire dans la mesure où son espèce indice n'a pas encore fait l'objet d'une révision. Cette forme reste mal connue sur le plan paléontologique ; elle apparaît

manifestement dès le sommet du Barrémien inférieur s. str., et des exemplaires affines ont encore été récoltés au sommet de la Zone à Vandenheckei (données inédites).
Assemblage faunique : la Zone à Vandenheckei se caractérise essentiellement par une diversification et un renouvellement faunique importants, en particulier des Ancyloceratidae et des Hemihoplitidae (Fig. 10). On y observe, entre autres, l'apparition des genres *Toxancyloceras* Delanoy, 2003, *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, et *Camereiceras* Delanoy, 1990.

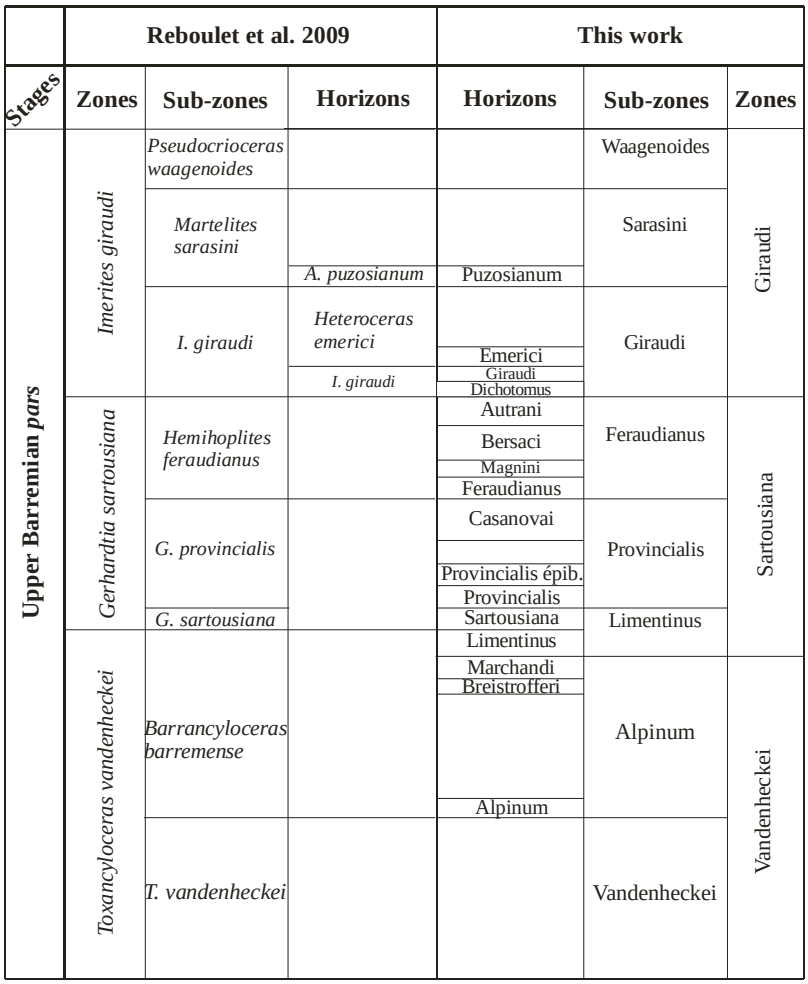


Figure 9. Comparaison entre la biozonation « standard » (Reboulet et al., 2009), et la biozonation utilisée dans ce travail. D'après Bert et al., 2013.

4.5.1.1. Sous-zone à Vandenheckei

Auteur : apparue pour la première fois en tant que sous-zone dans le travail de Reboulet et al. (2009).
Espèce indice : *Toxancyloceras vandenheckei* (Astier, 1851).
Coupe de référence : pareil que pour la zone.
Statut : pareil que pour la zone. La Sous-zone à Vandenheckei remplace la sous-zone à Sayni proposée pour la première fois par Vermeulen (1997). Selon Vermeulen (2002), *Heinzia sayni* apparaîtrait très légèrement au dessus des premiers *Toxancyloceras*, mais de nouvelles données montrent que *H. sayni* apparaît en fait un peu plus tôt, avec les premiers *Toxancyloceras* (données inédites).
Assemblage faunique : la Zone à Vandenheckei se caractérise essentiellement par une diversification et un renouvellement faunique importants, en particulier des Ancyloceratidae

et des Hemihoplitidae (Fig. 10). On observe, entre autres, l'apparition des genres *Toxancyloceras* Delanoy, 2003, *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, et *Camereiceras* Delanoy, 1990.

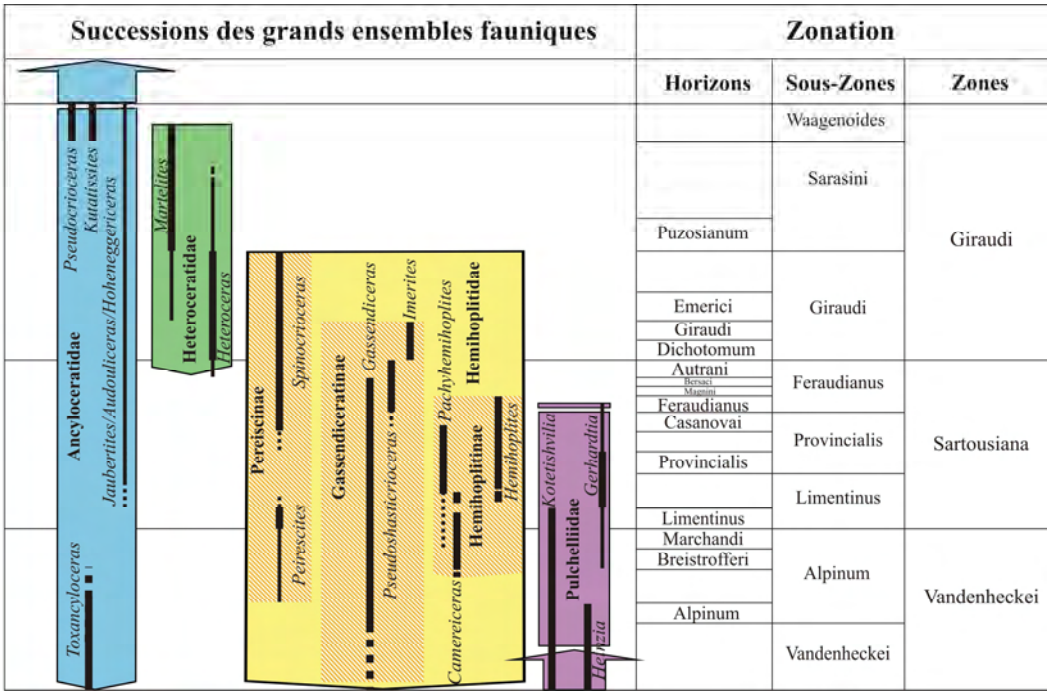


Figure 10. Renouvellements fauniques au cours du Barrémien supérieur, d'après Bert et al., 2008, modifié.

4.5.1.2. Sous-zone à Alpinum

Auteur : sous-zone proposée par Bert et al. (2010) en remplacement de la sous-zone à *barremense*.
Espèce indice : Gassendiceras alpinum (d'Orbigny, 1850) a été figuré pour la première fois par Cottreau (1937). L'espèce a été révisée récemment dans son cadre phylétique par Bert et al. (2013a-b).
Coupe de référence : la coupe A* est choisie comme coupe de référence de la Sous-zone à Alpinum. L'espèce indice y est cantonnée au banc 151-2 (le même que dans les coupes A et A'). Ce niveau correspond respectivement aux bancs G5/100, LAC/209, GRY/859 et G12/309b des coupes voisines (cf. infra).
Statut : Company et al. (1995) ont proposé un horizon à *barremense* dans la partie supérieure de la biozone à *vandenheckei*. Vermeulen (2003, p. 46) a replacé cet horizon dans sa Zone à Sayni (=Zone à Vandenheckei) à peu près à la même position que Company et al. Dans un récent meeting du Kilian Group à Neuchâtel (Reboulet et al., 2006), une sous-zone à *barremense* a été ajoutée dans la partie supérieure de la zone à *vandenheckei*. En raison des divergences d'interprétation de *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895), et en l'absence de consensus (e.g. Delanoy, 1992 ; Company et al., 1995, 2008 ; Vermeulen, 2004, 2005 ; Vermeulen & Lazarin, 2007), cette position avait été considérée comme inacceptable par Reboulet et al. (2007 inédit) et Bert et al. (2008), qui avaient malgré tout proposé le maintien temporaire de la sous-zone à *barremense* dans l'attente d'une révision de son espèce indice.
Il a été démontré récemment (Bert et al., 2010) que *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895) est une espèce inutilisable (*nomen dubium*), et qu'elle ne peut donc en aucun cas servir d'indice biostratigraphique. Ainsi le remplacement de la sous-zone inutilisable à *barremense* par la sous-zone à *alpinum* pour la partie supérieure de la zone à *vandenheckei* a été proposé.

Les limites de sous-zone n'ont pas été modifiées, ce qui permet d'éviter de nouveaux changements dans le schéma biostratigraphique (cf. Bert et al., 2008).
La limite inférieure de la Sous-zone à Alpinum est fixée à la base de l'Horizon à Alpinum (FAD de *Gassendiceras alpinum*). Ce choix présente plusieurs avantages :

- (1) *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) est présent en abondance à la fois dans le bassin et sur les bordures de plate-forme ;
- (2) malgré son importante variabilité intraspécifique, cette espèce est très facilement reconnaissable, ce qui la rend facile à utiliser même par des non spécialistes ;
- (3) son apparition est synchrone dans toutes les coupes échantillonnées dans le Sud-Est de la France étant donné qu'elle s'inscrit dans un cadre évolutif connu à partir de *Gassendiceras multicostatum* (cf. infra) ;
- (4) les limites de cette sous-zone correspondent à celles déjà adoptées pour la sous-zone à *barremense auctorum*, étant donné que son espèce indice a été très souvent confondue par les auteurs avec *Barrancyloceras barremense* (Kilian) ;
- (5) *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) présente une répartition géographique suffisamment large puisqu'elle a été reconnue jusqu'à présent au moins en France, en Espagne, en Roumanie et au Maroc.

4.5.1.2.1. Horizon à Alpinum

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert et al. (2010).
Espèce indice : *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850).
Coupe de référence : la coupe A* est choisie comme coupe de référence de l'Horizon à Alpinum. L'espèce indice y est cantonnée au banc 151-2 (le même que dans les coupes A et A'). Ce niveau correspond respectivement aux bancs G5/100, LAC/209, GRY/859 et G12/309b des coupes voisines (cf. infra).
Statut : cet horizon est défini par la FAD de son espèce indice, qui est la plupart du temps localisée à un seul banc dans la région stratotypique (Angles, Sud-Est de la France). Dans le Barrémien de ce secteur, l'Horizon à Alpinum est situé au sommet d'un bon marqueur lithologique : une courte succession de bancs durs, épais, très carbonatés bien visibles dans la topographie.
Assemblage faunique : *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) est en général très bien représenté quantitativement dans les coupes. Il est associé à *Heinzia sayni* (Hyatt, 1903), *Kotetishvilia ficheuri* (Joleaud, 1912), *Toxancyloceras* cf. *vandenheckei* (Astier, 1851), *Silesites vulpes* (Coquand in Matheron, 1878), *Acantholytoceras* aff. *longispinum* (Uhlig, 1883) [m & M], *Eulytoceras phestus* (Matheron, 1878), *Dissimilites trinodosus* (d'Orbigny, 1842), et de nombreux Barremitidae.

4.5.1.2.2. Horizon à Breistrofferi

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert et al. (2008).
Espèce indice : *Camereiceras breistrofferi* (Sarkar, 1955) dont la révision est en cours dans le cadre évolutif des Hemihoplitinae.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie comme coupe de référence. *C. breitrofferi* y apparaît dans le banc 224.
Statut : cet horizon est défini par la FAD de son espèce indice.
Assemblages fauniques : *Camereiceras breistrofferi* (Sarkar, 1955) est en général bien présent dans les coupes à défaut d'être très abondant. Il est associé aux premières *Gerhardtia* aff. *galeatoides* (Karsten, 1856) extrêmement rares ainsi qu'à *Gassendiceras quelquejeui* Bert, Delanoy & Bersac, 2006 et *Acantholytoceras* aff. *longispinum* (Uhlig, 1883) [m & M].

4.5.1.2.3. Horizon à Marchandi

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert et al. (2008).
Espèce indice : *Camereiceras marchandi* (Bert & Delanoy, 2000) qui a été révisé récemment (Bert et al., 2006).
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie comme coupe de référence ; l'espèce indice y apparaît dans le banc 227a.
Statut : cet horizon est défini par la FAD de son espèce indice.
Assemblage faunique : *Camereiceras marchandi* (Bert & Delanoy, 2000) (microconque et macroconque) est en général assez bien représenté. Les derniers Holcodiscidae (*H.* cf. *uhligi* Karakash, 1907), qui disparaissent dans cet horizon, sont en revanche extrêmement rares.

4.5.2. Zone à Sartousiana

Auteur : zone proposée par le *Working Group Cephalopods* du Crétacé inférieur du P.I.G.C. 262 à Digne (Hoedemaeker & Bulot, 1990).
Espèce indice : *Gerhardtia sartousiana* (d'Orbigny, 1841).
Coupe de référence : Vermeulen (1996, 2002) a désigné la coupe de l'Oratoire de Vergons comme coupe-type de la zone (bancs 276 à 288). Néanmoins la zone à *sartousiana* a été redéfinie depuis, et en particulier sa limite inférieure (Bert et al., 2008) qui correspond à présent à la base de la Sous-zone à Limentinus (voir discussion infra), ce qui nécessite de définir une nouvelle coupe de référence. Les coupes du secteur d'Angles représentent de bons candidats, et en particulier la coupe LAC : la base de la zone y est placée au niveau du banc 230a. Ce niveau correspond respectivement aux bancs A*/157-2 et GRY/883a des coupes voisines (cf. infra).
Statut : bien que la base de cette zone soit mal caractérisée par son espèce indice, il paraît néanmoins nécessaire de conserver cette unité biostratigraphique (et biochronostratigraphique) dans un souci de stabilité. En effet, en suivant les recommandations du *Comité Français de Stratigraphie* (Thierry, 1997), ainsi que celles du *Kilian Group* (Reboulet et al., 2007, inédit), on désigne souvent une biozone d'intervalle par le nom d'un taxon unique bien représenté, mais pas nécessairement restreint à cette zone, même si les limites de la zone sont choisies sur la base de l'apparition ou de la disparition d'un autre taxon (Thierry, 1997, p. 71-72). Dans le cas présent, la Zone à Sartousiana débute par l'Horizon à Limentinus (Sous-zone à Limentinus). On y observe la forte diversification des Hemihoplitidae, ainsi que la raréfaction progressive des Pulcheliidae.

4.5.2.1. Sous-zone à Limentinus

Auteur : Thieuloy (1979) est l'auteur de l'horizon à Limentinus, mais elle apparaît en tant que sous-zone pour la première fois dans le travail de Bert et al. (2008).
Espèce indice : *Camereiceras limentinus* (Thieuloy, 1979) dont la révision est en cours.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie comme coupe de référence. La base de la sous-zone est marquée par le banc 230a. Ce niveau correspond respectivement aux bancs A*/157-2 et GRY/883a des coupes voisines (cf. infra).
Statut : l'espèce *Gerhardtia sartousiana* (d'Orbigny, 1841) pose actuellement certains problèmes d'utilisation en tant qu'indice pour caractériser la limite inférieure de sa zone homonyme. En effet, outre son relatif manque d'abondance dans la plupart des coupes, son apparition stratigraphique dans le bassin Vocontien n'a encore jamais été très clairement établie (Vermeulen, 2002). C'est pourquoi l'utilisation de la Sous-zone à Limentinus, basée

sur l'espèce indice *Camereiceras limentinus* (Thieuloy, 1979), est proposée pour caractériser la partie inférieure de la Zone à Sartousiana. Un tel choix présente plusieurs avantages :

- (1) l'apparition de cet indice s'effectue dans le cadre évolutif des *Camereiceras* Delanoy, 1992, dont l'espèce mère, *Camereiceras marchandi* (Bert & Delanoy, 2000), vient d'être révisée (Bert et al., 2006) et est à présent mieux connue ;
- (2) *Camereiceras limentinus* (Thieuloy, 1979) est présent en abondance tant dans le bassin que sur ses bordures de plates-formes ;
- (3) d'utilisation aisée, cette espèce est très facilement identifiable, même par des non-spécialistes ;
- (4) son apparition est synchrone dans toutes les coupes étudiées dans le Sud-Est de la France.

Enfin, dans la région stratotypique l'Horizon à Limentinus correspond à un bon repère lithologique formé d'une petite succession de gros bancs à silex bien visibles dans la topographie.

4.5.2.1.1. Horizon à Limentinus

Auteur : cet horizon a été proposé pour la première fois par Thieuloy en 1979.
Espèce indice : *Camereiceras limentinus* (Thieuloy, 1979).
Coupe de référence : sa localité-type est située sur le rebord méridional du Vercors, entre les Rochers de Chironne et le But de l'Aiglette et correspond au niveau marneux basal des « Marnes de Font Froide » et à son mur carbonaté (sommet du membre Bs1 de Thieuloy, 1979). Dans le secteur du stratotype d'Angles, l'Horizon à Limentinus est formé par un repère lithologique très carbonaté donc la base correspond à la FAD de *Camereiceras limentinus* (bancs LAC/230a, A*/157-2 et GRY/883a).
Statut : placé initialement dans la zone à *feraudianus* (Thieuloy, 1979), l'Horizon à Limentinus a été situé ensuite au sein de la zone à *sartousiana* (Delanoy, 1997a, 1997b), puis au sommet de la Zone à Sayni (=Zone à Vandenheckei) par Vermeulen (2002). Il caractérise à présent la base de la Zone à Sartousiana (Bert et al., 2008).
Assemblages fauniques : l'espèce indice présente un développement quantitatif important en comparaison avec les autres faunes d'ammonites des mêmes niveaux. Bien que déjà très épisodiquement présentes, c'est dans l'Horizon à Limentinus que commencent vraiment à s'implanter les *Gerhardtia* avec *Gerhardtia galeatoides* (Karsten, 1856). Cette dernière se différenciera avant la sous-zone suivante en *Gerhardtia sartousiana* (d'Orbigny, 1841). D'autres formes sont également intéressantes à signaler, en particulier *Peirescites gygii* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, *Macroscaphites ectotuberculatus* Avram, 1984 [m & M], *Phyllopachyceras vergonsense* Delanoy & Joly, 1995, etc. (Delanoy, 1994, 1997a, 1997b), ainsi que les derniers représentants de *Kotetishvilia brevicostata* (Kotetishvili, 1980).

4.5.2.2. Sous-zone à Provincialis

Auteur : cette sous-zone a été proposée pour la première fois par Vermeulen en 1995.
Espèce indice : *Gerhardtia provincialis* (d'Orbigny, 1850).
Coupe de référence : la coupe de référence désignée par Vermeulen est celle de l'Oratoire de La Gardette près de Vergons (bancs 280 à 288 – voir Vermeulen, 2002, fig. 17). Le niveau d'apparition de l'espèce indice correspond respectivement aux bancs A*/161, G33/91 et GRY/892 des coupes voisines (cf. infra).
Statut : cette sous-zone débute avec l'Horizon à Provincialis, défini par la FAD de *Gerhardtia provincialis* (d'Orbigny, 1850), et est essentiellement caractérisée par l'important

développement des Hemihoplitinae. Au-delà de l'Horizon épibolique à Provincialis, on observe une raréfaction progressive des Pulchelliidae.

4.5.2.1.1. Horizon à Provincialis

Auteur : cet horizon a été proposé par Vermeulen en 1997.
Espèce indice : *Gerhardtia provincialis* (d'Orbigny, 1850).
Coupe de référence : banc 280 de l'Oratoire de La Gardette près de Vergons qui correspond respectivement aux bancs A*/161, G33/91 et GRY/892 des coupes voisines (cf. infra).
Statut : cet horizon est défini par la FAD de son espèce qui est issue par un processus anagénétique de *Gerhardtia sartousiana* (d'Orbigny, 1841) dont elle est principalement différenciée par l'apparition d'un sillon ventral.
Assemblages fauniques : *Gerhardtia provincialis* est en général assez bien représentée, et elle est encore associée aux derniers représentants de *G. sartousiana*.

4.5.2.1.2. Horizon épibolique à Provincialis

Auteur : cet horizon a été proposé par Vermeulen en 1997.
Espèce indice : *Gerhardtia provincialis* (d'Orbigny, 1850).
Coupe de référence : banc 283 de l'Oratoire de La Gardette près de Vergons qui correspond respectivement aux bancs A*/162, G33/93 et GRY/895 des coupes voisines (cf. infra).
Statut : cet horizon est défini par le maximum épibolique de *Gerhardtia provincialis*. L'utilisation d'un phénomène acméique, dont il n'a pas été prouvé qu'il n'est pas un phénomène uniquement local (même si c'est probable) pour définir un horizon dont la FAD de l'espèce indice est également utilisée pour caractériser un autre horizon, pose problème sur le plan conceptuel. Néanmoins, il n'est pour l'instant pas possible de proposer une autre espèce indice pour caractériser cet horizon dont l'assemblage faunique semble assez peu différentié du précédent (étude en cours).
Assemblages fauniques : *Gerhardtia sartousiana*, dont les derniers représentants sont présents dans l'horizon précédent, a totalement disparu. Chez les Hemihoplitinae, *Hemihoplites cornagoae* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, ainsi que *Pachyhemihoplites gerthi* (Sarkar, 1955) sont bien représentés.

4.5.2.1.3. Horizon à Casanovai

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert et al. (2008).
Espèce indice : *Hemihoplites casanovai* Delanoy, 1992. De nombreux spécimens de cette espèce ont été récoltés dans plusieurs coupes du Sud-Est de la France (bassin vocontien et bordures de ses plates-formes), où elle est assez fréquente, et sa révision est en cours.
Coupe de référence : la coupe GRY est choisie comme coupe de référence ; l'espèce indice y apparaît dans le banc 900. Dans les coupes voisines ce niveau correspond aux bancs : LAC/246, A*/164-2 et G33/100.
Statut : horizon caractérisé par la FAD de *Hemihoplites casanovai*. Cette espèce est caractéristique des niveaux immédiatement antérieurs à l'apparition d'*Hemihoplites feraudianus* (d'Orbigny, 1841) à laquelle elle donne naissance. Sur le plan lithologique cet horizon est principalement représenté dans la région stratotypique par un banc à silex d'épaisseur métrique.
Assemblages fauniques : la présence des *Gerhardtia* est devenue anecdotique, tandis que se mettent en place les faunes déjà décrites et reconnues dans l'Horizon à Feraudianus (Delanoy, 1994, 1997a, 1997b – cf. infra).

4.5.2.3. Sous-zone à Feraudianus

Auteur : cette sous-zone a pour la première fois été proposée par Busnardo lors du Colloque sur le Crétacé inférieur (1965).
Espèce indice : *Hemihoplites feraudianus* (d'Orbigny, 1841), espèce qui a déjà fait l'objet d'une révision (Delanoy, 1990).
Coupe de référence : la coupe du bord de la route d'Angles (A).
Statut : au Barrémien supérieur téthysien, la limite entre les zones à *sartousiana* et à *feraudianus sensu* Reboulet & Hoedemaeker, 2006, était habituellement argumentée par les auteurs sur la base d'un « important renouvellement faunique ». On y constate l'explosion quantitative des Hemihoplitinae et en particulier d'*Hemihoplites feraudianus* qui caractérise très bien la base de sa biozone (ici sous-zone), alors que la disparition des Pulchelliidae était reconnue pour être effective dès la partie supérieure de la Sous-zone à Provincialis. Cependant, de nouvelles observations viennent nuancer ces données.
D'une part, les Pulchelliidae disparaissent en réalité de manière plus progressive et plus tardive. En effet, en 1995, Hoedemaeker & Leereveld ont signalé la présence du genre *Heinzia* (sic) dans la biozone à *giraudi* (plus vraisemblablement sous-zone à *feraudianus*) de la coupe du Rio Argos (Caravaca, S.-E. Espagne). Cette observation a été reprise sans argumentation nouvelle par Hoedemaeker (2004, p. 10). Depuis, Company et al. (2004) ont signalé en Espagne (région d'Alicante), la présence de spécimens du genre *Heinzia* (=*Gerhardtia*) dans des niveaux qu'ils ont assimilés à la zone à *feraudianus*. En parallèle, des recherches intensives dans le bassin Vocontien (S.-E. de la France) ont permis de récolter plusieurs exemplaires affines à *Gerhardtia provincialis* dans des niveaux non condensés et très clairement datés de l'Horizon à Feraudianus (coupes MOR et GRY).
D'autre part, l'explosion quantitative des Hemihoplitinae à la base de l'Horizon à Feraudianus est nuancée par la présence abondante d'autres espèces d'*Hemihoplites* dans les niveaux plus anciens. En effet, *Hemihoplites casanovai* est à présent connue au milieu de la Zone à Sartousiana (Sous-zone à Provincialis) *sensu* Bert et al. (2008), ainsi qu'*Hemihoplites cornagoae*, dans l'Horizon épibolique à Provincialis (Bert et al., 2006).
Il apparaît donc que la limite jusqu'à présent admise entre les biozones à *sartousiana* et à *feraudianus sensu* Reboulet & Hoedemaeker (2006) n'est en réalité pas pertinente :

- en ce qui concerne les Pulchelliidae puisqu'ils subsistent au-delà de celle-ci avec *Gerhardtia provincialis*,
- et pour les *Hemihoplites sensu stricto*, dont l'apparition est à présent connue dans la Zone à Sartousiana.

S'il semble bien exister un renouvellement faunique à la limite inférieure de la Sous-zone à Feraudianus, celui-ci est majoritairement induit par la prolifération de son espèce indice. L'interface de ces deux unités stratigraphiques ne paraît pas adéquate en terme de limite de zone. C'est pourquoi, en prenant compte des arguments paléontologiques et biostratigraphiques, il est proposé de restreindre l'ancienne zone à *feraudianus* en tant que sous-zone au sommet de la Zone à Sartousiana. Ainsi la nouvelle limite entre les Zones à Sartousiana et à Giraudi sus-jacente serait effectivement caractérisée par un important renouvellement faunique (Fig. 10). Elle aurait également l'avantage de correspondre à un changement séquentiel et lithologique important, puisque la base de la Zone à Giraudi correspond à une phase de transgression marine (Arnaud, 2005 ; Fig. 10).
La Sous-zone à Feraudianus est définie par la FAD de son espèce indice (qui précède immédiatement sa phase acméique), et est caractérisée par la disparition des derniers Pulchelliidae, par la présence du genre *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998, et l'apparition des premiers *Heteroceras* d'Orbigny, 1850 s. str. connus dans sa partie sommitale (Delanoy

1994, 1997a, 1997b ; Delanoy & Bert, 2006). Le genre *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, est toujours présent avec l'espèce *enayi* Bert, Delanoy & Bersac, 2006.

4.5.2.3.1. Horizon à Feraudianus

Auteur : proposé pour la première fois en tant qu'horizon par Delanoy (1997).
Espèce indice : *Hemihoplites feraudianus* (d'Orbigny, 1841) qui a déjà été révisée (Delanoy, 1990), et qui représente la dernière espèce d'Hemihoplitinae, à la suite de *H. casanovai* dont elle est issue.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie ici ; l'espèce indice y apparaît dans le banc 151. Dans les coupes voisines ce niveau correspond aux bancs : GRY/903a, A*/165-1 et G33/104.
Statut : horizon basé sur la FAD de son espèce indice, qui devient très rapidement majoritaire dans les assemblages fauniques.
Assemblages fauniques : la faune de cet Horizon comprend des taxons classiques pour le Barrémien supérieur : *Macroscaphites yvani* [M & m], *Protetragonites crebrisulcatus* (Uhlig), *Eulytoceras phestus*, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Ph. eichvaldi occidentale*, *Hypophylloceras delanoyi*, *Silesites seranonis*, *Acantholytoceras tenuicostatum* [M & m], *Barremites difficilis*, etc. Outre l'espèce indice majoritaire (ou peu s'en faut), l'assemblage faunique est aussi composé par des formes plus rares comme *Spinocrioceras polyspinosum* Kemper, 1973, *Pseudoshasticrioceras quereilhaci* Bert, Delanoy & Bersac, 2006 et *Gassendiceras enayi* Bert, Delanoy & Bersac, 2006.

4.5.2.3.2. Horizon à Magnini

Auteur : proposé pour la première fois par Delanoy en 1997a-b.
Espèce indice : *Pseudoshasticrioceras magnini* (Delanoy, 1992) est une espèce dont la position phylétique est bien connue (cf. Bert & Delanoy, 2009) : elle est issue de *P. quereillhaci* et est à l'origine de *P. bersaci*.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie ici ; l'espèce indice y apparaît dans le banc 255, qui correspond au banc A*/166.
Statut : horizon basé sur la FAD de son espèce indice.
Assemblages fauniques : en plus de la faune d'ammonites « classique » pour la Sous-zone à Feraudianus, on observe la présence plus importante de *Gassendiceras enayi*.

4.5.2.3.3. Horizon à Bersaci

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert & Delanoy (2009).
Espèce indice : *Pseudoshasticrioceras bersaci* a une position très précise et limitée en tant que successeur de l'espèce indice précédente *P. magnini* par des processus anagénétiques.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie. L'espèce indice apparaît dans le banc LAC/257.
Statut : la FAD de *Pseudoshasticrioceras bersaci* caractérise les couches immédiatement supérieures à celles de l'Horizon à Magnini. Il est à noter que cet horizon est absent du stratotype de la route d'Angles (coupe A), où les dépôts de cette partie du Barrémien supérieur sont anormaux (lacune, concentration faunique, etc. – cf. Bert et al., 2008). Comme déjà noté par Delanoy (1997b), l'épaisseur des dépôts datés de la Zone à Feraudianus est croissante dans la direction de Saint-André-les-Alpes, puis vers Moriez et Barrême.
Assemblage faunique : l'espèce indice est en général bien représentée dans les coupes, à défaut d'être très fréquente. Elle est associée à la faune d'ammonites « classique » de la Sous-

zone à Feraudianus (cf. supra et Delanoy, 1997a, 1997b; Bert et al., 2008) : *Macroscaphites yvani* (Puzos) [M & m], *Protetragonites crebisulcatus* (Uhlig), *Eulytoceras phestus* (Matheron), *Silesites seranonis* (d'Orbigny), *Barremites difficilis* (d'Orbigny), etc., ainsi que *Gassendiceras enayi* Bert et al.

4.5.2.3.4. Horizon à Autrani

Auteur : horizon proposé pour la première fois par Bert et al. (2008).
Espèce indice : *Pseudoshasticrioceras autrani* Delanoy, 1999.
Coupe de référence : la coupe LAC est choisie. L'espèce indice apparaît dans le banc LAC/263, mais n'est réellement « fréquente » que dans le banc 264. Cet ensemble de bancs est l'équivalent du banc A*/167.
Statut : horizon caractérisé par la FAD de *Pseudoshasticrioceras autrani*. Cette espèce est présente dans les couches sommitales de la Sous-zone à Feraudianus qui sont toujours composées par un ensemble massif très carbonaté à gros bancs.
Assemblages fauniques : en plus de la faune d'ammonites « classique » de la Sous-zone à Feraudianus, on peut noter la présence remarquable d'*Heteroceras coulleti* Delanoy, 1994, et du groupe de *H. baylei* Reynes, 1876 et plus rarement de *H. blaronense* Delanoy & Bert, 2006. Les Heteroceratidae restent cependant très marginaux (rares) dans cet horizon.

4.5.3. La limite entre les zones à Sartousiana et à Giraudi dans le Sud-Est de la France

La base de la Zone à Giraudi est caractérisée par une importante phase transgressive (Arnaud, 2005) qui est marquée lithologiquement par la « vire marneuse à *Heteroceras* » des auteurs. Elle est associée à un renouvellement faunique important (Delanoy, 1990, 1995, 1997, 1998; Bert et al., 2008). Ce renouvellement est en fait relativement progressif entre les couches du sommet de la Sous-zone à Feraudianus et à la base de la Sous-zone à Giraudi. Les changements les plus visibles sont effectifs en comparant les horizons à Feraudianus (base de la Sous-zone à Feraudianus) et à Emerici (Sous-zone à Giraudi) (Fig. 10) où les Hemihoplitinae sont progressivement remplacés quantitativement par les Heteroceratidae. A la base de la Sous-zone à Feraudianus les Hemihoplitidae sont un composant majeur des faunes d'ammonites avec la prépondérance du genre *Hemihoplites* Spath. Les Pulchelliidae et les Peirescinae sont très rares, ainsi que les Gassendiceratinae (genres *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006 et *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998) qui deviennent plus fréquents au sommet de la sous-zone (i.e. horizons à Magnini, Bersaci et Autrani). Le genre *Heteroceras* d'Orbigny (avec une morphologie juvénile turriculée) est présent dès la partie supérieure de la Sous-zone à Feraudianus (Horizon à Autrani) mais il y est très rare : à ce niveau et à ce moment il représente seulement un élément mineur anecdotique de la faune d'ammonites (un peu plus fréquent toute fois dans l'Horizon à Autrani). Dans la partie inférieure de la Sous-zone à Giraudi la situation est inversée : les Hemihoplitinae et les Pulcheliidae ont disparu, et les taxons à morphologie turriculée sont quantitativement dominants, d'abord brièvement avec les *Imerites* (Gassendiceratinae), et ensuite avec les *Heteroceras* qui deviennent de plus en plus abondants à la base de la Zone à Giraudi. Dans l'Horizon à Emerici ils prolifèrent littéralement au moment de leur explosion morphologique (Delanoy, 1990, 1995, 1997, 1998; Delanoy & Ebbo, 2000; Delanoy & Bert, 2006).

Au dessus de l'Horizon à Autrani, l'apparition du genre *Imerites* Rouchadze est généralement accepté par les auteurs en tant que marqueur valide de la limite inférieure de la zone à *giraudi* (voir historiques dans Kakabadze, 1989; Hoedemaeker & Bulot, 1990; Delanoy, 1990, 1995, 1998; Reboulet et al., 2006, 2007, 2009; Bert et al., 2008). Les révisions de ce genre par

Delanoy (1997) et Bert et al. (2009, 2011), ont permis une bonne connaissance des espèces d'*Imerites*, de leur répartition stratigraphique et de leur évolution. Leur développement au cours du temps correspond à l'évolution des derniers Gassendiceratinae Bert, Delanoy & Bersac, 2006. Ainsi, dans les coupes, *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 apparaît avant *Imerites giraudi* (Kilian, 1888). L'utilisation des biozones d'intervalles, ici converties en biochronozones, permet une redéfinition de la limite inférieure de la Zone à Giraudi par l'utilisation de l'Horizon à Dichotomus, sans changer d'espèce indice de zone. Cet usage préserve l'intégrité et la stabilité de la zonation barrémienne (cf. Bert et al., 2008). Il n'y a absolument aucune raison de déplacer la limite inférieure de la Zone à Giraudi vers le haut pour la faire coïncider avec l'apparition de son espèce indice comme l'ont proposé récemment Vermeulen & Lepinay (2010), ni de renommer la Zone à Giraudi en Zone à Dichotomus. Dans tous les cas, un tel déplacement de la limite inférieure de la Zone à Giraudi dissocierait la base de la zone du renouvellement faunique et de la limite de séquence avec laquelle elle coïncide (Arnaud, 2005). L'utilisation de l'une ou l'autre de ces « options » de changement de limite concrétiserait un retour à l'instabilité qui a longtemps caractérisé la zonation du Barrémien et qui doit cesser désormais.

4.5.4. Zone à Giraudi

Auteur : Eristavi (1955) est l'auteur d'une biozone à *Heteroceras leenhardtii* et *Colchidites (Imerites) giraudi* pour l'ex-URSS méridionale, qui deviendra ensuite la biozone à *Imerites giraudi* [voir historique dans Kakabadze (1989) et Delanoy (1997a-b)].
Espèce indice : *Imerites giraudi* (d'Orbigny, 1841).
Coupe de référence : la coupe MEO est désignée comme coupe de référence de la biochronozone à Giraudi. Elle débute au banc MEO/164 (équivalent latéral du banc LAC/340) et s'arrête au mur du banc MEO/176 qui matérialise l'Horizon à Puzosianum (Sous-zone à Sarasini).
Statut et assemblages fauniques : cette zone est caractérisée par un grand renouvellement faunique (Fig. 10) associé à une importante phase de transgression marine (Arnaud, 2005). Ce dernier est concrétisé par l'absence totale des Pulchelliidae et des Hemihoplitinae, toutefois les Gassendiceratinae restent temporairement bien présents avec le genre *Imerites*. Les Peirescinae sont toujours rares avec le genre *Spinocrioceras* Kemper, 1973. Ce renouvellement faunique est toutefois surtout remarquable par la prolifération des Heteroceratidae qui deviennent prépondérants : on observe la forte présence du genre *Heteroceras*, et dans une moindre mesure de *Rouchadzeites* Delanoy & Bert, 2006, *Egoianites* Delanoy & Bert, 2006, et *Argvethites* Rouchadze, 1933.
Dans les travaux antérieurs sur le Sud-Est de la France (Delanoy, 1994, 1997a-b), et dans la synthèse de Reboulet & Hoedemaeker (2006), la biozone à *giraudi* était surmontée par la biozone à *sarasini* caractérisée dans la pratique par l'apparition du genre *Martelites* Conte, 1989. Or des découvertes très récentes dans plusieurs coupes de la région du stratotype du Barrémien (MEO) montrent la présence de *Martelites* sp. et *Martelites* aff. *gamkrelidzei* Rouchadze, 1933 dans la Zone à Giraudi et déjà au sein de l'Horizon à Emerici, soit bien avant l'apparition du taxon *M. sarasini* Rouchadze, 1933 avec lequel on faisait habituellement surgir le genre *Martelites*. Parallèlement le genre *Heteroceras* est encore représenté par un petit nombre d'espèces dans la Zone à Sarasini (*Heteroceras baylei* Reynes, 1876, *Heteroceras fuhrae* Delanoy, 1997 et *Heteroceras* sp. *in* Beaudouin et al., 2012). Ainsi la limite entre les biozones à *giraudi* et *sarasini sensu* Reboulet & Hoedemaeker (2006) est très perméable, et leur distinction basée sur un renouvellement faunique est aujourd'hui beaucoup moins fondée. Déjà en 1983 et 1989, Kakabadze avait noté les affinités entre les faunes des biozones à *giraudi* et à *securiformis* (sensiblement équivalente à la biozone à *sarasini*) de

Géorgie. Il avait ainsi proposé de les réunir en sous-zones d'une seule zone. C'est cette position qui a été retenue par la suite (Bert et al., 2008).

4.5.4.1. Sous-zone à Giraudi

Auteur : proposée en tant que sous-zone pour la première fois par Kakabadze (1983) pour le Sud-Est de l'ex-URSS.
Espèce indice : *Imerites giraudi* (Kilian, 1888).
Coupe de référence : comme pour la zone.
Statut et assemblages fauniques : cf. supra.

4.5.4.1.1. Horizon à Dichotomus

Auteur : Bert et al., 2011.
Espèce indice : *Imerites dichotomus* Eristavi, récemment révisé par Bert et al. (2009). En France, cette espèce a une répartition stratigraphique très précise et limitée. Par anagénèse, elle succède à *Pseudoshasticrioceras autrani*, et est l'ancêtre de *Imerites giraudi*, toutes deux également espèces indices.
Coupe de référence : la coupe VIG est désignée comme coupe de référence de l'Horizon à Dichotomus. L'espèce indice est présente dans le VIG/436, équivalent au banc 151 de la coupe DES, et du banc GT/679 [voir aussi Delanoy, 1995, 1998].
Statut : L'Horizon à Dichotomus est défini par la FAD de son espèce indice, *Imerites dichotomus* qui se trouve dans les couches immédiatement au dessus des gros bancs carbonatés de l'Horizon à Autrani, au sommet de la Sous-zone à Feraudianus (Zone à Sartousiana), et précède immédiatement les couches de l'Horizon à Giraudi qui contiennent *Imerites giraudi*. *Imerites dichotomus* est présent dans le Sud-Est de la France, mais aussi en Espagne (cf. Delanoy, 1998, p. 207), en Bulgarie, Roumanie et Géorgie, une large distribution qui permet une utilisation extensive de cet horizon.
Assemblage faunique : l'espèce indice est généralement bien représentée dans les coupes françaises. Elle est associée à (cf. Delanoy, 1995, 1998; Bert et al., 2008): *Macroscaphites yvani* (Puzos) [M & m], *Acantholytoceras pseudoaudouli* (Thomel) [M & m], *Jaubertites collignoni* Sarkar, *Protetragonites crebrisulcatus* (Uhlig), *Eulytoceras phestus* (Matheron), *Silesites seranonis* (d'Orbigny), *Melchiorites melchioris* (Tietze), *Barremites difficilis* (d'Orbigny), *Barremites strettostoma* (Uhlig), *Phylloceras ponticuli* (Rousseau), et *Heteroceras coulleti* Delanoy, *Heteroceras baylei* Reynes et *Spinocrioceras trachyomphalus* (Uhlig).

4.5.4.1.2. Horizon à Giraudi

Auteur : proposé pour la première fois par Delanoy en 1997a-b.
Espèce indice : *Imerites giraudi* (Kilian, 1888).
Coupe de référence : la coupe VIG. L'espèce indice apparaît dans le banc VIG/439, équivalent du banc DES/153 et des bancs GT/680-681.
Statut : Horizon défini par la FAD de son espèce indice.
Assemblages fauniques : présence, en plus de l'espèce indice, d'*Heteroceras coulleti* et *Heteroceras baylei*, ainsi que de formes plus rares comme *Heteroceras rawsonii* Delanoy & Bert, 2006. On notera aussi la présence des Peirescinae avec *Spinocrioceras amadei* (Uhlig, 1883).

4.5.4.1.3. Horizon à Emerici

Auteur : proposé pour la première fois par Delanoy en 1997a-b.
Espèce indice : *Heteroceras emerici* d'Orbigny, 1842.
Coupe de référence : la coupe GT est choisie. L'espèce indice apparaît dans le banc GT/682, équivalent du banc DES/156, et du banc MEO/166.
Statut et assemblages fauniques : cet Horizon est défini par la FAD de son espèce indice *Heteroceras emerici* d'Orbigny, 1842 qui correspond à l'explosion morphologique des grands Heteroceratidae, ainsi que des formes de petite taille du groupe d'*Heteroceras moriezense* Delanoy, 1997, et *Heteroceras baylei*. D'autres taxons plus rares appartenant aux genres *Egoianites* et *Rouchadzeites* sont présents, ainsi que les tous premiers *Martelites* (*Martelites* aff. *gamkrelidzei*). On notera la persistance des Peirescinae avec *Spinocrioceras trachyomphalus* (Uhlig, 1883).

4.5.4.2. Sous-zone à Sarasini

Auteur : proposée pour la première fois par Delanoy (1990) en tant que zone.
Espèce indice : *Martelites sarasini* (Rouchadze, 1933).
Coupe de référence : la coupe MEO, entre les bancs MEO/176 et MEO/193.
Statut et assemblages fauniques : cette sous-zone débute par l'Horizon à Puzosianum et est donc définie par l'apparition d'*Anglesites puzosianum* (d'Orbigny, 1842). Elle est concrétisée par la prédominance des *Martelites* par rapport aux *Heteroceras*. Le genre *Kutatissites* Kakabadze, 1970, apparaît dans la partie supérieure de la sous-zone. D'une manière générale, on assiste en milieu de bassin à un appauvrissement progressif qualitatif et quantitatif des faunes d'ammonites.

4.5.4.2.1. Horizon à Puzosianum

Auteur : introduit pour la première fois en tant que biozone par Busnardo (1965).
Espèce indice : *Anglesites puzosianum* (d'Orbigny, 1842), très récemment révisé (Delanoy & Busnardo, 2007).
Coupe de référence : l'espèce indice est présente dans le banc MEO/176. Dans les coupes voisines ce niveau correspond aux bancs A/177 et DES/169.
Statut et assemblages fauniques : cet Horizon est défini par la FAD d'*Anglesites puzosianum* présent en grand nombre. Ils sont accompagnés de *Martelites sarasini* et d'*Heteroceras baylei*.

4.5.4.3. Sous-zone à *Pseudocrioceras waagenoides*

Auteur : cette unité a été proposée comme biohorizon par Kakabadze & Kotetichvili en 1995.
Espèce indice : *Pseudocrioceras waagenoides* (Rouchadze, 1938).
Statut : cette unité a été élevée au rang de biozone par Hoedemaeker & Rawson (2000), et plus récemment en tant que sous-zone par Reboulet & Hoedemaeker (2006). Bert et Delanoy avaient proposé à Digne (in Reboulet et al., 2007, inédit) de la ramener à son statut originel pour les raisons suivantes :

- répartition très localisée du genre *Pseudocrioceras* en liaison avec des contraintes écologiques très fortes (prolifération sur les pourtours du bassin vocontien et quasi-absence en domaine pélagique) ;
- présence conjointe des premiers *Pseudocrioceras* avec les derniers *Martelites* (Ropolo et al., 1998).

Toutefois, par consensus avec nos collègues du *Kilian Group* (Reboulet et al., 2007 inédit), et dans l'attente d'une meilleure connaissance des niveaux terminaux du Barrémien dans le bassin vocontien, le positionnement de cette unité au rang de sous-zone est accepté ici (Fig. 9), même si les *Kutatissites* présentent de meilleurs marqueurs potentiels. Dans cette attente il n'est pas possible de reconnaître une biochrono-sous-zone à Wagenoides qui reste donc au statut de (bio)sous-zone.
Assemblages fauniques : prolifération sur les pourtours du bassin vocontien du genre *Pseudocrioceras* Spath, 1924 où il est représenté par de nombreux taxons. Dans le domaine pélagique les *Pseudocrioceras* sont quasiment absents, et la sous-zone à *waagenoides* n'y a jusqu'à présent encore jamais été mise en évidence. Toutefois cette unité pourrait éventuellement être matérialisée en bassin par quelques représentants du genre *Kutatissites* Kakabadze, 1970, mais ce genre est encore très mal connu tant au plan paléontologique que stratigraphique.

4.6. Conclusions

Le schéma biochronologique proposé dans ce travail s'appuie le plus possible sur les renouvellements fauniques mis en évidence dans le Barrémien supérieur du Sud-Est de la France (Fig. 10), souvent associés avec les variations eustatiques, et surtout sur la connaissance de la position phylétique et de l'évolution des espèces indices qui lui servent de référence. L'extension de ce cadre biochronologique au domaine téthysien devrait en être facilitée ainsi que les corrélations à plus grande distance, même en l'absence des espèces indices. Les renouvellements fauniques peuvent être résumés comme suit :

- Zone à Vandenheckei (base du Barrémien supérieur) : renouvellement et diversification des Ancyloceratoidea ;
- Zone à Sartousiana : forte diversification des Hemihoplitidae au détriment des Pulchellidae au sommet de la zone après l'acmé du genre *Gerhardtia* ;
- Zone à Giraudi : les Hemihoplitinae et les Pulcheliidae ont disparu, forte diversification des Heteroceratidae notamment dans la partie inférieure de la zone, puis apparition et prolifération locales des genres *Kutatissites* et *Pseudocrioceras* dans la partie terminale de la zone.

Ce cadre biochronostratigraphique nécessite encore des recherches pour être affiné. La poursuite de cette démarche devra se faire en relation avec les révisions nécessaires des faunes d'ammonites qui lui servent de support, et en tenant bien entendu compte des données historiques. D'une manière générale, si la recherche d'une meilleure précision dans l'écoulement du temps est une nécessité pour les recherches paléobiologiques (entre autres), elle devrait se faire dans le cadre des horizons fauniques, et non par la multiplication des zones qui doivent rester des unités de références stables, reproductibles et cohérentes.

5. Les coupes étudiées

5.1. Domaine pélagique

Le Barrémien est caractérisé dans le bassin Vocontien par une sédimentation pélagique avec une alternance de marnes et de calcaires en bancs décimétriques à métriques. Etant donné la relative continuité des dépôts et de l'enregistrement paléontologique, il est possible de suivre en détail la succession et l'évolution des faunes d'ammonites. Le caractère de haute mer du Bassin Vocontien, largement ouvert sur la Téthys, est attesté par la prédominance des céphalopodes (principalement des ammonites).

5.1.1. Coupes A et A*

Travaux antérieurs : le stratotype du Barrémien (coupe A) a été désigné par Busnardo en 1963 lors du Colloque sur le Crétacé Inférieur. Il est situé le long de la route d'Angles (Alpes de Haute-Provence, France) ou la coupe A s'étend sur environ 660 m de long (500 m pour le Barrémien seul) à cheval sur deux collines orientées Est-Ouest. Cette coupe a été réellement étudiée pour la première fois par Kilian (1895) qui cite une liste de faune du Barrémien inférieur et supérieur, ainsi que de l'Aptien basal. La coupe est publiée pour la première fois par Busnardo (1963), puis par Delanoy (1994, 1997) pour sa partie supérieure, et plus récemment dans les travaux de Vermeulen (2002, 2005).
La coupe complémentaire A* a été décrite pour la première fois lors du *First Meeting of the G.P.A.* (Bert, 2012).
Description : la tranchée de la route permet de voir à l'affleurement toute la série du banc n°1 au banc n°232 qui affleure immédiatement sous les marnes bleues. Les bancs sont presque tangentiels à la route, ce qui permet de les suivre la plupart du temps dans de bonnes conditions, même si leur étude (exploitation) en est rendue de fait plus difficile.
La coupe débute au niveau du ravin de la butte cotée 981 par des alternances marno-calcaires de l'Hauterivien (Zone à Balearis - bancs n°1 à 35-2). Elle se poursuit par la « barre calcaire à *Pseudothurmania* » (bancs n°36 à 71). La première limite Hauterivien-Barrémien désignée par Busnardo (1963) était fixée au mur du banc n°75, mais depuis, la découverte de représentants du genre *Avramidiscus* / *Taveraidiscus auctorum* (ex. *Spitidiscus*) l'a ramené au banc n°72 (Busnardo & Vermeulen, 1986). Jusque vers le sommet de la Zzone à Pulchella, la sédimentation est assez marneuse. L'alternance calcaires / marnes est régulière avec des épaisseurs sensiblement équivalentes, dans les deux zones de base (Hugii *auctorum* et Nicklesi). A partir de la Zone à Pulchella, les niveaux deviennent franchement plus marneux, pour devenir à dominante calcaire au sommet de la même zone. Plus haut dans la série, cette tendance calcaire se confirme, et les bancs peuvent devenir franchement épais avec des interlits marneux très réduits. En général, cette induration va de paire avec un certain appauvrissement quantitatif de la faune. A peu près au milieu de la Zone à Vandenheckei, on voit apparaître un important jeu de failles qui perturbe la série. Il perturbe ainsi les successions jusqu'à la Sous-zone à Limentinus. Cet « accident tectonique » est à l'origine d'erreurs de levés et de problèmes de corrélation dans les publications de la littérature, et par conséquent d'interprétations peu fiables en ce qui concerne les successions fauniques et leur évolution. Certains bancs de la Sous-zone à Feraudianus présentent des anomalies de dépôts (réductions / glauconie / firmgrounds / concentrations de faunes, etc.). D'autres niveaux repères caractéristiques du secteur n'ont pu être mis en évidence au bord de la route sur la coupe A. Au dessus de la Zone à Sartousiana, et en particulier au dessus du gros banc sommital de la Sous-zone à Feraudianus (Horizon à Autrani - banc n°167), la succession redevient franchement marneuse : c'est la fameuse « vire à *Heteroceras* » des auteurs. La coupe se poursuit par des bancs plus indurés jusqu'à une nouvelle faille dont le rejeu est inconnu. A noter aussi l'existence d'un petit niveau à cendres volcaniques. Plus loin, la coupe s'interrompt par un champ taillé dans les marnes bleues aptiennes. Cet ensemble appartient à une coupe complète du Crétacé qui démarre du Pont St Julien (Tithonien/Berriasien), jusqu'au sommet de la crête de Chamatte (Eocène).

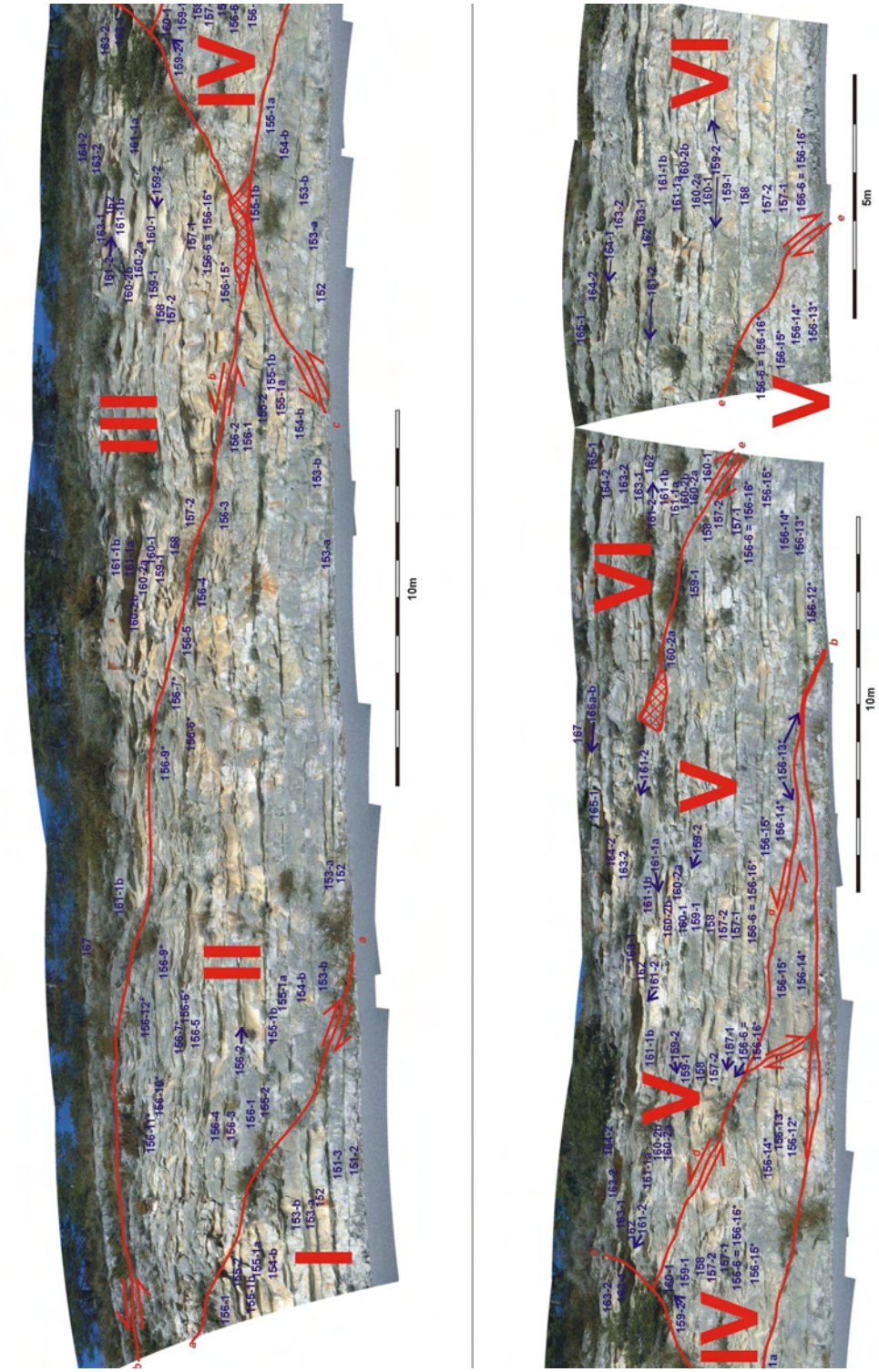


Figure 11. Photographie panoramique à grand champs de la partie inférieure du Barrémien supérieur (pars) du stratotype de la route d'Angles (coupe A, colline Est, Alpes de Haute-Provence, France). Les failles et leurs rejeux sont en rouge, les zones d'écrasement sont hachurées, et les numéros de bancs sont en violet.

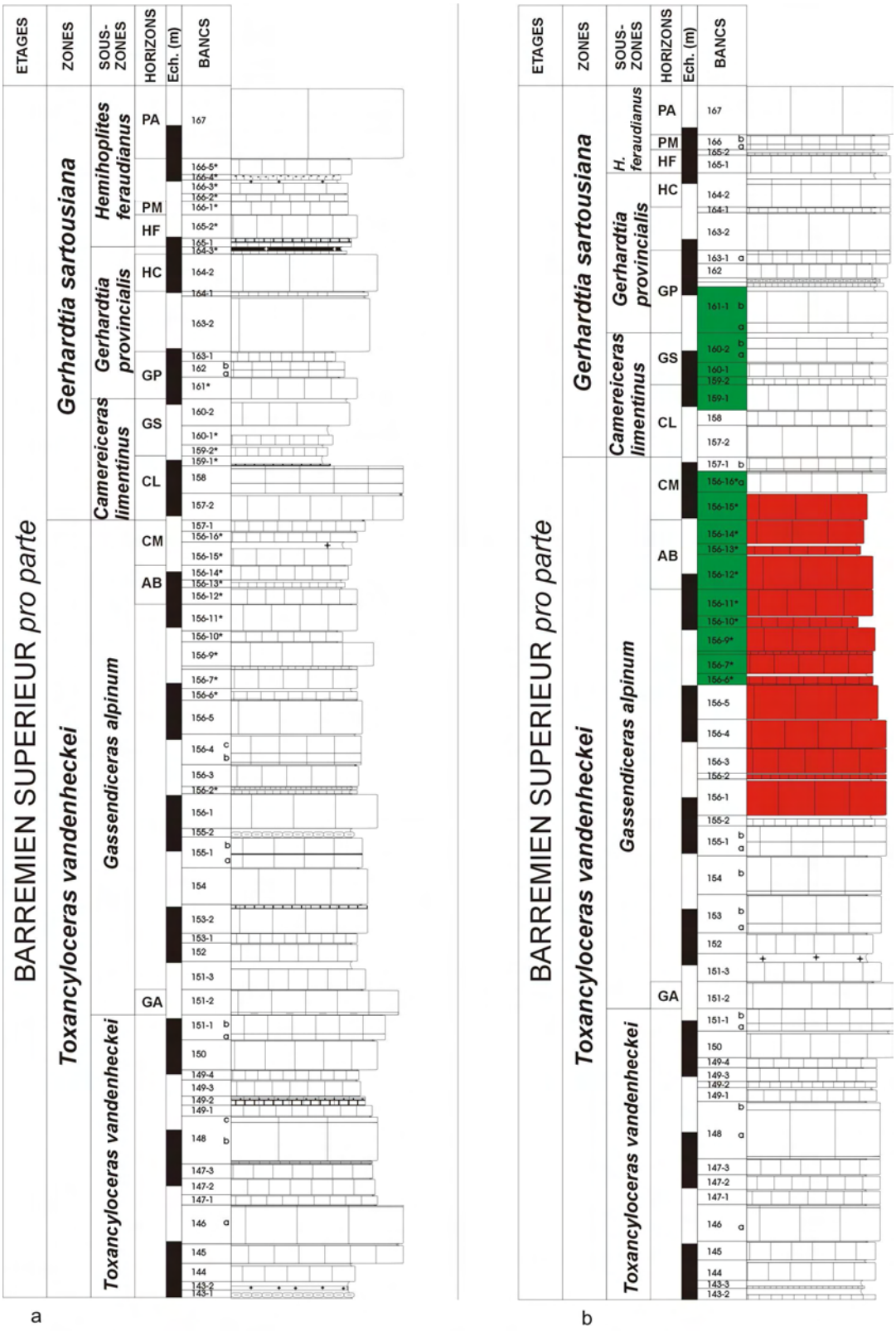


Figure 12. a. Le Barrémien supérieur (*pro parte*) de la coupe A* (colline Ouest) du stratotype d'Angles (Alpes de Haute-Provence, France). Dans les figures suivantes, les horizons sont notés : MF/ND=horizons à Fallax et Didayana, Hco=Horizon à Communis, GA=Horizon à Alpinum, AB=Horizon à Breistrofferi, CM=Horizon à Marchandi, CL=Horizon à Limentinus, GS = Horizon à Sartousiana, GP=Horizon à Provincialis, HC=Horizon à Casanovai, HF=Horizon à Feraudianus, PA=Horizon à Autrani. A noter que GS est un horizon acméique. **b.** Nouveau log de la coupe A du stratotype de la route d'Angles pour le Barrémien supérieur (*pro parte*) (colline Est, Alpes de Haute-Provence, France). Les bancs rouges sont ceux influencés par les failles synsédimentaires, les bancs verts sont ceux manquants dans le levé historique et/ou ont été renumérotés (cf. texte).

Malheureusement, la partie basale du Barrémien supérieur est exposée dans de très mauvaises conditions au bord de la route (colline Est). Premièrement en raison des difficultés d'accès de la coupe le long d'un talus en falaise. Deuxièmement en raison des failles synsédimentaires déjà évoquées qui perturbent la succession locale des bancs et ne permet pas leur étude (Fig. 11). Et enfin par l'existence de certaines anomalies de dépôts (réduction de la sédimentation) qui ont déjà été signalées dans la littérature (Bert et al., 2008). Des corrélations entre les deux côtés de cet ensemble faillé ont été proposées par Busnardo (1965 – par omission entre les bancs 155 et 156), et Vermeulen (2005, fig. 82 – par addition d'un certain nombre de bancs entre les n°155-2 à 162). Malheureusement ces propositions ne correspondent pas à la succession des bancs observées *in situ* et ne permettent pas de corrélation avec les autres coupes du même secteur qui offrent pourtant une très bonne continuité latérale banc par banc.
Etant donné les difficultés rencontrées dans la coupe de référence A, une nouvelle coupe (notée A*) a été levée dans la continuité verticale de la série de la première colline du stratotype (colline Ouest). Pour ce travail, la coupe A* (Fig. 12a) montre les deux premières zones du Barrémien supérieur (zones à Vandenhekei et à Sartousiana), celles qui concentrent le plus d'anomalies dans le levé historique A. Autant que possible, la numérotation des bancs suit celle du stratotype A, mais les différences ou additions de bancs ont été notées « * ». Ce nouveau levé inclut les horizons à Breistrofferi et Marchandi (bancs A*/156-12* à 156-15*), jamais reportés jusqu'à présent le long de la route (colline Est). D'autres différences peuvent être relevées entre les coupes A et A*. En particulier la coupe A* est un peu plus développée dans la Zone à Sartousiana. Ainsi, la Sous-zone à Feraudianus y est un peu plus complète que le long de la route où elle montre des anomalies de dépôts.
La contribution de la coupe A* (colline Ouest du stratotype) permet à présent une nouvelle approche pour les corrélations entre les deux côtés de l'ensemble faillé du bord de la route (coupe A, colline Est). Pour se faire, une photographie panoramique HD à grand champ a été effectuée sur une longueur totale d'environ 65 m le long de la route (Fig. 11). Ces nouvelles observations permettent de reprendre et de compléter le log de Busnardo (1965) enrichi par Vermeulen (2005). Les bancs supplémentaires (notés *) ont été numérotés en fonction de la coupe voisine A*. Ainsi, on observe pas moins de six compartiments entre les failles, notés de I à VI d'Ouest en Est. Les compartiments I et II sont légèrement décalés l'un par rapport à l'autre (décalage d'environ 1 m), mais sont séparés des autres compartiments par une faille (b) qui décale la succession de plus de 4 m et se poursuit sur au moins 60 m le long du talus. Dans le compartiment II, au dessus des bancs n°156-3 et n°156-5 en particulier, il devient très difficile d'observer les bancs *in situ* en raison de leur inaccessibilité. La photo panoramique et la comparaison avec la coupe A* permettent de compléter le log au moins jusqu'au banc n°156-12*. D'un autre côté, une certaine continuité entre les compartiments III, IV et V (faible rejeu de failles c et d), permet de numéroter la succession vers le bas du banc n°160-1 au banc 156-12*. Ce dernier n'est observable que sur une très courte distance seulement dans la partie la plus basse des compartiments IV et V. A noter qu'en raison de la disparition en biais du compartiment IV, le banc n°156-13* s'épaissit notablement dans le compartiment VI. La succession « normale » s'observe à nouveau à partir du banc n°156-6 (=156-16*), bien qu'à partir du banc 157-2 jusqu'au n°162 (9 bancs au total) la succession observée ne soit curieusement pas en accord avec les levés de la littérature. Finalement, à partir de ces observations, il apparaît que le levé historique A est incomplet entre les bancs 156-5 et 156-6 (=156-16*), où il manque une douzaine de bancs (sur une épaisseur d'environ 3 m), et est défectueux entre les bancs 157-2 et 162. Un nouveau log de référence est nécessaire (Fig. 12b – voir Busnardo, 1965 ; Delanoy, 1994, 1997 ; Vermeulen, 2005 ; Bert et al., 2013 pour la distribution des faunes d'ammonites).

Les nouvelles coupes de références A (Fig. 12b) et A* (Fig. 12a) du stratotype sont complémentaires et permettront d'optimiser les futures études sur le Barrémien supérieur.

5.1.2. Coupe A'

Travaux antérieurs : cette coupe a été décrite pour la première fois par Bert et al. (2013).
Description : dans le secteur immédiat du stratotype, la coupe A' a été levée en tant que coupe complémentaire sur la colline voisine. Cette coupe a donné plusieurs exemplaires du genre *Gassendiceras*, et concerne uniquement la Zone à Vandenhekei (pars) pour ce travail (Fig. 13).

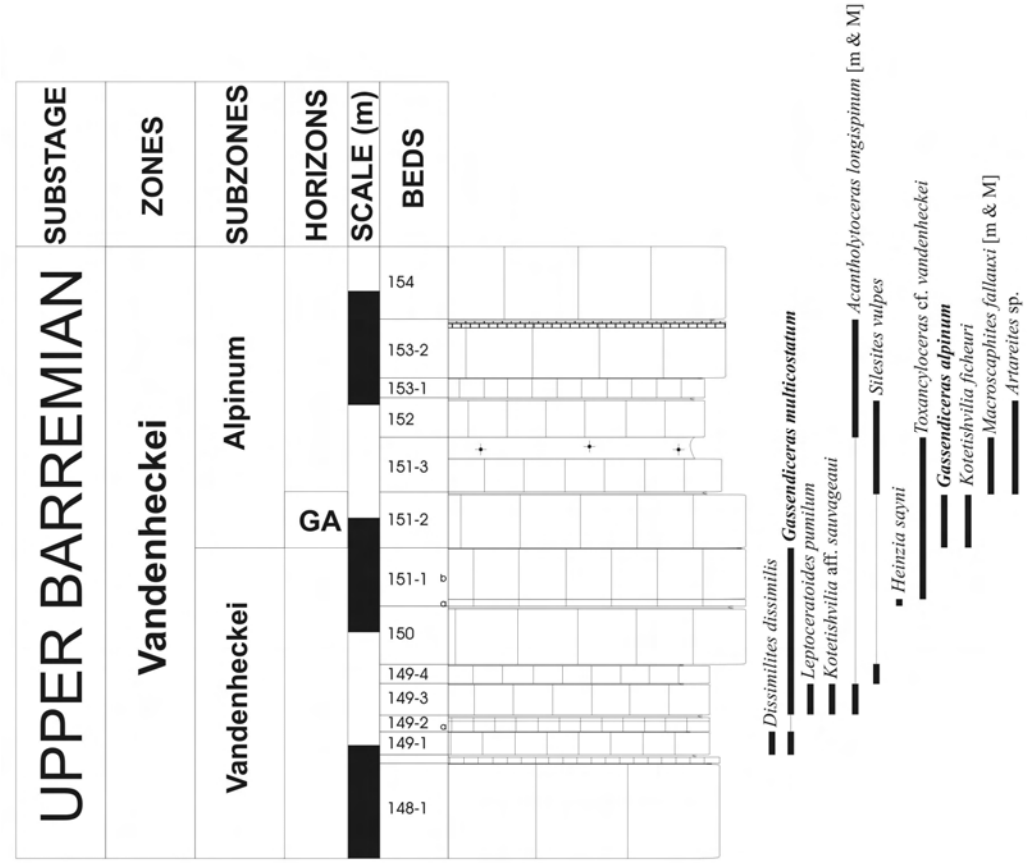


Figure 13. Coupe A' près de Angles (coupe complémentaire au stratotype du Barrémien – Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

5.1.3. Coupes LAC et GRY

Travaux antérieurs : La coupe LAC a été figurée pour la première fois par Bert et al. (2008), et la coupe GRY par Bert et al. (2013).
Description : la coupe LAC (Fig. 14), à proximité de St André les Alpes, est voisine de la coupe MEO dont elle représente la continuité latérale (voir Delanoy 1994, 1997 ; Bert et al. 2008). La coupe démarre assez bas dans le Barrémien inférieur mais n'est pas accessible en toutes saisons en raison de la montée des eaux du lac une partie de l'année. Seule une partie du Barrémien supérieur (la partie la plus accessible à partir de l'Horizon à Alpinum jusqu'à l'Horizon à Autrani) a pour le moment été levée. Elle a fourni de nombreuses ammonites et son développement important en fait l'une des meilleures coupes du secteur. Potentiellement c'est aussi l'une des plus complètes.

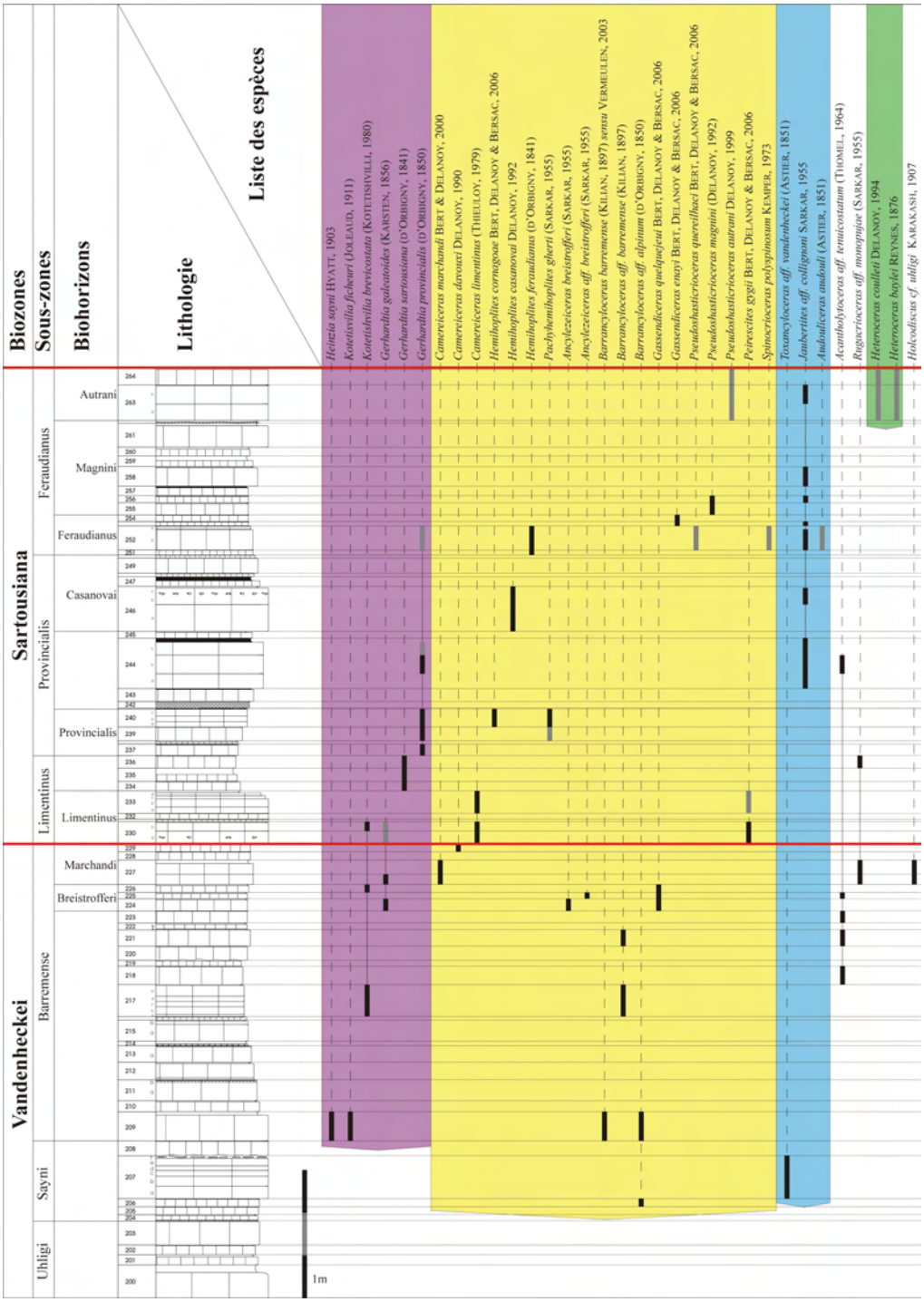


Figure 14. Coupe LAC près de Saint André les Alpes (Alpes de Haute Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

La coupe voisine GRY (Fig. 15) a également fourni de nombreuses ammonites, et en particulier plusieurs *Gassendiceras*. Bien que très difficile d'accès, cette coupe est très complète dans sa partie inférieure, puisque la succession est visible depuis le Valanginien supérieur, mais elle est malheureusement assez limitée vers le haut et n'atteint pas le sommet de la Sous-zone à Feraudianus.

Les deux coupes LAC et GRY sont de bons compléments à la coupe du stratotype du Barrémien d'Angles et lui sont très similaires bien qu'un peu plus dilatées.

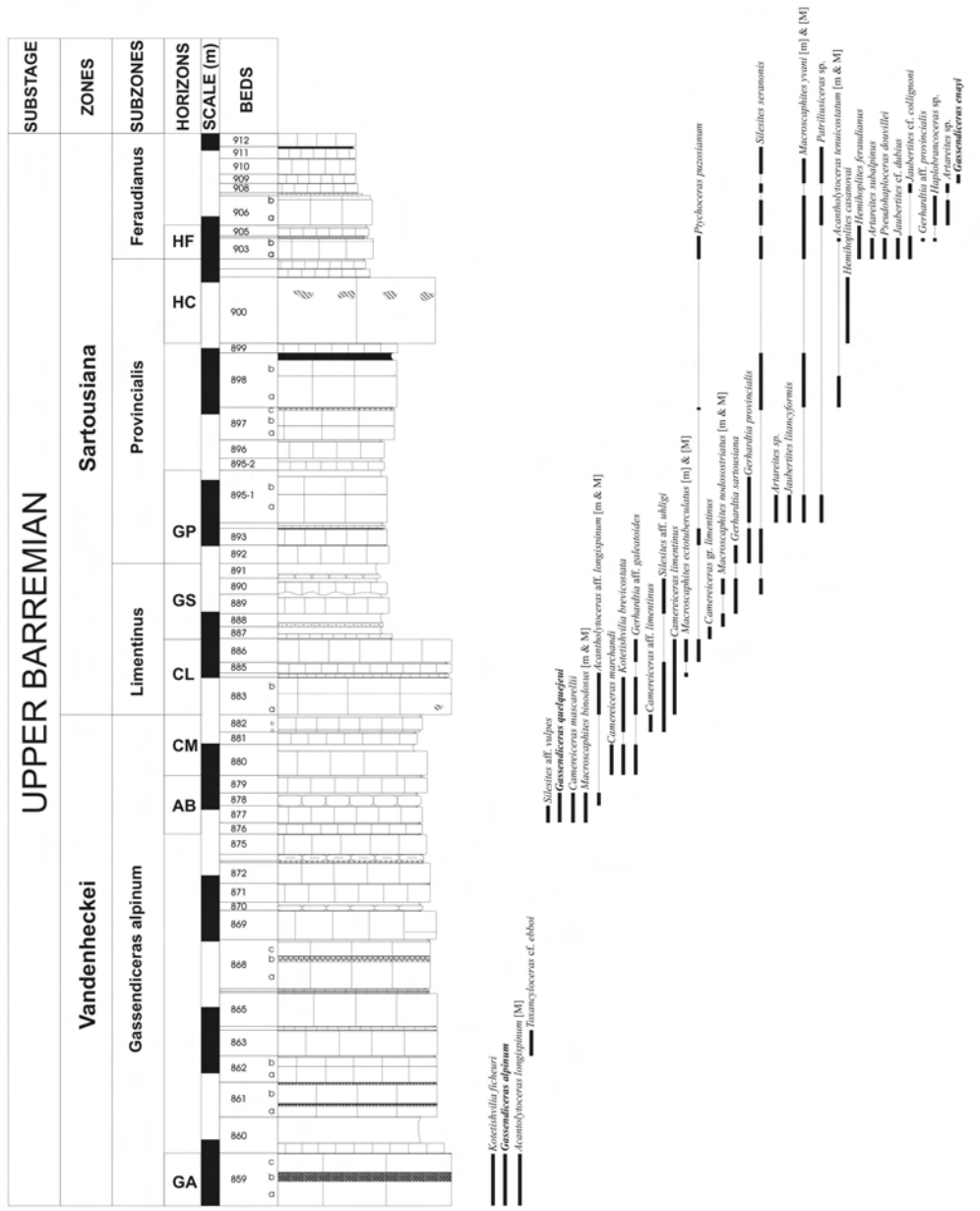


Figure 15. Coupe GRY près de Saint André les Alpes (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

5.1.4. Coupes G12 et G15

Travaux antérieurs : les coupes G12 et G15 ont été citées pour la première fois par Bert et al. (2013).
Description : bien que légèrement plus réduite que les coupes précédentes, la coupe G12 (Fig. 16) montre la partie inférieure du Barrémien supérieur dans d'excellentes conditions, et en particulier les Zones à Vandenheckei et à Sartousiana. La coupe G15, qui est une extension latérale de la coupe G12, a fourni de nombreux *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum.

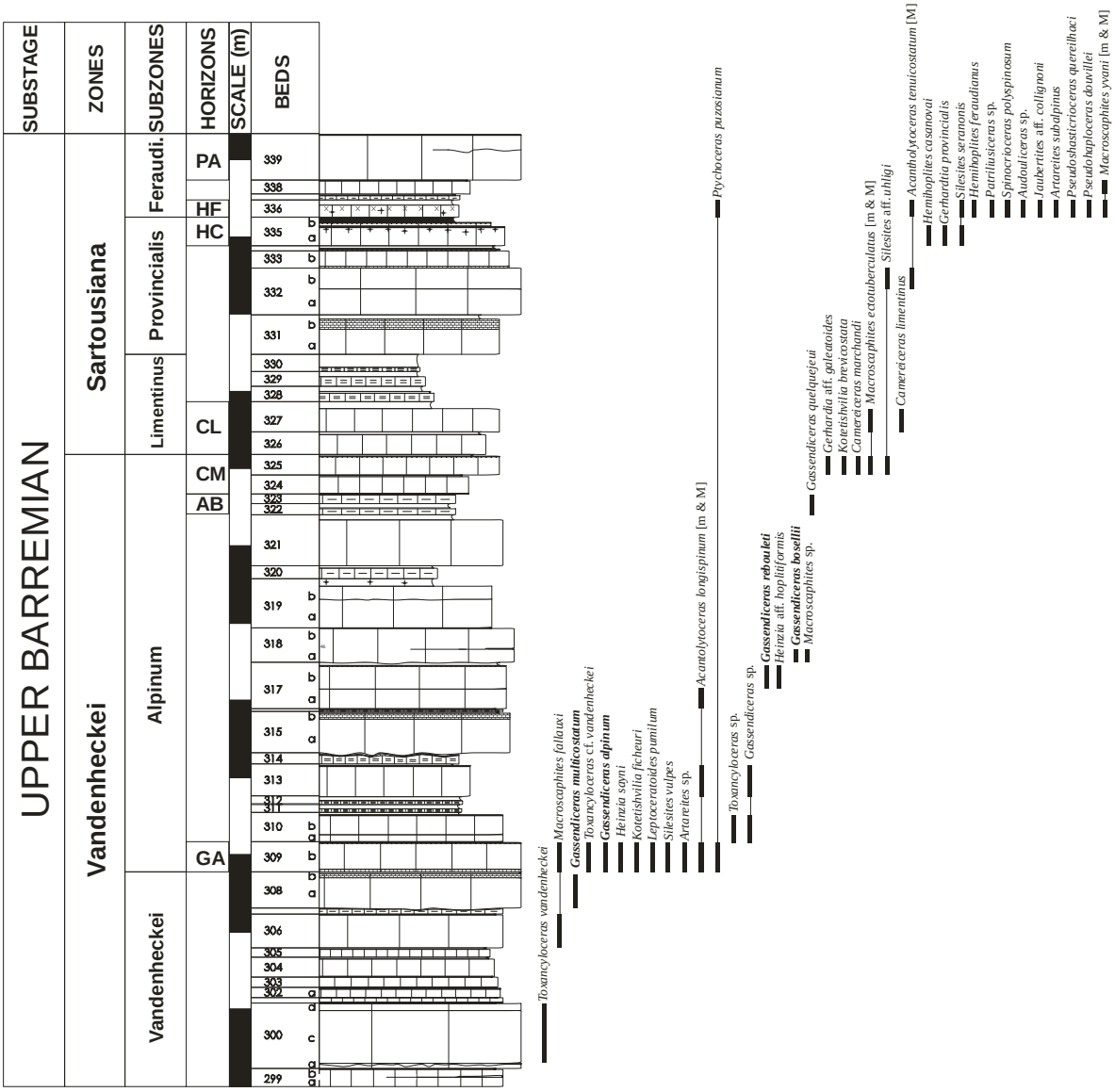


Figure 16. Coupe G12 près d'Angles (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

5.1.5. Coupe VIG2

Travaux antérieurs : si la coupe VIG est connue depuis longtemps (Delanoy, 1994, 1995, 1997), la coupe VIG2 n'a été publiée que récemment (Bert et al., 2013) bien qu'elle ait fourni des ammonites à Thomel (1964).

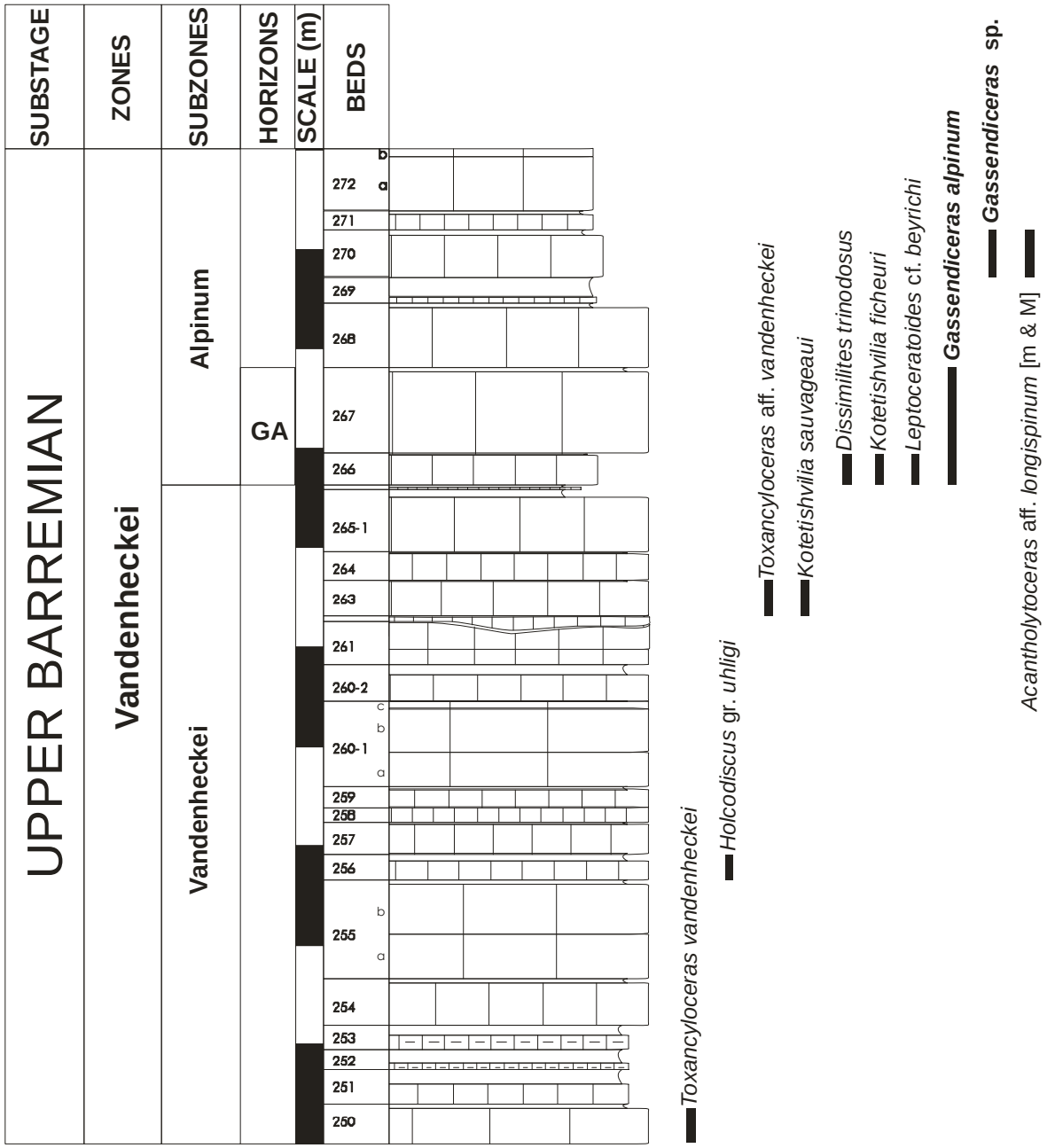


Figure 17. Coupe VIG2 près de Barrême (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

Description : quelques centaines de mètres en amont de la coupe VIG, une très bonne coupe de la base du Barrémien supérieur a été levée. Comparée aux autres coupes décrites ici, la coupe VIG2 est la plus dilatée et la moins fossilifère (plus grande dispersion des fossiles dans les bancs) (Fig. 17, pars). Elle commence avec une grande surface structurale datée de la partie inférieure de la Zone à Vandenhekei [*T. vandenhekei* a été observé dans le banc n°250], surmontée par une série de bancs métriques entre lesquels sont insérés quelques bancs décimétriques (bancs 251 à 260). La partie inférieure de la coupe n'est pas très étudiable en raison de sa difficulté d'accès et n'a livré que quelques rares Barremitidae et *Holcodiscus* (banc 256). Des fragments de *T.* gr. *vandenheckei* ont été observés en éboulis. En remontant dans les bancs, la coupe devient plus accessible quoique très redressée ; elle a livré une faune peu abondante dont les éléments les plus significatifs sont *Gassendiceras alpinum* et *Kotetichvillia fischeuri* dans les bancs 265 à 267. En particulier le banc n°266 a donné

plusieurs spécimens de *G. alpinum* très bien préservés, dont un unique grand spécimen adulte et complet avec la préservation du péristome (Pl. 1, Fig. 1 ; Pl. 2, Fig. 1). Le reste de la coupe montre quelques petits slumps à partir du banc n°273. Les prélèvements ont été menés initialement en collaboration avec l'équipe de l'association de collectionneurs du C.E.M. (Saint André les Alpes) dirigée par G. Delanoy, mais la plus grande partie du matériel récolté (hors *Gassendiceras*) ne m'a malheureusement pas été communiquée par la suite pour étude…

5.2. Domaine hémipélagique

5.2.1. Coupe MJ1

Travaux antérieurs : cette coupe est étudiée pour la première fois par Bert (2009). Avant ça, elle n'a jamais fait l'objet d'une description détaillée dans la littérature. Le secteur est toutefois cité par Cotillon (1971).

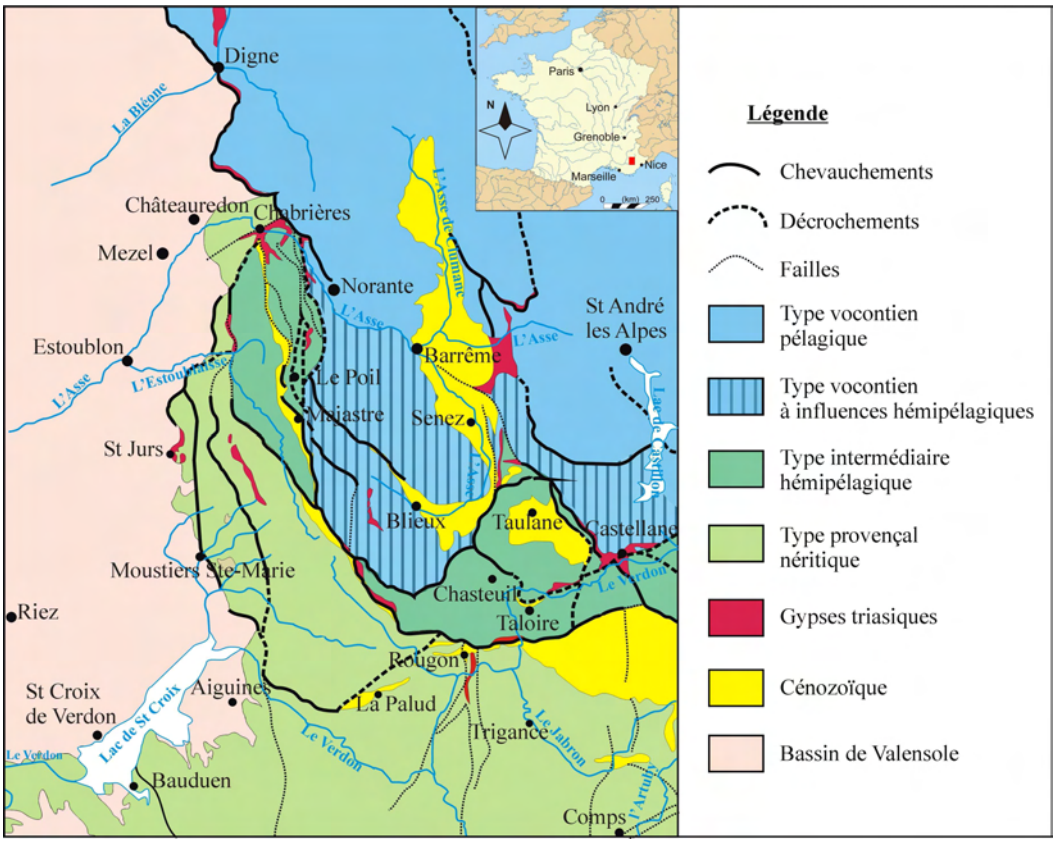


Figure 18. Localisation du secteur de Majastre, et Carte paléogéographique et structurale entre Digne et Castellane (Alpes-de-Haute-Provence, Sud-Est de la France). D'après Bert, 2009.

Description : le Barrémien du secteur de Majastre appartient à l'Unité Tectonique de la Maline - Synclinal de Majastre (Fig. 18). Cette unité est juxtaposée aux faisceaux de décrochement du Poil, dont l'ensemble se subdivise localement en une série d'unités tectoniques limitées par des contacts anormaux (Ganeval, 1973). Cet ensemble détermine un couloir Nord-Sud limité à l'Est par la zone des faciès vocontiens (milieu pélagique du secteur de Barrême - Blieux), et à l'Ouest par le bassin tertiaire de Valensole (zone provençale et péri-alpine). D'autre part, le Faisceau du Poil, par l'intermédiaire d'un décrochement secondaire et avec le seul gypse triasique en intercalation, poursuit au Sud l'anticlinal (ou dôme) de Châteauredon - Chabrières. Ce dôme est en contact par chevauchement principal

avec l'Unité Subalpine, et en contact direct avec le bassin de Valensole ; il appartient par conséquent au domaine d'affinité provençale. Le couloir Nord-Sud de Majastre, associé au faisceau décrochant du Poil, présente une grande variabilité dans le détail, avec des séries lithologiques sujettes à variations sur des distances parfois assez faibles, ainsi que de nombreux paléoreliefs. Il est en réalité composite (Fig. 19) et comporte à l'Ouest un secteur d'affinités provençales, et à l'Est un autre qui se rattache plutôt au domaine vocontien, rendant visible les faciès de transition hémipélagique entre les deux. Ainsi, l'unité de la Maline - synclinal de Majastre (surmontée par le tertiaire subalpin) est coincée entre deux chevauchements qui la séparent des unités du Montdenier et de Moustiers à l'Ouest, et des unités du Chiran et de l'Hauteur - Mourre de Chanier, puis du synclinal de Blieux à l'Est.
Le Crétacé inférieur du secteur de Majastre a été très peu étudié sur le plan paléontologique et biostratigraphique, mais il est néanmoins cité par Cotillon (1971) qui y a reconnu la plupart des termes de sa séquence virtuelle. La coupe décrite se situe dans les derniers termes du Barrémien, juste sous la discontinuité aptienne reconnue par Cotillon, à l'interface des calcaires barrémiens et des marnes apto-albiennes (Fig. 20). Avant de passer aux marnes bleues strictement albiennes, ces marnes sont chargées de glauconie et de nodules phosphatés sur plus de 1,50 m, et Cotillon (1971, p. 99) y signale une microfaune de l'Aptien supérieur (Gargasien et Clansayesien).

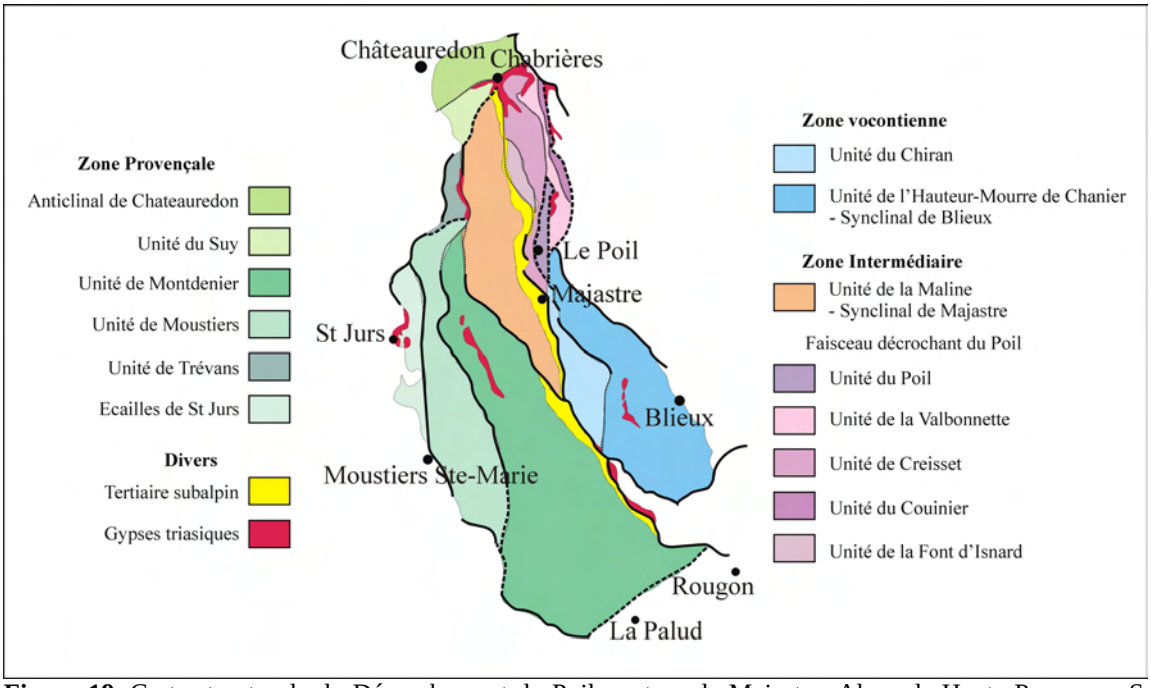


Figure 19. Carte structurale du Décrochement du Poil, secteur de Majastre, Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France. D'après Bert, 2009.

Le dernier niveau (n°108 – Fig. 20) du Barrémien de Majastre, le plus fossilifère, est constitué par du calcaire glauconieux très riche en petit « *Barremites* » qui avait été lui aussi reconnu par Cotillon (« formation 22 », 1971, p. 91), et daté par lui de la partie basale du Barrémien supérieur sans plus de précision. La coupe a été levée (Fig. 20), et de nouvelles récoltes ont révélé la présence, dans le banc n°108, d'une très riche faune d'ammonites presque exclusivement constituée par les Barremitidae : *Nikolovites* aff. *charrierianus* (d'Orbigny, 1842) (Pl. 37, Fig. 4) et *Barremites raspailli* Kilian, 1910 (Pl. 37, Fig. 5). Le reste de la faune d'ammonites est constitué par : *Heinzia hoplitiformis* (Sayn, 1990), *Kotetishvilia sauvageaui* (Hermite, 1879) (Pl. 37, Fig. 3a-b), *Camereiceras* aff. *rusticus* (Vermeulen, 1996), *Toxancyloceras* cf. *vandenheckei* (Astier, 1851), *Gassendiceras* sp., *Acantholytoceras* aff.

longispinum (Uhlig, 1883) [M & m], *Dissimilites trinodosus* (d'Orbigny, 1842), *Artareites landii* Bert, 2009 (Pl. 37, Fig. 1a-d, 2), *Phyllopachyceras infundibulum* (d'Orbigny, 1841), et *Hypophylloceras ponticuli* (Rousseau, 1842). Cette association faunique permet un bon positionnement, dans le cadre biochronologique proposé, au sein de la Zone à Vandenheckei. Plus précisément entre les horizons à Alpinum et à Breistrofferi (Fig. 9). Ce niveau à « petits *Barremites* » est un bio-repère très important sur toutes les marges néritiques des Arcs de Castellane et de Nice, où il est représenté avec une certaine constance. Mais, bien que connu depuis longtemps, il n'a été correctement daté pour la première fois que part Bert (2009).

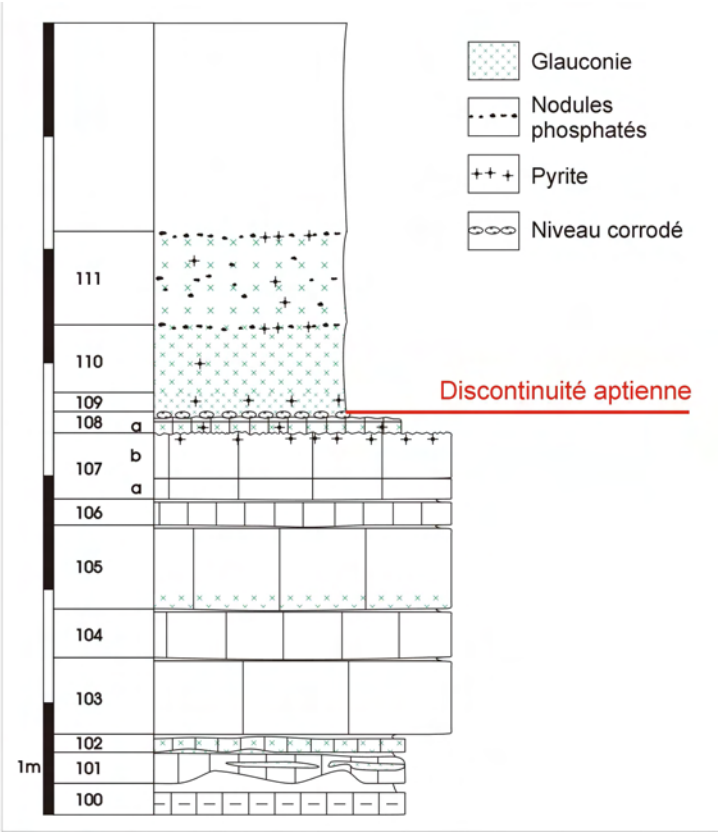


Figure 20. Coupe du Barrémien de Majastre (MJ1), Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France.

5.3. Domaine néritique

Au Sud du Bassin Vocontien (Fig. 1, 7), le domaine néritique est représentatif d'un environnement de marge circalittorale ouvert sur la mer, riche en faunes benthiques et en céphalopodes. Dans ce secteur, la continuité latérale des coupes est souvent moins précise que pour le bassin, en raison d'une grande activité paléotectonique qui a localement fait varier l'espace disponible pour la sédimentation (Cotillon et al., 2000). Comparés au domaine pélagique, les taux de sédimentation sont généralement bas (Cotillon, 1971). La présence de glauconie et de niveaux de haute énergie est parfois associée avec des épisodes de condensation et des lacunes sédimentaires (Bersac et al., 2010).

5.3.1. Coupe SO

Travaux antérieurs : cette coupe a été étudiée pour la première fois par Bert et al. (2013).

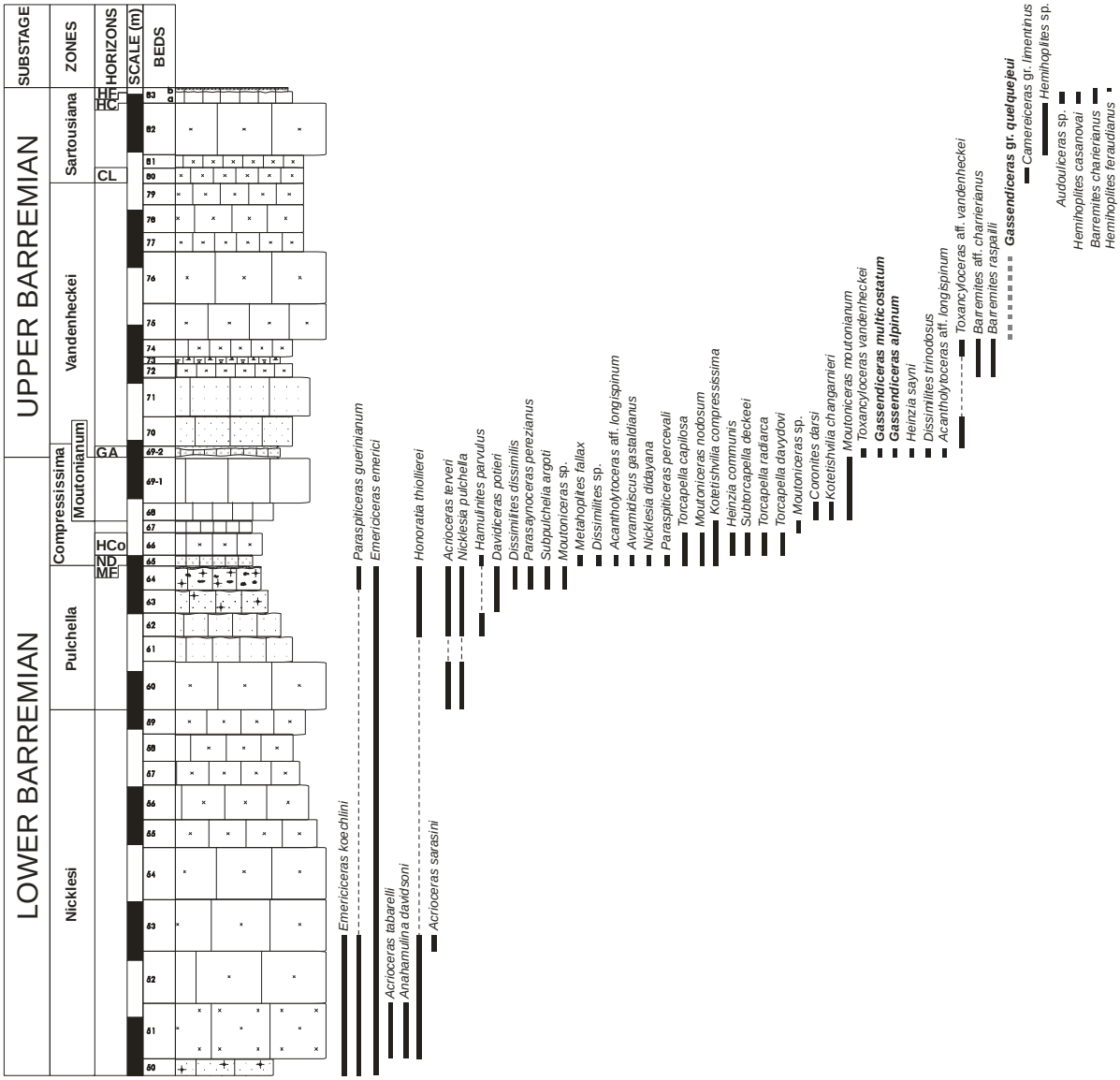


Figure 21. Coupe SO près de Rougon (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

Description : la coupe SO a été levée à la limite péri-provençale distale de la plate-forme Sud-Vocontienne, dans la partie Ouest de l'Arc de Castellane dont le cadre stratigraphique a déjà été tracé par Busnardo & Cotillon (1964) et Cotillon (1971). Le log a été effectué au sommet de la formation calcaire du Crétacé inférieur et inclut l'intervalle Barrémien depuis le sommet de la Zone à Nicklesi (Barrémien inférieur), jusqu'à la Zone à Sartousiana (Sous-zone à Feraudianus) sur une épaisseur d'environ 17 m. La distribution des faunes d'ammonites est donnée sur la Fig. 21, et leur abondance permet de reconnaître les zones d'ammonites et d'établir des corrélations valables avec le bassin. Le Barrémien terminal est toujours absent dans ce secteur par troncation de la discontinuité Aptienne (Cotillon et al., 2000) qui sépare les calcaires Eocrétacés des marnes Apto-Albiennes. Il peut être noté que la glauconie est présente dans les bancs, particulièrement dans les niveaux de la Zone à Pulchella. Le banc n°69-2 détermine la base du Barrémien supérieur par l'apparition de *Toxancyloceras vandenheckei* et de *Heinzia sayni*. La présence dans le même banc de *Gassendiceras multicostatum* et *G. alpinum* suggère un épisode de concentration / condensation de la partie inférieure de la Zone à Vandenheckei. Les trois bancs 72 à 74 sont très riches en « petits *Barremites* » [*Nikolovites* aff. *charrierianum* et *Barremites raspailli*] et correspondent au

niveau décrit précédemment dans le secteur de Majastre (cf. supra et Bert, 2009a). Au dessus de la Sous-zone à Provincialis, le reste de la coupe est plus carbonatée et très peu fossilifère, ce qui rend plus difficile la reconnaissance biostratigraphique. Cependant, un très grand moule externe attribué à *Gassendiceras* gr. *quelquejeui* peut être observé en place dans le secteur de Comps, dans un équivalent latéral des bancs 75-76, ce qui caractérise l'enregistrement du sommet de la Zone à Vandenheckei (horizons à Breistrofferi / Marchandi). La présence d'un *Camereiceras* gr. *limentinus* dans le banc n°80 date l'Horizon à Limentinus, et ainsi la base de la Sous-zone à Sartousiana (*sensu* Bert et al., 2008). Le dernier banc de la coupe (n°83) est caractérisé par la forte présence d'*Hemihoplites casanovai* (Horizon à Casanovai), alors que *H. feraudianus* (Horizon à Feraudianus) est confiné à des flaques très glauconieuses et irrégulières, situées immédiatement en dessous de la surface stromatolitique érodée par la discontinuité Aptienne.

5.3.2. Coupe TAI

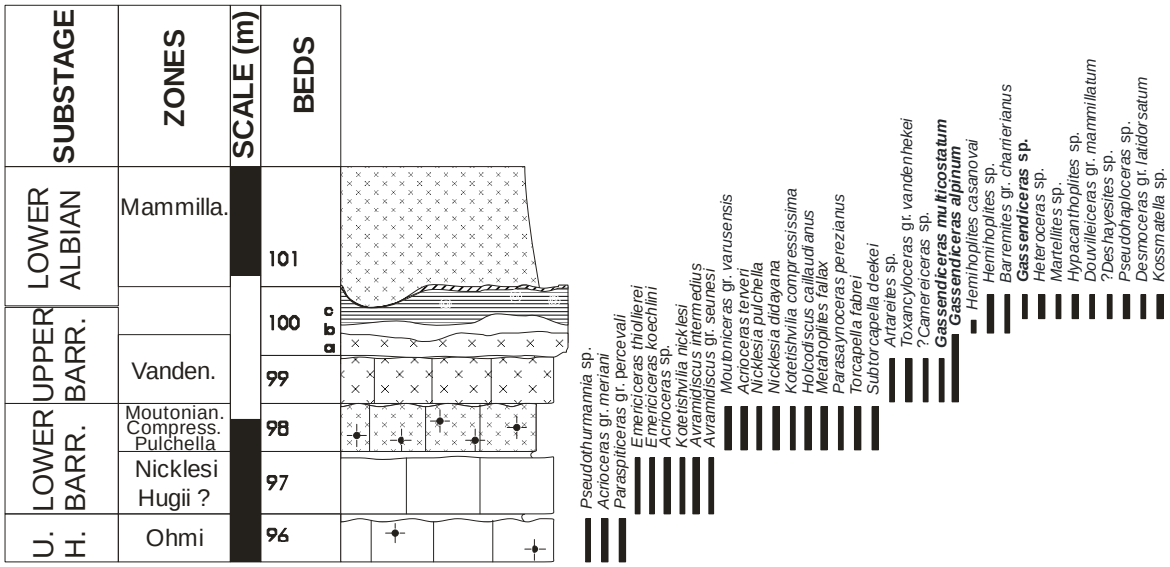


Figure 22. Coupe TAI près de Coursegoules (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France), avec la répartition des faunes d'ammonites.

Travaux antérieurs : cette coupe a été figurée pour la première fois par Bert et al. (2013).
Description : la coupe TAI appartient à la partie Sud-Est de l'Arc de Castellane. Le Barrémien mesure seulement quelques mètres d'épaisseur au sommet de la formation calcaire du Crétacé inférieur. Ces niveaux sont riches en fossiles brisés et surfaces d'arrêt de sédimentation (Cotillon, 1971; Bersac et al., 2010). Le levé a été effectué du sommet de l'Hauterivien au sommet de la formation calcaire. La distribution des ammonites est illustrée Fig. 22. Le Barrémien supérieur débute à la base du banc 99 avec l'apparition de *Toxancyloceras* gr. *vandenhekei*. La présence simultanée dans ce banc de *Gassendiceras alpinum* et de *G. multicostatum* indique un épisode probable de condensation / concentration à la base de la Zone à Vandenhekei. Le banc n°100 consiste en quatre différents sous-ensembles, mais ils forment une seule unité lithologique. Ces niveaux montrent une sédimentation perturbée avec des épisodes de dépôts de haute énergie, et leur épaisseur varie grandement en quelques mètres ou même disparaissent localement. Le niveau 100a (de 5 à 15 cm) a fourni un spécimen resédimenté de *G. alpinum*. Le niveau 100b (0-10 cm) est riche en « petits *Barremites* » non resédimentés [*N.* aff. *charrierianum* et *B. raspailli*], et représente le sommet de la Zone à Vandenhekei entre les horizons à Alpinum et à Breistrofferi (cf. supra et Bert, 2009a). Le niveau 100c (5-15 cm) consiste en un calcaire glauconieux très hétérogène

avec des structures oncolitiques et stromatolitiques. Sa faune d'ammonites est resédimentée et indique un âge qui correspond à un large intervalle entre le Barrémien supérieur (Zone à Vandenhekei) et l'Albien inférieur (Zone à Mammillatum). Le niveau 100d (1-3 cm) montre une structure stromatolitique laminée et réticulée dont la limite supérieure est marquée par une surface d'arrêt de sédimentation qui termine la série calcaire. Ce dernier niveau est recouvert par des marnes gréso-glauconieuses (niveau 101) visibles sur approximativement 1 mètre, et d'âge Albien probable.

5.3.3. Coupe CST

Travaux antérieurs : cette coupe a été signalée et décrite pour la première fois par Bersac et al. (2010).
Description : l'affleurement de Crétacé inférieur de la Montagne de Ruth semble être passé totalement inaperçu jusqu'à présent. Il n'a pas été non plus signalé lors du levé de la carte géologique au 1/50.000^{e} de Roquestéron (Ginsburg et al., 1980), bien qu'il affleure sur plus de deux cents mètres à la faveur d'une faille orientée Nord-Sud dans les terrains du Jurassique terminal. Cet affleurement est situé au sein de l'unité tectonique de la Montagne du Chiers. Cette situation, immédiatement à l'Ouest du Var et au Nord du Chaînon des Baous (Fig. 23) en fait l'un des affleurements de terrains crétacés inférieurs les plus orientaux et méridionaux de l'Arc subalpin de Castellane. De par sa position clé, il occupe ainsi une situation d'observation privilégiée pour les reconstitutions paléogéographiques. De plus, les faunes d'ammonites permettent de définir très précisément la biostratigraphie du gisement, et ainsi de mettre en évidence plusieurs niveaux de condensation taphonomique et des lacunes stratigraphiques, plus particulièrement au Barrémien supérieur et à l'Aptien.

Figure 23. Localisation de la coupe CST dans l'extrême Est de l'Arc de Castellane, Alpes-Maritimes, France.

L'assise néocomienne n'est que très partiellement visible (Hauterivien supérieur), tandis que le Barrémien affleure dans de bonnes conditions sur quelques mètres (Fig. 24). La coupe présente de bas en haut la lithologie suivante (épaisseurs maximales entre parenthèses) :

- Banc n°94 (20 cm) : calcaire glauconieux.
- Banc n°95 (40 cm) : calcaire grenu à rares passées ferrugineuses et très glauconieux. Ce niveau a fourni plusieurs moules internes d'ammonites mal conservées du genre *Pseudothurmania* Spath, 1923.

- Banc n°96 (33 cm) : calcaire gris, dur, peu glauconieux, et dont le toit est parcouru de terriers de section centimétrique, comblés par un calcaire plus glauconieux que la roche encaissante. Ce banc, très peu fossilifère, a néanmoins livré dans sa partie supérieure quelques fragments mal conservés de grandes ammonites hétéromorphes attribuables à *Emericiceras* gr. *emerici* (Leveillé, 1837) et *Emericiceras* gr. *koechlini* (Astier, 1855), ainsi que divers Barremitidae, et de rares *Kotetischvilia nicklesi* (Hyatt, 1903).

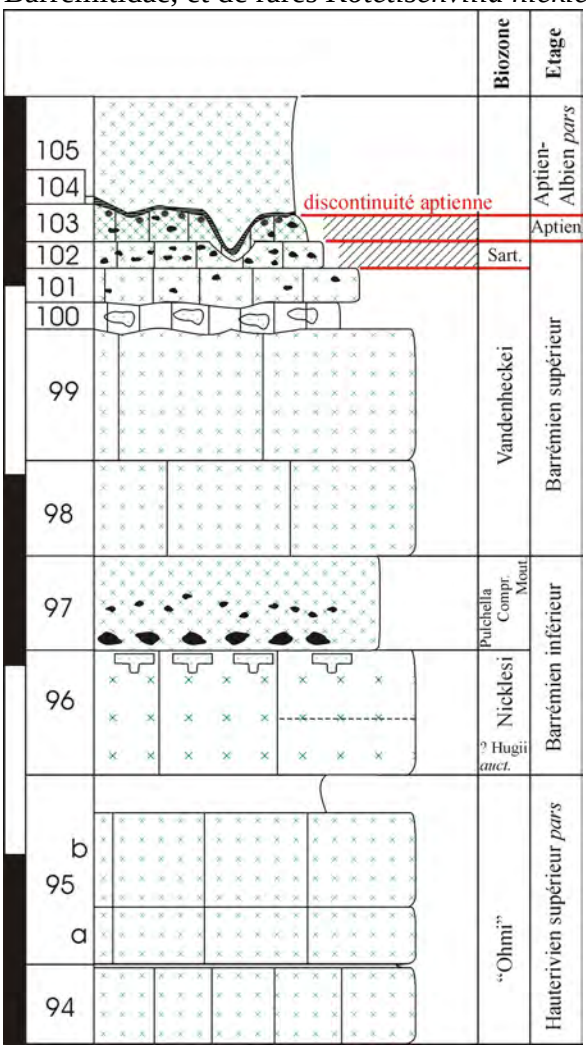


Figure 24. Coupe CST près de St Jeannet (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France).

- Banc n°97 (25 cm) : calcaire marneux très glauconieux, contenant de nombreux nodules phosphatés à organisation granodécroissante et débris de fossiles roulés et phosphatés. Il contient *Nicklesia pulchella* (d'Orbigny, 1841), *Kotetischvilia compressissima* (d'Orbigny, 1840), *Dissimilites dissimilis* (d'Orbigny, 1842), *Moutoniceras* gr. *nodosum* (d'Orbigny, 1850), *Parasaynoceras perezianus* (d'Orbigny, 1850), ainsi que de nombreux Barremitidae dont *Subtorcapella deeckei* (Kilian, 1915).

- Banc n°98 (25 cm) : calcaire très induré et glauconieux.

- Banc n°99 (35 cm) : calcaire très induré et glauconieux, à très nombreux *Barremites*. Ces deux derniers bancs ont livré quelques ammonites hétéromorphes mal conservées des genres *Gassendiceras* et *Toxancyloceras*.

- Niveau n°100 (9 cm) : calcaire gris hétérogène, assez glauconieux et riche en nodules phosphatés remplissant les interstices du toit du banc n°99. Ce niveau a livré quelques Hemihoplitidae *s. l.* resédimentés et indéterminables.

- Banc n°101 (9 cm) : calcaire homogène, peu glauconieux, contenant de très nombreux petits « *Barremites* » dont la plupart ont conservé leur test.

- Niveau n°102 (7 cm) : calcaire jaunâtre, assez glauconieux, riche en nodules phosphatés et dont les fossiles présentent certains caractères de réélaboration (*sensu* Fernandez-Lopez, 1995) : préservation des coquilles aragonitiques, bioérosion, facettes de troncatures, remplissage différentiel des loges successives des ammonites par rapport à la roche encaissante, surfaces de fractures, etc. La faune est très abondante et diversifiée ; elle est représentée pour l'essentiel par des formes benthiques (brachiopodes, gastéropodes, polypiers ahermatypiques, coraux encroûteurs, etc.). Les céphalopodes aussi sont nombreux, en particulier les bélemnites, les ammonites, et les nautiles qui paraissent néanmoins toujours plus rares. L'ammonitofaune est constituée par : *Hemihoplites feraudianus*, *Hemihoplites casanovai*, *Pachyhemihoplites* aff. *thomeli* Delanoy, 1992, *Pseudoshasticrioceras quereilhaci*, *Barremites strettostoma* (Uhlig, 1883), *Barremites difficilis* (d'Orbigny, 1841), *Nikolovites charrierianus*, *Pseudohaploceras douvillei* (Fallot, 1920), *Protetragonites crebisulcatus* (Uhlig, 1883), *Silesites seranonis* (d'Orbigny, 1841), *Macroscaphites yvani* (Puzos, 1832) [M] et [m], *Audouliceras* sp., ainsi que *Artareites* sp..

- Niveau n°103 (3 cm) : calcaire hétérogène, très glauconieux, à nombreux nodules phosphatés et galets issus du remaniement des niveaux 101 et 102. Son tiers supérieur est riche en oncolites de taille centimétrique dont les *nuclei* peuvent être formés d'un galet phosphaté ou d'un fossile remanié. Les rares fossiles récoltés sont des fragments réélaborés de piètre conservation et indéterminables spécifiquement : *Hypacanthoplites* sp. Une surface de discontinuité marque le toit du niveau 103 ; elle constitue la surface basale de chenaux orientés NNE-SSO qui peuvent éroder les bancs sous-jacents partiellement ou totalement, quelquefois même jusqu'au niveau 101.

- Niveau n°104 (1 cm) : encroûtement ferrugineux et phosphaté à structure stromatolitique réticulée et laminaire de type LLH dans la classification de Logan et al. (1964).

- Niveau n°105 : marnes gréso-glauconieuses visibles sur environ un mètre d'épaisseur.

Au dessus du niveau hauterivien terminal à *Pseudothurmania* (n°95) de la Zone à « Ohmi », la limite inférieure du Barrémien est fixée au mur du banc n°96 (Fig. 24) dont la partie supérieure est datée de la Zone à Nicklesi. La présence de la Zone basale à Hugii *auctorum* n'est toutefois pas à exclure, en particulier pour la partie inférieure du banc qui n'a, jusqu'à présent, fourni aucun fossile. Au dessus, les zones à Pulchella, Compressissima et Moutonianum sont bien caractérisées dans le niveau concentré n°97. Les bancs n°98 à 101 sont datés de la Zone à Vandenheckei. A noter que le banc 101 est l'équivalent du « niveau à petits *Barremites* » (banc 108 de la coupe de Majastre, cf. supra et Bert, 2009). Ce niveau est daté de la partie médiane de la Sous-zone à Alpinum. Les ammonites récoltées dans le dernier banc du Barrémien de la Montagne de Ruth (n°102) proviennent exclusivement de la Zone à Sartousiana, plus précisément de l'extrême sommet de la Sous-zone à Provincialis (Horizon à Casanovai) et de la base de la Sous-zone à Feraudianus (Horizon à Feraudianus). Le banc n°103 est le seul à contenir une faune de l'Aptien supérieur.

Par analogie avec les autres coupes du secteur voisin de Coursegoules (Cotillon, 1971 ; Tapoul, 1977 et données inédites), le niveau 105 est attribué à l'Aptien supérieur-Albien inférieur.

Cette analyse biostratigraphique permet de mettre en évidence au moins deux lacunes qui encadrent le banc 102 (Fig. 24) et qu'il est possible de dater assez précisément en rapport aux faunes d'ammonites. La première, barrémienne, est datée du sommet de la Zone à Vandenheckei (horizons à Breistrofferi et Marchandi), et comprend aussi les sous-zones à Limentinus et Provincialis *pro parte* (partie inférieure Zone à Sartousiana). La seconde lacune

concerne la totalité du Barrémien terminal, dès le sommet de la Sous-zone à Feraudianus (Horizon à Magnini), ainsi que l'Aptien inférieur/moyen. Par ailleurs, les caractéristiques du banc n°102 mettent en évidence des phénomènes complexes de remaniements sédimentaires. Ici les faunes sont mélangées et ne respectent pas la succession stratigraphique des espèces observées dans le bassin. Ce n'est pas le cas pour un simple phénomène de concentration sédimentaire avec baisse du taux de sédimentation (Marchand & Tarkowski, 1992 ; Fernandez-Lopez & Gomez, 1991), mais correspond d'avantage à un épisode de condensation taphonomique.

Paléogéographie : le secteur de la Montagne de Ruth est situé à l'extrémité Est du bloc basculé provençal, immédiatement au nord de l'accident des Baous (Dardeau, 1987). L'affleurement étudié est caractérisé au Crétacé inférieur par l'abondance de la glauconie, des lacunes de sédimentation et des phénomènes de concentration/condensation d'une part, et d'autre part par la présence d'une forte diversité faunique, avec une grande proportion de formes benthiques, mais aussi de nombreux céphalopodes. Ces caractères sont ceux d'un milieu de plate-forme ennoyée, plus ou moins ouvert sur l'océan au cours du temps. Ces observations viennent confirmer les reconstitutions paléogéographiques de Cotillon (1971, p. 274 à 277) : au niveau régional, le Crétacé inférieur de la montagne de Ruth est situé entre des séries néritiques plus dilatées au Nord et au Nord-Ouest, et celles, plus réduites, du domaine provençal au Sud. Cette réduction croissante du Crétacé inférieur du Nord au Sud et d'Ouest en Est, en particulier à l'approche de l'Arc de Nice est liée à l'affaissement de la partie Nord du bloc provençal (Dardeau, 1987).

La présence de dépôts condensés plus ou moins phosphatés et d'encroûtements microbiens au toit des calcaires barrémo-aptiens a été observée sur plus de 2.500 km sur la marge Nord de la Téthys (Delamette, 1988, 1990 ; Bréhéret, 1997). Dans le Sud-Est de la France, ces dépôts sont souvent formés d'un « béton phosphaté » à nodules et fossiles remaniés, et accompagnés de structures microbiennes situées à l'interface des calcaires néritiques barrémiens et des marnes glauconieuses apto-albiennes (Montenat et al., 1997 ; Guebhard, 1982 ; Cotillon, 1985), voire cénomaniennes (Caron et al., 1971 ; Royant et al., 1970 ; Rioult & Royant, 1975 ; Masse et al., 1990). La mise en place de ces niveaux est généralement attribuée aux perturbations climatiques et eustatiques mésocrétacées survenues au sein du domaine téthysien, et en particulier à l'événement anoxique global OAE1 de Schanger & Jenkyns (1976), modulées dans le cas de l'Est de l'Arc de Castellane par la tectonique synsédimentaire locale, en particulier les jeux de blocs basculés (Cotillon, 1985 ; Cotillon et al., 2000 ; Masse, 2002 ; Delamette, 1988 ; Bréhéret, 1997 ; Pasquini et al., 2004).

5.3.4. Coupe VA

Travaux antérieurs : la coupe a été décrite et figurée précédemment par Autran & Delanoy (1987).

Description : la coupe VA appartient au domaine provençal (Fig. 7). Le banc glauconieux 11 est concentré et représente la Zone à Vandenheckei. Ce banc a fourni des *Gassendiceras* appartenant à plusieurs espèces : *G. alpinum*, *G. multicostatum*, *G. hoheneggeri* (Uhlig) et *G. bosellii* Bert et al., 2013. La base de la Zone à Sartousiana est aussi présente au sommet du banc 11 sous la forme d'un lit très fin, très riche en glauconie.

5.3.5. Coupe SA

Travaux antérieurs : la coupe SA a déjà été étudiée par Vermeulen & Bert (1998), puis par Bert & Delanoy (2000).

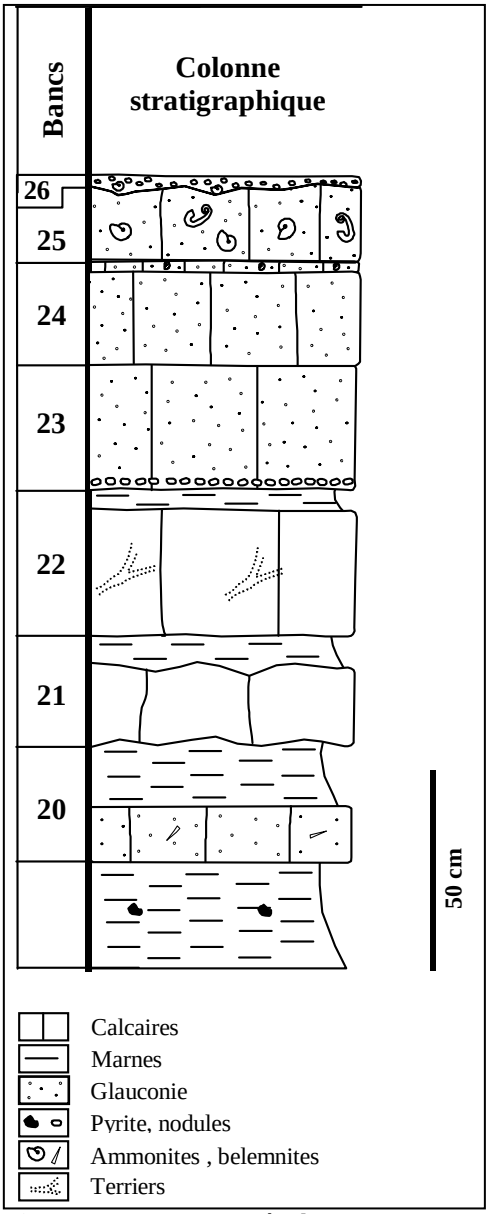


Figure 25. Coupe SA près de Tourette-Levens (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France).

Description : dans la région niçoise, l'étage Barrémien est généralement représenté par une série réduite de trois ou quatre bancs, le plus souvent pauvres en fossiles, mais certains gisements ont livré de nombreuses ammonites permettant d'assurer une datation précise. Des études récentes (Delanoy, 1990 ; Delanoy, 1992 ; Vermeulen & Bert, 1998 ; Bert & Delanoy, 2000) ont permis d'évaluer le degré de condensation de ces niveaux qui concerne le plus souvent une, voire deux, ou plus rarement trois ou quatre zones d'ammonites pour un seul banc.

La coupe SA débute au dessus d'une surface structurale du Jurassique terminal. La séquence lithologique inférieure (6,05 m) est composée d'un ensemble irrégulier de calcaires, de calcaires marneux, de calcaires en plaquette, et de marnes. Localement s'y intercale un banc d'oolithes ferrugineuses à faune de la Zone à Radiatus (Hauterivien basal). Le niveau 5bm a livré plusieurs exemplaires de *Toxaster sp.*, et de *Duvalia dilatata* (Blainville, 1827). Cet ensemble est surmonté d'une séquence plus calcaire (2,71 m). L'unité suivante (1,67 m) débute au banc 20 où la glauconie fait son apparition. La sédimentation devient nettement plus calcaire. Seuls les quatre derniers bancs ont actuellement livré des fossiles : les niveaux 24a, 24b, 25 et 26 (Fig. 25).

- Le banc 24a est très compact et contient des nodules plus ou moins phosphatés à encroûtement ferrugineux. Les terriers et les bioturbations y sont fréquents. Les très rares fossiles rencontrés sont des restes mal conservés d'*Emericiceras* gr. *emerici*, ce qui le date par conséquent du Barrémien inférieur (Zone à Nicklesi probable).

- Le niveau 24b est tout au plus un encroûtement, glauconieux et très phosphaté, collé au banc 24a et ne dépassant jamais 3 cm d'épaisseur. Il contient : *Nicklesia pulchella* (d'Orbigny), *Nicklesia didayana* (d'Orbigny), *Nicklesia communis* (Buergl), *Nicklesia caicedi* (Karsten), *Coronites heinzi* (Sayn), *Coronites darsi* Vermeulen, *Kotetishvilia compressissima* (d'Orbigny), *Heinzia vermeuleni* Bert & Delanoy, *Kotetishvilia changarnieri* (Sayn), *Davidiceras potieri* (Coquand), *Torcapella* aff. *barremensis* (Roch), *Subtorcapella deeckei* (Kilian), *Holcodiscus perezianus* (d'Orbigny), *Holcodiscus rarecostatus* (Karakasch), *Avramidiscus gastaldianus* (d'Orbigny), *Avramidiscus sp.*, *Dissimilites dissimilis* (d'Orbigny), *Moutoniceras moutonianum* (d'Orbigny) et *Moutoniceras varusensis* (d'Orbigny). Ce niveau représente un intervalle allant du sommet de la Zone à Pulchella au sommet de la Zone à Moutonianum.

- Le banc 25 est très variable en épaisseur (de 7 à 15 cm). Il s'agit d'un calcaire dur, très glauconieux et riche en phosphates, où les fossiles sont fréquents. Ce banc a fourni *Nicklesia didayana* (d'Orbigny), *Heinzia caicedi* (Karsten), *Coronites coronatoides* (Sayn), *Heinzia vermeuleni* Bert & Delanoy, *Heinzia sayni* Hyatt, *Gerhardtia sartousiana* (d'Orbigny), *Barremites hemiptychum* Kilian, *Torcapella* gr. *fabrei* (Torcapel), *Nikolovites charrierianus* (d'Orbigny), *Dissimilites trinodosus* (d'Orbigny), *Toxancyloceras vandenheckei* (Astier), *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny), *Camereiceras* aff. *limentinus* (Thieuloy), *Pachyhemihoplites* sp., *Ptychoceras laeve* (Matheron), *Acantholytoceras* sp., *Costidiscus* cf. *grebenianus* (Tietze) et *Phyllopachyceras* sp. Les spécimens de *Nicklesia didayana* (d'Orbigny) et de *Heinzia caicedi* (Karsten) récoltés dans la partie inférieure du banc sont manifestement remaniés. En effet, la base du banc livre souvent des fossiles remaniés du niveau précédent, alors que le reste de la faune correspond à la Zone à Vandenheckei et à la base de la Zone à Sartousiana. *Barremites hemiptychum* Kilian, 1888, *Gerhardtia provincialis* (d'Orbigny, 1850) et *Costidiscus* sp. ont été récoltés dans l'encroûtement de la surface du banc 25.

- Le banc 26 est un conglomérat irrégulier à galets phosphatés de 3 à 10 cm d'épaisseur. Il a livré des spécimens fragmentaires vraisemblablement d'âge Aptien ou Albien (*Desmoceras sp.*, *Pusozia sp.*).

5.3.6. Coupes RS et TF

Travaux antérieurs : la coupe RS a déjà été étudiée et figurée par Delanoy (1990) et la coupe TF n'a jamais été étudiée (cf. Bert et al., 2013).
Description : dans l'Arc de Nice (Fig. 7), le Barrémien supérieur des coupes RS et TF est très semblable à celui de la coupe SA. Il est représenté par un seul banc peu épais (niveau condensé / concentré) riche en glauconie et en nodules phosphatés.

La Fig. 26 montre les corrélations entre les principales coupes étudiées, en parallèle avec la zonation (cf. supra). L'Horizon à Alpinum, présent sur toutes les coupes, fournit un repère pour les comparaisons (ligne horizontale bleu). En fonction de la distribution géographique des différentes coupes (Fig. 7), on observe une réduction d'épaisseur des dépôts du Barrémien d'Ouest en Est, et du Nord au Sud.

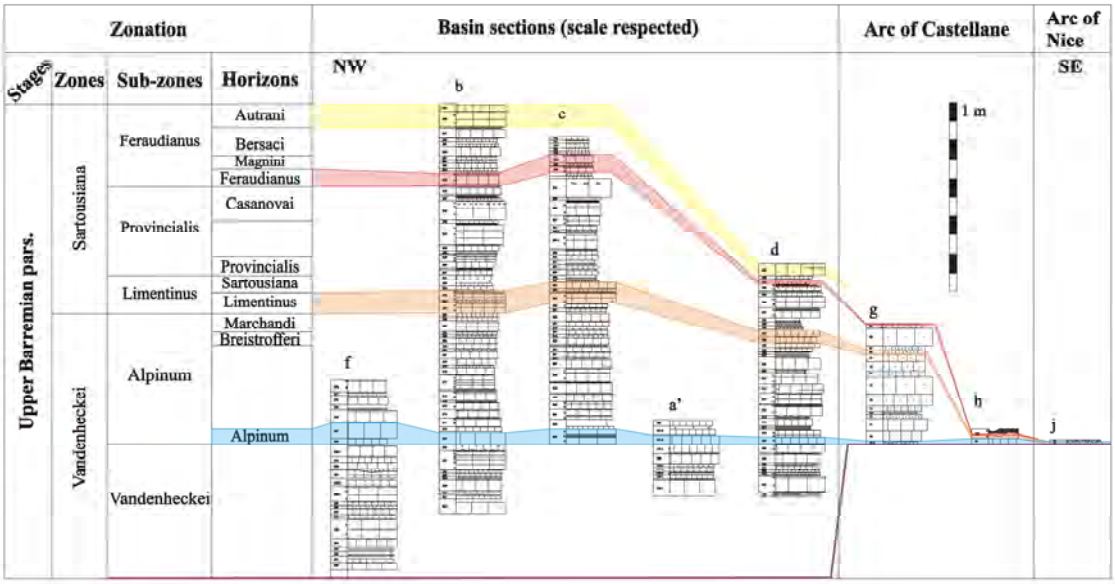


Figure 26. Tableau de corrélations entre les principales coupes étudiées dans le Sud-Est de la France. La limite inférieure de la Zone à Alpinum, sert de base de comparaison. Voir Fig. 7 pour la signification des lettres.

6. Paléontologie

6.1. Introduction

Parmi la faune d'ammonites du Barrémien supérieur marin (pro parte) de la marge Nord Téthysienne, et particulièrement dans le Sud-Est de la France, on constate le développement et la diversification de la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924. Leur évolution et diversification rapide en font un groupe clé pour cette période de temps. Au sein de cette famille, les Gassendiceratinae Bert et al., 2006 sont caractérisés par une morphologie particulièrement reconnaissable avec l'expression d'une ornementation robuste avec des côtes principales fortement trituberculées, qui alternent avec des côtes intercalaires. Cependant, ce groupe d'ammonites demeurait relativement peu connu jusqu'à présent et il nécessitait une révision. Je conduis cette révision des Hemihoplitidae depuis plusieurs années, et plusieurs contributions ont déjà été réalisées (Bert & Delanoy, 2000 ; Bert et al., 2006, 2008, 2009 ; Bert & Delanoy, 2009 ; Bert et al., 2010, 2011, 2012, 2013a-b). Ainsi, de nombreuses ammonites ont été récoltées dans des niveaux réputés pauvres en fossiles, en particulier dans la partie supérieure de la Zone à Vandenheckei (la Sous-zone à Alpinum). Plus largement, les niveaux échantillonnés pour l'étude des Gassendiceratinae, objets du présent travail, ont concerné les zones à Vandenheckei et à Sartousiana dans leur intégralité (même si le groupe n'apparaît dans le Sud-Est de la France qu'au sommet de la Sous-zone à Vandenheckei), ainsi que la base de la Zone à Giraudi.

Les numéros portés sur les fossiles correspondent aux numéros d'inventaires de leur collection, avec le code de la coupe et le numéro du banc entre crochet. Liste des abréviations : G.P.A, Groupe de recherche en Paléobiologie et biostratigraphie des Ammonites (La Mure-Argens, France) ; C.E.M, Centre d'Etudes Méditerranéennes (St André les Alpes, France) qui a apporté de « l'aide » dans l'échantillonnage de la coupe VIG2 ; M.N.H.N, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; U.P.M.C, Université Pierre et Marie Curie (Jussieux, Paris) ; F.S.L, Faculté des Sciences de Lyon ; et I.D, Institut Dolomieux de Grenoble.

6.2. Statistiques

6.2.1. Introduction

L'objet des statistiques utilisées dans le présent travail est essentiellement d'ordre morphométrique, puisque basées sur des données dimensionnelles (forme de la coquille et ornementation, cf. méthode pour les variables testées), et son but est de permettre d'établir des conclusions sur l'ensemble d'une population d'ammonites (terme utilisé dans son sens statistique, cf. Hammer & Harper, 2006) à partir d'un échantillon nécessairement limité de cette même population. La population considérée ici est l'ensemble des *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum, et ce travail concerne l'analyse quantitative de l'échantillon de *Gassendiceras alpinum* du Sud-Est de la France (cf. infra et Bert et al., 2013), celui parmi les *Gassendiceras* étudiés qui présente l'effectif de mesures le plus important.

La question testée est celle de l'homogénéité de l'échantillon, avec pour hypothèse nulle H0 : *l'échantillon représente une seule entité morphologique*, l'hypothèse alternative étant H1 : *l'échantillon n'est pas homogène*. Cette question est pertinente au regard du nombre de taxons nominatifs utilisés par les auteurs pour la population de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum (cf. synonymie) : cinq espèces réparties dans pas moins de quatre genres différents (d'après la nomenclature de Klein et al., 2007) : *Gassendiceras alpinum* d'Orbigny, 1850, *Leroyiceras mascarellii* Vermeulen, 2005, *L. dolloi* Sarkar, 1955, *Spinocrioceras sauvanae* Lepiney & Vermeulen, 2009, et *« Barrancyloceras barremense »*. Ce dernier taxon, qui est aujourd'hui considéré comme un *nomen dubium* (Bert et al., 2010), a été pris en compte ici dans le sens que lui ont donné Vermeulen & Lazarin (2007, *non* Kilian, 1898).
Dans l'analyse paléontologique de ce groupe, il a été conclu que l'échantillon de *Gassendiceras* testé peut être rapporté à un seul taxon, *G. alpinum* ayant la priorité d'ancienneté. Mais il était intéressant de savoir si les conceptions taxinomiques différentes des auteurs reposent sur quelque chose de concret, à savoir de réelles disparités morphologiques permettant de différencier plusieurs sous-ensembles, et dans ce cas de déterminer la valeur de tels ensembles. Ou bien si ces taxons sont une manifestation typologiste par défaut d'une vision incomplète de la population. Pour répondre à cette question de manière objective, l'analyse statistique est un outil de choix qui permettra ici de tester la distribution des caractères de l'échantillon de *Gassendiceras* étudié. Il sera ainsi possible d'explorer les patterns de sa variabilité, d'en déterminer les facteurs, et d'effectuer des comparaisons à partir d'autres exemples de la littérature.
Bien entendu, la méthode statistique exposée ici en détail pour *Gassendiceras alpinum* sera la même pour l'étude d'autres échantillons quantitativement suffisants dans la suite de ce travail.

6.2.2. Méthode

6.2.2.1. Matériel

Les spécimens étudiés proviennent de collectes banc par banc effectuées dans les coupes du Sud-Est de la France (cf. supra), en particulier dans le secteur du stratotype du Barrémien de la route d'Angles (près de Barrême). Un total de soixante dix-sept spécimens (pour des coquilles de 25 à 364 mm de diamètre) a été étudié : quatorze spécimens proviennent d'environnements de bordures de plate-forme, et 63 ont été récoltés dans des coupes caractéristiques d'environnements pélagiques plus distaux (bassin). Certains individus ont été toutefois écartés de l'analyse statistique en raison de leur état trop incomplet ou de leur mauvaise préservation, et l'échantillon est réduit à 52 spécimens, pour un total d'environ N=200 mesures. Cet effectif est suffisant pour le considérer comme représentatif de la

population dont il est issu, puisque le seuil critique d'environ 35-40 individus est dépassé (cf. Tintant, 1963 ; Marchand, 1986). Des spécimens de gisements différents ont été regroupés dans cet échantillon, mais ils proviennent tous d'un banc isochrone (Horizon à Alpinum, base de la Sous-zone à Alpinum, milieu de la Zone à Vandenhekei – Bert et al., 2010) et présentent tous le même degré évolutif reconnu au sein de la lignée phylétique des *Gassendiceras* (Bert & Bersac, 2013), ce qui les place comme parties d'une même population paléobiologique. Cette origine différentielle des individus a en outre l'avantage d'éviter un manque de représentativité de l'échantillon par rapport à sa population d'origine, en raison d'éventuelles conditions locales différentielles de fossilisation.
Les spécimens types des espèces *G. alpinum*, *L. dolloi*, *L. mascarellii*, *S. sauvanae*, ainsi que le spécimen proposé comme néotype de *« B. barremense »* par Vermeulen & Lazarin (2007), ont bien entendu été ajoutés à l'analyse en tant que groupes distincts. Lorsque les spécimens eux mêmes, ou leurs moulages, n'ont pas pu être examinés directement, les mesures publiées dans la littérature ont servi de référence.

6.2.2.2. Les variables testées

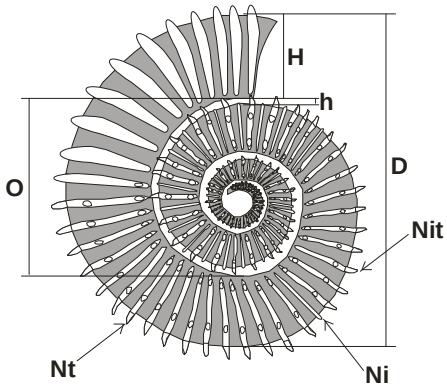


Figure 27. Morphométrie de la coquille des *Gassendiceras*. *D*=diamètre ; *H*=hauteur du tour ; *E*=épaisseur du tour ; *O*=diamètre ombilical ; *h*=hiatus spiral ; *Nt*=nombre de côtes principales trituberculées (par demi-tour) ; *Ni*=nombre de côtes intercalaires inermes (par demi-tour) ; *Nit*=nombre de côtes intermédiaires bituberculées (par demi-tour).

Une matrice numérique a été réalisée à partir des différentes mesures des caractères quantifiables (variables continues et discrètes) effectuées directement sur les moules internes d'ammonites (plus rarement les coquilles lorsqu'elles sont préservées), et des ratios de certaines d'entres elles. Les paramètres continus testés sont ceux, classiques pour les ammonites, à savoir pour chaque spécimen et en millimètres (Fig. 27) : le diamètre (*D*), la hauteur de tour (*H*), l'épaisseur de tour prise entre les reliefs ornementaux (*E*), le diamètre de l'ombilic (*O*), et la taille du hiatus spiral (*h*). Certains spécimens ont pu être démontés, et dans la plupart des cas plusieurs séries de mesures ont été effectuées (à plusieurs diamètres successifs séparés par l'angle α) afin de suivre au maximum le développement ontogénique individuel. Les rapports conventionnels *H/D* (hauteur relative), *E/D* (épaisseur relative), *O/D* (ombilic relatif), *E/H* (section relative) et *O/H* ont été calculés. Ce dernier ratio a été recommandé par Marchand (1986) afin de détecter une éventuelle bimodalité associée à un dimorphisme de type sexuel. Chez les ammonites, le dimorphisme est généralement caractérisé par une différence d'enroulement des formes microconques par rapport à leurs macroconques associés : à l'acquisition de la maturité sexuelle, et à diamètre équivalent, ils possèdent en général un ombilic plus ouvert dû à la diminution de la hauteur du tour à partir de son bord dorsal. Les variables discrètes ont été relevées en fonction du diamètre (Fig. 27). Elles concernent le nombre de côtes principales trituberculées (*Nt*), de côtes intermédiaires

faiblement tuberculées (en général bituberculées) (*Nit*), et de côtes intercalaires inermes (sans tubercule) (*Ni*) par demi-tour. Pour les *Imerites*, qui ne font pas l'objet d'une analyse statistique poussée, le nombre total de côte par tour *N*, ou par demi-tour *N/2*, a été noté.
Etant donné le type de conservation du matériel (moules internes souvent légèrement comprimés *post-mortem* dans le bassin), et surtout d'ammonites de conservation différente en fonction de leur origine (bassin *versus* plates-formes distales), il n'a pas été possible d'utiliser les paramètres de Raup [taux d'expansion spirale *Wp*, calculé de la manière suivante : $Wp=(R1/R2)^{2\pi/\theta}$, où *R1* et *R2* sont deux rayons successifs séparés par l'angle θ exprimé en radian]. En effet, de part son mode de calcul, *Wp* peut varier dans des proportions assez grandes pour d'infimes variations de mesures (de l'ordre du millimètre pour des spécimens d'ordre décimétriques, ce qui correspond par exemple à la simple épaisseur de la coquille de l'ammonite, systématiquement dissoute dans le cas du Barrémien vocontien, mais quelquefois présente sur les spécimens de plate-forme).
Etant donné la nature des données, l'analyse quantitative permet de déterminer les relations entre les différents paramètres morphologiques et ornementaux de la coquille. L'analyse elle-même et les tests ont été réalisés sous environnement PAST version 2.17 (Hammer et al. 2001, http://folk.uio.no/ohammer/past/), mais les diagrammes bivariés ont été tracés avec EXCEL qui présente plus de souplesse (en particulier pour matérialiser les ruptures de croissance). Le seuil de significativité des tests de probabilité a été fixé à p=0,05, ce qui représente le seuil habituel pour ce genre d'analyse (Hammer & Harper, 2006, p. 10), et qui est un bon compromis pour contrôler en partie à la fois les erreurs de type I (rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vrai) et de type II (accepter l'hypothèse nulle alors qu'elle est fausse). La méthodologie suivie est présentée dans le détail afin d'assurer sa reproductibilité.

6.2.3. Normalité

En sciences en général et en biologie en particulier, il est fréquent de considérer que la distribution des données est « normale » (loi de probabilité pour modéliser des phénomènes naturels issus de plusieurs évènements aléatoires), c'est-à-dire qu'elles se répartissent selon une courbe théorique en cloche, dite courbe de Gauss (Fig. 4) selon l'équation $n(x) = \frac{n}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}$ où n est l'effectif de l'échantillon, μ représente la moyenne, et σ l'écart type (Hammer & Harper, 2006). Cette courbe est symétrique, et sa médiane, sa moyenne et son mode sont confondus. Environ 68% des valeurs sont répartis entre μ-σ et μ-σ, et environ 98% entre μ-2σ et μ-2σ. Dans la pratique en paléontologie, comme l'avait déjà reconnu Tintant (1963, p. 43), il n'est pas rare que la distribution des valeurs s'écarte de ce modèle, pour des raisons pas toujours très bien déterminées d'ailleurs. Certaines causes peuvent être invoquées, comme par exemple la conservation souvent imparfaite des fossiles (quelquefois différentielle suivant les gisements ou même au sein d'un même gisement), de légères variations de croissance pas toujours perceptibles entre individus immatures et adultes, les incertitudes de mesures, ou tout simplement parce que la distribution suit un autre modèle théorique. En conséquence, il est important de savoir si les données sont réparties de manière gaussienne ou pas (à l'aide d'un test de normalité), en particulier parce que certains tests statistiques sont paramétriques et qu'ils perdent en robustesse lorsque la distribution des variables n'est pas gaussienne. Les tests utilisés sont le test de Shapiro-Wilk et le Chi² de Pearson, mais seul le résultat du test le plus robuste est donné (le plus souvent le Shapiro-Wilk). Le test de Doornik et Hansen a été utilisé pour les tests de normalité multivariés.

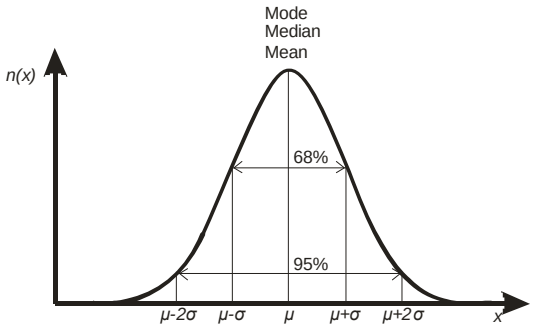


Figure 28. La courbe Gaussienne théorique, où μ est la moyenne et σ l'écart type. Environ 68% des valeurs sont distribuées entre μ-σ et μ-σ, et environ 98% entre μ-2σ et μ-2σ.

6.2.4. Analyse univariée

De manière à éviter les problèmes liés aux effets de taille (la majorité des spécimens sont de petite taille, due pour partie au contexte de fossilisation, et pour partie à la rareté des individus adultes suffisamment complets pour pouvoir être mesurés), seuls les variables de type proportions relatives (les ratio) sont prises en comptes ici pour l'analyse univariée. En effet, les histogrammes de fréquences des valeurs brutes n'auraient de signification (pour détecter un possible dimorphisme, ou la présence de plusieurs ensembles morphologiques par exemple) que si l'échantillon étudié comportait uniquement des coquilles adultes en fin de croissance, et en négligeant toutes les mesures prises au cours de l'ontogenèse. Avec des données telles que celles de l'échantillon de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum du Sud-Est de la France, de tels histogrammes sont logiquement systématiquement unimodaux, très fortement asymétriques vers les petites valeurs, non normaux (puisque la mesure des valeurs des différents diamètres ne respecte pas de loi particulière), et ils n'apportent donc rien au sujet de la question de l'homogénéité de l'échantillon.
L'intervalle de fréquence et le nombre optimal des barres des l'histogrammes sont directement calculés par PAST en fonction de l'écart type σ et de l'écart interquartile *IQ* (l'écart type est la racine carrée de la variance, et l'écart interquartile est une mesure de la dispersion obtenue par la différence entre les premier et troisième quartiles) de la façon suivante : $h=3.49\min(\sigma,IQ/1.349)n^{-1/3}$. La courbe de fonction de densité de probabilité est la représentation théorique continue des valeurs dans la population. Cette courbe est définie par sa moyenne et sa variance qui sert à caractériser la dispersion de la distribution. La distribution théorique peut être approchée dans l'échantillon par la méthode non paramétrique d'estimation par noyau calculé par la formule $h=0.9\min(\sigma,IQ/1.34)n^{-1/5}$ (*Kernel density* dans PAST).

6.2.5. Analyse bivariée

Le but de cette analyse est de tracer des trajectoires ontogénétiques, et ainsi de savoir comment les variables sont ajustées au cours de la croissance (relation d'isométrie ou d'allométrie, existence de ruptures de pente – croissance dysharmonique –, etc.). L'analyse des diagrammes bivariés permet en partie de déterminer les relations entre les paramètres morphologiques de l'échantillon analysé, et surtout de considérer l'évolution de ces paramètres en fonction du diamètre, et donc de l'âge biologique des individus étant donné que les ammonites sont construites sur le modèle accrétionnaire. Cela permet ainsi de connaître l'évolution de l'ontogenèse de chaque spécimen (et de l'ensemble de l'échantillon), et de détecter s'il existe un ou plusieurs types de trajectoires de croissance au cours du développement. Les courbes de régression ont été construites suivant une fonction puissance, qui est la régression « normale » pour une relation d'allométrie (fonction de type $Y=bD^a$).

Dans ce cas, si la probabilité que la variable *a* soit différente de 1 est significative [$p(a=1)<0,05$], la fonction est utilisée telle quelle et la croissance est considérée comme allométrique. Dans le cas contraire, si la probabilité que *a* soit égale de 1 est significative [$p(a=1)>0,05$], la croissance est considérée comme isométrique (fonction de type $Y=bD$ qui représente une équation de droite). L'ajustement des données aux courbes et la robustesse du modèle fonction utilisé ont été estimées avec le coefficient de dispersion classique : le coefficient de détermination R^2.

6.2.6. Analyse multivariée

L'analyse multivariée utilisée ici est la classique Analyse en Composantes Principales (ACP) qui permet d'identifier les axes de variance maximum (les composantes principales), et qui correspond ainsi à la matérialisation de l'occupation de l'espace morphologique de l'échantillon (cf. Neige et al., 1997). Les variables sélectionnées pour l'ACP sont les variables indépendantes classiques (*D*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *h*, *Nt/2* et *Ni/2*). L'ACP est un test paramétrique, aussi il est nécessaire de vérifier la normalité de distribution des valeurs des variables avant de l'entreprendre. Dans le cas où les variables n'ont pas une répartition gaussienne, les données ont subi une log-transformation avant de pratiquer l'ACP. Cette transformation permet de normaliser la distribution des données, de réduire l'hétéroscedasticité et de résoudre le problème de non additivité des variables indépendantes, le tout sans modifier la variance. L'homoscedasticité entre chaque variable a été vérifiée à l'aide d'un test F d'égalité des variances (Hammer & Harper, 2006). En cas d'homoscedasticité (variance homogène ; $p>0,05$), les variables analysées ont été utilisées telles quelles (« matrice de variance-covariance »). En cas d'hétéroscedasticité (variance hétérogène ; $p<0,05$), les valeurs des variables ont été standardisées par double centrage (soustraction de la moyenne puis division par l'écart type) de manière à limiter les effets de taille et d'obtenir l'homoscédasticité avec une perte négligeable d'information (« matrice de corrélation »). L'analyse a été effectuée avec l'algorithme de décomposition en valeurs singulières (SVD dans PAST) qui montre une meilleure stabilité (Hammer & Harper, 2006). Les données manquantes ont été remplacées par imputation de la valeur moyenne de l'échantillon. Les résultats de l'analyse de l'ACP ont été considérés comme pertinents si les trois premières composantes principales (PC) obtiennent une valeur propre (eigenvalue) voisine ou supérieur à 1, et si elles retiennent environ 75% de la variance totale (Abdi & Williams, 2010 ; Jolliffe, 2002). L'analyse de l'orientation et de la norme des vecteurs associés aux différentes variables projetées sur les deux composantes principales (PC1 et PC2) a permis de mettre en évidence les relations éventuelles entre ces variables. Dans le cas des *Gassendiceras*, les données ne suivant pas en majorité une loi normale (cf. résultats), ces relations ont été testées par le coefficient de corrélation de rang de Spearman r_s ($-1<r_s<1$), donné par la formule $r_s = 1 - \frac{6\sum_{i=1}^{n} d_i^2}{n^3 - n}$. Si r_s est significativement différent de 0 ($p<0,05$), l'hypothèse nulle de l'absence de corrélation entre les variables peut être rejetée.

La disparité morphométrique de l'échantillon testé a été analysée sur la base de la distribution et de la dispersion des points selon des deux premières composantes principales. Les histogrammes de fréquences de la valeur de projection des points sur PC1 et PC2 ont été construits, et leur normalité a été testée. En cas de distribution multimodale et si la distribution s'écarte de leur valeur normale théorique de manière significative ($p<0,05$), l'hypothèse nulle de l'homogénéité de l'échantillon est rejetée.

L'absence de différence morphologique significative entre l'échantillon de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum et les différents spécimens types des taxons utilisés par les auteurs pour ce groupe (cf. synonymie de *G. alpinum*) a été testée par une analyse de similarité (one way

ANOSIM *in* Hammer & Harper, 2006), qui est un test non paramétrique. Ce test a été préféré ici à la MANOVA, d'une part en raison de la distribution non normale des valeurs des variables, et d'autre part parce que l'échantillon testé est de petite taille. Comme pour l'ACP, l'homoscedasticité des variables a été vérifiée à l'aide d'un test F, et en cas d'hétéroscedasticité les données ont été double centrées (cf. supra). Les groupes comparés ont été (1) l'échantillon de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum étudié lors de l'analyse paléontologique, et les types des différentes unités taxinomiques utilisées par les différents auteurs pour les *Gassendiceras* (au sens de Bert et al., 2013) de l'Horizon à Alpinum, à savoir (2) *Gassendiceras alpinum*, (3) *« Barrancyloceras barremense »*, (4) *Leroyiceras mascarellii*, (5) *L. dolloi* et (6) *Spinocrioceras sauvanae*. Le test a été effectué avec 100.000 permutations, avec la mesure de distance Euclidienne (qui donne la distance la plus courte, et donc la plus appropriée dans le cas de données de type mesures standardisées), et les variables testées ont été les mêmes que pour l'ACP. Toutefois, *D* a été écarté pour éviter les biais dus à son absence de signification taxinomique entre les groupes dont les spécimens n'ont pas été mesurés à des stades ontogéniques équivalents. La comparaison par paires des valeurs de *p* (sequential Bonferoni significance) n'a été effectuée uniquement qu'en tant que test *post-hoc* dans le cas où la valeur globale de *p* [*p(same)*] était inférieure à 0,05, de manière à réduire les erreurs de type I (rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vrai).

6.3. Définition des stages ornementaux récurrents

Plusieurs stades ornementaux récurrents, qui s'observent souvent chez la plupart des Hemihoplitidae à différents stades de leur développement ontogénique, ont été reconnus précédemment (Fig. 29 ; Bert & Delanoy, 2000 ; Bert et al., 2006, p. 181 ; Bert & Delanoy, 2009 ; Bert & Bersac, 2013 ; Bert et al., 2013). Ces stades sont présents chez les genres *Gassendiceras* et *Pseudoshasticrioceras*, et dans une moindre mesure chez *Imerites* où ils sont remplacés par de nouveaux stades. Ils sont définis comme suit :

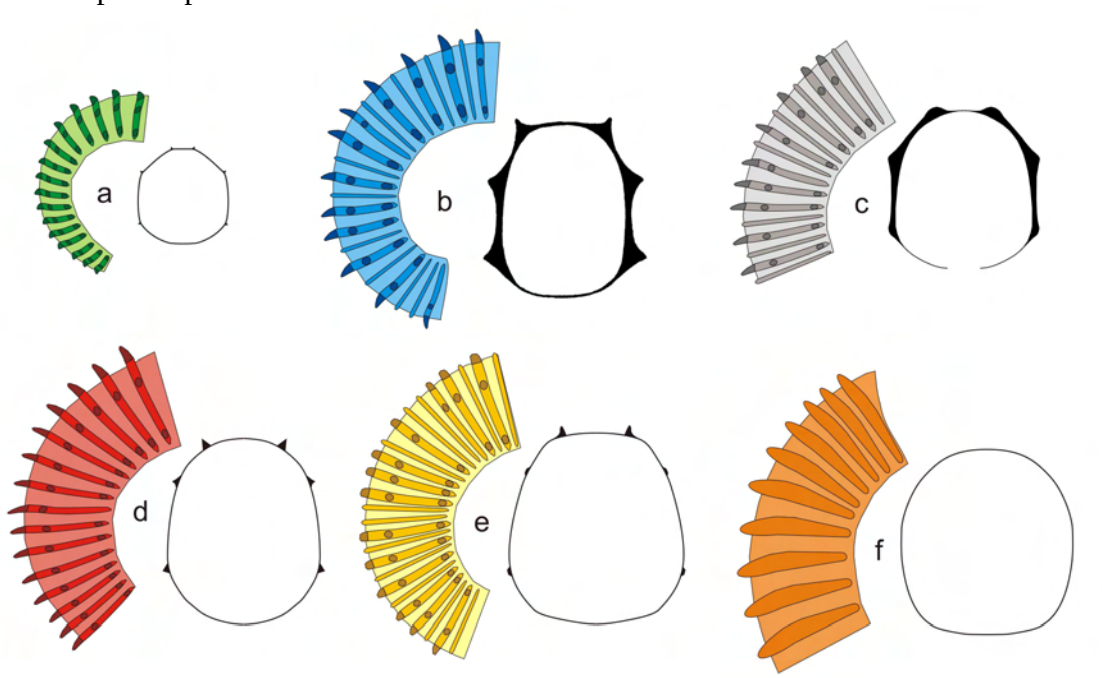


Figure 29. Ornementation et section des tours des différents stades ontogéniques reconnus chez les *Gassendiceras* (échelle non respectée), d'après Bert & Bersac (2013, fig. 2). **a :** stade Heberti ; **b :** stade Barremense ; **c :** stade Irrégulier ; **d :** stade à ornementation simplifiée ; **e :** stade Camereiceras ; **f :** stade Adulte tardif.

- (1) le stade heberti est habituellement restreint aux tours les plus jeunes de la coquille. Il est présent chez la plupart des Hemihoplitidae au rang de la famille. Ce stade présente une section des tours sub-octogonale très caractéristique (Fig. 31-1), avec une ornementation radiale ou faiblement inclinée vers l'arrière, et qui consiste principalement en côtes fines et simples, très peu différentiées entre elles, et régulièrement trituberculées (Fig. 29a). Les tubercules sont petits et coniques.

- (2) Le stade barremense est caractérisé par l'alternance de côtes tuberculées et inermes très variables en apparence et en nombre (Fig. 29b). La section des tours est sub-circulaire à ovale (mur ombilical haut, zone péri-ombilicale inclinée graduellement vers les flancs arrondis, et ensuite vers le ventre lui aussi arrondi – Fig. 31-2 à 31-6, Fig. 37 et 38-1). Les côtes principales trituberculées sont légèrement inclinées vers l'arrière et sont plus larges à leur sommet qu'à leur base (côtes clavées). Sur la région dorsale, les côtes sont plus fines, plus nombreuses et rétroverses. Les tubercules sont forts et localisés respectivement à la base, dans le tiers supérieur, et dans la région péri-ventrale des flancs. Les tubercules sont surmontés par de courtes épines massives cloisonnées près de leur base. Sur les flancs les épines sont coniques et légèrement élongées dans la direction des côtes qui les supportent. Sur la zone péri-ventrale, les épines sont pincées dans la direction de l'enroulement, ce qui les rend triangulaires aplaties (claviformes). Sur le ventre, les côtes principales sont très larges et mousses. Les côtes intermédiaires sont peu nombreuses et montrent seulement un tubercule péri-ventral et latéral réduits. Les côtes intercalaires inermes sont relativement fines sans tubercule et elles traversent le ventre sans modification. Ces dernières peuvent être plus ou moins fréquentes en fonction des espèces. Les bifurcations des côtes inermes, ou entre une côte inerme et une principale sont rares, mais quelques côtes principales sont bouclées en raison de leur combinaison avec une côte intercalaire inerme.

- (3) Le stade ornemental simplifié montre une section de tour arrondi, mais plus comprimée que pour le stade barremense (Fig. 31-7). En comparaison avec ce dernier, l'ornementation devient uniforme et les côtes inermes deviennent moins fréquentes et plus fortes, tandis que les côtes principales sont moins clavées par la décroissance relative de taille des tubercules latéraux et péri-ventraux (Fig. 29d).

- (4) Le stade irrégulier montre une ornementation proche de celle du stade barremense, mais elle est ici plus gracile et irrégulière avec des tubercules moins prononcés et plus uniformes entre eux. Les côtes sont un peu moins clavées (Fig. 29c). Le ventre n'est pas aussi large que pour le stade barremense ; la section des tours est compressée, mais reste arrondie (Fig. 38-2).

- (5) Le stade camereiceras a une section des tours très caractéristique ovale comprimée à base plus large et flancs qui convergent vers le ventre (Fig. 39-1 et 39-2). Les côtes sont moins différentiées et plus mousses que pour le stade barremense. Les tubercules sont faibles, et en particulier le tubercule latéral qui tend à disparaître. Par contraste, les tubercules péri-ventraux sont bien marqués et très réguliers ; ils deviennent plus petits et leur arrangement encadre le ventre d'une manière très caractéristique (Fig. 29e).

- (6) Le stade adulte tardif est caractérisé par un soudain renforcement des côtes qui s'élèvent significativement et se renforcent sur le ventre à la manière des côtes sur la crosse de certains ancylocératidés tripartites (Fig. 31-8 et 39-3). Les tubercules sont d'abord faiblement marqués en tant que simple angulation de la côte, et ensuite ils disparaissent complètement à l'approche du péristome (Fig. 29f). A ce niveau, les côtes sont plus fines, légèrement approximées et projetées vers l'avant au sommet des flancs de manière à former un sinus proverse sur le ventre.

6.4. Systématique

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Ancyloceratoidea Gill, 1871
Famille Hemihoplitidae Spath, 1924

La famille barrémienne supérieure des Hemihoplitidae est un groupe clé de la marge Téthysienne Nord au cours du Barrémien, en raison de sa diversification rapide. Elle est connue dans la plus grande partie de la Marge Nord Téthysienne, et dans le Bassin d'Essaouira-Agadir (Maroc). Cette famille présente trois développements majeurs matérialisés taxinomiquement par trois sous-familles (Bert et al., 2006) : (1) les Gassendiceratinae Bert, Delanoy & Bersac, 2006, qui représentent le groupe souche probable des deux autres sous-familles. Cette première sous-famille est présente de la base (*s. l.*) du Barrémien supérieur à la base de la Zone à Giraudi de la marge téthysienne Nord. (2) Les Hemihoplitinae Spath, 1924 ont une répartition stratigraphique de la Sous-zone à Alpinum à la Sous-zone à Feraudianus. Et (3) les Peirescinae Bert, Delanoy & Bersac, 2006 sont présents de la Sous-zone à Alpinum jusqu'au sommet de la Sous-zone à Giraudi où ils font le lien avec le genre *Prochelonicera*s Spath, 1923 (qui apparaît dès la base de la Sous-zone à Sarasini – données inédites), qui est le premier Douvilleiceratoidea Parona & Bonarelli, 1897 du Barrémien (cf. Bert et al., 2006, p. 223 ; Delanoy et al., 2008, p. 31). Bien que de nombreux taxons ne soient pas encore révisés (travaux en cours), les données collectées sur la famille des Hemihoplitidae permettent dès à présent de connaître l'organisation phylétique des genres qui la composent (Fig. 30).

Les Gassendiceratinae comportent les genres *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006, *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998 et *Imerites* Rouchadze, 1933 qui présentent des relations phylétiques étroites. Le genre *Gassendiceras* est caractérisé par une morphologie particulièrement reconnaissable avec une coquille déroulée (tours non jointifs), des côtes principales très marquées et trituberculées qui alternent avec des côtes intercalaires inermes. Les *Pseudoshasticrioceras* dérivent des *Gassendiceras* près de la base de la Sous-zone à Feraudianus, et ils montrent un enroulement plus serré, l'importante réduction quantitative des côtes totalement inermes, et la prolifération des côtes intermédiaires faiblement tuberculées (mono- ou bi-tuberculées), ce qui rend les côtes globalement moins différentiées entres elles (Bert & Delanoy, 2009). La transition vers *Imerites* (base de la Zone à Giraudi) s'effectue à partir d'une restructuration majeure de la coquille (turricône), qui détermine aussi l'apparition morphologique du dimorphisme sexuel (Bert et al., 2009).

Les premiers Hemihoplitinae apparaissent assez soudainement dans le milieu de la Sous-zone à Alpinum avec le genre dimorphe *Camereiceras* Delanoy, 1990 ([m]=*Ancylezeiceras* Vermeulen, 2006) qui semble dérivé des *Gassendiceras*. Les plus anciens *Camereiceras* conservent en effet certaines caractéristiques des *Gassendiceras* (ornementation ; morphologie de la coquille ; séquence des stades ontogéniques, certains d'entre eux étant communs aux deux genres ; coquille qui peut avoir des tours non jointifs). Dans la Sous-zone à Limentinus (Fig. 9), le genre *Camereiceras* présente toujours des coquilles à tours en contact et il donne naissance au genre *Pachyhemihoplites* Delanoy, 1992 ([m]=*Janusites* Bert & Delanoy, 2000). Ce dernier conserve certaines caractéristiques de *Camereiceras*, ainsi que l'expression du dimorphisme. Le genre dimorphe *Hemihoplites* ([M]=*Parahemihoplites* Vermeulen et al., 2010, dont l'espèce type *P. ghertiformis* Vermeulen et al., 2009 est un synonyme plus récent de *H. cornagoae* Bert et al., 2006 ; [m]=*Clementiceras* Vermeulen et al., 2010) dérive également de *Camereiceras* par la modification des stades ontogénétiques.

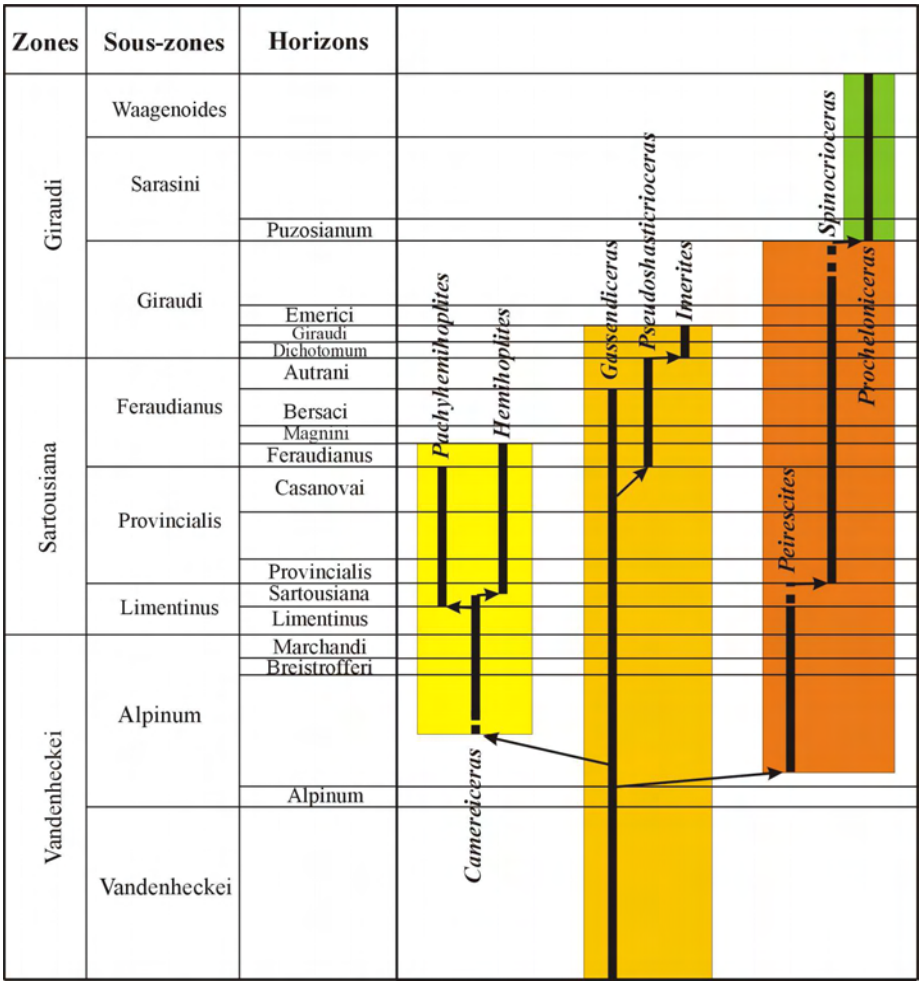


Figure 30. Relations phylogéniques au sein des Hemihoplitidae. Les Hemihoplitinae sont en jaune, Les Gassendiceratinae sont en jaune foncé, les Peirescinae sont en orange, et les Douvilleiceratoidea sont en vert.

Les Peirescinae dérivent du genre *Gasendiceras via* le genre *Peirescites* Bert, Delanoy & Bersac, 2006 qui apparaît très tôt dans la Sous-zone à Alpinum. Ce dernier genre diffère du premier seulement par ses tours internes très caractéristiques et en particulier par l'expression d'un stade avec des tubercules très prononcés et de nombreuses côtes intercalaires inermes (=stade Peirescites). A la limite entre les sous-zones à Limentinus et Provincialis, *Peirescites* évolue vers le genre *Spinocrioceras* Kemper, 1973 par l'enroulement de la coquille dont les tours deviennent jointifs, par la disparition du stade peirescites, et par l'expression d'un stade polyspinosum sur la majeure partie de la coquille. Ce dernier est nommé ainsi en raison de sa présence prédominante chez *S. polyspinosum* Kemper, 1973. Les *Spinocrioceras* font le lien avec les *Prochelonicerас* qui apparaissent à la base de la Sous-zone à Sarasini, et qui représentent les premiers Douvilleiceratoidea du Barrémien (cf. Bert et al., 2006, p. 223; Delanoy et al., 2008, p. 31). Cette évolution concerne en particulier l'apparition (par innovation précoce) d'un nouveau stade ontogénique bituberculé avec des côtes intercalaires dans les tours internes, qui prend de plus en plus d'importance au cours de la croissance chez les premiers *Prochelonicerас* (néoténie).

Sous-famille Gassendiceratinae Bert, Delanoy & Bersac, 2006

Contenu générique : cette sous-famille individualise le groupe qui consiste dans les genres *Gassendiceras* Bert et al., 2006, *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998 et *Imerites* Rouchadze, 1933, qui ont des liens phylétiques étroits (Bert et al., 2009, 2011).

Genre *Gassendiceras* Bert, Delanoy & Bersac, 2006

Espèce type : *Gassendiceras quelquejeui* Bert, Delanoy & Bersac, 2006 (in Bert et al., 2006, pl. 3, fig. 3, pl. 4, fig. 2-3, et pl. 5-6), figuré ici Pl. 18-19.

Dénomination : genre dédié à Pierre Gassend dit Gassendi (1592-1655) de la ville de Digne (Alpes de Haute-Provence), philosophe, mathématicien et astronome.

Répartition stratigraphique et géographique : ce genre est pour le moment connu dans le Sud-Est de la France, du sommet de la Zone à Vandenhecki à la Sous-zone à Feraudianus.

Contenu spécifique : *Gassendiceras alpinum*, *G. boselii*, *G. coulletae*, *G. enayi*, *G. hoheneggeri*, *G. multicostatum*, *G. quelquejeui* et *G. rebouleti*.

Diagnose : genre comprenant des espèces de taille moyenne à assez grande dont les tours sont sub-tangents au tout début de l'ontogenèse, et qui montrent une augmentation du déroulement au cours de la croissance. L'enroulement peut être criocératique strict, avec rupture de croissance, ou bien tripartite suivant les espèces. Six stades ontogéniques peuvent être potentiellement exprimés suivant les espèces : (1) le stade heberti dans les tout premiers tours de spire, (2) le stade barremense sur la plus grande partie du phragmocône, avec son ornementation caractéristique composée d'une alternance de côtes principales trituberculées et de côtes intercalaires inermes, (3) le stade à ornementation simplifiée, (4) le stade irrégulier, (5) le stade camereiceras, et (6) le stade adulte tardif en fin de croissance.

Gassendiceras alpinum (d'Orbigny, 1850)
(Pl. 1 à 8 ; Pl. 35, Fig. 2, Pl. 36, Fig. 1, 3-4)

Synonymie

v 1850. *Crioceras alpinus* sp. nov. ; d'Orbigny, p. 100, n°624.
v 1899. *Crioceras barremense* Kilian, 1895 ; Simionescu, p. 488, pl. 1, fig. 4-5.
v 1937. *Crioceras alpinus* d'Orbigny, 1850 ; Cottreau, p. 63, pl. 78, fig. 16-17.
? 1946. *Crioceras barremense* Kilian, 1895 ; Tzankov, pl. 12, fig. 2.
v 1955. *Emericiceras* cf. *barremense* (Kilian, 1895) ; Sarkar, p. 96, pl. 7, fig. 7.
v ? 1955. *Emericiceras dolloi* sp. nov. ; Sarkar, p. 87, pl. 5, fig. 18.
? 1967. *Matheronites alpinus* (d'Orbigny, 1850) ; Dimitrova, p. 68, pl. 34, fig. 3.
? 1967. *Matheronites barremense* (Kilian, 1895) ; Dimitrova, p. 69, pl. 32, fig. 4.
v 1978. *Crioceratites (Crioceratites) alpinus* d'Orbigny, 1850 ; Immel, p. 53.
? 1981. *Paracrioceras barremense* (Kilian, 1895) ; Kakabadze, p. 89, pl. 15, fig. 1.
? 1981. *Paracrioceras dolloi* (Sarkar, 1955) ; Kakabadze, p. 89, pl. 3, fig. 4.
non 1989. *Emericiceras* cf. *barremense* (Kilian, 1895) ; Conte, p. 34, photo p. 36.
v 1990. *Emericiceras barremense* (Kilian, 1895) ; Delanoy, pl. 4, fig. 3.
v pars 1992. *Emericiceras barremense* (Kilian, 1895) ; Delanoy, pl. 19, fig. 2.
v 1992. *Emericiceras* sp. gr. *barremense* (Kilian, 1895) forme 1 ; Delanoy, pl. 19, fig. 3.
pars 1994. *Ancyloceras* ? aff. *barremense* (Kilian, 1895) ; Avram, pl. 16, fig. 1.
1995. *"Emericiceras" barremense* (Kilian, 1895) ; Company et al., fig. 8e.
2004. *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895) ; Vermeulen, pl. 4, fig. 1.
2005a. *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895) ; Vermeulen, pl. 48, fig. 1.
2005b. *Barrancyloceras mascarellii* sp. nov. ; Vermeulen, pp. 7-11, pl. 1, fig. 2.
? 2005. *Crioceratites (Paracrioceras) dolloi* (Sarkar, 1955) ; Kotetishvili et al., p. 348, pl. 72, fig. 6.
v pars 2007. *Barrancyloceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) ; Vermeulen & Lazarin, pp. 40-43, pl. 2, fig. 1, non fig. 2.
2007. *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895) ; Vermeulen & Lazarin, pp. 33-37, pl. 2, fig. 3.
2008. *Barrancyloceras barremense* (Kilian, 1895) ; Company et al., pl. 9, fig. a.

2009. *Spinocrioceras sauvanae* sp. nov. ; Lepinay & Vermeulen, pp. 96-99, fig. 1.
v 2010. *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) ; Bert et al., pl. 1, fig. 2 ; pl. 3, fig. 1-3 ; pl. 4, fig. 1-2.
v 2013. *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) ; Bert et al., pl. 1-8.

Lectotype : le spécimen n°R00833 (ex n°5406 – Pl. 5, Fig. 2a-c) de la collection d'Orbigny, déposé au *Museum National d'Histoire Naturelle* de Paris (France).
Statut du type : d'Orbigny (1850, p. 100) a introduit succinctement *Crioceras alpinus* sans figuration et sans en désigner le spécimen type. Dans la Révision des *Types du Prodrome de Stratigraphie paléontologique Universelle* de d'Orbigny, Cottreau (1937, p. 16-17, pl. 78, fig. 16-17) a figuré pour la première fois le spécimen n°R00833, le seul attribué à cette espèce dans la collection d'Orbigny, mais sans le désigner explicitement comme le type de l'espèce. Vermeulen & Lazarin (2007, pl. 2, fig. 1) ont refiguré ce spécimen et ont mentionné qu'il a été sujet à une restauration par collage d'un fragment de tour non jointif avec le tour externe. Ils ont cependant accepté que les deux fragments puissent appartenir au même spécimen, et ils ont désigné le fragment de tour externe comme « holotype par monotypie » (p. 40-41). Plus récemment, Bert et al. (2010, 2013b) ont cependant considéré ce dernier point avec plus de prudence étant donné que la croissance en hauteur de tour, l'enroulement, et le type de conservation ne correspondent pas nettement entre les deux fragments, même si on admet l'existence d'un fragment qui serait manquant. Dans ces conditions, ces deux fragments appartiennent plus probablement à deux spécimens différents, et la désignation « holotype » par Vermeulen & Lazarin (2007) puis par Bert et al. (2010), est inappropriée et doit être remplacée par « lectotype » (désignation in Bert et al., 2013b). Ces spécimens ont été revus, et les caractères du plus petit fragment ne peuvent pas le faire attribuer à *Gassendiceras alpinum*. Ainsi, les côtes intercalaires inermes apparaissent à seulement *D*=52 mm, ce qui est un caractère spécifique de *Gassendiceras multicostatum* (cf. infra).
Localité type : la localité d'Angles, dans les Alpes-de-Haute-Provence (Sud-Est de la France).
Strate type : non précisée dans la désignation originale, mais dans le stratotype d'Angles (coupes A, A* et A', cf. supra), l'espèce est seulement présente, en grand nombre, dans le banc 151-2.
Distribution géographique : *Gassendiceras alpinum* est connu dans le Sud-Est de la France (à la fois dans le bassin et sur les plates-formes distales), en Roumanie, Espagne, au Maroc, en Bulgarie et en Crimée.
Distribution stratigraphique : tous les spécimens du Bassin Vocontien viennent d'un banc repère dans le milieu de la Zone à Vandenheckei. Ce niveau est celui de l'Horizon à Alpinum, à la base de la Sous-zone à Alpinum (Bert et al., 2010).
Diagnose : adulte de grande taille (*D*>350 mm) criocône faiblement déroulé, mais avec une rupture de croissance à environ *D*=150 mm. Section des tours très arrondie, légèrement plus haute que large. Ornementation toujours très bien marquée, mais qui varie grandement d'un spécimen à l'autre. Quatre stades ontogéniques successifs : (1) stade heberti dans les tours les plus internes ; (2) stade barremense à partir de *D*=25 mm avec des côtes intercalaires inermes assez fréquentes (de une à deux entre deux côtes principales en moyenne) ; (3) stade à ornementation simplifiée à partir de *D*=170 mm en moyenne ; et (4) stade adulte tardif de *D*=320 mm jusqu'au péristome. Péristome simple, linéaire, avec un léger bec sur le ventre. Ligne de suture assez denticulée de type ancylocératique.
Matériel étudié (*N*=77) : tous les spécimens viennent du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Var, Alpes-Maritimes), 14 ont été récoltés sur les bordures de plateformes, et 63 ont été récoltés dans la zone plus distale du Bassin Vocontien.

Les spécimens n°R00833a (ex. n°5406) d'Angles, collection A. d'Orbigny (lectotype – M.N.H.N) ; 1279 de Barrême, collection Petitclerc (U.P.M.C) ; ID 161 et ID 162 de Méouille (I.D) ; G15-309b-01 et G15-309b-02 (G15/309b), collection C. Baudouin (G.P.A – des moulages sont déposés dans la collection D. Bert) ; LE 271 d'Angles, collection L. Ebbo (un moulage est déposé dans la collection D. Bert sous le n°AZ19) ; Barr-11 d'Angles, collection R. Quelquejeu (St. André les Alpes) ; F001 et un spécimen non numéroté de la collection E. Pénagé (VIG2/266) (C.E.M) ; CEM 2 (VIG2/266), collection G. Agostini (C.E.M) ; UH (SO/69-2), collection L. Canut (G.P.A) ; n°TAI63, TAI183, TAI184, TAI186, TAI190, TAI194 (TAI/99) et VLS005 (VA/11), collection S. Bersac (G.P.A) ; n°1226 (A'/151-2), 28735 (A'/151-2) et 28734 (VIG2/266), collection G. Delanoy (G.P.A) ; n°AP46 (TF/15), AT36 (A'/151-2), AW44 (VA/11), AW57 (G12/309b), AW58 (GRY/859c), AW59 (LAC/209b), AW60 (A'/151-2), AW62 (VIG2/267), AW63 (G12/309b), AW64 (G15/309b), AW65 (A'/151-2), AW66 (GRY/859c), AW67 (G15/309b), AW68 (A'/151-2), AW69 (LAC/209), AW70 (LAC/209b), AW71 (G12/309b), AW72 (LAC/209c), AW74 (G15/309b), AW75 (A'/151-2), AW81 (G15/309b), AW82 (G15/309b), AW89 (G15/309b), AX10 (G12/309b), AX13 (G12/309b), AX17 (G12/309b), AX35 (LAC/209), AX36 (G12/309b), AY04 (G12/309b), AY05 (A'/151-2), AY10 (G12/309b), AY39 (G12/309b), AY40 (A/151-2), AY67 (GRY/859), AZ18 (VIG2/266), AZ21 (VIG2/266), AZ22 (LAC/209c), AZ23 (G12/309b), AZ24 (G12/309b), AZ25 (G12309b), AZ37 (SA/25), AZ38 (RS/8), AZ39 (G15/309b), AZ40 (G15/309b), AZ41 (G15/309b), AZ42 (G15/309b), AZ43 (G15/309b), AZ44 (G15/309b), AZ45 (RS/8), AZ46 (G15/309b), AZ47a-b (G15/309b) et AZ48 (G12/309b), collection D. Bert (G.P.A) ; un spécimen non numéroté de Rougon, collection P. Cotillon (F.S.L) ; un spécimen non numéroté de Moriez, collection P. Coullet (Barrême) ; et un spécimen non numéroté de Moriez, collection L. Maurel (Mairie de Barrême).

n° spécimen	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*h*	*Nt*	*Nt/2*	*Nit*	*Nit/2*	*Ni*	*Ni/2*	*α*
	364	97	70,7	184	0,27	0,19	0,51	0,73	1,90	5,5	?	18	?	1	?	0	
	287	86,3	56,2	146,7	0,30	0,20	0,51	0,65	1,70	11,5	?	20	?	2	?	0	105°
	248,5	78	?	126,2	0,31	?	0,51	?	1,62	8,7	?	?	?	?	?	?	75°
	162	48,2	?	77	0,30	?	0,48	?	1,60	8,3	27	14	?	?	?	?	200°
G.P.A.AZ18	128,5	38,5	?	59,5	0,30	?	0,46	?	1,55	8	24	13	?	?	?	?	90°
	100,5	28	?	47,7	0,28	?	0,48	?	1,70	7,5	22	12	?	?	?	?	90°
	78,6	23,4	?	38,3	0,30	?	0,49	?	1,64	5	21	11	?	?	?	?	90°
	62	20,8	?	32,2	0,34	?	0,52	?	1,55	2,5	19	10	?	?	?	?	90°
	44,7	142	?	23,4	0,32	?	0,52	?	1,65	2	19	9	?	?	?	?	90°
sp. Maurel's coll.	315	89,1	77,7	162	0,28	0,25	0,51	0,87	1,82	2,5	?	17	?	0	?	3	
	212	63,2	?	114	0,30	?	0,54	?	1,80	13	?	?	?	?	?	?	180°
	281	75,4	55,3	147,5	0,27	0,20	0,53	0,73	1,96	6,5	?	17	?	3	?	4	
G.P.A.AZ21	249	69,6	?	127	0,28	?	0,51	?	1,82	?	?	?	?	?	?	?	90°
	198	57	?	102	0,29	?	0,52	?	1,79	?	?	?	?	?	?	?	90°
	250	78,1	?	120	0,31	?	0,48	?	1,54	?	?	?	?	?	?	?	
G.P.A.AZ41	204	66,4	?	103,4	0,33	?	0,51	?	1,56	?	?	?	?	?	?	?	90°
	176	58	?	86,8	0,33	?	0,49	?	1,50	8	?	?	?	?	?	?	90°
	70	22	?	35	0,31	?	0,50	?	1,59	?	?	?	?	?	?	?	360°
	165	59	43,5	68,8	0,36	0,26	0,42	0,74	1,17	8	25	13	6	3	19	8	
	129,3	47,6	41,4	54,3	0,37	0,32	0,42	0,87	1,14	5	21	12	2	2	22	10	90°
	98,2	37	31,7	42	0,38	0,32	0,43	0,86	1,14	2,9	20	11	2	2	21	11	90°
G15?309b?01	78,5	29,6	?	32,8	0,38	?	0,42	?	1,11	2,9	21	9	1	1	21	12	90°
	57,6	19,3	?	26,2	0,34	?	0,45	?	1,36	2,2	28	9	0	0	14	10	90°
	46,2	16,4	?	21	0,35	?	0,45	?	1,28	?	?	12	?	0	?	9	90°
	36,2	12	?	18	0,33	?	0,50	?	1,50	?	?	19	?	0	?	4	90°
M.N.H.N.5406	156	51	48	65	0,33	0,31	0,42	0,94	1,28	?	?	12	?	1	?	9	

(Lectotype)	130	45	?	60	0,35	?	0,46	?	1,33	?	?	12	?	2	?	7	90°
	156	50,9	?	71	0,33	?	0,46	?	1,40	3	21	11	6	5	11	5	
	128,5	44,5	41	56	0,35	0,32	0,44	0,92	1,26	2,8	22	13	2	2	11	5	90°
	102,7	34,9	34	46,7	0,34	0,33	0,45	0,97	1,34	2,6	19	10	2	1	15	6	90°
	79,6	28,2	25	35	0,35	0,31	0,44	0,89	1,24	1,4	19	9	1	0	14	6	90°
LE 271	67,4	22,1	20,5	29,8	0,33	0,30	0,44	0,93	1,35	1	20	9	1	1	17	9	90°
	50,3	17,9	?	22,4	0,36	?	0,45	?	1,25	0,6	21	10	1	1	19	8	90°
	43,2	14,7	?	19,9	0,34	?	0,46	?	1,35	0,3	25	11	0	0	15	8	90°
	31,6	10,3	?	15	0,33	?	0,48	?	1,46	0,1	33	11	0	0	13	11	90°
	27,8	8,5	?	13,6	0,31	?	0,49	?	1,60	?	?	14	?	0	?	7	90°
	20,7	6,5	?	10,7	0,31	?	0,52	?	1,65	?	?	22	?	0	?	2	90°
	153,9	47,8	36,6	74,2	0,31	0,24	0,48	0,77	1,55	5	?	9	?	2	?	8	
	102	32,8	?	53,7	0,32	?	0,53	?	1,64	3,1	?	?	?	?	?	?	180°
28735	65	24,8	?	33,5	0,38	?	0,52	?	1,35	1,5	?	10	?	?	?	?	360°
	30,6	11,4	?	14,6	0,37	?	0,48	?	1,28	1,5	?	?	?	?	?	?	180°
	18,9	5,6	?	10	0,30	?	0,53	?	1,79	?	?	16	?	0	?	3	180°
	141	45,2	41,8	64,9	0,32	0,30	0,46	0,93	1,44	4,2	21	11	2	2	21	12	
	112,4	38,7	35,4	50,9	0,34	0,32	0,45	0,92	1,32	2,8	20	11	0	0	21	10	90°
1226	90,8	31,3	28,6	41,7	0,35	0,32	0,46	0,91	1,33	3,7	19	10	0	0	21	10	90°
	70,6	22,6	21,2	33,6	0,32	0,30	0,48	0,94	1,49	2	19	9	0	0	19	10	90°
	56,2	18,2	?	25	0,33	?	0,45	?	1,37	0,8	21	9	1	0	17	9	90°
	47,6	15,1	?	21,8	0,32	?	0,46	?	1,44	0,8	22	10	1	0	16	10	90°
	140,7	46,6	?	62,6	0,33	?	0,44	?	1,34	5,1	19	9	5	5	21	10	
	112,6	39,1	?	49,3	0,35	?	0,44	?	1,26	3,8	19	10	2	2	18	11	90°
	87,2	31,8	?	39,6	0,36	?	0,45	?	1,25	3,7	18	10	0	0	19	12	90°
G.P.A.AZ39	70,3	25,4	?	29,9	0,36	?	0,43	?	1,18	2,6	18	9	0	0	16	9	90°
	52,7	18,3	?	24,2	0,35	?	0,46	?	1,32	1,6	19	8	0	0	15	7	90°
	42,2	15	?	18,5	0,36	?	0,44	?	1,23	?	?	10	?	0	?	9	90°
	33,8	11,5	?	15,9	0,34	?	0,47	?	1,38	?	?	?	?	?	?	?	90°
	133,9	45,2	45,8	57	0,34	0,34	0,43	1,01	1,26	2,7	?	?	?	?	?	?	
G.P.A.AZ37	104,4	39,4	36,3	43,4	0,38	0,35	0,42	0,92	1,10	?	?	?	?	?	?	?	90°
	85,9	29,4	29,9	37,7	0,34	0,35	0,44	1,02	1,28	?	?	?	?	?	?	?	90°
	129,1	38	?	61,7	0,29	?	0,48	?	1,62	7,9	21	11	3	3	11	5	
	103,1	33,5	?	48,2	0,32	?	0,47	?	1,44	5,2	18	10	2	2	14	5	90°
	80,3	26,8	?	37	0,33	?	0,46	?	1,38	3,2	18	10	0	0	15	7	90°
G15?309b?02	63,9	21	?	29,9	0,33	?	0,47	?	1,42	2,4	18	8	0	0	16	9	90°
	49,6	16,5	?	23,2	0,33	?	0,47	?	1,41	2	19	8	0	0	14	8	90°
	39,7	12,6	?	20,1	0,32	?	0,51	?	1,60	1,6	25	8	0	0	9	7	90°
	31,5	9,8	?	15,6	0,31	?	0,50	?	1,59	0,4	32	11	0	0	7	7	90°
	25,8	7,8	?	13,2	0,30	?	0,51	?	1,69	0,3	44	14	0	0	3	3	90°
	127,4	?	?	?	?	?	?	?	?	?	22	11	0	0	11	4	
	113,6	36,2	32	51,9	0,32	0,28	0,46	0,89	1,43	4,5	22	11	0	0	8	4	45°
F001	89,1	29,1	27	48,6	0,33	0,30	0,55	0,93	1,67	3,5	21	10	1	0	7	3	90°
	69	24,6	20,5	32	0,36	0,30	0,46	0,83	1,30	2,3	22	10	2	0	9	5	90°
	56,6	19,6	15	24	0,35	0,27	0,42	0,77	1,23	1,7	25	10	4	1	6	4	90°
	127	46	?	59,1	0,36	?	0,47	?	1,28	4,6	?	?	?	?	?	?	
G.P.A.AZ42	78,5	25,4	?	33,4	0,32	?	0,43	?	1,31	2,5	?	?	?	?	?	?	200°
	52,8	19	?	22,5	0,36	?	0,43	?	1,18	1,6	?	?	?	?	?	?	150°
	33,2	11,8	?	15,2	0,36	?	0,76	?	2,14	?	?	8	?	0	?	13	170°
G.P.A.AW64	123,4	44,8	?	53,1	0,36	?	0,43	?	1,19	3,4	21	12	0	2	15	5	
	93,6	34,7	?	40,9	0,37	?	0,44	?	1,18	2	18	10	3	2	18	9	90°
	75,1	28	?	32,5	0,37	?	0,43	?	1,16	1,5	16	9	5	2	15	10	90°
	57,5	21,2	?	24	0,37	?	0,42	?	1,13	0,7	18	8	6	1	11	9	90°
	47,1	16,6	?	20,5	0,35	?	0,44	?	1,24	0,5	24	9	6	3	7	7	90°

	35,1	12,3	?	16,2	0,35	?	0,46	?	1,32	0,5	31	10	5	5	3	3	90°
	29,6	9,3	?	15	0,31	?	0,51	?	1,61	0,3	37	17	3	3	1	1	90°
	22,7	6,7	?	11,3	0,30	?	0,50	?	1,69	?	?	21	?	0	?	0	90°
G.P.A.AY67	119	43,1	?	52,4	0,36	?	0,44	?	1,22	2,4	20	11	1	0	10	8	
	117,8	35,4	?	54	0,30	?	0,46	?	1,53	5,5	19	10	0	0	10	3	
	93,6	30,6	?	42,4	0,33	?	0,45	?	1,39	3,2	17	9	0	0	15	6	90°
G.P.A.AT36	75,6	27,1	?	34,4	0,36	?	0,46	?	1,27	1,3	18	9	0	0	15	7	90°
	58,9	20,2	?	26,5	0,34	?	0,45	?	1,31	0	19	8	0	0	15	8	90°
	47,6	15	?	22,2	0,32	?	0,47	?	1,48	0	20	9	0	0	18	8	90°
	38	12	?	16,6	0,32	?	0,44	?	1,38	0	28	11	0	0	12	7	90°
	117,7	37,8	31,4	?	0,32	0,27	?	0,83	?	11	?	?	?	?	?	?	
28734	50,3	14,8	?	24,4	0,29	?	0,49	?	1,65	2,3	?	9	?	0	?	3	315°
	32,9	11	?	17	0,33	?	0,52	?	1,55	0,6	?	?	?	?	?	?	180°
	20,1	5	?	11,2	0,25	?	0,56	?	2,24	?	?	24	?	0	?	2	230°
	113,4	37,1	?	47	0,33	?	0,42	?	1,27	2,6	?	10	?	1	?	4	
G.P.A.AW82	71	25,8	23,5	29,5	0,36	0,33	0,42	0,91	1,14	0,7	?	?	?	?	?	?	180°
	44,5	16,4	16	19,9	0,37	0,36	0,45	0,98	1,21	?	?	8	?	1	?	10	180°
	110	35,5	?	48,7	0,32	?	0,44	?	1,37	4,1	19	11	4	4	?	?	
G.P.A.AZ40	88,6	32,3	?	34,9	0,36	?	0,39	?	1,08	?	?	8	?	2	?	?	90°
	50,9	17,3	?	24,6	0,34	?	0,48	?	1,42	1	?	?	?	?	?	?	180°
	43,8	14,7	?	19,9	0,34	?	0,45	?	1,35	0,6	?	?	?	?	?	?	90°
	106,3	36	?	48,1	0,34	?	0,45	?	1,34	3	20	10	0	0	12	7	
G.P.A.AW89	67,2	22,9	22,5	31,9	0,34	0,34	0,48	0,98	1,39	3	19	10	0	0	13	5	180°
	53,5	18,5	?	24,4	0,35	?	0,46	?	1,32	1,5	21	10	0	0	14	6	90°
	41,9	12,8	?	20,7	0,31	?	0,49	?	1,62	?	22	10	0	0	17	9	90°
G.P.A.AW75	105,5	35,5	25,4	51,6	0,34	0,24	0,49	0,72	1,45	7,2	?	?	?	?	?	?	
	101,8	34,2	?	45,3	0,34	?	0,45	?	1,33	5	17	9	0	0	15	6	
Barr-11	78	28,4	25,4	38,9	0,36	0,33	0,50	0,89	1,37	5,6	21	13	1	0	16	8	90°
	99,3	34,9	?	45,9	0,35	?	0,46	?	1,32	7,3	26	14	0	0	26	15	
	81,4	29,3	27,9	38,2	0,36	0,34	0,47	0,95	1,30	5,9	26	13	0	0	23	14	90°
G.P.A.AP46	58,1	20	?	28,1	0,34	?	0,48	?	1,41	2	25	12	0	0	21	13	90°
	46,5	15,2	?	20,9	0,33	?	0,45	?	1,38	2	28	12	0	0	13	9	90°
	36,2	11,7	?	17,1	0,32	?	0,47	?	1,46	1,8	31	13	0	0	10	7	90°
G.P.A.AY39	99	30,7	?	45,4	0,31	?	0,46	?	1,48	3,3	21	9	1	1	4	3	
	66,2	25,2	20,8	28,7	0,38	0,31	0,43	0,83	1,14	1,8	24	12	0	0	5	1	180°
G.P.A.AY04	93,7	33,3	25,4	44,7	0,36	0,27	0,48	0,76	1,34	4,2	?	10	?	0	?	6	
	93,3	29,1	?	44,7	0,31	?	0,48	?	1,54	6,3	24	13	0	0	5	1	
	75,7	23,7	?	37,3	0,31	?	0,49	?	1,57	4,5	23	12	1	0	4	1	90°
G.P.A.AZ22	58,3	20	?	27,2	0,34	?	0,47	?	1,36	2,4	24	11	1	0	5	3	90°
	47,8	15,7	?	22,9	0,33	?	0,48	?	1,46	1,3	25	11	1	1	5	0	90°
	36,3	11,5	?	17,9	0,32	?	0,49	?	1,56	1,1	27	13	1	1	3	0	90°
	30,8	10	?	15,6	0,32	?	0,51	?	1,56	1	30	13	0	0	1	1	90°
	93,2	32,9	29,6	40,7	0,35	0,32	0,44	0,90	1,24	3,1	15	8	1	0	20	14	
	72,1	25,2	?	31,4	0,35	?	0,44	?	1,25	3,1	17	7	1	0	17	12	90°
UH	57,5	19,9	?	27,1	0,35	?	0,47	?	1,36	2,2	22	8	1	1	10	6	90°
	42,8	13,6	?	22,5	0,32	?	0,53	?	1,65	?	?	10	?	1	?	4	90°
	34,5	11,2	?	19,6	0,33	?	0,57	?	1,75	?	?	13	?	0	?	4	90°
G.P.A.AY10	92,1	33,2	25,6	37,3	0,36	0,28	0,41	0,77	1,12	1	15	8	0	0	25	15	
	74,7	29,1	22,5	29	0,39	0,30	0,39	0,77	1,00	4	15	7	3	0	21	13	90°
	92,1	32,9	?	39,1	0,36	?	0,42	?	1,19	2,5	?	?	?	?	?	?	
	72,2	26,8	?	29,5	0,37	?	0,41	?	1,10	1,8	?	?	?	?	?	?	90°
G.P.A.AZ38	56,1	20,7	?	23,8	0,37	?	0,42	?	1,15	1,5	?	?	?	?	?	?	90°
	42,2	15,1	?	18,6	0,36	?	0,44	?	1,23	0,9	?	?	?	?	?	?	90°
	33,1	11,8	?	15,4	0,36	?	0,47	?	1,31	?	?	?	?	?	?	?	90°

	90,7	31	?	39,2	0,34	?	0,43	?	1,27	3,8	21	10	0	0	10	7	
	73,1	26	?	31,1	0,36	?	0,43	?	1,20	2	21	10	0	0	9	7	90°
	56,3	20,6	19	24,6	0,37	0,34	0,44	0,92	1,19	1,3	22	11	0	0	5	3	90°
G.P.A.AW71	44,4	15,8	?	19,8	0,36	?	0,45	?	1,25	0,5	24	11	0	0	7	5	90°
	34,5	11,4	?	15,5	0,33	?	0,45	?	1,36	0,3	27	11	0	0	5	5	90°
	28,4	9,8	?	13,5	0,35	?	0,48	?	1,38	0	31	13	0	0	2	2	90°
	23	7,4	?	11,5	0,32	?	0,50	?	1,55	0	35	15	0	0	0	0	90°
	19	6	?	9,5	0,32	?	0,50	?	1,58	?	?	19	?	0	?	0	90°
G.P.A.VLS 005	88	30,8	30,6	38	0,35	0,35	0,43	0,99	1,23	?	?	?	?	?	?	?	
	39,1	12,7	14,1	17,5	0,33	0,36	0,45	1,11	1,38	0,2	?	11	?	2	?	2	320°
	86,8	29,7	23,3	40,7	0,34	0,27	0,47	0,79	1,37	2,2	19	10	5	0	11	4	
	66,8	21,9	18,3	30,7	0,33	0,27	0,46	0,84	1,40	0	16	9	10	0	12	9	90°
sp. Pénagé's coll.	57,2	17,4	16	25,7	0,30	0,28	0,45	0,92	1,48	0	19	6	9	6	12	9	90°
	43	15,1	13,6	19	0,35	0,32	0,44	0,90	1,26	0,1	35	12	8	6	2	2	90°
	39	12,7	9,9	18,7	0,33	0,25	0,48	0,78	1,47	?	?	18	?	4	?	0	90°
	86	28,3	?	40,4	0,33	?	0,47	?	1,43	3	18	9	0	0	17	9	
	62,6	21	20	28,3	0,34	0,32	0,45	0,95	1,35	1,2	18	9	1	0	16	9	135°
CEM 2	50,6	17,1	16,2	23	0,34	0,32	0,46	0,95	1,35	1	22	10	1	0	13	8	90°
	38,9	13,3	12,2	18,3	0,34	0,31	0,47	0,92	1,38	1	26	10	1	1	8	6	90°
	31,5	10,6	?	15,9	0,34	?	0,51	?	1,50	0,5	32	12	0	0	5	5	90°
	83,4	30,6	?	37	0,37	?	0,44	?	1,21	3	19	9	1	1	18	12	
G.P.A.AX17	60	22	?	26,5	0,37	?	0,44	?	1,21	1,5	20	9	0	0	17	10	90°
	47,6	15	?	23,7	0,32	?	0,40	?	1,58	2	29	11	0	0	7	6	90°
	82,4	27	24,4	38,3	0,33	0,30	0,47	0,90	1,42	2,7	17	9	16	10	16	7	
	61,5	21,8	19	28,2	0,36	0,31	0,46	0,87	1,29	1,6	17	6	13	11	17	10	90°
G.P.A.AW68	52,8	17,3	16	24,5	0,33	0,30	0,46	0,93	1,42	2,4	22	8	6	6	16	9	90°
	38,5	13	11,5	17,9	0,34	0,30	0,47	0,89	1,38	1	29	10	2	2	9	7	90°
	33,4	11	9,5	16	0,33	0,28	0,48	0,86	1,45	0,5	35	14	0	0	6	6	90°
	25,5	8,4	?	12,3	0,33	?	0,48	?	1,46	0,3	42	18	0	0	2	2	90°
G.P.A.AW60	80,6	28,6	?	35,7	0,36	?	0,44	?	1,25	1,7	?	?	?	?	?	?	
	47,1	16,3	13,9	20,6	0,35	0,30	0,44	0,85	1,26	?	?	?	?	?	?	?	220°
	76,7	25,9	25,4	34,4	0,34	0,33	0,45	0,98	1,33	3,3	21	10	1	0	5	4	
	59,9	21	15,1	26,9	0,35	0,25	0,45	0,72	1,28	2,9	21	11	2	0	3	2	90°
	47	16,4	13	21,8	0,35	0,28	0,46	0,79	1,33	1,6	22	11	4	1	2	1	90°
G.P.A.AW57	35,9	11,6	11,6	16,6	0,32	0,32	0,46	1,00	143,10	1,5	26	10	4	2	1	1	90°
	29,2	9,4	?	14,3	0,32	?	0,49	?	1,52	1	32	11	3	3	0	0	90°
	22,6	7,5	?	12,4	0,33	?	0,55	?	1,65	0,7	32	16	2	2	0	0	90°
	19,8	5,9	?	10	0,30	?	0,51	?	1,70	?	?	21	?	0	?	0	90°
I.D.161	71,1	26,2	?	29,4	0,37	?	0,41	?	1,12	3	?	10	?	0	?	11	
	28	10,3	?	12,4	0,37	?	0,44	?	1,20	0	30	13	0	0	1	1	360°
sp. Coullet's coll.	68,8	22,3	?	32,8	0,32	?	0,48	?	1,47	4,2	?	10	?	2	?	6	
	27,4	9,6	?	13,8	0,35	?	0,50	?	1,44	1	26	12	1	1	0	0	310°
G.P.A.AW72	68,4	24,5	19,9	30,6	0,36	0,29	0,45	0,85	1,25	3,2	?	9	?	0	?	11	
	68,4	24,8	20,1	30,5	0,36	0,29	0,45	0,81	1,23	1,3	?	?	?	?	?	?	
	53,8	19,7	18,6	23,7	0,37	0,35	0,44	0,94	1,20	0,7	?	?	?	?	?	?	90°
G.P.A.AW81	41,5	14,5	?	18,5	0,35	?	0,45	?	1,28	0,1	23	11	1	0	9	5	105°
	33,3	11,8	10	15,6	0,35	0,30	0,47	0,85	1,32	0,1	29	11	1	1	5	5	90°
	26,8	8	7,8	12,7	0,30	0,29	0,47	0,98	1,59	0	37	14	0	0	6	6	90°
G.P.A.AW62	63,8	20,8	?	29,3	0,33	?	0,46	?	1,41	?	?	7	?	1	?	4	
G.P.A.TAI 183	55,7	18,5	20,8	23,6	0,33	0,37	0,42	1,12	1,28	0	?	8	?	1	?	3	
	45,6	16,9	17,9	19,6	0,37	0,39	0,43	1,06	1,16	0	?	7	?	2	?	5	90°
G.P.A.AX10	55	19,4	?	25,1	0,35	?	0,46	?	1,29	1,5	23	11	0	0	15	7	
	46,4	15	?	22	0,32	?	0,47	?	1,47	2	28	11	0	0	11	8	90°
G.P.A.AW66	54,2	21	?	20,6	0,39	?	0,38	?	0,98	0,8	23	10	7	2	2	2	

	41	15,1	14	17	0,37	0,34	0,42	0,93	1,13	0,3	27	10	5	3	2	2	90°
	32,6	11,8	12,7	14,2	0,36	0,39	0,44	1,08	1,20	0,1	?	13	?	5	0	0	90°
G.P.A.TAI 190	52,5	17	18,6	24,1	0,32	0,35	0,46	1,09	1,42	0,5	/	10	/	0	/	10	
G.P.A.AW58	51,7	19,5	?	23,9	0,38	?	0,46	?	1,23	1,6	?	?	?	?	?	?	
G.P.A.AW65	39,7	14	15	16,7	0,35	0,38	0,42	1,07	1,19	?	?	?	?	?	?	?	
	31,8	10,8	?	15,2	0,34	?	0,48	?	1,41	0,2	32	14	1	1	4	4	
	25,5	8,5	?	12	0,33	?	0,47	?	1,41	0,1	37	17	0	0	0	1	90°
G.P.A.AW74	21,2	6,6	?	10,6	0,31	?	0,50	?	1,61	0,1	44	18	0	0	0	0	90°
	16,8	5,6	?	8,6	0,33	?	0,51	?	1,54	0,1	48	21	0	0	0	0	90°
	14,7	4,2	?	8,1	0,29	?	0,55	?	1,93	?	?	25	?	0	?	0	90°
G.P.A.AX35	31,6	9,3	?	15,5	0,29	?	0,49	?	1,67	?	?	13	?	0	?	2	
G.P.A.AX13	25	8	?	12,6	0,32	?	0,50	?	1,58	?	?	17	?	0	?	0	
Moyenne					*0,34*	*0,30*	*0,46*	*0,89*	*1,39*								
Variance					*0,0006*	*0,0018*	*0,0011*	*0,0115*	*0,0345*								
Ecart type					*0,024*	*0,043*	*0,034*	*0,107*	*0,186*								
Coef. Var.					*7,24*	*14,10*	*7,22*	*12,09*	*13,34*								
Shapiro-Wilk W					0,9748	0,9786	0,9798	0,9854	0,9751								
p(normal)					*0,001106*	*0,2648*	*0,00562*	*0,5828*	*0,001272*								

Tableau 1. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gassendiceras alpinum*.

Description

Trois spécimens font plus de 250 mm de diamètre. Deux d'entre eux ont une chambre d'habitation adulte, et 1 est sub-adulte ; de plus trois autres spécimens fragmentaires sont des portions de chambres adultes. La chambre d'habitation adulte démarre à environ 240 mm de diamètre et mesure un peu plus d'un demi tour. Le spécimen n°AZ18 (Pl. 1, Fig. 1 ; Pl. 2, Fig. 1) est complet avec son péristome à D=364 mm. Les autres spécimens sont soit des nuclei entièrement cloisonnés, soit des individus juvéniles. La coquille est criocône très faiblement déroulée, avec quelquefois des tours seulement subjointifs (voire même à peine jointifs dans les tours internes). Le hiatus spiral h est très variable suivant les spécimens (Fig. 38) ; généralement faible, il s'agrandit rapidement au cours de la croissance jusqu'à un maximum de 13 mm pour 200<D<250 mm, puis il diminue à nouveau au-delà (moyenne de l'ombilic relatif de O/D=0,47). La croissance en hauteur est rapide (Fig. 36) avec une hauteur relative en moyenne de H/D=0,34 dans les tours internes, mais elle tend à décroître en fonction du diamètre (H/D=0,31 pour D>120 mm). La croissance en épaisseur reste faible et décroît régulièrement avec le diamètre, puisque l'épaisseur relative est de seulement E/D=0,30. La section du tour est très arrondie (Fig. 31, 37) mais elle est légèrement plus haute que large (E/H=0,91 en moyenne pour D<150 mm), excepté occasionnellement dans les tours internes où elle peut être subcirculaire (D<60 mm), et elle tend à être plus élevée au cours de la croissance (E/H=0,78 en moyenne pour D>150 mm – 37). Dans les Figures 33 et 34, les courbes moyennes des relations entre les mesures de H, E et O en fonction du diamètre montrent une croissance disharmonique, et la rupture de croissance se situe à environ 150 mm de diamètre. Dans les tours internes, la croissance est proche de l'isométrie (D<150 mm) bien que dans les tours externes (D>150 mm) elle soit plus en accord avec la relation d'allométrie $Y=bD^a$. Ceci est lié à l'augmentation de O/H en fonction du diamètre qui va dans le sens d'une baisse de croissance en hauteur de tour associée à l'ouverture de l'ombilic. Les paramètres de dispersion révèlent dans tous les cas que les nuages de points sont faiblement dispersés autour de la moyenne et sont homogènes (R^2 très élevé, le plus souvent au dessus de 0,9, et écart types très faibles). On remarque cependant que les coefficients de variation (Tableau 1) montrent certaines disparités (dans tous les cas inférieures à 15%) qui peuvent avoir des causes multiples : (1) la croissance dysharmonique, (2) le manque de mesures des valeurs de E et des autres mesures au delà de 200 mm de diamètre, et (3) la compression *post-mortem* différentielle qui est plus importante dans le bassin que dans le secteur néritique.

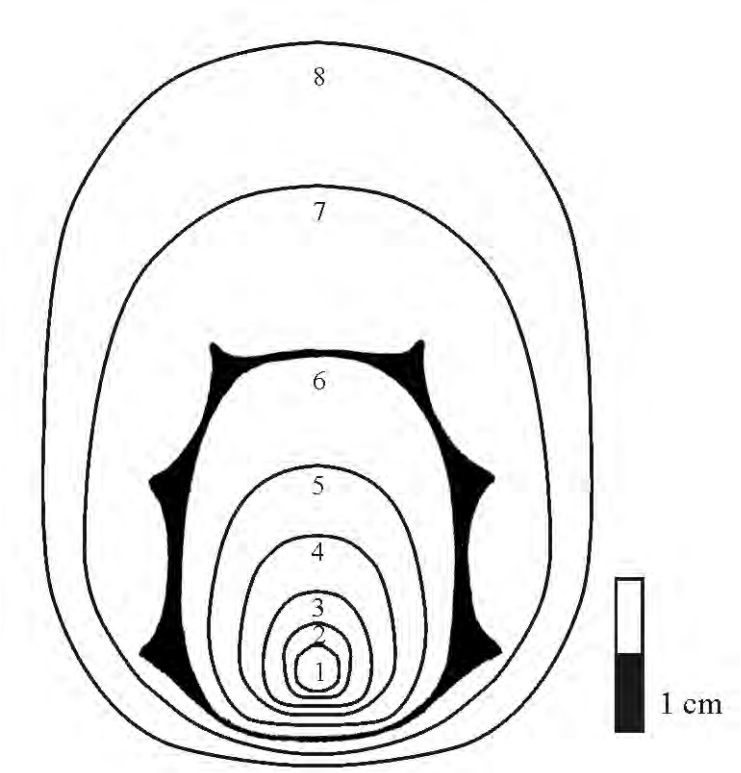


Figure 31. Section de tours de *Gassendiceras alpinum* (d'Orbigny, 1850). 1 : AZ74 (*D*=20 mm) ; 2 : AW66 (*D*=27 mm) ; 3 : AW66 (*D*=45 mm) ; 4 : AW67 (*D*=120 mm) ; 5 : R00833 (*lectotype*, *D*=155 mm) ; 6 : AZ41 (*D*=250 mm) ; 7 : AZ18 (*D*=350 mm).

L'ornementation est toujours bien marquée et le nombre total de côtes (côtes principales + côtes intermédiaires + côtes intercalaires inermes) est stable au cours de la croissance pour un même spécimen, mais il varie grandement d'un individu à l'autre (de 9 à 27 côtes par demi-tour). Le nombre de côtes principales (Fig. 39) est élevé dans les tours internes et décroît très rapidement au delà de *D*=50 mm, pour croître à nouveau graduellement par la suite. Au contraire, le nombre de côtes intermédiaires et de côtes intercalaires inermes (Fig. 40) croit rapidement jusqu'à environ 75 mm de diamètre et décroître au delà, ce qui rend le nombre de côtes intercalaires inermes inversement proportionnel au nombre de côtes tuberculées. Quatre stades successifs (cf. supra et Fig. 29 pour la description complète de ces stades) peuvent être reconnus au cours de la croissance :

- (1) Le stade heberti typique : les premières observations ont été faites à partir de 8 mm de diamètre, mais en fonction de la plus petite hauteur de tour préservée dans les tours les plus internes de la coquille, il est hautement probable que l'ombilic soit largement perforé jusqu'à un diamètre de 7 mm.

- (2) Le stade barremense démarre à partir de *D*=25 mm en moyenne. Les côtes intercalaires inermes sont généralement assez fréquentes (une à deux côtes intercalaires inermes pour une côte principale en moyenne), et suivant les spécimens leur nombre croît rapidement à partir d'environ *D*=100 mm, pour décroître au delà (Fig. 40). A noter que ce stade est le seul connu sur le lectotype de *G. alpinum*, qui est préservé sur ¾ de tour entre 75 et 156 mm de diamètre (Pl. 5, Fig. 2a-c).

- (3) Le stade simplifié : ce stade apparaît graduellement à partir d'une moyenne d'environ 170 mm de diamètre, et il peut être considéré comme un stade adulte étant donné qu'il concerne un peu plus du dernier demi-tour de spire du phragmocône, et la plus grande partie de la loge d'habitation.

- (4) Le stade adulte tardif est présent sur les spécimens n°AZ18 (Pl. 1, Fig. 1 ; Pl. 2, Fig. 1) et AZ23. Il démarre à partir de 320 mm de diamètre jusqu'au péristome, soit environ 70°. Le péristome est simple, linéaire avec un léger bec sur le ventre.

La ligne de suture est très difficile à étudier sur la plupart des spécimens (dissolution partielle), mais elle est assez découpée et montre un lobe latéral trifide, large et profond. Le lobe ventral est bifide.

Variabilité

A première vue et en tant que conséquence de l'analyse descriptive, il semble que dans l'échantillon étudié les spécimens robustes, dont la section est la plus large, sont aussi généralement ceux qui possèdent le moins de côtes (les côtes sont plus larges), au contraire des spécimens les plus comprimés avec une section des tours plus étroite (côtes plus fines). Cette observation concerne le nombre de côtes principales trituberculées, mais surtout le nombre de côtes intercalaires inermes : les spécimens avec le plus de côtes intercalaires inermes semblent souvent les plus graciles, et les deux extrêmes robustes et graciles de ce polymorphisme sont reliés par tous les intermédiaires possibles.

Cette variabilité avec des formes robustes et graciles est parallèle à un autre type de variation par décalage de la séquence ontogénique : les spécimens les plus graciles sont aussi caractérisés par une apparition précoce des stades ontogéniques durant la croissance. Leur stade heberti est en moyenne plus court que chez les spécimens plus robustes (20 mm *versus* 30 mm de diamètre). Leur stade barremense, qui est exprimé plus tôt, est aussi plus gracile et détermine l'apparition précoce des côtes intercalaires inermes. De même, le stade à ornementation simplifiée apparaît aussi plus tôt au cours de la croissance chez les formes graciles que chez les formes robustes. Ce type de variabilité par décalage de la séquence ontogénique détermine, à partir d'un référent moyen, un pôle robuste légèrement plus pédomorphique, et un pôle gracile plus péramorphique

Rapports et différences

Gassendiceras alpinum est différent de *Gassendiceras multicostatum* par plusieurs paramètres : (1) la durée de ses stades ontogéniques, avec un stade heberti plus court, un stade barremense plus précoce avec l'apparition des côtes intercalaires inermes à partir de 15-30 mm de diamètre (*D*=30-40 mm pour *G. multicostatum*), et un stade ornemental simplifié un peu plus précoce également (en moyenne de 170 mm *versus* 200 mm de diamètre chez *G. multicostatum*). (2) Par la plus grande fréquence des côtes intercalaires inermes et des côtes intermédiaires qui sont habituellement assez rares chez *G. multicostatum*. (3) Par un hiatus spiral qui peut atteindre une valeur maximale plus élevée chez *G. alpinum*. Et (4), par une rupture de croissance chez les jeunes adultes, ce qui n'est jamais le cas chez *G. multicostatum*.

Gassendiceras alpinum montre un stade heberti identique à celui de *Gassendiceras quelquejeui*, mais son stade barremense est plus long (environ 170 mm *versus* 100 mm de diamètre) et morphologiquement un peu différent (plus robuste avec des tubercules plus forts et moins de côtes intercalaires inermes). De plus, il existe deux stades ontogéniques supplémentaires chez *G. quelquejeui* qui ne sont jamais présents chez *G. alpinum* : le stade irrégulier, et surtout le stade camereiceras. Enfin, la croissance en hauteur de tour est plus élevée chez *G. quelquejeu*, sans rupture.

Les différences entre *G. alpinum*, *G. enayi* et *G. coulletae* sont encore plus grandes étant donné que ces deux derniers montrent une section des tours plus comprimée, corrélée avec un stade barremense plus court, et la présence du stade camereiceras sur une grande partie de la coquille.

La spire de *Gassendiceras hoheneggeri* est assez proche de celle de *Gassendiceras alpinum*, mais l'espèce de Uhlig a généralement plus de côtes intercalaires inermes. De plus, *Gassendiceras hoheneggeri* n'a pas le stade ornemental simplifié, étant donné que les côtes intercalaires inermes sont présentes sur la hampe jusqu'au stade adulte tardif (=stade irrégulier). Enfin, *G. alpinum* ne montre jamais d'enroulement tripartie de la coquille.

Résultats de l'analyse statistique

Analyse univariée

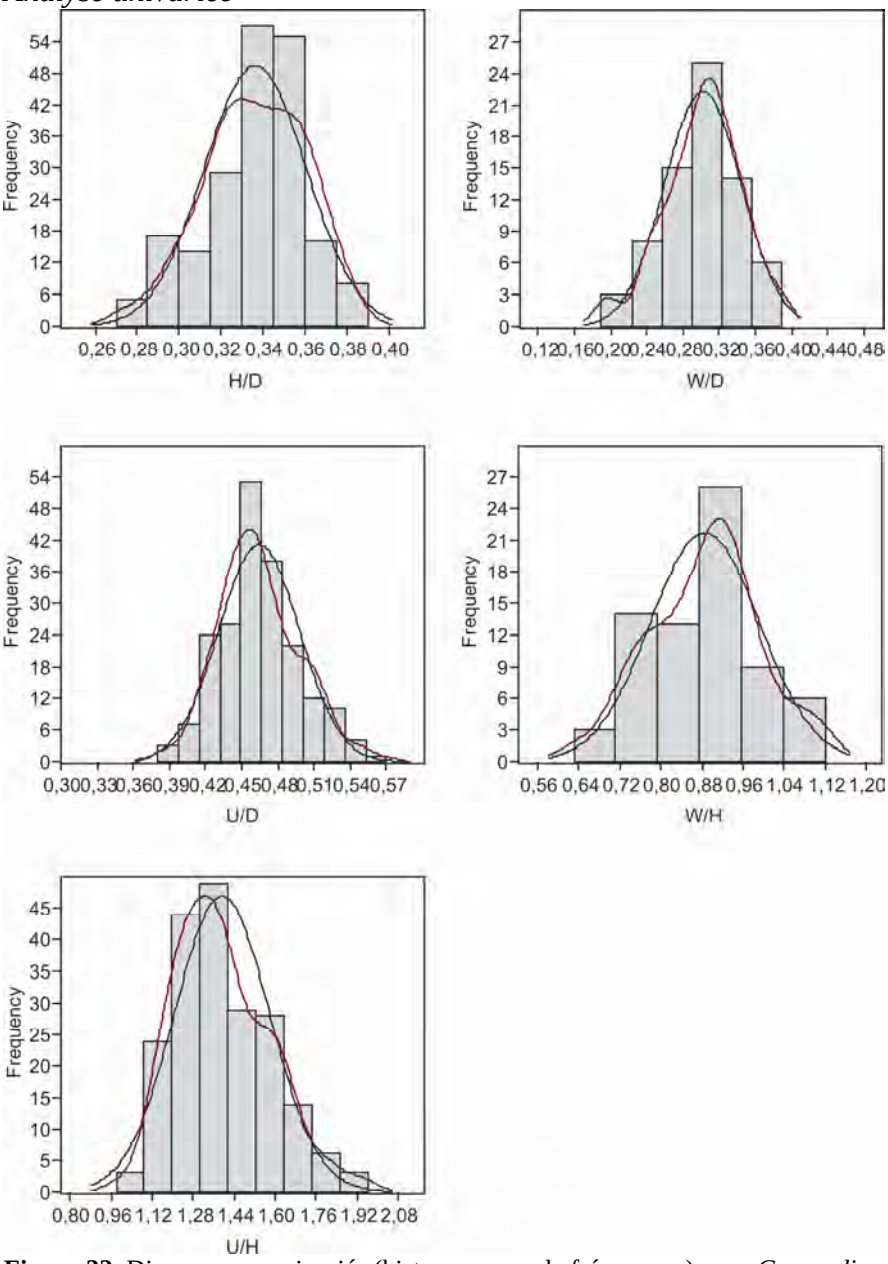


Figure 32. Diagrammes univariés (histogrammes de fréquences) pour *Gassendiceras alpinum*.

Trois histogrammes sur les cinq sont unimodaux (Fig. 32) : *E/D*, *O/D* et *U/H*. La variable *E/D* s'accorde avec une distribution gaussienne (test de Shapiro-Wilk de 0,9786 à p=0,2648), ainsi que *E/H* qui est pourtant faiblement bimodale (Shapiro-Wilk de 0,9854 à p=0,5828). Les autres variables se départissent légèrement de la normalité (0,002<p<0,009). Deux des histogrammes sont légèrement bimodaux, celui de *E/H* (section relative) et *H/D* (hauteur relative), sans que cette bimodalité soit tranchée. Ce résultat n'est pas étonnant étant donné le différentiel de compression *post-mortem* entre les individus provenant de gisements

différents, voire au sein d'un même gisement. Si l'on excepte les cas de bimodalité, les histogrammes sont presque tous symétriques, sauf celui de *O/H* qui est légèrement dissymétrique en direction des petites valeurs, mais là encore la courbe d'estimation par noyau est assez bien ajustée à la courbe de Gauss théorique. Finalement, le caractère discrètement bimodal de certains histogrammes ne peut pas être attribué à l'existence de plusieurs groupes morphologiques, et ces résultats ne remettent pas en cause l'hypothèse nulle de l'homogénéité de l'échantillon testé.

Analyse bivariée

Les courbes moyennes des relations entre *H*, *E* et *O* en fonction de *D* montrent une croissance dysharmonique (Fig. 33-34), et la rupture de pente se situe autour de *D*=150 mm. Pour les valeurs de *D*<150 mm, les fonctions $Y=bD^a$ présentent toutes une probabilité significative que *a*=1, ce qui s'accorde avec le modèle de régression linéaire pour les relations entre ces variables et *D*, et donc à une croissance de type isométrique. Les coefficients de détermination sont toujours très élevés ($0,92<R^2<0,98$) ce qui dénote une faible dispersion autour de la moyenne, et donc des résultats très significatifs. La valeur la plus faible est logiquement celle de *E=f(D)*, résultat attendu étant donné la différence de compression *post-mortem* des individus. En revanche, pour les valeurs de *D*>150 mm la probabilité que *a*=1 n'est pas significative, ce qui correspond à une relation de type fonction puissance entre ces variables et *D*, et donc à une croissance allométrique des coquilles aux grands diamètres. Les coefficients de détermination sont élevés à très élevés ($0,80<R^2<0,96$), *E=f(D)* ayant la valeur la plus basse, ce qui est dû au peu de mesures pour cette variable. Cette relation d'allométrie pour les grands diamètres est liée à l'augmentation de *O/H* (Fig. 35) et à la diminution de *H/D* (Fig. 36), ce qui est caractéristique d'un ralentissement de la croissance en hauteur de tour associé à une plus grande ouverture de l'ombilic. D'autre part, les diagrammes liés à l'épaisseur relative et à la section relative (Fig. 37) montrent que la section tend à se comprimer avec la croissance chez certains spécimens. Toutefois cette tendance à la compression n'est pas très accusée en raison de la décroissance (moindre) dans le même temps de la hauteur relative. Enfin, le diagramme lié au hiatus spiral (*h* – Fig. 38) montre une répartition grossièrement en cloche avec une très grande disparité entre les spécimens (coefficient de variation=97,43) : il augmente rapidement au cours de la croissance jusqu'à un maximum de 13 mm pour 200<*D*<250 mm, et il décroît à nouveau au-delà. Dans les petits diamètres, il n'est pas rare que ce paramètre soit très faible, et les coquilles à enroulement très serré voire à tours jointifs/sub-jointifs ne sont pas rares.

L'ornementation a déjà été décrite en détail lors de l'analyse paléontologique. Le nombre total de côtes (côtes principales + côtes intermédiaires + côtes inermes) est stable au cours de la croissance pour un même spécimen, mais il est très variable d'un individu à l'autre (de 9 à 27 côtes par demi-tour). Le nombre de côtes principales (Fig. 39) est élevé dans les tours internes et décroît très rapidement jusqu'à *D*=50 mm, pour croître à nouveau graduellement par la suite. Au contraire, le nombre de côtes intermédiaires et de côtes inermes (Fig. 40) croît rapidement à partir de *D*=75 mm pour décroître au-delà, ce qui rend le nombre de côtes inermes inversement proportionnel au nombre de côtes tuberculées.

	H/D	*O/D*	*E/D*	*E/H*	*O/H*	*Nt/2*	*Nit/2*	*Ni/2*
N	201	200	71	71	200	167	64	140
Min	0,27	0,38	0,19	0,63	0,98	6	1	1
Max	0,39	0,57	0,39	1,12	1,96	25	11	15
Moyenne	0,3364179	0,46425	0,3021127	0,8857746	1,3925	11,30539	2,546875	6,7
Erreur type	0,00171778	0,002370715	0,005054693	0,01271363	0,01313187	0,2559039	0,2567827	0,2888294
Variance	0,0005931045	0,001124058	0,001814044	0,01147618	0,0344892	10,9363	4,21999	11,67914
Ecart type	0,02435374	0,03352697	0,0425916	0,1071269	0,1857127	3,307007	2,054261	3,417475
Coefficient de variation	7,239132	7,221749	14,09792	12,09415	13,33664	29,2516	80,65812	51,00709

Tableau 2. Données statistiques de base pour la totalité de l'échantillon de *Gassendiceras* étudié. *N*=effectif des mesures.

Les coefficients de variation des paramètres de construction de la coquille (Tableau 2) montrent certaines disparités, tout en étant relativement faibles (dans tous les cas inférieurs à 15%), et qui peuvent avoir des causes multiples : (1) la croissance disharmonique, (2) le manque de valeurs de *E*, et (3) le différentiel de compression *post-mortem* entre les individus. Tout en prenant en compte ces causes, et malgré leur influence, en aucun cas les diagrammes bivariés ne montrent une répartition inhomogène des nuages de points ou différentes trajectoires ontogéniques qui serait liée à l'existence de plusieurs groupes morphologiques au sein de l'échantillon, même si certains paramètres admettent une grande variabilité. Les résultats obtenus ne remettent donc pas en cause l'hypothèse nulle de l'homogénéité de l'échantillon testé.

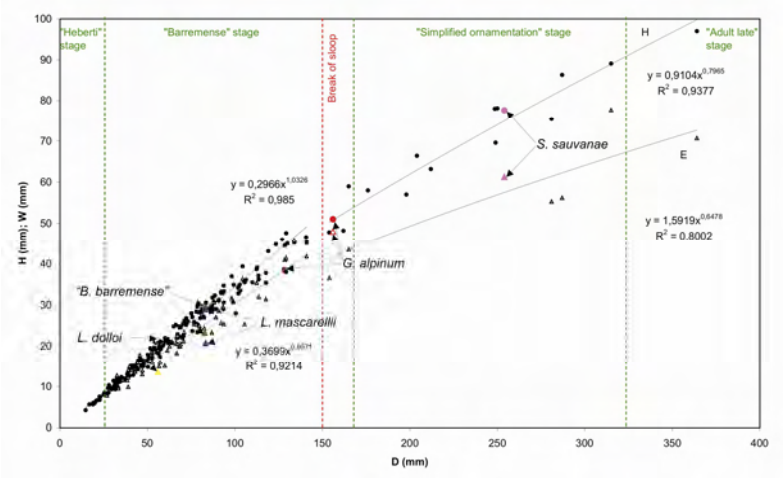


Figure 33. Diagramme bivarié de *H* et *E* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

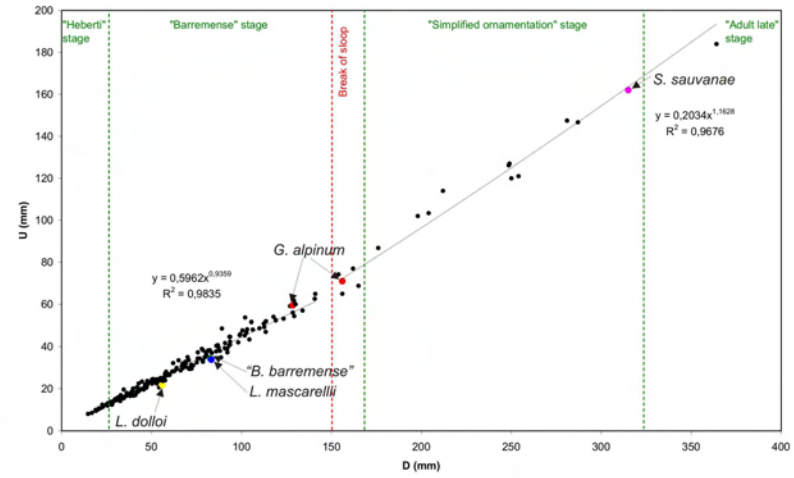


Figure 34. Diagramme bivarié de *O* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

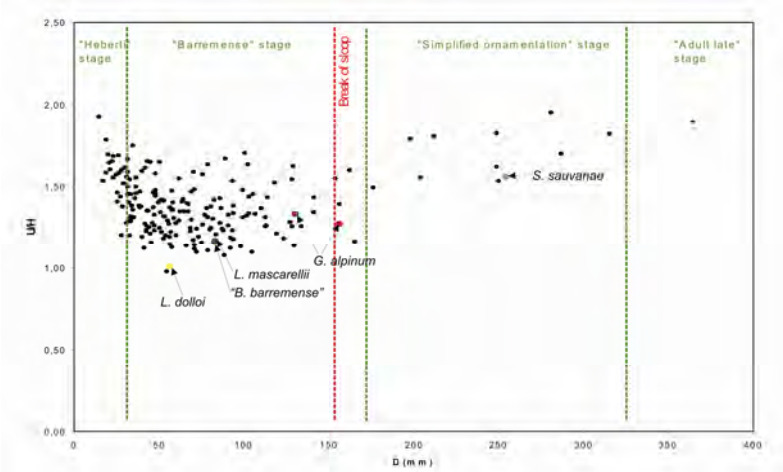


Figure 35. Diagramme bivarié de *O/H* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

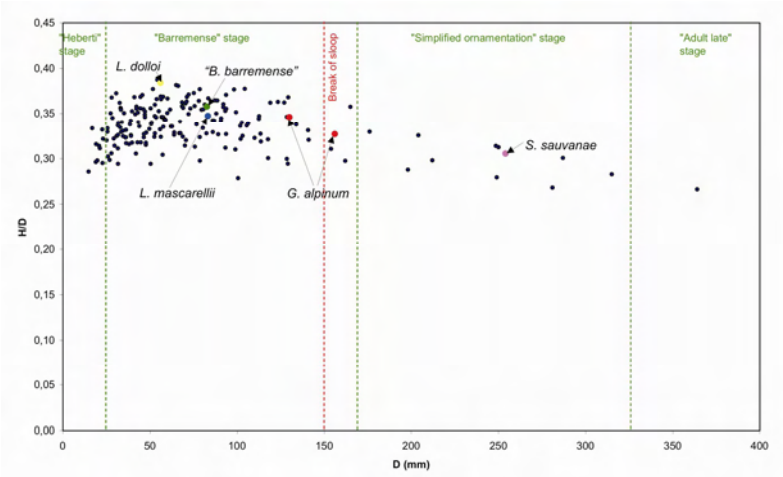


Figure 36. Diagramme bivarié de *H/D* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

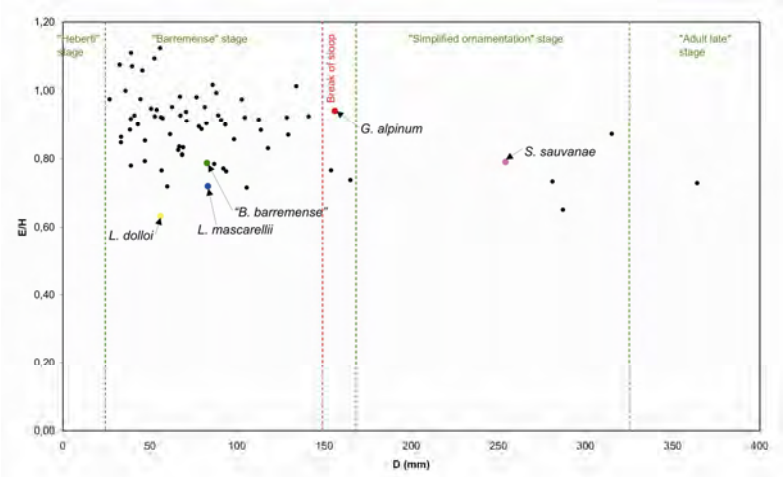


Figure 37. Diagramme bivarié de *E/H* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

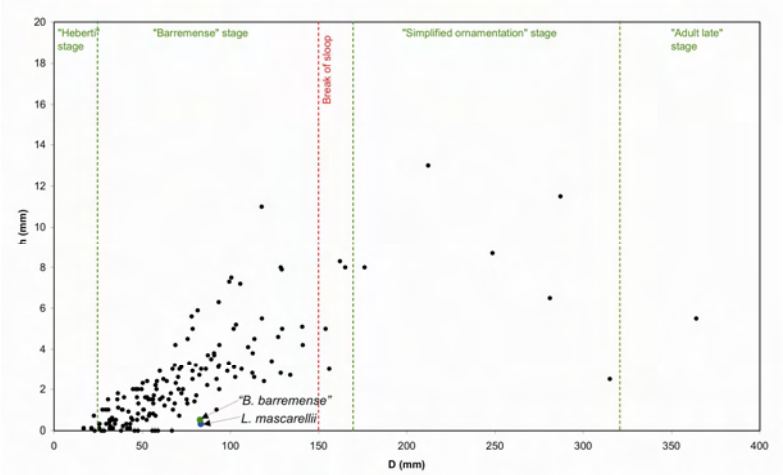


Figure 38. Diagramme bivarié de *h* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

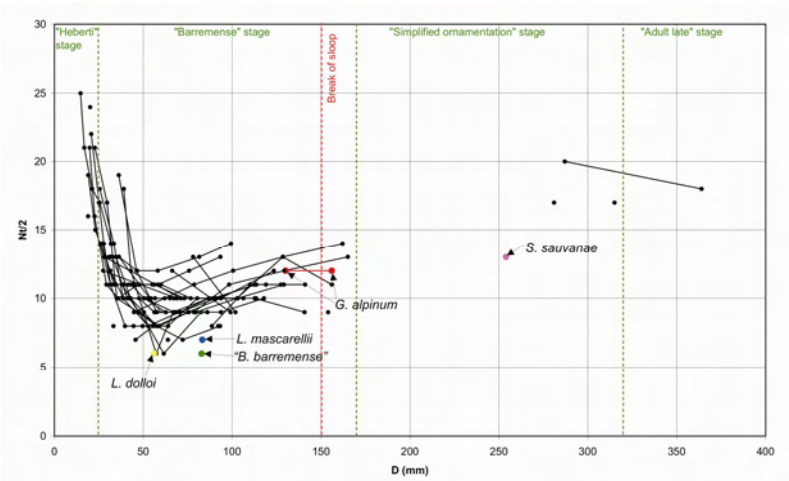


Figure 39. Diagramme bivarié de *Nt/2* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

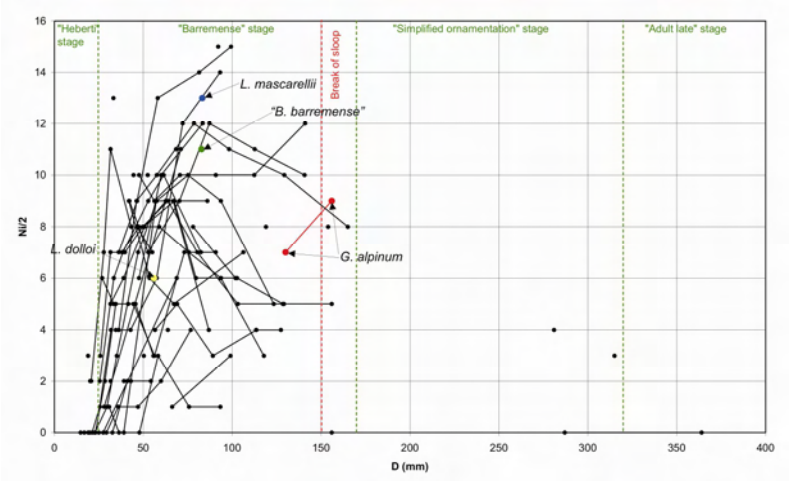


Figure 40. Diagramme bivarié de *Ni/2* en fonction du diamètre pour *G. alpinum*. Les stades ontogéniques sont indiqués ainsi que le point de rupture de croissance.

Analyse multivariée

Le test de normalité multivariée de Doornik-Hansen montre que le jeu de variables testé ne peut pas être considéré comme normal dans son ensemble (*Ep*=489,1 avec *p* proche de 0), même si individuellement certaines d'entre elles ont une distribution normale (*E/H* avec le Shapiro-Wilk *W*=0,9854 et *p*=0,5825), ou relativement proche d'une distribution normale (*H/D* : *W*=0,9748, *p*=0,001106 ; *O/H* : *W*=0,9751, *p*=0,001271). Les valeurs les plus proches de la normalité concernent les paramètres de construction de la coquille, à l'exception du hiatus spiral *h* (*W*=0,8406, *p* proche de 0), tandis que les paramètres ornementaux sont relativement plus éloignés de ce schéma théorique (*Nt/2* : *W*=0,8665, *p* proche de 0 ; *Ni/2* : *W*=0,9731, *p*=0,007205). En conséquence toutes les données ont été log-transformées (transformation des données en utilisant un logarithme de base 10), ce qui permet d'augmenter la normalité de la distribution des variables dans le cadre de l'utilisation d'un test paramétrique tel que l'ACP.
Le test F permet de tester l'homoscedasticité entre chaque variable deux à deux, et tous les tests montrent que la probabilité d'égalité des variances doit être rejetée (à *p*<<0,05). En conséquence, il faut standardiser les données par double centrage en utilisant une matrice de corrélation pour l'ACP (moyenne soustraite aux données et résultat divisé par l'écart type).

CP	Eigenvalue	% variance
1	2.36938	33.848
2	1.88936	26.991
3	0.963331	13.762
4	0.782532	11.179
5	0.549039	7.8434
6	0.367963	5.2566
7	0.0783911	1.1199

Tableau 3. Pourcentages de la variance totale portée par chacune des composantes principales (CP) de l'analyse en composantes principales (ACP).

Seules les trois premières composantes principales ont une valeur propre voisine ou supérieure à 1 (respectivement 2,37, 1,89 et 0,96), et elles retiennent presque 75% de l'inertie totale de la variance (Tableau 3), dont 60,839% de contribution pour les seules deux CP1 et CP2. L'analyse est donc considérée comme pertinente. La CP1 supporte la plus grande partie de la variance des variables *H/D*, *O/H* et *Nt/2* (Fig. 41), tandis que la variance des variables *D*, *E/H* et *h* est expliquée en majorité par CP2. La variable *Ni/2* présente un cas particulier où la variance semble presque à l'équilibre entre les deux premières composantes principales, avec toute fois une légère prépondérance sur CP1.

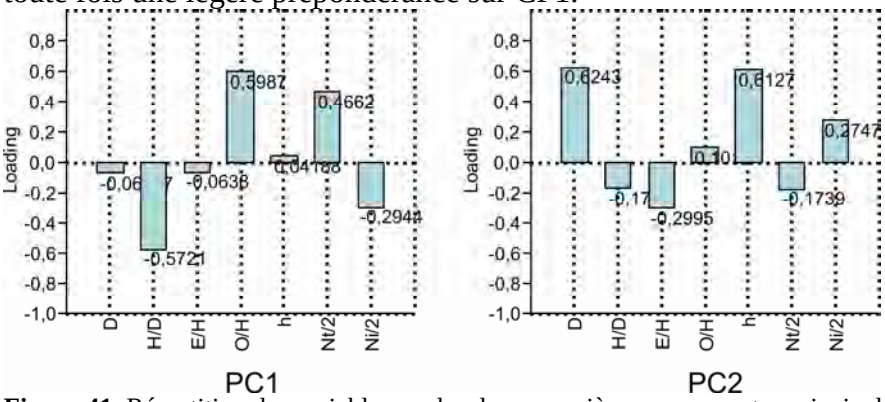


Figure 41. Répartition des variables sur les deux premières composantes principales (CP).

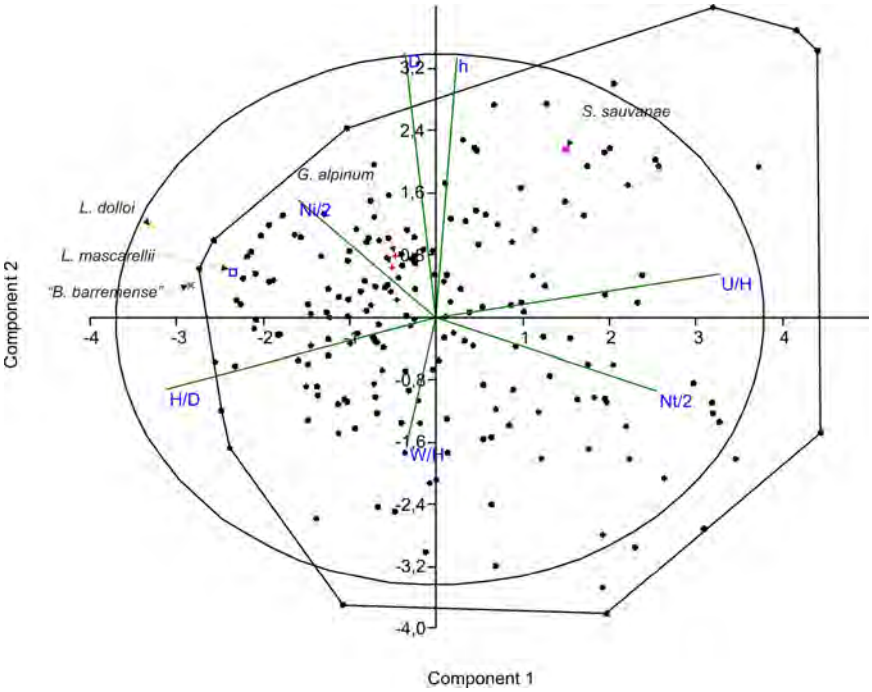


Figure 42. Dispersion des points et vecteurs sur les deux premières composantes principales (CP1 et CP2) de l'analyse en composantes principales (ACP). Le polygone représente l'espace morphologique de l'échantillon principal, et l'ellipse représente la concentration à 95%. Les spécimens types des taxons de la littérature sont indiqués.

L'orientation des vecteurs permet de visualiser les relations entre les variables (Fig. 42), et le coefficient de corrélation par rang de Spearman (r_s) permet de les quantifier. On constate ainsi une très forte relation corrélative entre *D* et *h* (r_s=0,8361, p=0,0001), ce qui avait déjà été bien mis en valeur par l'analyse bivariée. Les vecteurs projetés des variables *H/D* (r_s=0,0175, p=0,8052) et *O/H* (r_s=-0,1459, p=0,0387) ne semblent pas affectés par le diamètre (projection des vecteurs quasi orthogonale), mais sont à l'opposé l'un de l'autre, ce qui indique clairement que lorsque la hauteur relative augmente, la proportion de la taille de l'ombilic sur la hauteur diminue (corrélation négative très fortement supportée par le coefficient de Spearman : r_s=-0,9073, p=0,0001). La hauteur relative (*H/D*) semble indépendante de la section relative (*E/H*) (r_s=-0,0581, p=0,6329), et bien que leurs vecteurs soient orientés dans le même sens, ils sont presque orthogonaux. En revanche on note clairement une relation vectorielle négative entre le diamètre et la section relative (plus faiblement supportée par le coefficient de Spearman : r_s=-0,3527, p=0,0037), ce qui montre qu'au plus la taille des individus s'accroît, au plus la section des tours se comprime. Mais cette compression de la section s'effectue uniquement par la réduction du taux de croissance de son épaisseur, et pas par l'augmentation de sa hauteur. Concernant les paramètres ornementaux, on remarque une tendance à l'acquisition des côtes intercalaires inermes (*Ni/2*) avec l'augmentation du diamètre (r_s=0,2958, p=0,0005), ce qui correspond bien à l'évolution ontogénique observée lors de l'analyse paléontologique (acquisition des côtes inermes avec l'apparition du stade barremense). Mais cette corrélation n'est pas parfaite (avec r_s somme toute assez faible, bien que significatif) étant donné que les plus grands individus montrent à nouveau une prédominance des côtes principales tuberculées (faible corrélation inverse mais significative entre *Nt/2* et *D* avec r_s=-0,2678 et p=0,0006). C'est ce qui explique aussi la relation apparente entre *Nt/2* et *O/H* (r_s=0,4679, p=0,0001) : les individus les plus grands (adultes en fin de croissance) sont aussi ceux qui ont le plus grand rapport *O/H* (ces spécimens sont représentés par une excentricité du nuage de points aux grandes valeurs entre les vecteurs *D* et *O/H*). Le nombre de côtes principales trituberculées (*Nt/2*) et de côtes intercalaires inermes sont

corrélées par une relation inverse (r_s=-0,4290, p=0,0001), ce qui confirme les résultats de l'analyse bivariée : au cours du temps le nombre total de côte reste relativement stable. En revanche, on n'observe curieusement pas de relation particulière entre la section relative (*E/H*) et les paramètres ornementaux dont les vecteurs ont une direction presque orthogonale (pour *Nt/2* : r_s=-0,1423, p=0,2773 ; pour *Ni/2* : r_s=-0,0538, p=0,6937), ce qui n'avait pas été clairement mis en évidence par l'analyse paléontologique, au contraire même.
Concernant la distribution globale des points (Fig. 42 – chaque point représente une mesure), on observe aucune concentration particulière dans le nuage : tous les points sont répartis de manière homogène. Seuls quelques points s'éloignent significativement de la concentration majeure du nuage (ellipse à 95%), et la plupart sont ceux qui correspondent aux plus grandes mesures de diamètre des individus les plus grands (adultes en fin de croissance). Ces points sont regroupés à l'extrémité d'un axe équidistant aux vecteurs *D* et *O/H* (cf. supra). Les histogrammes de fréquence des valeurs de projection des points sur les deux premières composantes principales (Fig. 43) sont tous unimodaux et presque symétriques, même si on note un très faible pic secondaire négligeable aux fortes valeurs de CP1. La légère asymétrie observée résulte directement du biais d'échantillonnage des mesures et du fait que relativement peu d'individus adultes ont été récoltés. Dans les deux cas le test de Chi² indique que la répartition ne se départ pas de la normalité (CP1 : χ^2=1,604, p=0,20534 ; CP2 : χ^2=3,3861, p=0,0657).

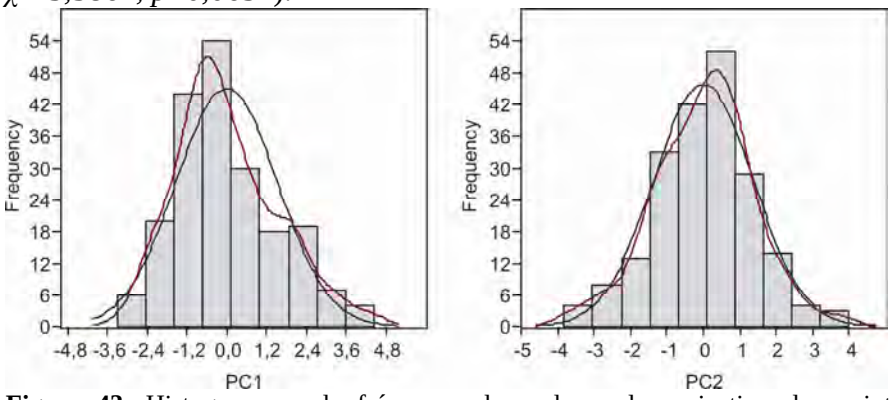


Figure 43. Histogrammes de fréquence des valeurs de projection des points sur les deux composantes principales (CP1 et CP2).

ANOSIM avec *H/D*, *E/H*, *O/H*, *h*, *Nt/2* et *Ni/2* : *R*=0,06546, *p(same)*=0,3282	échantillon Horizon à Alpinum	5406 Type *G. alpinum*	HM005 Type *L. mascarellii*	415300 Néotype *« B. barremense »*	18PL1680 Type *S. sauvanae*	FSL13355 Type *L. dolloi*
échantillon Horizon à Alpinum	-	0.7318	0.1168	0.1545	0.8407	0.2622
5406 Type *G. alpinum*	0.7318	-	0.3395	0.3238	1	0.3346
HM005 Type *L. mascarellii*	0.1168	0.3395	-	1	1	1
415300 Néotype *« B. barremense »*	0.1545	0.3238	1	-	1	1
18PL1680 Type *S. sauvanae*	0.8407	1	1	1	-	1
FSL13355 Type *L. dolloi*	0.2622	0.3346	1	1	1	-

Tableau 4. Résultats de l'ANOSIM (ANalysis Of SIMilarities) effectuée entre l'échantillon de *Gassendiceras* l'Horizon à Alpinum, et les types des différents taxa utilisés par les auteurs pour la population de *Gassendiceras* du même âge.

L'analyse de similarité (one way ANOSIM – Tableau 4) n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les différents groupes testés : le groupe principal récolté dans l'Horizon à Alpinum, et les spécimens types des différents taxons utilisés dans la littérature (*R* très significativement faible à 0,06546 avec *p(same)*=0,3282). Il n'a donc pas été nécessaire d'effectuer la comparaison *post hoc* par paires des valeurs de *p*. A noter que les valeurs de *p* les plus faibles sont obtenues par les types de « *B. barremense* », *L. mascarellii* et *L. dolloi* comparé à l'échantillon de l'Horizon à Alpinum (et au type de *G. alpinum*). Ce résultat était

attendu en raison de la position excentrée de ces spécimens dans l'occupation de l'espace morphologique global donné par l'ACP (Fig. 42). Ces positions excentrées sont toutefois très fortement à modérer (sauf pour *L. dolloi*) si l'on ne tient compte que des données de construction de la coquille en écartant les paramètres ornementaux (Fig. 44). En effet, dans ce cas seul *L. dolloi* reste à la fois en dehors de la concentration maximale du nuage (ellipse à 95%) et à la fois en dehors de l'espace morphologique de l'échantillon principal, tandis que tous les autres spécimens types retrouvent une position presque centrale.

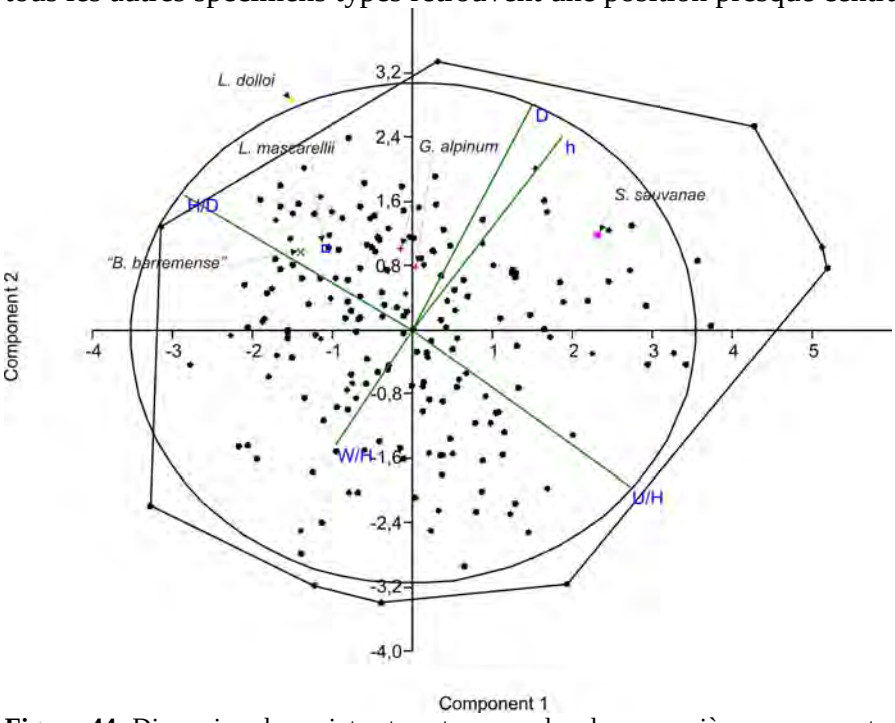


Figure 44. Dispersion des points et vecteurs sur les deux premières composantes principales (CP1 et CP2) de l'analyse en composantes principales (ACP). Les variables ornementales ont été supprimées. Le polygone représente l'espace morphologique de l'échantillon principal, et l'ellipse représente la concentration à 95%. La position des spécimens types des taxons de la littérature est indiquée, et seul *Leroyiceras dolloi* est en dehors du nuage principal.

En d'autres termes, l'analyse multivariée ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle de départ H0 concernant l'homogénéité de l'échantillon de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum, ni de mettre en évidence de différence statistiquement significative entre les différents taxons de la littérature qui s'intègrent donc parfaitement au sein du même échantillon. Le cas de *L. dolloi* semble toutefois un peu à part.

Discussion

Homogénéité de l'échantillon versus *taxinomie*

L'analyse statistique n'a pas permis de rejeter l'hypothèse nulle H0 de l'homogénéité de l'échantillon de *Gassendiceras* testé. Cette homogénéité est donc acceptée, ce qui renforce les résultats obtenus lors de l'analyse paléontologique. Les spécimens types des différentes unités taxinomiques utilisées par les auteurs (*Gassendiceras alpinum*, *« Barrancyloceras barremense »*, *Leroyiceras mascarellii* et *Spinocrioceras sauvanae*) tombent tous dans la variabilité intraspécifique de la population de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum. Le cas de *L. dolloi* est quant à lui un peu plus douteux :

- (1) Aussi bien dans les analyses bivariées que dans l'ACP, le lectotype de *G. alpinum* est bien localisé grosso modo dans la partie centrale des nuages de points, ce qui en fait l'illustration d'un individu moyen de la population à laquelle il appartient (et *a posteriori* un choix judicieux pour la nommer sur le plan taxinomique).

- (2) Le taxon *« B. barremense »* a bien souvent été utilisé par les auteurs au détriment de *G. alpinum* (cf. Bert et al., 2010). Concernant le néotype choisi par Vermeulen & Lazarin (2007) (choix non entériné par Bert et al., 2010 étant donné que ce taxon pris au sens original de Kilian est un *nomen dubium*), ce dernier occupe une position particulière dans les nuages de points, ce qui est conforté par les résultats de l'ANOSIM. S'il est presque au centre du nuage de points du diagramme bivarié *H/D=f(D)*, même s'il est légèrement décalé vers les plus hautes valeurs de *H/D*, en revanche il occupe nettement une position vers les valeurs de *y* inférieures à la moyenne dans les diagrammes *E/D=f(D)*, *O/D=f(D)*, *E/H=f(D)*, *O/H=f(D)* et *h=f(D)*. Ce spécimen est en effet moins déroulé avec un ombilic plus étroit que la moyenne des autres spécimens de l'échantillon (tours de spire tangents à déroulement peu marqué d'après la description de Vermeulen & Lazarin, 2007, p. 35-36), et il est plus comprimé. De la même manière, sur le plan ornemental, ce spécimen présente beaucoup moins de côtes principales trituberculées, et logiquement à l'inverse plus de côtes intermédiaires faiblement tuberculées et de côtes intercalaires inermes, que la plupart des autres spécimens de l'échantillon. Dans le diagramme multivarié de l'ACP, ce spécimen occupe une position excentrée près de la limite de l'espace morphologique global de l'échantillon en direction des plus fortes valeurs des vecteurs *H/D* et *Ni/2*. Cette position est extrême mais elle est davantage supportée par les facteurs ornementaux que par *H/D*. En effet, si l'on supprime l'influence de l'ornementation dans l'ACP, la position de ce spécimen est plus modérée puisqu'il se situe alors dans la zone de plus grande densité du nuage de points à proximité du vecteur *H/D*. Ce résultat conduit à considérer que le néotype de *« B. barremense »* reste inclus dans l'espace morphologique de l'échantillon de l'Horizon à Alpinum, et finalement qu'il représente un variant morphologique plutôt gracile, plus extrême si l'on considère aussi l'ornementation, de la population de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum.

- (3) Dans les diagrammes bivariés, le spécimen type de *L. mascarellii* est systématiquement situé à proximité de « *B. barremense* », avec toutefois un rapport *E/H* un peu plus faible (ce qui reflète une section un peu plus comprimée), et un peu plus de côtes intercalaires inermes (mais moins de côtes intermédiaires faiblement tuberculées). Dans le diagramme de l'ACP, il occupe également une position proche, mais toutefois un peu plus centrée sur le nuage de points de l'échantillon principal. Là encore, il est clair que le spécimen type de *L. mascarellii* s'inscrit parfaitement dans le potentiel de variabilité globale de la population de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum.

- (4) Le type de *S. sauvanae* est un individu de très grande taille qui a presque terminé son développement adulte. Ainsi, il occupe systématiquement une position vers les plus grandes valeurs de *D* dans les diagrammes bivariés où il ne s'écarte pas du reste du nuage de points. C'est aussi le cas dans le diagramme de l'ACP où il est localisé à proximité des autres grands spécimens de l'échantillon de l'Horizon à Alpinum auxquels il est parfaitement comparable (partie du nuage située sur un axe médian entre les vecteurs *D* et *O/H*).

- (5) Le cas du type de *L. dolloi* est plus discutable. Il s'intègre toujours dans la limite des nuages de points des diagrammes bivariés, même s'il est légèrement en dehors du reste du nuage de points pour le diagramme *E/H=f(D)*. Ce dernier résultat n'est toutefois pas surprenant en raison de sa très forte compression *post-mortem*, supérieure à celle des autres spécimens étudiés. Le résultat de l'ANOSIM va dans ce sens et ne montre pas de différence statistiquement significative entre ce spécimen et les autres. En revanche, le type de *L. dolloi* est très excentré sur le diagramme de l'ACP dans la direction des vecteurs *H/D* et *Ni/2*, et il se retrouve juste en dehors de l'espace morphologique de l'échantillon principal. Cette position reste identique, même si l'on supprime l'influence de l'ornementation dans les résultats de l'ACP. La localité d'origine précise du type de *L. dolloi* n'est pas connue, et cet écart observé pourrait être le résultat d'une répartition stratigraphique différente par rapport aux autres spécimens de l'étude. Ainsi, l'appartenance du type de *L. dolloi* à la population de

Gassendiceras de l'Horizon à Alpinum reste douteuse, même si elle ne peut-être totalement écartée au titre de variant extrême.

Les résultats de cette analyse quantitative confortent ceux obtenus lors de l'analyse paléontologique. L'ensemble des spécimens testés, aussi bien l'échantillon de *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum que les différents types d'espèces ajoutés à l'étude, appartient bien à la même population, et les différents taxa utilisés dans la littérature (*Gassendiceras alpinum*, *« Barrancyloceras barremense »*, *Leroyiceras mascarellii* et *Spinocrioceras sauvanae*) tombent tous dans la variabilité d'une seule espèce, même si un doute subsiste pour *L. dolloi*. Cet ensemble présente une très forte variabilité intraspécifique, et tous les intermédiaires relient les extrêmes. Sur le plan taxinomique, par principe de priorité le nom qui doit être retenu pour cette population est *Gassendiceras alpinum*, les autres taxons tombant tous en synonymie avec lui. Devant la continuité de la variabilité observée ici, il apparaît que les conceptions taxinomiques des auteurs, avec l'utilisation de cinq noms d'espèces différents classés dans pas moins de quatre genres, ne reflètent pas de réalité morphologique particulière. Certains de ces taxa ont été définis sur des morphotypes particuliers de la population (et pas toujours des extrêmes), quelquefois assez proches entre eux (e.g. *« B. barremense » sensu* Vermeulen & Lazarin, 2007 et *L. mascarelli*), voire même sur des adultes dont la morphologie n'avait curieusement pas été reliée aux individus immatures de la même espèce (cas de *S. sauvanae*). Concernant *G. alpinum*, ce point est assez étrange devant l'abondance relative de l'espèce dans son horizon d'origine qui permet pourtant des échantillonnages assez vastes.

Gassendiceras multicostatum (Sarkar, 1955)
(Pl. 9 à 11)

Synonymie

1955. *Emericiceras barremense multicostata* nov. ; Sarkar, p. 85, pl. 6, fig. 3.

2007. *Barrancyloceras companyi* sp. nov.; Vermeulen & Lazarin, pp. 37-40, pl. 1, fig. 1-2.

v pars 2007. *Barrancyloceras alpinum* (d'Orbigny, 1850) ; Vermeulen & Lazarin, pp. 40-43, pl. 2, fig. 2, non fig. 1.

v 2013. *Gassendiceras multicostatum* (Sarkar, 1955) ; Bert et al., pl. 9-11.

2013. *Pseudobarrancyloceras* nov. gen. *companyi* (Vermeulen & Lazarin, 2007) ; Vermeulen et al., pp. 29-30, fig. 6.

2013. *Barrancyloceras coglieviani* nov. sp. ; Vermeulen et al., pp. 39-41, fig. 8.

Lectotype : le spécimen n°UJF.ID-111 (désigné in Bert et al., 2013, pl. 10, fig. 4a-b, et refiguré ici Pl. 10, Fig. 4a-b) est le seul figuré par Sarkar (1955) lors de l'introduction de l'espèce. Il est déposé à l'Institut Dolomieux (Grenoble, France).
Localité-type : non précisée dans la désignation originale, mais l'étiquette du lectotype porte la mention « Trigance » dans le Haut Var (Sud-Est de la France).
Strate-type : non précisée dans la désignation originale, mais *G. multicostatum* a été récolté dans le banc n°69-2 (Fig. 21) de la coupe SO (Fig. 7) proche de la localité-type.
Répartition géographique : *Gassendiceras multicostatum* est connu dans le Sud-Est de la France, à la fois dans le basin et sur les limites de plates-formes distales, et probablement aussi au Maroc (données inédites).
Répartition stratigraphique : tous les spécimens récoltés dans le Bassin Vocontien proviennent des bancs immédiatement sous-jacents à l'Horizon à Alpinum. Ces bancs sont

situés au sommet de la Sous-zone à Vandenheckei (Zone à Vandenheckei) du Barrémien supérieur.

Diagnose : coquille adulte de grande taille (*D* d'environ 350 mm), criocône, faiblement déroulée. Ornementation toujours bien marquée avec un nombre réduit de côtes intercalaires inermes. Quatre stades ontogéniques successifs sont connus : (1) le stade heberti sur la plus grande partie des tours internes ; (2) le stade barremense qui démarre avec l'apparition des côtes intercalaires inermes à environ *D*=30-40 mm en moyenne ; (3) le stade à ornementation simplifiée à partir d'environ 200 mm de diamètre ; et (4) le stade adulte tardif à la fin de la croissance avec des côtes surélevées et renforcées. Lignes de sutures de type ancylocératiques.

Matériel étudié (*N*=24) : tous les spécimens proviennent du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Var, Alpes-Maritimes), 10 ont été récoltés sur les bordures de plate-forme, et 13 dans la zone plus distale du Bassin Vocontien.

Le spécimen n°UJF.ID-111 (lectotype) de Trigance (I.D) ; les spécimens n°UJ (SO/69-2), GJ (SO/69-2) collection L. Canut (G.P.A) ; TAI105 (TAI/99), TAI118 (TAI/99), TAI185 (TAI/99) collection S. Bersac (G.P.A) ; 136 (VA/11), 140 (VA/11), 1225 (A'/151-1), 28749 (TAI/99) collection G. Delanoy (G.P.A) ; AZ28 (A'/149-3), AW52 (A'/149-4), AW49 (A'/151-1), AZ26 (A'/151-1b), AZ30 (G12/308b), AX34 (G12/308a), AW45 (A'/151-1), AW48 (A'/151-1), AW50 (A'/150), AZ31 (SO/69-2), AZ32 (G5/99), AZ44 (G12/308a) collection D. Bert (G.P.A) ; le fragment n°R00833b (ex. n°5406) d'Angles, collection A. d'Orbigny (M.N.H.N) ; et un spécimen non numéroté de Beynes, collection P. Cotillon (F.S.L).

N°	D	H	E	O	H/D	E/D	O/D	E/H	O/H	h	Nt	Nt/2	Nit	Nit/2	Ni	Ni/2	α
GJ	265	94	77,4	113,6	0,35	0,29	0,43	0,82	1,21	2	?	?	?	?	?	?	
	123,8	45,4	35,9	50,3	0,37	0,29	0,41	0,79	1,11	2	?	12	?	0	?	0	335°
1225	140,8	46,2	36,5	67,3	0,33	0,26	0,48	0,79	1,46	6	23	13	0	0	3	0	
	107	36,4	32,1	51,5	0,34	0,30	0,48	0,88	1,41	3	20	11	0	0	6	2	90°
	82,1	29,4	26,7	41,5	0,36	0,33	0,51	0,91	1,41	2,5	19	10	0	0	9	3	90°
	70,8	22,5	21	34,5	0,32	0,30	0,49	0,93	1,53	2,7	19	9	0	0	12	7	90°
	58,6	20,2	?	27,2	0,34	?	0,46	?	1,35	1,6	19	9	0	0	8	7	90°
	46,5	14,3	?	21,9	0,31	?	0,47	?	1,53	?	21	10	0	0	6	5	90°
UJ	132,2	48,1	?	54,7	0,36	?	0,41	?	1,14	3,9	?	?	?	?	?	?	
	105	39,8	31,3	46,3	0,38	0,30	0,44	0,79	1,16	?	?	?	?	?	?	?	90°
	78,9	29	21	33,7	0,37	0,27	0,43	0,72	1,16	?	?	?	?	?	?	?	90°
28749	125,4	42	40,5	56,5	0,33	0,32	0,45	0,96	1,35	5,3	25	13	0	0	0	0	
	102,7	38,2	34,9	46,5	0,37	0,34	0,45	0,91	1,22	4	24	12	0	0	1	0	90°
	78,8	28,7	26,5	35	0,36	0,34	0,44	0,92	1,22	1,7	24	12	0	0	2	0	90°
	62,7	21,5	?	28,5	0,34	?	0,45	?	1,33	1,3	26	12	0	0	2	1	90°
	48	16	?	22,5	0,33	?	0,47	?	1,41	1,1	28	12	0	0	2	2	90°
	38	13,6	?	18,8	0,36	?	0,49	?	1,38	?	?	14	?	0	?	1	90°
136	124,9	43,4	43,7	55,5	0,35	0,35	0,44	1,01	1,28	4	23	13	0	0	0	0	
	99,4	34,6	36,4	43,2	0,35	0,37	0,43	1,05	1,25	2,6	22	12	0	0	0	0	90°
	78,7	26,8	31,8	34,3	0,34	0,40	0,44	1,19	1,28	1,7	?	10	?	0	?	0	90°
	59	22,2	24	25,2	0,38	0,41	0,43	1,08	1,14	0,7	?	10	?	?	?	?	90°
	51	18,5	?	20,4	0,36	?	0,40	?	1,10	?	?	?	?	?	?	?	90°
G.P.A.AW48	111,1	36,8	?	49,4	0,33	?	0,44	?	1,34	6,5	22	11	1	1	8	5	
	88,7	30,4	24,4	39,8	0,34	0,28	0,45	0,80	1,31	6,6	22	10	1	1	9	4	90°
	67	23,6	17,5	29,7	0,35	0,26	0,44	0,74	1,26	3,7	25	11	0	0	6	4	90°
	51,9	18,8	15,7	23	0,36	0,30	0,44	0,84	1,22	1,6	26	12	0	0	5	5	90°
	40,5	13,8	12,2	18,4	0,34	0,30	0,45	0,88	1,33	1	30	14	0	0	2	2	90°

	31,9	10,4	7,2	15,3	0,33	0,23	0,48	0,69	1,47	?	?	15	?	0	?	0	90°
	95	33,7	30,5	42,6	0,35	0,32	0,45	0,91	1,26	2,4	19	9	0	0	4	3	
	76,1	26,4	20,3	33,7	0,35	0,27	0,44	0,77	1,28	1,4	19	9	0	0	2	1	90°
G.P.A.AW50	49,2	16,3	13,7	22,4	0,33	0,28	0,46	0,84	1,37	1	22	10	0	0	1	1	180°
	38,7	13	10,3	18	0,34	0,27	0,47	0,79	1,38	?	23	11	0	0	0	0	90°
	31,8	10,4	8	15,7	0,33	0,25	0,49	0,77	1,51	?	?	12	?	0	?	0	90°
140	93,3	31,6	32	42,3	0,34	0,34	0,45	1,01	1,34	?	?	10	?	0	?	1	
	73,4	25,6	26,6	33,1	0,35	0,36	0,45	1,04	1,29	?	?	12	?	0	?	2	90°
G.P.A.AW45	90	28,7	28,3	41,2	0,32	0,31	0,46	0,99	1,44	3	?	11	?	1	?	5	
	57,9	19,8	18	25,3	0,34	0,31	0,44	0,91	1,28	0,1	?	?	?	?	?	?	180°
Moyenne					*0,35*	*0,31*	*0,45*	*0,89*	*1,31*								
Variance					*0,0003*	*0,0019*	*0,0006*	*0,0143*	*1,0135*								
Ecart type					*0,017*	*0,043*	*0,024*	*0,120*	*0,116*								
Coef. Var.					*4,84*	*13,96*	*5,31*	*13,47*	*8,85*								
Shapiro-Wilk W					0,9629	0,9683	0,9605	0,9651	0,9769								
p(normal)					*0,249*	*0,5147*	*0,21*	*0,4352*	*0,6238*								

Tableau 5. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gassendiceras multicostatum*.

Description

Le spécimen n°AZ32 (Pl. 9, Fig. 1 ; Pl. 10, Fig. 1) atteint un diamètre de 300 mm sans qu'il ait terminé son développement. La chambre d'habitation adulte du spécimen n°GJ (Pl. 11, Fig. 1) débute à environ 250 mm de diamètre, ce qui suggère un diamètre adulte d'environ D=350 mm avec une chambre d'habitation extrapolée à un peu plus d'un demi-tour. La coquille est criocône faiblement déroulée, voire quelquefois à tours sub-jointifs (ou juste jointifs dans les tours internes). Le hiatus spiral h est hautement variable suivant les spécimens (Fig. 46) ; ce paramètre croît rapidement avec la croissance, mais reste en dessous de 7 mm au maximum pour 75<D<150 mm (moyenne de l'ombilic relatif de O/D=0,45). La croissance en hauteur de tour est relativement rapide (Fig. 47) avec une moyenne de H/D=0,35. La section des tours est arrondie (Fig. 45, Fig. 48) et est plus haute que large (E/H=0,89), mais elle peut devenir sub-circulaire chez certains spécimens pour 60<D<125 mm. Les courbes de régression $Y=bD^a$ des graphiques $H=f(D)$, $E=f(D)$ et $O=f(D)$ ont toute a significativement proche de 1 [$p(a=1)$ voisin de 0,05], et la croissance de ces paramètres est donc clairement isométrique (c'est-à-dire de type $Y=bD$). Les coefficients de corrélation sont toujours très élevés (0,94<R^2<0,99), et les écart-types sont très faibles (Fig. 47). Les coefficients de variation sont un peu élevés pour les mesures d'épaisseur (dans tous les cas inférieurs à 15%), mais ce n'est pas surprenant en raison du peu de valeur de E, et aussi en raison de la fréquente compression *post-mortem* des spécimens récoltés en bassin. L'ACP (cf. supra pour la méthodologie) montre une répartition très homogène et presque isotrope de l'occupation de l'espace morphologique.

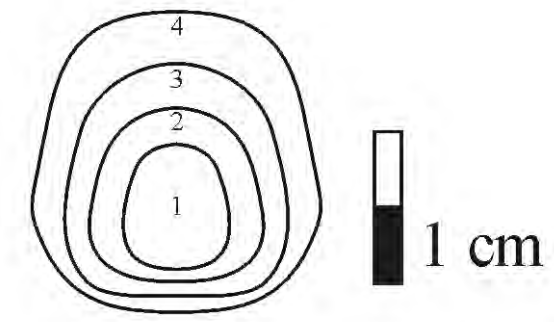


Figure 45. Sections de tours de *Gassendiceras multicostatum* (Sarkar, 1955). 1 : AW50 (D=50 mm) ; 2 : 28749 (D=70 mm) ; 3 : AW50 (D=90 mm) ; 4 : 1225 (D=130 mm).

L’ornementation est toujours bien marquée et le nombre total de côtes est relativement stable au cours de la croissance. Il varie de 10 à 15 côtes par demi-tour suivant les spécimens (Fig. 50). Le nombre de côtes intercalaires inermes par demi-tour reste assez réduit (7 au maximum – Fig. 51). Quatre stades ontogéniques successifs peuvent être reconnus au cours de la croissance chez *G. multicostatum* (cf. supra pour la définition des stades ornementaux récurrents et Fig. 29) :

- (1) le stade heberti : les premières observations ont été faites à partir de 13 mm de diamètre, mais il est hautement probable que l’ombilic soit largement perforé. L’ornementation devient de plus en plus prononcée à l’approche du stade suivant qui apparaît très progressivement.

- (2) Le stade barremense débute avec l’apparition des côtes intercalaires inermes à environ 30-40 mm de diamètre en moyenne, ou un peu plus. Ces côtes inermes sont généralement rares et ne sont pas systématiquement présentes entre les côtes principales. Le nombre de côtes intercalaires inermes varie suivant les spécimens (Fig. 50), mais il croît rapidement entre leur apparition et environ *D*=70 mm, pour décroître ensuite. Les côtes intercalaires inermes sont généralement peu marquées, en particulier dans les deux tiers inférieurs des flancs, et elles passent le ventre sans atténuation.

- (3) Le stade ornemental simplifié : seulement un des spécimens étudiés (n°AZ32, Pl. 9, Fig. 1 ; Pl. 10, Fig. 1) montre le tout début de ce stade, mais il est trop fragmentaire pour être mesuré. Une valeur d’apparition d’environ 200 mm semble hautement probable en se référant aux autres spécimens où ce stade est déjà visible à ce diamètre, et il concerne la fin du phragmocône et la plus grande partie de la loge d’habitation adulte. Comparé au stade précédent (le stade barremense), l’ornementation devient uniforme et les côtes intercalaires inermes se raréfient considérablement ou sont absentes. La section des tours est plus ou moins comprimée suivant les spécimens.

- (4) le stade adulte tardif est seulement connu de manière incomplète chez le spécimen n°AZ45. Les côtes sont renforcées et surélevées, et les tubercules sont moins dominants. Le péristome est inconnu.

Les lignes de sutures n’ont pas pu être étudiées en entier en raison de leur préservation souvent déficiente sur les spécimens (dissolution partielle), mais comme pour *Gassendiceras alpinum*, elles semblent fortement découpées avec un lobe latéral trifide large et profond.

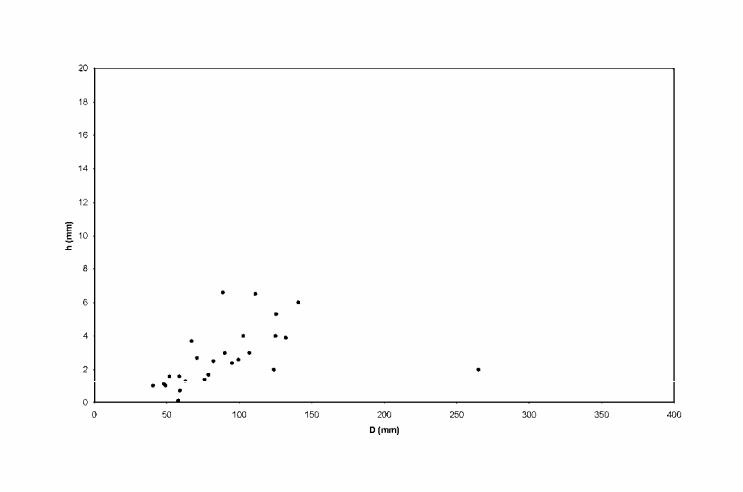


Figure 46. Diagramme bivarié de *h* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

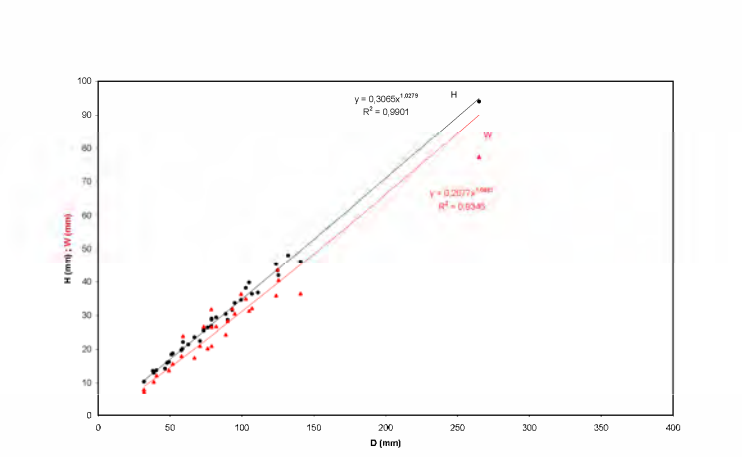


Figure 47. Diagramme bivarié de *H* et *E* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

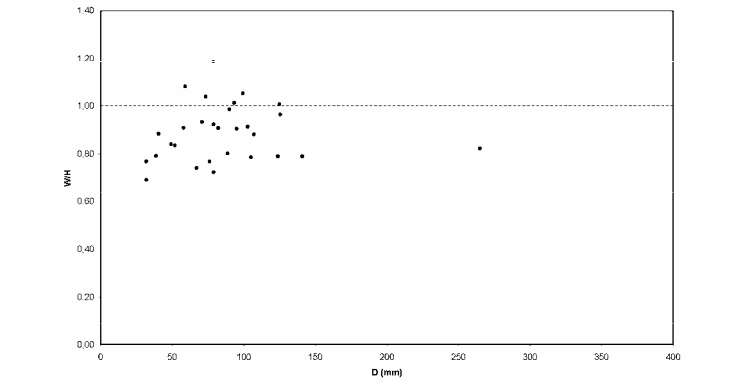


Figure 48. Diagramme bivarié de *E/H* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

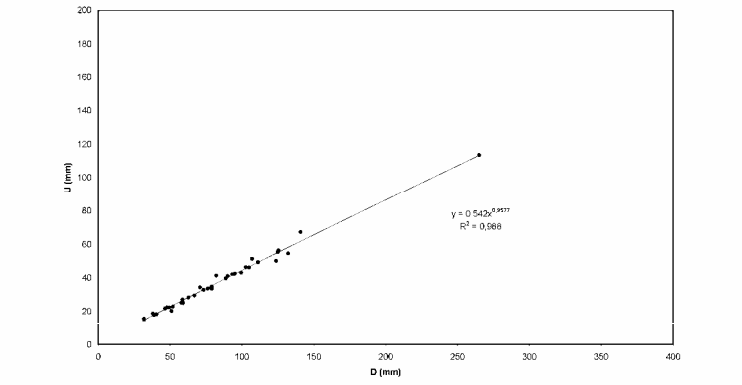


Figure 49. Diagramme bivarié de *O* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

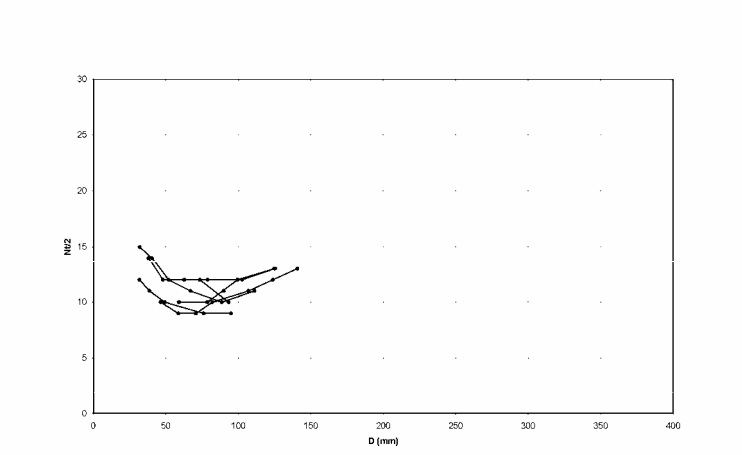


Figure 50. Diagramme bivarié de *Nt/2* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

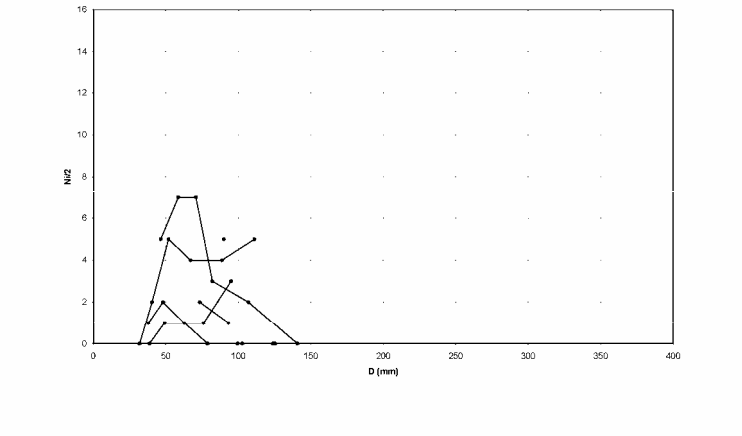


Figure 51. Diagramme bivarié de *Ni/2* en fonction du diamètre pour *G. multicostatum*.

Variabilité

Devant le faible nombre d'individus récoltés, il n'est pas possible de dire si la variabilité chez *G. multicostatum* est la même que chez *G. alpinum*. Toutefois, il est possible de confirmer la présence de deux pôles ornementaux extrêmes, robuste et gracile reliés par tous les intermédiaires, et aussi de vérifier quels caractères sont corrélés entre eux ou pas au moyen du paramètre de corrélation par rang de Spearman r_s. En particulier, les variables *H/D* et *O/H* sont très fortement inversement corrélées entres elles (r_s=-0,8246 à p=0,0001). C'est-à-dire que lorsque l'une augmente, l'autre décroît, et ainsi un ombilic plus grand est systématiquement associé à une hauteur de tour plus faible. De même, le nombre de côtes principales *Nt* est très fortement corrélé négativement au nombre de côtes intercalaires inermes *Ni*, ce qui confirme les observations qualitatives. En revanche l'épaisseur de la section *E/H* semble totalement indépendante de tous les autres facteurs testés (r_s significativement proche de 0 avec p systématiquement proche de 1), et le diamètre ne semble influer que sur la taille du hiatus spiral *h* (r_s=0,7547 à p=0,0001). Dans le cadre des lois de Westermann (cf. infra), il est très curieux d'observer que les paramètres de la forme générale de la coquille, de l'épaisseur de la section, et de l'ornementation soient tous indépendants les uns des autres. Mais ce résultat est peut-être dû au faible échantillonnage (moins de dix spécimens testés).

En revanche, un autre facteur de la variabilité est clairement mis en évidence sur l'échantillon testé. Tout comme chez *G. alpinum*, il existe un changement dans le diamètre d'apparition des différents stades ontogéniques : les spécimens les plus graciles de *G. multicostatum* sont légèrement plus péramorphiques que les spécimens les plus robustes (c'est-à-dire que les côtes intercalaires inermes y apparaissent plus précocement à *D*=30 mm *versus D*=40 mm).

Rapports et différences
Les relations et différences entre *Gassendiceras multicostatum* et *G. alpinum* ont déjà été discutées (cf. supra).
Gassendiceras multicostatum est différent de *G. quelquejeui* par sa croissance en hauteur de tour plus faible, par un stade heberti plus long, par la présence de nettement moins de côtes intercalaires inermes au cours du stade barremense, et surtout par l'absence des stades irrégulier et camereiceras.
G. multicostatum est différent de *G. enayi* et de *G. coulletae* par sa section plus comprimée, par son stade barremense plus long, et là aussi par le manque des stades irrégulier et camereiceras.
Gassendiceras hoheneggeri possède beaucoup plus de côtes intercalaires inermes sur la spire que *G. multicostatum*. Le stade à ornementation simplifiée est ici remplacé par le stade irrégulier. Finalement, l'espèce de Sarkar ne montre jamais un enroulement tripartite.

Gassendiceras hoheneggeri (Uhlig, 1883)
(Pl. 12)

Synonymie
1883. *Crioceras hoheneggeri* nov. ; Uhlig, p. 263, pl. 31, pl. 32(?), fig. 2a-b.
non 1889. *Ancyloceras hoheneggeri* (Uhlig, 1883) ; Haug, p. 220, pl. 13, fig. 4.
non 1907. *Crioceras* aff. *hoheneggeri* Uhlig, 1883 ; Karakash, p. 137, pl. 4, fig. 3a-b.
non 1964. *Crioceratites (Emericiceras) hoheneggeri* (Uhlig, 1883) ; Thomel, p. 32, pl. 6, fig. 2-3.
v 2013. *Gassendiceras hoheneggeri* (Uhlig, 1883) ; Bert et al., p. 12.

Lectotype : le spécimen figuré par Uhlig (1883, pl. 31). Des recherches dans les collections du *Natural History Museum of Vienna* (Alexander Lukeneder, comm. pers.) et au *Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie Lehrstuhl für Paläontologie und Geobiologie* de Munich (Winfried Werner, comm. pers.) n'ont pas permis de retrouver le lectotype de *Crioceras hoheneggeri*, ni aucun des syntypes de la collection Hohenegger, et ils doivent être considérés comme perdus (destruction de guerre). Des fouilles menées dans la région type (Vašíček, comm. pers.) n'ont pas non plus permis jusqu'à présent de retrouver un topotype de *C. hoheneggeri*, ce qui rend impossible la fixation d'un néotype.
Il existe d'autre part certaines incohérences entre la figure originale et la description originale : Uhlig (1883, p. 263) a décrit une alternance de côtes principales trituberculées avec des côtes intercalaires plus fines et inermes (1 à 2 par intervalle) sur la spire du lectotype, alors que la figuration originale montre des côtes principales bituberculées. Les tours restent en contact tardif sur la figure originale du lectotype, alors que la description originale suggère qu'ils sont légèrement disjoints. Cela suggère que le dessin de ce spécimen est légèrement idéalisé. A part ces quelques points, la bonne qualité générale de la représentation et surtout de la description originale, et la découverte d'un nouveau spécimen complet (Bert et al., 2013), permet une raisonnable compréhension de cette espèce.
Localité type : Grodischt (maintenant Hradiště) en République Tchèque.
Strate type : inconnue précisément dans la formation de Hradiště.

Répartition géographique : *G. hoheneggeri* est connu en République Tchèque, dans le Sud-Est de la France, et très probablement aussi au Maroc.
Répartition stratigraphique : La formation Hradiště (Uhlig, 1883 ; Vašíček, 2008 avec bibliographie) couvre un intervalle stratigraphique allant du Barrémien inférieur jusqu'à l'Aptien inférieur. Le spécimen du Sud-Est de la France provient du banc 11 de la coupe VA, qui est restreint à la base du Barrémien supérieur (Zone à Vandenheckei *sensu* Bert et al., 2008 – cf. supra).
Diagnose : coquille tripartie (spire, hampe et crosse) ; taille grande à très grande (320 mm<*D*<540 mm). La chambre d'habitation adulte comprend la hampe et la crosse. Spire assez grande à enroulement serré (environ 180 à 200 mm de diamètre). Crosse faiblement ouverte et relativement courte. Section de la coquille toujours arrondie. Ornementation toujours bien marquée. Au moins trois stades ontogéniques successifs au cours de la croissance : (1) le stade barremense sur la spire jusqu'à environ *D*=150 mm. C'est le premier stade ornemental connu (tours internes inconnus avant *D*=35 mm) avec des côtes intercalaires inermes (1-3) systématiquement présentes entre chaque côte principale ; (2) le stade irrégulier est présent sur la fin de la spire et sur la totalité de la hampe ; et (3) le stade adulte tardif qui démarre au tout sommet de la hampe et s'exprime sur la crosse.
Matériel étudié (*N*=1) : le spécimen, un individu non numéroté de la collection J. Davoux (Nice), provient de la coupe VA, banc 11, du Sud-Est de la France (Alpes-Maritimes). Ce spécimen a été classé sous *G. hoheneggeri* en raison de son enroulement et de sa séquence ontogénique similaire au lectotype (figure et surtout description).

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*h*	α
sp. coll. Davoux	282,4	67,1	?	177	0,24	?	0,63	?	2,64	83,8	
	319	70,2	?	195	0,22	?	0,61	?	2,78	105,8	40°
	285	73	?	184,9	0,26	?	0,65	?	2,53	102,4	25°
	214	70,5	?	119,7	0,33	?	0,56	?	1,70	38,3	30°
	c,183	c,	?	?	?	?		?	?	11,4	35°
	133,5	44,9	?	64,4	0,34	?	0,48	?	1,43	6,8	90°
	102,7	33,4	?	53,8	0,33	?	0,52	?	1,61	10,7	90°
	80,6	25	?	38,3	0,31	?	0,48	?	1,53	5,5	90°
	58,6	16,9	?	31,3	0,32	?	0,53	?	1,68	3,7	90°
	49,8	16,1	?	24,5	0,34	?	0,50	?	1,48	?	90°

Tableau 6. Tableau de mesures pour *Gassendiceras hoheneggeri*.

Description

Le spécimen étudié est adulte (longueur maximale=319 mm) avec une coquille tripartite complète (spire, hampe et crosse). La chambre d'habitation adulte est constituée de la hampe et de la crosse. La spire est proportionnellement grande (environ 180 à 200 mm de diamètre), et la hampe peut-être soit courte et massive (Pl. 12), soit longue et plus fine (le lectotype). La crosse est ouverte (en particulier si la hampe est courte) avec un retour relativement court. L'enroulement de la spire est généralement assez resserré avec un hiatus spiral (*h*) entre 3 et 5 mm, mais qui atteint 11 mm à l'approche du départ de la hampe. La croissance en hauteur est rapide sur la spire (Tableau 6, *H/D*>0,30), mais elle décroît sur la hampe et la crosse. La section des tours est arrondie sur la spire, sub-circulaire à ovale plus haute que large, avec des flancs convexes et un ventre arrondi (Fig. 52). La section est également très arrondie sur la hampe.

Au moins trois stades successifs peuvent être reconnus au cours de la croissance (cf. supra pour la définition des stages ornementaux récurrents et Fig. 29) :

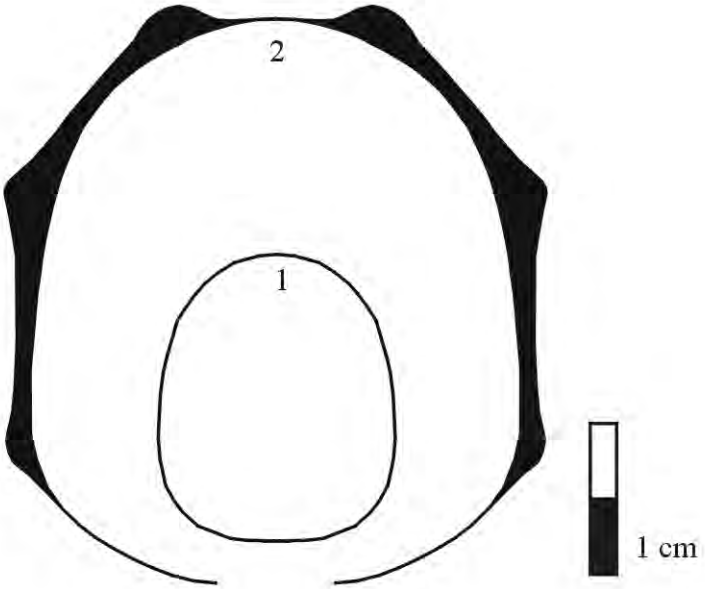


Figure 52. Sections de tours de *Gassendiceras hoheneggeri*, spécimen non numéroté de la collection Davoux. **1 :** 133,5 mm ; **2 :** 214 mm (milieu de la hampe).

- (1) Le stade barremense est le premier stade ornemental connu (le stade heberti est probablement présent, mais les tours internes sont absents avant *D*=35 mm). Il présente ici une à trois (habituellement deux) côtes intercalaires inermes entre chaque côte tuberculée. Les côtes intermédiaires bituberculées sont très rares.

- (2) À partir de *D*=150 mm, le stade irrégulier n'est pas très différent au départ du stade précédent, mais l'ornementation devient progressivement moins régulière. Les côtes principales sont plus mousses que sur la spire, et la force des tubercules est plus uniforme. Les côtes intermédiaires sont quelquefois plus fréquentes (Pl. 12). Le nombre de côtes intercalaires inermes décroît par rapport au stade précédent.

- (3) Le stade adulte tardif est présent sur la crosse. Les côtes sont espacées et s'élargissent considérablement ; les côtes intercalaires inermes sont rares et disparaissent complètement à la fin de la crosse. Les tubercules ont tendance à disparaître complètement également, en particulier en fin de crosse. La région ventrale du spécimen étudié est usée sur la crosse et ne laisse pas clairement apprécier son ornementation.

Les lignes de sutures n'ont pu être étudiées.

Variabilité

Il est impossible à ce jour de connaître la variabilité de *G. hoheneggeri* sur la base du présent matériel, mais la principale différence (longueur de la hampe) entre le spécimen étudié et le lectotype est considérée ici comme le résultat de la variabilité intraspécifique.

Rapports et différences

La spire de *G. hoheneggeri* est très proche de celle de *G. alpinum* à diamètre équivalent, mais possède généralement plus de côtes intercalaires inermes au stade barremense, qui est plus court. Il en est de même avec *G. multicostatum*, qui est toujours plus robuste. Le stade à ornementation simplifié est remplacé par le stade irrégulier chez *G. hoheneggeri*. Enfin, *G. alpinum* et *G. multicostatum* ne sont jamais tripartites.

G. hoheneggeri, *G. rebouleti* et *G. bosellii* partagent l'enroulement tripartite de la coquille. Il est cependant mieux exprimé chez *G. hoheneggeri*, qui a une hampe plus longue et droite. Les côtes principales restent aussi fortement trituberculées sur la hampe. *G. hoheneggeri* ne montre jamais le stade camereiceras présent chez *G. rebouleti* et *G. bosellii*.
G. quelquejeui, *G. coulletae* et *G. enayi* sont entièrement criocônes au contraire de *G. hoheneggeri*, et leurs stades ontogéniques sont plus précoces, ce qui laisse plus de place au développement du stade camereiceras, qui est absent dans l'espèce de Uhlig.

Gassendiceras rebouleti Bert, Bersac, Delanoy & Canut, 2013
(Pl. 13 ; Pl. 14, Fig. 2)

Synonymie
v 2013. *Gassendiceras rebouleti* nov. sp. ; Bert et al., pl. 13 ; pl. 14, fig. 2.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Stéphane Reboulet, Maître de Conférences à l'Université de Lyon (France), et spécialiste des ammonites du Crétacé Inférieur.
Holotype : le spécimen n°AW43 (coll. Bert – Pl. 14, Fig. 2), qui correspond à un fragment de hampe, et au moulage en plâtre (réalisé *in situ*) qui correspond à la spire complète du même spécimen.
Localité type : la coupe G12 (Fig. 7) dans la région du stratotype du Barrémien (Angles, Alpes-de-Haute-Provence, France).
Strate type : le banc n°317b de la coupe type (G12 – Fig. 16).
Répartition géographique : *G. rebouleti* est connu dans le Sud-Est de la France, et probablement aussi au Maroc.
Répartition stratigraphique : tous les spécimens du Bassin Vocontien proviennent d'un banc dans la partie médiane de la Sous-zone à Alpinum, entre les horizons à Alpinum et à Breistrofferi (au sommet de la Zone à Vandenheckei). Ce niveau semble stratigraphiquement proche du « niveau à petits *Barremites* » (banc 108 de la coupe de Majastre, Alpes de Haute-Provence) décrit récemment par Bert (2009a) dans les domaines hémipélagiques et néritiques du Sud-Est de la France.
Diagnose : grande coquille tripartite (spire, hampe et crosse – hauteur totale d'environ 350 mm). La chambre d'habitation adulte comprend la hampe et la crosse. Grande spire (*D* environ 200 mm) plutôt déroulée ; hampe courte en proportion. Crosse ouverte et assez courte. Section des tours arrondie sur la spire, plus compressée sur la hampe. Au moins quatre stades successifs sont reconnus au cours de l'ontogenèse : (1) le stade barremense (les tours internes sont inconnus en dessous de *D*=55 mm) avec des côtes intercalaires inermes assez nombreuses entre chaque côte principale ; (2) le stade irrégulier à partir de 140 mm de diamètre jusqu'au départ de la hampe ; (3) le stade camereiceras sur la plus grande partie de la hampe ; et (4) le stade adulte tardif à partir du sommet de la hampe.
Matériel étudié (*N*=4) : tous les spécimens proviennent du Bassin Vocontien du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence). Les n°AW43 (G12/317b – holotype), AZ33 (G12/317b) et AZ34 (G12/317b) collection D. Bert (G.P.A) ; et le n°104 (VIG2/?), collection G. Thomel (ce spécimen n'a pas été retrouvé dans les collections du Museum d'histoire naturelle de Nice, et il est considéré comme perdu).

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*h*	*Nt*	*Nt/2*	*Nit*	*Nit/2*	*Ni*	*Ni/2*	α
M.H.N.N.104	337	96	?	180	0,28	?	0,53	?	1,88	39	?	?	?	?	?	?	
	346	90	?	198	0,26	?	0,57	?	2,20	69	?	?	?	?	?	?	40°
	271	89	?	131	0,33	?	0,48	?	1,47	20,5	?	?	?	?	?	?	90°
	203	67	?	100	0,33	?	0,49	?	1,49	12,6	?	?	?	?	?	?	90°
	158	48	?	75	0,30	?	0,47	?	1,56	12	?	?	?	?	?	?	90°

	125	37	?	63	0,30	?	0,50	?	1,70	?	?	?	?	?	?	?	90°
	98	35	?	44	0,36	?	0,45	?	1,26	?	?	?	?	?	?	?	90°
AW43 (holotype)	267	69	?	153	0,26	?	0,57	?	2,22	52	?	?	?	?	?	?	
	154	46	?	76	0,30	?	0,49	?	1,65	13	?	?	?	?	?	?	150°
Moyenne					*0,30*	*?*	*0,51*	*?*	*1,71*								

Tableau 7. Tableau de mesures pour *Gassendiceras rebouleti*.

Description

Le spécimen n°104 (Pl. 13) présente un développement adulte complet qui montre l'enroulement tripartite de la coquille avec spire, hampe et crosse. Un second spécimen (n°AW43, Pl. 14, Fig. 2) présente la spire et la moitié de la hampe. Les autres spécimens sont des fragments de spire ou de crosse. La hauteur maximale de la coquille atteint 346 mm (spécimen n°104). La chambre d'habitation adulte comprend la totalité de la hampe et la crosse. La spire est généralement assez déroulée avec un hiatus spiral (*h*) qui atteint 13 mm. La spire est grande (plus de 200 mm de diamètre), et la hampe est courte en proportion. La crosse est ouverte et assez courte. La croissance en hauteur est rapide sur la spire, mais elle devient plutôt lente sur la hampe et la crosse (Tableau 7 – moyenne de la hauteur relative *H/D*>0,30). La section de tour est arrondie sur la spire, plus haute que large, avec des flancs convexes et une zone ventrale arrondie. La section est plus compressée sur la hampe.

L'ornementation est toujours bien marquée. Au moins quatre stades successifs sont reconnus au cours de la croissance (cf. supra pour la définition des stades ornementaux récurrents) :

- (1) Le stade barremense est le premier stade connu (le stade heberti est probablement présent, mais les tours internes sont inconnus avant *D*=55 mm). Il présente d'assez nombreuses et systématiques côtes intercalaires inermes entre chaque côte tuberculée.
- (2) Le stade irrégulier : il existe une zone de transition avec le stade suivant à partir de 140 mm de diamètre et jusqu'au début de la hampe. L'ornementation devient graduellement moins régulière, et les tubercules perdent de leur intensité.
- (3) Le stade camereiceras concerne la majeure partie de la hampe. La section se comprime par l'aplatissement des flancs qui convergent vers le ventre ; l'ornementation devient moins différentiée. Le spécimen n°104 montre une modification pathologique de l'ornementation au sommet de la hampe.
- (4) Le stade adulte tardif démarre au sommet de la hampe.

La ligne de suture n'a pas pu être observée.

Variabilité

Seulement quatre spécimens ont été récoltés, ce qui n'est pas suffisant pour une étude de la variabilité intraspécifique. Il peut toutefois être noté que le nombre de côtes intercalaires inermes sur la spire semble corrélé avec la robustesse générale de l'ornementation, de la même manière que chez *G. alpinum*.

Rapports et différences

G. rebouleti est différent de *G. multicostatum* et de *G. alpinum* par son enroulement tripartite, et par le plus grand nombre de côtes intercalaires inermes. Il s'en distingue également par un stade barremense plus court, l'absence du stade à ornementation simplifiée, et par l'apparition d'un nouveau stade ornemental : le stade camereiceras.

G. rebouleti est relativement proche de *G. quelquejeui* et de *G. coulletae* par la succession de ses stades ontogéniques, mais ils apparaissent plus tardivement. De plus, ces deux dernières espèces n'ont pas un enroulement tripartite, et le stade camereiceras y est plus individualisé.

G. hoheneggeri a lui aussi un enroulement tripartite comme chez *G. rebouleti*. Il a cependant un hiatus spiral plus faible, un peu moins de côtes intercalaires inermes, et les côtes

principales qui restent puissamment tuberculées sur la hampe. *G. hoheneggeri* ne montre pas le stade camereiceras au contraire de *G. rebouleti*.
G. rebouleti est comparé avec *G. bosellii* lors de l'étude de ce dernier (cf. infra).

Gassendiceras bosellii Bert, Bersac, Delanoy & Canut, 2013
(Pl. 14, Fig. 1 ; Pl. 15-16)

Synonymie
v 2013. *Gassendiceras bosellii* nov. sp. ; Bert et al., pl. 14, fig. 1 ; pl. 15-16.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Patrick et Marc Boselli, collectionneurs de fossiles à Valence (Drôme, France).
Holotype : le spécimen n°AZ27 (collection Bert – Pl. 15, Fig. 1a-b).
Localité type : la coupe G12 près du stratotype du Barrémien (Angles, Alpes de Haute-Provence – Fig. 7).
Strate type : le banc n°318a de la coupe type (G12 – Fig. 16).
Répartition géographique : *G. bosellii* est connu dans le Sud-Est de la France, à la fois dans le domaine de bassin et sur les plates-formes distales, et au Maroc (données inédites).
Répartition stratigraphique : tous les spécimens du Bassin Vocontien proviennent d'un banc au milieu de la Sous-zone à Alpinum, entre les horizons à Alpinum et à Breistrofferi (sommet de la Zone à Vandenheckei). Dans la coupe type, ce banc est situé immédiatement au dessus de celui qui a livré *G. rebouleti* (cf. supra).
Diagnose : coquille adulte tripartite de grande taille (spire, hampe et crosse) (hauteur maximale d'environ 300 mm). Grande spire (*D* environ 190 mm), qui peut être assez disjointe ; hampe et crosse courtes en proportion. Section de tour très arrondie sur la plus grande partie de la spire et de la crosse, mais plus comprimée sur la fin de la spire et la hampe. Au moins cinq stades sont reconnus au cours de la croissance : (1) le stade heberti dans les tours les plus internes ; (2) le stade barremense démarre à environ *D*=25 mm avec de nombreuses intercalaires inermes relativement systématiques ; (3) le stade irrégulier à partir de *D*=130 mm jusqu'à la fin de la spire ; (4) le stade camereiceras sur la totalité de la hampe ; et (5) le stade adulte tardif qui démarre dès le début de la crosse.
Matériel étudié (*N*=5) : tous les spécimens proviennent du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Alpes-Maritimes) ; deux ont été récoltés sur les bordures de plateforme, et trois dans la zone plus distale du Bassin Vocontien. N°AW41 (LAC/215 ou 217), AZ27 (G12/318a – holotype) et AZ36 (G12/318a), collection D. Bert (G.P.A) ; n°17252 (VA/11), collection G. Delanoy (G.P.A), et AW53 (TF/15), collection D. Bert (G.P.A).

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*h*	α
M,H,N,N,17252	294	88	77	141	0,30	0,26	0,10	0,88	1,60	29	
	301	85	78	149	0,28	0,26	0,15	0,92	1,75	44	40°
	278	83	70,5	135,5	0,30	0,25	0,15	0,85	1,63	42	40°
	167	68,7	55,8	80	0,41	0,33	0,05	0,81	1,16	9	90°
AZ27 (holotype)	210	69	46,7	98,5	0,33	0,22	0,47	0,68	1,43	19,7	
	77,2	18	?	44	0,23	?	0,57	?	2,44	?	310°
AW53	165	55,1	?	79	0,33	?	0,48	?	1,43	8	
	125,5	44,7	?	59,2	0,36	?	0,47	?	1,32	5,8	90°
	102,5	33,7	?	51,4	0,33	?	0,50	?	1,53	?	90°
	75	23	?	37,7	0,31	?	0,50	?	1,64	?	90°
	60,3	17,7	?	30,4	0,29	?	0,50	?	1,72	?	90°
Moyenne					*0,32*	*0,27*	*0,36*	*0,83*	*1,61*		

Tableau 8 : Tableau de mesures pour *Gassendiceras bosellii*.

Description

Le spécimen n°17252 (Pl. 15, Fig. 2 ; Pl. 16) montre un enroulement adulte complet tripartite (spire, hampe et crosse) pour une hauteur maximale de 300 mm. Le spécimen n°AZ27 (Pl. 15, Fig. 1) est une portion de spire avec le tout début de la hampe ; le spécimen n°AW53 est une spire complète ; le spécimen n°AW41 (Pl. 14, Fig. 1) est un fragment de spire avec le tout début de la hampe ; et le n°AZ36 est un fragment de spire. La spire est grande (environ 190 mm de diamètre) et habituellement assez disjointe (5 mm<*h*<10 mm). La hampe et la crosse sont assez courtes en proportion. La croissance en hauteur est rapide sur la spire, mais elle se réduit sur la hampe et la crosse (Tableau 8 – *H/D*>0,32). La section des tours est arrondie sur la plus grande partie de la spire et la crosse, mais elle tend à se comprimer à la fin de la spire et sur la hampe (Fig. 53). Cinq stades sont reconnus au cours de la croissance :

- (1) Le stade heberti : les tours internes sont connus uniquement sur le spécimen n°AW41 à l'état d'empreinte et à partir de 20 mm de diamètre.

- (2) Le stade barremense démarre à environ 25 mm de diamètre. Il montre des côtes principales fortement trituberculées et assez systématiquement séparées par des intercalaires inermes. Le spécimen n°AW41 montre des épines localement assez longues lorsque le tour de spire suivant se déroule pour former la hampe.

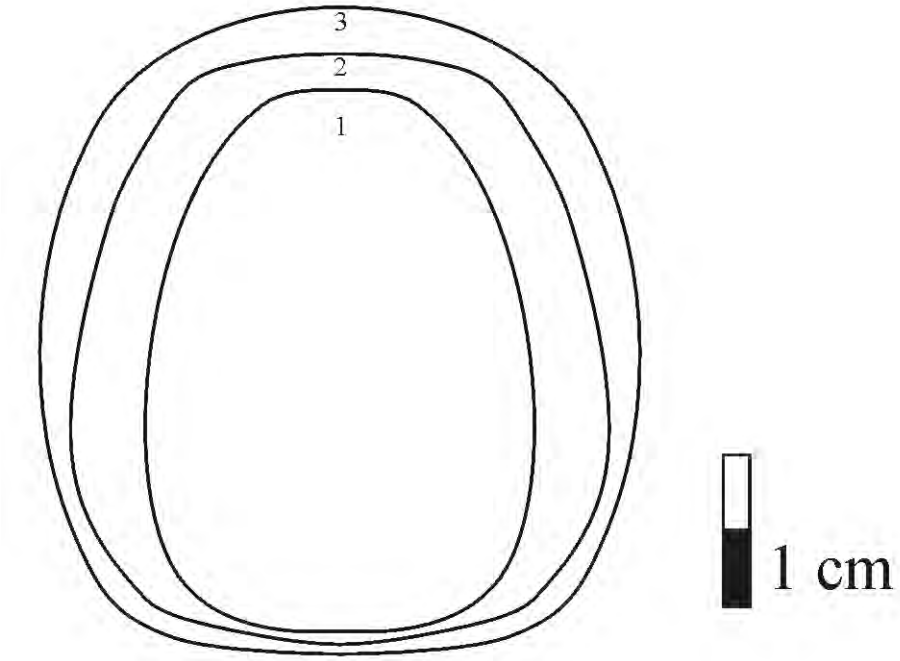


Figure 53. Sections de tours de *Gassendiceras bosellii*. **1 :** n°AZ27 (*D*=200 mm) ; **2 :** n°17252 (*D*=230 mm sur la hampe) ; **3 :** n°17252 (*D*=300 mm sur la crosse)

- (3) Le stade irrégulier démarre à environ 130 mm de diamètre et dure jusqu'à la fin de la spire. L'ornementation devient progressivement moins régulière, et les tubercules perdent leur intensité (excepté sur le spécimen n°AW41 qui est significativement plus robuste que les autres à ce stade).

- (4) Le stade camereiceras concerne la totalité de la hampe. L'ornementation est composée de côtes peu différentiées entre elles : les tubercules périombilicaux disparaissent graduellement, et les tubercules latéraux s'affaiblissent considérablement. Les tubercules péri-ventraux entourent le ventre qui devient assez plat, et ils sont connectés par une côte large et mousse.

- (5) Le stade adulte tardif démarre tôt sur la crosse. Les côtes sont espacées et très renforcées. A l'approche du péristome, les côtes sont rapprochées, droites et relativement mousses.
Les lignes de sutures sont mal conservées et n'ont pas pu être étudiées.

Variabilité
Trop peu de spécimens ont été récoltés, ce qui n'est pas suffisant pour une étude de la variabilité intraspécifique de *G. bosellii*. Mais il peut être noté que tout comme pour l'espèce précédente, le nombre de côtes intercalaires inermes sur la spire est corrélé avec la robustesse générale de l'ornementation et semble aussi corrélé à l'épaisseur de la section (cf. le spécimen gracile n°AZ27, Pl. 15, Fig. 1 *versus* le spécimen robuste n°AW41, Pl. 14, Fig. 1).

Rapports et différences
G. bosellii est très proche de *G. rebouleti* par sa coquille tripartite (un peu plus enroulée) et la succession de ses stades ontogéniques. Ces stades diffèrent cependant par leur apparition plus précoce chez *G. bosellii* : ainsi le stade camereiceras démarre dès le début de la hampe et possède une ornementation plus uniforme chez *G. rebouleti*.
G. bosellii et *G. hoheneggeri* ont aussi en commun l'enroulement tripartite de la coquille, mais il est moins bien exprimé chez *G. bosellii* (hampe plus courte et incurvée). *G. hoheneggeri* ne montre jamais de stade camereiceras, et il conserve ses côtes principales trituberculées sur la hampe.
G. quelquejeui et *G. coulletae* sont également proches de *G. bosellii* par la succession de leurs stades ontogéniques, mais chez *G. bosellii*, le stade barremense est plus court. De plus, *G. quelquejeui* et *G. coulletae* ne sont jamais tripartite.
G. bosellii est différent de *G. multicostatum* et *G. alpinum* par sa coquille tripartite, par le plus grand nombre de côtes intercalaires inermes au cours du stade barremense (qui est aussi plus court), par l'absence du stade ornemental simplifié, et par un stade ontogénique supplémentaire, le stade camereiceras.

Gassendiceras quelquejeui Bert, Delanoy & Bersac, 2006
(Pl. 17-19)

Synonymie
v 2006. *Gassendiceras* nov. gen. *quelquejeui* nov. sp. ; Bert et al., pl. 3, fig. 3 ; pl. 4, fig. 2-3 ; pl. 5-6.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Roger et Nicole Quelquejeu de Saint André les Alpes (Alpes de Haute-Provence).
Holotype : le spécimen n°AP04 de la collection Bert (Pl. 17, Fig. 1).
Paratypes : les spécimens n°AV67 (Pl. 17, Fig. 2) et AV80 (Pl. 17, Fi. 3 ; Pl. 18-19) (collection Bert).
Localité type : la coupe LAC (Fig. 14), située à proximité immédiate de celle de Méouille (MEO *in* Delanoy, 1997).
Strate type : le banc n°225 de la coupe type.
Répartition stratigraphique : les bancs n°224 à 226, datés de l'Horizon à Breistrofferi, au sommet de la Zone à Vandenheckei. Un spécimen affine très fragmentaire a été découvert dans le banc A*/156-6*. Ce banc est daté de la partie supérieure de la Sous-zone à Alpinum, entre les niveaux équivalent à ceux qui ont livré *G. bosellii* sur la coupe G12, et l'Horizon à Breistrofferi (banc A*/156-12*). Pour le moment, il n'est pas encore possible de dire à quel

niveau précis *G. quelquejeui* apparaît, les niveaux de la partie médiane de la Sous-zone à Alpinum étant extrêmement peu fossilifères.

Répartition géographique : *Gassendiceras quelquejeui* est connu dans la région stratotypique du Barrémien (Alpes de Haute-Provence, Sud-est de la France), et au Maroc.

Diagnose émendée : espèce de taille assez grande, probablement supérieure à 300 mm de diamètre, dont les tours les plus internes sont sub-tangents, mais qui se séparent rapidement avec un hiatus qui augmente avec l'âge. La croissance tend à augmenter au cours de l'ontogenèse, et la section est toujours comprimée. On reconnaît au moins quatre stades ontogéniques successifs : (1) stade heberti à côtes peu différenciées et trituberculées jusqu'à 20-30 mm de diamètre environ ; (2) stade barremense à côtes principales trituberculées, tubercule péri-ventral puissant et claviforme, et côtes intercalaires presque inermes jusqu'à 95-115 mm de diamètre ; (3) le stade irrégulier jusqu'à 140-160 mm de diamètre ; (4) jusqu'à au moins 300 mm de diamètre, le stade camereiceras à section ovalaire comprimée à base plus large, côtes peu différenciées et clavis péri-ventraux bien marqués et très réguliers. Les lignes de sutures à lobe latéral trifide et bien marqué.

Matériel étudié (*N*=12) : les spécimens n°AP04 (LAC/225), AV67 (LAC/226), AV80 (LAC/225), AX16 (GRY/877), AX24 (LAC/224), AX31 (LAC/224), AY92 (LAC/224), AY93 (LAC/226), collection D. Bert. Les spécimens n°LAC 051 (LAC/224), LAC 049 (LAC/224), LAC 059 (LAC/225), collection S. Bersac. Ces bancs sont datés de l'Horizon à Breistrofferi, au sommet de la Zone à Vandenheckei. Et le spécimen affine un peu plus ancien n°AX21 (A*/156-6*), collection D. Bert.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	*Nt-Nt/2*	*h*	*α*
AP04	135,4	47,3	?	59,2	0,35	?	0,44	?	1,25	61-32	22-13	8	
(Holotype)	104	38,6	?	45,6	0,37	?	0,44	?	1,18	?-31	17-11	4,62	90°
	79	29,7	?	34,2	0,38	?	0,43	?	1,15	?-	?-9	2,5	90°
	62,4	20,8	?	24,9	0,33	?	0,40	?	1,20	?-	?-6	?	90°
	48,7	16	?	20,2	0,33	?	0,42	?	1,26	?-?	?-?	?	90°
AV80	c. 240	71,5	48,1	?	?	?	?	0,67	?	?-?	?-?	20,4	
(Paratype)	c. 87	57,6	25,4	?	?	?	?	0,44	?	?-?	?-?	?	145°
AV67	88,4	33,7	16,5	36,8	0,38	0,19	0,42	0,49	1,09	?-?	?-?	2	
(Paratype)	57,3	21	12	24,1	0,37	0,21	0,42	0,57	1,15	?-22	?-6	1,12	160°
	39,4	13,6	?	17,8	0,35	?	0,45	?	1,31	?-?	?-?	?	310°
LAC 059	51,06	19,10	?	20,10	0,37	?	0,39	?	1,05	?- ?	?- ?	1,75	190°
	29,10	10,90	7,70	13	0,38	0,27	0,45	0,71	1,19	39-17	39-17	0,06	
AX16	82,4	26,6	?	40,92	0,32	?	0,50	?	1,54	?-26	?-10	?	
AX31	232	76,38	31,2	107,82	0,32	0,14	0,47	0,71	1,41	?-30	?-12	8	
Moyenne					*0,35*	*0,20*	*0,44*	*0,60*	*1,23*				

Tableau 9. Tableau de mesures pour *Gassendiceras quelquejeui*.

Description

Sur les douze spécimens étudiés, deux atteignent un diamètre supérieur à 230 mm, mais ils ne semblent pas montrer la loge adulte, même le plus grand, le n°AV80 (Pl. 17, Fig. 3 ; pl. 18-19) qui, s'il était complet pourrait atteindre environ 240 mm de diamètre, semble encore totalement cloisonné (?). Un spécimen affine observé en place à l'état de moule externe (hélas mal conservé) dans une coupe voisine de la coupe SO (bancs équivalents au bancs SO/75-76 datés du sommet de la Zone à Vandenheckei – horizons à Breistrofferi / Marchandi – cf. supra) montre que l'espèce pourrait atteindre un diamètre d'environ 60 cm. Les tours internes sont sub-tangents, mais la coquille est légèrement déroulée avec un hiatus qui augmente avec l'âge ; seuls les tubercules épineux sont en contact avec les tours suivants. Les graphiques attachés aux valeurs dimensionnelles (*H* et *O* en fonction de *D*) montrent des courbes de croissance parfaitement linéaires de type $Y=bD$ et très bien corrélées ($0{,}90>R^2>0{,}99$) : la croissance est isométrique et harmonique. La croissance tend à augmenter au cours de l'ontogenèse (*H/D*=0,35 en moyenne) ; la section est toujours assez comprimée avec les flancs faiblement convexes et le ventre assez étroit (*E/H* autour de 0,60 en moyenne). L'ornementation est radiale et bien marquée, et au cours de l'ontogenèse il est possible de dénombrer au moins quatre stades successifs :

- Jusqu'à 20-30 mm de diamètre, la coquille présente un stade heberti à côtes peu différenciées, trituberculées, droites et assez serrées. Ce stade passe au suivant par l'acquisition des côtes intercalaires et le renforcement des côtes principales.

- Le stade barremense s'installe jusqu'à 95-115 mm de diamètre. Les côtes principales s'espacent progressivement et on observe la présence d'intercalaires fines, inermes ou quelquefois très faiblement tuberculées dans la région péri-ventrale. Jusque vers 55 mm de diamètre, elles peuvent aussi être partiellement fusionnées avec la principale qui la suit, ou simplement bifurquées avec elle à la base des flancs. Au delà elles sont mieux individualisées et on en compte plus ou moins de une à trois entre chaque côte principale. Les côtes primaires sont assez larges et trituberculées ; le premier tubercule est visible à la base des flancs, un peu au-dessus de la marge péri-ombilicale arrondie. Le second tubercule est placé dans le dernier tiers des flancs, tandis que le dernier l'est sur la marge péri-ventrale. Le tubercule péri-ventral est un peu plus puissant que les autres, et présente un aspect claviforme de par son aplatissement dans le sens de l'enroulement ; il se poursuit par une épine légèrement antéversée, triangulaire plus ou moins isocèle, à base assez large. Leur taille augmente avec la croissance et la largeur du hiatus entre les tours. Toutes les côtes passent le ventre en s'affaiblissant légèrement, mais les principales présentent une largeur accrue.

- Entre le stade précédent et 140-160 mm de diamètre environ, le stade irrégulier est intermédiaire entre le stade barremense et le stade camereiceras.

- Le dernier stade connu présente un aspect nettement camereiceras tant par la configuration de la section ovalaire comprimée à base plus large, que par l'ornementation. Le déroulement du tour est plus important que précédemment et le hiatus atteint 20 mm à *D*=240 mm. Par rapport aux stades précédents, les côtes sont approximées et présentent un espacement régulier. Elles sont également moins différenciées en particulier dès le tiers inférieur des flancs où elles deviennent presque toutes semblables. Le tubercule péri-ombilical n'est toutefois porté que par les côtes principales héritées du stade précédent, tandis que le tubercule latéral, présent sur toutes les côtes, perd de son importance. En revanche, le clavis péri-ventral est bien marqué et très régulier. Vers la fin de ce stade, on observe que les côtes principales s'affaiblissent à nouveau légèrement au profit des intercalaires qui se renforcent au contraire.

Les lignes de sutures ne sont jamais assez bien conservées pour pouvoir être décrites, tout au plus peut-on discerner le lobe latéral L qui parait trifide et bien marqué.

Variabilité

Trop peu de spécimens assez complets ont été étudiés pour se faire une idée correcte de la variabilité de *G. quelquejeui*. Toutefois, les diamètres d'apparition des différents stades varient dans une certaine fourchette (cf. supra la description), et l'enroulement semble aussi plus ou moins resserré suivant les spécimens.

Rapports et différences

G. quelquejeui est morphologiquement très proche de *G. multicostatum* et *G. alpinum*. Par rapport à ce dernier toutefois, la croissance est harmonique sans rupture de croissance. De plus la succession des stades ontogéniques n'est pas tout à fait la même, que ce soit dans leur succession (les stades irréguliers et camereiceras sont absent chez *G. multicostatum* et *G. alpinum*, et à l'inverse le stade à ornementation simplifiée est absent chez *G. quelquejeui*), ou dans la durée des stades communs chez ces espèces (les stades heberti et barremense sont plus courts). Enfin, le stade barremense est toujours plus gracile chez *G. quelquejeui*, avec la présence de plus de côtes intercalaires inermes.

G. quelquejeui est très différent de *G. hoheneggeri*, *G. rebouleti* et *G. bosellii* par son enroulement qui n'est jamais tripartite. Même si les stades exprimés sont les mêmes chez ces

espèces, l'ontogenèse est plus accélérée chez *G. quelquejeui* (avec une durée des stades barremense et irrégulier plus courte), et le stade camereiceras y est toujours mieux exprimé.
Par rapport à *G. coulletae*, les stades barremense et irrégulier sont plus tardifs chez *G. quelquejeui*. Il en est de même avec *G. enayi* qui semble de plus de taille plus réduite.

Gassendiceras coulletae Bert, Delanoy & Bersac, 2006
(Pl. 20-22)

Synonymie
v 2006. *Gassendiceras* gen. nov. *coulletae* sp. nov. ; Bert et al., pl. 7-9.

Dénomination : espèce dédiée à Mireille et Nedem Coullet de Saint-André-les-Alpes (Alpes de Haute-Provence).
Holotype : le spécimen n°AM58 de la collection Bert (Pl. 20-22).
Localité type : la coupe SA (Fig. 25).
Strate type : le banc n°25 de la coupe type.
Répartition stratigraphique : le spécimen étudié provient d'un banc à condensation / concentration de faunes du Barrémien supérieur (intervalle entre les zones à Vandenheckei et à Sartousiana). Une analyse cladistique (Bert & Bersac, 2013 et infra) montre que la morphologie de *G. coulletae* est située entre *G. quelquejeui* et *G. enayi*, espèces toutes deux très bien datées. Ainsi la position stratigraphique de *G. coulletae* pourrait être située entre l'Horizon à Marchandi (sommet de la Zone à Vandenheckei), et l'Horizon à Casanovai (Zone à Sartousiana). Toutefois la limite stratigraphique supérieure du banc SA/25 n'atteint pas ce dernier horizon, mais s'arrête à l'Horizon à Provincialis.
Répartition géographique : l'espèce est connue pour l'instant uniquement sur la plate-forme barrémienne distale de la région niçoise (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France).
Diagnose émendée : espèce de taille moyenne à assez grande, très probablement supérieure à 200 mm de diamètre. Les tours internes sont sub-tangents, mais se déroulent de plus en plus avec l'âge ; leur croissance en hauteur est assez élevée, et la section légèrement déprimée mais le ventre reste toujours étroit. Au cours de l'ontogenèse on reconnaît au moins quatre stades successifs : (1) le stade heberti à côtes trituberculées, peu différenciées, et section sub-octogonale jusqu'à 25 mm de diamètre ; (2) le stade barremense à côtes principales trituberculées, espacées et séparées par de fines intercalaires qui paraissent inermes dure jusqu'à *D*=90 mm ; (3) le stade irrégulier jusqu'à *D*=110 mm ; (4) au-delà, le stade camereiceras est le dernier connu. Les lignes de sutures sont très découpées ; le lobe latéral L est très profond et trifide (?), le lobe ombilical U_1 est étroit et profond, tandis que la portion latérale de la selle interne S_2 est incisée par U_2. Le lobe suspensif montre plusieurs lobes auxiliaires inclinés par rapport au sens de l'enroulement.
Matériel étudié (*N*=1) : le spécimen n°AM58, collection D. Bert.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	*Nt-Nt/2*	*h*	*α*
AM58	181	64,8	56	72,9	0,36	0,31	0,40	0,86	1,13	43-23	23-15	4,16	
(Holotype)	144,8	55,6	44,5	54,8	0,38	0,31	0,38	0,80	0,99	49-27	19-12	4,20	90°
	111	41,5	35,6	43,4	0,37	0,32	0,39	0,86	1,05	40-27	17-8	4	90°
	85,2	34,5	28,8	32	0,41	0,34	0,38	0,83	0,93	40-25	19-7	2	90°
	65,2	25	?	26,9	0,38	?	0,41	?	1,08	39-22	24-10	1,4	90°
	48,7	18,6	?	19,9	0,38	?	0,41	?	1,07	?-18	?-14	?	90°
	39,5	14,2	?	18	0,36	?	0,46	?	1,27	?-20	?-16	?	90°
Moyenne					*0,38*	*0,32*	*0,40*	*0,84*	*1,07*				

Tableau 10. Tableau de mesures pour *Gassendiceras coulletae*.

Description
Le spécimen, dont une partie du test est préservé, montre le tout début de la loge d'habitation (juvénile ?) dès 170 mm de diamètre environ. Les tours internes sont sub-tangents, et la

coquille est légèrement déroulée avec un hiatus croissant avec l'âge et où seuls les tubercules épineux sont en contact avec les tours suivants. La croissance en hauteur de tour est assez rapide (*H/D*=0,38 en moyenne). Bien qu'un peu plus haute que large, la section est relativement épaisse (*E/H* autour de 0,84 en moyenne) avec les flancs légèrement convexes et le ventre qui reste assez étroit. L'ornementation est toujours un peu rétroverse et bien marquée, et au cours de l'ontogenèse il est possible de reconnaître au moins quatre stades successifs :

- Jusqu'à 25 mm de diamètre environ, on observe le stade heberti à côtes peu différenciées, trituberculées, et section des tours sub-octogonale. Le passage de ce stade au stade suivant se fait très progressivement par acquisition de côtes intercalaires et renforcement des côtes primaires.

- Sur les tours suivants jusqu'à *D*=90 mm, le stade barremense montre des côtes principales espacées et séparées par de fines intercalaires inermes. Les côtes principales sont renforcées et à trituberculation bulliforme discrète. Le premier tubercule est visible à la base des flancs, tandis que le second, le moins marqué, est situé un peu au dessus du milieu des flancs. Le dernier tubercule est claviforme : très élargi dans le sens de l'enroulement, il est surmonté d'une épine triangulaire aplatie. Toutes les côtes passent le ventre en s'affaiblissant sensiblement. La section est assez ronde avec des marges peu anguleuses.

- Jusqu'à *D*=110 mm de diamètre, on observe le stade irrégulier à ornementation intermédiaire entre les stades barremense et camereiceras. Les côtes inermes sont nombreuses et légèrement flexueuses.

- A partir de 110 mm de diamètre environ le dernier stade connu (stade camereiceras) apparaît. Le déroulement tend à augmenter, la section devient légèrement plus haute que dans les tours précédents et prend une forme très caractéristique avec les flancs plats dans un premier temps et qui, dans leur tiers supérieur, convergent fortement vers le ventre étroit et faiblement arrondi, bordé par les tubercules claviformes. Sur le plan ornemental, on observe une plus grande uniformité des côtes, ainsi qu'une nette diminution du nombre d'intercalaires.

Les lignes de sutures sont mal visibles, mais elles apparaissent très découpées. Le lobe latéral L est très profond et semble trifide. Ni le lobe interne, ni le lobe siphonal ne sont visibles. Le lobe ombilical U_1 est étroit mais profond, tandis que la portion latérale de la selle interne S_2 est incisée par U_2. Le lobe suspensif montre plusieurs lobes auxiliaires inclinés par rapport au sens de l'enroulement.

Rapports et différences

Par rapport aux espèces *G. alpinum* et *G. multicostatum*, la succession des stades ontogéniques est très différente : ils sont nettement plus accélérés, ce qui induit des stades heberti et barremense beaucoup plus précoces et brefs, et l'apparition successive des stades irrégulier et camereiceras. Le stade à ornementation simplifiée est absent chez *G. coulletae*. De plus cette espèce présente toujours une morphologie beaucoup plus gracile.

G. coulletae n'est pas tripartite comme *G. rebouleti* et *G. bosellii*. Ces trois espèces partagent la même succession des stades ontogéniques, mais ils sont plus précoces et brefs chez *G. coulletae*.

Par rapport à *G. quelquejeui*, le stade Barremense plus brefs chez *G. coulletae*, ce qui induit aussi une apparition plus précoce des stades irrégulier et camereiceras.

Enfin, *G. enayi*, qui semble de taille plus réduite, possède aussi un stade camereiceras plus précoce et moins tuberculé.

Gassendiceras enayi Bert, Delanoy & Bersac, 2006
(Pl. 23-24 ; Pl. 25, Fig. 1a-b)

Synonymie

v 1997- *Emericiceras* gr. *barremense* ; Delanoy, p. 233, fig. 136.

v 2006- *Gassendiceras* gen. nov. *enayi* sp. nov. ; Bert et al., pl. 10-11, pl. 12, fig. 1a-b.

Dénomination : espèce dédiée au Professeur Raymond Enay de l'Université de Lyon (France).

Holotype : le spécimen n°28729 de la collection Delanoy.

Localité type : la coupe de la Grau de Moriez (MOR *in* Delanoy, 1997).

Strate type : le banc n°189 de la coupe type.

Répartition stratigraphique : *Gassendiceras enayi* est présent dans les horizons à Feraudianus et Magnini, Sous-zone à Feraudianus (sommet de la Zone à Sartousiana, Barrémien supérieur).

Répartition géographique : *Gassendiceras enayi* est connu dans les Alpes de Haute-Provence (Sud-Est de la France), et dans les Iles Baléares (Espagne, données inédites).

Diagnose émendée : espèce de taille moyenne (autour de 190 mm), à tours nettement déroulés. La croissance est assez élevée et la section, plus ronde dans les tours internes, est toujours comprimée aux stades camereiceras. On reconnaît au moins quatre stades ontogéniques successifs : (1) le stade heberti dans les tours les plus internes, jusqu'à 20-25 mm ; (2) sur le phragmocône jusqu'à *D*=85 mm, stade barremense à côtes principales trituberculées et tubercule péri-ventral claviforme, et intercalaires inermes nombreuses (1 à 5) ; (3) le stade irrégulier jusqu'à *D*=110 mm ; et (4) sur la loge d'habitation, stade camereiceras à section ovalaire comprimée à base plus large, côtes uniformes et peu différenciées, et clavis péri-ventraux.

Matériel étudié (*N*=12) : le spécimen n°28729 (MOR/189) de la collection G. Delanoy (Delanoy, 1997). Ce banc est daté du sommet de l'horizon à *Hemihoplites feraudianus*, quelques niveaux en dessous de la base de l'horizon à *Pseudoshasticrioceras magnini* (banc 192). Le n°5F (U/HF), Horizon à Feraudianus, collection L. Canut. Les n°AX07 (LAC/254), AX06 (LAC/252a), AX12 (LAC/253), AX15 (LAC/253), AX30 (GRY/909), AY41 (GRY/908), AZ03 (A*/165-1) et BA40 (U/HF), des horizons à Feraudianus et Magnini, collection D. Bert. LAC 046a (LAC/252), SER 2a (A*/?), le premier de l'horizon à Feraudianus, collection S. Bersac.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	*Nt-Nt/2*	*h*	*α*
28729	190	63,6	39	88,5	0,34	0,21	0,47	0,61	1,39	?-34	?-0	10,12	
(Holotype)	142,1	47,3	27,4	68,7	0,33	0,19	0,48	0,58	1,45	?-?	?-?	9,14	90°
	112,5	35,6	20,1	56,8	0,32	0,18	0,51	0,57	1,60	?-?	?-?	11,02	90°
	85,1	26,5	?	43,9	0,31	?	0,52	?	1,66	?-26	?-11	?	90°
	65	20,3	?	32,7	0,31	?	0,50	?	1,61	?-?	?-?	?	90°
	46,8	15,5	?	25,6	0,33	?	0,55	?	1,65	?-?	?-?	?	90°
5F	130,8	50,2	?	50	0,38	?	0,38	?	1,00	49-24	31-19	5	
	97,6	38,7	?	41,8	0,40	?	0,43	?	1,08	45-24	27-15	4,3	90°
	72,3	28,8	?	31,6	0,40	?	0,44	?	1,10	?-24	?-13	?	90°
AZ03	185	68,92	38,5	78,4	0,37	0,21	0,42	0,56	1,14	76-38	30-20	8,8	
	104,7	36,28	18,7	52	0,35	0,18	0,50	0,52	1,43	71-38	18-10	7,96	180°
LAC 046a	81,4	29,72	?	37,1	0,37	?	0,46	?	1,25	53-32	18-10	7	
	42,42	13,78	?	22,3	0,33	?	0,53	?	1,62	38-22	16-8	6	180°
	24	6,58	?	12,1	0,27	?	0,50	?	1,84	?-16	?-8	?	180°
AX30	153,9	59,16	33,9	68,14	0,38	0,21	0,44	0,57	1,15	?-27	?-15	?	
SER 2a	119,84	48,2	29,6	49,14	0,40	0,25	0,41	0,61	1,02	57-34	41-31	5,66	
	51,72	16,74	?	24,52	0,32	?	0,47	?	1,47	40-22	26-10	3,34	270°
	19,72	7,2	?	10,32	0,37	?	0,52	?	1,43	37-17	37-17	0,62	360°
Moyenne					*0,35*	*0,20*	*0,47*	*0,57*	*1,38*				

Tableau 11. Tableau de mesures pour *Gassendiceras enayi*.

Description

Le spécimen n°AZ03 est potentiellement le plus grand. Il atteint 185 mm de diamètre, mais il cloisonné jusqu'à *D*=173 mm. La mauvaise préservation des cloisons ne permet pas de dire s'il elles sont approximées ou pas, mais le spécimen semble adulte. Avec une chambre d'habitation extrapolée à un peu plus d'un demi-tour, il atteindrait un diamètre d'environ 300 mm. Chez cette espèce, le déroulement est important avec un hiatus assez élevé. Lorsqu'elles sont préservées, les épines semblent plus ou moins en contact avec les tours suivants. Les graphiques attachés aux valeurs dimensionnelles (*H*, *E* et *O* en fonction de *D*) montrent des courbes de croissance parfaitement linéaires de type $Y=bD$ et très bien corrélées ($0,86>R^2>0,98$) : la croissance est isométrique et harmonique. La croissance en hauteur de tour augmente régulièrement au cours de l'ontogenèse (*H/D*=0,33 en moyenne) ; bien que plus ronde dans les tours internes, la section est toujours très comprimée avec les flancs faiblement convexes et le ventre peu élargi (*E/H*=0,57 en moyenne). L'ornementation est en général bien marquée, et au cours de l'ontogenèse il est possible de dénombrer au moins quatre stades successifs :

- Dans les tours internes, jusqu'à environ *D*=20-25 mm, quelquefois moins (n°LAC 046a), le stade heberti classique est bien exprimé.

- Sur le phragmocône jusqu'à *D*=85 mm, le stade barremense est très bien caractérisé. Ses côtes principales fortement trituberculées sont séparées par de nombreuses (une à cinq) côtes intercalaires inermes et fines. Toutes les côtes sont droites ou légèrement flexueuses. Les côtes principales bouclées sont assez fréquentes : elles sont formées par leur fusion plus ou moins partielle avec une côte intercalaire inerme. Les tubercules sont tous assez puissants, et seul le latéro-ventral est aplati en forme de clavis dans les sens de l'enroulement. Les épines sont fines, droites et aplaties.

- Le stade irrégulier, jusqu'à environ *D*=110 mm, relie les stades barremense et camereiceras. L'ornementation est plus irrégulière, et les tubercules perdent progressivement de leur puissance.

- Enfin, le dernier stade connu est le stade camereiceras à section des tours ovalaire comprimée à base plus large, des flancs convexes dans leur partie haute, et un ventre étroit et peu arrondi. Ce stade est marqué par une nette uniformisation des côtes qui deviennent peu différentiées ente elles, en particulier sur le haut des flancs où elles sont toutes semblables, et par une quasi disparition de la tuberculation sur les flancs. Les anciennes côtes principales restent toutefois un peu mieux marquées au début de la loge d'habitation, avec la présence possible d'un renflement tuberculiforme à la base des flancs. Sur la zone péri-ventrale, les tubercules sont affaiblis et claviformes, voire ne sont plus que de simples renflements, qui bordent le ventre où toutes les côtes sont très élargies et mousses. Le dos est marqué par la présence de nombreuses côtes fines nettement infléchies vers l'avant.

Les lignes de sutures sont mal conservées, et ne peuvent donc pas être décrites en détail. On observe toutefois un lobe latéral trifide assez large et découpé.

Variabilité

Peu de spécimens ont été récoltés, mais ils montrent une certaine variabilité en ce qui concerne l'épaisseur de la section, et l'ornementation qui peut être plus ou moins gracile avec des côtes intercalaires inermes plus ou moins nombreuses. Le diamètre d'apparition des stades ontogéniques semble aussi soumis à variation (hétérochronies), et les spécimens les plus graciles (par exemple le n°LAC 046a), sont aussi ceux qui ont les stades les plus précoces.

Rapports et différences

Gassendiceras enayi est une forme criocône, ce qui la distingue clairement des espèces tripartites du même genre (*G. hoheneggeri*, *G. rebouleti* et *G. bosellii*).

Sa morphologie est nettement plus gracile que les autres espèces en raison, d'une part de l'apparition plus précoce de ses stades ornementaux, et d'autre part du plus grand nombre de côtes intercalaires inermes sur les stades barremense et irrégulier. Ces facteurs distinguent nettement *G. enayi* de *G. multicostatum* et *G. alpinum*.
Les deux espèces les plus proches sont *G. quelquejeui* et *G. coulletae* qui ont la même succession des stades ontogénique. Toutefois, chez *G. enayi*, outre le fait que ces stades sont toujours plus précoces et graciles, la morphologie du stade camereiceras est légèrement différente. Les tubercules péri-ventraux sont beaucoup moins marqués et ne forment même quelquefois que de simples renforcements des côtes.
Par rapport aux espèces de *Pseudoshasticrioceras* contemporaines (*P. quereilhaci* et *P. magnini*), les côtes intercalaires inermes sont toujours très nettement différentiées et toujours très présentes chez *G. enayi* (chez les *Pseudoshasticrioceras* les côtes intercalaires inermes ont tendance à prendre la forme des autres côtes tuberculées à l'approche de la région péri-ventrale). Les tubercules péri-ventraux du stade camereiceras sont nettement plus discrets chez *G. enayi* (ils sont toujours très nets et bien individualisés chez les *Pseudoshasticrioceras*). Enfin, le déroulement de la coquille est plus resserré chez les *Pseudoshasticrioceras*.

Genre *Pseudoshasticrioceras* Delanoy, 1998

Espèce type : *Pseudoshasticrioceras magnini* (Delanoy, 1992)
Malgré des affinités indéniables dues à une origine commune, les représentants du genre *Pseudoshasticrioceras* ont un certain nombre de différences morphologiques et ornementales comparé aux espèces du genre *Gassendiceras*, qui permettent une distinction incontestable :

- Un enroulement plus serré qui implique des épines péri-ventrales plus courtes.
- A diamètre équivalent, la hauteur de tour, et la rapidité de sa croissance au cours de l'ontogenèse, est toujours plus élevée.
- Les côtes sont moins différentiées au niveau du stade barremense. En particulier, les côtes intermédiaires (rarement totalement inermes) y sont clairement moins nombreuses et présentent le même aspect que les principales dans la partie supérieure des flancs avec l'expression d'un tubercule péri-ventral claviforme.
- Les bifurcations péri-ombilicales des côtes sont plus nombreuses, et ont une forme en « V » très caractéristique.

Pseudoshasticrioceras quereilhaci Bert, Delanoy & Bersac, 2006
(Pl. 25, Fig. 2 ; Pl. 26)

Synonymie
v 2006. *Pseudoshasticrioceras quereilhaci* sp. nov. ; Bert et al., pl. 12, fig. 2 ; pl. 13.

Holotype : le spécimen n°AV70, de la collection Bert (Pl. 25, Fig. 2 ; Pl. 26, Fig. 1).
Paratype : le spécimen n°AV71, de la collection Bert (Pl. 26, Fig. 2).
Dénomination : espèce dédiée à Philippe Quereilhac de Poitiers (Vienne).
Localité type : la coupe GRY, dans le secteur de Saint-André les Alpes / Angles (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France – Fig. 7).
Strate type : le banc n°903b de la coupe type (Fig. 15).
Répartition stratigraphique : *Pseudoshasticrioceras quereilhaci* est connu à la base de la Sous-zone à Feraudianus, dans l'Horizon à Feraudianus.
Répartition géographique : cette espèce est présente dans le Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Alpes Maritimes).

Diagnose émendée : espèce de grande taille (supérieure à 310 mm de diamètre). Coquille très évolute avec des tours tangentiels à légèrement déroulés. En l'absence des tours internes, deux stades ontogéniques sont pour le moment reconnus : (1) le stade camereiceras qui présente des côtes assez différenciées avec une assez bonne représentation du tubercule péri-ombilical sur les principales bituberculées, et des côtes intercalaires fines monotuberculées dans la région péri-ventrale ; (2) le stade adulte tardif à partir de 220 mm de diamètre et jusqu'à la fin de la croissance avec des côtes principales trituberculées très renforcées, et des côtes intercalaires inermes.

Matériel étudié (*N*=7) : les n°AV70 (GRY/903a), n°AV71 (CDM/496), BA41 (G12/336), AB36 (G12/336), AY53 (CST/102) et BA42 (CST/102), collection D. Bert. Le n°CST 25 (CST/102), collection S. Bersac. Les spécimens proviennent tous de l'horizon à Feraudianus.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	*Nt-Nt/2*	*h*	*α*
AV70 (Holotype)	c 185	67	37,5	c 78,5	?	?	?	0,56	?	?	?	0,5	
AB36	310	90,5	?	153	0,29	?	0,49	?	1,69	?	?	17	
AV71	c 100	41,1	20,9	c 35	?	?	?	0,51	?	?	?- ?		

Tableau 12. Tableau de mesures pour *Pseudoshasticrioceras quereilhaci*.

Description

Le spécimen n°AB36 est clairement un adulte avec un développement complet ou sub-complet (*D*=310 mm). La coquille est très évolute avec des tours tangents à très faiblement déroulés. La croissance des tours en hauteur est assez importante, tandis que la coquille reste toujours fortement comprimée à tous les stades de la croissance (*E/H*=0,53 en moyenne). La section est sub-ovalaire avec des flancs faiblement convexes et une zone ventrale peu arrondie. En l'absence des tours internes, il est possible de reconnaître deux stades ontogéniques :

- Les tours les plus internes ne sont pas connus, mais dès 40 mm de diamètre environ, l'ornementation est constituée de côtes principales plus ou moins bituberculées légèrement rétroverses ou droites, souvent faiblement flexueuses (stade camereiceras). Suivant les spécimens, un premier tubercule est quelquefois visible très bas sur le flanc, et un second tubercule est nettement défini au niveau de la marge péri-ventrale. Ce dernier est plutôt conique dans les tours internes, mais peut s'aplatir légèrement (clavi) dans le sens de l'enroulement au cours de la croissance. Il existe quelques rares bifurcations péri-ombilicales. Les côtes principales sont séparées par deux à quatre intercalaires plus fines sans tubercule péri-ombilical, mais dont l'aspect rejoint la plupart du temps celui des principales sur le haut des flancs. Chez certains spécimens les côtes intercalaires sont plus rares voire absentes ; chez d'autres, quelques unes d'entre elles restent fines et totalement inermes. La plupart des côtes sont présentes dès le rebord péri-ombilical. Au cours de la croissance le tubercule péri-ombilical perd de son importance jusqu'à disparaître ; seul le tubercule péri-ventral subsiste alors. Toutes les côtes élargies et aplaties traversent le ventre en s'atténuant légèrement.

- Le stade adulte tardif apparaît progressivement, tout d'abord par l'apparition d'un tubercule latéral en parallèle du renforcement des autres tubercules sur certaines côtes principales. Ensuite, ces nouvelles côtes principales se resserrent un peu et surtout se renforcent très nettement, alors que dans le même temps les autres côtes, qui deviennent de nouvelles intercalaires se raréfient et deviennent inermes en perdant toute tuberculation. Ce stade est connu sur un peu plus d'un quart de tour chez le spécimen AB36.

Les lignes de sutures ne sont pas assez bien conservées pour pouvoir être décrites.

Variabilité

Les caractères qui semblent varier le plus sont ceux concernant l'ornementation : les côtes intercalaires peuvent être assez nombreuses ou quasi absentes, et la robustesse générale est ainsi modifiée. Il n'est par contre pas possible de tester la variabilité des paramètres de construction de la coquille étant donné l'état la plupart du temps très fragmentaire du matériel.

Rapports et différences
Pseudoshasticrioceras quereilhaci est particulièrement proche de *P. murphyi* (Delanoy, 1992). En particulier le stade camereiceras est assez précoce et on ne connaît pas le stade à côtes trituberculées dans les tours internes, ce qui ne signifie pas qu'il n'existe pas, ni qu'il commence au même diamètre chez les deux espèces. *P. murphyi* montre aussi une plus grande finesse de l'ornementation, avec en particulier une différenciation moins importante des côtes en principales / intercalaires. Les côtes intercalaires démarrent un peu plus haut sur les flancs.
P. quereilhaci est aussi très proche de *P. magnini* (Delanoy, 1992), mais il en diffère par une ornementation qui semble un peu plus fine. Chez *P. magnini* les tours internes sont caractérisés par des stades actuellement inconnus chez *P. quereilhaci* (ou qui sont en tout cas absents avant *D*=40 mm) : le stade heberti jusqu'à environ *D*=20 mm, et surtout le stade à côtes trituberculées (variante du stade barremense) jusqu'à *D*=50 mm.
Par rapport à *P. bersaci*, les différences avec *P. quereilhaci* sont encore plus accusées qu'avec *P. magnini* : les stades heberti et barremense sont plus longs (respectivement *D*=25 et 100 mm), et l'ornementation est beaucoup plus robuste.
Enfin, *P. autrani* Delanoy, 1998 est une forme très différente de *P. quereilhaci* : elle est de petite taille adulte et à trituberculation bien marquée (stade barremense jusqu'à *D*=40-55 mm).

Pseudoshasticrioceras bersaci Bert & Delanoy, 2009
(Pl. 27-31 ; Pl. 32, Fig. 2)

Synonymie
? 1964. *Crioceratites (Emericiceras) hoheneggeri* (Uhlig, 1883) - Thomel, pl. 5, fig. 2-3.
v 1992. *Emericiceras* sp. gr. *magnini* sp. nov. - Delanoy, pl. 25, fig. 1a-d.
v 1992. *Emericiceras* aff. *magnini* sp. nov. - Delanoy, pl. 26, fig. 1; pl. 27, fig. 1; pl. 29, fig. 2-3.
v 2009. *Pseudoshasticrioceras bersaci* sp. nov. – Bert & Delanoy, pl. 1-6.

Dénomination : cette espèce est dédiée à S. Bersac de Vence (France).
Holotype : le spécimen n°AR76, collection Bert (Pl. 27).
Localité type : la coupe LAC près de Saint-André-les-Alpes (Alpes de Haute-Provence, France – Fig. 7).
Strate type : le banc n°257 de la coupe type (Fig. 14).
Distribution géographique : *Pseudoshasticrioceras bersaci* est connu dans le Sud-Est de la France, à la fois dans le domaine de bassin et de plate-forme.
Distribution stratigraphique : tous les spécimens du Bassin Vocontien proviennent d'un banc situé immédiatement au dessus de l'Horizon à Magnini. Ce niveau est pris comme référence de la base de l'Horizon à Bersaci (Bert & Delanoy, 2009). Il est localisé dans la partie médiane de la Sous-zone à Feraudianus (Zone à Sartousiana) dans le Barrémien supérieur, entre les horizons à Magnini et Autrani.
Diagnose : coquille faiblement déroulée avec une croissance en hauteur de tour rapide, une section des tours comprimée toujours plus haute que large. Ornementation toujours bien marquée. Au moins trois stades ontogéniques successifs sont connus : (1) le stade heberti à

section sub-octogonale dans les tours internes ; (2) après 25 mm de diamètre, la hauteur de tour augmente et la section devient plus compressée. L'ornementation comprend des côtes principales trituberculées avec seulement quelques côtes intercalaires (unituberculées) qui prennent l'aspect des principales au sommet des flancs (une variante du stade barremense) ; (3) au-delà de 100 mm de diamètre, section ovale comprimée à base plus large et flancs convergeant vers le ventre. Ornementation mousse avec les tubercules latéraux et périombilicaux qui tendent à disparaître (stade camereiceras).

Matériel étudié (*N*=6) : quatre spécimens proviennent du domaine pélagique dans le secteur du stratotype d'Angles (Bassin Vocontien, Saint-André-les-Alpes, Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France) : les spécimens n°AM30 (LAC/257), AR76 (LAC/257), collection D. Bert ; n°28416 (MOR194b-196), collection Delanoy ; et n°MOR 079 (MOR/194b-196), collection S. Bersac. Les deux autres spécimens proviennent du banc 4B4 de la coupe CA (Saint-Laurent de l'Escarène, Alpes-Maritimes in Delanoy, 1992), situé sur la plateforme distale : n°EM 108 et EM 109, collection Mascarelli dont les moulages sont conservés dans la collection Delanoy.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N/2*	*N*	*h*	α°
AR76 (holotype)	c. 190	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
	158	59,9	?	59,6	0,38	?	0,38	?	0,99	?	?	0	
	121,5	43,3	27,9	52,7	0,36	0,18	0,43	0,47	1,22	?	?	0	120°
	77,12	25,3	21	33	0,33	0,17	0,43	0,48	1,30	15	30	0	180°
MOR 079	73,2	27	15,5	33,5	0,37	0,21	0,46	0,57	1,24	?	?	2,8	
	45,9	15,74	7,8	21,8	0,34	0,17	0,47	0,50	1,39	?	?	1,15	190°
28416	80,4	28,7	18,1	34,5	0,36	0,23	0,43	0,63	1,20	17	36	2,8	
	66,2	23,3	14,3	28,0	0,35	0,22	0,42	0,61	1,20	19	38	2,6	70°
	47,8	18,2	13,1	23,4	0,38	0,27	0,49	0,72	1,29	18	38	1,4	90°
EM 108	189	70	?	75,4	0,37	?	0,40	?	1,08	23	43	4	90°
	149,6	58,1	32	58,2	0,39	0,21	0,39	0,55	1,00	23	41	2,5	90°
	115,2	43	27,7	47,2	0,37	0,24	0,41	0,64	1,10	20	38	2	90°
	87	32,4	23	35	0,37	0,26	0,40	0,71	1,08	18	36	3,5	90°
	68	24,1	?	30	0,35	?	0,44	?	1,24	18	36	2	90°
	52,9	19,3	?	23,4	0,36	?	0,44	?	1,21	17	?	?	
EM 109	175	61,2	?	73,2	0,35	?	0,42	?	1,20	21	38	3	
	138,4	50,5	34	55,9	0,36	0,25	0,40	0,67	1,11	20	36	?	90°
	113,2	42,5	29	45,2	0,38	0,26	0,40	0,68	1,06	17	?	?	90°
	88	31,54	23,5	35	0,36	0,27	0,40	0,75	1,11	16	?	?	90°
Moyenne					*0,36*	*0,23*	*0,42*	*0,61*	*1,17*				
Variance					*0,00023*	*0,00133*	*0,0009*	*0,0088*	*0,0116*				
Ecart type					*0,01*	*0,04*	*0,03*	*0,09*	*0,11*				
Coefficient de variation					*4,09*	*16,09*	*7,07*	*15,23*	*9,16*				

Tableau 13. Tableau de mesures et paramètres statistiques de base pour *Pseudoshasticrioceras bersaci*.

Description

Trois spécimens dépassent 175 mm de diamètre, mais aucun n'a sa chambre adulte, tous étant encore cloisonnés. La coquille est faiblement déroulée (quelquefois les tours sont même jointifs) et le hiatus spiral *h* est généralement petit (dans tous les cas inférieur à 3,5 mm) avec un ombilic relatif moyen de *O/D*=0,42). La croissance en hauteur de tour est rapide avec une hauteur relative moyenne de *H/D*=0,36. A l'opposé, la croissance en épaisseur reste faible, même à considérer la différence de conservation entre les spécimens de bassin et de plate-forme, avec une épaisseur relative moyenne de seulement *E/D*=0,23. Dans tous les cas, la

section est nettement plus haute que large (*E/H*=0,61 en moyenne), et elle tend à croître avec la croissance. Dans la Figure 54, les courbes moyennes des relations entre les valeurs mesurées *H* et *E* en fonction du diamètre sont toutes de type isométrique (relation de type *Y=bD*). Pour *O=f(D)* cependant le résultat du test d'hypothèse nulle est un peu faible, inférieur au seuil de significativité retenu (*p(a=1)*=0,00015), ce qui tend à considérer ce paramètre comme plutôt allométrique. Dans tous les cas le coefficient de détermination R^2 est très élevé (>0,90), ce qui montre une bonne corrélation des données et l'absence de rupture de croissance (croissance harmonique). La hauteur relative et la section relative sont relativement constantes au cours de la croissance. Au contraire, la faible valeur de *a* pour les paramètres de l'ombilic est reliée à la diminution du rapport *O/H* avec le diamètre : l'ouverture moyenne de l'ombilic augmente avec l'âge et aussi avec la hauteur de tour. Les écart types sont toujours très faibles. Par ailleurs les coefficients de variations présentent certaines disparités : au delà de 5% pour les valeurs calculées de *H* et *O*, mais autour de 15% pour les valeurs calculées de *E*, ce qui est assez élevé. Toutefois, ce résultat était attendu en raison des différences de conservation entre les individus : la section est toujours plus comprimée *post mortem* dans le bassin, et plus épaisse (sans compression) sur les bordures de plateforme.

L'ornementation est toujours bien marquée et le nombre de côtes augmente au cours de la croissance (Fig. 55). Deux morphologies extrêmes en fonction de la robustesse (covariance) sont reconnues, et sont connectées entre elles par tous les intermédiaires. On observe trois stades successifs au cours de la croissance :

- Les premières observations ont été effectuées à partir de 15 mm de diamètre, au niveau du stade heberti. La section est très caractéristique, sub-octogonale légèrement plus haute que large ; l'ornementation est très proche de celle du stade suivant, mais plus régulière.

- A partir d'un diamètre de 25 mm, on observe une variante du stade barremense avec de fortes côtes trituberculées. La hauteur de tour tend à s'accroître et leur section devient nettement plus haute et se comprime : le mur ombilical est généralement assez élevé, la zone péri-ombilicale est inclinée et passe graduellement aux flancs arrondis, puis au ventre qui est assez étroit et pincé. L'ornementation est composée de côtes principales trituberculées légèrement inclinées vers l'arrière, et plus larges au somment des flancs qu'à leur base, avec de rares côtes intermédiaires. Le premier tubercule est positionné à la base des flancs, légèrement au dessus de la zone péri-ombilicale. Il est assez petit, bien marqué dans les tours internes, et peut être légèrement allongé dans la direction de la côte qui le supporte. Le tubercule latéral est conique et situé dans le tiers supérieur des flancs. Dans les tours internes, ce dernier est équivalent en taille et en force au tubercule péri-ombilical. Cependant, chez les spécimens les plus robustes (n°AR76, Pl. 27 ; EM 109, Pl. 28 ; Pl. 29, Fig. 2a-b ; MOR 079, Pl. 29, Fig. 1), il tend à devenir dominant, et à l'inverse il est moins marqué que le tubercule basal chez les spécimens les plus graciles (n°EM 108, Pl. 30 ; Pl. 31, Fig. 1a-b ; 28416, Pl. 31, Fig. 2 ; Pl. 32, fig. 2a-b). Le tubercule externe est le plus important ; sa base est aussi large que la côte qui le supporte. Il est pincé dans le sens de l'enroulement, ce qui le rend claviforme, et il est coiffé par une courte épine triangulaire plate. Sur le ventre, les côtes principales sont très larges et mousses. Les côtes intermédiaires sont rares, assez larges, et ressemblent plus ou moins aux côtes principales vers la zone marginale ventrale. La présence de quelques bifurcations péri-ombilicales produit un motif en « V ».

- Le dernier stade connu (stade camereiceras) débute à un diamètre de 90-95 mm chez les formes graciles (n°EM108, Pl. 30 ; Pl. 31, Fig. 1a-b), et à 100-110 mm chez les formes plus robustes (n°EM 109, Pl. 28 ; Pl. 29, Fig. 2a-b ; AR76, Pl. 27). La section des tours devient très caractéristique : ovale comprimée à base plus large et flancs convergeants vers le ventre étroit. L'ornementation est émoussée avec des côtes moins différentiées entre elles qu'au stade précédent. Les tubercules latéraux et périombilicaux disparaissent progressivement. En revanche, les tubercules péri-ventraux deviennent plus importants en

raison de l'élargissement des côtes au sommet des flancs, et ils sont distribués de chaque côté du ventre de manière très caractéristique (très « camereiceras »).

La ligne de suture est très difficile à tracer sur la plupart des spécimens, en particulier ceux du bassin (dissolution partielle), mais elle est très découpée et montre un lobe latéral trifide, asymétrique et à base large sur le spécimen n°EM 109.

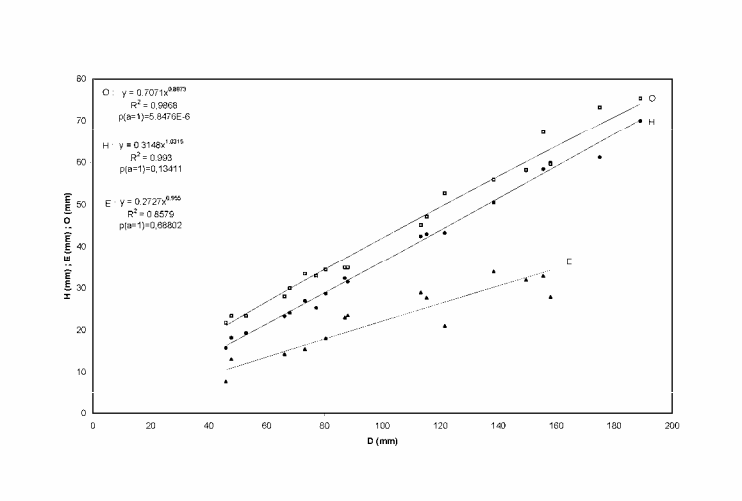


Figure 54. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction du diamètre pour *P. bersaci*.

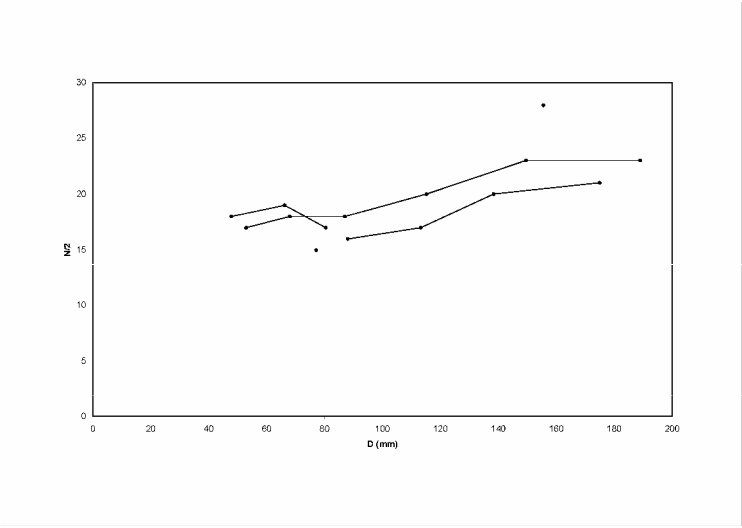


Figure 55. Diagramme bivarié de *N/2* en fonction du diamètre pour *P. bersaci*.

Variabilité

L'échantillon de *Pseudoshasticrioceras bersaci* étudié est globalement très homogène, en particulier en ce qui concerne la succession de ses stades ontogéniques, mais il est relativement variable dans le détail. Ainsi, deux morphologies principales sont reconnues, elles sont basées sur la robustesse relative de leur ornementation. Mais en raison du mode de préservation des spécimens et de leur degré de compression *post mortem* différent en fonction de leur localité d'origine, il n'a pas été possible de trouver une corrélation entre ornementation et épaisseur de la section, ni entre le facteur de robustesse général et l'habitat. La variabilité dans la densité de l'ornementation est faible et très homogène (Fig. 55). A la limite, il semble que les spécimens avec l'ornementation la plus forte sont aussi ceux qui ont le moins de côtes. Il existe également une variabilité de type hétérochronique dans le diamètre d'apparition des stades ontogéniques en fonction de la robustesse (cf. supra) : les spécimens

les plus robustes sont les plus pédomorphiques, et les spécimens les plus graciles sont les plus péramorphiques.

Rapports et différences
L'échantillon étudié présente toutes les caractéristiques du genre *Pseudoshasticrioceras*. En particulier il est très proche de son espèce type *P. magnini*, dont un spécimen est figuré pour comparaison (Pl. 32, Fig. 1). Cette dernière espèce diffère essentiellement de *P. bersaci* par la durée de ses stades ontogéniques successifs. Le stade tuberculé de type barremense est plus long chez *P. bersaci* avec un diamètre moyen de 100 mm au lieu de 50 mm (caractère discriminant). Le stade heberti est un peu plus long également.
Comparé avec *P. quereilhaci*, les différences sont plus prononcées, étant donné que le stade tuberculé y est inconnu au-delà (au moins) de *D*=40 mm. De plus, le stade camereiceras est bien plus tardif chez *P. bersaci*.
P. murphyi est très différent de *P. bersaci* puisqu'il ne montre aucune trace du stade tuberculé de type barremense au-delà de 20-25 mm de diamètre. De plus, les côtes y sont toujours plus fines.
Les adultes de *P. autrani* sont systématiquement plus petits (autour de *D*=100 mm), et le stade barremense est plus réduit (jusqu'à *D*=40-55 mm) ; leur enroulement est également plus resserré.

Genre *Imerites* Rouchadze, 1933

Espèce-type : *Imerites giraudi* (Kilian, 1888).
Remarques sur la classification et l'origine des *Imerites* : le genre *Imerites* apparaît brusquement au Barrémien supérieur à l'extrême base de la Zone à Giraudi (dont l'espèce *I. giraudi* sert d'indice – Fig. 9) et connaît une très courte extension stratigraphique. De nouveaux exemplaires du genre *Imerites* du Bassin Vocontien du Sud-Est de la France ont été étudiés (Bert et al., 2009). Certains présentent un développement ontogénique presque complet jusqu'alors inédit, ce qui a permis de résoudre de nombreux problèmes laissés en suspens par les auteurs. En particulier la position taxinomique de certains taxons mal connus, la question du dimorphisme, ainsi que celui de l'origine précise des *Imerites*. Ce genre a été traditionnellement classé dans les Heteroceratidae, mais il est maintenant reconnu qu'il est un représentant de la famille des Hemihoplitidae (Bert et al., 2009, 2011) malgré la présence d'un turricône dans la partie juvénile de la coquille (enroulement hélicoïdal).
En 1888, Kilian a introduit l'espèce *giraudi* qu'il a classé tout d'abord dans le genre *Heteroceras* en raison de la morphologie hélicoïdale (turricône) des premiers développements de la coquille. Toutefois, quelques années plus tard (1907-1913), Kilian est le premier à avoir vu « *certaines similarités* » entre *Heteroceras giraudi* (=*Imerites*) et certains Hemihoplitidae [=*Ancyloceras (Crioceras) heberti* à l'époque de Kilian], et ainsi à reconnaître que ce taxon montre des caractères très « hemihoplitiformes » par ses côtes bituberculées portant des tubercules latéraux et margino-ventraux ronds à claviformes.
Cette observation sera d'ailleurs reprise ultérieurement par Sarkar (1955) qui a été le premier à classer *Imerites* (=*Escragnolleites*) dans les Hemihoplitidae (p. 24) parce qu'il a un ancêtre *Hemihoplites* (p. 18, 22). Il a reconnu ainsi des caractères « *de type parahoplitidiens* » chez le taxon *cristatus* de d'Orbigny (1842). Pour cette raison, il a fait de ce dernier l'espèce type de son nouveau genre *Escragnolleites* (famille des Hemihoplitidae) qui sera considéré par la suite comme un synonyme plus récent d'*Imerites*.
Mais, lorsque Rouchadze (1933) a introduit le sous-genre *Imerites* (espèce-type =*Heteroceras giraudi*), il l'a intégré sans hésitation dans la famille des Heteroceratidae, au voisinage des genres *Heteroceras* et *Colchidites* Djanelidzé, 1924. Ce choix a été argumenté en raison des premiers stades hélicoïdaux d'*Imerites*, de la forme probablement tripartite de sa coquille, et

ce malgré quelques différences suturales reconnues (p. 256). Comme l'apparition stratigraphique d'*Imerites* se situe entre celles d'*Heteroceras* et de *Colchidites*, ce choix taxinomique apparaissait alors comme plausible (p. 229).
Les nombreux travaux qui ont suivi ont maintenu cette position systématique (Eristavi, 1955 ; Kotetishvili, 1970 ; Kakabadze, 1971 ; Nikolov, 1964 ; Kotetishvili et al., 2005), ainsi que dans les différentes versions du *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Arkell et al., 1957 ; Wright et al., 1996). A noter aussi l'introduction du genre *Eristavia* Kakabadze, 1971, uniquement différencié d'*Imerites* par la présence d'un stade ornemental à côtes fibulées. A la suite de Delanoy (1997) et Bert et al. (2009), ces deux genres sont ici considérés comme synonymes.
Plus récemment, le problème du positionnement phylétique d'*Imerites* a été à nouveau posé lors d'une révision des faunes d'Heteroceratidae du Sud-Est de la France (Delanoy, 1997). Les données paléontologiques et stratigraphiques alors disponibles n'ont pas permis de trancher, et l'appartenance aux Heteroceratidae fut maintenue bien que l'hypothèse de l'origine du genre *Imerites* parmi les Hemihoplitidae ait été à nouveau débattue (p.184). Par ailleurs, l'existence dans les échantillons récoltés de deux morphologies distinctes de la coquille (imériconе et criohétérocône) a incité à soulever pour la première fois la question du dimorphisme chez les *Imerites* (p. 184).
Plus récemment, Vermeulen (1999) a repris pour son compte et sans les citer, les idées originales de Kilian (1907-1913) puis Sarkar (1955) d'une origine des *Imerites* parmi les Hemihoplitidae.
Il est reconnu depuis longtemps qu'un enroulement hélicoïdal n'est pas restrictif des Heteroceratidae. En effet, Kilian (1888, 1889) a été le premier à restreindre le genre *Heteroceras* aux seules formes du Barrémien ayant un turricône. Mais d'Orbigny y avait aussi classé des espèces du Sénonien (1851, p. 222), et Meek (1876) a inclus dans ce groupe des formes hélicoïdales du Crétacé supérieur des Etats-Unis d'Amérique (Nostoceratidae), ce qui indique des critères très larges pour leurs classifications. Ce type d'enroulement est connu pour s'être développé de manière récurrente au cours de l'histoire évolutive des ammonoïdés (par exemple les *Cochloceras* du Trias ; certains *Spiroceras* du Bajocien ; Les *Kutatissites* du Barrémien terminal ; certains Leptoceratoidae du Crétacé inférieur ; les *Mariella*, *Turrilitoides*, *Helicoceras* ou *Pseudhelicoceras* de l'Albien ; les *Turrilites*, *Hypoturrilites*, *Mesoturrilites* et *Ostlingoceras* du Cénomanien ; les *Axonoceras*, *Jouaniceras*, *Anaklinoceras* et certains autres Nostoceratidae du Crétacé supérieur, etc. – cf. Arkell et al., 1957, et Wright et al., 1996). Mais les auteurs n'ont pas conçu un lien entre ces homéomorphes et les Heteroceratidae. Plus récemment, Kakabadze (2004, p. 21) a fait l'observation suivante à propos de certains genres avec un enroulement hélicoïdal et l'absence de relation avec les Heteroceratidae : *« the similarity in the mode of coiling (helicoidal, planispiral or helicoidal, planospiral and uncoiled) is not important for identifying the systematic position as to family »*. Et Delanoy (1998, p. 184) a écrit à propos d'*Imerites* que *« la présence du turricône est seulement l'expression d'un homéomorphisme qui affecte le développement précoce de ces formes »*.
Bert et al. (2009) ont été les premiers à distinguer et définir les processus évolutifs à l'origine du développement du genre *Imerites* parmi les Hemihoplitidae. Leur travail a montré la présence d'un stade ornemental camereiceras (ou pseudoshasticrioceras) évolué chez *Imerites dichotomus*. Dans ce stade ontogénique, les faibles tubercules péri-ventraux montrent qu'*Imerites* est un descendant direct du genre *Pseudoshasticrioceras* (Gassendiceratinae). Cette distinction taxinomique entre ces genres d'une même lignée est basée sur une restructuration de la coquille avec l'apparition précoce du turricône au cours de la croissance chez *Imerites* (Bert et al., 2009).

La classification du genre *Imerites* parmi les Hemihoplitidae (Gassendiceratinae) par Vermeulen & Lepinay (2010) est appréciable, mais en revanche les limites trop larges qu'ils attribuent à ce genre sont inacceptables (p. 18, 20). Leur diagnose inclus certains Hemihoplitidae non turriculés, ce qui pose problème quant à l'acceptation du genre :

- Le large degré de variation dans la morphologie et l'ornementation proposée pour *Imerites* par ces auteurs requière une redéfinition de ce genre pour inclure des critères de portée plus larges que ceux habituellement jugés acceptables par les spécialistes. Leur proposition dépasse largement les intentions de l'auteur du genre *Imerites*, et celles des auteurs plus récents. Cette nouvelle définition produirait un taxon du groupe-genre qui perdrait grandement sa précision d'identification, ce qui rendrait les corrélations avec les travaux antérieurs difficiles. Ainsi la stabilité nomenclaturale serait menacée et la biostratigraphie du Barrémien supérieur serait à nouveau sujette à des révisions en raison de la confusion à propos de la répartition stratigraphique des espèces du genre *Imerites*.

- Les caractères morphologiques et ornementaux mentionnés dans la diagnose émendée de Vermeulen & Lepinay impliqueraient d'inclure, dans leur version du genre *Imerites*, des espèces habituellement assignées à d'autres genres, sans qu'il existe de lien phylétique entre elles (conception polyphylétique du genre). Ainsi, le genre *Imerites* dans l'utilisation qu'en font Vermeulen & Lepinay, pourrait aussi bien inclure les taxons *Hemihoplites* Spath, 1924, *Camereiceras* Delanoy, 1990, ou *Pachyhemihoplites* Delanoy, 1992. Ce problème est particulièrement évident au sujet du taxon *« I. » stephaniae* Vermeulen & Lepinay, 2010 (récolté dans la Sous-zone à Provincialis : une sous-zone le sépare de l'apparition des premier *Imerites* s. str.) qu'ils ont attribué au genre *Imerites*, mais qu'ils n'ont curieusement pas comparé avec les Hemihoplitidae contemporains pourtant de morphologie absolument identique : *H. casanovai* (=*H. intermedius* Vermeulen – actuellement en cours d'étude) dont il est synonyme. Une telle comparaison, faite de manière objective, aurait bien évidemment rendu insoutenable l'introduction de cette nouvelle « espèce », ce qui montre encore un bel exemple de certains problèmes soulevés en introduction du présent travail concernant l'approche taxinomique typologique pulvérisatrice de certains auteurs et des problèmes qu'elle occasionne.

Diagnose émendée : genre dimorphe de taille petite à moyenne. Macroconque de type criohétérocône, et microconque à enroulement elliptique (imériconе) ou tripartite. La partie initiale de la coquille est hélicoïdale et indifférentiable entre les dimorphes. L'ornementation est faite de côtes simples ou bifurquées dès la région ombilicale. Leur relief est renforcé sur le ventre, mais s'atténue au niveau du siphon. Ce dernier est bordé par des renflements tuberculiformes plus ou moins marqués. Le reste du phragmocône est orné de côtes simples ou fibulées, généralement droites et bituberculées. Au cours de l'ontogenèse les tubercules latéraux disparaissent progressivement, de même que les tubercules péri-ventraux qui se transforment en simples nodosités. Les côtes se renforcent nettement sur le ventre.

Les sutures sont très découpées, de type « ancylocératique » avec un lobe latéral profond et trifide, et un lobe ventral bifide.

Répartition stratigraphique et géographique : Le genre *Imerites* est restreint à la base de la Sous-zone à Giraudi, dans les horizons à Dichotomus et à Giraudi. La répartition géographique des *Imerites* semble limitée à la région méditerranéenne. Le genre est pour l'instant connu dans le Sud-Est de la France, en Bulgarie, Roumanie, Géorgie, et au Turkménistan.

Imerites dichotomus Eristavi, 1955
(Pl. 33 ; Pl. 34, Fig. 1 à 4)

1933. *Imerites* sp. ind. *A* : Rouchadze, pl. 21, fig. 2.

1955. *Colchidites (Imerites) dichotomus* nov. sp. ; Eristavi, p. 128.
1964. *Colchidites (Imerites) varnensis* nov. sp. ; Nikolov, pl. 4, fig. 3.
v 1964. *Crioceratites (Emericiceras) collignoni* nov. sp. ; Thomel, pl. 6, fig. 4.
1967. *Imerites varnensis* (Nikolov, 1964) ; Dimitrova, pl. 39, fig. 3.
1970. *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 ; Kotetishvili, pl. 14, fig. 2.
1971. *Imerites dichotoma* Eristavi, 1955 ; Kakabadze, pl. 2, fig. 5-6.
1971. *Eristavia varnensis* (Nikolov, 1964) ; Kakabadze, pl. 2, fig. 8.
1971. *Eristavia tvishiensis* sp. nov. ; Kakabadze, pl. 3, fig. 5.
1975. *Argvethites raricostatus* sp. nov. ; Kakabadze, fig. 3a-c.
1978. *Crioceratites thomeli* n. nom. ; Immel, p. 53, text-fig. 8b.
v 1990. *Eristavia collignoni* (Thomel, 1964) ; Delanoy, p. 269, fig. 1a-c.
v 1992. *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 ; Delanoy, pl. 36, fig. 8.
v 1992. *Imerites sparcicostatus* Rouchadze, 1933 : Delanoy, pl. 35, fig. 7.
1994. *Eristavia dichotoma* (Eristavi, 1955) ; Avram, pl. 14, fig. 4.
v 1994. *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 ; Delanoy, pl. 3, fig. 1.
v 1994. *Imerites* aff. *dichotomus* Eristavi, 1955 ; Delanoy, pl. 2, fig. 2-3.
v 1997. *Imerites giraudi dichotomus* Eristavi, 1955 ; Delanoy, pl. 45, fig. 12-13, 18, 23, 26, 28 et 35.
2005. *Heteroceras (Argvethites) raricostatus* Kakabadze, 1975 ; Kakabadze *in* Kotetishvili *et al*., pl. 87, fig. 2a-b.
2005- *Imerites (Eristavia) dichotoma* Eristavi, 1955 ; Kakabadze *in* Kotetishvili *et al*., pl. 87, fig. 3a-b.
2005. *Eristavia tvishiensis* Kakabadze, 1975 ; Kakabadze *in* Kotetishvili *et al*., pl. 87, fig. 7a-b.
v 2009. *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 ; Bert et al., pl. 1 ; pl. 2, fig. 1-4.
v 2011. *Imerites dichotomus* Eristavi, 1955 ; Bert et al., fig. 6.

Holotype : le spécimen 470/1136, collection Djanélidzé, conservé dans les collections de l'Institut de Géologie de Tbilissi (Géorgie) et figuré par Rouchadze (1933, pl. 21, fig. 2), par Kakabadze (1971, pl. 2, fig. 6), puis par Kotetishvili et al. (2005, pl. 87, fig. 3a-b).
Localité-type : Nicortsminda (Géorgie).
Strate-type : non spécifiée à l'origine.
Matériel étudié (*N*=5) : le spécimen n°AE de Demandolx, collection L. Canut (Pl. 33, Fig. 1) ; le spécimen n°LE337 de Demandolx, collection Ebbo (Pl. 34, Fig. 2) ; les spécimen n°28075 (Pl. 34, Fig. 4), n°28731 (Pl. 34, Fig. 1) et 28732 (Pl. 34, Fig. 3) de la Baume, tous de la collection G. Delanoy. A ces spécimens s'ajoutent ceux déjà figurés par Delanoy en 1994 (pl. 2, fig. 2-4 ; pl. 3, fig. 1).
Répartition stratigraphique : tous les spécimens récoltés en place proviennent de l'extrême base de la Zone à Giraudi, dans l'Horizon à Dichotomus.
Répartition géographique : *Imerites dichotomus* est actuellement connu dans le Sud-Est de la France, en Espagne, en Bulgarie, en Roumanie et en Georgie.

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N/2*	*N*	*h*	*α°*
	116,3	37,6	?	53,6	0,32	?	0,46	?	1,43	29	47	10,2	
	79,0	28,2	?	33,5	0,36	?	0,42	?	1,19	20	33	3,2	130°
AE	62,5	22,6	18,1	27,8	0,36	0,29	0,44	0,80	1,23	16	28	2,3	90°
	46,5	16,7	13,5	21,7	0,36	0,29	0,47	0,81	1,30	13	24	?	90°
	37,0	12,3	?	17,3	0,33	?	0,47	?	1,41	13	?	?	90°
	76,0	23,4	21,7	36,6	0,31	0,29	0,48	0,93	1,56	21	36	3,0	
28731	63,0	22,0	18,8	28,1	0,35	0,30	0,45	0,85	1,28	19	31	?	90°
	48,5	16,7	13,9	23,7	0,34	0,26	0,49	0,83	1,42	14	?	?	90°
	72,4	26,5	20,4	30,4	0,37	0,28	0,42	0,77	1,15	20	34	1,7	
28732	54,5	20,0	15,8	23,3	0,34	0,29	0,43	0,79	1,17	15	27	1,5	90°
	43,3	14,8	13,0	20,3	0,34	0,30	0,47	0,88	1,37	14	?	?	90°

28075	61,1	19,7	18,0	30,3	0,32	0,29	0,50	0,91	1,54	19	30	3,8	
	48,7	16,6	14,5	22,6	0,34	0,30	0,46	0,87	1,36	13	24	2,8	90°
	37,6	12,0	11,1	18,9	0,32	0,30	0,50	0,93	1,58	11	21	2,5	90°
	28,0	9,4	9,1	13,5	0,34	0,33	0,48	0,97	1,44	10	?	?	90°
Moyenne Macroconques					***0,34***	***0,29***	***0,46***	***0,86***	***1,36***				
LE337	56,3	16,2	?	28,4	0,29	?	0,50	?	1,75	18	25	10,8	
	40,8	14,0	?	18,7	0,34	?	0,46	?	1,34	14	28	2,1	60°
	38,5	12,5	?	18,8	0,32	?	0,49	?	1,50	13	26	1,6	40°
	26,4	10,1	?	11,6	0,38	?	0,44	?	1,15	13	26	0,1	90°
	24,8	7,9	?	11,0	0,32	?	0,44	?	1,39	13	?	?	90°
	16,3	6,1	?	5,4	0,37	?	0,33	?	0,89	13	?	?	90°
Moyenne Microconque					***0,34***	*?*	***0,44***	*?*	***1,34***				

Tableau 14. Mesures pour *Imerites dichotomus*.

Description

L'espèce est dimorphe et le dimorphisme concerne principalement la taille, le type d'enroulement de la coquille, ainsi que l'ornementation qui n'atteint pas le même degré de développement entre les deux formes micro- et macroconques. Les tours les plus internes sont communs aux deux formes : la partie turriculée, de section elliptique ou sub-circulaire, est de petite taille. L'ornementation est constituée de côtes sinueuses (en rapport au type d'enroulement) généralement simples. Les tubercules péri-ventraux apparaissent au niveau du dernier tour, et le relief des côtes tend à s'atténuer sur le bord siphonal de la coquille. Les stades ultérieurs des deux morphologies sont décrits séparément.

Forme macroconque (*ex* morphe *collignoni in* Delanoy, 1997, p. 154) : la morphologie générale est de type criocône avec un hiatus spiral *h* très faible à assez important (de 0,5 mm à 10 mm environ), et une moyenne de largeur d'ombilic relative de *O/D*=0,46. La coquille adulte est de taille moyenne (*D*=116 mm, spécimen n°AE, Pl. 33). La croissance en hauteur est élevée avec une moyenne de hauteur relative de *H/D*=0,34, tandis qu'elle reste faible en épaisseur (moyenne de *E/D*=0,29). La section est plus haute que large (*E/H*=0,86 en moyenne), mais est sensiblement variable en épaisseur suivant les spécimens : elle peut-être comprimée (n°28732, Pl. 34, Fig. 3), subrectangulaire (n°AE – Fig. 56 ; Pl. 1), ou sub-quadratique (n°28075, Pl. 34, Fig. 4 ; n°28731, Pl. 34, Fig. 1). L'ornementation est assez marquée dans les tours internes (*D*<45 mm) et tend à devenir de plus en plus mousse au cours de la croissance, en particulier sur la loge d'habitation de l'adulte. A la suite du stade turriculé déjà décrit, au moins trois stades ontogéniques successifs peuvent être reconnus.

- (1) Le stade à côtes fibulées (*D*<45 mm) : l'ornementation est constituée de côtes tuberculées, radiées à légèrement rétroverses. Au niveau dorsal, elles sont toutes semblables, fines, et infléchies vers l'avant. Dans les tours internes des spécimens les mieux préservés, on peut quelquefois percevoir, à la base des flancs, un très léger renforcement longitudinal des côtes. Les premiers vrais tubercules apparaissent au sommet des flancs : ils sont plus ou moins bulliformes, ronds à légèrement allongés longitudinalement. Quelquefois deux côtes plus fines sur les flancs se rejoignent au niveau d'un tubercule latéral, ce qui détermine une côte fibulée. Leur nombre est très variable suivant les spécimens, et elles ne sont pas forcément identiques d'une face sur l'autre du même individu. Les tubercules latéraux sont séparés des tubercules péri-ventraux par un tronçon de côte très court, proverse et évasé. Les tubercules péri-ventraux encadrent le ventre de manière caractéristique (Fig. 56) ; ils sont ronds, noduleux et très marqués. Sur le ventre, les côtes sont droites à légèrement proverses, élargies et évasées.

Figure 56. Sections de tours du spécimen n°AE (*I. dichotomus*).

- (2) Le stade intermédiaire de type cristatus (*D*<70-75 mm) : la section est davantage comprimée qu'au stade précédent. Les côtes fibulées ont disparu et les tubercules latéraux s'affaiblissent progressivement jusqu'à ne devenir plus qu'un renflement costal. Le tronçon de côte qui sépare les deux séries de tubercules s'allonge ; en parallèle il devient moins proverse. Les tubercules péri-ventraux sont moins prononcés et sont quelquefois très légèrement pincés dans le sens de l'enroulement. Sur le ventre les côtes sont à présent plus larges qu'au stade précédent.

- (3) Le stade adulte de type camereiceras : la section devient rectangulaire arrondie par aplatissement des flancs (Fig. 56). Les côtes deviennent plus mousses, en particulier au sommet des flancs où leur sinuosité s'accentue. Les tubercules latéraux ont disparu, et les tubercules péri-ventraux sont réduits à l'état de renflements plus ou moins anguleux. Sur le ventre, les côtes sont larges, droites à très légèrement proverses à l'approche du péristome.

Forme microconque (*ex* morphe *dichotomus in* Delanoy, 1997, p. 154) : la morphologie de la coquille est de type iméricône tripartite (Pl. 34, Fig. 2) avec, après le turricône, une partie spiralée (elliptique), une hampe et une crosse. La loge d'habitation est présente dès la fin de la hampe. La taille adulte est assez réduite (hauteur totale inférieure à 60 mm). La croissance en hauteur est assez élevée avec une moyenne de hauteur relative de *H/D*=0,34. L'ornementation est bien marquée à tous les stades de la coquille. A la suite du stade turriculé, deux stades ontogéniques successifs sont reconnus.

- (1) Le stade à côtes fibulées : ce stade occupe la totalité de la partie spiralée de la coquille. L'ornementation est parfaitement semblable au stade à côtes fibulées du macroconque. Sur le ventre, les côtes sont toutefois un peu plus surélevées.

- (2) Le stade adulte : ce stade comprend la totalité de la hampe et le retour de la crosse. La section s'arrondit légèrement par évasement des zones marginales. Les côtes fibulées ont disparu, tout comme les tubercules latéraux. Les tubercules péri-ventraux disparaissent petit à petit, mais les côtes deviennent très surélevées et renforcées sur le ventre, où elles sont légèrement infléchies vers l'avant.

La ligne de suture, difficile à observer, peut-être étudiée sur le spécimen n°28075. Elle est assez découpée, de type « hemihoplitidae », avec un lobe latéral L très développé, profond, trifide et légèrement asymétrique. La selle externe SE est très large et profondément incisée

par un lobe accessoire qui atteint la moitié de la hauteur du lobe latéral. Le lobe ventral E est profond et subdivisé en deux branches par une petite selle siphonale assez large. La selle interne SI est divisée en deux par un métalobe ombilical U. Ce dernier est étroit, très profond, d'une largeur régulière, et trifide ; il atteint les deux tiers de la hauteur de L. La partie la plus haute de SI est incisée par un petit lobe accessoire peu découpé. La suture répond à la formule L>U>E, d'après la terminologie de Wedekind (1916), perfectionnée par Schindewolf (1954) et Wiedmann (1970).

Rapports et différences

Imerites dichotomus est très proche de *I. giraudi*. De part leur très fortes convergences morphologiques, Delanoy (1997) avait regroupé ces deux taxons en tant que variétés d'une même espèce. La seule différence constatée à l'époque était l'expression du motif ornemental à côtes fibulées chez *I. dichotomus*.

Toutefois, la découverte de nouveaux spécimens plus complets (Bert et al., 2009) permet à présent de mieux cerner leurs différences. En particulier, la présence systématique du motif ornemental à côtes fibulées jusqu'à un diamètre qui peut atteindre 45 mm chez *I. dichotomus* est un caractère discriminant. A noter que ce stade peut toutefois subsister à l'état vestigial au niveau du dernier tour du turricône, ou le tout début de la spire, sur de très rares spécimens d'*I. giraudi*. D'autre part, on observe également certaines différences dans la morphologie des microconques respectifs d'*I. dichotomus* et d'*I. giraudi*. En particulier l'absence de tripartition de la coquille est probable chez cette dernière espèce : cf. par exemple le lectotype de Kilian qui est un adulte microconque presque complet à déroulement sub-elliptique (Pl. 34, Fig. 5).

Tous ces arguments plaident pour une distinction au rang spécifique entre *I. dichotomus* et *I. giraudi*.

La plupart des autres taxons de la littérature ont été considérés comme des variants typologiques (Delanoy, 1997) et ont déjà été placés en synonymie, soit d'*I. giraudi*, soit d'*I. dichotomus*.

Remarques sur *« Crioceras » cristatus* d'Orbigny, 1842

Dès 1888, Kilian a admis très clairement que *« Crioceras » cristatus* d'Orbigny, 1842 ne pourrait être « autre chose que » son *Heteroceras giraudi* Kilian, 1888. Le taxon de d'Orbigny aurait donc dû, dès l'origine, avoir priorité sur celui de Kilian, bien que le niveau de récolte donné (« Gault ») soit erroné (Kilian, 1888). Toutefois, déjà à l'époque, le spécimen-type (par monotypie) de *« Crioceras » cristatus* n'avait pas été retrouvé dans la collection d'Orbigny, et la figuration originale (d'Orbigny, 1842, pl. 115, fig. 4-8) était alors considérée par Kilian comme « imaginaire ». C'est sans doute ce qui a poussé Kilian à introduire l'espèce *giraudi* et ainsi à inciter implicitement l'abandon du taxon *« Crioceras » cristatus* au profit d'*Heteroceras giraudi*.

Plus tard, Sarkar, dans sa révision des ammonites déroulées (1955), a proposé son nouveau genre *Escragnolleites* Sarkar, 1955 basé sur l'espèce type *« Crioceras » cristatus* jamais refigurée depuis d'Orbigny, ni citée depuis près d'un demi-siècle. A noter que dans son travail Sarkar a occulté totalement le genre *Imerites* ainsi que l'espèce *giraudi*.

Quelques années plus tard, Wright (*in* Arkell et al., 1957) reconnaissait à juste titre *Escragnolleites* comme un synonyme plus récent d'*Imerites*, mais aussi la synonymie des deux taxons *Imerites cristatus* et *Imerites giraudi* ! La position du *Treatise* est restée la même dans la révision de 1996 (Wright et al., 1996, p. 228).

C'est ainsi qu'il est apparu (Delanoy, 1997 ; Bert et al., 2009) que la poursuite du raisonnement de Wright devait conduire à adopter le taxon *cristatus* comme espèce-type du genre *Imerites*, puisque *« Crioceras » cristatus* devrait donc être considéré comme synonyme majeur de *Imerites giraudi* et en accord avec le principe de priorité du Code International de

Nomenclature Zoologique (CINZ - Art. 23.1). Le pas a été franchi dans le cadre de la révision de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny (Gauthier et al., 2006, p. 138-139).
En conséquence, pour Vermeulen & Lepinay (2010, p. 20) un nouvel amendement de la zonation du Barrémien serait encore nécessaire : renommer la Zone à Giraudi en Zone à Cristatus [à noter que ce changement n'est en rien obligatoire, puisque d'après le Guide International de Stratigraphie (Salvador, 1994, p. 67) *« if it is desirable to continue use of a taxonomic term which is no longer valid, the term should be in quotation marks »*].
Par ailleurs, l'étude des syntypes fragmentaires de *« Crioceras » cristatus* de la collection d'Orbigny (refigurés depuis par Delanoy, 1997 et Delanoy *in* Gauthier et al., 2006, p. 138, pl. 23, fig. 11a-c) montre qu'étant donné le développement atteint par chacun d'entre eux, il est impossible qu'ils appartiennent au même individu, et il est même impossible de dire s'ils appartiennent ou non à la même espèce. En effet, les nouvelles données obtenues dans les révisions récentes du genre *Imerites* par Bert et al. (2009, p. 32-33 et 2011) ont montré l'importance du stade à côtes fibulées dans la reconnaissance des espèces d'*Imerites*. L'observation de ce stade nécessite des spécimens relativement bien préservés, ou un minimum complets, particulièrement dans leurs tours internes, ce qui n'est pas le cas des syntypes. Il est donc impossible sur la base du matériel type de *« Crioceras » cristatus* d'affirmer la conspécificité de ses syntypes. Par extension il n'est pas non plus possible d'affirmer la conspécificité du taxon de d'Orbigny avec *I. giraudi* plutôt qu'avec *I. dichotomus*. Ces faits rendent ce taxon inutilisable et en font *de facto* un *nomen dubium*.
De plus, à la suite de Kilian, il était pourtant reconnu dès 1888 (et 1889) que l'illustration originale de d'Orbigny (1842, pl. 115, fig. 4-8) est le résultat d'une compilation synthétique (synthétogramme, i.e. une composition basée sur plusieurs individus fragmentaires différents assemblés et restaurés pour apparaître comme s'ils ne formaient qu'un seul individu). Dans l'illustration originale, le turricône est remplacé par des tours planispiralés avec le même stade ornemental que celui atteint par les syntypes actuels, et la comparaison de la figure avec ces derniers la rend particulièrement douteuse. Ainsi, la réhabilitation de *« Crioceras » cristatus*, pour remplacer *Imerites giraudi* qui est une espèce bien définie et utilisée depuis longtemps (et reconnue par la plupart des auteurs), n'est pas souhaitable. Mieux : le premier objectif du principe de priorité du CINZ est expliqué par l'Article 23.2 qui expose très explicitement qu'il faut favoriser la stabilité nomenclaturale : *« it is not intended to be used to upset a long-accepted name in its accustomed meaning by the introduction of a name that is its senior synonym or homonym, or through an action taken following the discovery of a prior and hitherto unrecognized nomenclatural act »*. *A fortiori* quand le nom le plus ancien est basé sur un synthétogramme et peut être considéré comme un *nomen dubium* parce qu'il diffère par certaines caractéristiques de ses syntypes. D'autre part, la proposition d'invalidation des syntypes de d'Orbigny faite par Vermeulen & Lepinay (2010, p. 17-18) en faveur d'un néotype plus complet (et donc pas pris parmi les syntypes), ne respecte pas le CINZ (Art. 75, et en particulier, § 75.3.4) et ne peut pas être acceptée. Au plus, il serait possible de désigner un des syntypes originaux en tant que lectotype (désignation du spécimen n°5405-1 de la collection d'Orbigny, par Bert et al., 2011), mais le problème de base reste inchangé...
Quelles que soient les possibilités nomenclaturales mentionnées plus tôt (Delanoy *in* Gauthier et al., 2006, p. 139), *Imerites giraudi* est et reste l'espèce type du genre *Imerites*, et il est très fortement recommandé de considérer *« Crioceras » cristatus* comme invalide et de ne plus l'utiliser.

Variabilité intraspécifique chez *Imerites* et contraintes mécaniques associées à la présence du turricône

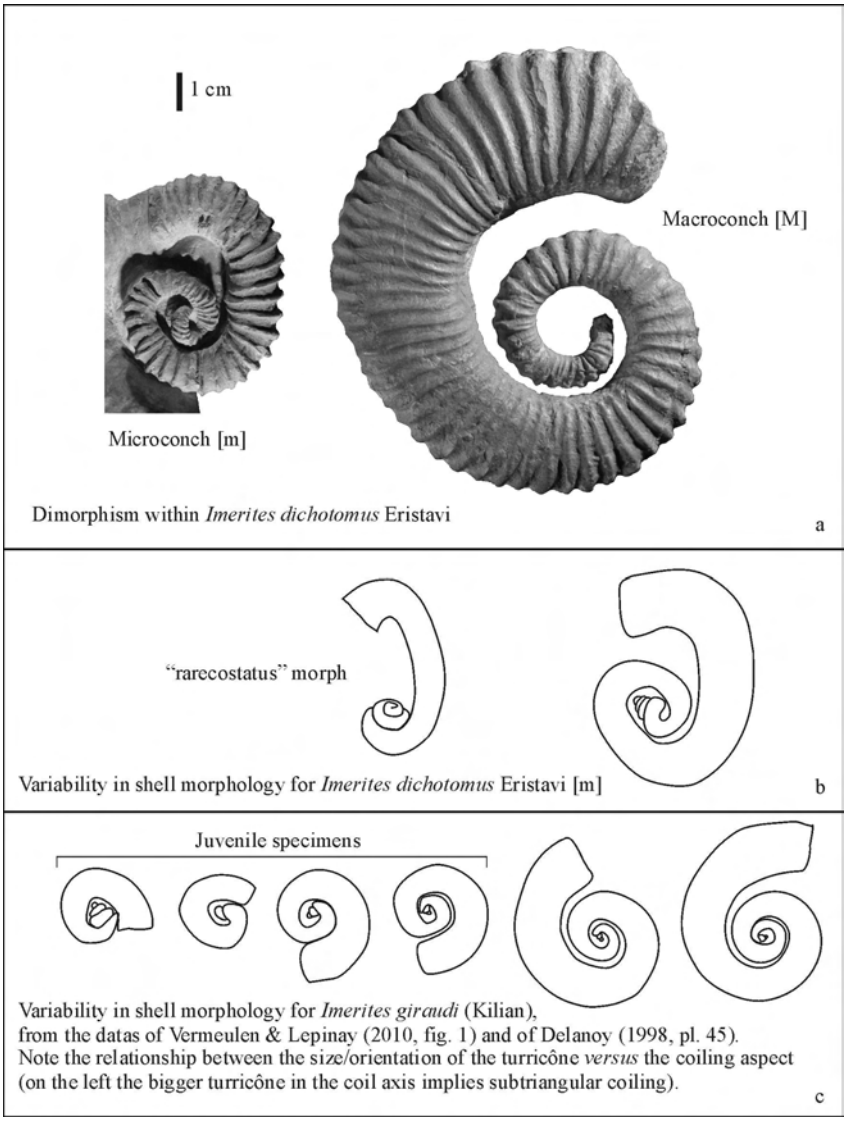


Figure 57. Dimorphisme et variabilité morphologique de la coquille chez *I. dichotomus* (**a, b**) et *I. giraudi* (**c**).

La variabilité intraspécifique des espèces d'*Imerites* concerne l'ornementation, certains paramètres dimensionnels de la coquille, et la taille et l'orientation du turricône (Fig. 57). Les relations entre la taille du turricône et son orientation, et la morphologie générale de la coquille ont déjà été étudiées par Delanoy (1998, p. 53) pour le genre *Heteroceras*, et ont été illustrées par Kakabadze (2004, fig. 10) pour les *Kutatissites*. Chez *Imerites*, le phénomène est le même : un turricône plus grand est généralement accompagné par un enroulement moins régulier ou triangulaire avant de retrouver une involution normale. Cependant, au contraire des opinions de Vermeulen & Lepinay (2010), ces contraintes purement mécaniques ne sont en rien comparables avec la différentiation dimorphique de *Imerites dichotomus* où les microconques [m] adultes tripartites sont associés avec des adultes macroconques [M] planispiralés de plus grande taille (Pl. 34, Fig. 2 *versus* Pl. 33, Fig. 1 – Fig. 57a) pour plusieurs raisons :

- Les stades adultes des dimorphes de *I. dichotomus* sont très différents, et il n'existe pas d'intermédiaire (Fig. 57a).

- La présence de tels intermédiaires a été imaginée par Vermeulen & Lepinay (2010) en raison de l'existence de spécimens avec un enroulement triangulaire (morphotype *« I. cristatus favrei »*, pl. 1, fig. 5-6). Ces spécimens dont les tours *« pourraient représenter une ébauche de hampe »* (p. 18) sont trop petits et incomplets, et ne sont pas adultes. Ce sont

seulement des tours juvéniles avec un enroulement triangulaire qui enveloppent le turricône, mais ils ne montrent pas de déroulement franc du dernier tour qui formerait une véritable hampe (Fig. 57c). Bien que plus grands, les spécimens de la pl. 1, fig. 1-2 de leur publication ne sont pas non plus des adultes, et ils ont une morphologie criocône sans hampe. En conséquence, aucun spécimen adulte avec une morphologie intermédiaire entre micro- et macroconques n'est connu.

- L'*Imerites raricostatus* (Kakabadze) tripartite possède un stade ornemental à côtes fibulées très bien exprimé (le spécimen type est refiguré par Kotetishvili et al., 2005, pl. 87, fig. 2), et sa séquence ontogénétique est très similaire à celle du spécimen tripartite figuré par Bert et al. (2009, ici Pl. 34, Fig. 2 – Fig. 57a). Ainsi, contrairement à l'avis exprimé par Vermeulen & Lepinay (2010), *I. raricostatus* est clairement un microconque de *I. dichotomus*, et pas un morphotype de *I. giraudi*. Certes, les microconques adultes complets de *I. dichotomus* semblent très rares, mais c'est aussi le cas des macroconques adultes. Ces derniers étaient mêmes inconnus avant leur révision récente par Bert et al. (2009). Les spécimens juvéniles ou fragmentaires de cette espèce, qui sont toujours difficiles à attribuer avec certitude à l'un ou l'autre dimorphe, sont en revanche relativement fréquents.

- La variabilité de taille du turricône *versus* celle de la morphologie générale de la coquille est bien exprimée chez les macroconques de *Imerites dichotomus*, de la même manière que chez *Imerites giraudi* (Fig. 57c). C'est la même chose avec les microconques de *I. dichotomus* (Fig. 57b) : le spécimen type de *I. rarecostatus* (=*I. dichotomus* [m]) possède un gros turricône et une spire réduite, alors que le spécimen figuré Pl. 34, Fig. 2 montre une spire très développée pour un turricône relativement plus petit.

- Il est assez étrange et incohérent de vouloir suggérer l'absence du dimorphisme chez *I. dichotomus* en se basant uniquement sur des spécimens de *I. giraudi* (=*I. cristatus in* Vermeulen & Lepinay, 2010), étant donné que l'enroulement tripartite franc des microconques n'est connu que chez le premier, et pas chez le second…

7. Discussions taxinomiques

7.1. Remarques sur le genre *Toxancyloceras* Delanoy, 2003

La spire de certains *Toxancyloceras* robustes du groupe de *T. vandenheckei* peut quelquefois ressembler à la spire de certains *Gassendiceras* d'un point de vue strictement ornemental, en particulier lorsqu'il y a présence de nombreuses côtes intercalaires inermes. Cette ressemblance est cependant une pure convergence morphologique sans lien phylétique (travail en cours). Chez *Toxancyloceras* le déroulement est plus prononcé (hiatus spiral *h* plus élevé), la croissance en hauteur de tour est plus faible, la spire est de taille plus réduite, et les côtes intercalaires inermes sont toujours plus nombreuses. La hampe de *Toxancyloceras* est aussi plus fine, droite et longue en proportion que celle des quelques espèces de *Gassendiceras* tripartites, et la crosse est plus longue chez *Toxancyloceras*. Enfin, la section des tours de la coquille est plus ovale et souvent plus comprimée chez *Toxancyloceras*.

Note à propos du nom de *T. vandenheckei* : l'orthographe originale de cette espèce (Astier, 1851) est Vanden-Heckii. En accord avec le C.I.N.Z article 32.5.2.3, ce nom doit être corrigé en *vandenheckii*. Mais cette espèce a été dédiée à l'Abbé Vanden-Hecke (p. 452), aussi le nom de l'espèce devrait être *vandenheckei*. La terminaison *-ii* est impropre et correspond probablement à une erreur par inadvertance (*lapsus calami*). Ainsi, le nom doit être corrigé en *vandenheckei* partout où il se trouve (C.I.N.Z article 32.5.1).

7.2. Problèmes sur l'identité de *« Crioceras » barremense* Kilian, 1895 (Ancyloceratida, Barrémien supérieur), et leur solution proposées

7.2.1. Introduction et état du problème

L'étude de *« Crioceras » barremense* Kilian, 1895 (habituellement classé sous *Barrancyloceras barremense* par les auteurs récents) a été conduite dans le cadre de la révision des Hemihoplitidae. Cette espèce, considérée comme « classique » par de nombreux auteurs, a servi d'indice pour une sous-zone du Barrémien supérieur, mais elle pose de nombreux problèmes.
« Crioceras » barremense a été introduit sans diagnose par Kilian *in* Kilian & Leenhardt (1895). Cette référence inclut seulement une indication de localité où elle a été trouvée, un niveau lithostratigraphique, et une référence à une ancienne illustration de Uhlig (1887, pl. 4, fig. 3 refiguré ici Pl. 35, Fig. 2). Le spécimen de Uhlig, qui est devenu plus tard le type de l'espèce, provient d'un niveau stratigraphique imprécis près de Gardenazza (Tyrol), et il ne s'agit que d'un fragment (Pl. 35, Fig. 1). Malgré les recherches effectuées (Bert et al., 2010), ce spécimen type n'a pas été retrouvé. En raison des interprétations divergentes de cette espèce par les auteurs, il est devenu clair qu'il existe beaucoup de confusions et un manque de consensus à propos de l'identité de ce taxon.

7.7.2. Le site de Nauvin

Kilian a introduit le taxon *« Crioceras » barremense* (*in* Kilian & Leenhardt, 1895, p. 10-11) en se référant à la figure de Uhlig (1887, pl. 4, fig. 3), qu'il considérait comme conspécifique avec ses propres spécimens, qui n'ont malheureusement été ni décrits ni figurés. Tous ont été récoltés dans l'unité lithologique 19 bis du site de Nauvin (secteur de Moustiers Sainte-Marie, Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France – Fig. 58). Afin de mieux comprendre l'identité originale de *« Crioceras » barremense* Kilian au sens de son auteur, les sites des Gorges du Verdon, et en particulier celui de Nauvin, ont été étudiés.

Figure 58. Localisation du site de Nauvin, près de Moustier St Marie (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France).

A Nauvin, les déformations tectoniques locales et l'état actuel de l'affleurement n'ont pas permis la construction d'une colonne stratigraphique détaillée, mais les unités lithologiques de Kilian & Leenhardt (1895) sont toujours clairement visibles. Le Barrémien est présent au dessus de l'Hauterivien terminal à *Pseudothurmania* (unité 17 de Kilian & Leenhardt).
L'unité 18 a livré des faunes du Barrémien inférieur jusqu'à la Zone à Pulchella. Le niveau glauconieux sus-jacent (n°18 bis) est bien connu dans tout le secteur Nord des Gorges du Verdon. Il a été daté de la partie inférieure de la Zone à Compressissima (Ravin de Savoye près de Castellane ; secteur de Majastre – Bert, 2009).
La base du Barrémien supérieur (partie inférieure de la Zone à Vandenheckei et limite inférieur de la Sous-zone à Alpinum) est habituellement présente dans les dépôts des Gorges du Verdon, mais les fossiles sont clairsemés, en particulier à Nauvin. Sur ce site particulier, les couches comprises entre l'unité 19 de Kilian & Leenhardt sont très bioturbées et tectonisées. Les quelques fossiles récoltés sont très mal conservés : bélemnites, un reste de nautile, et quelques Barremitidae indéterminables.
D'autre part, à Nauvin, l'unité 19 bis (celle qui a fourni à Kilian & Leenhardt leurs spécimens de *« Crioceras » barremense*) est très fossilifère. Juste au dessus du « banc à petits *Barremites* » (cf. supra la partie stratigraphique) situé au milieu de la Sous-zone à Alpinum, une succession de trois bancs calcaires à livré *Camereiceras marchandi* [m & M =micro et macroconques] dans sa partie inférieure, et *Camereiceras limentinus* (Thieuloy, 1979) [m & M] (Pl. 36, Fig. 2) dans sa partie supérieure. Ces ammonites caractérisent le sommet de la Zone à Vandenheckei et la base de la Zone à Sartousiana (horizons à Marchandi et Limentinus – Fig. 9). L'unité 19 bis se poursuit avec quelques bancs qui peuvent être en partie datés de la Sous-zone à Provincialis. La citation de *Pulchellia sellei* Kilian, 1889 (=*Gerhardtia provincialis*) par Kilian & Leenhardt confirme cette datation. Tout comme dans le secteur du Verdon, le sommet du Barrémien calcaire est représenté par un niveau glauconieux et ferrugineux à sédimentation complexe. Il est surmonté par des marnes gréseuses glauconieuses d'âge Aptien probable (Cotillon, 1971).
Bien que souvent fragmentaires, certains des *Camereiceras* trouvés dans le niveau 19 bis de Nauvin rappellent la figure de Uhlig sur laquelle le *« Crioceras » barremense* de Kilian a été basée. A la lumière de ces observations, il est hautement probable que les spécimens de Kilian appartiennent au genre *Camereiceras*. Cette possibilité est accréditée par les similarités morphologiques entre la figure de Uhlig et de certains *Camereiceras* à tours non jointifs (Bert & Delanoy, 2000 ; Bert et al., 2006).

7.2.3. Discussion paléontologique : *Crioceras* sp. ind. aff. *roemeri in* Uhlig, 1887 *versus* *« Crioceras » barremense* Kilian, 1895

Uhlig (1887) a figuré une ammonite criocône de la collection Klipstein récoltée à Gardenazza (Tyrol), qu'il a identifiée comme un *Crioceras* sp. ind. aff. *roemeri* Neumayr & Uhlig, 1881. Le spécimen figuré est une ammonite fragmentaire de 90 mm de diamètre qui consiste en un demi-tour de spire plus une petite portion du tour interne avec seulement quelques côtes. Dès le départ, Uhlig a insisté sur le fait que son spécimen est trop fragmentaire pour servir de base à l'introduction d'une nouvelle espèce *(« De cette belle espèce je n'ai qu'un spécimen incomplet, aussi je n'ose pas proposer une détermination plus précise. »* [traduction pars, p. 96-97]), parce que, comme il l'écrit, *« Les lignes de suture, les tours internes, et la chambre d'habitation sont inconnus. »* (traduction pars, p. 96). Ce type d'ornementation, qui est typique des Ancyloceratoidea s. l., a été décrite en tant que « stade barremense » dans l'ontogenèse de nombreux genree et espèces par Bert et al. (2006) (cf. supra la partie paléontologique – Fig. 29). Comme précisé par Uhlig (1887, p. 95-96), l'ornementation consiste en une alternance régulière de côtes trituberculées et non tuberculées. Les côtes

principales tuberculées sont plus larges et fortes, et possèdent trois tubercules. Entre certaines paires de côtes principales trituberculées, il existe une côte légèrement plus faible, qui possède seulement deux tubercules : un latéral et en latéro-ventral. Entre chaques côtes principales trituberculées et côtes intermédiaires bi-tuberculées, il peut exister une côte intercalaire inerme et fine. Les tubercules latéro-ventraux de toutes les côtes principales et intermédiaires sont allongés en clavi. La section de tour est plus haute que large, et les flancs convergent vers le ventre ; la section de tour est similaire à celle des *Camereiceras* ou des *Pseudoshasticrioceras* (cf. supra). Bien que Uhlig n'a pas précisé le niveau stratigraphique de son spécimen, les auteurs récents ont considéré cette espèce comme présente à la base du Barrémien supérieur (partie moyenne de la Zone à Vandenhekei), en raison principalement de l'interprétation subséquente des spécimens figurés par Simionescu (1899) sous *« C. » barremense* (spécimens aujourd'hui attribués à *Gassendiceras alpinum*).
La figure de Uhlig (refigurée ici Pl. 35, Fig. 1), a servi à Kilian pour l'introduction environ dix ans plus tard de l'espèce *« Crioceras » barremense* (p. 10-11). Kilian & Leenhardt auraient récolté des spécimens identiques dans le Barrémien supérieur de la région de Moustier Sainte-Marie (à Nauvin – Fig. 58). Mais malgré la morphologie similaire de certains *Camereiceras* de Nauvin (cf. supra) avec le spécimen tyrolien figuré par Uhlig, il n'y a aucune preuve que les spécimens de Uhlig et de Kilian appartiennent à la même espèce.
En 2000, à l'occasion de plusieurs visites, R. Busnardo a prospecté le site de Gardenazza (Tyrol), et des récoltes précises (Bert et al., 2010) ont permis de retrouver plusieurs ammonites intéressantes de la partie inférieure du Barrémien supérieur (Zone à Vandenheckei). Deux d'entre elles ont un stade ontogénique ornemental de type barremense, et sont très proches du spécimen de Uhlig ; mais malgré ces similarités, elles appartiennent probablement à des genres différents (l'une d'elle est un *Toxancyloceras*). Ces observations récentes dans la localité type ne résolvent clairement pas le statut de *« Crioceras » barremense*. Ainsi, seule la figuration originale de Uhlig (1887) peut servir à définir cette espèce. Malheureusement, le type semble perdu. Il n'a pas été retrouvé dans les collections de Vienne (destructions de guerre), ni dans celles de Strasbourg (incendie).
Trouver un topotype dans la localité type, plus complet et exactement comme celui de la figure de Uhlig est problématique, parce que le spécimen de Uhlig est très comparable à plusieurs espèces qui possèdent le même type d'ornementation et/ou d'aspect de la coquille, et qui sont présents à plusieurs niveaux des zones à Vandenheckei et Sartousiana. En particulier des comparaisons intéressantes peuvent être faites avec *Pseudoshasticrioceras bersaci*. Une comparaison au même diamètre (approximativement de 50 mm à 90 mm) de cette espèce de la Sous-zone à Feraudianus (Horizon à Bersaci) avec le spécimen type de *« Crioceras » barremense* montre qu'ils sont parfaitement identiques à la fois en ce qui concerne la section des tours (ovale comprimée à base large et flancs convergents vers le ventre plutôt étroit), et l'ornementation (côtes principales trituberculées avec clavi latéro-ventraux, et côtes intermédiaires et intercalaires variées). Des mesures de la coquille, prises directement sur la figure, sont aussi très similaires de celles de *Pseudoshasticrioceras bersaci* (Tableau 15 pour la comparaison des moyennes, voir aussi Bert & Delanoy, 2009, p. 4).

	H/D	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	hiatus spiral *h* (mm)
Moyenne de *Pseudoshasticrioceras bersaci*	0,36	0,23	0,42	0,61	1,17	1,98
Moyenne du spécimen de Uhlig	0,39	0,28	0,43	0,71	1,09	3

Tableau 15. Moyennes des rapports des paramètres de la coquille de *Pseudoshasticrioceras bersaci*, et du type de *« Crioceras » barremense*, d'après la figuration originale de Uhlig (1887, pl. 4, fig. 3 ; ici Pl. 35, Fig. 1).

Etant donné l'état fragmentaire du spécimen de Uhlig, il pourrait tout aussi bien être comparé de la même manière et pour les mêmes raisons avec *Gassendiceras alpinum*, *Gassendiceras quelquejeui*, *Gassendiceras enayi*, *Gassendiceras coulletae*, *Pseudoshasticrioceras magnini*,

avec les macroconques de *Camereiceras marchandi*, *Camereiceras brestrofferi* [M], et avec certains spécimens de *Camereiceras limentinus* [M]. Les affinités de son ornementation avec celle du genre *Pachyhemihoplites*, sont aussi assez importantes. Egalement, si l'on considère la morphologie et l'ornementation, quelques Ancyloceratidae plus récents peuvent être comparés. Par exemple le genre *Pseudocrioceras*. A cet égard, la figuration du spécimen type de *Pseudocrioceras orbignyanus* (Matheron, 1842) par Delanoy & Bulot (1990, pl. 1, fig. 3) est très démonstrative. Enfin des espèces du genre *Toxancyloceras* (*T. ebboi*) de la Sous-zone à Alpinum présentent une ornementation et une morphologie tout à fait identique.

7.2.4. L'interprétation de Simionescu

En 1899, Simionescu a figuré deux spécimens du secteur de Saint-André-les-Alpes (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France), qu'il a attribué à *« Crioceras » barremense* (refigurés ici Pl. 36, Fig. 3-4). Les spécimens originaux (n°UJF-ID 161 et 162) sont déposés à l'Institut Dolomieu de Grenoble, et des moulages sont conservés au Laboratoire Géologique de Lyon. Ils montrent des *« flancs faiblement convexes, ornés de nombreuses côtes qui partent de l'ombilic, s'élargissent vers la région siphonale où la plupart d'entres elles sont interrompues ou plus atténuées. Dans les tours internes, presque toutes les côtes portent trois tubercules dont celui du milieu est localisé près du tubercule siphonal ; sur le dernier tour, les côtes tri-tuberculées ont un espacement variable et sont séparées par des côtes simples, bi- ou mono-tuberculées »* (Simionescu, 1899, p. 14). Les auteurs récents se réfèrent généralement au spécimen le plus complet (pl. 1, fig. 4, ici Pl. 36, Fig. 3) de Méouilles (Saint-André-les-Alpes) pour l'interprétation de *« Crioceras » barremense*. A première vue, il semble assez semblable à la figure de Uhlig, mais il est comprimé *post mortem*. Les spécimens de Simionescu diffèrent essentiellement de celui de Uhlig par la présence de côtes principales trituberculées plus fortes et larges, une densité costale plus faible, une croissance en hauteur de tour plus lente, et par leur section de tours très différente (visible sur le spécimen Pl. 36, Fig. 4). Ces différences, qui sont cohérentes avec celles des spécimens récoltés dans la même zone géographique, conduisent à modifier la détermination de Simionescu en *Gassendiceras alpinum*. Cette espèce variable est abondante dans le Sud-Est de la France, à la fois dans le Bassin et sur les bordures de plates-formes dans un niveau daté de la partie médiane de la Zone à Vandenheckei (l'Horizon à Alpinum à la base de la Sous-zone à Alpinum – Fig. 9).
Dans les dépôts néritiques des Gorges du Verdon (secteur de Rougon, Trigance – Fig. 58), les niveaux de cet âge sont inclus dans l'unité lithologique 19 de Kilian & Leenhardt (1895). Mais ce niveau n'est pas fossilifère à Nauvin, et les spécimens étudiés par Kilian (*in* Kilian & Leenhardt, 1895) proviennent de l'unité sus-jacent 19 bis (cf. supra). Et à Nauvin, il y a une sous-zone d'écart entre les niveaux qui ont livré ses spécimens à Kilian et les ammonites habituellement classées sous *Barrancyloceras barremense* par les auteurs (=*Gassendiceras alpinum*). Ainsi, les spécimens de *« Crioceras » barremense* récoltés par Kilian (probablement des *Camereiceras*) ne correspondent pas aux interprétations de Simionescu (1899) ni à celles des auteurs récents (Conte, 1989 ; Delanoy, 1990, 1992 ; Avram, 1995 ; Company et al., 1995, 2008 ; Vermeulen, 2005).
Il apparaît que depuis le travail de Simionescu (1899), *Gassendiceras alpinum* est l'espèce avec laquelle *« Crioceras » barremense* a été confondue le plus souvent. Premièrement, l'espèce de d'Orbigny est restée relativement peu connue pendant longtemps : elle n'a jamais été citée par Kilian ou par les auteurs contemporains ; Cottreau (1937) a été le premier à figurer le spécimen type de *G. alpinum* dans sa révision des types du Prodrome de d'Orbigny (refiguré ici Pl. 5, Fig. 2, spécimen type, n°5406 de la collection d'Orbigny]. D'autre part, le type d'ornementation visible sur le spécimen de Uhlig est aussi présent chez l'espèce de d'Orbigny, et existe aussi chez de nombreuses espèces d'Hemihoplitidae et d'Ancyloceratidae

d'âges variés (cf. supra). C'est ce qui a conduit (Bert et al., 2006) à nommer ce stade d'ornementation très reconnaissable le « stade barremense ». Il est présent chez de nombreuses espèces à des niveaux différents de leur ontogenèse, et c'est un caractère important dans l'évolution de ce groupe.
Comparé à *Gassendiceras alpinum*, le spécimen type de Uhlig possède une section de tours plus comprimée avec des flancs qui convergent vers la région siphonale étroite. L'espèce de d'Orbigny a aussi une ornementation plus forte avec des tubercules plus gros. Ces paramètres sont soumis à une grande variabilité (cf. supra), et certains spécimens graciles, soit comprimés ou compressés *post mortem*, peuvent être assez proche de la figure type de *« Crioceras » barremense* (*in* Uhlig, 1887, pl. 4, fig. 3).

7.2.5. Remarques sur le genre *Barrancyloceras* Vermeulen, 2000

Le genre *Barrancyloceras* est basé sur l'espèce *barremense*. Il a été proposé par Vermeulen & Bert (1998 – *nomen nudum*), puis à nouveau par Vermeulen (2000, p. 127) pour des formes qui ont *« habituellement un enroulement tripartite »* (sic), mais sans qu'aucun adulte ou spécimen suffisamment complet soit alors connu. Sa diagnose a été émendée plus tard (Vermeulen, 2006) suite à l'introduction du genre *Leroyceras* Vermeulen, 2006, pour des formes *« à coquille probablement tripartites »* (sic) (p. 156). Il diffère de *Barrancyloceras* dont la coquille serait peut-être *« seulement spiralée »* après tout (p. 157). Il faut noter que le spécimen type de *Leroyceras* est *L. mascarelli* (Vermeulen, 2005), connu seulement par son spécimen type sur lequel seuls les tours jeunes sont visibles. Ce spécimen est clairement un *Gassendiceras alpinum* (cf. supra), et *L. mascarellii* est donc un synonyme mineur de *G. alpinum*.
Dans le but de résoudre les différences d'interprétations de *Barrancyloceras barremense*, Vermeulen (2004) en a proposé un néotype (refiguré ici Pl. 36, Fig. 1), qui a été remis en question et invalidé par Klein et al. (2007, p. 223). Ce spécimen a été re-proposé à plusieurs reprises (Vermeulen, 2005; Vermeulen & Lazarin, 2007), mais il reste invalide parce qu'il ne satisfait pas aux exigences des règles du C.I.N.Z sur la localité d'origine du néotype qui doit être la même ou la plus proche possible que celle du type d'origine (ici Tyrol *versus* France – Art. 75, cf. Klein et al., 2007, notes 196 et 197, p. 223 et 225. Ainsi, seul un spécimen du Tyrol pourrait convenir). De plus, ce spécimen est trop différent de la figure de Uhlig (ici Pl. 35, Fig. 1) pour pouvoir servir de base à une nouvelle acceptation du taxon *barremense* (*sensu* Vermeulen, *non* Kilian) : les clavi des tubercules latéro-ventraux n'ont pas la même forme, la croissance en hauteur de tour est plus lente, et sa section des tours est elliptique à la différence de la figure de Uhlig. Vermeulen & Lazarin (2007, p. 37), ont proposé que les différences entre leur néotype et le spécimen de Uhlig soient dues à la compression *post mortem* de ce dernier. Mais rien ne vient étayer cette hypothèse, et d'ailleurs Uhlig lui-même précise (1887, p. 96) que ce spécimen est très peu déformé. Les quelques caractères que les deux spécimens ont en commun (alternance de côtes principales trituberculées et de côtes intermédiaires, atténuation de l'ornementation sur le ventre) sont connus pour être caractéristiques des Hemihoplitidae et des Ancyloceratidae au rang de la famille, et ne peuvent donc pas être les seules raisons de son acceptation. A noter que les similarités trouvées par Vermeulen & Lazarin (2007, p. 36) entre les stades juvéniles de l'holotype et leur néotype ne peuvent pas être prises en compte, étant donné que ce stade est absent chez l'holotype (!)… Enfin, il est montré dans le présent travail que le néotype choisi par Vermeulen & Lepinay pour *B. barremense* tombe en réalité dans la variabilité intraspécifique de *G. alpinum*, qui de toute façon a priorité sur le plan de l'ancienneté (cf. supra).

7.2.6. En conclusion

L'étude du site de Nauvin montre qu'il existe une différence significative d'interprétation entre la figure de l'holotype de Uhlig (1887), le *« Crioceras » barremense sensu* Kilian (*in* Kilian & Leenhardt, 1895), et les conceptions de cette espèce par les auteurs récents. Certaines interprétations récentes sont particulièrement divergentes, mais la plupart du temps les spécimens sont à attribuer à *Gassendiceras alpinum*. Paradoxalement, tous les auteurs sont en accord pour un âge Barrémien supérieur de l'espèce : au milieu de la Zone à Vandenheckei. Mais à Nauvin, d'où viennent les spécimens étudiés par Kilian, des formes similaires sont présentes dans les derniers niveaux de la Zone à Vandenheckei, et à la base de la Zone à Sartousiana. Les spécimens étudiés par Kilian appartiennent probablement à un autre groupe (*Camereiceras*) plutôt qu'à l'acceptation courante de *« Crioceras » barremense*.
Le spécimen type de cette espèce (perdu) du Tyrol, figuré par Uhlig en 1887, est imprécisément daté. Ce manque de précision et son état fragmentaire entrave la mise en correspondance de l'holotype avec d'autres spécimens. Même si on exclut les espèces avec une morphologie similaires (stade ornemental barremense) mais qui ne sont pas de la partie inférieure du Barrémien supérieur, tel qu'accepté par les auteurs, l'espèce *barremense* peut être rapprochée d'au moins quatre genres différents : *Gassendiceras*, *Pseudoshasticrioceras*, *Camereiceras*, ou *Toxancyloceras*.
Avec les données ci-dessus, il devient clair que *« Crioceras » barremense* est un de ces vieux taxons typologiques de la littérature à l'identité toujours mal interprétée en raison de l'état trop fragmentaire de leur spécimen type, et de l'existence de stades ontogéniques dont l'ornementation est très similaire chez plusieurs espèces. Leur niveau stratigraphique et localité d'origine sont inconnus ou très vagues. En conséquence, il est recommandé d'éviter désormais d'utiliser le taxon *« Crioceras » barremense*, et en particulier en tant qu'espèce indice. La même recommandation s'applique aussi au genre « fourre-tout » *Barrancyloceras* Vermeulen, 2000, basé sur *« C. » barremense*. Certaines espèces anciennement classées sous *« Barrancyloceras »* doivent être attribuées au genre *Gassendiceras* en particulier en raison de leur relations phylétiques étroites avec les *Gassendiceras* du groupe *quelquejeui* (espèce type du genre) : c'est en particulier le cas pour *Gassendiceras alpinum*. Finalement il est recommandé de remplacer la Sous-zone à Barremense *auctorum* par la Sous-zone à Alpinum (cf. supra la partie stratigraphique) [espèce indice : *Gassendiceras alpinum*], qui débute avec l'Horizon à Alpinum. Cet horizon est basé sur une espèce commune et facile à identifier. De plus, ce changement ne modifie pas les limites de sous-zones.

7.3. Espèces anciennement classées dans les Gassendiceratinae

Plusieurs espèces ont été classées parmi les Gassendiceratinae dans l'inventaire taxinomique récent effectué par Klein et al. (2007), mais certaines d'entres elles appartiennent en fait à d'autres familles / taxons.

Immel (1978), a comparé *Emericieras maghrebiensis* (Immel, 1978) à des espèces boréales proches de formes classées aujourd'hui sous *Fissicostaticeras* Kakabadze & Hoedemaeker, 2010. *E. maghrebiensis* a été inclus dans le genre *Barrancyloceras* par Klein *et al.* (2007) et par Company et al. (2008) pour qui cette espèce est un représentant ancestral des Hemihoplitidae. En accord avec Vermeulen (note 198, p. 225 *in* Klein et al., 2007), le spécimen type du taxon marocain *maghrebiensis* s. str. (*sensu* Immel *non* Company et al.) est plutôt un *Emericiceras* du Barrémien inférieur sans lien avec les Hemihoplitidae.

Crioceras klipsteini Uhlig, 1887 est seulement connu par sa figuration originale (un dessin), et son spécimen type est perdu. Cette espèce a été classée dans le genre *Barrancyloceras* (cf.

Klein et al., 2007). La hauteur de tour et l'ornementation du type de Uhlig (1887, pl. 3, fig. 3) diffère des Hemihoplitidae, et cette espèce doit être exclue des Gassendiceratinae. *C. klipsteini* devrait plutôt être classé dans le genre *Toxancyloceras* en raison de ses caractéristiques. Mais la conservation très fragmentaire du type de Uhlig et son ornementation inhabituelle (tératologie ?) conduisent à considérer ce taxon comme un *nomen dubium*.

Crioceras parolinianum Rodighiero, 1919 a toujours été considéré comme proche des Hemihoplitidae du groupe de *« Crioceras » barremense* (*nomen dubium*) depuis qu'il a été introduit. Ainsi, il a finalement été classé avec doutes dans le genre *Barrancyloceras* par Klein et al. (2007). Il est clair que les auteurs (Sarkar, 1955 ; Dimitrova, 1967 ; Riccardi & Aguirre-Urreta, 1989 ; Klein et al., 2007) ont vu cette espèce comme barrémienne, alors que Rodighiero a clairement établi dès le départ que le spécimen type de *C. parolinianum* vient du Biancone d'Asiago (Val Frenzel, Padua à l'Ouest de la région Vénitienne, Italie du Nord), qui est une formation datée du Valanginien-Hauterivien (Rodighiero, 1919, p. 44-45). De plus, les caractéristiques morphologiques de *C. parolinianum* ressemblent plutôt à celles de certaines pseudothurmanidés (*sensu lato*) de l'Hauterivien supérieur, tel que *Sornayites lardyi* (Ooster, 1860) avec lequel il pourrait bien être synonyme (?).

L'*Ammonites steinmani* Batsevich, 1873 a été figurée pour la première fois par Simonovitch et al. (1875, pl. 2, fig. A). Rouchadze (1933), Kakabadze (1977, 1981) et Kotetishvili et al. (2005) ont depuis confirmé son âge Aptien inférieur. *A. steinmani* a été plus récemment classée dans les Gassendiceratinae du Barrémien (Hemihoplitidae) par Klein et al. (2007), probablement en raison de ses caractères ornementaux (alternance de côtes principales trituberculées avec des côtes intercalaires inermes). Cette ornementation n'est cependant pas exclusive des Hemihoplitidae, et le taxon *steinmani* a aussi de très fortes affinités avec les tours internes d'autres groupes contemporains de l'Aptien inférieur, tel que *Proaustraliceras* Kakabadze, 1977 auquel il appartient certainement.

Crioceras hammatoptychum Uhlig, 1883 a aussi été classé dans le genre *Barrancyloceras* par Klein et al. (2007). Le lectotype fragmentaire vient lui aussi du Tyrol (Uhlig, 1883, pl. 30, fig. 1 ; Vašíček, 1979, text-fig. 3, pl. 1, fig. 1a-b), mais sans localisation stratigraphique précise, il est difficile de se décider sur la classification de cette forme dont l'ornementation est réminiscente de certains Gassendiceratinae du Barrémien supérieur. La fréquence relativement importante des côtes intercalaires inermes associée avec l'aspect particulier de la section des tours sont des caractères connus chez le genre *Gassendiceras*.
Une partie des spécimens du Barrémien du Bir Lagamas (Sinaï, Egypte) que Douvillé (1916) a attribué à *Crioceras (Acanthodiscus) hammatoptychum* (en particulier le spécimen n°E.M.1856 et peut-être aussi le n°E.M.1853), apparaissent à première vue morphologiquement assez proches des spécimens figurés par Uhlig (1883). Le matériel égyptien, conservé dans les collections de l'Ecole des Mines de Paris (déposée à la Faculté des Sciences de Lyon, France), a été réexaminé. Il montre que les flancs du plus grand spécimen convergent vers le ventre, ce qui donne à la section de la coquille l'aspect du stade camereiceras. Il montre aussi que les tubercules périombilicaux et latéraux disparaissent plus tôt chez le lectotype de Uhlig. Ces caractères suggèrent que les spécimens du Sinaï appartiennent plutôt au genre *Pseudoshasticrioceras*.

8. Patterns évolutifs – testés par la cladistique – et process en relation avec les paléoenvironnements, du genre Barrémien *Gassendiceras* (Ammonitina, Crétacé inférieur)

A partir des travaux pionniers de Landman (1989), puis de Monks (1999, 2002) pour le Crétacé inférieur, l'approche cladistique a été acceptée comme un outil utilisable pour les études évolutives chez les ammonites (Neige et al., 2007). Mais les données stratigraphiques pour les ammonites sont souvent jugées d'une telle qualité, que de nombreux auteurs les ont considéré suffisantes pour la reconstruction des patterns phylogénétiques avec l'utilisation des méthodes stratophénétiques seules (cf. Rouget et al., 2004 et Monnet, 2005 pour des discussions contradictoires). En effet, l'approche stratophénétique peut fournir un résultat acceptable proche du « véritable » pattern phylogénétique (Guex, 2006). Cependant, ici l'approche cladistique est justifiée dans le cas des *Gassendiceras*, en raison de l'imprécision stratigraphique (niveaux condensés polyzonaux) de deux des espèces étudiées : *G. hoheneggeri* et *G. coulletae* (Fig. 59). Une telle analyse peut être utilisée pour déterminer leur position dans le clade *Gassendiceras*, et fournir une base robuste pour la reconstruction phylogénique.

Le but de ce chapitre est de proposer une reconstruction phylogénique du genre *Gassendiceras*, et d'identifier les processus évolutifs qui ont pu contraindre le pattern phylogénique observé. Il inclut une analyse cladistique, utilisant les données continues telles quelles, qui est ensuite mise en parallèle avec les données stratigraphiques. Les résultats sont comparés avec les données paléoenvironnementales externes (eustatisme, proxis paléoclimatiques) pour vérifier une éventuelle corrélation avec les patterns évolutifs. L'analyse cladistique proposée ici est la première publiée (Bert & Bersac, 2013) sur un groupe d'ammonites du Barrémien, et la première qui utilise les données continues telles quelles (c'est-à-dire non discrétisées) avec les ammonites.

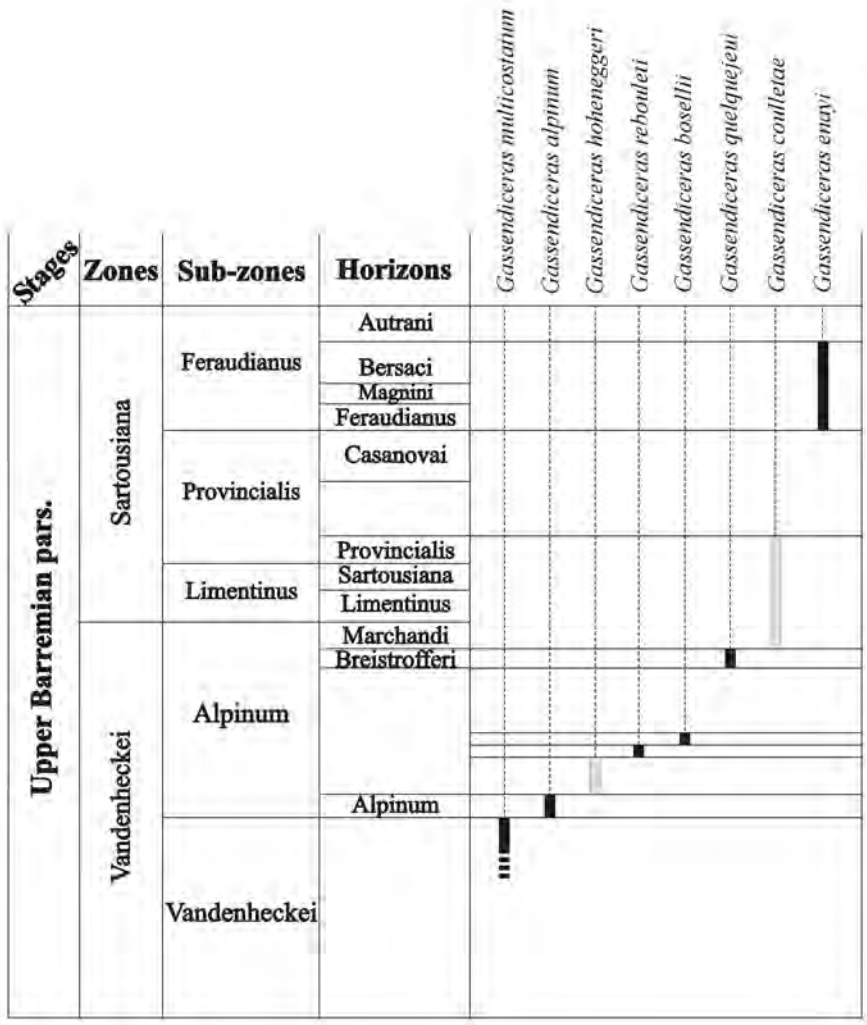


Figure 59. Tableau de répartition stratigraphique des espèces de *Gassendiceras*. En gris : la position présumée donnée par la cladistique (voir texte).

8.1. Matériel et méthode

8.1.1. Taxinomie et variabilité

Le genre *Gassendiceras* comporte les huit espèces suivantes : *G. alpinum*, *G. bosellii*, *G. coulletae*, *G. enayi*, *G. hoheneggeri*, *G. multicostatum*, *G. quelquejeui* et *G. rebouleti*. Tenir compte de la variabilité intraspécifique et de la révision taxinomique qui en découle est un pas essentiel pour les reconstructions phylogéniques et les recherches évolutives. Dans le cas des *Gassendiceras* les patterns de la variabilité ont déjà été étudiés lors de l'analyse de chaque espèce. Le cas le mieux documenté (*G. alpinum*) peut servir de référence pour le genre. Globalement, les patterns de la variabilité sont cohérents avec les standards généralement reconnus chez les ammonites (avec toutefois quelques variantes). Premièrement, les lois de covariation qui reconnaissent une corrélation entre l'aspect de la coquille et l'ornementation (lois de Westermann, ici modifiées – cf. supra *G. alpinum*, et infra conclusions), et deuxièmement les hétérochronies du développement, dont les processus sont connus depuis longtemps dans le contexte des relations ontogenèse/phylogenèse, mais qui peuvent aussi servir de descripteurs des variations morphologiques intraspécifiques (Dommergues et al., 1986 ; Meister, 1989; Courville & Crônier, 2003). Dans le cas des *Gassendiceras*, la variabilité intraspécifique se positionne autour d'un morphotype moyen, entre trois pôles morphologiques extrêmes avec tous les intermédiaires. Le pôle le plus robuste (ornementation forte et section épaisse) est le plus pédomorphique, et le plus gracile (ornementation fine et section comprimée) est le plus péramorphique. Le pôle morphologique à section épaisse et ornementation non robuste semble être un cas particulier à *Gassendiceras alpinum*, mais il est possible qu'il n'ait pas été mis en évidence chez les autres espèces du genre *Gassendiceras* en raison d'un échantillonnage insuffisant pour ces dernières.

8.1.2. Ontogenèse et morphologie

Six stades ontogéniques potentiels (Fig. 29) sont présents chez les huit espèces connues du genre *Gassendiceras*. Les stades embryonnaires ont été exclus en raison de leur non préservation sur le matériel étudié. Les premières observations ont été systématiquement effectuées à partir de quelques millimètres ou centimètres (diamètre de la coquille) dans les tours internes. Mais comme Rouget & Neige (2001) l'ont démontré, la taille et l'aspect de la coquille embryonnaire ne peut de toute façon pas être utilisée pour identifier des caractères spécifiques. L'âge adulte est connu lorsque le développement du stade adulte tardif est atteint, étant donné que ce stade est systématiquement présent chez toutes les espèces étudiées à la fin de la coquille avant le péristome, ou sur la crosse des espèces tripartites. Cependant, le développement adulte complet est inconnu chez deux espèces seulement (*G. coulletae* et *G. enayi*). Les différents stades ontogéniques sont rappelés ici : (1) Le stade heberti (Fig. 29a), (2) le stade barremense (Fig. 29b), (3) le stade à ornementation simplifiée (Fig. 29d), (4) le stade irrégulier (Fig. 29c), (5) le stade camereiceras (Fig. 29e), et (6) le stade adulte tardif (Fig. 29f). Ce denier stade est considéré comme une maturation adulte (Delsol, 1977, voir aussi Landman et al., 1991). Il est présent chez tous les spécimens dont le développement complet est connu, et uniquement à l'âge adulte. Etant donné qu'il n'envahit jamais les autres stades de croissance, le stade adulte tardif n'a pas été pris en compte pour l'étude évolutive.
La coquille peut être (1) de morphologie criocône avec une construction de la coquille isométrique (*G. coulletae*, *G. enayi*, *G. quelquejeui* et *G. multicostatum*) et maintenir une similitude géométrique avec l'augmentation de la taille (croissance harmonique – les

proportions de croissance restent constantes en accord avec la relation linéaire $Y=bD$). La croissance de la coquille peut être allométrique avec (2) une construction criocône ($Y=bD^a$) mais avec une rupture de croissance (*G. alpinum* – pour plus de détails concernant l'allométrie chez les ammonites, voir Gerber et al., 2008), ou (3) avec une construction tripartite plus (*G. hoheneggeri*) ou moins (*G. rebouleti* et *G. bosellii*) déroulée. Voir Tableau 16 pour le degré atteint par chaque stade pour chaque espèce.

Caractères **Espèces**	Séquence ontogénique (pour les n° se référer au texte)	Type d'enroulement	Diamètre de fin du stade heberti	Diamètre de fin du stade barremense	Nombre de côtes intercalaires inermes sur le stade barremense	Diamètre de fin du stade irrégulier	Diamètre de fin du stade à ornementation simplifiée	Diamètre de fin du stade camereiceras
G. alpinum	1, 2, 3, 6	Criocône isométrique, puis criocônique allométrique (rupture de croissance à *D*=150 mm)	20-30 mm	160-170 mm	Généralement 1 à 2	Absent	320 mm	Absent
G. bosellii	1, 2, 4, 5, 6	Tripartite serré	25 mm	130 mm	Souvent 2 ou 3	190 mm	Absent	Stade présent sur la totalité de la hampe et qui s'arrête au départ de la crosse
G. coulletae	1, 2, 4, 5, ?6	Criocône isométrique	25 mm	90 mm	Souvent 2 ou 3	110 mm	Absent	?
G. enayi	1, 2, 4, 5, ?6	Criocône isométrique	25 mm	85 mm	Souvent 2 ou 3	110 mm	Absent	?
G. hoheneggeri	?1, 2, 4, 6	Tripartite strict	?	280 mm	Généralement 1 à 3	280 mm	Absent	Absent
G. multicostatum	1, 2, 3, 6	Criocône isométrique	30-40 mm	190-200 mm	0 rarement plus	Absent	> ?300 mm	Absent
G. quelquejeui	1, 2, 4, 5, 6	Criocône isométrique	20-30 mm	95-115 mm	Souvent 2 ou 3	140-160 mm	Absent	> ?300 mm
G. rebouleti	1, 2, 4, 5, 6	Tripartite serré	?	135-145 mm	Souvent 2 ou 3	215 mm	Absent	Stade présent sur la plus grande partie de la hampe et qui s'arrête au début de la crosse

Tableau 16. Stades ontogéniques et morphologie de la coquille des espèces de *Gassendiceras*.

8.1.3. Caractères analysés

Une matrice taxons-caractères (Tableaux 17-18) avec les huit taxons connus de *Gassendiceras* a été construite. Pour tester la monophylie du genre, et pour avoir l'histoire complète du groupe, une espèce de chacun des genres voisins a été ajoutée (Fig. 30) : les *Pseudoshasticrioceras* (*P. magnini*) contemporains et le genre plus récent *Imerites* (*I. dichotomus*). Certains caractères morphologiques sont corrélés entre eux et sont identiques pour l'ensemble des espèces étudiées, en accord avec les lois de covariation (croissance en hauteur de tour et en épaisseur, densité globale et force de l'ornementation, ouverture de l'ombilic), aussi ils ont été exclus de l'analyse en tant que caractères symplesiomorphes. Les caractères autapomorphes ont aussi été supprimés (le turricône, le stade cristatus et les côtes fibulées présentes uniquement chez *I. dichotomus*). Onze caractères on été finalement codés : 3 caractères continus, et 8 caractères discrets. Les caractères pris en compte sont ceux qui concernent l'identification spécifique ; ils concernent les paramètres de construction de la

coquille, les stades ontogéniques, et l'ornementation. Les données sur la ligne de suture n'ont pas été incluses en raison de l'état souvent déficient de leur préservation qui n'a pas permis leur étude. De toute façon, si l'utilisation des caractères des lignes de sutures peut être significatif pour identifier les groupes taxinomiques à un niveau élevé (au dessus de la famille), ils sont moins informatifs pour résoudre les relations à des niveaux taxinomiques inférieurs (Wiedmann & Kulmann, 1981 ; Donovan et al., 1981 ; Rouget, 2002, p. 165, 167-168). Lorsque l'état d'un caractère est inconnu pour un taxon donné, il a été encodé par « [?] ». Les diamètres de disparition des stades heberti (caractère 0), barremense (caractère 1) et irrégulier (caractère 2) sont des caractères continus. Ils ont été incorporés tels quels à la matrice pour éviter les états subjectifs arbitraires *ad hoc* résultant de leur conversion en variables discrètes (cf. Farris, 1970 ; Goloboff et al., 2006 ; Hendrixson & Bond, 2009). Les valeurs mesurées (Tableau 16) sont celles données dans les descriptions paléontologiques (cf. supra et Bert et al., 2006, 2013). Quelques différences par rapport au premier travail de 2006 peuvent être observées : certaines valeurs ont été révisées sur la base du nouveau matériel, et la présence du stade irrégulier, qui avait été précédemment sous estimé, a été prise en compte. Ces valeurs continues sont sujettes à variation, aussi, lorsqu'elles sont connues, la fourchette de variation a été directement codée dans la matrice. Lorsqu'un caractère continu n'est pas applicable (i.e. stade absent) pour une espèce donnée, il a été codé par « ? » plutôt que par « 0,000 » afin d'éviter la présomption de sa présence à la taille de 0 mm.

Numéro du caractère	Caractère	Etats possibles
00	Diamètre de fin du stade heberti	Caractère continu codé en cm
01	Diamètre de fin du stade barremense	Caractère continu codé en cm
02	Diamètre de fin du stade irrégulier	Caractère continu codé en cm
03	Type d'enroulement	criocône serré (0) ; criocône ouvert (1) ; tripartite serré (2) ; tripartite ouvert (3)
04	Stade à ornementation simplifiée	absent (0) ; présent (1)
05	Stade camereiceras	absent (0) ; présent (1)
06	Nombre de côtes intercalaires inermes sur le stade barremense	Stade absent (0) ; 0 rarement plus (1) ; habituellement 1, plus rarement 2 (2) ; souvent 2 ou 3 (3)
07	Type de croissance	isométrique harmonique (0) ; allométrique (1)
08	Largeur du hiatus spiral *h*	*h*<10mm (0) ; *h*>10mm (1)
09	Stade intermédiaire	absent (0) ; présent (1)
10	Stade heberti	absent (0) ; présent (1)

Tableau 17. Les caractères et leurs différents états possibles utilisés pour l'analyse cladistique du genre *Gassendiceras*.

Caractères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Taxons	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
Crioceratites gr. *nolani*	?	?	?	1	0	0	0	0	1	0	0
Paracrioceras stadtlaenderi	?	23,000-24,000	?	0	1	0	1	[?]	0	0	1
G. alpinum	2,000-3,000	16,000-17,000	?	0	1	0	2	1	1	0	1
G. bosellii	2,500	13,000	19,000	2	0	1	3	1	1	1	1
G. coulletae	2,500	9,000	11,000	1	0	1	3	0	1	1	1
G. enayi	2,500	8,500	11,000	1	0	1	3	0	1	1	1
G. hoheneggeri	[?]	15,000	28,000	3	0	0	2	1	1	1	[?]
Gassendiceras multicostatum	3,000-4,000	19,000-21,000	?	0	1	0	1	0	1	0	1
G. quelquejeui	2,000-3,000	9,500-11,500	14,000-16,000	1	0	1	3	0	1	1	1
G. rebouleti	[?]	13,500-14,500	21,500	2	0	1	3	1	1	1	[?]
Imerites dichotomus	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0
Pseudoshasticrioceras magnini	2,500	5,000-7,000	?	0	0	1	3	0	0	0	1

Tableau 18. Matrice taxons/caractères utilisée pour l'analyse cladistique des *Gassendiceras*. Les numéros des caractères se réfèrent à la liste du Tableau 17.

8.1.4. Outgroup

Pour résoudre la polarisation d'un cladogramme, une comparaison par outgroup tenant compte de l'ordre stratigraphique, a été effectuée. La polarisation est nécessaire pour distinguer l'état dérivé (apomorphe) de l'état primitif (plésiomorphe) d'un caractère.

L'évolution est la descendance avec modification, et il est admis que les états primitifs des caractères sont trouvés chez les espèces ancestrales (Paul, 1982, 1985 ; Yacobucci, 1999). Comme l'origine des Hemihoplitidae (et ainsi celle des *Gassendiceras*) n'est pas encore totalement élucidée, le choix d'un outgroup à l'extérieur de l'ingroup n'est pas aisé, aussi deux espèces ont été choisies comme taxons outgroup, ce qui pourra être un bon test de la monophylie des *Gassendiceras*. Le premier est *Crioceratites* gr. *nolani* (Kilian, 1919), une grande espèce criocône de l'Hauterivien supérieur. Le second est *Paracrioceras stadtlaenderi* (Müller, 1892), une espèce boréale du Barrémien supérieur qui a été révisée récemment (Kakabadze & Hoedemaeker, 2010). Ce choix d'un *Paracrioceras* en tant qu'outgroup a été effectué en fonction d'une hypothèse migratoire de l'origine des *Gassendiceras* à partir du Domaine Boréal (Bert & Bersac, en préparation).

8.1.5. Méthode

Le software TNT (*Tree analysing using New Technology*), version 1.1 pour Windows (Goloboff et al., 2008), qui permet l'utilisation des caractères continus tels quels, a été utilisé pour l'analyse cladistique. L'analyse des données a été effectuée avec la méthode « branch-and-bound » *via* l'option *Implicit Enumeration* qui permet de trouver les arbres les plus parcimonieux. Les caractères discrets ont été considérés comme non ordonnés et non pondérés afin d'éviter d'inférer des assomptions pré-analytiques. Les caractères continus sont traités tels quels par TNT en tant que données additives et non orientées. Cependant, l'unité de mesure utilisée pour coder ces caractères continus peut changer leur poids de manière très importante dans l'analyse. Par exemple, le poids d'un caractère continu peut varier d'un facteur 100 comparé aux caractères discrets, selon qu'on l'encode en mètres ou en centimètres. Goloboff et al. (2006) ont proposé d'utiliser la technique des *implied weights* (Goloboff, 1993) pour minimiser le plus possible les problèmes associes aux facteurs d'échelles entre caractères continus et discrets. L'implied weighting (=pondération implicite) est une approche pondérée autocohérente basée sur l'homoplasie. Elle consiste à donner un poids à chaque caractère en fonction de son *fit*, ce dernier étant une fonction concave de l'homoplasie (i.e. la même différence de pas « pèse » plus lorsque l'homoplasie augmente, cf. Farris, 1969 ; Goloboff, 1993). Pour un caractère donné *i*, le *fit* est calculé selon la formule : $fi=K/(K+si-mi)$, où *s* est le nombre de pas pour chaque caractère *i*, *m* est le minimum possible de nombre de pas pour un caractère *i*, et *K* est la constante de concavité. Il était important de tester l'influence de l'unité de mesure utilisée pour les caractères continus en effectuant deux tests, le premier codé en mètres, et le second en centimètres (parce que la fourchette maximale possible pour les caractères continus dans TNT est 0-65 en valeur absolue). Les deux analyses ont été faites en utilisant l'implied weighting. Au cours de ce genre d'analyse, le résultat final (c'est-à-dire la configuration des arbres les plus parcimonieux) peut dépendre des valeurs choisies de la constante de concavité *K* (e.g. Lopardo, 2005). Sur cette base, chaque analyse a été effectuée avec plusieurs valeurs de *K* de 1 à 10 afin de trouver laquelle donne le meilleur pouvoir prédictif (Ramirez, 2003). Ensuite, les éventuelles apomorphies ambiguës ont été interprétées par l'optimisation ACCTRAN (accelerated transformation – Farris, 1970 ; Swofford & Maddisson, 1987, 1992).
De manière à tester la robustesse de la topologie des arbres, une technique de rééchantillonnage utilisant le rééchantillonnage symétrique (symmetric resampling – 33% de changement de probabilité et 1000 réplications avec la recherche « branch-and-bound ») et une « decay analysis » (*Absolute Bremer Support* dans TNT – Bremer, 1994) ont été effectuées avec TNT. Le symmetric resampling a été préféré au bootstrap parce que la matrice contient des caractères continus traités comme additifs par TNT, ce qui peut affecter le calcul du bootstrap (Goloboff et al., 2003).

8.2. Résultats et discussion : reconstruction phylogénétique

8.2.1. Cladogramme

L'analyse a produit dès le départ un seul arbre le plus parcimonieux (Fig. 60), quelle que soit la valeur de *K* (de 1 à 10) et l'unité de mesure utilisée (mètre ou centimètre) pour coder les caractères. Sa morphologie est pectinée, c'est-à-dire que chaque nœud donne naissance à un seul taxon et à un clade. Il n'y a donc pas besoin de déterminer quelle valeur de *K* possède le pouvoir le plus prédictif (Ramirez, 2003). Le Tableau 19 donne les valeurs indices et la longueur des arbres construits par l'analyse.

Caractères continus codés en…	Longueur de l'arbre	Consistency Index (CI)	Retention Index (RI)	Adjusted Homoplasy	fit total
... mètre	20,335	0,607	0,671	3,67 avec *K* = 1 0,71 avec *K* = 10	6,33 avec *K* = 1 9,29 avec *K* = 10
... centimètre	53,50	0,85	0,864	3,67 avec *K* = 1 0,71 avec *K* = 10	6,33 avec *K* = 1 9,29 avec *K* = 10

Tableau 19. Valeur des indices et longueur des arbres pour chaque méthode d'analyse.

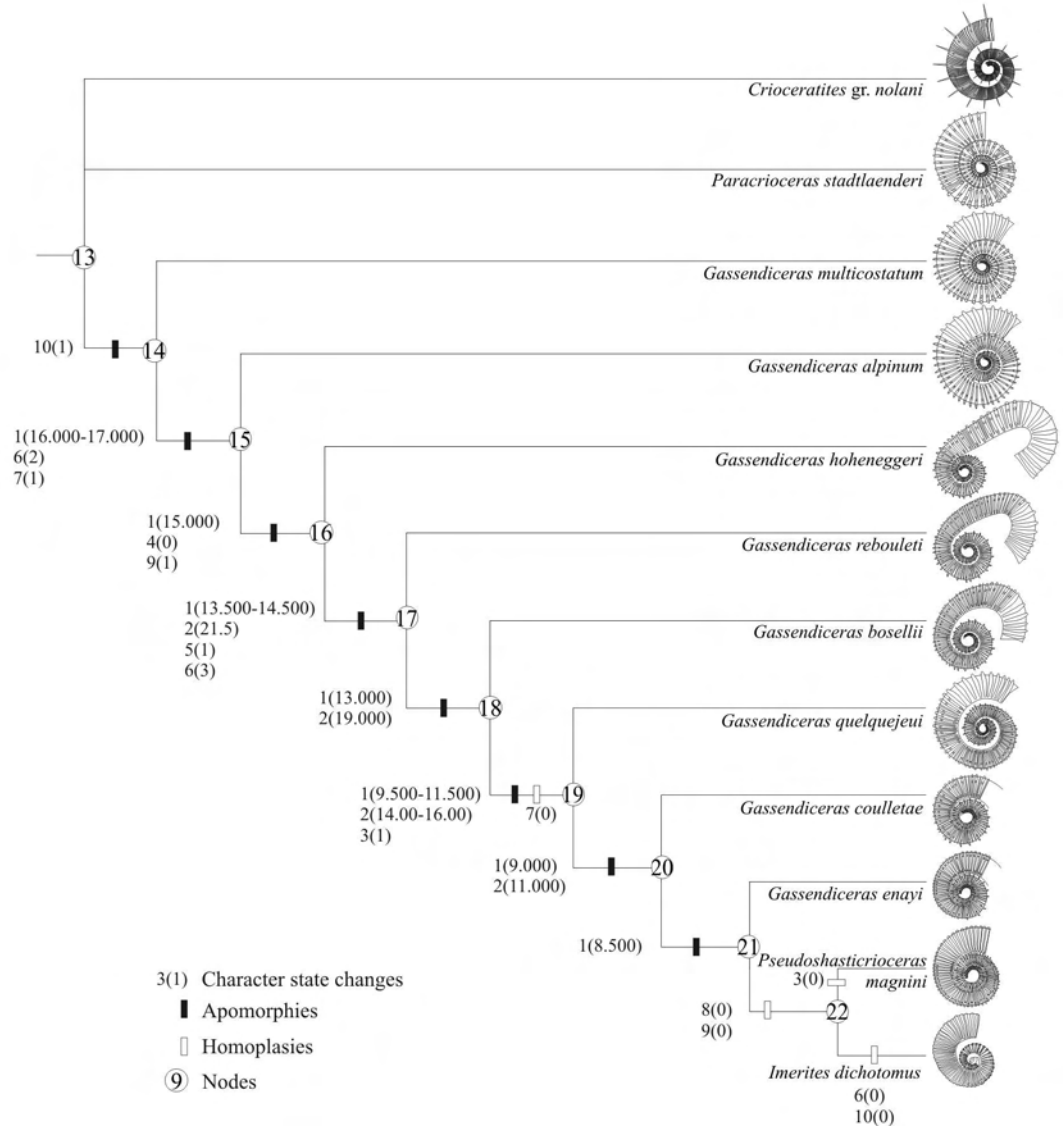


Figure 60. L'arbre le plus parcimonieux obtenu, avec les nœuds, l'état de changement des caractères, les apomorphies et les homoplasies. Les valeurs du symmetric resampling sont données dans le Tableau 19.

Les changements d'état des caractères sont donnés dans la Fig. 60. Cinq des onze caractères (dont tous les caractères continus) sont sans homoplasie. Cela montre que l'utilisation de deux unités différentes pour coder les caractères continus, et l'utilisation de l'implied weights, n'a pas altéré la configuration du seul cladogramme obtenu. Les six caractères homoplasiques comportent sept homoplasies dont six d'entre elles sont des réversions. Seulement une homoplasie concerne les *Gassendiceras* [le « retour » de la croissance à l'état isométrique qui supporte le clade *G. quelquejeui* - *G. coulletae* - *G. enayi* (caractère 7 au nœud 19)]. Les six autres homoplasies concernent les *Pseudoshasticrioceras* et les *Imerites* : (2) hiatus spiral petit (caractère 8 au nœud 22) ; (3) disparition du stade intermédiaire (caractère 9 au nœud 22) ; (4) l'enroulement criocône serré de *P. magnini* (caractère 3 au nœud 10) ; et (5 & 6) disparition des stades heberti et barremense (caractères 6 et 10 au nœud 11). La septième homoplasie concerne le nœud 11 : « retour » de la croissance à l'état allométrique chez *Imerites*. Ces réversions ne sont pas dues au choix d'optimisation par ACCTRAN, étant donné qu'une optimisation DELTRAN ne change pas la configuration des caractères dans l'arbre.

La robustesse de l'arbre est supportée par des valeurs de rééchantillonnage symétrique au-delà de 50% pour la totalité des huit nœuds de l'ingroup de l'arbre lorsque les caractères continus sont codés en centimètre, et pour cinq des huit nœuds lorsqu'ils sont codés en mètre, indépendamment de la valeur de *K* dans les deux situations (Tableau 20). La plus grande robustesse de l'arbre codé en centimètre est due à son niveau d'homoplasie moins élevé (valeurs de RI et CI plus élevées ; cf. Tableau 19) comparé à l'arbre codé en mètre, en raison du « poids » des caractères continus non homoplasiques qui restent plus élevée en centimètre qu'en mètre, et ce malgré l'utilisation de l'implied weight. Cette absence d'influence sur la robustesse de l'arbre est à mettre en relation avec l'absence de changement dans la topologie de l'arbre quelle que soit la valeur de *K*. A l'opposé, les valeurs du Bremer sont anormalement basses (1,105<0,005), ce qui est directement relié à l'utilisation de l'implied weight.

Valeurs de *K* et unités utilisées	noeud 15	noeud 16	noeud 17	noeud 18	noeud 19	noeud 20	noeud 21	noeud 22
K = 1; cm	77	79	80	70	72	58	57	69
K = 10; cm	77	79	80	70	72	58	57	69
K = 1; m	79	70	62	40	56	37	34	52
K = 10; m	79	70	62	40	56	37	34	52

Tableau 20. Rééchantillonnage symétrique pour différentes valeurs de *K*, et avec les caractères continus codés en mètre ou en centimètre.

8.2.2. Du cladogramme à l'arbre phylogénique et à la classification

Un cladogramme n'établit pas nécessairement une relation ancêtre/descendant, et il ne peut donc pas être systématiquement et directement interprété comme un arbre phylogénique (Elderedge & Cracraft, 1980 ; Nelson & Platnick, 1981 ; Fox et al., 1999 ; Dayrat, 2005). Cependant, le cladogramme obtenu dans ce travail montre plusieurs caractères qui permettent d'interpréter l'évolution des *Gassendiceras* nord-téthysiens en tant qu'une anagénèse :

- Le cladogramme a une topologie pectinée : tout au long du cladogramme, chaque nœud donne naissance à un taxon et un clade, excepté bien entendu le dernier nœud qui supporte le clade *Pseudoshasticrioceras*/*Imerites* (nœud 22 – ici un nœud ne donne jamais naissance à deux clades).

- L'ordre d'apparition des taxons sur le cladogramme (à partir de la racine) correspond à leur distribution stratigraphique (Fig. 60), à l'exception bien entendu de *G. hoheneggeri* et *G. coulletae* dont la position stratigraphique précise est inconnue.

- Tout au long du cladogramme, la transformation de la plupart des caractères suit une tendance particulière : la durée des différents stades ontogéniques décroît graduellement d'un taxon à l'autre ; l'état plésiomorphe Enroulé (croissance isométrique harmonique) évolue vers l'état Déroulé (croissance allométrique tripartite), pour retourner graduellement à un état Enroulé ; le nombre de côtes intercalaires inermes sur le stade barremense augmente graduellement ; l'état plésiomorphe Présence du stade à ornementation simplifiée disparaît à partir de *G. hoheneggeri* ; l'état apomorphe Présence du stade camereiceras apparaît à partir de *G. rebouleti*. Le turricône (qui remplace le stade heberti) et le stade cristatus (qui remplace le stade barremense) sont des innovations autapomorphes de *Imerites dichotomus*.

En tant que conséquence de la position des *Pseudoshasticrioceras* et *Imerites* sur le cladogramme, le genre *Gassendiceras* n'est pas monophylétique et apparaît plutôt comme un groupe paraphylétique, parce qu'il exclut certains de ses descendants supposés. Il est à présent largement accepté que la taxinomie doit être basée sur l'évolution, et que les taxons au dessus du rang espèce doivent former un clade. D'un point de vue de systématique phylogénique stricte, et pour faire correspondre la taxinomie avec la classification cladistique, seuls les groupes monophylétiques sont habituellement considérés comme acceptables pour regrouper les taxons. Aussi, afin d'éliminer les taxons paraphylétiques, il n'existe que deux solutions dans le système de nomenclature actuel, qui résultent toutes deux en d'importants changements taxinomiques (Queiroz & Gauthier, 1994). La première solution serait de regrouper (lumping) les *Gassendiceras* avec ses genres dérivés *Pseudoshasticrioceras* et *Imerites* dans un seul genre monophylétique, ce qui impliquerait de mettre ces trois genres en synonymie. Ici, le genre *Imerites* devrait donc avoir priorité en raison des règles du C.I.N.Z. La seconde solution serait de pulvériser (splitting) le genre *Gassendiceras* en plusieurs taxons monophylétiques. Ainsi, cette solution impliquerait d'attribuer un nom de genre différent pour chaque espèce du groupe.
La première solution (lumping), est inacceptable pour plusieurs raisons. Premièrement, le genre *Imerites* est morphologiquement caractérisé par l'apparition précoce du turricône, ce qui n'est jamais le cas des autres Gassendiceratinae. Deuxièmement, d'un point de vue purement évolutif, cette solution produirait un groupe fortement hétérogène sur de nombreux caractères. Cette alternative représenterait une perte d'informations avec le super-taxon qui en résulterait, étant donné qu'il ne reflèterait pas les processus évolutifs qui existent pour ces groupes (cf. infra et Bert et al., 2006, 2009 ; Bert & Delanoy, 2009). En effet, à partir de *Pseudoshasticrioceras* il existe une tendance évolutive inversée par rapport aux *Gassendiceras* (e.g. extension progénétique du stade barremense), et *Imerites* montre un point d'inflexion dans son développement ontogénique et l'apparition de nouveaux caractères par innovation (e.g. turricône, stade cristatus, côtes fibulées), ou la modification de caractères existants. Les ammonites du groupe *Pseudoshasticrioceras*/*Imerites* sont pour la plupart de taille relativement petite (sauf *P. quereilhaci*, cf. supra), et la lignée qu'elles forment apparaît ainsi progénétique par rapport aux *Gassendiceras*. Or les phénomènes progénétiques (progenèse) ont souvent été utilisés pour justifier l'introduction de nouveaux genres (Landman et al., 1991). Ainsi, ces derniers genres ne peuvent en aucun cas être regroupés avec les *Gassendiceras* pour s'ajuster à un critère de monophylie.
La deuxième solution (splitting) conduirait à une pulvérisation totalement artificielle d'un genre bien défini, et impliquerait par conséquent le chaos dans la taxinomie des Gassendiceratinae, ce qui est contraire au critère de stabilité nomenclaturale. Ce n'est vraiment pas une alternative souhaitable.
Si l'on veut respecter littéralement une classification cladistique en excluant les groupes non monophylétiques (ici paraphylétiques), le cas des *Gassendiceras* est problématique étant donné qu'une telle classification ne correspondrait pas à l'histoire évolutive du groupe, et

qu'elle échouerait à décrire ses processus évolutifs. Un tel cas n'est pas unique (il est en fait relativement commun en paléontologie) et il est l'objet d'une controverse dans le débat monophylie/paraphylie (e.g. Brummitt, 2006 ; Ebach et al., 2006 ; Hörandl, 2006, 2007 ; Hörandl & Stuessy, 2010 ; Mayr & Bock, 2002 ; Schmeltz & Timm, 2007 ; Zander, 2007). A la suite de Hörandl (2007, p. 4), il n'y a pas d'autre choix ici que d'utiliser les cladogrammes *« just as a tool for recognition of relationships and processes, but not primary basis for definition of taxa »*.

Littéralement, jusqu'à l'apparition des *Pseudoshasticrioceras*, le genre *Gassendiceras* peut être considéré comme monophylétique s. str. (=holophylétique *sensu* Ashlock, 1971). Mais l'émergence d'un nouveau groupe (ici *Pseudoshasticrioceras* et *Imerites*) n'affecte en aucun cas l'ancien ; cela reflète simplement la réalité évolutionniste de la cœxistence de plusieurs lignées (Hörandl, 2007). En fait, plusieurs process évolutifs produisent des descendants sans extinction concomitante du groupe souche, ce qui rend systématiquement et automatiquement ce dernier paraphylétique (n'importe quel groupe descendant annule automatiquement la monophylie du groupe ancestral – cf. Hörandl, 2006). Ici, l'apparition des *Pseudoshasticrioceras* n'entraîne pas l'extinction du groupe d'origine (les *Gassendiceras*), mais implique la cœxistence à la fois du groupe parent (*G. enayi*) et des taxons dérivés (*P. quereilhaci*, *P. magnini* et *P. bersaci*). Ce type d'évolution (cladogenèse à partir d'un groupe anagénétique) est la principale source de paraphylie (Hörandl & Stuessy, 2010), et la paraphylie est un stade taxinomique normal dans le processus évolutif par lequel une nouvelle espèce émerge. Dans les classifications évolutives, les groupes paraphylétiques sont des taxons acceptables qui permettent aux taxinomistes d'aborder les différents process évolutifs impliqués. Comme Hörandl & Stuessy (2010) l'ont expliqué : *« Paraphyletic groups routinely originate as part of the evolutionary process, and they, therefore, have an important role to play in classification »*.

Un des principes de base du C.I.N.Z est de préserver la liberté d'opinion et d'action taxinomique, dès lors, il doit être rappelé que seuls les caractères (très partiels dans le cas des ammonites, et seulement basés sur la coquille externe) servent à positionner les taxons les uns par rapport aux autres et à reconstruire la phylogénie (ici par la cladistique). Mais en eux mêmes les caractères ne définissent pas les taxons (de Ricqlès, 2000). Aussi, étant donné les résultats du modèle évolutif développé ici, le genre *Gassendiceras* est accepté en connaissance de cause comme taxon paraphylétique, en tant que la meilleure solution dans le cadre d'une classification évolutive. Finalement, les taxons paraphylétiques ne sont pas aussi inacceptables que les taxons polyphylétiques étant donné qu'ils apparaissent comme une conséquence intrinsèque à la méthode cladistique. La meilleure solution serait tout simplement d'accepter les taxons paraphylétiques comme monophylétiques *sensu lato* (dans le sens premier de Haeckel), comme l'ont proposé Hörandl & Stuessy (2010), et la monophylie *sensu stricto* devrait être renommée holophylie.

8.2.3. Patterns et process évolutifs du genre *Gassendiceras*

Deux espèces (*G. coulletae* et *G. hoheneggeri*) ont été récoltées dans des niveaux condensés polyzonaux des bordures de plateforme et sont pour l'instant inconnues dans les séries dilatées du Bassin. L'opportunité de proposer des hypothèses à propos de leur répartition stratigraphique est une conséquence de la présente analyse cladistique. L'interprétation phylogénique du cladogramme obtenu, en comparaison avec les données paléontologiques, permet aussi de mettre en évidence les patterns ontogéniques/évolutifs dans la lignée phylétique des *Gassendiceras* du Sud-Est de la France (Fig. 61-62) :

- *Gassendiceras multicostatum* (partie supérieure de la Sous-zone à Vandenheckei) : l'enroulement est criocône, et la croissance de la coquille est isométrique et harmonique. Les

stades heberti et barremense sont longs (respectivement 30-40 mm et 200 mm de diamètre en moyenne). Le stade barremense est généralement robuste, avec peu de côtes intercalaires inermes, et il se poursuit par le stade à ornementation simplifiée.

- *Gassendiceras alpinum* (Horizon à Alpinum, base de la Sous-zone à Alpinum) : l'enroulement est toujours criocône, mais il présente une rupture de croissance à *D*=150 mm qui annonce la tripartition des espèces plus récentes. Les stades heberti et barremense sont plus courts (respectivement 25 mm et 170 mm de diamètre en moyenne). Le stade barremense est plus gracile avec plus de côtes intercalaires inermes. Le stade à ornementation simplifiée est toujours présent à la suite du stade barremense.

- Sur le cladogramme (Fig. 60), *Gassendiceras hoheneggeri* est positionné entre *G. alpinum* et le clade supporté par *G. rebouleti*. Ceci est cohérent avec ses caractères morphologiques et ornementaux (Fig. 61-62). L'enroulement devient clairement tripartite (spire-hampe et crosse) avec une hampe relativement droite et une crosse faiblement ouverte. Le stade barremense est toujours plus gracile (avec l'accroissement systématique du nombre des côtes intercalaires inermes) et plus court (*D*=150 mm). Le stade à ornementation simplifiée est remplacé sur la hampe par un nouveau stade ontogénique : le stade irrégulier. Ce dernier apparaît très progressivement et indistinctement à partir du stade barremense dont il garde un certain nombre de caractères (côtes principales trituberculées séparées par des côtes intercalaires inermes). Mais le stade irrégulier possède aussi déjà certains caractères du stade camereiceras connu chez les espèces plus récentes (section des tours ovale à base plus large et flancs convergents vers le ventre, tubercules plus uniformes et moins puissants, côtes moins clavées).

- *Gassendiceras rebouleti* (milieu de la Sous-zone à Alpinum) : la coquille tend à se réenrouler. Elle reste tripartite, mais la spire augmente de taille, et la hampe, toujours assez droite, est plus courte. En parallèle, la crosse tend à d'ouvrir. Le stade barremense est toujours plus court (*D*=140 mm), et le nombre de côtes intercalaires inermes se stabilise à la hausse. Un nouveau stade apparaît à la fin de l'ontogenèse (avant le stade Adulte tardif) : le stade camereiceras.

- *Gassendiceras bosellii* (milieu de la Sous-zone à Alpinum, mais dans un niveau un peu plus récent que pour *G. rebouleti*) : la coquille continue à se réenrouler. Elle est toujours tripartite, mais la courbure de la hampe augmente, et la crosse est plus ouverte. Les stades ontogéniques sont un peu plus précoces que chez *G. rebouleti* (le stade barremense se termine à *D*=130), et le stade camereiceras devient très caractéristique.

- *Gassendiceras quelquejeui* (Horizon à Breistrofferi au sommet de la Sous-zone à Alpinum) : la coquille continue à se s'enrouler et devient à nouveau criocône. Le stade heberti semble stabilisé, mais les autres stades apparaissent toujours plus tôt au cours de l'ontogenèse (le stade barremense se termine à *D*=100 mm).

- Sur le cladogramme (Fig. 60), *Gassendiceras coulletae* est placé entre *G. quelquejeui* et *G. enayi*. Cette position est en accord avec ses caractères morphologiques et ornementaux (Fig. 61-62), et en particulier le raccourcissement de ses stades ontogéniques (le stade barremense se termine à *D*=90 mm). Cette position est supportée par l'âge de sa couche-type (SA/25 – Fig. 25), qui, bien que polyzonale, ne dépasse pas la Sous-zone à Provincialis (cf. supra et Bert & Delanoy, 2000).

- *Gassendiceras enayi* (Sous-zone à Feraudianus, horizons à Feraudianus, Magnini et Bersaci) : le stade barremense (*D*=85 mm) et le stade irrégulier sont toujours plus courts. Le stade camereiceras montre une atténuation marquée des tubercules comparé aux espèces plus anciennes. Dans l'état actuel des connaissances, les derniers *G. enayi* semblent disparaître sans descendant du même genre ; alors que les premiers représentants de cette espèce sont probablement à l'origine des *Pseudoshasticrioceras* (le premier *Pseudoshasticrioceras* connu – *P. quereilhaci* – est présent dès l'Horizon à Feraudianus). Les derniers

Pseudoshasticrioceras (*P. autrani*) donnent naissance aux *Imerites* (cf. infra), et ce dernier genre n'a pas de descendant.
A propos de la variation dans la taille adulte au cours du temps, il n'est pas possible de l'interpréter de manière efficace étant donné que le développement complet, et/ou la variation de taille adulte, de certain *Gassendiceras* n'est pas connue. Mais la taille adulte décroît brutalement entre les *Gassendiceras* et les *Pseudoshasticrioceras*, et à nouveau avec les *Imerites*.

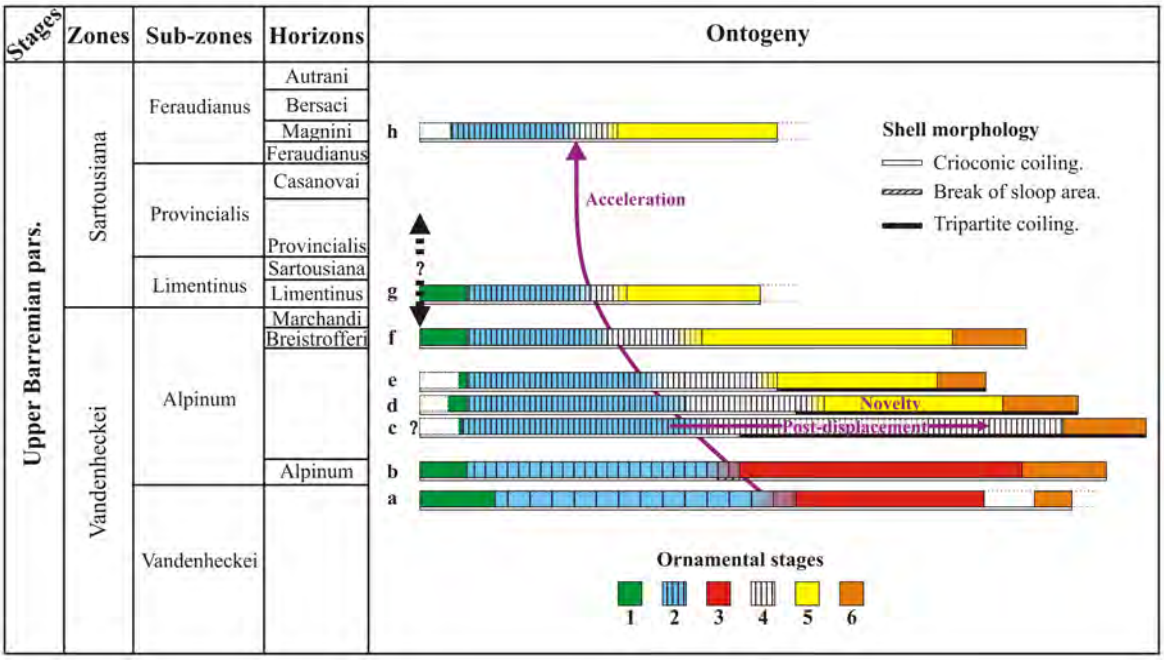


Figure 61. Patterns ontogéniques et évolutifs des *Gassendiceras* au cours du Barrémien supérieur (*pro parte*). **Espèces :** a : *Gassendiceras multicostatum* ; b : *Gassendiceras alpinum* ; c : *Gassendiceras hoheneggeri* ; d : *Gassendiceras rebouleti* ; e : *Gassendiceras bosellii* ; f : *Gassendiceras quelquejeui* ; g : *Gassendiceras coulletae* ; h : *Gassendiceras enayi*. **Stades ornementaux :** 1 : stade heberti ; 2 : stade barremense ; 3 : stade à ornementation simplifiée ; 4 : stade irrégulier ; 5 : stade camereiceras ; 6 : stade adulte tardif.

En résumé, (Fig. 61-62) trois tendances évolutives significatives ont été déterminées pour le genre *Gassendiceras* : premièrement, le déroulement et le réenroulement de la coquille (criocône, criocône avec rupture de croissance, tripartite strict, tripartite serré, et à nouveau criocône) ; deuxièmement, l'apparition de plus en plus précoce des stades ontogéniques corrélés avec une morphologie toujours plus gracile ; et troisièmement, l'apparition successive de deux nouveaux stades ontogéniques en fin de la croissance.
L'apparition successive de caractères variés en relation avec l'évolution de la séquence ontogénique des *Gassendiceras* nord-téthysiens, et leur changement au cours du temps, sont modulés par l'interaction de processus complexes d'hétérochronies du développement associés à des innovations (*sensu* Gould, 1977 et McNamara, 1982, 1986). Le stade camereiceras apparaît plutôt brutalement par innovation tardive, et l'extension centripète des stades ontogéniques au cours de la croissance résulte d'un déplacement accéléré de toute la séquence. Globalement, la succession phylétique des *Gassendiceras* montre une morphologie de plus en plus innovante et originale des formes dérivées par rapport aux formes ancestrales. Cela correspond à l'expression d'un processus péramorphique de type palingenèse (innovation tardive associée à une accélération de l'ontogenèse). Cependant, l'enroulement tripartite connu à partir de *G. hoheneggeri*, et l'extension du stade irrégulier sur la hampe, sont interprétés ici comme un processus néoténique local de type post-déplacement qui concerne la zone de rupture de croissance à la fin du stade barremense de *G. alpinum*.

8.3. Confrontation avec les données paléoenvironementales

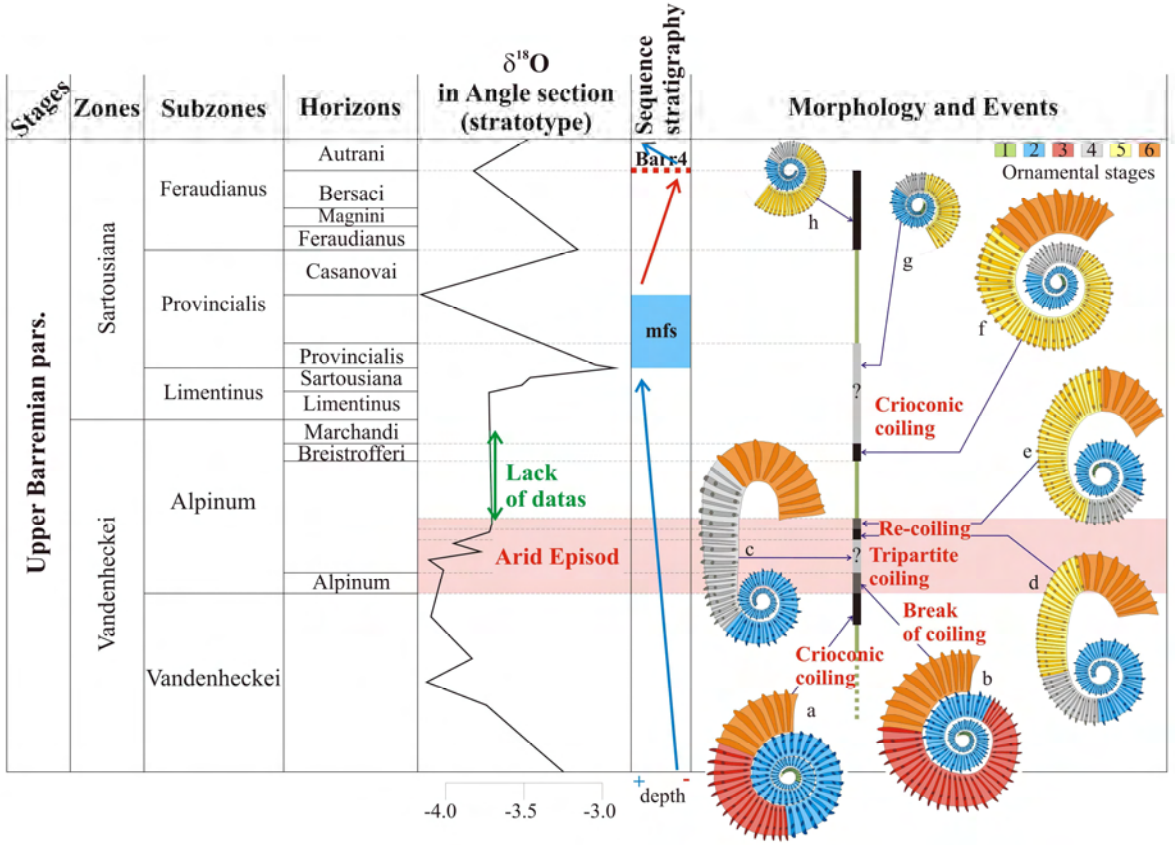


Figure 62. Evolution des *Gassendiceras* mise en parallèle avec la courbe isotopique du $\delta^{18}O$ (données d'après Baudin et al., 2005) et avec la séquence stratigraphique (données d'après Arnaud, 2005) dans le Barrémien du stratotype d'Angles, Sud-Est de la France (coupe A non modifiée, Fig. 12). Le manque dans les données correspond au levé incomplet entre les bancs 156-5 à 156-6 en raison de failles synsédimentaires non prises en compte dans la coupe de référence (voir supra Chapitre 5.1.1). Les espèces et leurs stades ornementaux (à l'échelle) sont les mêmes que pour la Figure 61. Seule la morphologie adulte des espèces g et h est inconnue ; mfs : maximum flooding surface.

Chaque fois qu'elle a pu être documentée, la variabilité au sein de chaque espèce de *Gassendiceras* est axée autour de morphotypes graciles plutôt péramorphiques et de morphotypes robustes plutôt pédomorphiques, avec la présence de tous les intermédiaires, ce que ne remet pas en cause la découverte de la variabilité tripolaire chez *G. alpinum* (cf. supra). Par ailleurs, la tendance évolutive observée pour le genre *Gassendiceras* est plutôt péramorphique, avec la dérive globale de la variabilité vers les formes les plus graciles au cours du temps. Etant donné qu'il est reconnu que les ammonites sont souvent influencées par les conditions environnementales (e.g. Kennedy & Cobban, 1976 ; Jacobs et al., 1994 ; Delanoy & Magnin, 1994 ; Westermann, 1996 ; Wilmsen & Mosavinia, 2010), il semblait intéressant de mettre en parallèle la canalisation évolutive des *Gassendiceras* avec les variations environnementales. Dans le Sud-Est de la France, les observations sur les Hemihoplitidae confirment qu'au sein de la même espèce, les formes les plus robustes (section des tours plus haute que large, ombilic plus ouvert, ornementation plus forte) sont généralement plus fréquentes dans le domaine néritique et à l'opposé plus rares dans le domaine pélagique (obs. pers.). Or la séquence est généralement de type transgressive dans la Zone à Vandenheckei et une partie de la Zone à Sartousiana dans le secteur du Sud-Est de la France (Hardenbol et al., 1998; Arnaud, 2005), ce qui tend à augmenter progressivement la

profondeur de la colonne d'eau au cours de cette période. Il est donc tentant d'interpréter les résultats évolutifs obtenus comme une sélection constante des *Gassendiceras* tout au long de leur histoire, les individus les plus graciles ayant été favorisés aux dépends des plus robustes en raison des variations eustatiques.

Par ailleurs, les modifications d'enroulement chez les *Gassendiceras* (en particulier avec l'acquisition d'une morphologie tripartite par l'expression temporaire de processus néoténique de type post-déplacement) sont plus difficiles à expliquer. Certaines études (Guex, 2001, 2006 ; Reboulet, 2007, 2008) suggèrent des connexions avec un stress environnemental pour expliquer le déroulement de la coquille des ammonites dans une lignée évolutive. Ainsi, la possibilité d'un stress environnemental dû à des variations de température et de la productivité trophique de l'océan au cours de conditions instables a déjà été considérée pour le déroulement du genre d'ammonite Valanginien *Himantoceras* Thieuloy, 1964. Pour ce dernier genre, les changements paléoécologiques sembleraient avoir conditionnés le réajustement de la morphologie de la coquille (cf. Reboulet, 2008, p. 90). De telles hypothèses appliquées à la tripartition temporaire observée chez les *Gassendiceras* seraient spéculatives et difficile à tester, même si ce déroulement semble contemporain avec certaines spécificités environnementales :

- Le $\delta^{18}O$ est reconnu pour être un proxy paléoclimatique valide. Le minimum atteint dans le Bassin Vocontien au cours de la Zone à Vandenheckei (-4,15‰ via la méthode d'analyse sur échantillon complet *in* Baudin et al., 2005, voir aussi Wissler et al., 2002 – Fig. 62) serait significative d'une augmentation relative des paléotempératures.

- Le minimum de $\delta^{18}O$ mesuré dans le Bassin Vocontien est concomitant avec la décroissance locale des taux de kaolinite dans les sédiments (Baudin et al., 2005), qui est un autre proxy paléoclimatique. Ce proxy indique ici un climat plus aride (Yans et al., 2008) avec une diminution significative des apports détritiques (Baudin et al., 2005), et ainsi une moindre fertilisation des eaux (Fig. 62).

- Ces deux évènements apparaissent proche de l'existence d'un pic de $^{87}Sr/^{86}Sr$ à la base du Barrémien supérieur, ou au sommet du Barrémien inférieur, dont la connexion avec le volcanisme d'Ontong Java est toujours débattu (cf. McArthur et al., 2003, et Baudin et al., 2009).

9. Evolution des *Pseudoshasticrioceras*

Sur le plan stratigraphique, (Fig. 9), *Pseudoshasticrioceras bersaci* succède immédiatement à *Pseudoshasticrioceras magnini* de l'Horizon à Magnini, et il précède *Pseudoshasticrioceras autrani* de l'Horizon à Autrani.

Tout comme pour de nombreux autres groupes d'ammonites, la durée et l'apparition des différents stades ontogéniques sont déterminantes dans les tendances évolutives (Dommergues et al., 1986). Ainsi, au cours du temps, on observe une retardation (néoténie) des stades ornementaux entre *Pseudoshasticrioceras quereilhaci*, *Pseudoshasticrioceras magnini* et *Pseudoshasticrioceras bersaci*, en raison principalement d'un allongement du stade trituberculé (variante du stade barremense). Il faut noter que ce processus est l'inverse de celui connu chez les *Gassendiceras* (cf. supra), où le stade barremense tend à diminuer au cours du temps. A partir de *P. autrani*, on observe une réduction brutale des stades barremense et camereiceras, ainsi qu'une importante diminution de taille, probablement déjà amorcée chez *P. magnini*. Cette rupture dans la continuité évolutive des *Pseudoshasticrioceras* peut être mise en parallèle avec certains événements extrinsèques comme la baisse contemporaine du niveau marin (limite de séquence SbB4 *in* Arnaud, 2005), qui précède la transgression marine de la base de la Zone à Giraudi. Ces changements ont pu

également causer la distinction morphologique avec le genre *Imerites*. De nouveaux spécimens (Bert et al., 2009) montrent clairement un lien direct entre les dernier *Pseudoshasticrioceras* et les premier *Imerites*.

10. Origine et évolution des *Imerites*

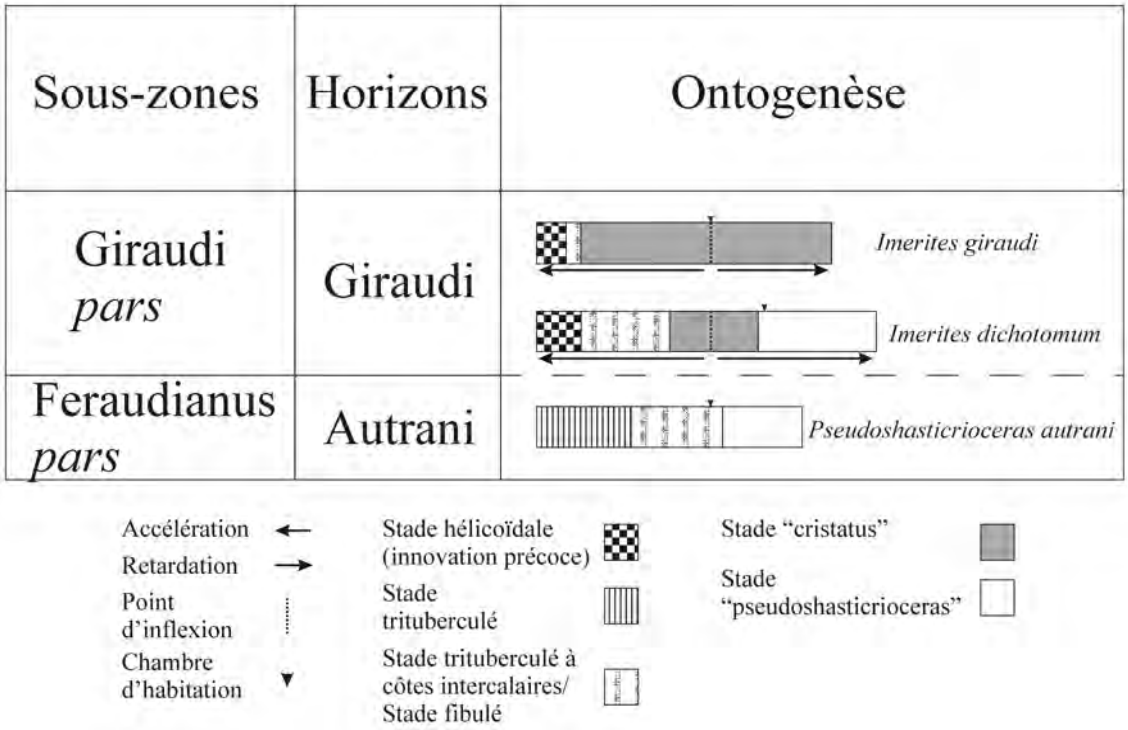


Figure 63. Evolution des stades ontogéniques entre *Pseudoshasticrioceras autrani*, *Imerites dichotomus* et *I. giraudi* macroconques. Les cartouches sont à l'échelle. Le stade camereiceras d'*I. giraudi* n'est pas représenté (nouveau matériel inédit), et le positionnement de sa chambre d'habitation est à déplacer vers les grands diamètres.

Comme on l'a déjà vu, dès l'introduction du genre, l'origine des *Imerites* était habituellement établie parmi les Heteroceratidae, malgré les remarques de Kilian (1907-1913) et surtout de Sarkar (1955) à ce sujet. Depuis, Kakabadze a entériné cette hypothèse (1971) et a proposé le genre *Heteroceras* comme groupe souche d'*Imerites*. Cette acceptation est essentiellement basée sur la présence, commune au deux genres, d'une partie hélicoïdale dans les tous premiers stades de développement de la coquille. Cependant, cette hypothèse pose problème sur le plan ornemental et ne rend pas compte des spécificités d'*Imerites.*

Les avancées dans les connaissances paléontologiques de ce genre permettent à présent d'établir un lien entre les premiers *Imerites* et les derniers représentants du genre *Pseudoshasticrioceras* (biohorizon à Autrani), de part la convergence morphologique très forte et la répartition stratigraphique successive de ces deux genres (Fig. 63). Plus précisément, il est possible d'envisager une filiation directe entre *Pseudoshasticrioceras autrani* et *Imerites dichotomus*. Les caractéristiques morphologiques communes entre ces deux espèces sont : (1) l'aspect pincé de la section et l'encadrement serré du ventre par les tubercules péri-ventraux (Fig. 56) ; (2) les tubercules péri-ventraux qui peuvent être très légèrement pincés dans le sens de l'enroulement ; et (3) l'aspect semblable des côtes sur la loge d'habitation (=stade adulte de type camereiceras). L'apparition d'un stade turriculé chez *Imerites* peut être considérée comme le résultat d'une innovation précoce (Fig. 63). Il remplace le stade à côtes trituberculées (variante du stade barremense) connu dans les tours jeunes de *Pseudoshasticrioceras autrani*. D'autre part, la tritubercultion des

Pseudoshasticrioceras fait place, de manière accélérée, à la bituberculation des *Imerites* par l'intermédiaire des faibles renflements vestigiaux périombilicaux observés sur les côtes d'*Imerites dichotomus*. Ainsi, le stade à côtes fibulées, surtout présent chez *Imerites dichotomus*, est vu ici comme une transformation du stade trituberculé à côtes intercalaires de *Pseudoshasticrioceras autrani* (Fig. 63). Cette transformation est consécutive à l'apparition soudaine du stade turriculé qui crée un déséquilibre de construction de la coquille par des contraintes mécaniques. L'apparition d'un nouveau stade (=stade cristatus) chez les *Imerites* est le résultat de la manifestation d'un point d'inflexion dans la succession ontogénique (Fig. 63), à partir duquel le développement est retardé sur la loge d'habitation adulte.
Le passage d'*Imerites dichotomus* à *Imerites giraudi* s'effectue par un développement ontogénique accéléré du stade ornemental à côtes fibulées, ce qui entraîne son extrême réduction ou quasi disparition (Fig. 63). En revanche, au cours de l'ontogenèse d'*Imerites giraudi*, le point d'inflexion permet au stade intermédiaire cristatus d'envahir une grande partie des tours adultes avec la retardation du stade de type camereiceras qui est relégué en fin de chambre d'habitation (dernier quart de tour, données inédites). Chez les microconques, la tripartition disparaît, ainsi que le stade ornemental à côtes fibulées qui est remplacé par un stade à côtes tuberculées de type cristatus.

B. OXFORDIEN

Variabilité et évolution de quelques groupes remarquables de l'Oxfordien inférieur (pars) et moyen

B. OXFORDIEN
Variabilité et évolution de quelques groupes remarquables de l'Oxfordien inférieur (pars) et moyen

1. Cadre biostratigraphique

Le cadre biostratigraphique utilisé ici est celui proposé par Cariou et al. (1997), et adapté par Bert (2004a, fig. 1a) en particulier pour l'utilisation de l'Horizon à Arkelli (Głowniak, 2000) au sommet de la Sous-zone à Vertebrale, et l'utilisation de l'Horizon à Antecedens à la base de la Sous-zone à Antecedens sus-jacente (Tableau 21).
D'après les données de la littérature, il semble que la morphologie « plicatilis » apparaisse antérieurement à l'horizon du sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Gygi, 2000a ; Głowniak, 2002), ce qui tend à rendre difficile l'utilisation de *Liosphinctes plicatilis* (Sowerby, 1817) pour le caractériser. L'utilisation de *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* Głowniak, 2000 est préférable en raison de (1) son apparition à la base de cet intervalle, (2) son abondance et (3) sa large répartition (France, Angleterre, Pologne). Cette espèce a été utilisée comme indice de sous-zone par Głowniak (2000) en Pologne. Dans le cadre de la présente zonation, ce même intervalle est situé dans la Sous-zone à Vertebrale et correspond plutôt à un horizon. L'Horizon à Wysokae, lui aussi introduit par Głowniak (2006), est également utilisé dans ce schéma biostratigraphique à l'extrême sommet du la Sous-zone à Vertebrale. A la base de la Sous-zone à Antecedens, l'abondance de l'espèce indice, et le fait qu'elle appartienne très vraisemblablement à la même lignée évolutive que *P. (O.) arkelli* (probablement *via P. (O.) wysokae*), incite à utiliser l'Horizon à Antecedens. A la base de la Sous-zone à Vertebrale, l'utilisation de l'Horizon à Patturatensis est malaisée, étant donné que le maximum de répartition de cette espèce est situé dès la Sous-zone à Cordatum (Gygi, 2000a, p. 80). Son remplacement a donc été préconisé (Bert, 2004), et dans l'attente d'un meilleur indice, *Gregoryceras defayae* Bert et al., 2003 permet de caractériser cet intervalle.

2. Localités étudiées

La plupart des fossiles oxfordiens étudiés dans les chapitres suivants proviennent d'un certain nombre de coupes échantillonnées banc par banc, et situées principalement dans le Sud-Est de la France, ou dans d'autres régions (Poitou, Espagne, Afrique du Nord). Une attention particulière a été donnée aux sites de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, S-E de la France) que j'ai échantillonnés personnellement. Une partie des autres coupes sont le résultat d'échantillonnages plus anciens, et ont déjà fait l'objet de publications en collaboration (Bert & Enay, 2004 ; Bert et al., 2009).

2.1. La Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, S-E de la France)

2.1.1. Localisation géographique et contexte géologique

La Montagne du Cheiron, entre Estéron et pays Grassois (à une vingtaine de kilomètres au Nord-Ouest de Nice - Fig. 64), appartient aux chaînes subalpines méridionales. Entre Coursegoules et Bézaudun-les-Alpes (à l'Est du massif), la chaîne forme un anticlinal dont l'érosion de la partie septentrionale a rendu visibles les dépôts callovo-oxfordiens. Au Nord, le Cheiron est séparé de la chaîne Jurassique du Mont Vial par le synclinal crétacé-tertiaire de Saint-Antonin où l'Estéron a creusé son lit. Au Sud, il est bordé par le bassin synclinal à cœur

crétacé de Coursegoules constitutif de la haute vallée de la Cagne. Ce bassin est juxtaposé par le Nord au plateau de Saint-Barnabé ; ce dernier est constitué pour l'essentiel de terrains calcaires du Jurassique terminal, ce qui détermine son modelé karstique. Son extrémité Sud est matérialisée par le chaînon des Baous qui chevauche, par contact anormal du trias gypseux, le complexe tertiaire de Tourrette-sur-Loup/Saint-Jeannet/Vence.

	Biozones	Sous-zones	Biohorizons
Supérieur	Planula	Galar / Gigantoplex	Gigantoplex
			Grandiplex
		Planula	Praecursor
			Tonnerense
			Minutum
	Bimmammatum	Hauffinianum	Hauffinianum
		Bimammatum	Bimammatum
		Berrense	Berrense
		Semimammatum	Semimammatum
	Bifurcatus	Grossouvrei	Grossouvrei
		Stenocycloides	« Duongae »
			« Bifurcatoides »
Moyen	Transversarium	Rotoides	Rotoides
		Schilli	Subschilli
			Schilli
		Luciaeformis	Luciaeformis
			Nectobrigensis
		Parandieri	Parandieri
	Plicatilis	Antecedens	Tenuiserratum
			Antecedens
		Vertebrale	Wysokae
			Arkelli
			Defayae
Inférieur	Cordatum	Cordatum	Cordatum
		Costicardia	Costicardia
		Bukowskii	Bukowskii
	Mariae	Praecordatum	Praecordatum
			Alphacordatum
			Praemartini
		Scarburgense	Woodhamense
			Scarburgense
			Elizabethae (Peltoceratoides)

Tableau 21. Zonation de l'Oxfordien, d'après Cariou et al. (1997), émendé Bert (2004) et Głowniak (2006).

Le Cheiron continue à l'Ouest les structures orientées Est-Ouest de l'Arc de Castellane (Fig. 7), auquel il est encore rattaché et qui disparaissent rapidement à l'Est (en rive gauche du Var), au niveau des structures orientées Nord-Sud de l'Arc de Nice (chaîne du Férion, Mont Chauve d'Aspremont).

2.1.2. Paléogéographie régionale

Dans le Bassin du Sud-Est de la France, l'Oxfordien est généralement représenté dans la « zone dauphinoise », par une épaisse succession argileuse, les « Terres-Noires ». Sur les bordures de cette zone de forte subsidence existe une plate-forme réduite, nettement plus carbonatée. Ces deux zones sont habituellement séparées par une série « mixte », ou de transition, avec des faciès intermédiaires. Dans les Alpes-Maritimes, cette zone mixte de l'Arc de Castellane (Dardeau, 1983 ; Dardeau & Marchand, 1979, 1982), entre la Chaîne du Mont Vial et la Montagne du Cheiron, effectue la transition entre les faciès argileux des épaisses séries de marnes noires du bassin subsident du Dôme du Barrot (au Nord du Var) et les séries

carbonatées des plateaux calcaires ou dolomitiques (« calcaires blancs de Provence ») de la plate-forme Provençale au Sud.

Figure 64. Situation géographique de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). En bleu, le Callovo-Oxfordien.

2.1.3. Historique

La partie Est de la montagne du Cheiron (entre Bézaudun-les-Alpes et Coursegoules), est connue depuis longtemps pour fournir des fossiles de l'Oxfordien (ex.- « Argovien » et ex.- « Rauracien » des auteurs). En 1902, Kilian & Guébhard y décrivirent quelques localités où affleure un banc parfois grumeleux, tantôt jaune à passées ferrugineuses, tantôt vert glauconieux, souvent riche en restes d'ammonites. Ils figurent à cette occasion un spécimen fragmentaire d'*Aspidoceras* cf. *lemani* (Favre) (en réalité un *Paraspidoceras colloti* Zeiss, 1962).
En 1935, Lanquine a signalé et figuré (pl. 14, fig. 4) une ammonite qu'il nomme *Peltoceras toucasi* d'Orb. sp. var. *riazi* de Grossouvre provenant du gisement « sous-Bézaudun ». Ce spécimen a été retrouvé dans les collections de Jussieux (Paris), et réattribué à *Gregoryceras fouquei* (Spath, 1913). Lanquine ne donne aucune précision stratigraphique mais signale qu'il y a également récolté *Ochetoceras canaliculatum*. Après avoir revisité les gisements oxfordiens de cette région, il apparaît que le *Gregoryceras* récolté par Lanquine provient d'un autre niveau de calcaire grumeleux fossilifère, daté de l'extrême sommet de l'Oxfordien moyen, et surtout de la base de l'Oxfordien supérieur. Ces niveaux sont toujours caractérisés dans la région par la présence de grands *Sowerbyceras* et de *Perisphinctes panthieri* Enay, 1966, ce qui n'est pas le cas pour le niveau moyen décrit par Kilian & Guébhard.
Plus récemment, Dardeau (1983), dans le cadre de sa synthèse sur le Jurassique des Alpes-Maritimes, a étudié un affleurement d'Oxfordien moyen situé au niveau de l'embranchement des routes D 8 et D 208, un peu au Sud du village de Bézaudun-les-Alpes. Il dit du premier niveau de sa séquence 6 (p. 169) : *«[...] calcaire rognoneux plus ou moins conglomératique, très glauconieux, mélangé avec une dolomie jaunâtre, et renfermant de nombreuses*

ammonites de l'Oxfordien moyen [...]». Cet affleurement, toujours en parti visible, n'est plus exploitable depuis plusieurs années en raison de la pose d'un grillage anti-éboulements.
Les gisements de ce secteur ont fait l'objet depuis une dizaine d'années de plusieurs travaux qui ont permis d'en détailler le contenu ammonitologique (Bert, 2003, 2004, 2008, 2009 ; Bert & Bonnot, 2004 ; Bert et al., 2003). La poursuite de ces travaux devrait amener une révision des faunes d'ammonites de l'Horizon à Arkelli (en cours).

2.1.4. Lithologie

Les récoltes menées dans les affleurements de la Montagne du Cheiron ont permis de mettre en évidence le banc décrit par Dardeau (n°100a). Il est situé à peu près au milieu d'une vire argileuse. Cette vire est située immédiatement au dessus d'une série de calcaires en plaquettes daté du Callovien, et peut-être aussi d'une partie de l'Oxfordien basal. La première partie de la vire argileuse (sous le banc 100a – Fig. 65) est datée de l'Oxfordien inférieur (Zone à Cordatum). Au-dessus du banc 100a, on observe un lit d'argile noduleuse et glauconieuse à fossiles mal conservés (100b) surmonté d'un petit banc de calcaire grumeleux fréquemment fossilifère (100c), mais d'épaisseur inconstante (0-15 cm). Ce banc est lui-même surmonté d'un niveau argileux d'environ 10 cm d'épaisseur (de 0 à 15 cm) souvent riche en fossiles (niveau 100d) et en nodules carbonatés. On note la présence de glauconie, en faible quantité, notamment sous forme d'enduit au contact des nodules et des fossiles, mais aussi plus diffuse dans la matrice argileuse. C'est ce niveau particulier qui a livré la plus grande partie de la faune étudiée ici. Juste au dessus, on observe un banc calcaire d'environ 15 cm (101) : les fossiles y sont rares (surtout localisés à la base) et la faune y est exclusivement constituée d'ammonites. Au dessus survient un épisode métrique plus argileux où les ammonites sont peu fréquentes et souvent fragmentaires ; il est généralement séparé des niveaux précédents par un lit d'argile ferrugineuse à nodules plus ou moins phosphatés et/ou glauconieux. La coupe se poursuit par un ensemble de bancs calcaires qui forment une barre dans la topographie. Cette partie de la coupe n'a livré que très peu de fossiles. Les niveaux argilo-grumeleux à grands *Sowerbyceras* sont situés immédiatement au dessus de cette barre calcaire.

Remarque
Les travaux systématiques effectués au cours de ces presque vingt dernières années consistent en sept excavations numérotées de B1 à B7 (dans l'ordre des chantiers) situées à proximité du village de Bézaudun. Trois autres excavations à proximité de Coursegoules sont notées CH, CH2 et FY. Ces indications sont portées directement sur les fossiles. En dehors de ces excavations, le niveau 100d s'est montré très peu fossilifère avec des ammonites très mal conservées. Tous les sites ont bien entendu été comblés après les fouilles.

2.1.5. Contenu faunique

L'exploitation méthodique des séries oxfordiennes des environs de Bézaudun-les-Alpes a permis de réunir plusieurs miliers d'ammonites. Dans les coupes étudiées, le banc 100a correspond au premier niveau de la séquence 6 de Dardeau. Les fossiles y sont très rares et souvent fragmentaires ; néanmoins, ce banc a livré un *Peltoceratoides* sp. dans la région d'Aspremont (à l'est du Var, Alpes-Maritimes).
Le niveau argileux 100b n'a livré que quelques *nuclei* d'ammonites mal conservés (*Perisphinctes* sp.).

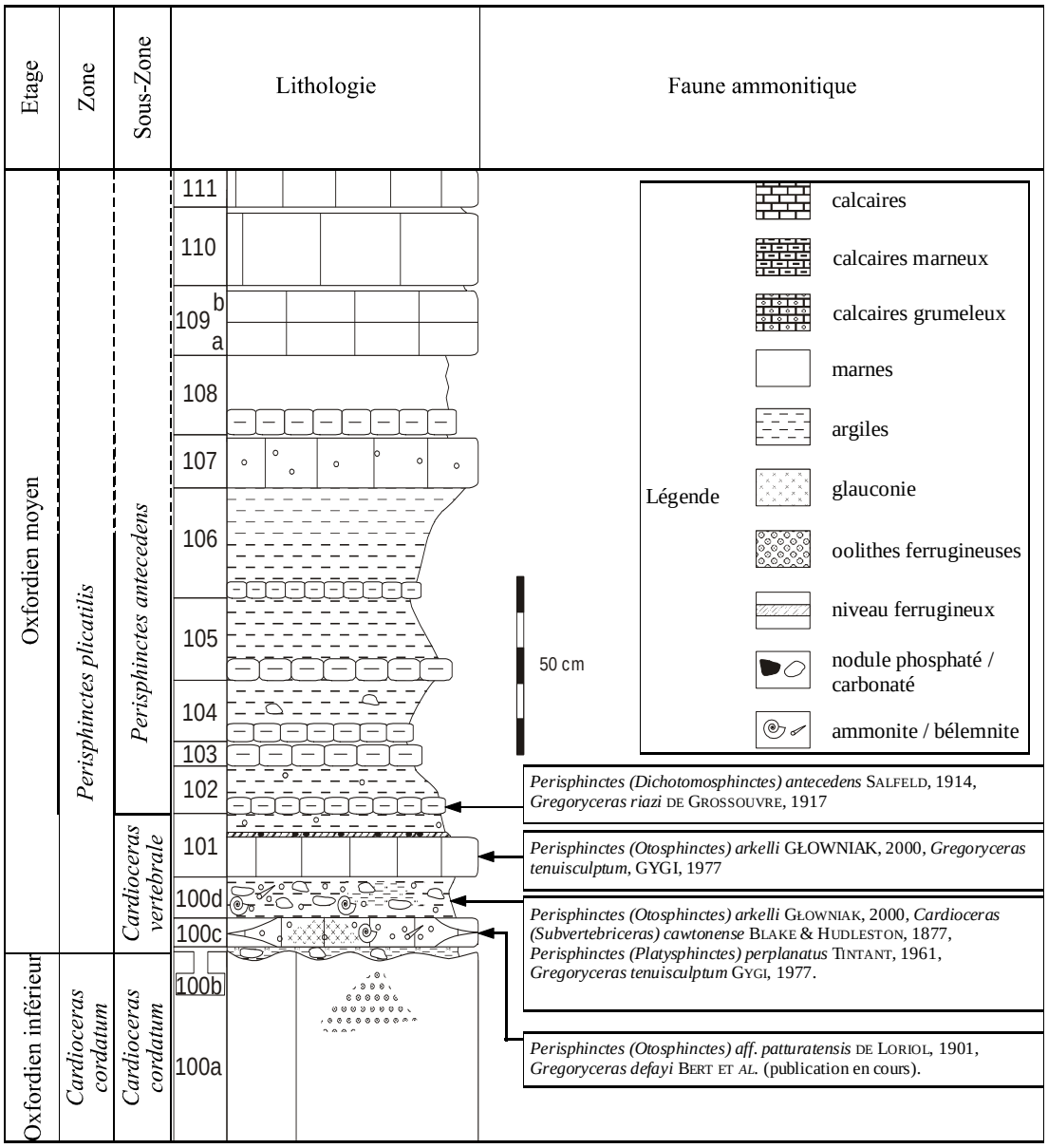


Figure 65. Biostratigraphie et lithologie de la base de l'Oxfordien moyen de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France).

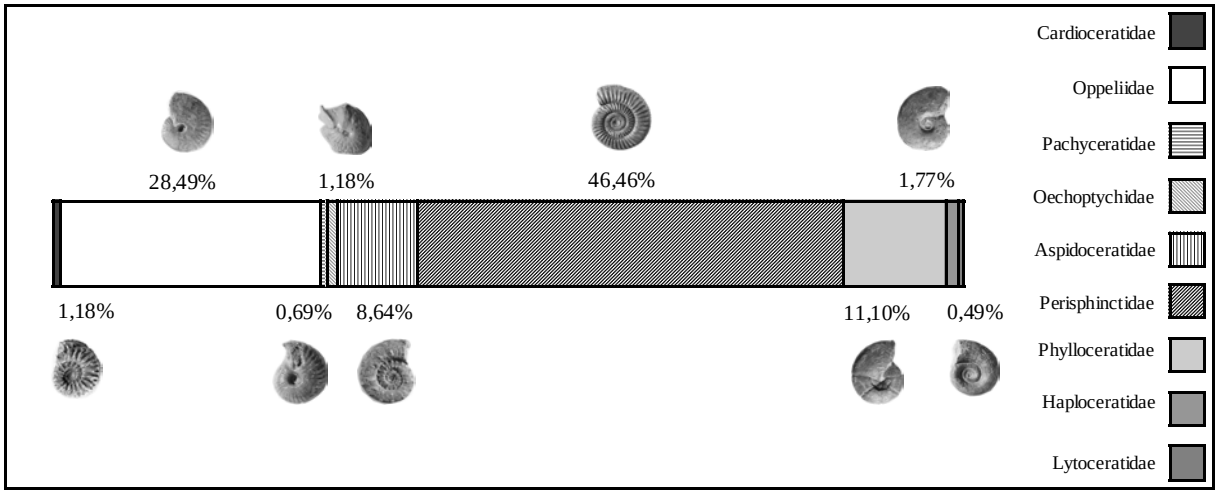


Figure 66. Répartition des familles d'ammonites dans le niveau 100d (comptage effectué sur *N*=1018).

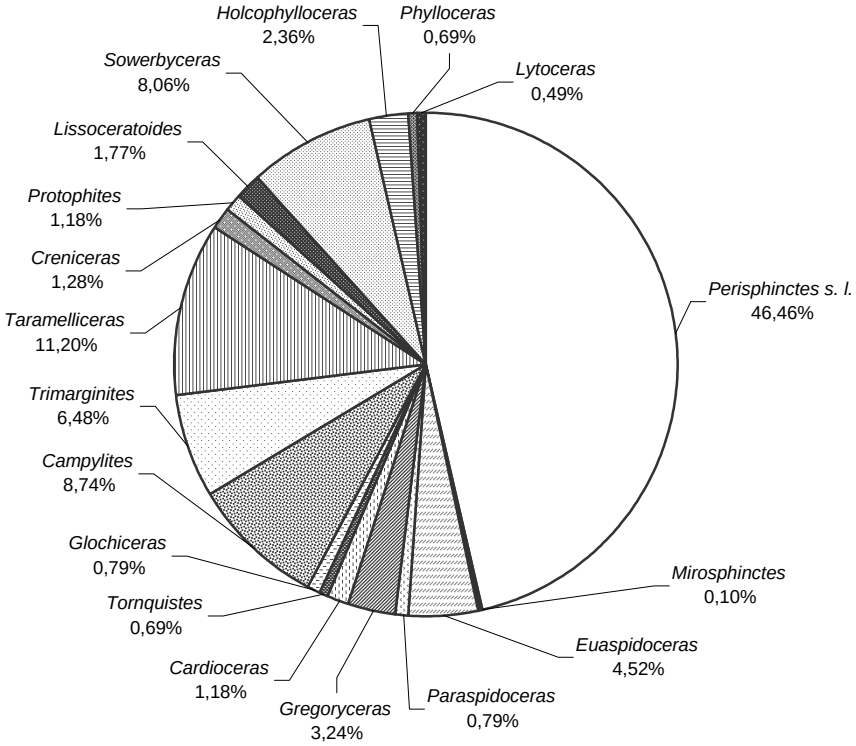


Figure 67. Répartition des genres d'ammonites récoltées dans le niveau 100d (comptage effectué sur *N*=1018).

Le niveau 100c est un peu plus fossilifère et les céphalopodes sont les fossiles les plus fréquents [*Gregoryceras defayae* Bert et al. 2004, *Perisphinctes (Otosphinctes)* aff. *paturattensis* de Loriol, 1901, *Hibolites hastatus* Blainville, 1827].
Les ammonites du niveau 100d sont associées à de grandes bélemnites du groupe *Hibolites hastatus*, à de rares nautiles (*Pseudaganides pulchellus* Tintant et al., 2002) et à une faune benthique constituée de lamellibranches, de brachiopodes, de gastéropodes, d'échinodermes [échinides comme *Collyrites (Cardiopelta) capistrata* Desmoulin, 1837 et crinoïdes], de polypiers ahermatypiques, de bryozoaires encroûtants et de serpules.
Au sein des ammonites, on constate une très forte diversité puisque 22 genres, regroupés au sein de 9 familles, ont été identifiés (Fig. 66-67) : Perisphinctidae (46,46%) : *Perisphinctes*, *Passendorferia*, *Platysphinctes*, *Liosphinctes* ; Aspidoceratidae (8,64%) : *Euaspidoceras*, *Mirosphinctes*, *Paraspidoceras*, *Gregoryceras* ; Cardioceratidae (1,18%) : *Cardioceras* ; Pachyceratidae (0,69%) : *Tornquistes* ; Oppeliidae (28,49%) : *Trimarginites*, *Campylites*, *Ochetoceras* (formes primitives), *Taramelliceras*, *Glochiceras*, *Creniceras* ; Oecoptychiidae (1,18%) : *Protophites* (=Pachyceratidae pour Bert, 2009) ; Haploceratidae (1,77%) : *Lissoceratoides* ; Phylloceratidae (11,10%) : *Holocophylloceras*, *Phylloceras*, *Sowerbyceras* ; Lytoceratidae (0,49%) : *Lytoceras*. Curieusement aucun représentant du genre *Calliphylloceras* n'a été trouvé à ce jour.

2.1.6. Biostratigraphie

Le spécimen de *Peltoceratoides* sp. récolté dans l'équivalent du banc 100a dans la région d'Aspremont (à l'est du Var, Alpes-Maritimes) indique clairement la présence de la partie supérieure de la Sous-zone à Cordatum (Oxfordien inférieur).
Le niveau argileux 100b n'a jusqu'à présent pas fourni de fossiles caractéristiques ou suffisamment bien conservés pour en permettre une datation fiable. Néanmoins, sa position

intermédiaire par rapport aux bancs 100a et 100c le situe approximativement entre le sommet de la Sous-zone à Cordatum et la base de la Sous-zone à Vertebrale.
Le niveau 100c a livré deux spécimens de *Gregoryceras defayae* et plusieurs spécimens de *Perisphinctes (Otosphinctes)* aff. *paturattensis*, ce qui indique la partie inférieure de la Sous-zone à Vertebrale et plus précisément l'Horizon à Defayae.
Les espèces récoltées dans le niveau 100d indiquent sans ambiguïté l'Horizon à Arkelli au sommet de la Sous-zone à Vertebrale : présence conjuguée d'une forme primitive de *Cardioceras (Subvertebriceras) cawtonense* (Blake & Hudleston, 1877), de *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* Głowniak, 2000, *Perisphinctes (Otosphinctes) auriculatus* Arkell, 1937, *Perisphinctes (Otosphinctes) pulvinus* Enay, 1966, *Perisphinctes (Arisphinctes) helenae* de Riaz, 1898, *Perisphinctes (Arisphinctes) cotovui* (Simionescu, 1907), *Perisphinctes (Arisphinctes) pickeringius* (Young & Bird, 1822), *Perisphinctes (Arisphinctes) trifidus* (Sowerby, 1821), *Perisphinctes (Kranaosphinctes) promiscuus* (Bukowski, 1887), *Perisphinctes (Kranaosphinctes) kranaus* (Buckman, 1921), *Perisphinctes (Kranaosphinctes) cyrilli* (Neuman, 1907), *Platysphinctes perplanatus* Tintant, 1961, *Liosphinctes plicatilis* (Sowerby, 1817), *Liosphinctes laevepickeringius* Arkell, 1937, *Euaspidoceras davouxi* Bert & Bonnot 2004, *Paraspidoceras colloti* Zeiss, 1962, *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1874) et *Protophites vannii* Bert, 2003. La faible épaisseur des sédiments pour un seul horizon, associée à l'abondance des fossiles, évoque un phénomène de concentration (dépôt très faible pendant un temps relativement court – Marchand & Tarkowski, 1992). A noter que la plupart des grands Perisphinctidae sont localisés à la base du niveau 100d, ce qui pourrait correspondre au « niveau à grands Perisphintidae » reconnu par Courville dans le Centre-Est de la France (comm. pers.). La proximité des coupes, ainsi que l'homogénéité lithologique, stratigraphique et paléontologique du niveau argileux 100d, a conduit à réunir tout le matériel récolté dans ce banc au sein d'un même échantillon (Bert et al., 2003).
Le niveau 101, qui a livré un exemplaire de *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ainsi que plusieurs spécimens de *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli wysokae* Głowniak, 2000, est encore daté de l'extrême sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Horizon à Wysokae).
Le niveau 102, où a été récolté *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917), renferme aussi *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) antecedens* Salfeld, 1914. Pour cela, il est daté de l'Horizon à Antecedens situé à la base de la Sous-zone à Antecedens.

2.2. Les Clues de Chabrières (Alpes de Haute-Provence, S-E de la France)

Les faunes d'ammonites des Clues de Chabrières (Fig. 68) ont déjà fait l'objet de nombreux travaux, mais l'étude des *Gregoryceras* de ce gisement n'a été abordée antérieurement que par Duong en 1974. Dans sa thèse restée inédite, elle entreprit la révision de ce genre à partir du matériel abondant et bien repéré en provenance des deux niveaux 5b et 5c de Chabrières et qu'elle a daté du sommet de la Zone à Transversarium, sans plus de précision. Elle disposa en outre de plusieurs autres individus de localités différentes, plus ou moins bien repérés stratigraphiquement.

2.2.1. Conditions de gisement et âge du niveau 5

Le niveau 5 correspond à un ensemble marno-calcaire grumeleux, épais de 0,70 m, en retrait par rapport aux deux ensembles plus calcaires qui l'encadrent et qui forment une barre en surplomb. Un banc calcaire discontinu, plus ou moins épais selon les affleurements, permet de séparer trois niveaux : (a) 0,10 m de marne grumeleuse, (b) 0,10 m de calcaire à débit rognoneux, riche en faune et (c) 0,50 m de marno-calcaire grumeleux. Sur le plan lithologique (Fig. 69), les niveaux 5b et 5c sont peu différenciés et leur contact n'est pas toujours très net.

Le niveau 5c livre peu de fossiles, le plus souvent au contact de 5b et beaucoup de formes attribuées à 5c en collection sont soudées à un support de calcaire 5b.

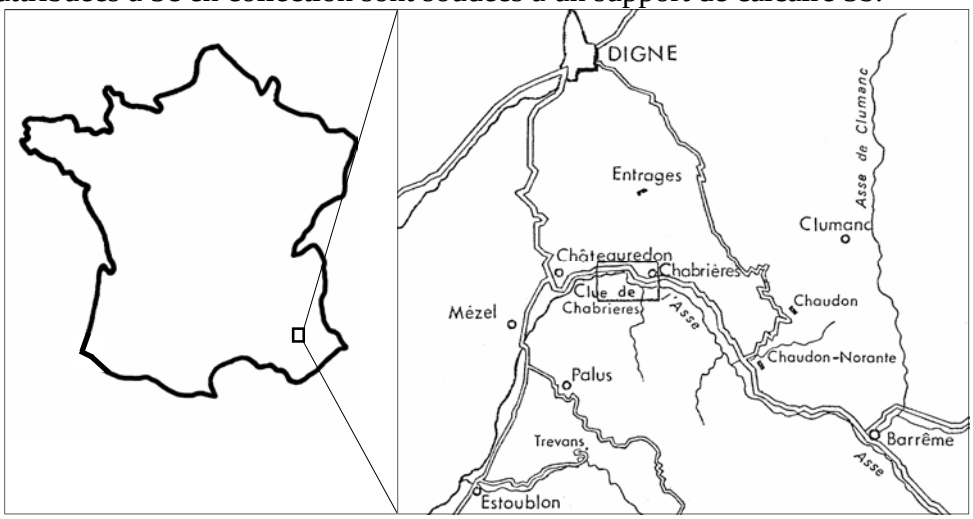


Figure 68. Situation géographique des Clues de Chabrières (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France). Modifié d'après Duong, 1974.

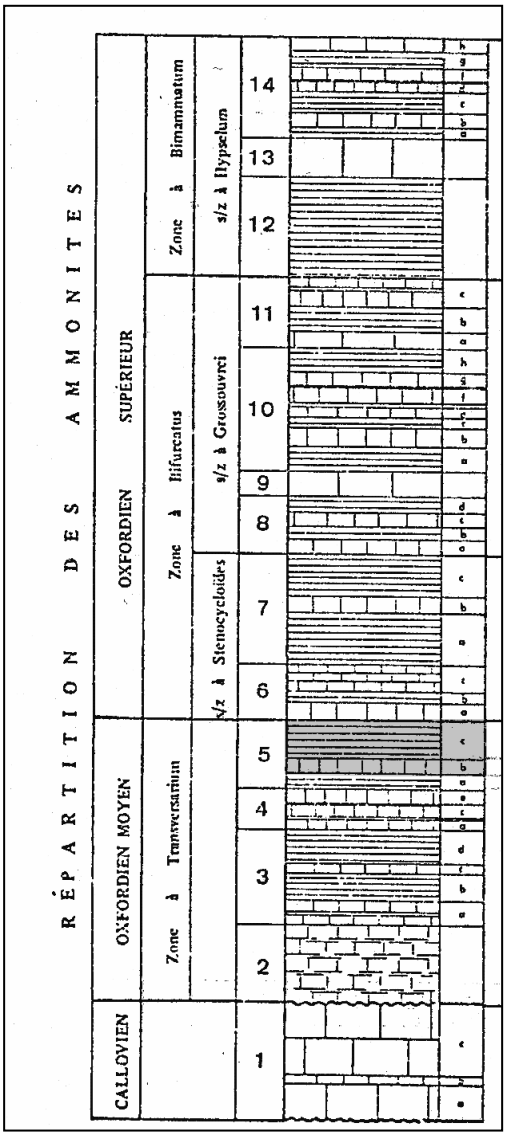


Figure 69. Coupe lithologie de l'Oxfordien de Chabrières (d'après Duong, 1974).

En fonction des faunes d'ammonites autres que les *Gregoryceras*, il est possible de confirmer l'attribution par Duong du niveau 5 au sommet de la zone à *Gregoryceras transversarium* (*in* Cariou et al., 1997). L'examen de ces faunes, récoltées par Enay en collaboration avec Duong et de nouvelles récoltes (Enay), avec en particulier la présence de *Ochetoceras canaliculatum* (von Buch), *Ochetoceras hispidum* (Oppel), *Neoprionoceras* sp., *Trimarginites arolicus* (Oppel), *Glochiceras subclausum* (Oppel), *Taramelliceras dentostriatum* (Quenstedt), *Euaspidoceras tietzei* (Oppel), *Euaspidoceras* cf. *riazi* Collot, *Subdiscosphinctes* sp. et *Larcheria* sp. (forme involute), permet actuellement d'envisager une datation plus précise : la Sous-zone à Schilli. Cette datation est confirmée par Bonnot et par Marchand d'après l'étude préliminaire des *Euaspidoceras* et des Perisphinctidae (Bonnot et Marchand, communication orale). Dans l'état actuel des récoltes, il ne semble pas possible d'affiner la datation au rang de l'horizon, mais l'hypothèse de l'isochronie des *Gregoryceras devauxi* Bert & Enay, 2004 du niveau 5 peut-être acceptée. Le gisement est actuellement rendu difficile d'accès en raison de la pause de filets anti-éboulements.

2.3. Les coupes d'Espagne, Algérie et Tunisie

2.3.1 Biostratigraphie et datation des coupes

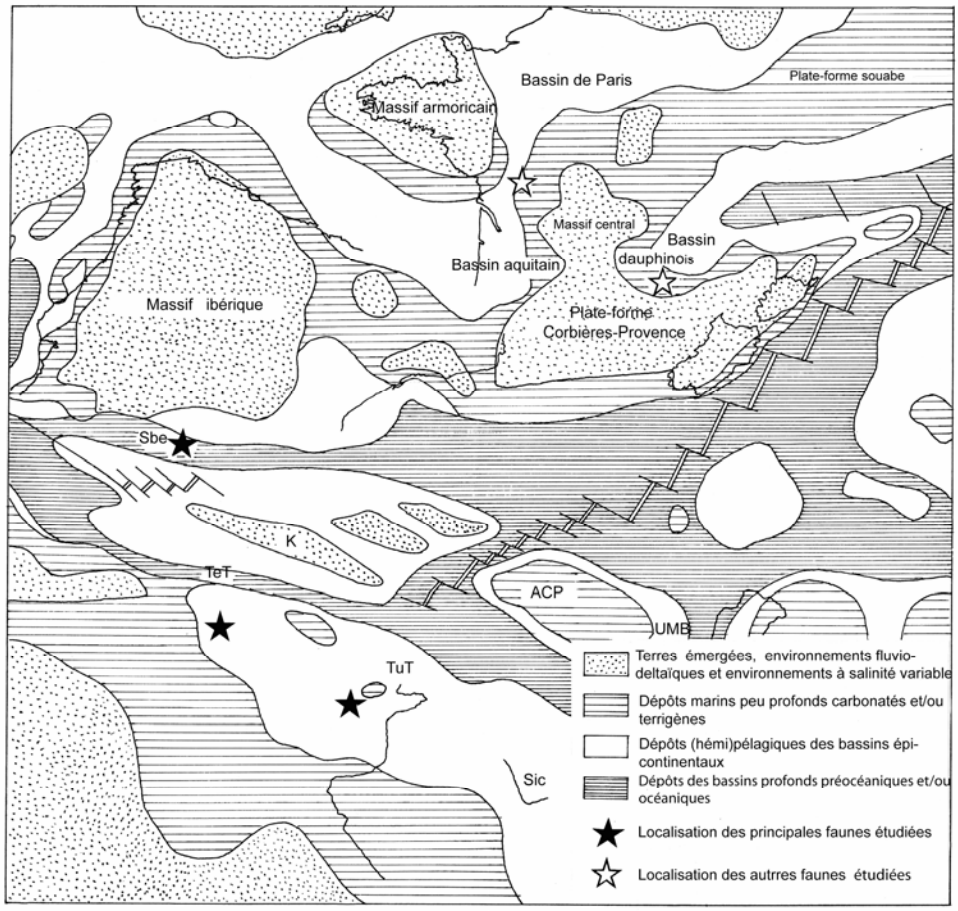


Figure 70. Carte paléogéographique de la Téthys présentant la localisation des faunes étudiées. Paléogéographie d'après la carte Kimméridgien de l'Atlas Peri-Tethys (Thierry et al., 2000). ACP : plate-forme apulienne ; K : Kabylie ; Sbe : Subbétique ; Sic : Sicile ; TeT : fosse tellienne ; TuT : fosse Tunisienne ; UMB : Ombrie-Marches.

Les *Gregoryceras* du sommet de l'Oxfordien moyen et de l'Oxfordien supérieur proviennent essentiellement de coupes d'Espagne méridionale, d'Algérie et de Tunisie (Fig. 70). Leur

situation dans le domaine téthysien et les différences de composition des faunes, sont à l'origine des difficultés de corrélation à l'échelle de référence des régions subméditerranéennes (Cariou et al., 1997). Bien que réduit en nombre d'individus, le matériel de ces régions (Poitou, Bassin du Sud-Est de la France), associé aux faunes subméditerranéennes de référence, est une donnée essentielle pour affiner la biostratigraphie des coupes téthysiennes.

2.3.2. Échelle biostratigraphique de référence et problème de datation des coupes

Le cadre biostratigraphique utilisé pour la datation des coupes téthysiennes (Espagne et Maghreb) est celui synthétisé par le Groupe français d'étude du Jurassique (Cariou et al., 1997 émendé Bert, 2004) pour l'Oxfordien moyen et supérieur. Pour l'Oxfordien inférieur, en l'absence des Cardioceratidae, des zonations encore en cours d'élaboration sont propres à l'Espagne et à l'Afrique du Nord. Ces zonations provisoires sont basées sur l'évolution des Taramelliceratinae (Tarkowski, 1990) ou celle des Perisphinctidae (Brochwicz-Lewinski, 1976, 1981 ; Meléndez, 1989 ; Fortwengler & Marchand, 1994).
Pour l'Oxfordien moyen, la zonation de référence (Tableau 21 et Fig. 71) est principalement basée sur les Perisphinctinae. Son utilisation est difficile dans le domaine téthysien sensu stricto (Sud de l'Espagne, Sicile, Afrique du Nord), où ces derniers sont la plupart du temps remplacés par les Passendorferiinae (voir Cariou et al., 1997). Les faunes associées (Oppeliidae, Aspidoceratidae) permettent d'identifier l'Oxfordien moyen et de séparer les deux zones (ou équivalents) à Plicatilis et à Transversarium, mais plus difficilement de reconnaître les subdivisions (sous-zones et horizons) distinguées par Cariou & Meléndez (1990) et Cariou et al. (1991). En Espagne méridionale, la situation est un peu meilleure pour l'Oxfordien supérieur grâce au repère fourni par les premiers *Dichotomoceras* Buckman, 1919. Par contre, en Algérie et en Tunisie, ce genre est beaucoup plus rare sinon absent, mais la faune associée d'Oppeliidae et d'Aspidoceratidae est la même que celle connue en Europe. Enfin, au toit des niveaux avec les derniers *Gregoryceras*, un autre élément de corrélation est donné par l'apparition du genre *Epipeltoceras* Spath, 1924.

2.3.3. Importance des *Gregoryceras* subméditerranéens

Compte tenu des difficultés à reconnaître les divisions biostratigraphiques standard dans les régions subméditerranéennes, plusieurs auteurs (Sequeiros, 1974 ; D'Arpa & Meléndez, 2004 ; Bert, 2004 ; Cecca & Savary, 2007) ont souligné l'intérêt d'une zonation parallèle basée sur le genre *Gregoryceras*. Ainsi, en l'absence des espèces index « standard », il a été nécessaire de se référer aux espèces de *Gregoryceras* présentes dans les deux domaines, dont la succession est donnée dans les travaux de Bert et al. (2003), Bert & Enay (2004) et Bert (2004) (cf. infra l'intérêt biostratigraphique des *Gregoryceras*). Dans le cadre de ce travail, la succession des espèces de *Gregoryceras* les plus récentes a pu être étalonnée avec la zonation standard (Fig. 71) grâce à des spécimens du Poitou (Centre-Ouest de la France) et de plusieurs localités du Bassin du Sud-Est. Le matériel du Sud-Est de la France provient de collectes personnelles. P. Branger a bien voulu prêter son matériel poitevin qui a constitué une aide précieuse à l'élaboration de ce travail. Malgré le nombre réduit d'individus, ces derniers tiennent une place particulière dans la présente étude.
Les représentants du genre *Gregoryceras* sont toujours rares dans les régions subméditerranéennes. Le gisement bien connu de Chabrières (Sud-Est de la France), par le mode de gisement des *Gregoryceras* dans un seul horizon, est représentatif de ces immigrations et peuplements épisodiques à partir des régions téthysiennes (Bert & Enay, 2004). Dans le Poitou, le nombre relativement élevé des *Gregoryceras* dans les sous-zones à

Rotoides et à Stenocycloides coïncide avec les maximums d'abondance des Phylloceratidae téthysiens observés par Branger et al. (1995) dans ces niveaux.

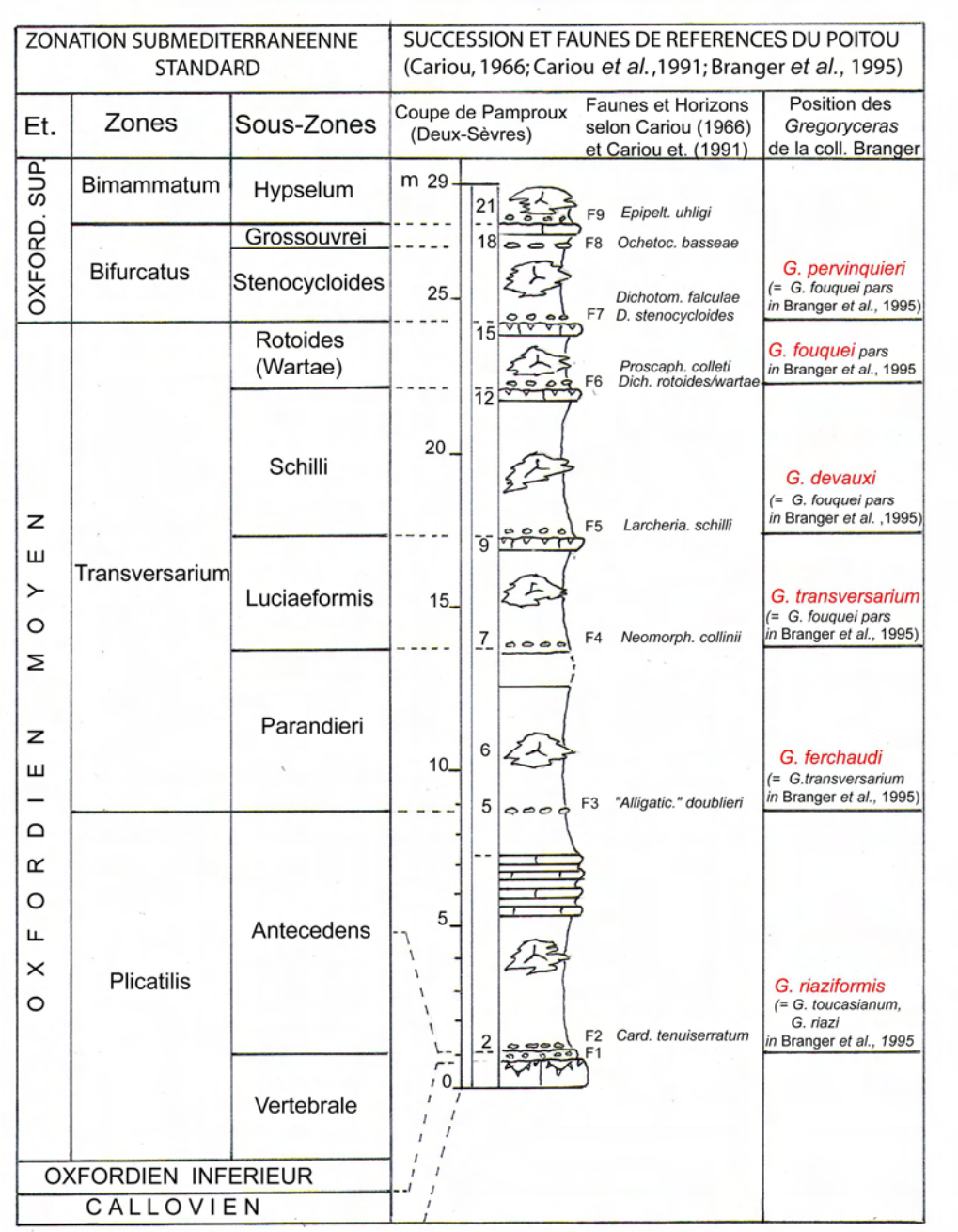


Figure 71. Echelle zonale standard de la province subméditerranéenne pour l'Oxfordien moyen et supérieur en regard de la succession du Poitou avec la localisation des espèces de *Gregoryceras*. L'Oxfordien inférieur et l'extrême base de l'Oxfordien moyen (zone à Vertebrale) sont absents ou représentés par des faunes condensées ou/et remaniées dans le niveau F1 (voir le texte pour les détails).

Le matériel de P. Branger est bien situé dans la succession des faunes du Poitou donnée par Cariou (1966) et dans le schéma zonal subméditerranéen plus précis de Cariou et Meléndez (1990) et Cariou et al. (1991). La Figure 71, reprise de Cariou et al. (1991), illustre la succession de Pamproux (Deux-Sèvres), la plus complète paléontologiquement, ainsi que le mode de gisement des épisodes fossilifères F1 à F9, localisés à des « niveaux précis » de « galets » ou nodules calcaires et séparés par des niveaux dits « stériles ». Les faunes successives (F1 à F9) sont ainsi bien individualisées. Les *Gregoryceras* de la collection P.

Branger sont issus de localités différentes de la Vienne (Le Grand Breuil à Rouillé : 6 ex. ; Saint-Sauvant : 2 ex.) et des Deux-Sèvres (Bessines, Les Bordes à Vanzay et Rom : 1 ex. dans chacune), mais ils sont très bien corrélés avec la succession de référence par les faunes associées.
Parmi les formes étudiées, l'espèce la plus récente reconnue est *Gregoryceras pervinquieri* Spath, 1913 (4 ex.) de la zone à Bifurcatus, sous-zone à Stenocycloides (G. fouquei [Kilian, 1889] in Branger et al., 1995 : pl. 19, fig. 4). Le véritable *G. fouquei* (6 ex.) correspond quant à lui à la forme de la zone à Transversarium, sous-zone à Rotoides, figurée par Branger et al. (1995 : pl. 16, fig. 3). Le matériel compte également une forme de la zone à Transversarium, sous-zone à Schilli, attribuée à *Gregoryceras devauxi* Bert & Enay, 2004 (1 ex.). Les autres *Gregoryceras* de l'Oxfordien moyen ont déjà été revus dans les synonymies des travaux publiés antérieurement (Bert et al., 2003 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004 – cf. infra).

2.3.4. Biostratigraphie des coupes étudiées en Espagne méridionale et en Afrique du Nord

L'étude est en partie basée sur du matériel d'Espagne méridionale, de Tunisie et d'Algérie (Fig. 70). Ces régions ont pour élément commun de présenter un Oxfordien à faciès de type Ammonitico Rosso ou de calcaires noduleux gris. Les déterminations des *Gregoryceras* de l'Oxfordien moyen, ont été revues à partir des travaux antérieurs sur ces niveaux (Foucault, 1971 ; Azéma, 1977 ; Atrops & Benest, 1984, 1986 ; Benosman, 1990 ; Soussi et al., 1999). Les coupes et leurs faunes seront ainsi données pour l'ensemble de l'Oxfordien.

2.3.5. Espagne méridionale

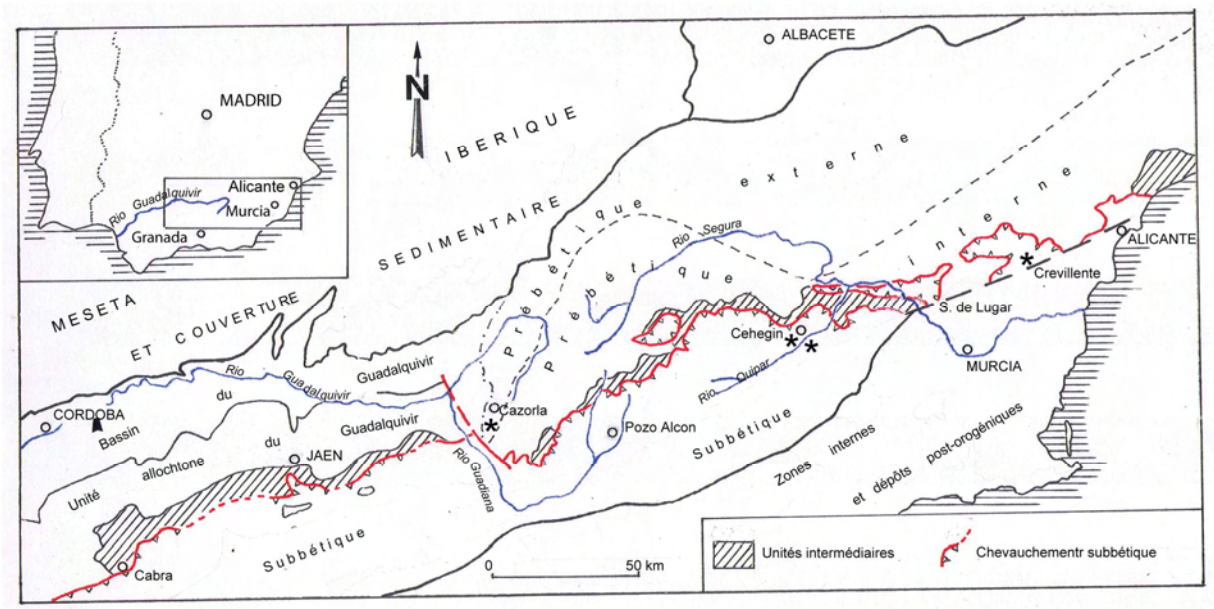


Figure 72. Carte de localisation des coupes et localités étudiées. Adapté de Garcia-Hernandez et al. (1979).

Les *Gregoryceras* étudiés proviennent de localités situées dans la partie orientale des Chaînes Bétiques et se répartissent d'Est en Ouest, depuis le Nord d'Alicante jusqu'à la Sierra de Cazorla, à l'est de Jaén (Fig. 72). Elles appartiennent aux unités du Prébétique Externe (Sierra de Cazorla) et du Subbétique (Sierras de Lúgar, de Corque, de Crevillente et de Quípar). Les coupes sont celles décrites par Barthel et al. (1966), Foucault (1971) et Azéma (1977) ; les *Gregoryceras* cités dans les thèses de Foucault et Azéma ont été intégrés à l'étude. L'essentiel

du matériel provient des collectes de Bourseau, Enay, Geyssant et Mangold, déjà anciennes (1968 à 1978), sans jamais avoir fait l'objet de publication avant Bert et al. (2009). Dans les Chaînes Bétiques occidentales, le genre *Gregoryceras* est connu par le type de *G. fouquei* (Kilian) et les formes figurées dans la thèse de Sequeiros (1974) ont été révisées. La distribution verticale des espèces est donnée dans les Fig. 72-77. À noter que les successions étudiées sont très inégales sur le plan de l'abondance et de la diversité des faunes et pour la précision de la biostratigraphie. L'apparition des premiers *Dichotomoceras* marque la limite Oxfordien moyen-supérieur (Sous-zone à Stenocycloides, base de la Zone à Bifurcatus). Ce repère est bien caractérisé, surtout dans les sections de la Sierra de Cazorla (Fig. 72) et dans la Sierra de Crevillente (coupes du ravin Es Roix – Fig. 73 et 74).

2.3.5.1. Oxfordien inférieur

Dans le Prébétique externe (Sierra de Cazorla, coupe de la Fuente del Tejo – Fig. 72), l'Oxfordien inférieur est absent. La surface d'arrêt de sédimentation qui termine le Jurassique Moyen (150 m) supporte un niveau de calcaire grumeleux avec *Tornquistes* sp., ce qui situe la reprise de la sédimentation assez haut dans la zone à Plicatilis. À Crevillente, Es Roix II et I (Fig. 73 et 74) ainsi que dans la Sierra de Lúgar (Azéma, 1977), de rares *Parawedekindia* sp. (Es Roix I) et les formes associées témoignent de la présence d'un Oxfordien inférieur réduit. Dans la Sierra de Corque, l'Oxfordien inférieur est bien représenté et remanie à sa base des ammonites du Callovien terminal (Checa & Sequeiros, 1990). Au Sud de la cote 606 (Sierra de Crevillente, Fig. 75), les premières faunes de la Zone à Plicatilis (Sous-zone à Antecedens) à l'extrême base des calcaires noduleux (Azéma, 1977), suggèrent une lacune de l'Oxfordien inférieur. Cependant, Bourseau (données inédites) place une faille entre les calcaires du Jurassique Moyen et l'Ammonitico Rosso oxfordien.

2.3.5.2. Oxfordien moyen

Dans la Sierra de Cazorla (Fig. 72), les premières faunes significatives sont les *Dichotomoceras* de la Zone à Bifurcatus (Sous-zone à Stenocycloides, Oxfordien supérieur).
L'Oxfordien moyen correspond aux niveaux 2 à 11 du talus inférieur, épais de 6 à 7 m, au-dessous de la première barre avec *Ochetoceras* gr. *hispidum* (Oppel).
La Zone à Plicatilis est bien individualisée dans la Sierra de Crevillente, dans le ravin Es Roix I (niv. 6, Fig. 73) et au Sud de la cote 606 (niv. 3 à 6a, Fig. 74). Ces faunes indiquent la Sous-zone à Antecedens dont l'horizon supérieur (à Tenuiserratum) est suggéré par *G.* aff. *riaziformis* Bert (niv. 10) et les récoltes de 1968 (Es Roix II), qui incluent l'espèce indice. La Zone à Transversarium est représentée par une association faunique homogène sans forme significative pour reconnaître des divisions plus fines, en particulier les sous-zones « standard » (Cariou & Meléndez, 1990 ; Cariou et al., 1991). À Crevillente, l'association est celle des niveaux 7 à 10 au Sud de la cote 606 (Fig. 74), 14 à 19 à Es Roix I (Fig. 73) et 5 c à 8 à Es Roix II (Fig. 72). *G. ferchaudi* Bert, espèce de la Sous-zone à Parandieri (Bert, 2004), n'a été rencontré *in situ* dans aucun des profils explorés et seulement en éboulis dans la Sierra Quípar (Fig. 76). La sous-zone pourrait correspondre à la faune des niveaux 6-7 de la coupe Es Roix II de 1968 (Fig. 73), avec seulement des Euaspidoceratidae et des Perisphinctidae. Le niveau 8 du même profil a livré un exemplaire de *G.* aff. *transversarium* (Quenstedt). Ce dernier est associé à *Sequeirosia (Gemmellarites) trichoploca* (Gemmellaro), espèce citée d'un seul horizon de la Sous-zone à Luciaeformis (Cariou et al., 1997). Dans le profil au Sud de la cote 606 (niv. 7c, Fig. 75), *G. transversarium* (Quenstedt) est encadré et associé à des espèces (niv. 7ac et 7b, Fig. 74) qui indiquent la Zone à Transversarium, sans doute la Sous-zone à Luciaeformis.

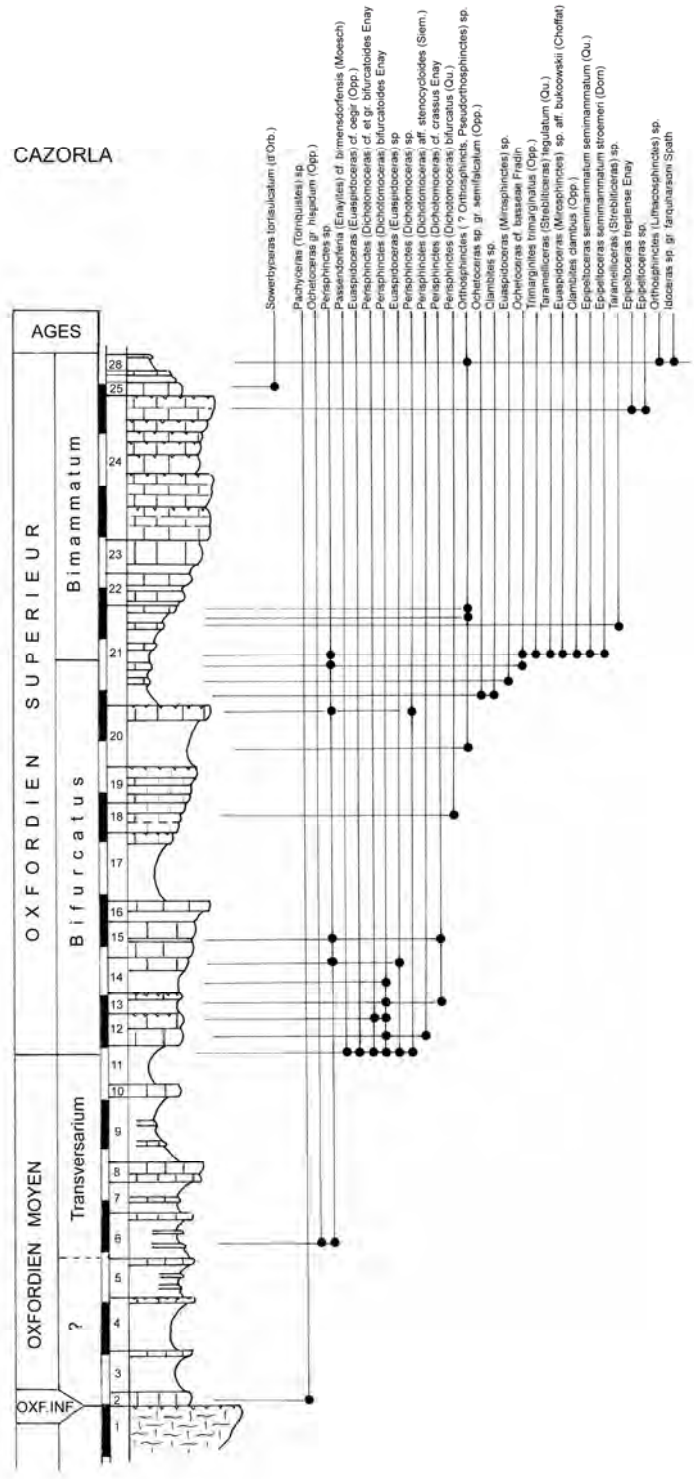


Figure 72. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe de la Fuente del Tejo, Sierra de Cazorla, province de Jaén, Espagne méridionale.

Dans la coupe de Peña Rubia, Sierra Quípar (Fig. 76), *G. transversarium* est seul (niv. 5b), au-dessous de *G. devauxi* Bert & Enay (niv. 6a) qui caractérise la Sous-zone à Schilli. Cette dernière espèce est présente également au Sud de la cote 606 (Sierra de Crevillente) avec *Sequeirosia (Gemmellarites)* gr. *trichoploca* (Gemmellaro) (niv. 9b) et *Euaspidoceras (Euaspidoceras)* cf. *oegir* (Oppel) (niv. 9c). Dans le profil de la cote 606 (Fig. 74), *G. fouquei* (Kilian) a été récolté un peu avant (niv. 10c) ou déjà avec (base de 10d) les premiers

Dichotomoceras bifurcatoides Enay (niv. 10d). La situation est identique à Peña Rubia (Fig. 77), localité qui a livré très peu de faune. À Cazorla (Fig. 72), un individu de la même espèce a été trouvé en éboulis, sous les niveaux à *Dichotomoceras*. Un autre individu, apparemment d'un niveau plus élevé, mais également *ex situ*, présente déjà des caractères connus chez *G. pervinquieri* (Spath).

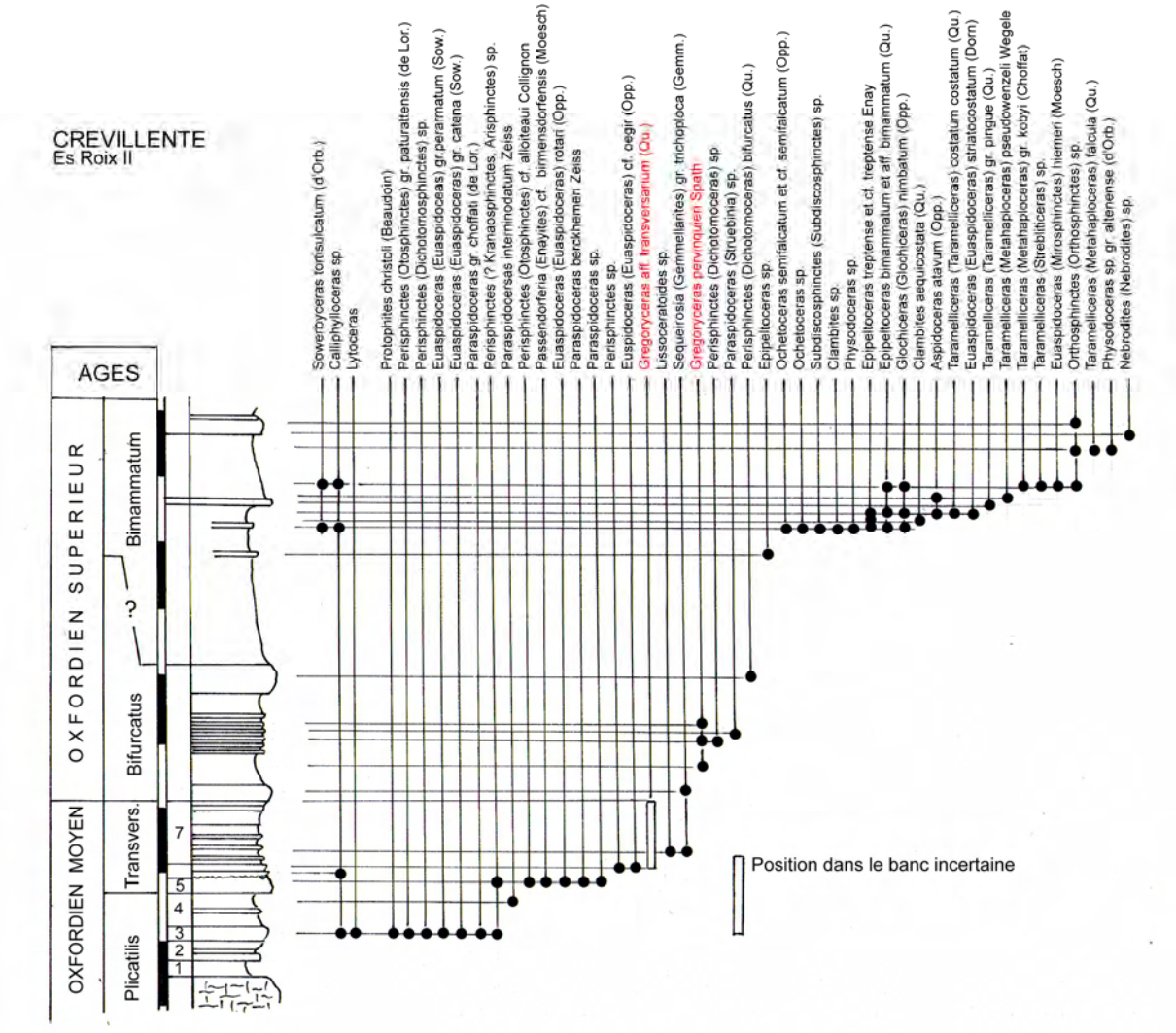


Figure 73. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe Es Roix II, Sierra de Crevillente, entre Hondón de las Nieves et Crevillente, province d'Alicante, Espagne méridionale.

2.3.5.3. Oxfordien supérieur (pars)

G. pervinquieri est associé avec les premiers *Dichotomoceras* qui marquent la limite Oxfordien moyen-supérieur (base de la Zone à Bifurcatus, Sous-zone à Stenocycloides). Ils sont présents dans les deux coupes du ravin Es Roix II et I, (niv. 8b à 9c5 et 20 à 22, Fig. 73 et 74) et au Sud de la cote 606 (niv. 11, Fig. 74). Ce dernier gisement est peut-être le même que celui de la Rambla de Amorós où l'espèce est citée dans une liste, sans niveau précis, par Colmenero et al. (1974).

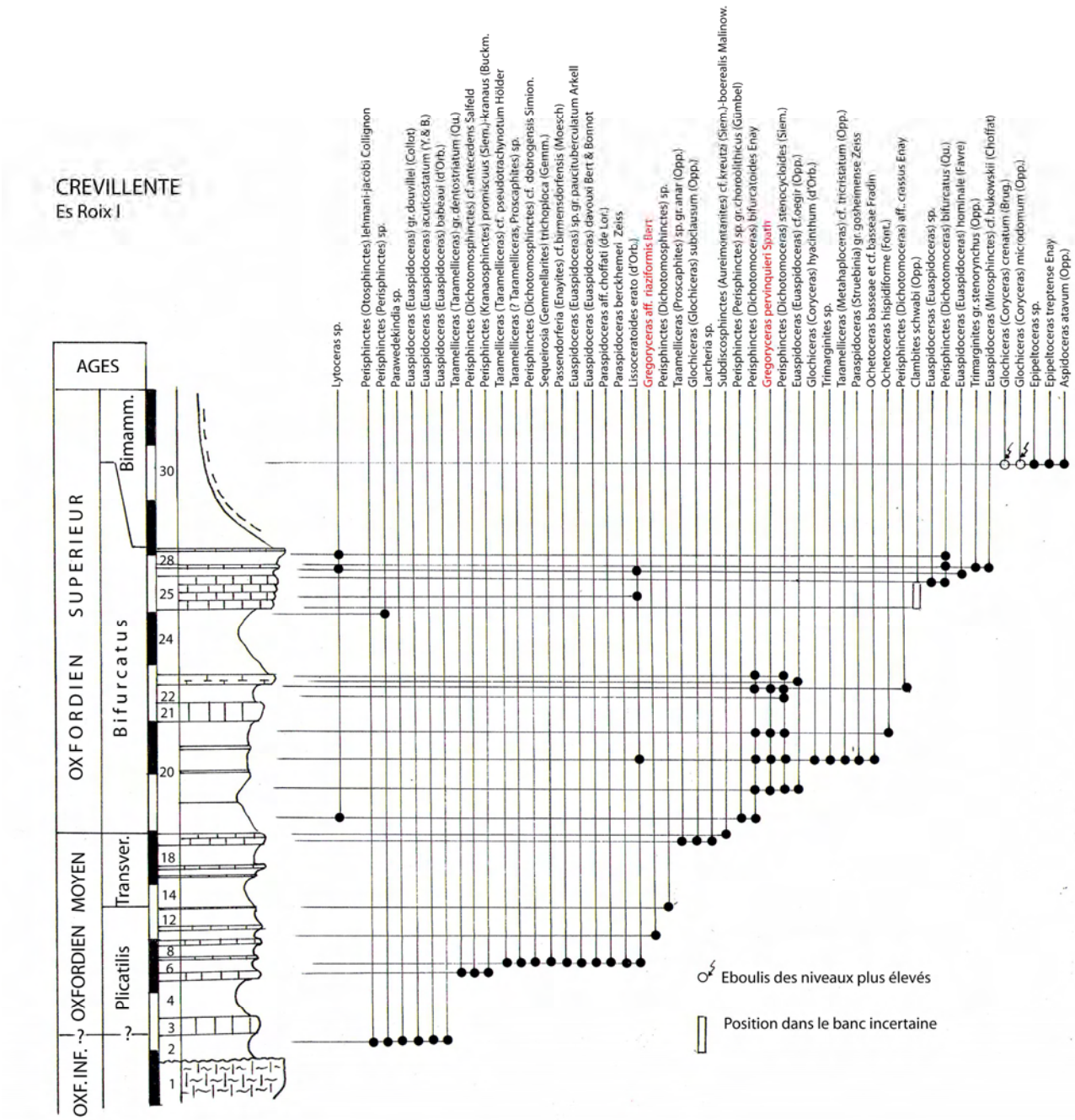


Figure 74. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe Es Roix I, Sierra de Crevillente, entre Hondón de las Nieves et Crevillente, province d'Alicante, Espagne méridionale.

Il est difficile d'individualiser la Sous-zone à Grossouvrei par les associations fauniques dans les deux coupes Es Roix (Fig. 72 et 73). Elle est comprise entre les niveaux de la Sous-zone à Stenocycloides et les premiers *Epipeltoceras* de la Zone à Bimammatum (Sous-zone à Bimammatum) représentés par des formes « évoluées » attribuables à *Epipeltoceras bimammatum* (Quenstedt) et *E. treptense* Enay, voire à *E. semiarmatum* (Quenstedt) de la Sous-zone à Hypselum au Sud de la cote 606 (Fig. 75). C'est aussi le niveau où *Perisphinctes (Dichotomoceras) bifurcatus* (Quenstedt) est associé à *Euaspidoceras (Mirosphinctes)* cf. *bukowskii* (de Loriol) et à des formes qui persistent dans la Zone à Bimammatum. Ces mêmes formes font penser que la sous-zone existe, réduite, dans la coupe de la cote 606 (Sierra de Crevillente, Fig. 75). La Sous-zone à Grossouvrei n'a pas livré de *Gregoryceras*, sauf à

Cazorla (coupe de la Fuente del Tejo, Fig. 72) où *G. benosmanae* Bert et al. 2009 a été collecté dans les éboulis des niveaux 18-20.

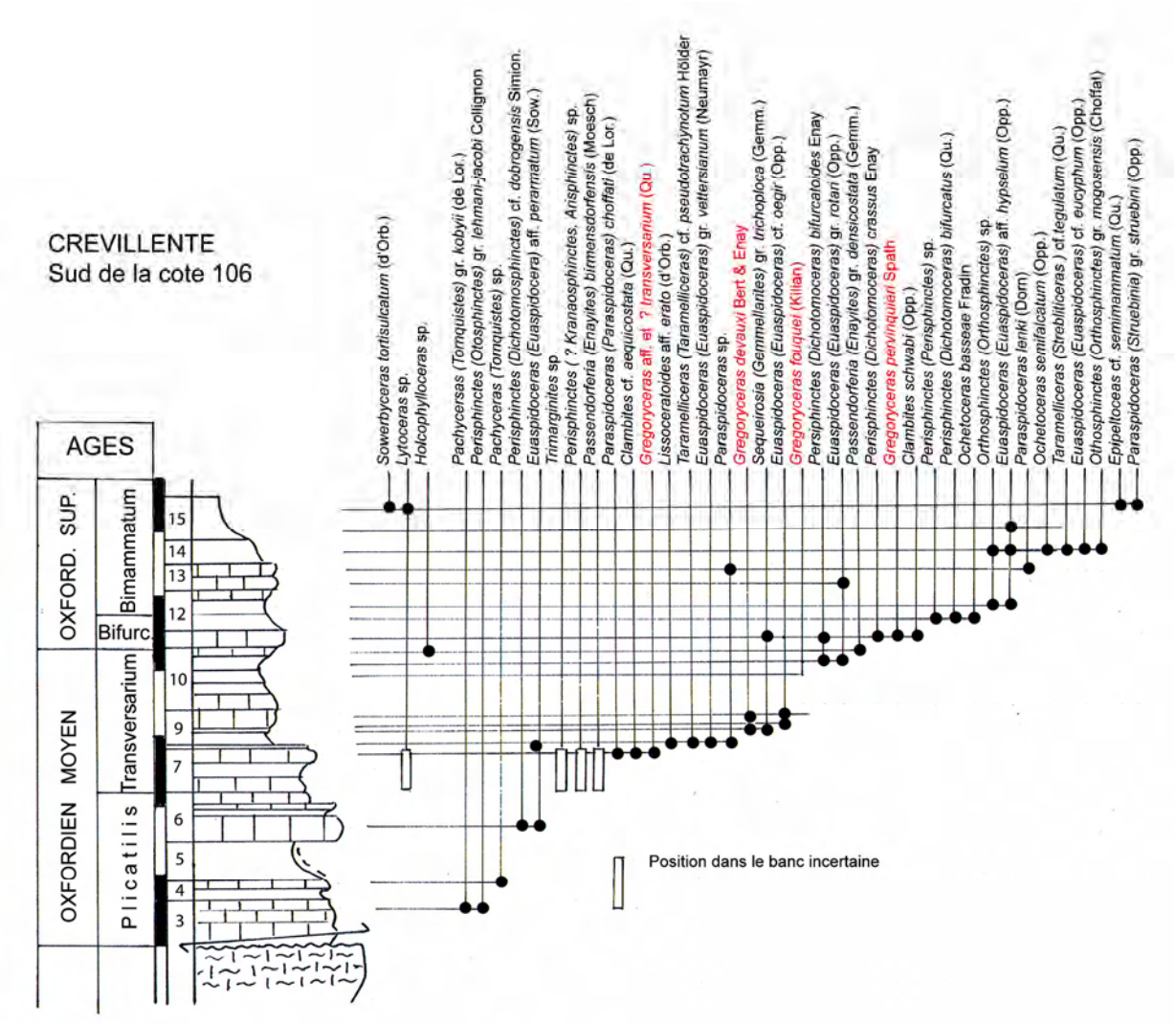


Figure 75. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe du flanc sud de la cote 106, Sierra de Crevillente, entre Hondón de las Nieves et Crevillente, province d'Alicante, Espagne méridionale.

Outre les collectes *in situ*, le matériel étudié inclut des *Gregoryceras* trouvés en éboulis, ainsi que ceux des collections Azéma (Sierras de Lúgar et de Crevillente) et Foucault (Sierra de Cazorla). Ce matériel comprend des exemplaires d'espèces qui n'ont pas été trouvées en place, en particulier : *G. defayae* Bert et al. (coll. Bourseau) de la Sierra Quípar ; *G. tenuisculptum* Gygi de Crevillente (Azéma) ; *G. riaziformis* Bert de la Sierra de Lúgar (Azéma) ; *G. ferchaudi* Bert de la Sierra Quípar (coll. Enay).

La succession de la Sierra de Lúgar a fait l'objet d'une révision récente par Caracuel et al. (2000) qui décrivent une succession de 30 horizons fossilifères pour le seul Oxfordien. Ces auteurs remarquent « l'extension verticale moins étendue et l'abondance moindre » des *Gregoryceras* par rapport à ce qui est connu dans la partie centrale des Chaînes Bétiques (Sequeiros, 1974) et l'Ile de Majorque (Olóriz et al., 1998). Le genre *Gregoryceras* est cité seulement dans la partie inférieure de la Zone à Transversarium (=Riazi auct.). Cependant, *G. pervinquieri* est bien présent dans la collection Azéma (*Gregoryceras* sp. in Azéma, 1977, niveau 9) à la base de la zone à Bifurcatus.

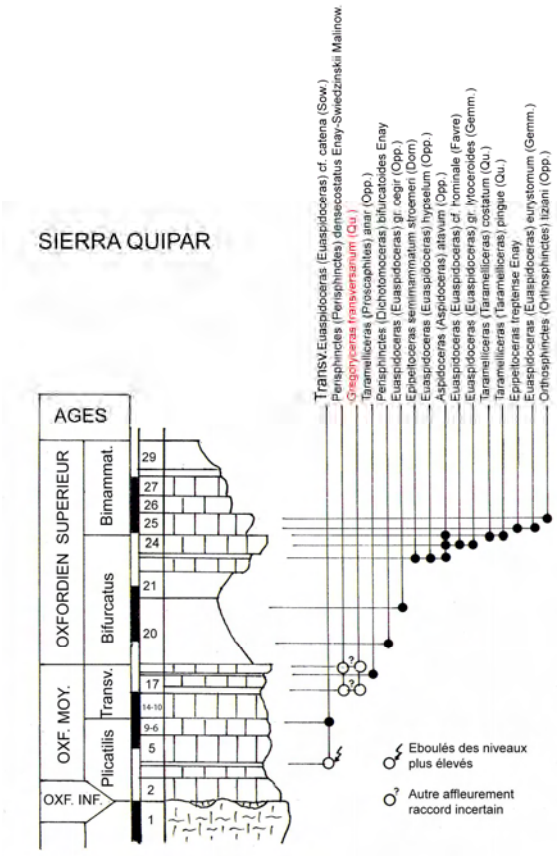


Figure 76. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe de la Sierra Quípar, près de Caravaca, province de Murcie, Espagne méridionale.

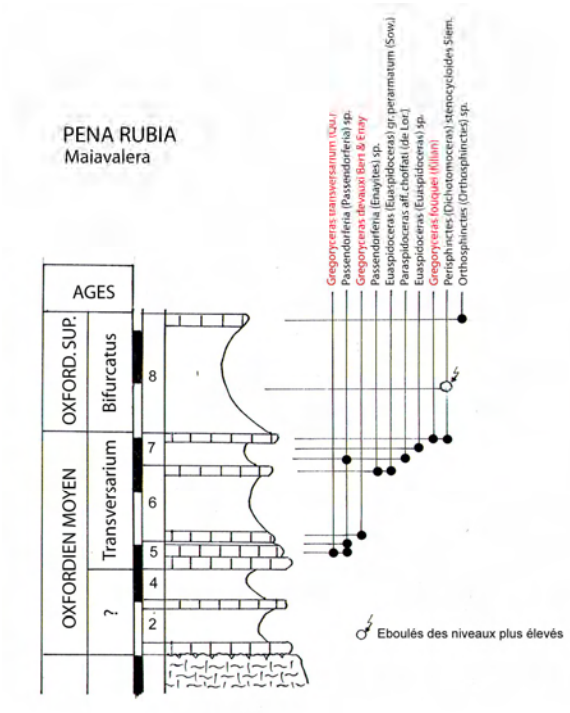


Figure 77. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe de Mai Valera, Sierra de Peña Rubia, Sierra Quípar, près de Caravaca, province de Murcie, Espagne méridionale.

Pour résumer, en comptant les espèces de *Gregoryceras* citées ci-dessus, ainsi que *G. benosmanae*, neuf espèces de ce genre sont reconnues en Espagne méridionale. Six d'entres elles sont bien ou assez bien localisées dans les coupes étudiées et trois restent à mieux situer dans l'avenir. Bien qu'utilisée comme espèce indice de substitution de la Zone à Transversarium par Sequeiros (1974) et Caracuel et al. (2000), la présence de *G. riazi sensu stricto* en Espagne reste à établir. L'exemplaire attribué à l'espèce et figuré par Sequeiros (1974 : Pl. 28, Fig. 4) est en réalité un *G. fouquei*.

2.3.6. Tunisie septentrionale

Les cinq localités étudiées font partie de l'axe jurassique de la Dorsale tunisienne qui jalonne un grand accident SSW-NNE (Fig. 78). Du Sud au Nord, ce sont le Jebel Zaress (Fig. 11), le Jebel Bent Saïdane (Fig. 12), le Jebel Staa, cote 442 (Fig. 13) et le Jebel Zaghouan avec les localités du Kef el Blidah, cote 620 (Fig. 14) et du Kef el Orma (Fig. 15). Seules les trois premières ont fait l'objet de publications récentes (Soussi et al., 1999), les deux dernières seulement en partie pour ce qui concerne l'Oxfordien (Enay et al., 2005). L'interprétation biostratigraphique de Soussi et al. (1999) est complétée pour les coupes du Kef el Blidah et du Kef el Orma ; elle est un peu différente pour les coupes des J. Zaress, J. Bent Saïdane et J. Staa (cote 442).

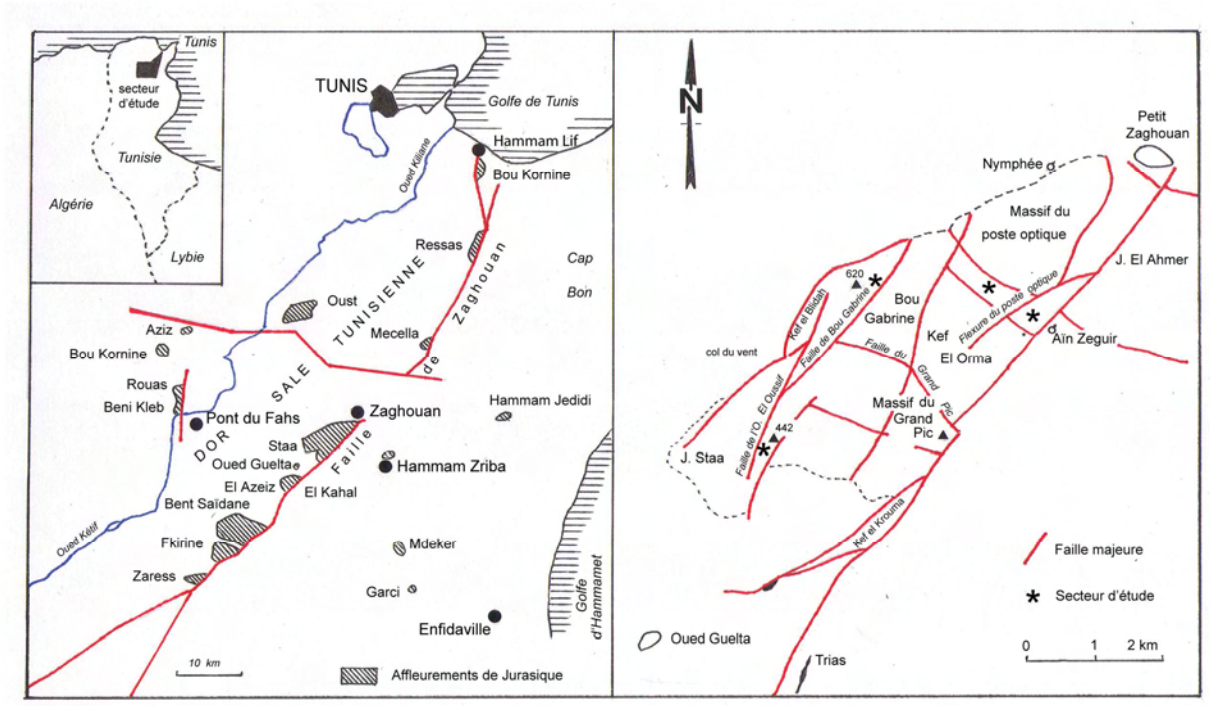


Figure 78. Carte de localisation des sections étudiées dans la Dorsale tunisienne. D'après Enay et al. (2005) modifié.

2.3.6.1. Oxfordien inférieur

Les seuls témoins sont de rares *Parawedekindia* (ou *Rursiceras*) fragmentaires et les formes associées aux J. Zaress et Bent Saïdane (Fig. 79 et 80). Une lacune marque la limite Callovien-Oxfordien, qui pourrait englober la base de l'Oxfordien moyen.

2.3.6.2. Oxfordien moyen

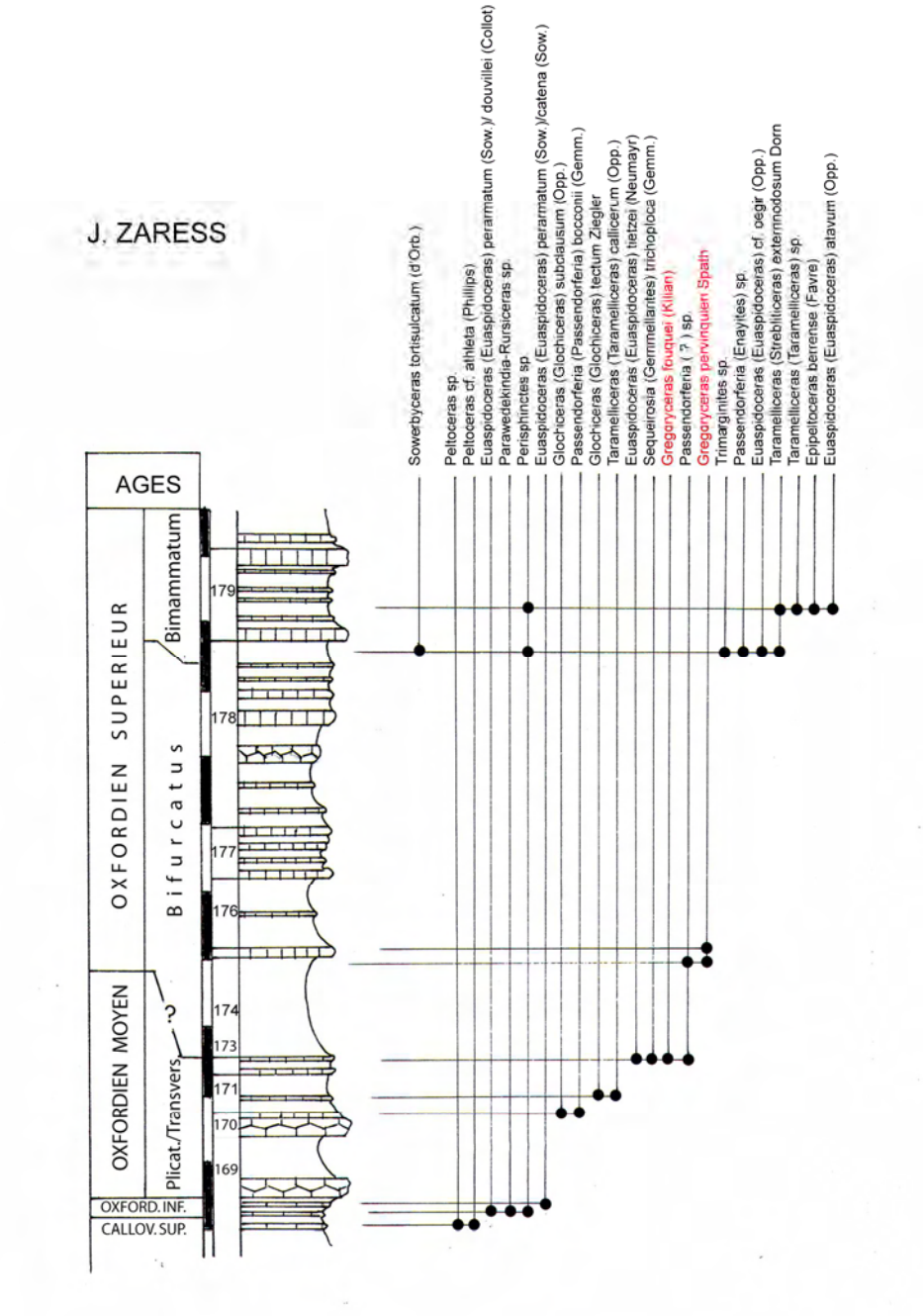


Figure 79. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe du Jebel Zaress, Dorsale Tunisienne, Tunisie.

La Zone à Plicatilis est identifiée essentiellement par les faunes de la Sous-zone à Antecedens. Au J. Bent Saïdane (Fig. 80), *G. tenuisculptum* trouvé en éboulis pourrait être issu du banc inférieur du doublet calcaire (niveau 48). Cela suggère la présence de l'horizon supérieur (Horizon à Arkelli) de la Sous-zone à Vertebrale (Bert et al., 2003). La Sous-zone à Antecedens est indiquée dans le banc supérieur du doublet calcaire de Bent Saïdane (niv. 48 sup.) par la présence de *Tornquistes* et de *G. riazi*. Cette dernière espèce a été attribuée à tort à la Zone à Transversarium par Sequeiros (=Zone à Riazi, 1974), suivi par Soussi et al. (1999), alors qu'elle a été reconnue dans la Zone à Plicatilis, Sous-zone à Antecedens dans sa région-type (Enay, 1966), en Espagne (Sequeiros, 1974) et en Argovie (Gygi, 1977). Depuis, Bert (2004 – et cf. infra) a confirmé la place de *G. riazi* dans la succession chronologique des

espèces de *Gregoryceras* et précisé sa position à la base de la Sous-zone à Antecedens (Horizon à Antecedens). Son usage comme espèce index de substitution pour la Zone à Transversarium en Espagne (Sequeiros, 1974 ; Caracuel et al., 2000) et en Tunisie (Soussi et al., 1999) est erroné.

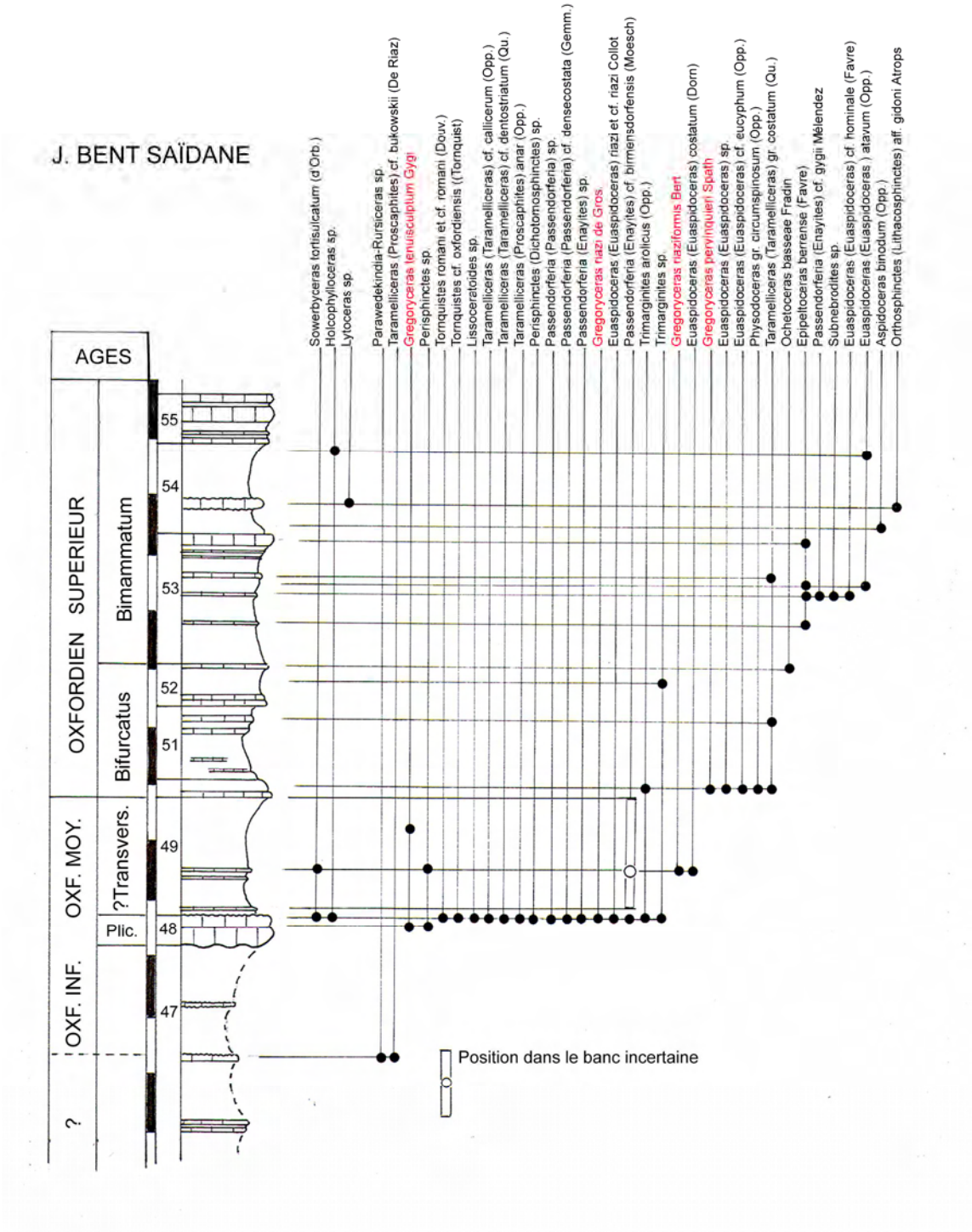


Figure 80. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe du Jebel Bent Saïdane, Dorsale Tunisienne, Tunisie.

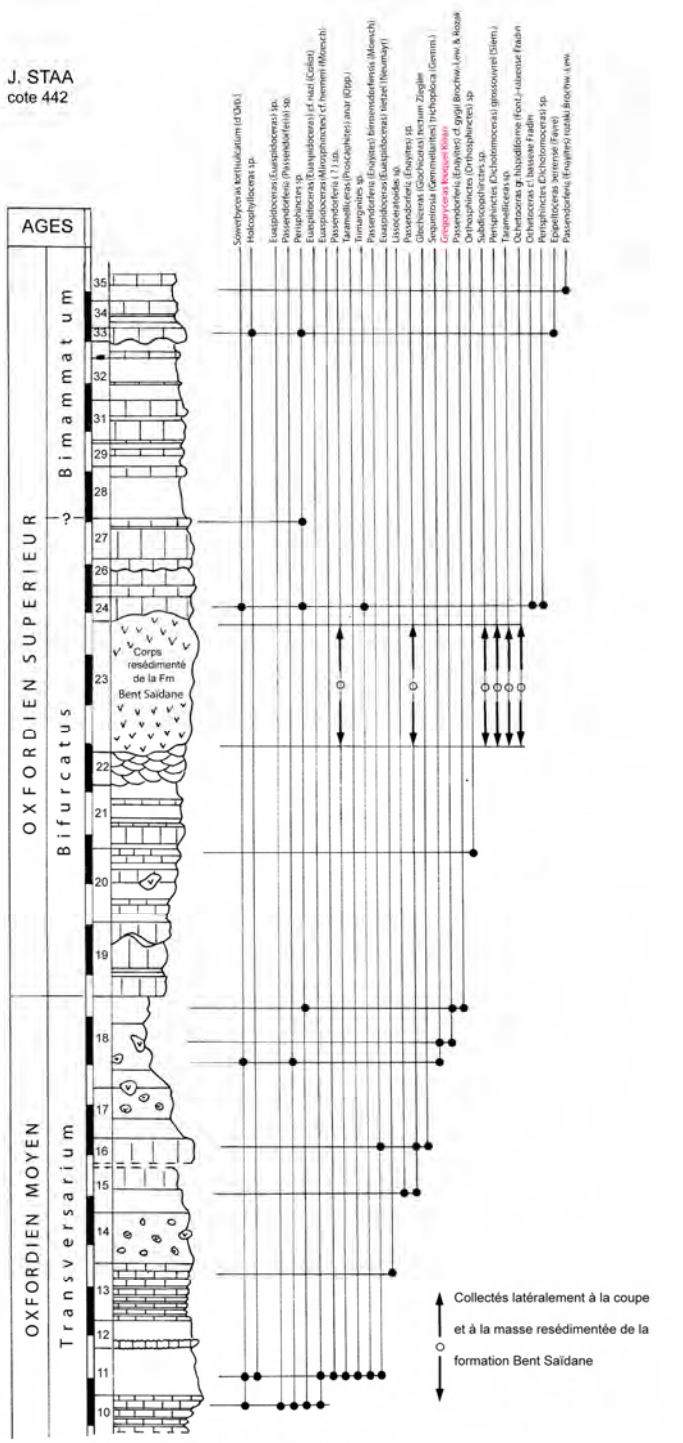


Figure 81. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe de la cote 442, Jebel Staa (ou Stah), Dorsale Tunisienne, Tunisie.

L'hypothèse que ce banc supérieur représentait « peut-être un horizon de condensation » (Soussi et al., 1999) est infirmée par la présence de *G. riaziformis* (=*G. riazi* in Soussi et al., 1999) à la base de l'alternance marno-calcaire sus-jacente (niv. 49), qui indique l'horizon supérieur (à Tenuiserratum) de la Sous-zone à Antecedens (Bert, 2004). L'espèce indice de la sous-zone est connue par un unique exemplaire trouvé ex situ au J. Staa, cote 442 (Fig. 81). Au J. Zaress (Fig. 79) et au Kef el Orma (Fig. 83), seul *Euaspidoceras* gr. *perarmatum-catena* (Sowerby) permet d'envisager l'existence de la Zone à Plicatilis.

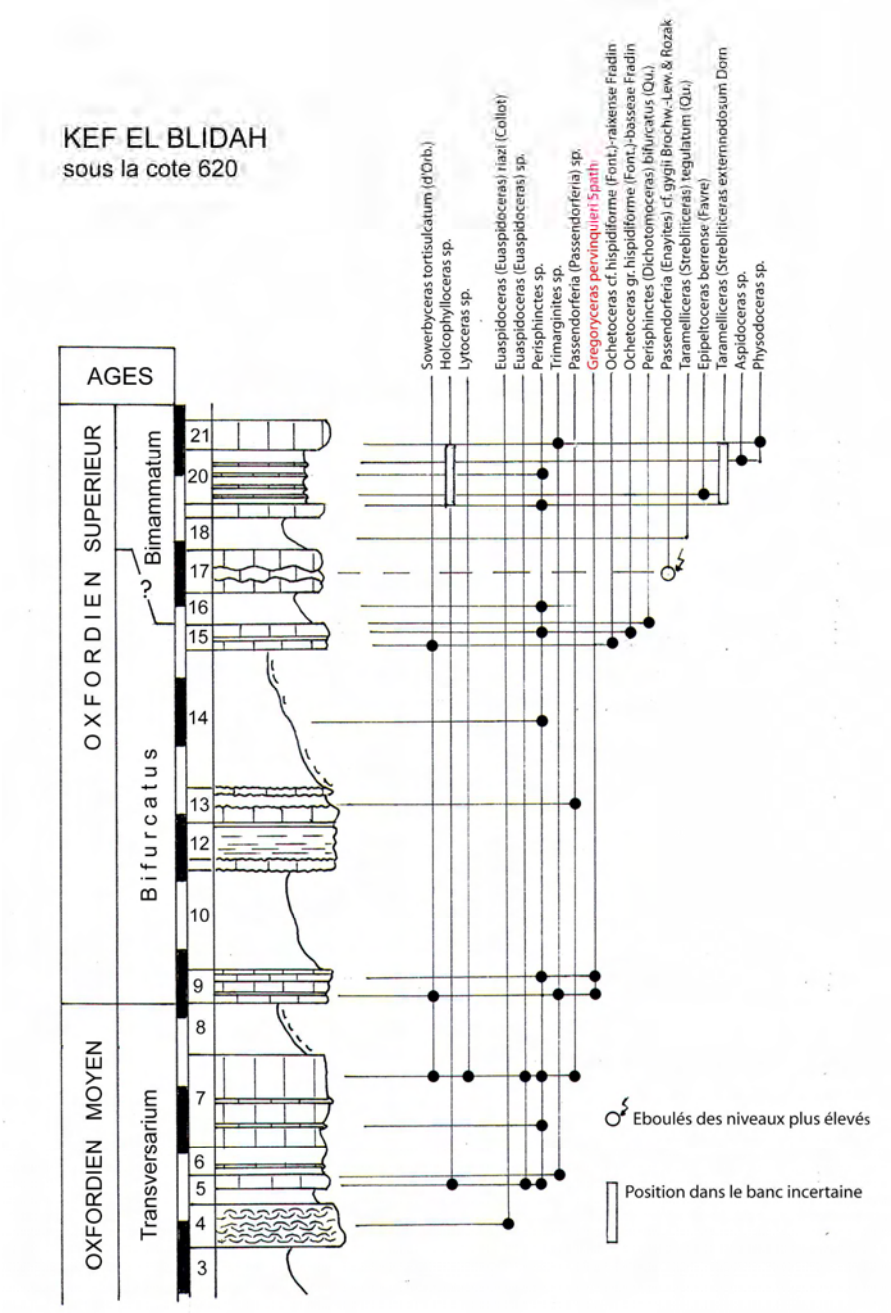


Figure 82. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe sous la cote 620, Kef el Blidah, massif du Jebel Zaghouan, Dorsale Tunisienne, Tunisie.

La Zone à Transversarium est mieux représentée dans toutes les coupes. Elle correspond à une association d'Aspidoceratidae, de Passendorferiinae et d'Oppeliidae, déjà en partie présente au J. Bent Saïdane dans le doublet calcaire (niv. 48). Aucun élément ne permet de séparer sûrement les sous-zones et encore moins les horizons standards distingués par Cariou & Meléndez (1990) et Cariou et al. (1991).

De la succession d'espèces de *Gregoryceras* reconnue dans la Zone à Transversarium en France (Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004), seul *G. devauxi* rencontré au Kef el Orma (niv. 32a et b, Fig. 83), signerait la présence de la Zone à Schilli. Au Kef el Orma et au J. Zaress (niv. 173, Fig. 79), les derniers niveaux attribuables à la Zone à Transversarium renferment *G. fouquei* dont la position est un peu plus ancienne que celle qui lui est attribuée par Sequeiros

(1974, 1975). Ceci conduit à rejeter son usage comme espèce indice alternative de la Zone à Bifurcatus.

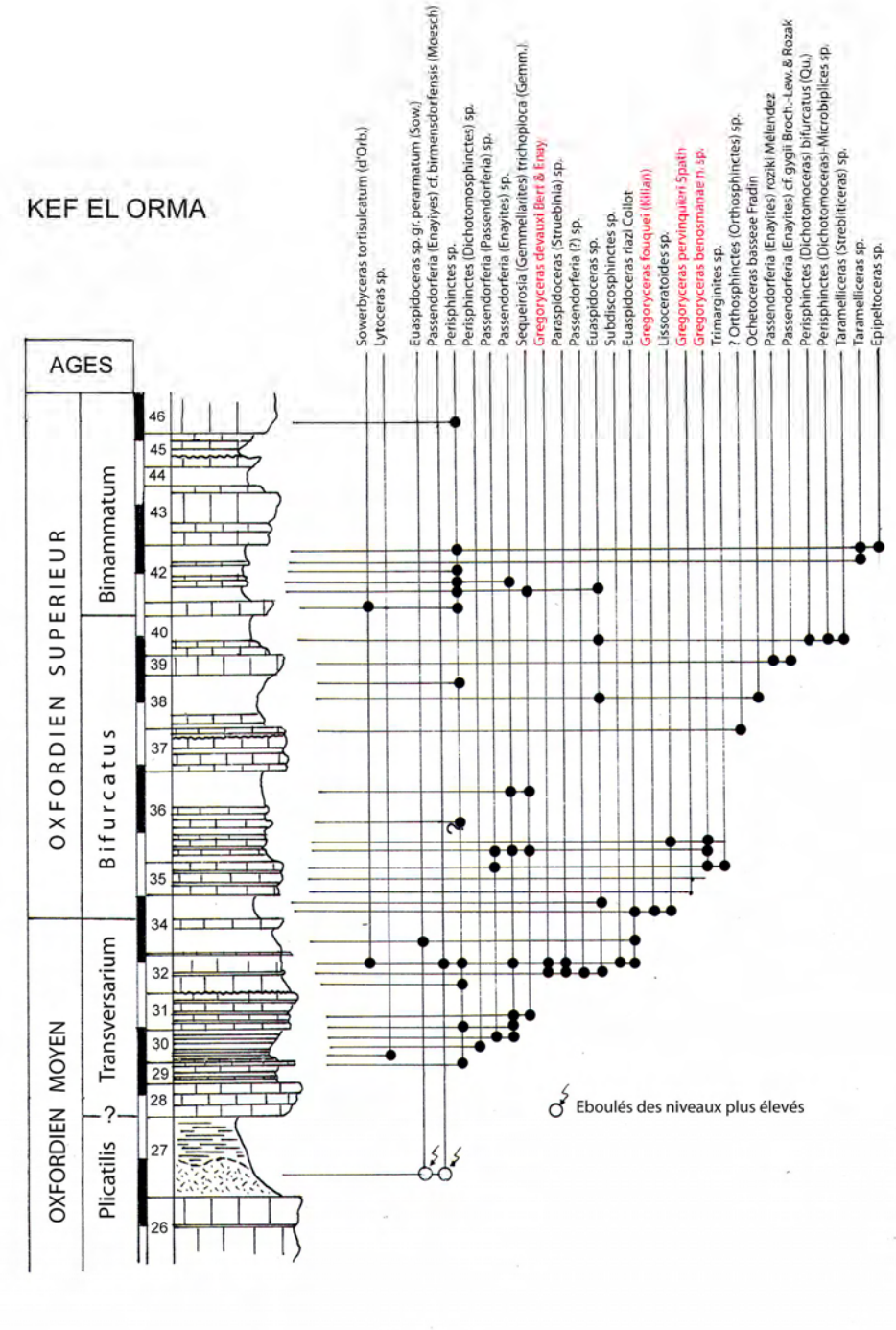


Figure 83. Tableau d'extension des ammonites dans la coupe du Kef el Orma, massif du Jebel Zaghouan, Dorsale Tunisienne, Tunisie.

2.3.6.3. Oxfordien supérieur (pars)

Les *Dichotomoceras* de la Sous-zone à Stenocycloides manquent, la Zone à Bifurcatus (ou son équivalent) est mal caractérisée et la position de la limite Oxfordien moyen-supérieur reste incertaine. L'unique exemplaire du J. Staa, dans un affleurement distinct de la coupe principale et sous un paquet glissé de la Fm Bent Saïdane, est attribué à *Perisphinctes (D.)* cf.

grossouvrei Siemiradzki, espèce indice de la Sous-zone supérieure à Grossouvrei. Le même affleurement a donné *Ochetoceras* cf. *hispidiforme* (Fontanne), une espèce connue déjà dans la Zone à Bifurcatus, Sous-zone à Grossouvrei. Au Kef el Blidah (Fig. 82) et au Kef el Orma (Fig. 83), les niveaux avec *Dichotomoceras bifurcatus* (Quenstedt) sont dans la même position, immédiatement au-dessous de la faune à *Epipeltoceras berrense* (Favre). L'apparition des premiers *Epipeltoceras* est le meilleur repère dans l'Oxfordien supérieur, reconnu dans tous les profils étudiés, bien que les formes primitives du genre (*E. semimammatum* [Quenstedt] et *E. semiarmatum* [Quenstedt]), de la Sous-zone à Hypselum, n'aient pas été rencontrées jusqu'ici.
Les *Gregoryceras* apportent à nouveau des éléments de référence pour les corrélations avec la zonation subméditerranéenne. Deux espèces se succèdent dans les niveaux compris entre celui à *G. fouquei* et la faune à *Epipeltoceras* de la Zone à Bimammatum. *G. pervinquieri* est présent au J. Zaress, au J. Bent Saïdane, au Kef el Blidah et au Kef el Orma (Fig. 79, 80, 82 et 83) et *G. benosmanae* est connu dans la seule coupe du Kef el Orma (Fig. 15). En résumé, sur les 11 espèces de *Gregoryceras* connues en France, incluant *G. benosmanae*, une succession de sept espèces est maintenant reconnue en Tunisie. Les successions les plus complètes sont celles du J. Bent Saïdane pour l'Oxfordien moyen et du Kef el Orma pour l'Oxfordien supérieur.

2.3.7. Algérie occidentale

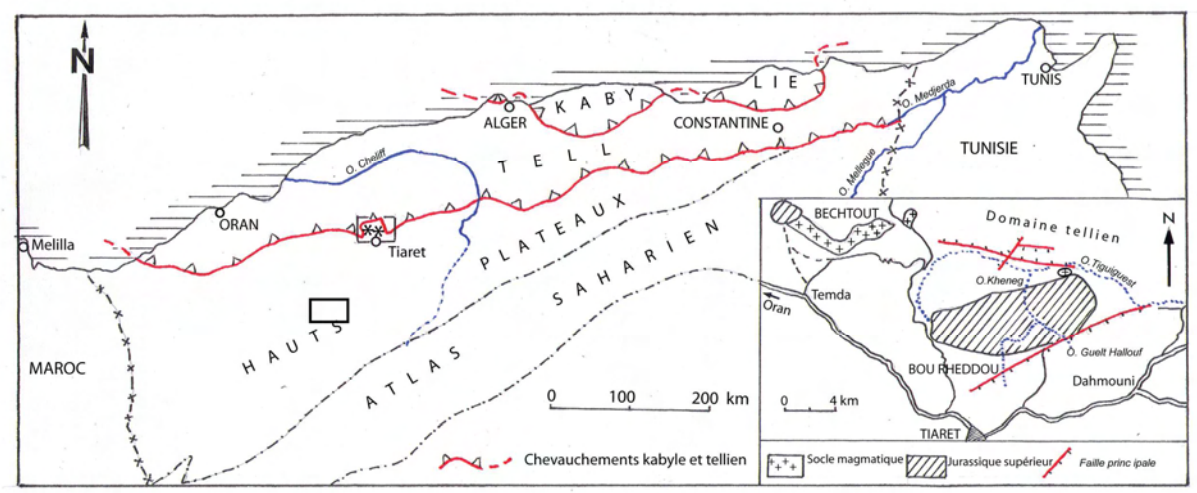


Figure 84. Carte de localisation et, dans l'encart, schéma géologique des massifs du Bou Rheddou et du Bechtout. Adapté de Bouillin (1986), Guiraud (1990) et Atrops & Benest (1994).

Le faciès Ammonitico Rosso est connu dans plusieurs localités, mais seuls les affleurements du J. Bechtout et du Bou Rheddou, dans la région de Tiaret, ont fait l'objet d'une étude biostratigraphique récente par Atrops & Benest (1984, 1986). L'étude la plus complète est la thèse de troisième cycle de Benosman (1990), dont les résultats sont restés inédits. Les deux massifs appartiennent à la bordure Nord de l'autochtone et apparaissent en demi fenêtre sous les unités Sud-telliennes allochtones (Fig. 84). L'unité (ou membre) des « Grès intercalaires » divise l'Ammonitico Rosso en deux parties : l'Ammonitico Rosso inférieur à dominante calcaire et l'Ammonitico supérieur à dominante marneuse (Atrops & Benest, 1984). Plus récemment, Atrops & Benest (1994) ont revu le découpage et la nomenclature des formations : la partie moyenne de l'Ammonitico Rosso inférieur est devenu l'Ammonitico Rosso de Frid, daté par ammonites de la Zone à Transversarium ; les argiles rouges du Kheneg groupent les niveaux les plus élevés de l'Ammonitico Rosso inférieur datés de la

Zone à Bifurcatus, les Grès intercalaires et l'Ammonitico supérieur. L'Ammonitico Rosso de Frid et la base des Argiles rouges du Kheneg ont livré une partie des *Gregoryceras* étudiés dans ce travail.

2.3.7.1. Oxfordien moyen

Il est probablement représenté seulement en partie dans le faciès noduleux. Les Perisphinctidae caractéristiques sont rares et les *Dichotomoceras* (base de la Zone à Bifurcatus) sont présents seulement au Bou Rheddou et dans un seul des trois profils décrits par Bénosman (1990). À côté des nombreux Phylloceratidae, en particulier *Sowerbyceras tortisulcatum* (d'Orbigny), la Zone à Transversarium est représentée (Atrops & Benest, 1994) au Bou Rheddou et au J. Bechtout. La présence de *G. riazi*, cité par Atrops & Benest (1984, 1986, 1994), Atrops et al. (1990), et figuré par Bénosman (1990), n'a pas été confirmé par la révision du matériel, qui appartient soit à *G. fouquei*, soit à *G. pervinquieri*. *G. fouquei* est connu au Bou Rheddou (un seul exemplaire en éboulis), et en place au J. Bechtout, attestant la présence de la Sous-zone à Rotoides, la plus élevée de la Zone à Transversarium.

2.3.7.2. Oxfordien supérieur (pars)

La limite avec l'Oxfordien moyen est incertaine. Les *Dichotomoceras* sont très rares et présents seulement au Bou Rheddou où Bénosman (1990) cite *Perisphinctes (Dichotomoceras)* sp. et refigure le *D. bifurcatus* déjà figuré par Atrops et Benest (1984 : pl. 1, fig. 1). Enay & Gygi (2001) ont exprimé un doute au sujet de ce spécimen et suggéré qu'il s'agisse d'un variant de petite taille de *D. bifurcatoides* Enay. Le repère des *Epipeltoceras* qui marque la limite entre la Zone à Bifurcatus et la Zone à Bimammatum a été identifié à la base de l'Ammonitico Rosso supérieur au Bou Rheddou et au J. Bechtout (Atrops & Benest, 1984, 1986), ce qui place les Grès intercalaires dans la Zone à Bifurcatus. Les niveaux de la base des Argiles rouges du Kheneg (ex niveaux élevés de l'Ammonitico Rosso inférieur) livrent une faune variée au Bou Rheddou et au J. Bechtout. Parmi ces formes, quelques unes des niveaux les plus élevés indiquent la Sous-zone à Grossouvrei, mais la plus grande partie appartient à la Sous-zone à Stenocycloides.
La confirmation est donnée par la révision des *Gregoryceras* : en dehors de quelques vrais *G. fouquei*, la plupart des formes qui étaient anciennement attribuées à cette espèce appartiennent en réalité à *G. pervinquieri*. La Sous-zone à Grossouvrei est indiquée par *G. benosmanae*, trouvé *ex situ* au Bou Rheddou, mais en place au J. Bechtout dans le dernier niveau fossilifère (=B4 dans Atrops & Benest, 1986) (= « *G.* » nov. sp. aff. *fouquei*, Atrops & Benest, 1986 : pl. 1, fig. 5, 6 ; =« *G.* » *bechtoutense nomen nudum*, Bénosman, 1990 : pl.2, fig. 7, 8). Les trois espèces de *Gregoryceras* présentes en Algérie occidentale dans les affleurements du Bou Rheddou et du J. Bechtout sont les plus récentes connues de la série évolutive. L'absence des formes plus anciennes résulte d'une moins grande richesse faunique des niveaux de l'Ammonitico Rosso inférieur, qui débutent probablement à un niveau indéterminé de l'Oxfordien moyen.

3. Les *Gregoryceras*

3.1. Historique

3.1.1. Première phase : arbitrage entre *Ammonites transversarium* Quenstedt, 1847, et *Ammonites toucasianus* d'Orbigny, 1847

Pendant près de 70 ans, des premières descriptions en 1847 au travail synthétique de de Grossouvre en 1917, le principal axe de recherche sur le groupe de l'*Ammonites transversarius* est basé sur la distinction ou la mise en synonymie des formes *transversarius* et *toucasianus*.

Les premières descriptions

En 1847, deux représentants de l'actuel genre *Gregoryceras* sont décrits par des auteurs différents. Quenstedt introduit l'*Ammonites transversarius* dont il donne un dessin du type (pl. 15, fig. 12). De son côté d'Orbigny publie l'*Ammonites toucasianus* dont une gravure est également donnée (pl. 190, fig. 1-2). D'Orbigny affirme être en possession de plus de trente spécimens qui proviennent respectivement de Caussol, de Saint-André de la Roche (Alpes-Maritimes), de Gigondas (Vaucluse), de Niort (Deux-Sèvres), de Saint-Marc-de-Rians (Bouches-du-Rhône), de Crüe (Meuse) et de la Fauge (Haute Marne). Malheureusement, il ne désigne ni spécimen type, ni localité type.

De 1863 à 1887 : *Ammonites transversarium* Quenstedt et *Ammonites toucasianus* d'Orbigny, deux espèces synonymes ?

Oppel est le premier à considérer dès 1863 (p. 231) les deux formes comme synonymes. Il conserve la dénomination de Quenstedt, pensant *« que celle-ci avait été publiée un peu plus tôt que la dénomination de d'Orbigny »*. Il est également le premier à proposer un *« horizon bien caractérisé à* Ammonites transversarius *»*.

Neumayr (1871, p. 368), bien qu'observant quelques différences entre les figures originales de Quenstedt et de d'Orbigny, se range à l'opinion d'Oppel et affirme lui aussi que ces deux espèces n'en forment qu'une seule : l'*Ammonites transversarius* en représenterait les tours internes et l'*Ammonites toucasianus* les tours externes. Les quelques différences notées pourraient être dues au fait que la forme de Quenstedt est originaire de *« l'Europe moyenne »*, et celle de d'Orbigny de la *« province méditerranéenne »*. Il reconnaît également la validité de la zone à *Ammonites transversarius* d'Oppel. Enfin, il place l'espèce de Quenstedt dans le groupe de l'*Ammonites arduannensis*, entre les *Perisphinctes* et les *Aspidoceras*, établissant ainsi la succession phylétique suivante, du plus ancien au plus récent : *Perisphinctes torosus* (Oppel), *Perisphinctes spissus* (Oppel), *Perisphinctes arduannensis* (d'Orbigny), *Pesisphinctes transversarius* (Quenstedt) et *Perisphinctes reversus* (Leck).

La même année, Waagen place l'*Ammonites transversarius* dans le genre *Peltoceras*.

Gemmellaro (1877, p. 166) figure plusieurs spécimens dont certains de grande taille, qu'il dit fréquents dans les provinces de Palerme et de Trapani (Sicile). Il accepte la mise en synonymie des formes de Quenstedt et de d'Orbigny.

Enfin, Quenstedt lui-même, admet en 1887, la mise en synonymie des deux espèces. Il figure à cette occasion plusieurs spécimens (pl. 91, fig. 26-30), dont l'holotype de l'*Ammonites transversarium* déjà figuré en 1847.

Introduction de *Peltoceras fouquei* Kilian, 1889

Le débat semblait être clos quant à la mono-spécificité du groupe de *Peltoceras transversarium*, mais en 1889, Kilian sépare sous le nom de *Peltoceras fouquei* des spécimens de Cabra (Andalousie) très proches des spécimens siciliens figurés par Gemmellaro en 1877. Il rapporte à sa nouvelle espèce plusieurs individus de localités différentes (Sicile, Andalousie, Drôme, Algérie), appartenant aux couches à *Gregoryceras transversarium* et à *Epipeltoceras bimammatum*. Kilian établit un lien phylétique entre *Peltoceras transversarium* et *Peltoceras fouquei*.

De Loriol (1896), suivant l'avis d'Oppel et de Neumayr, opte pour la mise en synonymie des deux espèces introduites en 1847. En ce qui concerne *Peltoceras fouquei*, il admet son

existence pour les formes andalouses, mais refuse tout rapprochement avec les grands exemplaires de Sicile, pour lesquels il préfère la dénomination *Peltoceras transversarium*.

La position de de Riaz

De Riaz (1898, p. 52) ne partage pas les conceptions de ses confrères et refuse la mise en synonymie de *Peltoceras toucasianum* et de *Peltoceras transversarium*. Il ne suit pas non plus de Loriol et confirme que les grands spécimens de Sicile figurés par Gemmellaro doivent être rattachés à l'espèce *fouquei*.

Mais en 1903, de Loriol présente de nouveaux exemplaires qui lui fournissent alors de *« nouveaux arguments en faveur de la réunion du* P. transversarium *et du* P. toucasi *en une seule espèce, montrant qu'elle est sujette à varier sensiblement »*.

L'apport de Salfeld

Salfeld (1906, p. 82-84) est pour la séparation de *Peltoceras toucasianum* et *Peltoceras transversarium*. Il leur consacre une longue étude en expliquant leurs différences (tableau II) et figure plusieurs spécimens dont le type de *Peltoceras transversarium*. Néanmoins, Salfeld ne semble pas avoir eu connaissance des travaux de Kilian (1889), car il ne considère que les deux espèces *princeps* et figure (pl. 12, fig.11), sous le nom de *« Peltoceras toucasi »*, un spécimen de grande taille tout à fait semblable à *Peltoceras fouquei*.

Introduction de *Peltoceras pervinquieri* Spath, 1916

Spath (1916, p. 525) accepte l'opinion de Salfeld, sauf en ce qui concerne l'interprétation de *Peltoceras toucasianum*. De plus, il introduit *Peltoceras pervinquieri* à partir d'une ammonite tunisienne figurée en 1907 par Pervinquière (pl. 1, fig. 9) et initialement assimilée à *Peltoceras fouquei*.

3.1.2. Seconde phase : mise en place de la conception récente du genre *Gregoryceras*

A partir de 1917, avec le travail fondamental de de Grossouvre, les conceptions concernant le groupe de l'*Ammonites transversarius* ont évolué. Les recherches sont maintenant axées sur une compréhension globale du groupe, en fonction de l'articulation de ses différentes espèces dans le temps.

La révision de de Grossouvre

Dans l'ouvrage de Petitclerc (1917), de Grossouvre réalise une étude complète des ammonites du *« groupe de* Peltoceras toucasi *»*. Il décrit et figure toutes les espèces connues à son époque et clôt le débat concernant la validité de *Peltoceras toucasianum*. Bien que la figure originale de d'Orbigny soit composite et corresponde en fait à plusieurs fragments de sa collection, dont une partie au moins a déjà disparu et que la description ne corresponde pas exactement au dessin (en particulier pour les dimensions et le nombre de côtes), de Grossouvre désigne la figure originale comme type de l'espèce. Il a également récolté *Peltoceras transversarium* à Trept (Isère), à Frontenay-sur-Dive (Calvados) et à Pamproux (Deux-Sèvres) et le situe dans la zone à *Ochetoceras canaliculatum* (couches à spongiaires). *Peltoceras fouquei* est décrit et le dessin original de Kilian est refiguré (pl. 11, fig. 30), enfin quatre nouvelles espèces sont introduites. *Peltoceras riazi*, dont l'holotype est un spécimen de taille moyenne des niveaux à spongiaires de Trept en Isère (pl. 9, fig. 10-12) ; un spécimen de grande taille de l'oolithe ferrugineuse de Talant, près de Dijon (pl. 10, fig. 15) et deux *nuclei* (fig. 16-17) sont également figurés sous ce nom. *Peltoceras romani* est introduit à partir du spécimen d'Optevoz (Isère) figuré en 1898 par de Riaz (pl. 19, fig. 1-2). *Peltoceras marioni* est introduit à partir d'un unique exemplaire mal conservé (pl. 9, fig. 7) provenant de l'oolithe de

Talant. Enfin, *Peltoceras lorioli* est basé sur quelques *nuclei* pyriteux des marnes à *Creniceras renggeri*. Bien que la position stratigraphique des exemplaires décrits soit alors peu précise, de Grossouvre pense que les spécimens types de *Peltoceras riazi*, de *Peltoceras romani* et de *Peltoceras marioni* sont du même âge. Le spécimen de grande taille de Talant, proviendrait quant à lui de la limite Oxfordien moyen / Oxfordien supérieur.

De 1924 à 1937 : l'introduction du genre *Gregoryceras*

Spath (1924) propose sans diagnose le genre *Gregoryceras* pour le groupe de l'*Ammonites transversarius* et désigne cette dernière forme comme espèce type du genre. La diagnose sera donnée en 1957 par Arkell : *« Petit, avec côtes fortes, obtuses, rétroverses simples et bifurquées, qui persistent jusqu'à la fin. Ouverture avec apophyses. Tours internes plus involutes, et plus irrégulièrement ornés que chez* Rursiceras *»*.

En dépit des travaux de Spath, Prieser (1937) préfère rattacher les espèces de ce groupe au genre *Epipeltoceras* Spath, 1924, afin de souligner les affinités de ces deux groupes d'ammonites. Elle décrit *Epipeltoceras toucasi*, *Epipeltoceras transversarium*, *Epipeltoceras pervinquieri* et enfin *Epipeltoceras fouquei*.

Introduction du genre *Pseudogregoryceras* Jeannet, 1951

A la suite de Jeannet (1951, p. 200), les auteurs admettent que le genre *Gregoryceras* s'enracine au sein du genre *Pseudogregoryceras*, alors connu par les espèces *Pseudogregoryceras iteni* Jeannet, 1951 (espèce type du genre), *Pseudogregoryceras tiechei* Jeannet, 1951 et *Pseudogregoryceras neumayri* Jeannet, 1951 (introduit à partir de la fig. 3, pl. 20 de Neumayr, 1871). Ces trois espèces, rares, sont datées de l'Oxfordien inférieur (zone à *Cardioceras cordatum*).

De 1959 à 1974 : de Collignon à Sequeiros

En 1959, Collignon figure un petit spécimen de *Gregoryceras riazi* (ici *G. tenuisculptum* Gygi, 1977) provenant de sa zone à *Taramelliceras callicerum* de Madagascar, ce qui montre son importance pour les corrélations à grandes distances.

Christ (1960, p. 110) propose de placer l'espèce *fouquei* entre *Epipeltoceras (Gregoryceras) transversarium* et *Epipeltoceras bimammatum* (Oppel, 1863), suivant en cela l'opinion de Prieser (1937).

Stephanov (1962, p. 101-102, pl. 2, fig. 1 et pl. 3, fig. 1), signale l'espèce de Kilian en Bulgarie et en figure de grands exemplaires. Sapunov en 1973 (p. 114-115, Pl. VI, Fig. 1), signale cette même espèce en Algérie.

En 1966, Enay admet la présence de *Gregoryceras* dans la plus grande partie de la Zone à Plicatilis, à l'exception de sa partie inférieure et jusqu'à la Sous-zone à Parandieri (alors comprise entre les zones à Antecedens et Bifurcatus – p. 268-269). Il précise également la position stratigraphique de *Gregoryceras transversarium* qu'il ne trouve que dans la Sous-zone à Parandieri. Il reconnaît que *Gregoryceras riazi* et *Gregoryceras romani* sont des formes plus anciennes.

Sequeiros (1974, p. 300 à 316) décrit les espèces *Gregoryceras romani*, *Gregoryceras riazi* et *Gregoryceras fouquei* qu'il a récoltées en Espagne. Il figure à chaque fois plusieurs spécimens, souvent de grande taille.

Le matériel de Chabrières (Alpes-de-Haute-Provence)

Les faunes ammonitiques de la Clue de Chabrières ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux. Dans son mémoire, Duong (1974, p. 39 à 64, pl. 2 à 5) a entreprit une nouvelle révision du genre *Gregoryceras* à partir du matériel abondant et bien repéré (en provenance de deux niveaux seulement, 5b et 5c) de Chabrières et qu'elle a daté du sommet de la Zone à

Transversarium, sans plus de précision. Elle disposa en outre de plusieurs autres individus de localités différentes, plus ou moins bien repérés stratigraphiquement.
A propos de *Gregoryceras toucasianum*, Duong fait référence à un spécimen espagnol proche de la description originale de d'Orbigny, et *« en partie »* de sa figuration (n°F.S.L 160 178, pl. 2, fig. 8). Dans la continuité du travail de de Grossouvre, elle adopte la diagnose originale de *Gregoryceras toucasianum*, et *« partiellement le dessin qui l'accompagne »*. Duong place *Gregoryceras lorioli* et *Gregoryceras marioni* en synonymie de *Gregoryceras toucasianum*. Il lui apparaît également que l'holotype choisi pour représenter l'espèce *romani* est probablement un individu immature, puisqu'il semble se superposer aux tours internes d'un individu plus grand (pl. 3, fig. 1). Mais elle reconnaît qu'à Chabrières, *Gregoryceras riazi*, *Gregoryceras romani* et *Gregoryceras toucasianum* sont morphologiquement très proches. Bien qu'il existe des spécimens intermédiaires entre ces espèces, Duong pense que, pour des raisons de clarté, *« la création de catégories infraspécifiques soit nécessaire »*. Elle dissocie nettement ce groupe de trois espèces de l'ensemble *Gregoryceras transversarium* / *Gregoryceras fouquei* ; l'existence de morphologies intermédiaires entre ces deux formes ne fait aucun doute, mais l'espèce de Kilian semble la plus *« évoluée »*.
En conclusion, une phylogénie est établie à partir de l'ontogenèse des *Gregoryceras*. Ainsi, selon Duong, *Pseudogregoryceras* donne *Gregoryceras riazi*, puis *Gregoryceras toucasi*, *romani*, *Gregoryceras* aff. *romani*, *Gregoryceras transversarium* et enfin *Gregoryceras fouquei*. C'est dans ce travail que le problème du dimorphisme au sein du genre *Gregoryceras* est abordé pour la première fois.

De 1975 à 1977
En 1975, Sequeiros publie et figure un important échantillon de *Gregoryceras fouquei* dont il réalise l'analyse statistique (fig. 1-2).
Bourseau étudie en 1977 l'ammonitofaune des « Terres-Noires » de Beauvoisin (Drôme). Il signale *Pseudogregoryceras iteni* au sommet de la Sous-zone à Cordatum, ou à la base de la Sous-zone à Vertebrale (pl. 10, fig. 10) et trois spécimens de la Sous-zone à Vertebrale (dont un seul a été figuré, pl. 10, fig. 8) qu'il attribue à *Gregoryceras* aff. *romani* : ce sont à cette époque les plus anciens spécimens de *Gregoryceras* connus (exception faite des *Pseudogregoryceras*).

La révision de Gygi
En 1977, Gygi entreprend la révision du genre *Gregoryceras* à partir du matériel oxfordien du Jura du Nord de la Suisse et du Sud de l'Allemagne, soit près de 165 spécimens. En se basant notamment sur la taille réduite du stade juvénile lisse, Gygi place *Pseudogregoryceras neumayri* en synonymie de *Gregoryceras riazi*. A partir de certaines convergences ornementales, Gygi suggère l'origine du genre *Pseudogregoryceras* au sein des *Clambites (Mirosphinctes)*. Dans ce même travail, il introduit l'espèce *Gregoryceras tenuisculptum* à partir d'un seul individu récolté dans l'Oxfordien moyen (sommet de la sous-zone à *Cardioceras vertebrale*) de Schaffhausen. Il considère ce nouveau taxon comme l'espèce souche du genre *Gregoryceras* et le place au sein de sa phylogénie entre *Pseudogregoryceras iteni* et *Gregoryceras riazi*. Dans la synonymie de *Gregoryceras tenuisculptum*, Gygi cite trois individus décrits antérieurement sous d'autres noms : *Ammonites* cf. *transversarius* (*in* Favre, 1876, pl. 4, fig. 7 a-b), *Gregoryceras riazi* (*in* Duong, 1974, pl. 4, fig. 3), et *Gregoryceras toucasi* (*in* Malinowska, 1976, pl. 3, fig. 3 a-b). Dans ce même travail, il propose l'espèce *Gregoryceras (Gregoryceras) pseudotransversarium* qu'il place dans la Zone à Transversarium (Sous-zone à Luciaeformis).

Les *Gregoryceras* de la province de Vérone

En 1990, Gygi publie une étude, complémentaire de la révision de 1977, sur les *Gregoryceras* présents dans l'*Ammonitico rosso* de la province de Vérone (Italie). Il y décrit et figure *Gregoryceras (Pseudogregoryceras) iteni*, *G. (G.) tenuisculptum*, *G. (G.) riazi*, *G. (G.) romani*, *G. (G.) toucasianum*, *G. (G.) transversarium*, *G. (G.) fouquei* et *Gregoryceras sp. nov*.

Les *Gregoryceras* du Chili

En 1991 Gygi et Hillebrandt, dans un travail sur les ammonites oxfordiennes du Chili, introduisent trois nouvelles espèces de *Gregoryceras* inconnues en Europe : *Gregoryceras (Gregoryceras) chongi*, de la Sous-zone à Antecedens, *G. (G.) perplanatum*, de la Zone à Transversarium, *G. (G.) trapezoidale*, de la Zone à Bifurcatus (?), ainsi qu'une nouvelle variété : *G. (G.) transversarium gemellaroi*, de la Zone à Transversarium. Des espèces plus classiques sont également figurées : *G. (G.) riazi*, de la Sous-zone à Antecedens, *G. (G.) transversarium*, de la Zone à Transversarium, *G. (G.) fouquei*, du sommet de la Zone à Transversarium et de la Zone à Bifurcatus, ainsi qu'une ammonite morphologiquement proche de *G. (G.) chongi* qu'ils nomment *G. (G.)* aff. *romani*, de la Sous-zone à Antecedens ou à Parandieri.

3.1.3. Conclusion

La conception des espèces du genre *Gregoryceras* a peu évolué depuis la révision de de Grossouvre en 1917. Les espèces sont surtout considérées en fonction de leurs caractères typologiques, basés sur la référence absolue au spécimen type et pas assez comme des formes biologiques à part entière, présentant une variabilité intraspécifique.
C'est ainsi que les critères de différentiation des espèces de *Gregoryceras* les plus souvent cités concernent principalement l'allure de la section :

- les formes à flancs convexes sont attribuées à *Gregoryceras romani*,
- les formes à flancs plats et faiblement convergents vers le ventre sont généralement attribuées à *Gregoryceras riazi*,
- les formes à section trapézoïdale sur le phragmocône, puis carrée sur la loge d'habitation sont classiquement attribuées à *Gregoryceras toucasianum*, bien que cette forme soit un synthétogramme (et donc sans valeur),
- et les formes à flancs franchement concaves sont attribuées à *Gregoryceras transversarium*.

Chaque « espèce » est donc présente conjointement aux autres, quelque soit le niveau stratigraphique (à l'exception de la Sous-zone à Cordatum et de la Zone à Bifurcatus).

3.1.4. Apport personnel

Depuis 2003, mes recherches personnelles sur le genre *Gregoryceras* ont permis de réviser entièrement chacune de ses espèces sous un contrôle biostratigraphique rigoureux. La variabilité de ce groupe s'est avérée plus élevée qu'admise par les auteurs, et son évolution avec les mécanismes sous-jacents a été mise en évidence. Enfin, ces résultats ont permis de proposer une échelle biostratigraphique parallèle basée sur ce genre, très utile dans le cadre des corrélations inter-bassins (cf. infra et Bert et al., 2003, 2009 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004, 2005).

3.2. Matériel et méthode

Les *Gregoryceras* étudiés sont le résultat de l'exploitation systématique banc-par-banc des coupes décrites précédemment. Chaque échantillon de *Gregoryceras* d'une coupe donnée et d'un niveau stratigraphique donné a été comparé aux autres. Toutefois, en fonction des échantillonnages, le nombre de spécimens est très variable, ce qui ne permet pas toujours d'apprécier l'ensemble de leur variabilité. Ainsi, la totalité des spécimens représentatifs d'une espèce a été réuni afin d'apprécier au mieux la variabilité intraspécifique.

Pour ce travail, un total d'environ 375 spécimens de *Gregoryceras* a été étudié. Ils se répartissent en échantillons de plusieurs gisements de zones géographiques distinctes. La plupart du temps, ces spécimens ont été récoltés banc-par-banc ou de façon la plus rigoureuse possible dans des gisements « en champs » (voir Bonnot, 1995, pour les tests de validité de ce type de récolte) : ils bénéficient tous d'un repérage stratigraphique précis à très précis. Les espèces de *Gregoryceras* ont été replacées dans un contexte le plus biologique possible. Pour cela, l'étude est basée sur des lots d'ammonites corrélés stratigraphiquement, horizon par horizon lorsque cela a été possible ou à défaut au niveau de la sous-zone. Tous les lots de *Gregoryceras* isochrones ont été réunis au sein d'un même échantillon afin de vérifier, à partir de la variabilité intrapopulationnelle (variabilité morphologique et variabilité ornementale), s'il existe une ou plusieurs espèces par niveau et d'en déterminer les limites respectives. Les spécimens d'attribution stratigraphique douteuse ont été écartés de l'étude paléobiologique mais sont secondairement rapprochés des espèces redéfinies.

Critères de maturité

Les caractères suivants ont été pris en compte pour caractériser l'âge adulte chez *Gregoryceras* :

- l'approximation des dernières cloisons, mais ce critère n'est pas toujours atteint chez tous les adultes ;
- la modification de la section sur la loge adulte ;
- le changement d'ornementation ;
- dans une moindre mesure, la longueur de la loge d'habitation (180° environ).

3.3. Paramètres mesurés

Lorsque cela a été possible, pour chaque spécimen, le diamètre de la coquille adulte (*Dfin*), le diamètre du phragmocône (*Dph* ; tc. signifie que le spécimen est entièrement cloisonné) et le diamètre du stade juvénile lisse quand il existe (*Dli*) ont été mesurés. Plusieurs séries de mesures ont été effectuées afin de suivre au mieux l'évolution longitudinale de chaque individu. Les écarts angulaires α entre chaque mesure ont été précisés (en degrés). Ont aussi été mesurés sur tous les individus (Fig. 85) et en fonction du diamètre (*D*) : le diamètre de l'ombilic (*O*), la hauteur du tour (*H*) et son épaisseur (*E*). L'évolution des rapports classiques *H/D*, *E/D*, *O/D* puis *O/H* a ensuite été étudiée au cours de l'ontogenèse.

D'autre part, pour chaque spécimen (Fig. 85), le nombre de côtes latérales (*Nl*) et ventrales (*Nv*) a été noté par tour et par demi-tour, ainsi que le diamètre d'apparition et de dédoublement des tubercules péri-ventraux. Enfin, l'indice *Ir* a été utilisé pour estimer la rétroversion des côtes (Bert et al., 2003 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004). Il est mesuré de la façon suivante : en partant d'une verticale passant par le centre de l'ombilic et une côte primaire donnée, le nombre de côtes sur le haut du flanc situées en deçà de cette verticale a été dénombré (ce nombre correspond à *Ir*). Les variations de ces paramètres ont été prises en considérations dans les parties descriptives, ainsi que dans la partie évolution.

La méthodologie de l'analyse statistique utilisée a été développée au chapitre A.6.2.

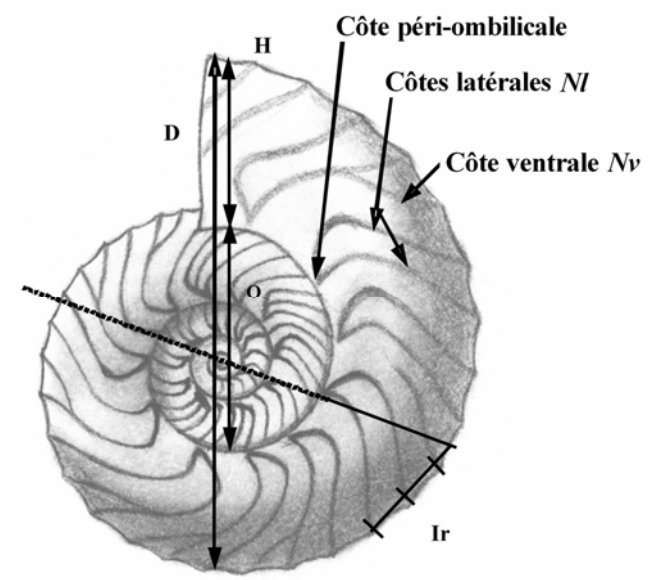


Figure 85. Mesures effectuées sur les *Gregoryceras*. *D*=diamètre; *E*=épaisseur, *H*=hauteur; *O*=diamètre de l'ombilic.

3.4. Paléontologie

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Perisphinctoidea Steinmann, 1890
Famille des Aspidoceratidae Zittel, 1895
Sous-famille des Peltoceratinae Spath, 1924

Genre *Gregoryceras* Spath, 1924
Espèce type : *Ammonites transversarius* Quenstedt, 1847, pl. 15, fig. 12.

Contenu spécifique du genre *Gregoryceras* (incl. *Pseudogregoryceras*) depuis son introduction
Le genre *Gregoryceras* comprenait lors de son introduction 8 espèces appartenant au groupe de *Peltoceras transversarium* : *G. transversarium* (Quenstedt, 1847), *G. toucasianum* (d'Orbigny, 1847), *G. fouquei* (Kilian, 1889), *G. pervinquieri* (Spath, 1916), *G. riazi* (de Grossouvre, 1917), *G. romani* (de Grossouvre, 1917), *G. marioni* (de Grossouvre, 1917) et *G. lorioli* (de Grossouvre, 1917). Depuis, 13 espèces ont été décrites, dont 3 au Chili : *« Pseudogregoryceras » iteni* Jeannet, 1951, *« P. » tiechei* Jeannet, 1951, *« P. » neumayri* Jeannet, 1951, *G. tenuisculptum* Gygi, 1977, *G. pseudotransversarium* Gygi, 1977, *G. chongi* Gygi & Hillebrandt, 1991, *G. trapezoidale* Gygi & Hillebrandt, 1991, *G. perplanatum* Gygi & Hillebrandt, 1991, *G. defayae* Bert, Marchand, Gygi & Delanoy, 2003, *G. riaziformis* Bert, 2004, *G. ferchaudi* Bert, 2004, *G. devauxi* Bert & Enay, 2004, *G. benosmanae* Bert et al., 2009, et une nouvelle variété : *G. transversarium gemellaroi* Gygi & Hillebrandt, 1991. Soit un total de 21 espèces plus une variété. Certains de ces taxa ont été depuis placés en synonymie, abandonnés, ou écartés du genre *Gregoryceras* (cf. infra), ainsi ce genre comprend actuellement 14 espèces et une variété.

Remarques sur *Gregoryceras lorioli* : *Gregoryceras lorioli* a été introduit par de Grossouvre (1917) pour des *nuclei* pyriteux récoltés dans les marnes à *Creniceras renggeri* (Oxfordien

inférieur). Cette dernière espèce a pourtant été assimilée par Duong (1974), puis par Gygi (1977), à un *nucleus* de *G. toucasianum*. En réalité, *G. lorioli* est clairement une forme tératologique de Cardioceratinae (formes rangées par Tintant, en 1963, dans le genre *Beauvaisia*). L'absence pathologique de carène est vraisemblablement responsable de cette confusion. Ce phénomène a été décrit par Maubeuge et est confirmé par Marchand (communication orale).

Remarques sur *Gregoryceras marioni* : de Grossouvre (1917) a introduit ce taxon à partir d'un seul spécimen mal conservé, récolté dans l'oolithe de Talant (près de Dijon). Le niveau précis de récolte est incertain (Sous-zone à Vertebrale), mais de Grossouvre à supposé que son spécimen provenait du même niveau stratigraphique que les types de *G. riazi* (récolté à la base des niveaux à spongiaires de Trept, Isère) et de *G. romani* (récolté dans les bancs sous les niveaux à spongiaires d'Optevoz, Isère). Ces niveaux sont actuellement datés de la Sous-zone à Antecedens. Malgré son interprétation difficile, *G. marioni* a été depuis assimilé à un *nucleus* de *G. toucasianum* par Duong (1974) puis Gygi (1977). L'espèce de de Grossouvre pourrait tout aussi bien être rapprochée de *G. tenuisculptum*, de *G. riazi*, ou de *G. defayae*. Il est clair que d'interprétation difficile *G. marioni* est tout à fait inutilisable et c'est pour cela qu'il apparaît souhaitable de l'abandonner purement et simplement (*nomen dubium*).

Remarques sur *Gregoryceras toucasianum* : de Grossouvre (1917) a été le premier à reconnaître que la figure originale de d'Orbigny est un synthétogramme. Plusieurs incohérences rendent cette figure inutilisable : le *Gregoryceras* dessiné par d'Orbigny est orné dans ses tours les plus internes, or seule les espèces *G. fouquei*, *G. pervinquieri* et *G. benosmanae* présentent cette caractéristique. Mais contrairement à *Gregoryceras toucasianum*, ces dernières ont des côtes presque droites (*Ir* très réduit – cf. infra). Sur la figure de d'Orbigny, les côtes ne sont que très rarement bifurquées à la base des flancs, or chez la plupart des *Gregoryceras* il existe une majorité de côtes bifurquées à la base des flancs et en particulier chez les spécimens à côtes très rétroverses ; les quelques individus qui présentent, de temps en temps, plus de côtes simples que bifurquées sont à flancs franchement concaves, ce qui n'est de toute façon pas le cas de la figure de d'Orbigny. Il est donc très clair que *Gregoryceras toucasianum* n'a aucune valeur taxinomique et qu'il est souhaitable de l'abandonner.

Remarques sur *Pseudogregoryceras*

Discussion sur son contenu : à l'origine de son introduction, le genre *Pseudogregoryceras* comprenait trois espèces : *P. iteni*, *P. tiechei* et *P. neumayri*.

Pseudogregoryceras tiechei provient de la Sous-zone à Cordatum d'Herznach (canton d'Argovie, Jura Suisse). Le seul spécimen connu est de petite taille et présente une ornementation constituée de fines striations falciformes. Celles-ci se renforcent sur le haut des flancs où elles sont quelques fois bifurquées ; on observe de temps en temps une constriction large et peu profonde, parallèle aux striations. Près de l'aire siphonale les côtes présentent un chevron dirigé vers l'arrière. Ces caractéristiques ornementales (en particulier la présence de constrictions), l'absence de renflements caractéristiques en forme de « bourrelets » sur la zone marginale externe et une section plutôt comprimée, conduit à penser que *Pseudogregoryceras tiechei* n'appartient pas au groupe des *Gregoryceras*.

Jeannet (1951) a introduit *Pseudogregoryceras neumayri* pour un *nucleus* d'ammonite figuré par Neumayr (1871) sous le nom de *Perisphinctes transversarius*. Duong (1974, p. 52), puis Gygi (1977), en se basant notamment sur la longueur réduite du stade juvénile lisse, l'ont placé en synonymie de *Gregoryceras riazi*. Néanmoins, la présence indiscutable de parabolae

bien individualisées au niveau de la zone péri-ventrale du spécimen type de *neumayri*, n'est pas un caractère de *Gregoryceras*.
En fonction de leurs caractéristiques, ces deux espèces voisines (*tiechei* et *neumayri*) doivent être rattachées à un autre groupe. En 2004, en accord avec Bonnot (communication personnelle), j'avais proposé qu'ils soient rapprochés du genre *Mirosphinctes* Schindewolf, 1926. Cependant de nouvelles données sur le genre *Tornquistes* à l'Oxfordien inférieur (cf. *T. leckenbyi* in Bert, 2009, et infa), montrent que ce dernier possède les mêmes caractéristiques morphologiques (constrictions, parabolae) que les deux formes de Jeannet. Dans l'état actuel des connaissance, les deux taxa *tiechei* et *neumayri* sont d'utilisation et de classification délicate, et quoi qu'il en soit, le « groupe » *Pseudogregoryceras* est monospécifique (*iteni*).

Discussion sur sa validité : En 1977, Gygi a placé *Pseudogregoryceras* en sous-genre de *Gregoryceras* pour marquer l'appartenance de ces deux groupes à une même lignée évolutive (fig. 4).
Mais comme déjà vu, le « groupe sous-genre » est un regroupement en partie artificiel d'espèces et n'a pas de valeur biologique réelle. Dans le cas des *Gregoryceras*, ce sous-genre a été utilisé pour insister sur les différences morphologiques qui existent entre les *Gregoryceras* de l'Oxfordien inférieur et de l'Oxfordien moyen. Les principaux caractères qui distinguent habituellement *Pseudogregoryceras* de *Gregoryceras* sont : (1) le stade juvénile lisse plus long, (2) l'ornementation absente sur le mur ombilical, (3) la zone péri-ventrale anguleuse sur le demi-tour qui précède la fin du phragmocône qui confère à la section un aspect caractéristique (flancs plats, tuberculation en « bourrelet » des côtes sur le haut des flancs, ventre arrondi), (4) le sinus ventral net et constant (moins marqué sur la dernière partie de la loge), (5) la taille adulte plus petite et (6) la répartition stratigraphique antérieure (Oxfordien inférieur, Sous-zone à Cordatum).
La variation dans le temps (durant tout l'Oxfordien moyen) de la plupart de ces caractères (1, 2, 4, 5) représentent la trame même de l'évolution des *Gregoryceras* (voir Chapitre B.6.). C'est pour cela et malgré une différence indiscutable (3), qu'il est souhaitable d'abandonner l'utilisation du sous-genre *Pseudogregoryceras*.

Diagnose émendée du genre *Gregoryceras* Spath, 1924
Genre regroupant des espèces généralement évolutes, de taille petite à moyenne. Le stade juvénile est lisse (très long chez les espèces anciennes, absent chez les espèces les plus récentes) et la section est sub-circulaire dans les premiers tours. Sur le reste du phragmocône, les flancs peuvent soit rester légèrement convexes, soit s'aplatir, ou même devenir concaves (polymorphisme intraspécifique non sexuel). Les côtes sont fortes sans jamais être tranchantes ; généralement rétroverses, elles peuvent être simples, mais sont le plus souvent bifurquées au niveau de la zone péri-ombilicale. Ce point de dichotomie est matérialisé par un renflement tuberculiforme toujours émoussé et parfois pincé ; les côtes se bifurquent à nouveau vers le tiers supérieur des flancs, ou vers le milieu des flancs si la section est concave. Les formes de la Sous-zone à Cordatum montrent, au niveau du tiers externe des flancs, des pincements sub-tuberculiformes sur les côtes. A partir du sommet de la Sous-zone à Vertebrale, l'ornementation des spécimens est toujours plus accentuée sur le ventre, et dans les tours externes on note fréquemment un effacement des côtes sur le milieu du flanc. Chez les espèces récentes, des renflements tuberculiformes apparaissent sur les côtes au niveau de la marge péri-ventrale. Ces renflements peuvent se dédoubler. La loge d'habitation adulte mesure à peine plus d'un demi-tour. Le péristome est très élargi, faiblement sinueux et dépourvu d'apophyses développées.

Gregoryceras iteni (Jeannet, 1951)

(Pl. 38)

Synonymie

vm 1951. *Pseudogregoryceras iteni* sp. nov. ; Jeannet, pl. 30, fig. 6 ; pl. 78, fig. 4a-c.
v 1977. *Pseudogregoryceras iteni* Jeannet, 1951 ; Bourseau, pl. 10, fig. 10.
v non 1974. *Pseudogregoryceras iteni* Jeannet, 1951 ; Duong.
vm 1977. *Gregoryceras (Pseudogregoryceras) iteni* (Jeannet, 1951) ; Gygi, pl. 1, fig. 1-3 ; pl. 10, fig. 1-2.
1990. *Gregoryceras (Pseudogregoryceras) iteni* (Jeannet, 1951) ; Gygi, fig. 1a-b.
2000. *Gregoryceras (Gregoryceras) iteni* (Jeannet, 1951) ; Gygi, pl. 2, fig. 11, pl. 4, fig. 5.
v 2004. *Gregoryceras iteni* (Jeannet, 1951) ; Bert, p. 28-34, pl. 1.
vm 2005. *Gregoryceras iteni* (Jeannet, 1951) ; Bert, p. 38, fig. 3.

Localité type : Herznach, canton d'Argovie (Suisse).
Strate type : niveau F1, marnes directement sus-jacentes à la couche de Schellenbrüke (niveau 7b, coupe 2 de Gygi 1977, pl. 11).
Holotype : n° ETHZ 595 (conservé au Geologishes Institut der Eidgenössischen Technischen Hochscule Zürich), figuré par Jeannet, 1951, pl. 30, fig. 6 ; refiguré par Gygi, 1977, pl. 1, fig. 1a-b. Figuré ici Pl. 38, Fig. 1.
Répartition stratigraphique : Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum, Sous-zone à Cordatum.
Répartition géographique : *Gregoryceras iteni* est une forme rare. Elle n'est jusqu'à présent signalée que dans le Jura Suisse, la province de Vérone (Italie), la Slovaquie et en France (Drôme, Hautes-Alpes, Alpes-Maritimes et Côte d'Or).
Diagnose : coquille de petite taille adulte (*D*=40 à 65 mm environ) et faiblement involute. Les tours internes, à section sub-ovalaire, sont totalement lisses. L'ornementation, inexistante sur le mur ombilical, n'apparaît qu'au delà de 21 mm environ (début du dernier tour). Elle consiste en côtes flexueuses et très rétroverses sur les flancs, qui forment un sinus caractéristique lors de leur passage sur le ventre. Au niveau du phragmocône, le rebord péri-ventral est anguleux : les côtes y montrent de petits renflements en forme de « bourrelets » parfois dédoublés qui, sans jamais former de parabolae, déterminent l'aspect sub-ogival, à flancs plats et ventre arrondi, de la section. Le mur ombilical est toujours vertical, sauf à l'extrémité de la loge d'habitation de l'adulte où il est évasé, ce qui accentue l'impression de déroulement du tube coquillier. Sur la loge, la section est très arrondie. Le péristome est sinueux, élargi et dépourvu d'apophyses.

Matériel étudié *(N=21)* **:** le spécimen n°ETHZ.595 (holotype, dont un moulage est conservé sous le n°FSL.175483 à la Faculté des Sciences de Lyon), Sous-zone à Cordatum de Herznach (canton d'Argovie, Suisse) du niveau 7b, coupe 2 (Gygi, 1977, pl. 11) ; un moulage du spécimen n°ETHZ.204, Sous-zone à Cordatum de Herznach (canton d'Argovie, Suisse), déjà figuré par Jeannet (1951, pl.78, fig. 4c) et par Gygi (1977, pl.1, fig. 2a-b) ; un moulage du spécimen figuré par Jeannet (1951, pl.78, fig. 4a), Sous-zone à Cordatum de Herznach (canton d'Argovie, Suisse) [collection Geologisches Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich] ; le n°FSL.175227, déjà figuré par Bourseau (1977, pl. 10, fig. 10) [conservé à la Faculté des Sciences de Lyon] ; trois fragments non numérotés des « Terres-noires » (Hautes-Alpes - Sous-zone à Cordatum) [collection Fortwengler] ; un spécimen complet (noté 1) plus 9 nuclei non numérotés (notés 2 à 9) de très petite taille de Vrjatee en Slovaquie (Zone à Cordatum probable – collection Schlögl) ; le n°AT55, de la région d'Oze, provient du sommet de la Sous-zone à Cordatum [collection Bert, récolte de Pellenard et Deconninck] ; un spécimen non numéroté du secteur de Plan du Var (leg. Patrick) ; le

spécimen ASP,48 du Devoluy (coll. B. Fonters) ; et le spécimen n°GR.PC/174 (Sous-zone à Cordatum de Côte d'Or, coll. Courville).

N° sp.	*- Dfin.* *- Dph.* *- Dli.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Ir*	α degrés
AT55	c.65 41,24 ?	46,90 41,24 35,6 14	15,48 15,70 13,82 5,3	17,56 16,44 14,38 ?	18,04 15 ? 5	0,33 0,38 0,39 0,38	0,37 0,40 0,40 ?	0,38 0,36 ? 0,36	1,13 1,05 1,04 ?	1,17 0,96 ? 0,94	? ? ? ?	? ? ? ?	? ? ? ?	5 7 5 ?	 70° 90° 385°
ETHZ.595	50,5 40 23,5	50,5 44,5	17 17	18 17,5	18,75 14,5	0,34 0,38	0,36 0,39	0,37 0,33	1,06 1,03	1,10 0,85	0-0 0-0	23-14 16-16	51-27 ?	4 4	 120°
FSL.175227	60,52 46,10 22,20	60,52 50,24 46,10	21,08 20,40 18,00	? ? 17,48	22,50 16,76 13,92	0,35 0,41 0,39	? ? 0,38	0,37 0,33 0,30	? ? 0,97	1,07 0,82 0,77	15-12 11-9 7-7	28-19 20-16 15-15	55-32 ?-31 ?-30	4 5 6	 90° 60°
sp. 1 coll. Schlögl	39,8 32,9 ?	39,8 32,9	14,2 14,9	? ?	13,2 8	0,36 0,45	? ?	0,33 0,24	? ?	0,93 0,54	? ?	? ?	? ?	? ?	 130°
sp. 2 coll. Schlögl	13,4	13,4	5,58	5,7	4,88	0,42	0,43	0,36	1,02	0,87	0	0	0	?	
sp. 3 coll. Schlögl	13,7	13,7	5,9	5,44	4,14	0,43	0,40	0,30	0,92	0,70	0	0	0	?	
sp. 4 coll. Schlögl	15,4	15,4	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	
sp. 6 coll. Schlögl	9,9	9,9	4	4,28	3,2	0,40	0,43	0,32	1,07	0,80	0	0	0	?	
sp. 7 coll. Schlögl	7,64	7,64	3,32	3,34	2,54	0,43	0,44	0,33	1,01	0,77	0	0	0	?	
sp. 9 coll. Schlögl	11,56	11,56	5,22	?	3,4	0,45	?	0,29	?	0,65	0	0	0	?	
ETZH.204	34,14 c.20,40 ?	34,14	14,70	15,00	8,50	0,43	0,44	0,25	1,02	0,58	?	?	?	?	
GR.PC/174	40,4 26,3 18	40,4 29,4	14,7 14,76	15,42 13,94	11,86 6,68	0,36 0,50	0,38 0,47	0,29 0,23	1,05 0,94	0,81 0,45	? ?	? ?	?-29 ?	7 6	 120°
sp. coll. Patrick	34,7 tc. 34,7 tc. 21,2	34,7 29,22	13 12	15,1 13,62	12 8,64	0,37 0,41	0,44 0,47	0,35 0,30	1,16 1,14	0,92 0,72	? ?	? ?	? ?	7 5	 90°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,40* *0,002* *0,04* *10,47*	*0,41* *0,001* *0,04* *8,46*	*0,32* *0,002* *0,04* *13,83*	*1,04* *0,005* *0,07* *6,55*	*0,82* *0,03* *0,19* *22,61*				*5,42* *(min=4)* *(max=7)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9722 *0,7806*	0,9365 *0,3408*	0,9281 *0,142*	0,9587 *0,6706*	0,9875 *0,9929*					

Tableau 22. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras iteni*.

Description

L'espèce est de petite taille (moyenne du diamètre adulte de 57 mm). Seuls trois spécimens sont complets avec le péristome : les n°ETHZ.595, FSL.175227 et le spécimen 1 de la collection Schögl. Le spécimen FSL.175227 est le plus grand conservé avec *D*=60,5 mm, mais le n°AT55 (le plus récent) est potentiellement le plus grand bien que la fin de la loge d'habitation soit manquante (*D*=46,5 mm) : il est adulte (approximation des dernières cloisons), et son développement complet est estimé à environ *D*=65 mm. La coquille est relativement involute, avec un recouvrement des tours ne dépassant pas le quart de la hauteur du flanc (*O/D*=0,32 en moyenne). Les histogrammes de fréquence des ratios ont tous été tracés. Ils sont unimodaux, et la répartition des données s'accorde avec le modèle gaussien (à $p>>0,05$ – Tableau 22). Les fonctions $Y=bD^a$ des courbes moyennes des relations *E* et *O* en fonction de *D* présentent une probabilité très significative que *a*=1 [$p(a=1)>0,05$], ce qui s'accorde avec le modèle de régression linéaire pour les relations entre ces variables et *D* (Fig. 86), et donc à une croissance de type isométrique (fonction de type *Y=bD*). Dans le cas de *H=f(D)*, *a*=0,9128, ce qui reste assez proche de 1, mais avec $p(a=1)$=0,035748, ce qui est très légèrement inférieur au seuil de significativité de 0,05 (Fig. 86). Ainsi la croissance de ce paramètre est très légèrement allométrique, et peut-être mise en relation avec l'acquisition de la maturité à l'approche du péristome (réduction de la hauteur relative). Les coefficients de détermination sont toujours très élevés ($0,95<R^2<0,98$) ce qui dénote une faible dispersion

autour de la moyenne. Le coefficient de variation de *O/H* est assez élevé par rapport aux autres valeurs (22,61), ce qui pourrait être relié à la croissance légèrement allométrique de *H/D*, alors que celle de *O/D* reste isométrique. A noter également que le spécimen n°GR.PC/174 montre un enroulement un peu particulier lié à une déformation de l'ombilic (pathologie ? artefact de la fossilisation ?) qui pourrait aussi expliquer ce résultat. Ce spécimen est également à l'écart de la densité maximale du nuage de point sur le diagramme de l'ACP (en direction mais de sens opposé au vecteur *O/H*), vraisemblablement pour les mêmes raisons.

Les graphique ornementaux (Fig. 87) montrent une augmentation globale rapide et assez uniforme du nombre de côtes en fonction du diamètre (sur l'ACP le vecteur *Nl/2* est presque confondu avec *D*, ce que confirme r_s=0,8400 à p=0,0023). L'indice de rétroversion des côtes varie de 4 à 7, pour une moyenne de 5, mais ce paramètre diminue avec la croissance (Fig. 88). Et comme on peut aussi le voir sur les résultats de l'ACP (Fig. 89) : les vecteurs *Ir* et *D* sont de même direction, mais de sens opposés (relation curieusement peu soutenue par r_s=-0,5501 à p=0,0653). L'ontogenèse peut se décomposer en trois stades successifs :

- les tours internes (stade juvénile) sont totalement lisses sur le moule interne jusqu'à 21,23 mm de diamètre en moyenne, avec une section des tours de forme relativement circulaire ou ovale (dans ce cas le mur ombilical est incliné). Les spécimens de très petite taille de la collection Schlögl sont très bien préservés avec leur test. Ils montrent que la coquille est en réalité ornée de très fines striations selon le même tracé qu'adopteront les côtes au stade suivant. Quelques stries sont périodiquement un peu plus fortes que les autres.

- Le stade suivant peut être qualifié d'éphébique en cela qu'il précède directement le stade adulte. Il dure un demi-tour (jusqu'à 40 mm de diamètre environ), et il débute avec l'apparition de l'ornementation pour prendre fin avec le début de la loge d'habitation. Sur le mur ombilical presque vertical, l'ornementation est inexistante et reste peu visible au niveau de la marge péri-ombilicale, elle consiste, sur les flancs, en côtes peu marquées et très rétroverses. Sur le haut des flancs (quart supérieur) les dichotomies sont fréquentes. Sur une portion très courte de la coquille, près de la fin du phragmocône, on observe de petits renflements tuberculiformes au niveau des bifurcations péri-ventrales. Sans jamais former de parabolae, ces tubercules déterminent la forme très caractéristique en « bourrelets » de la marge péri-ventrale qui disparaissent peu avant la loge d'habitation adulte. A partir du point de dichotomie sur le haut des flancs, les côtes se redressent légèrement, ce qui leur donne un aspect général légèrement flexueux. Sur le ventre, près de la zone siphonale, elles s'infléchissent vers l'arrière de la coquille en formant un véritable chevron. Les flancs plats et le ventre bombé déterminent l'aspect sub-ogival, plus ou moins comprimé, de la section.

- Sur la loge d'habitation, l'ornementation devient plus visible : les côtes s'élargissent et se renforcent sur certains spécimens (e.g. F2 78/4a, AT55), tandis qu'elles restent assez fines chez d'autres (e.g. GR.PC/174, ETZH204). Les côtes sont faiblement perceptibles sur la marge péri-ombilicale, où les points de dichotomies sont larges mais peu proéminents, et elles ont aussi tendance à s'estomper très localement près de la zone siphonale. La section des tours s'élargit et tend à devenir sub-circulaire : la marge péri-ventrale n'est plus anguleuse comme sur le phragmocône, et le mur ombilical, légèrement incliné, s'évase fortement à l'extrémité de la loge d'habitation. Toutefois, le spécimen AT55 (Pl. 36, Fig. 6) a une section des tours toujours plus quadratique. Pour la description du péristome, voir le Chapitre B.5.2. sur le dimorphisme.

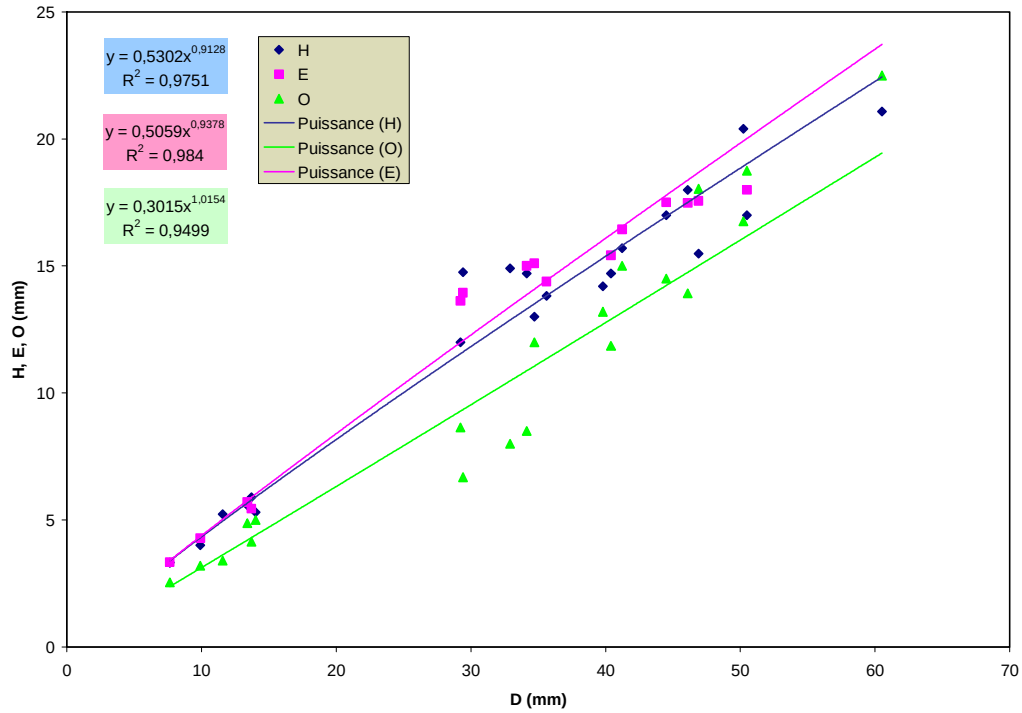


Figure 86. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras iteni*.

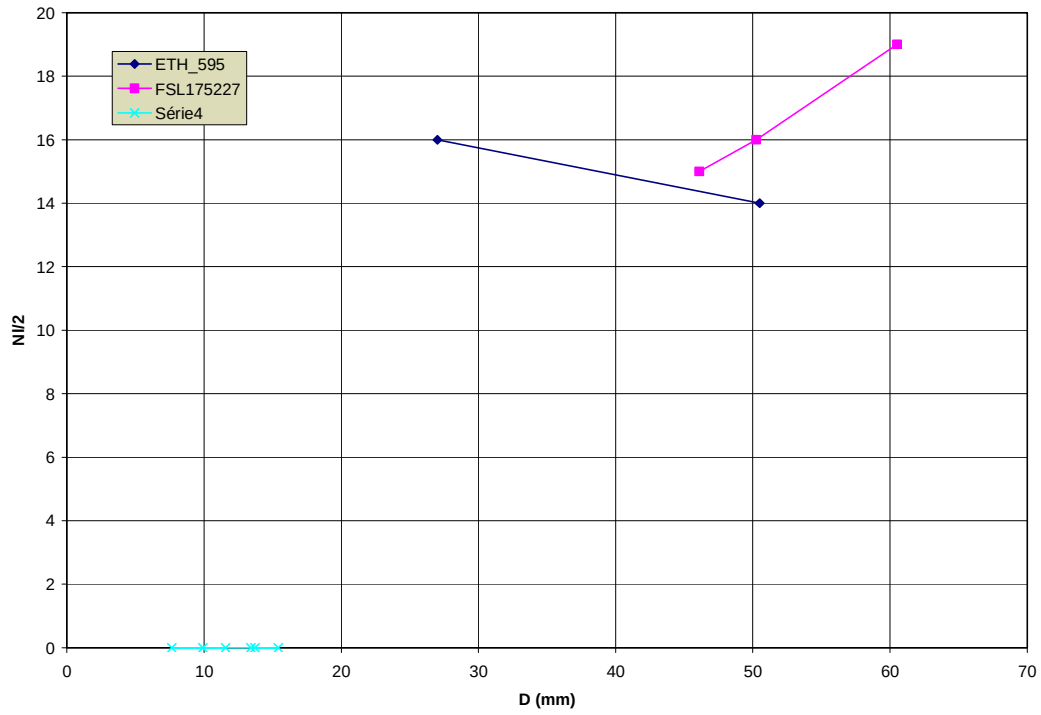


Figure 87. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras iteni*. La Série 4 correspond aux spécimens de petite taille de la collection Schlögl.

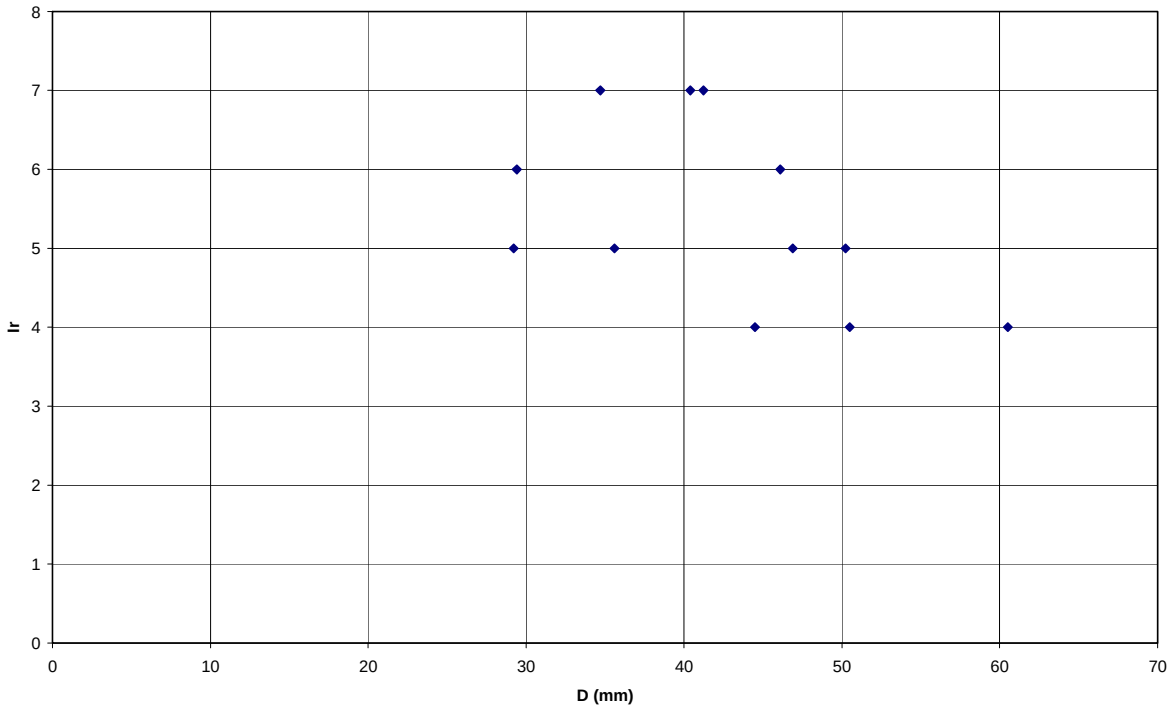


Figure 88. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras iteni*.

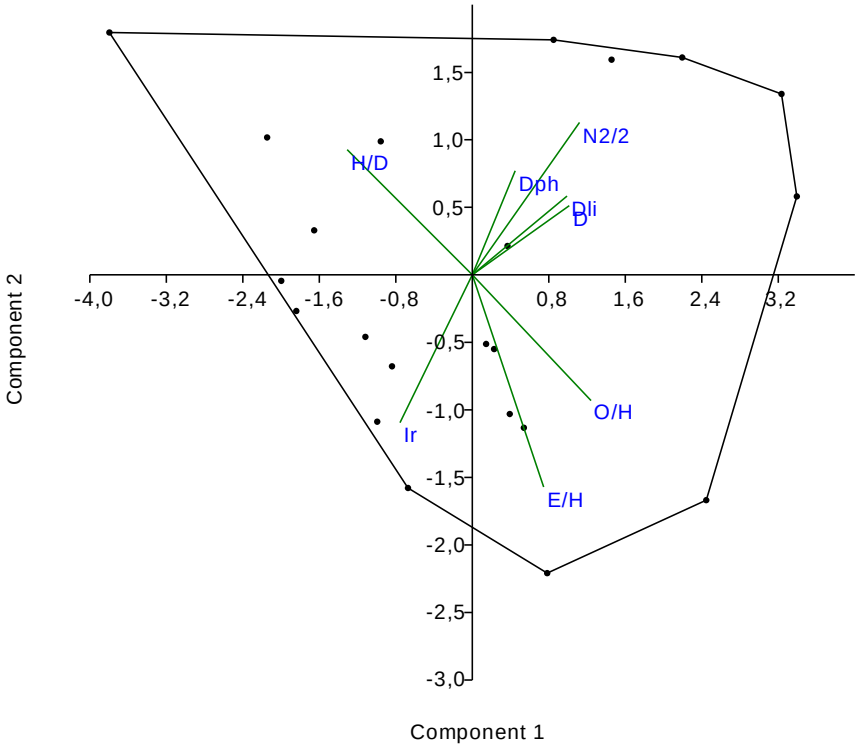


Figure 89. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras iteni*.

Variabilité

On relève un certain nombre de différences entre les spécimens rapportés à *G. iteni*. Cependant, tous n'ont pas été prélevés avec la même précision stratigraphique et certaines variations pourraient être liées à de très faibles différences de niveau. En particulier la variation de taille du diamètre adulte pourrait être soumis à ce facteur (le fait que le spécimen potentiellement le plus grand, le n°AT55, soit aussi le plus récent corrobore cette hypothèse), mais on peut noter que le diamètre du stade lisse est quant à lui assez stable. D'autre part, on peut noter que certains spécimens ont une section plus épaisse et corrélativement une ornementation plus robuste (e.g. F2 78/4a), et au contraire d'autres spécimens ont une section plus étroite et une ornementation plus gracile (e.g. FSL.175227).

Rapports et différences
Gregoryceras iteni se distingue de toutes les autres espèces de *Gregoryceras* par les caractères déjà évoqués, qui avaient argumenté l'existence du sous-genre *Pseudogregoryceras*, à savoir : (1) le stade juvénile lisse plus long, (2) l'ornementation absente sur le mur ombilical, (3) la zone péri-ventrale anguleuse un demi-tour avant la fin du phragmocône ce qui confère à la section un aspect caractéristique (flancs plats ou faiblement arrondis mais jamais concaves, tuberculation en « bourrelet » des côtes sur le haut des flancs, ventre arrondi), (4) le sinus ventral net et constant (moins marqué sur la dernière partie de la loge) et (5) la taille adulte plus petite.

Gregoryceras defayae Bert, Marchand, Gygi & Delanoy, 2003
(Pl. 39 ; Pl. 40, Fig. 1)

Synonymie

v ?	1977. *Gregoryceras aff. romani* (de Grossouvre, 1917) ; Bourseau, pl. 10, fig. 8.
vm	1983. *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Tarkowski, pl. 22, fig. 3a-b.
v	2003. *Gregoryceras defayi sp. nov.* ; Bert et al., p.483-485, pl. 3.
v	2004. *Gregoryceras defayi* Bert et al., 2003 ; Bert, p. 36-42, pl. 2; pl. 3, fig. 1.
v	2005. *Gregoryceras defayi* Bert et al., 2003 ; Bert, p. 38-39, fig. 4.
v	2006. *Gregoryceras defayi* Bert et al., 2003 ; Bert, p. 26-27, fig. 2.

Dérivation du nom : espèce dédiée à Joëlle Defaÿ du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice, ce qui nécessite de corriger le nom *defayi* en *defayae* pour respecter l'accord de la latinisation du nom.
Localité type : le gisement de Beauvoisin, dans les Baronnies (Drôme, France).
Strate type : le spécimen complet désigné comme holotype n'a pas été récolté en place, mais d'après les informations de son collecteur (J. Vermeulen, communication personnelle) il provient certainement de la coupe A, secteur g (voir Bourseau, 1977). L'espèce est également présente dans la coupe D, secteur f du même gisement.
Holotype : n°AQ77, [collection Bert, leg. Vermeulen], Pl. 39, Fig. 1.
Paratypes : les individus n°FSL.175224, FSL.175845 (Pl. 40, Fig. 1) et FSL.175226 (Pl. 39, Fig. 4) du gisement de Beauvoisin (Drôme, France), [collection Faculté des Sciences de Lyon].
Répartition stratigraphique : Zone à Plicatilis, Sous-zone à Vertebrale, Horizon à Defayae.
Répartition géographique : *Gregoryceras defayae* est présent dans le Sud-Est de la France, en Poitou (banc à oolites ferrugineuses, Quereilhac, 2009, p. 4), et dans la Chaîne Jurassienne Polonaise.

Diagnose : forme de petite taille (*D* adulte entre 70 et 75 mm), faiblement évolute. Le stade juvénile (jusqu'à 18 mm de diamètre en moyenne) est lisse et à section relativement arrondie. Au niveau du phragmocône, les flancs peuvent être plats, mais sont le plus souvent légèrement convexes. Le ventre est large et arrondi. L'ornementation est composée de côtes primaires courtes, très proverses, restreintes au niveau du rebord ombilical, où elles sont renflées et forment des *bulla* à tendance claviforme. Elles se bifurquent à partir de ce point. Sur les flancs, les côtes sont flexueuses et très rétroverses. Un second point de dichotomie apparaît dans le tiers supérieur des flancs. Les côtes externes traversent le ventre sans se renforcer : elles sont nettement infléchies vers l'arrière, avec la présence possible d'un chevron et d'un effacement siphonal vers la fin du phragmocône. Sur la loge d'habitation adulte, la section est très arrondie et l'évasement du mur ombilical accompagne un léger déroulement.

Matériel étudié *(N=11)* : les spécimens n°AQ77 [collection Bert, leg. Vermeulen], FSL.175224, FSL.175226 et FSL.175845 [collection Faculté des Sciences de Lyon], de Beauvoisin (Drôme, France) ; le spécimen n°AJ79(B3/100c) [collection Bert] de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France) ; un spécimen non numéroté de Bouyon (Alpes-Maritimes, France) [collection Bersac] ; les spécimens n°RB15, LGV1, LGV2 [collection Quereilhac] du Poitou (Deux-Sévres, France) ; le spécimen 38 [collection Sipp] de la vallée du Jabron (Alpes de Haute-Provence) ; un moulage du spécimen de Paczóltowice (région de Cracovie, Pologne) figuré par Tarkowski (1984, pl. 22, fig. 3) [conservé sous le n°J28835 au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle].

N° sp.	- *D fin.* - *D ph.* - *D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Ir*	α degrés
AQ77 (holotype)	74,32 53 c.21	72 60,5 53	22,5 21,5 19	26 27 23,6	31,3 24,6 19,8	0,31 0,36 0,36	0,36 0,45 0,45	0,43 0,40 0,37	1,16 1,26 1,24	1,39 1,14 1,04	17-11 14-10 13-10	26-13 25-14 25-13	45-25 ? ?	5 5 5	90°
FSL 175226 (paratype)	67 ? ?	67	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	5	
FSL 175224 (paratype)	71,5 ? ?	71,5	25	26,6	28,9	0,35	0,37	0,40	1,06	1,16	?	?	?	?	
FSL 175845 (paratype)	c.76 c.58 c.12,48	68,2	22,5	25,9	28,6	0,33	0,38	0,41	1,15	1,27	?-9	?-16	?-24	4	
AJ79	51 ? ?	51	18,9	21,8	22,9	0,37	0,43	0,45	1,15	1,21	?	?	?	5	
non num. collection Bersac	64,65 56,74 c.17,18	64,6 55,4	21,3 19,7	23 22,4	26,4 24	0,33 0,36	0,36 0,40	0,41 0,43	1,08 1,14	1,24 1,22	? ?	? ?	? ?	? 5	90°
LGV 1	c.69 ? ?	58,6	23,7	25	22,8	0,40	0,43	0,39	1,06	0,96	?	?	?	?	
RB 15	47,5 ? ?	47,5	16	?	18	0,34	?	0,38	?	1,13	?	?	?	5	
J28835	45,32 41,40 c. 19,00	45,32 41,40 38,00	17,48 16,52 15,60	19,14 18,68 17,46	15,64 12,72 11,10	0,39 0,40 0,41	0,42 0,45 0,46	0,35 0,31 0,29	1,10 1,13 1,12	0,90 0,77 0,71	10-7 9-7 8-6	25-16 20-15 17-14	?-26 ?-28 ?-30	6 6 7	50° 40°
38	57,8 ? 21,42	57,8	19,5	24,6	20,3	0,34	0,43	0,35	1,26	1,04	15-9	24-14	?-24	5	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,36* *0,0009* *0,03* *8,39*	*0,42* *0,0013* *0,04* *8,79*	*0,39* *0,0022* *0,05* *12,13*	*1,15* *0,005* *0,07* *6,18*	*1,08* *0,038* *0,16* *17,98*				*5,25* *(min=4)* *(max=7)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9519 *0,5912*	0,8833 *0,07898*	0,9281 *0,4582*	0,9102 *0,1845*	0,9538 *0,6208*					

Tableau 23. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras defayae*.

Description

Les deux spécimens adultes, dont le premier possède son péristome complet (n°AQ77, Pl. 39, Fig. 1 et FSL.175224), sont d'assez petite taille et ont un diamètre maximal respectif de 74,3 et de 71,5 mm. Les phragmocônes ont une taille moyenne de 53 mm et, dans les deux cas, la loge d'habitation représente à peine plus d'un demi-tour de spire. L'espèce est faiblement évolute avec un ombilic moyen (*O/D*=0,39) et donc une faible hauteur des tours (*H/D*=0,36). L'épaisseur est maximale au niveau du rebord ombilical (*E/D*=0,42). Le mur ombilical est haut et presque vertical. Les flancs sont faiblement convexes à plans et le ventre est large et très arrondi (*E/H*=1,15). Les données statistiques ont été effectuées sur trop peu de spécimens pour être réellement significatives, aussi elles ne sont données qu'à titre indicatif. Les histogrammes de fréquence des ratios sont unimodaux, et la répartition des données s'accorde avec le modèle gaussien (Tableau 23). Les constructions graphiques *H=f(D)*, *E=f(D)* et *O=f(D)* présentent toutes droites de régression du type $Y=bD^a$ avec *a* significativement différent de 1 [à $0,01<p(a=1)<0,0006$] et des coefficients de corrélation relativement élevés ($0,85<R^2<0,93$), ce qui indique que la croissance de ces caractères est de type allométrique (Fig. 90). Sur l'ACP (Fig. 93), seul le spécimen FSL.175845 sort un peu du lot en raison de son indice *Ir* un peu plus faible, et de son stade lisse un peu plus court (caractères plus « modernes » associés des flancs légèrement concaves sur le dernier tour). Ce spécimen appartient à la collection Savoyat (1958) et a donc été collecté avant que la coupe de Beauvoisin ne soit levée et publiée (Bourseau, 1977), ainsi il n'est pas impossible qu'il soit un peu plus récent que les autres.

Au niveau de l'ornementation, on observe une augmentation rapide du nombre de côtes latérales jusqu'à 55 mm de diamètre environ (Fig. 91) ; au delà, leur nombre se stabilise très rapidement. Le nombre de côtes ventrales a, quant à lui, tendance à diminuer avec le diamètre. L'indice de rétroversion des côtes se situe entre 4 et 7, avec une moyenne vers 5, et elles ont tendance à se redresser au cours de l'ontogenèse (Fig. 92). Les côtes sont assez larges, très rétroverses et flexueuses, sans jamais être tranchantes. Trois stades ontogéniques successifs ont été reconnus :

- Dans les tours internes, de 12,5 mm à 21 mm de diamètre (moyenne de 18,22 mm), l'ornementation est absente (stade lisse), hormis des stries d'accroissement visibles sur certains spécimens très bien conservés, et la section est relativement arrondie.

- Puis le stade orné apparaît progressivement. Les côtes primaires naissent près du rebord ombilical, elles y sont courtes, très proverses et surélevées jusqu'à former des *bulla* à tendance claviforme ; la plupart d'entre elles se bifurquent à ce niveau. Les côtes latérales sont très fortement rétroverses et on observe souvent un second point de dichotomie vers le tiers supérieur des flancs. Les côtes ainsi formées s'infléchissent légèrement dans l'autre sens et confèrent au motif ornemental son aspect flexueux. En poursuivant le tracé amorcé dans le tiers supérieur des flancs, les côtes traversent le ventre sans s'épaissir et, en s'infléchissant nettement vers l'arrière, forment quelquefois un chevron (chez le n°FSL.175226, qui pourrait être un peu plus récent). On observe fréquemment un léger effacement siphonal des côtes qui disparaît à la fin du phragmocône. A ce niveau, les flancs sont plans à faiblement convexes et le ventre est toujours bien arrondi.

- Au niveau de la loge d'habitation adulte, le mur ombilical s'évase progressivement, jusqu'à donner l'impression d'un léger déroulement de la coquille. La section est nettement plus arrondie que sur le phragmocône. Le nombre de bifurcations sur le rebord ombilical diminue, parallèlement à l'affaiblissement des *bulla* et cela dès le début de la loge d'habitation. Le spécimen n°AQ77 présente un péristome complet dont la description est donnée plus loin (voir Chapitre B.5.2.).

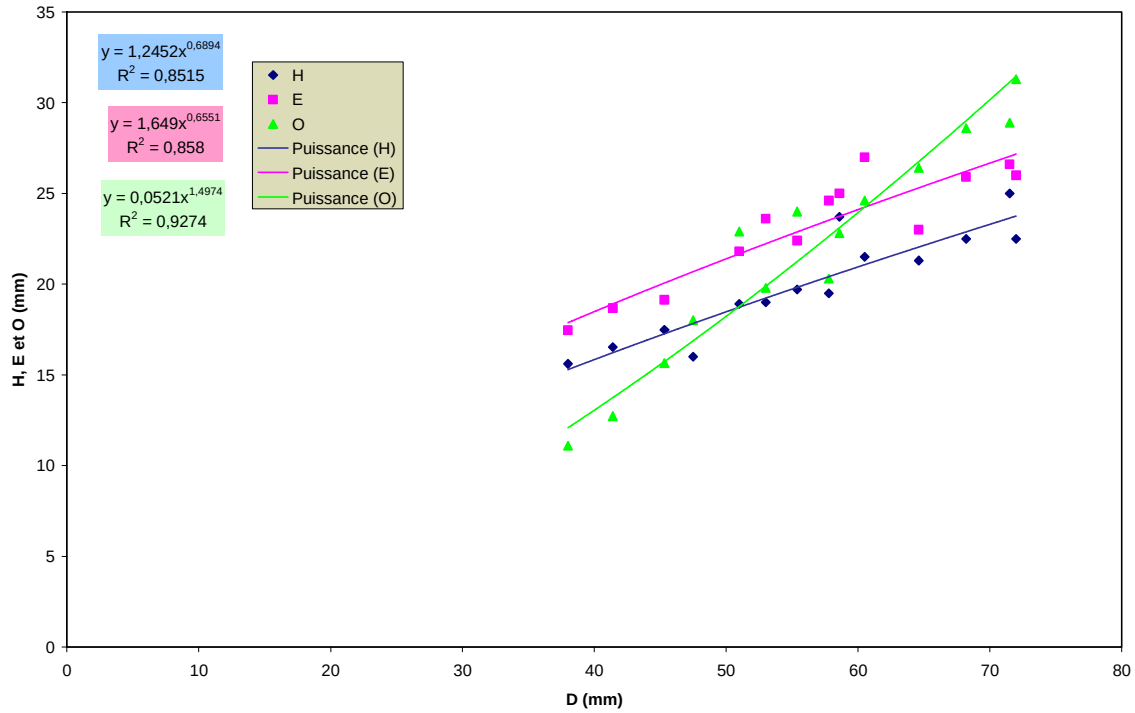


Figure 90. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras defayae*.

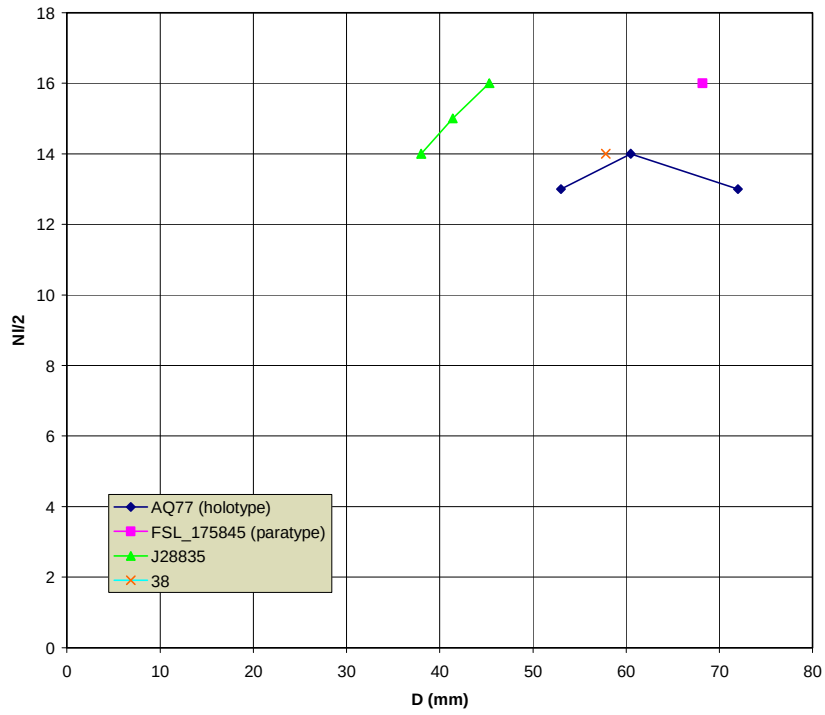


Figure 91. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras defayae*.

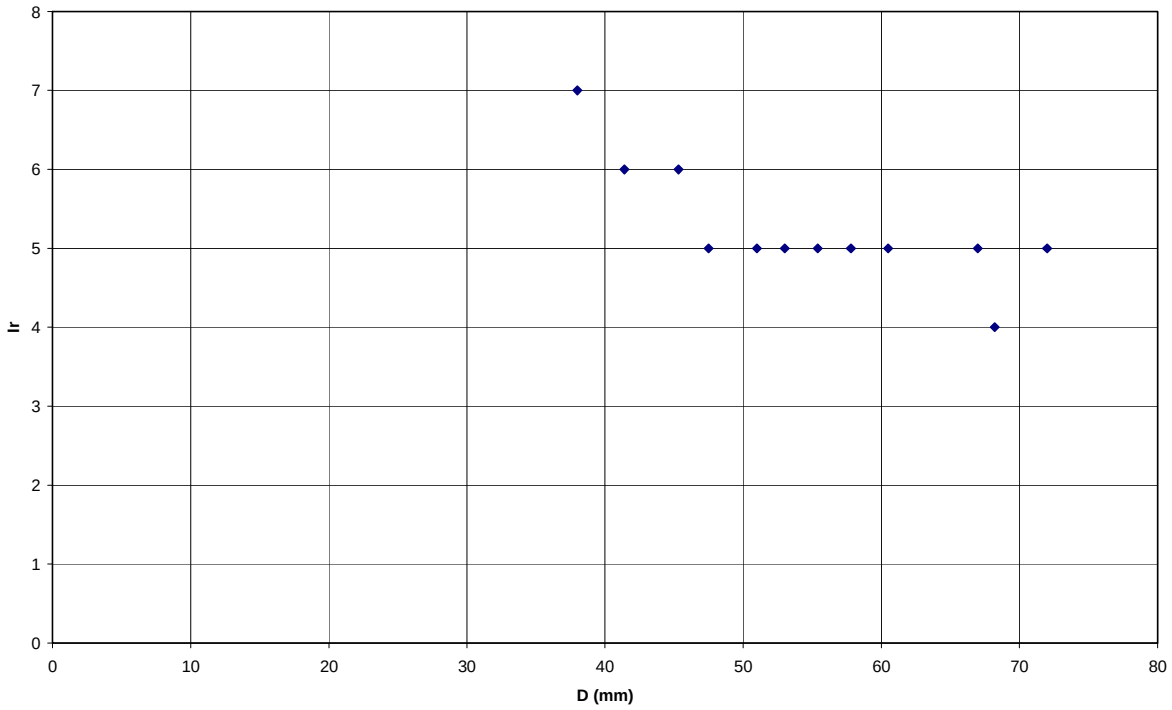


Figure 92. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras defayae*.

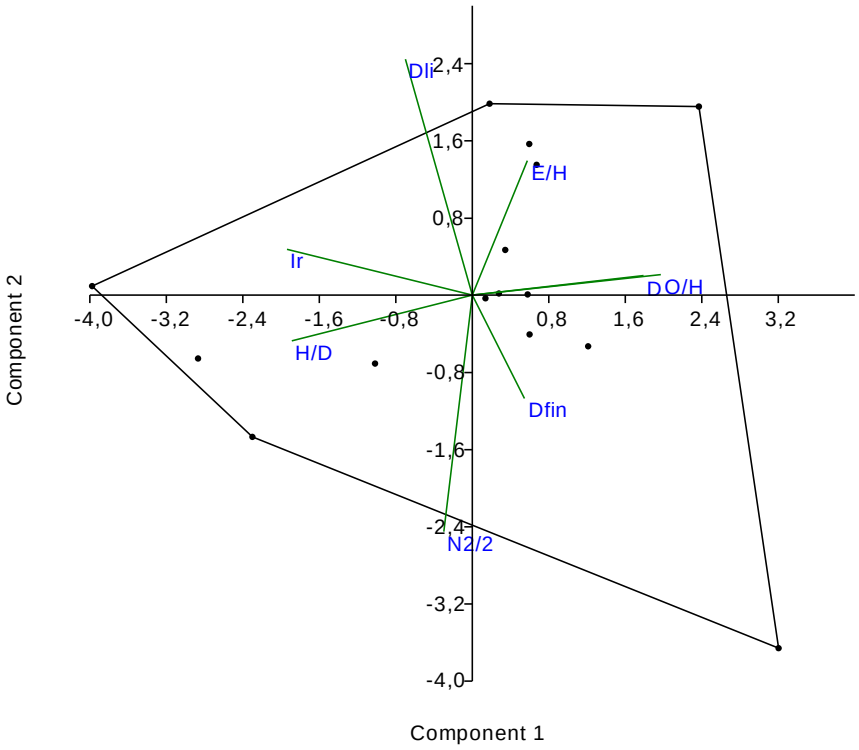


Figure 93. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras defayae*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Variabilité

Assez peu d'individus ont pu être récoltés, ce qui est défavorable à l'étude de la variabilité intraspécifique. Néanmoins les spécimens sont morphologiquement proches les uns des autres et la variabilité semble homogène. Les caractères susceptibles de varier entre les individus sont :

- (1) De manière peu significative, le diamètre adulte final (de 71,5 à 74,3 mm).
- (2) L'aspect de la section, qui est sub-circulaire (FSL.175224) à plus ou moins trapézoïdale (AJ79). Un unique spécimen montre des flancs légèrement concaves (FSL.175845), mais il pourrait être un peu plus récent.
- Et (3) l'aspect des côtes sur l'aire siphonale, qui forment un chevron plus (FSL.175226) ou moins (FSL.175845) prononcé suivant les spécimens.

Rapports et différences

Gregoryceras defayae se distingue de *G. iteni* par une taille adulte plus grande, un stade ornemental lisse en moyenne un peu plus court, des côtes mieux marquées, un chevron ventral plus inconstant et par la présence d'un effacement siphonal des côtes avant le début de la loge d'habitation. En outre, *G. defayae* ne présente jamais les renflements caractéristiques du second point de bifurcation de l'espèce de Jeannet.

Bien que proche de *G. tenuisculptum*, *G. defayae* présente un stade lisse plus court, des côtes plus rétroverses et une section toujours plus arrondie (le polymorphisme intraspécifique semble moins marqué). De plus, au niveau de la loge d'habitation adulte, on observe ni le redressement des côtes, ni l'effacement de l'ornementation sur les flancs, ni le renforcement des côtes sur le ventre qui caractérisent l'espèce de Gygi.

G. defayae est très différent de *G. riazi* par des côtes très flexueuses et rétroverses, l'absence de renforcement des côtes sur la zone péri-ventrale et sur le ventre, leur inflexion plus marquée sur le ventre (avec souvent un chevron et un effacement siphonal sur la fin du phragmocône), une section plus arrondie et un stade lisse beaucoup plus long.

Gregoryceras tenuisculptum Gygi, 1977

(Pl. 40, Fig. 2-4 ; Pl. 41 ; Pl. 42 ; Pl. 43)

Synonymie

v 1959. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Collignon, pl. 47, fig. 229.
1964. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Patruluis, pl. 9, fig. 8.
v 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 4, fig. 3.
1976. *Gregoryceras toucasi* (d'Orbigny, 1847) ; Malinowska, pl. 3, fig. 3.
v 1977. *Gregoryceras tenuisculptum sp. nov.* ; Gygi, pl. 1, fig. 5a-b.
v non 1983. *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Tarkovski, pl. 22, fig. 3a-b.
? 1990. *Gregoryceras toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Matyja, pl. 3, fig. 1.
1990. *Gregoryceras (Gregoryceras) tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Gygi, fig. 2a-c.
2000. *Gregoryceras (Gregoryceras) tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Gygi, pl. 4, fig. 4.
v 2003. *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Bert et al., p. 478-483; pl. 1, fig. 1-5; pl. 2, fig. 1-4.
v 2004. *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Bert, p. 44-56; pl. 3, fig. 2-4; pl. 4-6.
v 2005. *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi, 1977 ; Bert, p. 39; fig. 5.

Localité type : Siblingen (canton de Schaffhausen, Suisse), coupe RG212 (Gygi, 1977, pl. 11, colonne 7).
Strate type : « Mumienmergel Bed », niveau 7 de la coupe RG212.
Holotype : n°BaJ23064, (collection Gygi, déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle). Figuré ici Pl. 40, Fig. 4.

Répartition stratigraphique : Zone à Plicatilis, Sous-zone à Vertebrale, Horizon à Arkelli.
Répartition géographique : *Gregoryceras tenuisculptum* est présent au moins dans le Sud-est de la France, en Suisse, en Italie, en Pologne, en Espagne, et en Tunisie.
Remarque sur l'holotype : l'holotype de *Gregoryceras tenuisculptum* n'est probablement pas un adulte, car on observe ni le redressement, ni l'effacement des côtes sur les flancs. Pour Gygi (1977, pl. 1, fig. 5a-b), le stade ornemental lisse est plus long que chez les autres spécimens étudiés ici. En réalité, ce spécimen est mal conservé dans ses tours internes et la longueur du stade lisse a été surestimée par Gygi. La section quadratique arrondie du spécimen type semble originale, mais ce caractère admet une grande variabilité et l'holotype de *Gregoryceras tenuisculptum* occupe une position entre les pôles morphologiques 1 et 2 (cf. infra).
Diagnose : forme de petite taille, assez évolute. Le stade juvénile est lisse et à section très arrondie (jusqu'à 13,7 mm de diamètre). Le stade orné (phragmocône) a une section subtrapézoïdale et des flancs plans, légèrement convexes voire faiblement concaves. L'ornementation est composée de côtes primaires proverses sur le mur ombilical ; les *bulla* à tendance claviforme déterminent un point de dichotomie sur la marge ombilicale. Les côtes sont flexueuses sur les flancs et un second point de dichotomie apparaît dans le tiers supérieur. Les côtes externes se renforcent en traversant le ventre où elles s'infléchissent nettement vers l'arrière, avec présence possible d'un chevron. Au stade adulte (loge d'habitation), la section peut s'arrondir un peu ; on y observe un léger redressement des côtes qui s'effacent sur les flancs, puis qui se renforcent nettement (par rapport au phragmocône) sur la marge péri-ventrale et sur le ventre.

Matériel étudié *(N=74)* : les spécimens n°AA10(B3/100d), AA20(CH/100d), AA72(B3/100d), AB34(B3/100d), AB75(B3/100d), AC79(B2/100d), AC91(B3/100d), AH45(B3/100d), AJ66(B1/100d), AJ76(B3/100d), AJ77(B3/100d), AJ78(B3/100d), AK28(CH/100d), AK35(B3/100d), AK80(B6/100d), AK84(B6/100d), AK95(B2/100d), AL01(B3/100d), AL04(B3/100d), AL05(CH/100d), AL06(CH100/d), AL07(CH/100d), AL48(B3/100d), AL49(B1/100d), AP39(B5/100d), AP48(B3/100d), AP49(B3/100d), AP50(B5/100d), AP51(B5/100d), AP52(B3/100d), AR61(B7/100d), AR63(B5/100d), AR65(B5/100d), AR77(B5/100d), AT33(B5/100d), AT34(B5/100d), AT35(B5/100d), AT36(B5/100d), AT37(B5/100d), AT38(B5/100d), AT39(B5/100d), AT40(B5/100d), AT41(B5/100d), plus six spécimens non numérotés [collection Bert] ; n°341(B2/100d) et 767(B2/100d) [collection Delanoy] ; n°BZD8(B3/100d), BZD20(B3/100d), BZD53(B3/100d), BZD118(B3/100d), et BZD127(B6/100d) [collection Bersac] ; n°EB1(B3/100d), EB2(B3/100d) et EB3(B3/100d) [collection Rubino] ; n°HQ1(B2/100d), HQ2(B2/100d), HQ3(B2/100d) [collection Davoux] ; n°MOS350(B2/100d), MOS416(B2/100d), MOS432(B2/100d) [collection Sélébran], tous de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France) ; les spécimens affines n°AQ12(B5/101) et AR79(B5/101) [collection Bert] eux aussi de Bézaudun-les-Alpes ; le spécimen n°CB105 [collection Dardeau] de Bouyon (Alpes-Maritimes, France) ; le spécimen n°CB54 [collection Dardeau] de Vescagne (Alpes-Maritimes, France)] ; un spécimen non numéroté de Plan-du-Var (Alpes-Maritimes, France) [collection Chiaramella] ; le spécimen n°1698 [collection Thomel], de Naves (Ardèche, France) ; le spécimen n°FSL 160176, déjà figuré par Duong (1974, pl. 4, fig. 3) [collection Faculté des Sciences de Lyon] de la Sierra de Crevillente (Province d'Alicante, Espagne) ; le spécimen n°BaJ 23064 (holotype de *Gregoryceras tenuisculptum*) [collection Gygi, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle] de Siblingen (Canton de Schaffhausen, Suisse) et un spécimen fragmentaire non numéroté du Plateau des Gras (Ardèche, France) [collection Fortwengler].

N° sp.	*- D fin.* *- D ph.* *- D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Nt1-Nt1/2*	*Ir*	α degrés
AQ12	76 52 13	76 65 52	25,75 22,25 18,5	24,75 ? ?	32 26,75 21	0,34 0,34 0,36	0,33 ? ?	0,42 0,41 0,40	0,96 ? ?	1,24 1,20 1,14	15-9 13-8 11-7	30-17 27-17 26-15	43-24 ? ?	14-8 12-8 11-7	2 3 3	 90° 90°
BZD53	39 25,5 13	39 33 25,5	15 12 c. 10	c. 17 14 11,25	16 13 ?	0,39 0,36 0,39	0,44 0,42 0,44	0,41 0,39 0,51	1,13 1,17 1,13	1,07 1,08 1,00	9-5 8-5 7-4	27-15 24-15 18-13	47-29 ? ?	9-5 8-5 7-4	4 4 4	 90° 95°
AP48	60 ? c16	60 51 c41	20 16,5 14	21 ? ?	27 21,5 17	0,33 0,32 0,34	0,35 ? ?	0,45 0,42 0,42	1,05 ? ?	1,35 1,30 1,21	10-6 8-4 8-4	29-17 28-17 22-17	47-25 ? ?	10-6 8-4 8-4	4 4 4	 90° 90°
AP51	47 37 c15	47 37 c33	18 14 11	? 15 14	18,5 15,5 12	0,38 0,38 0,33	? 0,41 0,42	0,39 0,42 0,36	? 1,07 1,27	1,03 1,11 1,27	?-2 5-? ?	?-1 5-? ?	?-2 5-? ?	?-7 ? ?	4 ? 3	 90° 90°
AP50	63 54 15	63 53 45	20 16 14,5	? 20 18	30 23 19,5	0,32 0,30 0,32	? 0,38 0,40	0,48 0,43 0,43	? 1,25 1,24	1,50 1,44 1,35	9-6 8-5 8-5	33-18 28-15 34-17	50-28 ? ?	9-6 8-5 8-5	? 3 4	 90° 90°
AP52	42,5 35 12	42,5 35 28	15,5 13,5 11,5	17 14 10	17 13,5 10,5	0,37 0,39 0,41	0,40 0,40 0,36	0,40 0,39 0,38	1,10 1,04 0,87	1,10 1,08 0,91	8-5 7-4 5-3	27-16 25-14 18-14	46-26 ?-22 ?-?	8-5 7-4 5-3	4 4 5	 90° 90°
AK84	61 ? ?	61 49,5 40	21 17,5 14,5	23,5 21 17	27 21 17	0,34 0,35 0,36	0,39 0,42 0,43	0,44 0,42 0,36	1,12 1,20 1,17	1,29 1,20 1,17	9-6 8-5 8-5	30-17 26-16 28-15	46-23 ? ?	9-6 8-5 8-5	3 4 5	 90° 90°
AK80	48,5 41 ?	48,5 42 36	16 14 12	18 17,5 14	21,5 18 14	0,33 0,33 0,33	0,37 0,42 0,39	0,44 0,43 0,39	1,13 1,25 1,17	1,34 1,29 1,17	10-9 9-5 9-5	30-16 29-16 27-17	50-25 ? ?	10-6 9-5 9-5	4 4 4	 90° 90°
AP49	71 60 ?	71 60 51 44	26 19 18,5 16,5	25 ? 16 ?	28 25 20 17,5	0,37 0,32 0,36 0,38	0,35 ? ? 0,36	0,39 0,42 0,39 0,40	0,96 ? 0,87 ?	1,08 1,32 1,08 1,06	13-8 11-6 ?-6 ?-6	31-18 28-16 ?-15 ?-13	50-26 50-27 ? ?	13-8 11-6 ?-6 ?-6	? 3 4 ?	 90° 90° 90°
AP39	71 50 16	69 54,5 48	23 19 16,5	27 21,5 19,5	31 23 21	0,33 0,35 0,34	0,39 0,40 0,41	0,45 0,42 0,44	1,17 1,13 1,18	1,35 1,21 1,27	15-9 12-8 11-6	32-19 27-16 28-16	43-25 ? ?	15-9 12-8 11-6	4 4 4	 90° 90°
AL07	51,5 51,5 c12	51,5 43,5 36	17,25 15 12,75	21 ? ?	21,75 18 14,5	0,34 0,35 0,35	0,41 ? ?	0,42 0,41 0,40	1,22 ? ?	1,13 1,20 1,14	13-8 13-8 13-7	29-17 27-16 24-14	49-28 ? ?	13-8 13-8 13-7	4 4 4	 90° 90°
FSL160176	68,82 57,00 16,68	68,82 57,00	21,78 21,54	? 24,22	29,62 20,54	0,32 0,38	? 0,43	0,43 0,36	? 1,12	1,36 0,95	?-? 10-6	?-? c.25-16	41-22 ?-23	?-? 10-6	? 6	 140°
J23064	c62,30 ? c17,40	62,30 53,60	22,28 18,00	27,72 21,78	25,36 22,40	0,36 0,36	0,45 0,41	0,41 0,42	1,24 1,21	1,14 1,24	?-? ?-8	28-16 24-14	?-c.22 ?-22	14-c9 c12-7	4 5	 70°
CB54	29 ? ?	29	10	11,5	?	0,35	0,40	?	1,15	?	?	?	?	?	?	
BZD127	77,00 c.58,26 ?	77,00 58,26	22,78 18,74	? ?	36,78 ?	0,30 0,32	? ?	0,48 ?	? ?	1,62 ?	?-? ?-?	?-? ?-?	?-? ?-?	?-? ?-?	4 ?	 150°
AL48	c60 45 c14	59,75 48,75 45	19,75 16,75 16,25	? ? ?	25 20,75 18,5	0,33 0,34 0,36	? ? ?	0,42 0,43 0,41	? ? ?	1,27 1,24 1,14	11-7 10-6 9-6	28-15 27-15 26-16	43-22 ? ?	11-7 10-6 9-6	3 4 4	 80° 70°
AL06	c. 73 53 ?	54,75 53 44,25 37,5	17 16,75 14,25 12,5	19,5 19 17,5 ?	26 24 20 16,75	0,31 0,32 0,32 0,33	0,36 0,36 0,40 ?	0,48 0,45 0,45 0,45	1,15 1,13 1,23 ?	1,53 1,25 1,20 1,34	9-6 7-5 6-4 ?	29-16 27-15 26-15 ?	51-28 ? ? ?	9-6 7-5 6-4 ?	4 4 ? ?	 20° 90° 90°
AA20	c58 37,5 c10	51,25 37,5 26	17,25 13 9,5	? ? ?	21,25 15 9	0,34 0,35 0,37	? ? ?	0,42 0,40 0,35	? ? ?	1,23 1,15 0,95	12-7 10-7 4-4	? 26-16 19-12	49-26 ? ?	12-7 10-7 4-4	? 3 4	 145° 180°
AH45	c77 55 ?	57 55 42,5	18 17,5 15	? ? ?	26 24 ?	0,32 0,32 0,35	? ? ?	0,46 0,44 ?	? ? ?	1,44 1,37 ?	? ? ?	31-18 31-18 ?	?-21 ?-22 ?	? ? ?	4 4 ?	 25° 130°
AB75	47 47 c. 10	47 39 35	15 13 11,5	? ? ?	21,25 17 13,25	0,32 0,33 0,33	? ? ?	0,45 0,44 0,38	? ? ?	1,42 1,31 1,15	9-5 10-5 8-5	29-15 27-15 24-17	47-26 ? ?	9-5 10-5 8-5	4 4 4	 90° 90°
AL49	c55 36,5 c11,25	47,5 36,5 32,5	15,5 13,25 12	18,25 16 14,25	21 15 12,25	0,33 0,36 0,37	0,38 0,44 0,44	0,44 0,41 0,38	1,18 1,21 1,19	1,36 1,13 1,02	9-6 7-4 7-4	30-18 29-17 27-14	44-25 ? ?	9-6 7-4 7-4	3 3 3	 110° 90°
AL01	c65 44,5 c13	44,5 35 32	15 13,25 11	18 16 13	18,75 13,75 11	0,34 0,38 0,34	0,41 0,46 0,41	0,42 0,39 0,34	1,20 1,21 1,18	1,25 1,04 1,00	?-6 ? ?	?-15 ? ?	?-24 ? ?	?-6 ? ?	4 4 ?	 90° 90°
AB34	43 43 c15	43 34,75 31	15 12 11,25	? ? ?	17,25 13,75 10,75	0,35 0,35 0,36	? ? ?	0,40 0,40 0,35	? ? ?	1,15 1,15 0,96	9-5 9-5 13-6	25-14 24-15 16-14	42-23 ? ?	9-5 9-5 7-6	3 3 3	 90° 90°
AC91	42 ? c. 10	42 34 28	15,25 12,25 10	15,75 13 11	17,25 13,25 10,25	0,36 0,36 0,36	0,38 0,38 0,39	0,41 0,39 0,37	1,03 1,06 1,10	1,13 1,08 1,03	11-6 ? ?	25-15 ? ?	41-24 ? ?	11-6 ? ?	4 5 4	 90° 90°
AK95	c. 45 32,25 ?	39 32,25 27,5	13,25 11 10	15,5 ? 11,75	17 12,75 11,5	0,34 0,34 0,36	0,40 ? 0,43	0,44 0,40 0,42	1,17 ? 1,18	1,28 1,16 1,15	9-5 8-4 ?-5	26-14 24-15 ?-13	50-27 ? ?	9-5 8-4 ?-5	5 5 5	 100° 90°
HQ1	c49 32,25 c16,25	38 32,25 26	13 11,25 10	15,75 13,5 11	16 12 10	0,34 0,35 0,39	0,42 0,42 0,42	0,42 0,37 0,39	1,21 1,20 1,10	1,23 1,07 1,00	9-5 8-5 5-5	27-14 21-15 17-14	50-27 ? ?	9-5 8-5 5-5	4 4 4	 90° 90°

AJ77	36,25	36,25	12	15	15,5	0,33	0,41	0,43	1,25	1,29	?	?-18	?-27	?-17	4	
	?	30,25	10	?	14	0,33	?	0,46	?	1,40	?	?	?	?	4	90°
	?	25,5	8	?	?	0,31	?	?	?	?	?	?	?	?	4	90°
AK35	c33	29	11	12	10,5	0,38	0,41	0,36	1,09	0,96	?	21-13	40-22	?	5	
	22,25	22,25	8,25	9	8,25	0,37	0,41	0,37	1,09	1,00	?	12-12	?	?	4	80°
	c14	18,5	7,75	8	6,25	0,42	0,43	0,34	1,03	0,81	?	7-7	?	?	4	90°
AD79	22	22	8,5	?	8,25	0,39	?	0,38	?	0,97	7-4	14-11	34-20	7-4	4	
	?	18	7	8	7	0,39	0,44	0,39	1,14	1,00	5-4	8-8	?	5-4	5	90°
	c10	14	5,5	?	5,25	0,39	?	0,38	?	0,96	3-3	5-5	?	3-3	?	90°
AJ78	22,75	22,75	7,75	9,5	8,5	0,34	0,42	0,37	1,23	1,10	?	17-10	35-20	?	4	
	17	18	6,75	8,5	6,25	0,38	0,47	0,35	1,26	0,93	?	13-10	?	?	4	80°
	?	17	5,75	7	5,75	0,34	0,41	0,34	1,22	1,00	?	8-8	?	?	4	80°
E.B. 1	61,44	61,44	20,10	20,90	28,04	0,33	0,34	0,46	1,04	1,40	15-11	31-19	47-25	14-10	4	
	54,50	54,50	17,74	19,58	24,14	0,33	0,36	0,44	1,10	1,36	12-7	27-16	?-25	12-7	4	80°
	11,40															
sp. coll.	75	75	23	c23	34,25	0,31	0,31	0,46	1,00	1,49	22-15	29-15	51-25	22-15	?	
Chiaramella	54	62	22	?	27	0,36	?	0,44	?	1,23	16-10	29-16	?	16-10	?	90°
	c12,75	54	19,25	?	24	0,36	?	0,44	?	1,25	11-7	27-16	?	11-7	4	90°
767	c82	70	22	?	31	0,31	?	0,44	?	1,41	21-14	35-21	55-33	14-8	4	
Coll.	53,5	53,5	20	22,5	23	0,37	0,42	0,43	1,13	1,15	13-8	31-19	?	13-9	4	120°
Delanoy	c12	49	16,75	?	20,25	0,34	?	0,41	?	1,21	11-7	30-19	?	11-7	4	90°
M.O.S 432	74	74	23,25	c26	33,5	0,31	0,35	0,45	1,11	1,44	23-11	28-14	50-26	23-11	2	
	54	67	22,75	c25	27	0,34	0,37	0,40	1,10	1,19	26-17	28-15	?	26-17	3	90°
	?	54	19,5	?	22	0,34	?	0,41	?	1,13	21-13	27-16	?	21-13	3	90°
AA72	81,25	81,25	26	?	35,75	0,32	?	0,44	?	1,38	19-11	34-18	41-23	19-11	?	
	60	68	21,5	?	30	0,32	?	0,44	?	1,40	17-11	29-15	?	17-11	?	90°
	c20	60	21	?	25	0,35	?	0,42	?	1,19	14-9	30-18	?	14-9	4	90°
AA10	c83	71	23	?	31,75	0,32	?	0,45	?	1,38	22-14	37-21	59-29	17-10	3	
	54	54	19	?	24,75	0,35	?	0,46	?	1,30	?-12	?-21	?	?-9	3	120°
	?	48	16	?	20	0,33	?	0,42	?	1,25	?	?	?	?	4	90°
AL05	c83	72	22	25	34	0,31	0,35	0,47	1,14	1,55	11-7	?	46-28	11-7	3	
	60	60	19,5	22,25	28	0,33	0,37	0,47	1,14	1,44	8-5	33-20	?	8-5	3	120°
	c. 17,5	53	18,25	21	22,75	0,34	0,40	0,43	1,15	1,25	7-4	28-17	?	7-4	4	90°
HQ2	64,75	64,75	23	26	28	0,36	0,40	0,43	1,13	1,22	13-9	30-16	51-28	13-9	3	
	47	54	18,75	23	23	0,35	0,43	0,43	1,23	1,23	10-6	28-15	?	10-6	3	90°
	c12	47	15,25	19	18,75	0,34	0,40	0,40	1,25	1,23	11-7	28-16	?	11-7	4	90°
M.O.S 416	c64 44,75	63	21	?	27	0,33	?	0,43	?	1,29	12-7	35-18	50-26	12-7	4	
	?	54,25	18,75	23,75	24,5	0,35	0,44	0,45	1,27	1,31	12-7	33-19	?	12-7	4	70°
		44,75	16	19,5	19	0,36	0,44	0,43	1,22	1,19	?	32-20	?	?	4	90°
AJ66	57	57	16,75	?	27,5	0,29	?	0,48	?	1,64	?	?-16	?-25	?-7	4	
	57	47	15	?	?	0,32	?	?	?	?	?	?-17	?	?-9	3	90°
	?															
AJ76	53	53	19,25	?	22,25	0,36	?	0,42	?	1,16	14-9	31-19	52-30	14-9	5	
	36	46	16,5	?	17,75	0,36	?	0,39	?	1,08	15-8	28-17	?	15-8	4	90°
	c16,25	36	c. 12,5	?	15	0,35	?	0,42	?	1,20	14-8	20-14	?	14-8	?	90°
M.O.S 350	c72	59	19,25	?	26,5	0,33	?	0,45	?	1,38	13-8	27-14	45-22	13-8	3	
	54,75	54,75	18	?	23	0,33	?	0,42	?	1,28	13-8	26-13	?	13-8	4	50°
	?	44,5	15,5	?	19,75	0,35	?	0,44	?	1,27	11-7	28-14	?	11-7	5	90°
HQ3	55,5	55,5	19,5	?	22	0,35	?	0,40	?	1,13	10-5	26-14	45-23	10-5	4	
	39	46	16,25	?	18,5	0,35	?	0,40	?	1,14	9-5	25-14	?	9-5	4	90°
	c16	39	13,75	?	14,75	0,35	?	0,38	?	1,07	9-6	22-13	?	9-6	4	90°
AL04	55,75	55,75	19,75	?	23	0,35	?	0,41	?	1,17	13-9	29-19	46-24	10-6	?	
	40	46	17,25	20,5	18	0,38	0,45	0,39	1,18	1,04	8-5	27-16	?	8-5	?	90°
	c11,5	40	14,25	17,25	15,25	0,36	0,43	0,38	1,21	1,07	7-4	26-15	?	7-4	4	90°
AK28	c66	57,25	19,25	22,5	26,5	0,34	0,39	0,46	1,17	1,38	11-7	30-17	41-24	29-18	3	
	46	46	14,75	18,5	20,75	0,32	0,40	0,45	1,25	1,41	9-6	26-15	?	28-17	3	110°
	?	38	13	15,75	16	0,34	0,42	0,42	1,21	1,23	8-5	24-14	?	25-14	3	90°
341	c59	48,75	17	?	20	0,35	?	0,41	?	1,18	14-8	33-20	51-28	14-8	4	
Coll.	40,25	40,25	13,25	?	16	0,33	?	0,40	?	1,21	11-7	29-19	?	11-7	3	110°
Delanoy	c13															
Moyenne						*0,35*	*0,40*	*0,42*	*1,15*	*1,21*					*3,8*	
Variance						*0,0005*	*0,0011*	*0,0011*	*0,0075*	*0,0242*					*(min=2)*	
Ecart type						*0,02*	*0,03*	*0,03*	*0,09*	*0,16*					*(max=6)*	
Coef. Var.						*6,71*	*8,32*	*7,97*	*7,53*	*12,87*						
Shapiro-Wilk W						0,9703	0,9617	0,9855	0,9131	0,9934						
p(normal)						*0,005419*	*0,02767*	*0,1963*	*0,0001072*	*0,8204*						

Tableau 24. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras tenuisculptum*.

Description

Les *Gregoryceras* adultes sont de petite taille (moyenne de 74,7 mm : de 62,3 à 83 mm). Le phragmocône a une taille moyenne de 55,2 mm (de 50 à 60 mm). La loge d'habitation représente à peine plus d'un demi-tour de spire (environ 190 degrés). L'espèce est assez évolute avec un ombilic moyen (*O/D*=0,41) et donc une faible hauteur des tours (*H/D*=0,35). L'épaisseur est maximale au niveau du rebord ombilical (*E/D*=0,40). Le mur ombilical est haut et légèrement oblique. Les flancs sont faiblement convexes dans les tours internes puis plans sur la loge d'habitation (rarement peu concaves) ; associés à un ventre large et arrondi,

ils déterminent l'aspect presque globuleux de la section (*E/H*=1,18). Les courbes de régression des graphiques *H=f(D)*, *E=f(D)* et *O=f(D)* sont du type $Y=bD^a$ avec *a* significativement différent de 1 [*p(a=1)*<<0,05] (croissance de ces paramètres clairement allométrique – Fig. 95). Les coefficients de corrélation sont toujours très élevés (0,95<R^2<0,98). L'ACP (Fig. 98) montre une répartition très homogène et presque isotrope de l'occupation de l'espace morphologique.

L'ornementation est forte, rétroverse et flexueuse, sans jamais être tranchante. La densité des côtes primaires et latérales augmente avec le diamètre, alors que la densité des côtes sur le ventre varie peu. En ce qui concerne l'ornementation, la construction graphique *Nl/2=f(D)* présente le plus d'intérêt du fait de l'importance des côtes latérales au sein du motif ornemental chez les *Gregoryceras* (Fig. 96). Elle montre une augmentation rapide du nombre de côtes latérales jusqu'à 40 mm de diamètre, et leur nombre se stabilise au delà. Le nombre de côtes ventrales est en légère augmentation jusqu'à 40 mm de diamètre, puis il se stabilise également au delà. Les courbes ornementales montrent une certaine variabilité, mais elles restent toujours homogènes. L'indice de rétroversion des côtes *Ir* va de 2 à 6, avec une moyenne de presque 4, ce qui est relativement important au vu de la largeur des côtes (Fig. 97). Cet indice diminue en fonction du diamètre : les côtes ont donc tendance au redressement au cours de la croissance. Trois stades successifs, évoluant avec l'aspect de la section, ont été reconnus :

- dans les tours internes, jusqu'à 13,7 mm de diamètre en moyenne (de 10 à 20 mm), l'ornementation est absente (stade lisse), hormis des stries d'accroissement visibles sur les spécimens les mieux conservés. La section est très arrondie.

- Sur le reste du phragmocône, l'ornementation apparaît progressivement. Les côtes primaires larges et mousses naissent sur le mur ombilical. Elles y sont proverses et ont toujours tendance à se surélever jusqu'au rebord ombilical où elles peuvent former des *bulla* à tendance claviforme. La plupart d'entre-elles se bifurquent à ce point. On peut aussi observer quelques côtes intercalaires dont certaines peuvent être reliées aux *bulla* péri-ombilicaux, créant ainsi de rares trifurcations (chez les spécimens à section plus arrondie, elles sont plus fréquentes). Elles peuvent se raccorder à une côte simple de l'autre flanc. Les côtes létérales sont fortement rétroverses. Dans ce motif ornemental (Fig. 94), la côte la plus postérieure part le plus souvent directement du *bullae* péri-ombilical puis se courbe plus ou moins selon les individus. L'autre côte poursuit le tracé proverse de la côte primaire ombilicale, avant de se déjeter nettement en arrière au niveau du tiers inférieur des flancs. Un second point de dichotomie est souvent visible sur le tiers supérieur des flancs ; les côtes ainsi formées se redressent un peu et confèrent au motif ornemental son aspect flexueux. En poursuivant le tracé amorcé dans le tiers supérieur des flancs, les côtes s'épaississent sur le ventre où elles s'infléchissent vers l'arrière, formant un chevron. Le mur ombilical s'élève progressivement et devient presque vertical, alors que les flancs s'aplatissent rapidement pour parfois devenir concaves à la fin du phragmocône. Dans ce cas, le mur ombilical paraît plus haut que chez les autres spécimens et les *bulla* périombilicaux deviennent plus coniques. L'ornementation est donc plus marquée sur les marges ombilicales et ventrales que sur les flancs.

- Au niveau de la loge d'habitation adulte, l'ornementation semble directement liée à la forme de la section. On distingue trois pôles morphologiques de cette variabilité :

- Pôle morphologique 1 : les spécimens à section plus arrondie (AP49, AL04, Pl. 43, Fig. 2 ; AL05, Pl. 42, Fig. 3 ; MOS432, Pl. 41, Fig. 3) ont un mur ombilical qui s'évase progressivement, ce qui donne l'impression d'un léger déroulement de la coquille. Dans ce cas, les flancs sont légèrement convexes. Le ventre est plus large que sur le phragmocône. Cette modification de la section, plus ou moins discrète selon les spécimens, s'accompagne d'une diminution du nombre des bifurcations sur le rebord ombilical. Sur le mur ombilical, la densité des côtes augmente par individualisation de côtes simples. Les côtes latérales et

ventrales restent en nombre constant par rapport à celles du phragmocône. A noter que les *bulla* s'affaiblissent progressivement du début de la loge d'habitation, à l'ouverture. Sur les flancs, les côtes peuvent se redresser légèrement. Sur le haut des flancs, les côtes sont le plus souvent des intercalaires. Enfin, à l'approche du péristome, l'ornementation tend à s'estomper vers le milieu du flanc ; à l'inverse, elles sont nettement plus accusées sur le ventre, ce qui confère à l'ammonite un profil crénelé, à la manière de ce que l'on trouvera chez les espèces plus récentes (cf. infra).

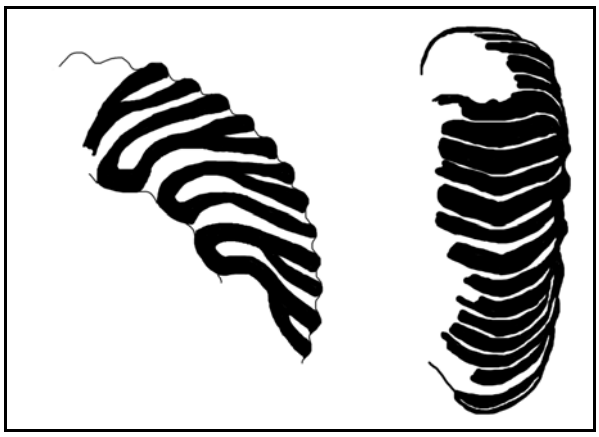


Figure 94. Motif ornemental chez *Gregoryceras tenuisculptum* ; spécimens n°AK28 (vue latérale) et n°AL07 (vue ventrale).

- Pôle morphologique 2 : les spécimens à section plus trapézoïdale (les individus n° AA10, Pl. 41, Fig. 2 ; AA72, Pl. 41, Fig. 1 ; AP39, Pl. 43, Fig. 1, étant les plus caractéristiques) gardent, dans la continuité du phragmocône, des flancs plus plats. Le mur ombilical est moins évasé que sur le morphotype 1 : l'impression de déroulement de la coquille est moindre. Le ventre s'élargit par rapport à celui du phragmocône. Les côtes primaires sont plus atténuées mais toujours légèrement dirigées vers l'avant. Les *bulla* périombilicaux gardent un aspect claviforme sur certains spécimens (toutefois moins accusé que sur les tours précédents) ou s'étalent sur le mur ombilical jusqu'à absorber la côte primaire. Les bifurcations sont fréquentes. Les côtes restent rétroverses mais paraissent moins flexueuses car leur inflexion s'effectue un peu plus haut sur les flancs. Les côtes latérales s'atténuent légèrement, s'élargissent et deviennent mousses au milieu des flancs. La marge ventrale et le ventre présentent les mêmes caractéristiques que celles constatées dans le pôle morphologique 1.

- Pôle morphologique 3 : certains spécimens plus rares (AJ76, Pl. 42, Fig. 4 ; BZD8) ont une section plutôt concave. Ces derniers ne diffèrent du pôle morphologique 2 que par un renforcement plus important des côtes sur le ventre, un mur ombilical plus haut, des côtes ombilicales moins proverses et des *bulla* ombilicaux moins claviformes.

Rapports et différences

Gregoryceras tenuisculptum se distingue de *G. iteni* par sa section plus sub-trapézoïdale, un stade ornemental lisse plus court, des côtes plus accusées et un peu moins flexueuses, un chevron ventral moins marqué et moins constant. En outre, les côtes ne présentent jamais les renflements du second point de bifurcation.

L'espèce de Gygi se différencie de *Gregoryceras riazi*, tel qu'admis dans ce travail, par des côtes plus flexueuses (mais aussi rétroverses), des renflements subtuberculiformes moins marqués sur les rebords ventraux de la loge d'habitation adulte, une inflexion des côtes plus marquée sur le ventre (avec souvent un chevron), des côtes ombilicales toujours plus proverses sur le phragmocône et une section un peu plus trapue.

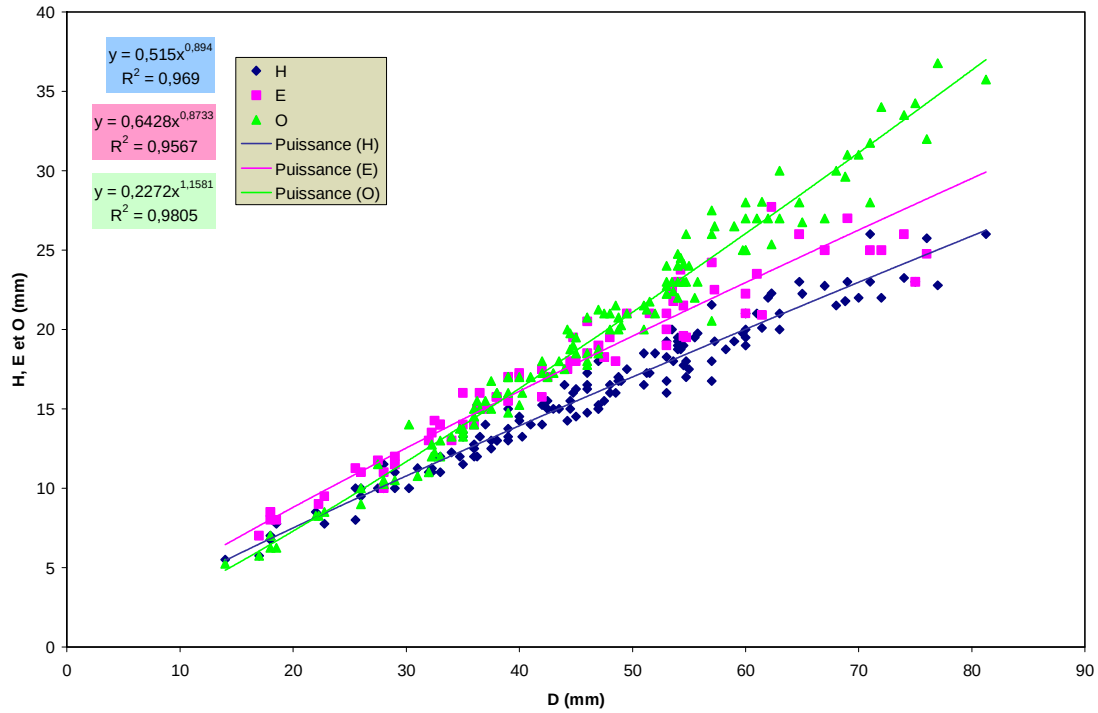


Figure 95. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras tenuisculptum*.

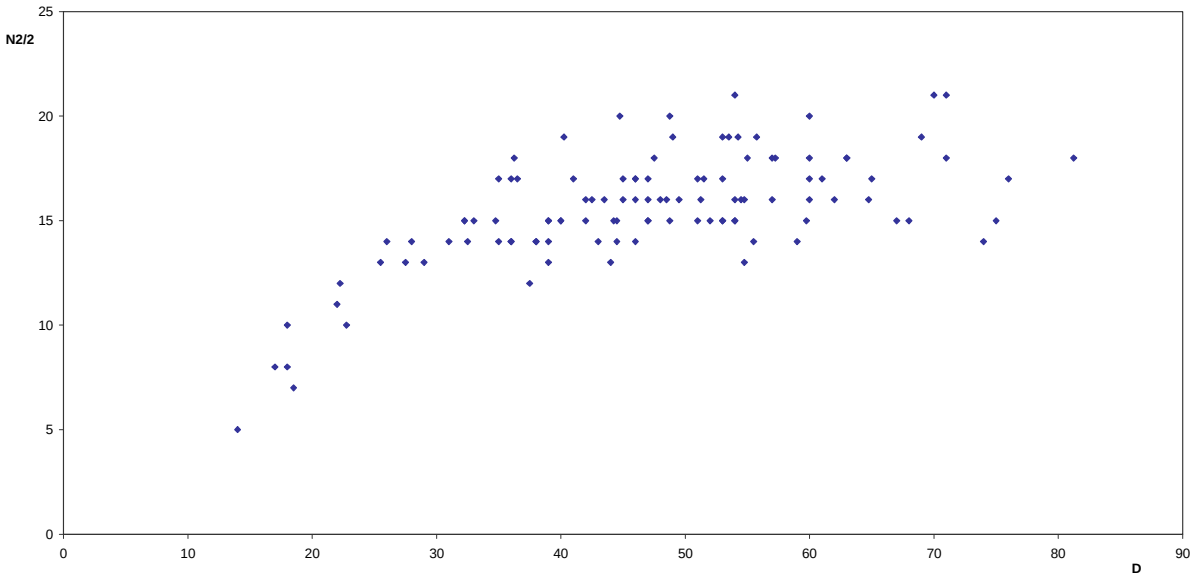


Figure 96. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras tenuisculptum*.

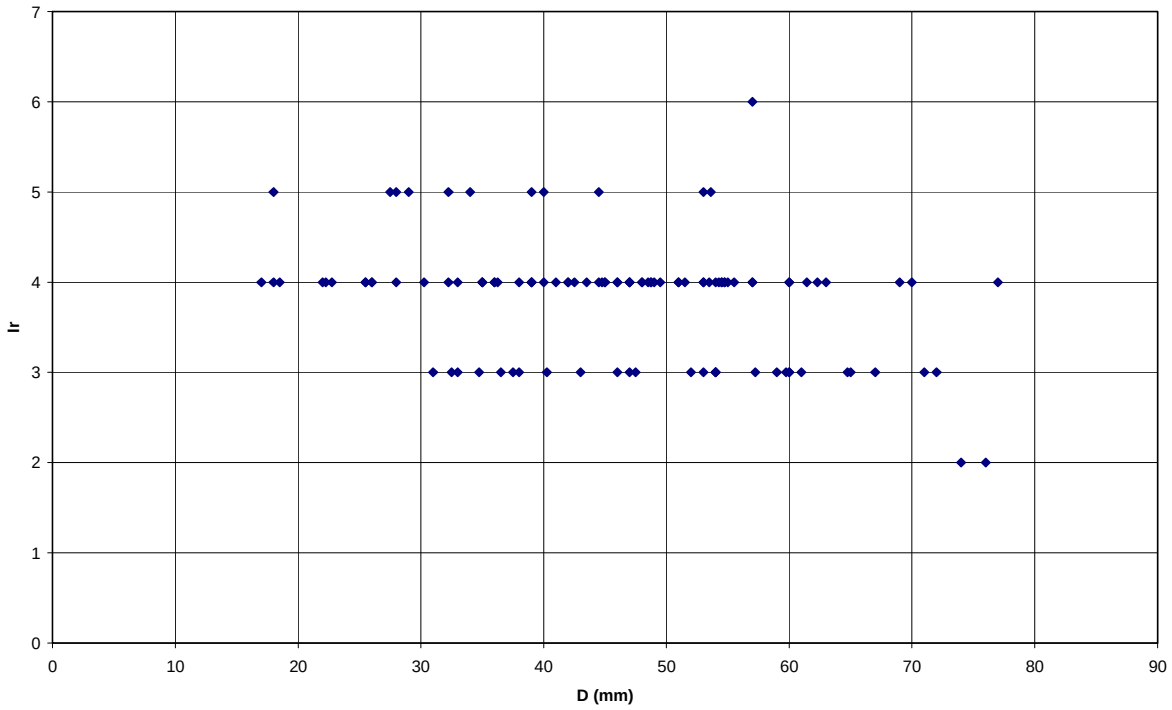


Figure 97. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras tenuisculptum*.

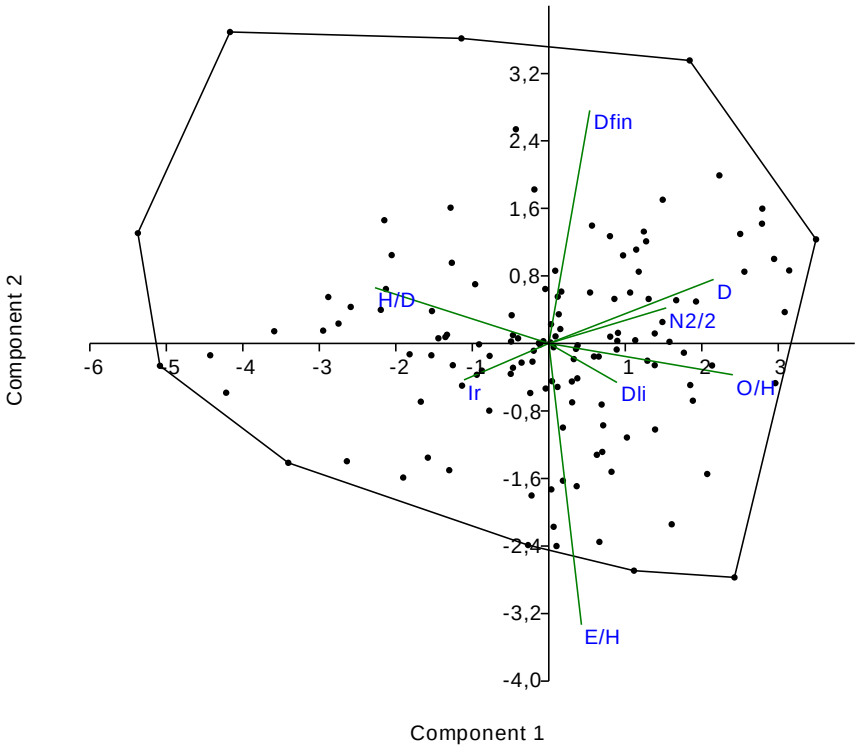


Figure 98. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras tenuisculptum*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Par rapport aux *Gregoryceras* plus récent (*G. transversarium*, *G. devauxi*, etc.), *G. tenuisculptum* est de taille toujours très inférieure, possède des côtes plus flexueuses sur les flancs (toujours plus rétroverses sur le ventre), un stade lisse plus long et des *bulla* péri-ombilicaux à tendance claviforme.

Gregoyceras riazi (de Grossouvre, 1917)

(Pl. 44 ; Pl. 45 ; Pl. 46, Fig. 1-4)

Synonymie

pars 1877. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gemellaro, pl. 20, fig. 17.
v pars 1898. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Riaz, pl.19, fig. 1.
v pars 1917. *Peltoceras riazi sp. nov.* ; de Grossouvre, pl. 9, fig. 10-12.
v 1917. *Peltoceras romani sp. nov.* ; de Grossouvre, pl. 10, fig. 18-19.
? 1951. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Jeannet, pl. 79, fig. 9.
non 1964. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Patruluis, pl. 9, fig. 8.
non 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Sequeiros, pl. 28, fig. 4 ; pl. 29, fig. 4 ; pl. 30, fig. 4.
pars 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 4, fig. 2.
non 1976. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Sapunov, pl. 5, fig. 1.
pars 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, pl. 1, fig. 6 ; pl. 2, fig. 1.
non 1979. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Sapunov, pl. 48, fig. 3 ; pl. 49, fig. 1.
1982. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Debrand-Passard, pl. 12, fig. 3.
non 1988. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Callomon et al., pl. 5, fig. 2.
1990. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi (*de Grossouvre, 1917) ; Gygi, fig. 3a-b.
1990. *Gregoryceras (Gregoryceras) toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Gygi, fig. 4.
1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi & Hillebrandt, pl. 3, fig. 8.
non 1995. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Branger et al., pl. 7, fig. 3
? 1998. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Oloriz et al., pl. 6, fig.1.
non 2000. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, pl. 4, fig. 3.
v 2004. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Bert, p. 57-64, pl. 7-8, pl. 9, fig. 1-4.
v 2005. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Bert, p. 39, fig. 6.

Localité type : Trept, Isère (France).
Strate type : Argovien, base des niveaux à Spongiaires.
Holotype : n°FSL.12847 [conservé à la Faculté des Sciences de Lyon], figuré par de Grossouvre (1917, pl. 9, fig. 10-12), puis refiguré par Duong (1974, pl. 4, fig. 2), par Gygi (1977, pl. 2, fig. 1a-c), puis par Bert (2004, pl. 7, fig. 1 ; 2005, fig. 6). Figuré ici Pl. 44, Fig. 1.
Répartition stratigraphique : Zone à Plicatilis, Horizon à Antecedens, à la base de la Sous-zone à Antecedens.
Répartition géographique : *Gregoryceras riazi* est au moins présent dans le Sud-est de la France, dans le Berry, en Poitou, en Suisse, en Italie, en Tunisie et au Chili.
Remarques sur la synonymie : lors de l'introduction de *G. riazi*, de Grossouvre figure un spécimen de taille moyenne qu'il désigne comme l'holotype de l'espèce et qui provient de la base des Couches à Spongiaires de Trept (=base de la Sous-zone à Antecedens). Il figure également un spécimen de plus grande taille de la limite Oxfordien moyen / Oxfordien supérieur du gisement de Talant et qui, selon toute vraisemblance, n'appartient pas à la même

espèce. De part ses caractères morphologiques et sa position stratigraphique, ce spécimen dijonnais se rapporte en fait à *Gregoryceras transversarium*.
Dans son travail de 1917, de Grossouvre introduit également l'espèce *Gregoryceras romani* dont l'holotype provient des niveaux remaniés sous les couches à Spongiaires d'Optevoz (Isère), datés eux aussi de la partie inférieure de la Sous-zone à Antecedens (Enay, 1966). Bien que les tours les plus internes de l'holotype ne soient pas connus, ce dernier représente un variant extrêmement large et robuste de *Gregoryceras riazi*, et ces deux taxa doivent donc être réunis.
Diagnose émendée : forme de petite taille (adultes entre 70 et 75 mm de diamètre), évolute, caractérisée par une succession de trois stades ontogéniques. (1) Jusqu'à 11,3 mm de diamètre, le stade juvénile est lisse et sa section sub-ovalaire ; (2) sur le reste du phragmocône, l'ornementation est composée de côtes primaires droites à faiblement proverses, peu exprimées et cantonnées sur le mur ombilical. Les *bulla* sur la marge ombilicale déterminent le point de dichotomie des côtes secondaires qui sont rétroverses et flexueuses sur les flancs. Un second point de dichotomie est situé au tiers supérieur des flancs, de là partent des côtes externes qui se renforcent nettement à partir de la marge ventrale puis sur le ventre, qu'elles franchissent vigoureusement en s'infléchissant vers l'avant, mais sans former de sinus. La section est subtrapézoïdale avec des flancs plats, plus rarement convexes, ou concaves ; (3) sur la loge d'habitation, le mur ombilical s'évase, les côtes se redressent et tendent à s'émousser sur le milieu des flancs.

Matériel étudié *(N=13)* : le spécimen n°FSL.12847, holotype [conservé à la faculté des Sciences de Lyon], de Trept (Isère, France) ; les spécimens n°AA32(CM/100d), AB73(CM/100d), AR50(CM/100d), AS24(CM/100d), et AT30(CM/100d) [collection Bert], de la Combe-Moutonne (Coursegoules, Alpes-Maritimes, France) ; le n°AR81(B1/102) [collection Bert], de Bézaudun (Alpes-Maritimes, France) ; les n°AJ97(VI/100d) et AH86(VI/100d) [collection Bert], de Coursegoules (Alpes-Maritimes, France) ; le n°FSL.12849, holotype de *Gregoryceras romani* [conservé à la Faculté des Sciences de Lyon], d'Optevoz (Isère, France) ; le n°VC7 [collection Dardeau], du Col de Vence (Alpes-Maritimes, France) ; le n°265ox et un spécimen non numéroté de Craon (Deux-Sèvres) [collection Ferchaud].

N° sp.	- *D fin.* - *D ph.* - *D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Nt1-Nt1/2*	*Ir*	α degrés
AH86	59,75 43,25 ?	59,75 50 43,25	19,25 17,5 15,5	21,25 20 18	25 22 ?	0,32 0,35 0,36	0,36 0,40 0,42	0,42 0,44 ?	1,10 1,14 1,16	1,30 1,26 ?	15-9 ?-7 ?-8	32-17 ?-17 ?-15	?-24 ?-? ?-?	15-9 ?-7 ?-8	3 4 ?	 90° 90°
AJ97	? 53 7,5	53 43,5 39	17,75 15 13,75	? 18 17	24 18,75 16,5	0,34 0,35 0,35	? 0,41 0,44	0,45 0,43 0,42	? 1,20 1,24	1,35 1,24 1,14	10-5 9-5 10-5	29-15 29-15 27-14	44-22 ?-22 ?-24	10-5 9-5 10-5	5 5 5	 90° 90°
F.S.L 12847 holotype de *G. riazi*	72,5 48 13,5	72,5 61 48 38 31,5	24,25 22 18 13,5 12	24 23,5 ? 13,5 12	30,75 25,75 20 15 12	0,34 0,36 0,38 0,36 0,38	0,33 0,39 ? 0,36 0,38	0,42 0,42 0,42 0,40 0,38	0,99 1,07 ? 1,00 1,00	1,27 1,17 1,11 1,11 1,00	17-10 15-9 13-8 10-6 ?-6	33-17 26-16 25-15 24-13 ?-14	47-22 ?-22 ?-23 45-22 ?-23	17-10 15-9 13-8 10-6 ?-6	3 4 4 5 5	 90° 90° 120° 90°
F.S.L 12849 holotype de *G. romani*	73 53,75 ?	68,25 59 53,75 43	25 22 20,5 17	27,75 24 22 20	27 23 20 16,75	0,37 0,37 0,38 0,40	0,41 0,41 0,41 0,47	0,40 0,40 0,37 0,39	1,11 1,09 1,07 1,18	1,08 1,05 0,98 0,99	18-12 14-7 14-8 ?-?	25-14 23-13 22-12 ?-?	42-23 ?-19 ?-20 ?-?	17-11 14-7 14-8 ?-?	4 4 3 3	 55° 55° 90°
AB73	52,25 ? ?	52,25 45 36,5	18,25 14,5 12,25	19,75 15,5 12,75	22 17,5 14,5	0,35 0,32 0,34	0,38 0,34 0,35	0,42 0,39 0,40	1,08 1,07 1,04	1,21 1,21 1,18	?-? ?-? ?-?	26-16 ?-14 ?-14	39-21 ?-21 ?-?	?-? ?-? ?-?	4 ? 4	 90° 90°
AA32	50,5 ? 10	50,5 40	17,5 14	? ?	19,5 17	0,35 0,35	? ?	0,39 0,43	? ?	1,11 1,21	16-9 13-8	27-14 25-13	?-20 ?-18	16-9 13-8	4 3	 90°
VC7	21 ? ?	21	8,5	7,5	?	0,41	0,36	?	0,88	?	?	?	?	?	?	

AS24	71,22 53,70 ?	71,22 59,34	20 18,78	23,48 22	32,88 25,7	0,28 0,32	0,33 0,37	0,46 0,43	1,17 1,17	1,64 1,37	18-11 13-7	30-16 28-14	45-24 ?-23	12-8 10-6	4 5	60°
265ox	37,00 ? 13	37,00 29,00	14,52 12,14	15,40 13,32	12,20 9,28	0,39 0,42	0,42 0,46	0,33 0,32	1,06 1,10	0,84 0,76	16-9 12-10	27-15 18-14	?-24 ?-?	6-3 5-3	5 5	115°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,36* *0,0009* *0,030* *8,54*	*0,39* *0,0016* *0,040* *10,15*	*0,41* *0,0011* *0,033* *8,19*	*1,09* *0,0072* *0,085* *7,79*	*1,16* *0,0323* *0,180* *15,55*					*4,09* *(min=3)* *(max=5)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9802 0,8785	0,9576 0,4426	0,9105 0,03618	0,9749 0,8203	0,9633 0,5071						

Tableau 25. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras riazi*.

Description

Gregoryceras riazi est une espèce de petite taille, puisque les adultes (*N*=4) ne dépassent pas 75 mm de diamètre (moyenne de 73 mm). La loge d'habitation fait un demi-tour de spire environ. Les tours sont faiblement recouvrants et l'ombilic est assez large (moyenne de *O/D*=0,41). L'épaisseur est maximale au niveau de la marge ombilicale (*E/D*=0,39 en moyenne). Le mur ombilical est relativement élevé et très légèrement oblique. Les nuages de points attachés aux graphiques *H=f(D)*, *E=f(D)* et *O=f(D)* sont homogènes autour des courbes de régression, avec des coefficients de corrélations très élevés (0,93>R^2>0,96). Ces courbes sont du type $Y=bD^a$ avec *a* significativement différent de 1 [0,001011>*p(a=1)*>0,014544] pour *H* et *O* (croissance allométrique), mais pour *E*, *a* est significativement proche de 1 ([*p(a=1)*=0,53858)], et l'équation de courbe est celle d'une droite (croissance isométrique – Fig. 99). L'ACP montre une répartition homogène de l'occupation de l'espace morphologique (Fig. 102).

Les courbes de costulation *Nl/2=f(D)* montrent une légère augmentation du nombre de côtes latérales jusqu'au péristome (Fig. 100), tandis que le nombre de côtes ventrales reste constant entre 30 et 70 mm de diamètre. L'indice de rétroversion des côtes est globalement décroissant en fonction du diamètre, et varie entre 3 et 5 (moyenne autour de 4 – Fig. 101). Trois stades successifs ont été reconnus au cours de l'ontogenèse :

- Jusqu'à 11,3 mm de diamètre en moyenne, le stade juvénile est totalement lisse, et la section des tours est sub-ovalaire.

- A partir du stade suivant (qui se prolonge jusqu'à la fin du phragmocône, en moyenne de 51 mm de diamètre), l'ornementation apparaît progressivement. Les côtes primaires, situées sur le mur ombilical, sont droites à légèrement proverses. Sur la marge ombilicale, au niveau d'un tubercule bulliforme, la plupart d'entre elles se bifurquent et forment généralement deux côtes secondaires assez larges, mais jamais tranchantes. On observe également des intercalaires. Sur les flancs, les côtes sont rétroverses et généralement flexueuses. Bien qu'elles soient toujours rétroverses, elles ont tendance à perdre leur flexuosité et à se raidir au cours de l'ontogenèse. Au niveau du tiers supérieur des flancs, une partie des côtes se bifurque à nouveau. Elles se renforcent subitement sur la zone péri-ventrale et, très épaissies, traversent le ventre en s'infléchissant vers l'arrière, en formant quelquefois un chevron. La forme de la section est variable : chez certains spécimens, elle est sub-trapézoïdale à flancs plats (AJ97, Pl. 46, Fig. 3), voire très légèrement concave (FSL.12847), tandis que chez d'autres, elle est plus arrondie (FSL.12849, Pl. 45, Fig. 1).

- Sur la loge d'habitation adulte, les côtes ont tendance à s'émousser. On observe moins de bifurcations sur la marge péri-ombilicale, et parallèlement les *bulla* perdent du relief. Sur le ventre, les côtes sont très épaissies. Dés la fin du phragmocône, la section s'élargit, et le mur ombilical s'évase, ce qui contribue à l'impression de déroulement de la coquille.

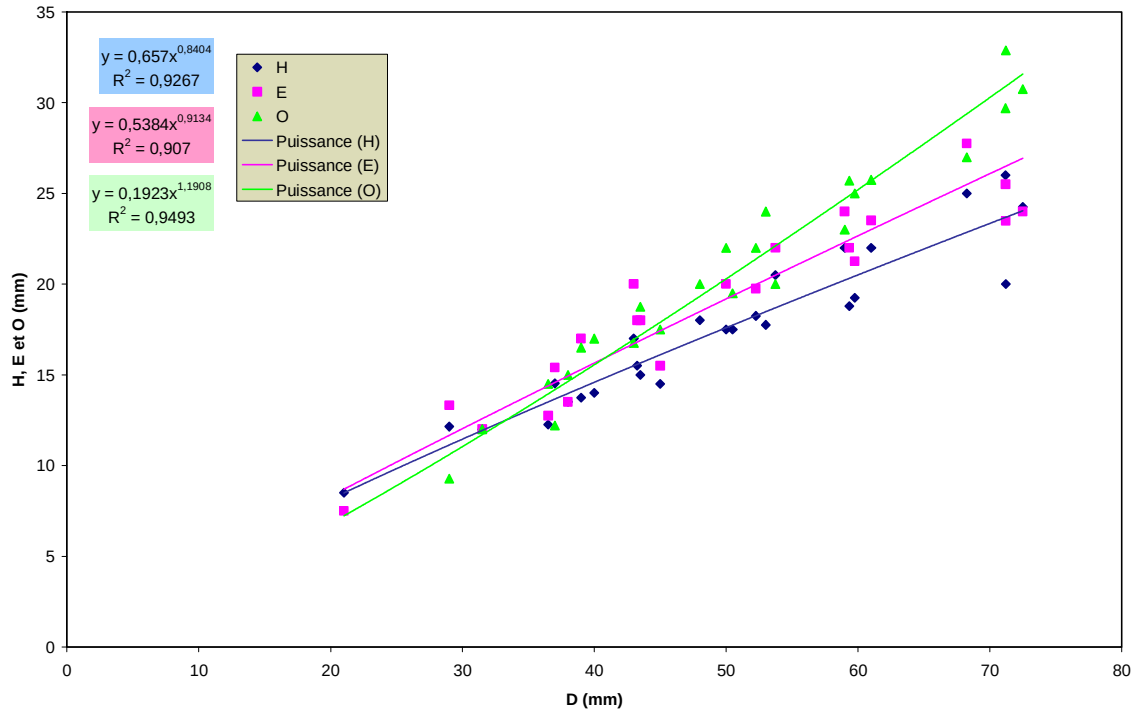


Figure 99. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riazi*.

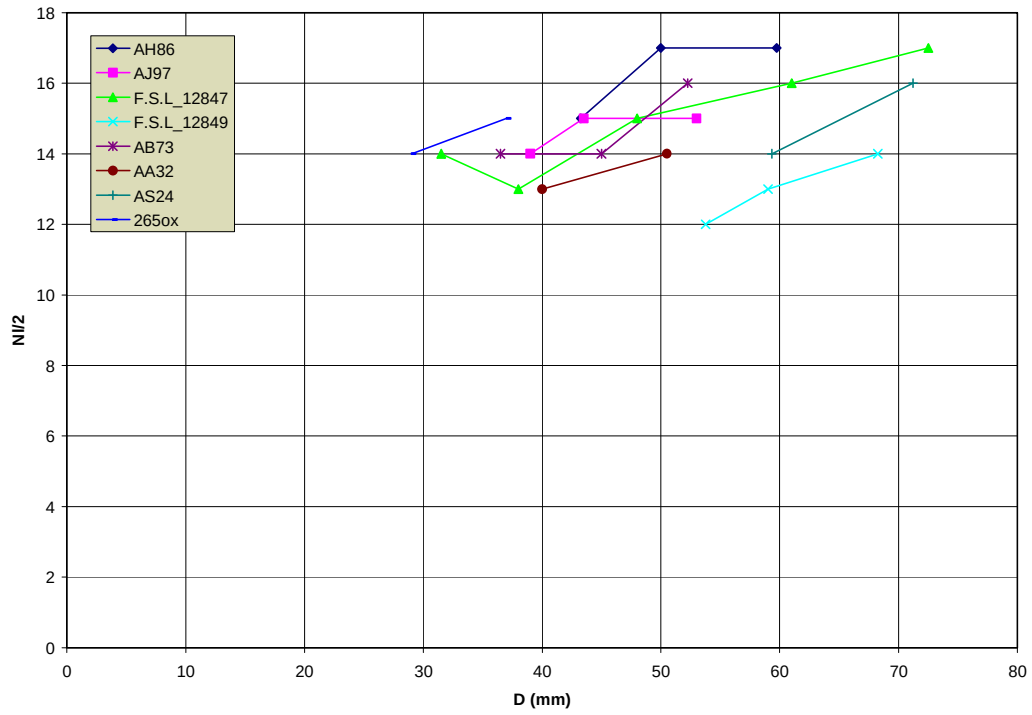


Figure 100. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riazi*.

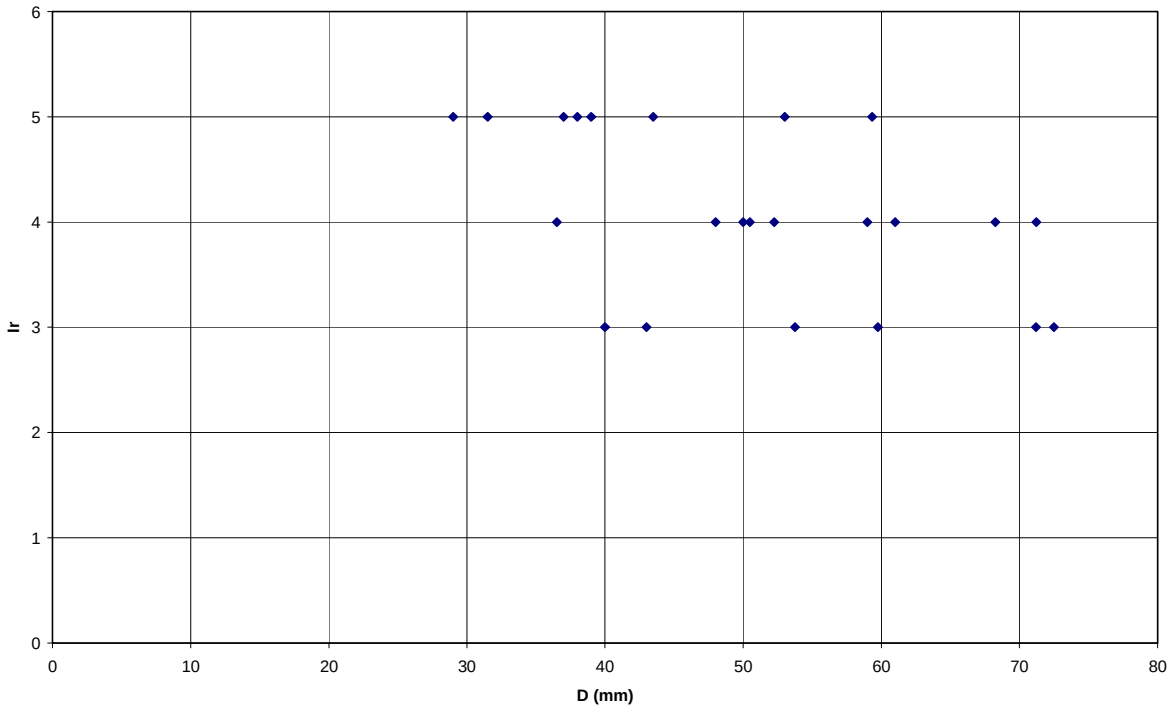


Figure 101. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riazi*.

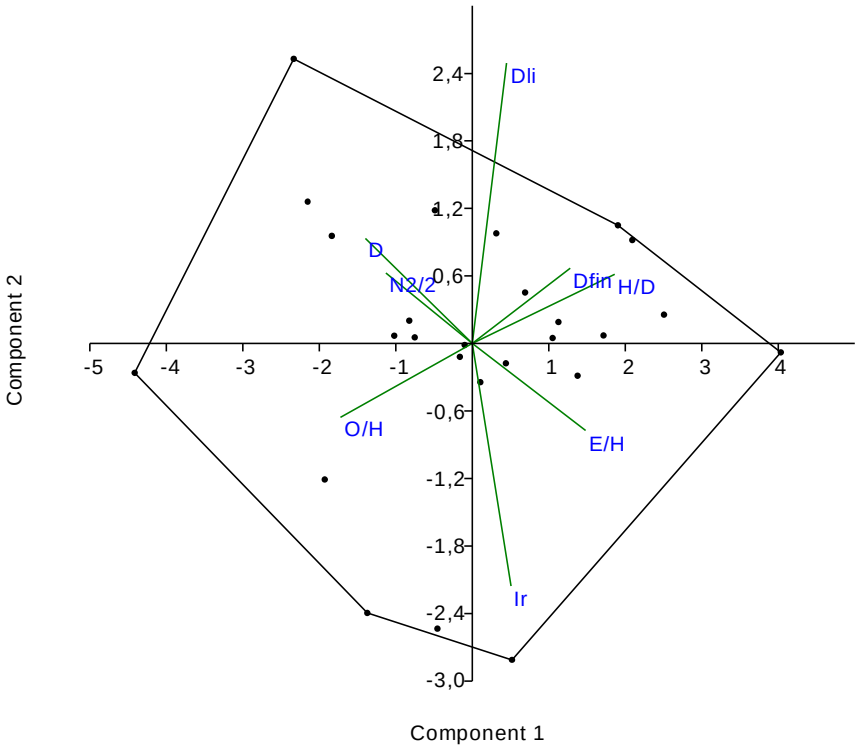


Figure 102. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras riazi*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Variabilité de l'échantillon

Bien que peu d'individus aient pu être étudiés, on peut néanmoins se faire une idée de la variabilité. Comme pour les espèces précédentes, trois morphologies peuvent être décrites en fonction de l'aspect de la section :

- (1) Chez les spécimens à section sub-circulaire (e.g. FSL.12849, Pl. 45, Fig. 1), les flancs et le ventre sont plus arrondis, l'ornementation est plus grossière, avec des côtes plus fortes et plus espacées, et une nette diminution du nombre des bifurcations sur le rebord ombilical de la loge d'habitation (par rapport au phragmocône).

- (2) Lorsque les flancs sont plats et le ventre peu arrondi, la section devient sub-trapézoïdale (comme chez le spécimen AS24, Pl. 46, Fig. 1). Les côtes sont plus fines que sur le morphotype 1, et l'aspect de l'ornementation sur la loge d'habitation est en continuité de celle du phragmocône.

- (3) Des flancs à peine concaves (n°FSL.12847, Pl. 7, Fig. 1) confèrent un mur ombilical plus élevé, un renforcement plus important des côtes sur le ventre et des *bulla* ombilicaux moins claviformes que sur le morphotype 2.

Rapports et différences

Gregoryceras riazi a déjà été comparé à *G. tenuisculptum* (cf. supra), et les différences avec les espèces plus anciennes (rétroversion des côtes, diamètre du stade lisse…) sont encore plus accusées. Il diffère surtout de *Gregoryceras riaziformis*, et d'une manière générale de toutes les autres espèces plus récentes de l'Oxfordien moyen et supérieur, par une taille inférieure, des côtes toujours plus flexueuses sur les flancs et souvent plus rétroverses, par l'inflexion plus marquée des côtes sur le ventre et un stade juvénile lisse plus long.

Gregoryceras riaziformis Bert, 2004

(Pl. 46, Fig. 5 ; Pl. 47 ; Pl. 48 ; Pl. 49, Fig. 1)

Synonymie

v 1974. *Gregoryceras romani* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 3, fig. 1.
v 1974. *Gregoryceras toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Duong, pl. 2, fig. 8.
? 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras)* aff. *romani* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi & Hillebrandt, pl. 7, fig. 1
v 1995. *Gregoryceras (Gregoryceras) romani* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, fig. 25.
1995. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Branger et al., pl. 7, fig. 3.
1995. *Gregoryceras toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Branger et al., pl. 7, fig. 4.
v 2004. *Gregoryceras riaziformis* sp. nov. ; Bert, p. 64-71; pl. 9, fig. 5; pl. 10-11; pl. 12, fig. 1.
v 2005. *Gregoryceras riaziformis* Bert, 2004 ; Bert, p. 39-40, fig. 7.

Dérivation du nom : en raison de ses affinités avec *Gregoryceras riazi*.
Localité type : coupe inédite d'Aspremont, Alpes-Maritimes (France).
Strate type : niveau grumeleux situé 1,50 m au dessus du niveau lithologique équivalant au banc 100a de Bézaudun-les-Alpes.
Holotype : n°1434 [collection Thomel]. Figuré ici Pl. 47, Fig. 1.
Paratypes : n°FSL.160173 de Montfaucon (Jura Bernois, Suisse) qui provient des couches à *Pholadomya exaltata* (couches à sphérites), figuré par Duong (1974, pl. 3, fig. 1), puis par Gygi (1995, fig. 25) (ici Pl. 47, Fig. 2 ; Pl. 48, Fig. 1) ; n° AT31(CM/102) [collection Bert], qui provient du banc 102 de la coupe inédite du Col de Vence (Alpes-Maritimes, France) (ici Pl. 9, Fig. 5) ; n°AQ78 [collection Bert, leg. Vermeulen], du gisement de Beauvoisin (coupe G) et récolté en éboulis (probablement niveau à nodules sous le banc R1 distingué par Gaillard et al, 1994) (ici Pl. 47, Fig. 2).

Répartition stratigraphique : Zone à Plicatilis, Horizon à Tenuiserratum, au sommet de la Sous-zone à Antecedens.
Répartition géographique : *Gregoryceras riaziformis* est présent avec certitude dans le Sud-est de la France, en Poitou, en Suisse, en Espagne, et en Tunisie.
Diagnose : *Gregoryceras* de taille moyenne (adultes d'environ 110 mm de diamètre) et évolute. Les premiers tours sont lisses, l'ornementation apparaît vers 10,5 mm de diamètre ; sur le phragmocône, l'ornementation est composée de côtes primaires faiblement proverses, qui s'individualisent en *bulla* sur la zone péri-ombilicale, d'où partent généralement deux côtes secondaires rétroverses sur les flancs, elles aussi à nouveau bifurquées au sommet des flancs. Les côtes traversent le ventre en s'épaississant et en formant une légère inflexion vers l'arrière, mais sans chevron. Sur la loge d'habitation, les côtes tendent à se redresser sur les flancs. Dans les tours internes, la section est sub-ovalaire puis devient sub-trapézoïdale, convexe ou concave (polymorphisme intraspécifique) dans les tours suivants.

Matériel étudié *(N=8)* : le spécimen n°AL50 de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France) ; n°AT31(CM/102), non mesurable, du Col de Vence (Alpes-Maritimes, France) [collection Bert] ; n°AQ78 de Beauvoisin (Drôme, France) [collection Bert, leg. Vermeulen] ; n°FSL.160173 de Montfaucon, Jura Bernois (Suisse), déjà figuré par Duong (1974, pl.3, fig.1) et par Gygi (1994) [collection Faculté des Sciences de Lyon] ; et le n°1434 d'Aspremont (Alpes-Maritimes, France) [collection Thomel] ; n°FSL.142235 Formation Zaress, base de la 1ere alternance m-c, J. Ben Saïdane, Tunisie ; n°FSL.160178 [collection Enay] Espagne (Murcia), Sierra de Lugar, niveau F.1532 ; n°FSL.160181 (collection Enay), Espagne (Murcia), Sierra de Quipar, niveau 69.45 Ox.

N° sp.	*- D fin.* *- D ph.* *- D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Nt1-Nt1/2*	*Ir*	α (degrés)
AQ78	c. 80 c. 62 ?	c. 72	24,5	29	c. 32	0,34	0,40	0,44	1,18	1,31	?	?	?	?	3	
FSL 160173	103,94 80,36 ?	103,94 89,22 80,36 65,66	31,38 28,56 26,86 20,38	37,56 34,08 30,94 28,44	50,18 43,00 37,88 ?	0,30 0,32 0,33 0,31	0,36 0,38 0,39 0,43	0,48 0,48 0,47 ?	1,20 1,19 1,15 1,40	1,60 1,51 1,41 ?	18-10 ?-9 ?-? ?-?	35-19 ?-20 ?-? ?-?	50-28 53-28 ?-25 ?-30	18-10 ?-9 ?-? ?-?	3 4 4 5	 95° 70° 90°
AL50	26 tc. c. 11	26	10	12	9,5	0,39	0,46	0,37	1,20	0,95	11-6	?-11	?-19	11-6	5	
Thomel 1434	74,52 74,52 10	74,52 59 50,5 41	23,28 20 17 14,5	23,20 19,72 17,68 ?	33,82 26 21 18	0,31 0,34 0,34 0,35	0,31 0,33 0,35 ?	0,45 0,44 0,42 0,44	1,00 0,99 1,04 ?	1,45 1,30 1,24 1,24	16-9 11-6 11-6 ?-?	29-15 26-15 25-14 ?-?	45-23 ?-? ?-? ?-?	11-7 8-5 7-4 ?-?	4 4 4 4	 130° 90° 90°
FSL.142235	? 76,6 ?	70 53,6	21,6 17,3	25 17,1	32 25,3	0,31 0,32	0,36 0,32	0,46 0,47	1,16 0,99	1,48 1,46	?	?	24- ? ?	?	4 5	 160°
FSL.160178	110,12 91 ?	110,12 97,1 91	33,7 32 30,7	? 31,7 25,5	48,5 40 38,6	0,31 0,33 0,34	? 0,33 0,30	0,44 0,41 0,42	? 0,99 0,90	1,44 1,25 1,26	?	?-14 ?-13 ?-11	?-25 ?-26 ?-26	?	? 4 4	 90° 45°
FSL.160181	117,6 84,76 ?	117,6 84,76 63,4	31,2 28,6 23,1	? ? ?	48,7 34,68 26,34	0,27 0,34 0,36	? ? ?	0,41 0,41 0,42	? ? ?	1,56 1,21 1,14	?	?	?-28 ?-26 ?-26	?	4 4 5	 135° 135°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,33* *0,0006* *0,025* *7,59*	*0,36* *0,0023* *0,048* *13,13*	*0,44* *0,0009* *0,030* *6,80*	*1,11* *0,0183* *0,135* *12,23*	*1,34* *0,0285* *0,169* *12,59*					*4,12* *(min=3)* *(max=5)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,964 *0,6482*	0,9528 *0,6416*	0,9441 *0,3697*	0,9161 *0,2224*	0,9566 *0,5695*						

Tableau 26. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras riaziformis.*

Description et variabilité

Trois spécimen sont adultes (n°FSL.160173, Pl. 47, Fig. 3, Pl. 48, Fig. 1 ; FSL.160178 et FSL.160181), dont un présente son péristome complet (FSL.160178, Pl. 49, Fig. 1 ; Pl. 48, Fig. 2). Leur taille est moyenne, avec un diamètre final d'environ *D*=110,5 mm (la loge

d'habitation représente environ un demi-tour de spire). Le spécimen n°1434 (Pl. 47, Fig. 1) est vraisemblablement lui aussi un adulte, mais seul son phragmocône est presque entièrement préservé. Les phragmocônes adultes mesurés ont des tailles entre de 74,62 et 94 mm. L'espèce est moyennement évolute avec un ombilic ouvert, mais assez profond (*O/D*=0,44 en moyenne). La croissance en hauteur des tours est assez faible (*H/D*=0,33 en moyenne). L'épaisseur est maximale au niveau du rebord ombilical (*E/D*=0,36 en moyenne). Les courbes de régression (Fig. 103) de *E=f(D)* et *O=f(D)* sont du type $Y=bD^a$ avec *a* significativement proche de 1, et sont donc de type isométrique [0,27804>*p(a=1)*>0,055843]. La courbe de *H=f(D)* est au contraire de type allométrique avec *a* significativement différent de 1 [*p(a=1)*=0,0014099]. Les coefficients de corrélations sont systématiquement élevés à très élevés (0,88>R^2>0,98). L'ACP (Fig. 106) montre une répartition homogène de l'occupation de l'espace morphologique, à l'exception du spécimen AL50 qui est relativement éloigné du reste du nuage de points en direction opposée à *D*, ce qui pourrait être expliqué par sa très petite taille.

L'ornementation est généralement forte, rétroverse et flexueuse, sans jamais être tranchante. Les courbes de costulations montrent que le nombre de côtes augmente régulièrement (Fig. 104). L'indice de rétroversion des côtes *Ir* varie entre 3 et 5 (Fig. 105), pour une moyenne de 4, et il diminue clairement avec le diamètre. Malgré le faible nombre de spécimens, on reconnaît trois morphologies basées sur l'aspect de la section : (1) le morphotype robuste à section sub-circulaire déprimée (les n°FSL.160173 et AL50) présente un mur ombilical haut mais légèrement évasé, des flancs faiblement convexes, un ventre large et très arrondi (*E/H*=1,23 en moyenne), et une ornementation composée de côtes toujours plus larges et moins saillantes que chez les deux autres pôles morphologiques. (2) Le type médian à section sub-trapézoïdale (n°AQ78, Pl. 47, Fig. 2 et AT31, Pl. 46, Fig. 5) présente un mur ombilical légèrement incliné, des flancs plats, et un ventre assez large mais faiblement arrondi (*E/H*=1,18). (3) Le type à section sub-trapézoïdale (n°1434) est plus comprimé (*E/H*=1,01). Il présente un mur ombilical presque vertical, des flancs à peine concaves, un ventre étroit, mais légèrement arrondi et une ornementation composée de côtes toujours plus fine et saillantes. Ces trois pôles morphologiques présentent tous les mêmes caractéristiques ontogéniques. Au cours de la croissance, trois stades successifs ont été reconnus :

- Dans les tours internes, jusqu'à 10-11 mm, l'ornementation est absente (stade lisse). La section est toujours plus arrondie que dans les stades suivants.

- Le stade orné apparaît assez rapidement. Les côtes primaires naissent sur le rebord ombilical. Elles sont courtes, proverses, et s'épaississent sur la marge péri-ombilicale pour former de véritables *bulla*. La plupart d'entre elles se bifurquent à ce niveau. Les côtes latérales sont rétroverses, et un second point de dichotomie apparaît souvent au niveau du tiers supérieur des flancs. Les côtes ainsi formées traversent le ventre en s'épaississant fortement et, en s'infléchissant vers l'arrière, forment quelquefois un chevron mal caractérisé (n°AQ78).

- Au niveau de la loge d'habitation adulte, les côtes primaires sont droites sur le mur ombilical et les points de dichotomie deviennent moins proéminents. Au milieu des flancs, on observe une légère atténuation des côtes.

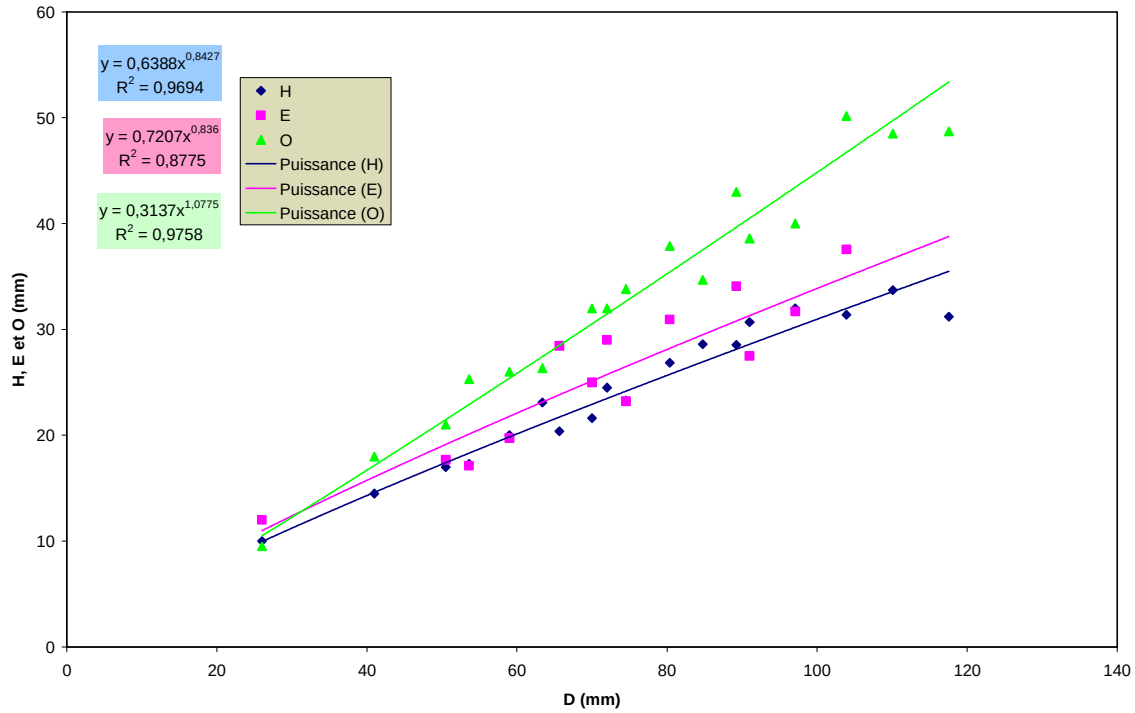


Figure 103. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riaziformis*.

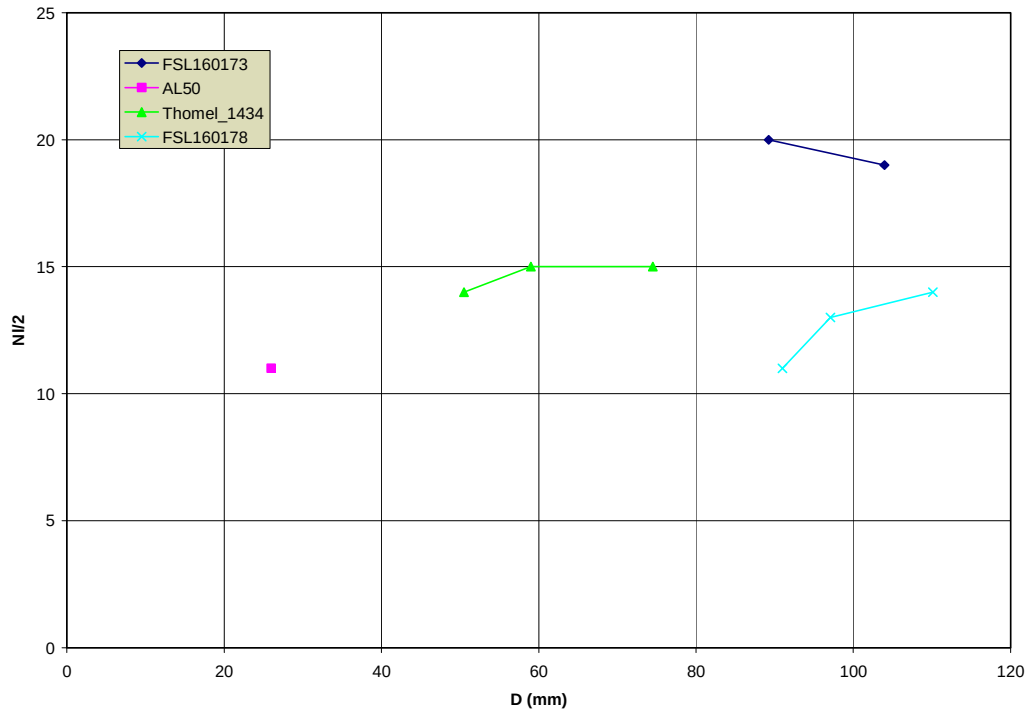


Figure 104. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riaziformis*.

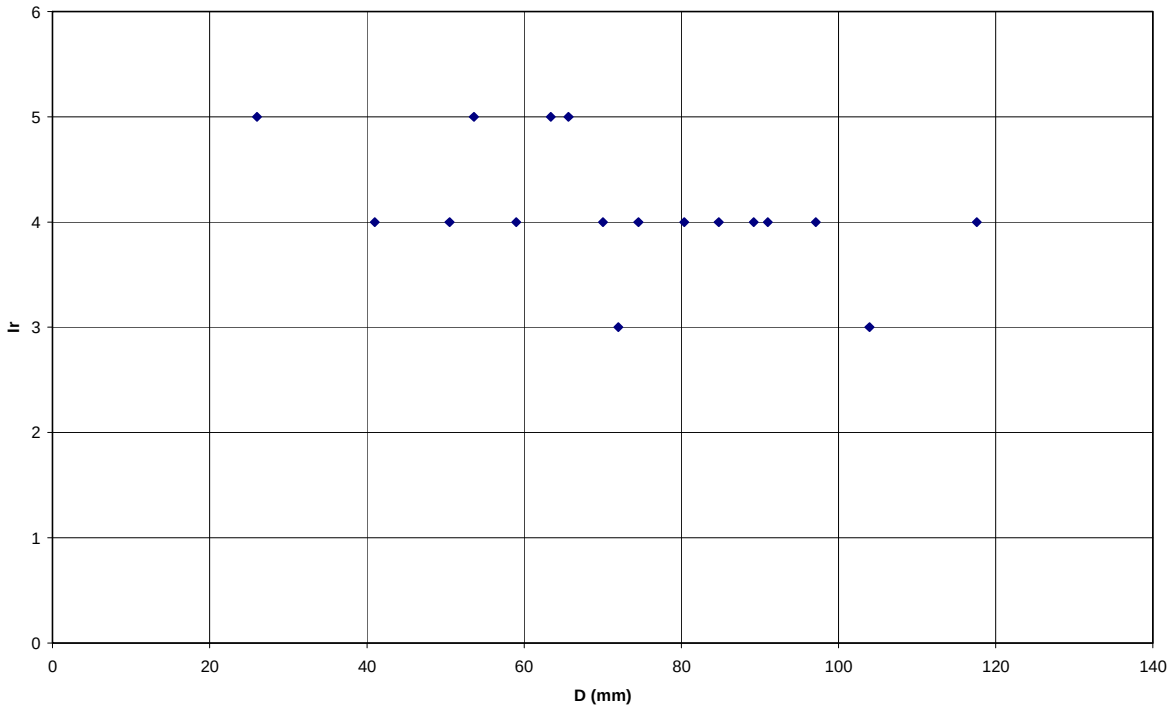


Figure 105. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras riaziformis*.

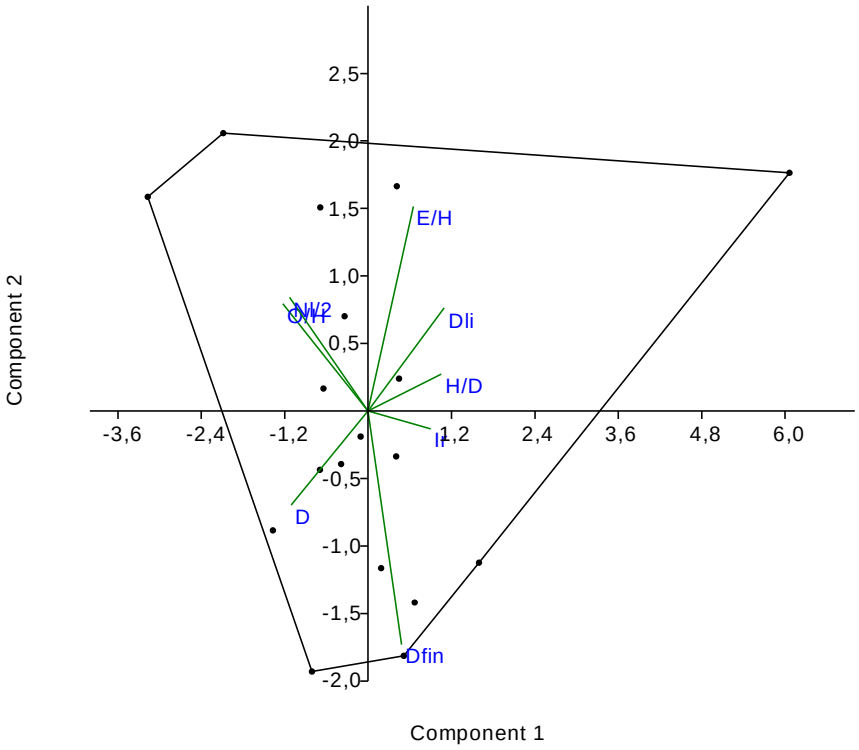


Figure 106. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras riaziformis*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Rapports et différences

Gregoryceras riaziformis a déjà été comparé à *G. riazi* (cf. supra). Les côtes sont aussi rétroverses chez les deux espèces, mais l'accroissement de la taille de *G. riaziformis* entraîne l'apparition plus tardive du stade à côtes moins rétroverses (*Ir*=3-4).
G. riaziformis et *G. ferchaudi* sont morphologiquement très proches, mais ils diffèrent par les caractères suivants : (1) l'ornementation, est toujours plus rétroverse chez *G. riaziformis* (*Ir* en moyenne plus élevé), avec (2) le renforcement des côtes sur le ventre moins important, (3) leur inflexion rétroverse au niveau siphonal un peu plus marquée et (4) des côtes primaires légèrement plus proverses.

Gregoryceras ferchaudi Bert, 2004
(Pl. 49, Fig. 2-4 ; Pl. 50 ; Pl. 51, Fig. 1-2)

Synonymie

1871. *Perisphinctes transversarius* (Quenstedt, 1847) ; Neumayr, pl. 19, fig. 1-2.
? 1896. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Loriol, pl. 3, fig. 5.
pars. 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, pl. 1, fig. 7 ; pl. 2, fig. 2-5 ; pl. 5, fig. 2.
pars. 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi, pl. 6, fig. 2 ; pl. 7, fig. 2 ; pl. 8, fig. 2?.
1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Gygi, pl. 5, fig. 5.
? 1988. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Callomon et al., pl. 5, fig. 2.
1989. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Fisher & Gygi, fig. 5c.
2000. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi, pl. 4, fig. 1.
v 2004. *Gregoryceras ferchaudi* sp. nov. ; Bert, p. 72-78; pl. 12, fig. 2-4 ; pl. 13 ; pl. 14, fig. 1-2.
v 2005. *Gregoryceras ferchaudi* Bert, 2004 ; Bert, p. 40, fig. 8.

Dérivation du nom : espèce dédiée à Patrice Ferchaud, paléontologue amateur du Poitou, et découvreur de l'holotype.
Localité type : coupe de Craon B (Vienne, France).
Strate type : niveaux de la Sous-zone à Parandieri de la coupe type.
Holotype : n°119704(J86oxf) [collection Ferchaud, un moulage est conservé dans la collection Bert]. Figuré ici Pl. 49, Fig. 4.
Paratypes : n°1094 de Jarzay A (Pl. 50, Fig. 3) et le n°J215Ox de Cherves (Vienne) (Pl. 50, Fig. 1) [collection Ferchaud, des moulages sont conservés dans la collection Bert].
Répartition stratigraphique : Oxfordien moyen, Zone à Transversarium, Sous-zone à Parandieri.
Répartition géographique : *G. ferchaudi* est présent en Poitou, dans le Sud-Est de la France, en Suisse et en Espagne.
Diagnose : *Gregoryceras* de taille moyenne avec un faible recouvrement des tours. Dans les tours internes (jusqu'à 9,5 mm de diamètre environ), l'ornementation est absente (stade lisse) et la section est arrondie. Sur le reste du phragmocône les côtes primaires naissent à la moitié supérieure du mur ombilical ; elles sont courtes, droites et s'épaississent sur la marge péri-ombilicale pour former un renflement d'où la plupart des côtes se bifurquent, les côtes latérales sont rétroverses et un second point de dichotomie apparaît souvent dans la partie supérieure des flancs. Au cours de la croissance, les côtes ont une nette tendance au

redressement : leur point d'inflexion remonte de la base des flancs (dans les tours internes), à la moitié de la hauteur des flancs (dans les tours suivants). Dans les tours internes, les côtes externes traversent le ventre en s'infléchissant vers l'arrière, alors que sur le reste du phragmocône elles se renforcent fortement sans s'infléchir. Il existe trois pôles morphologiques basés sur l'allure de la section et reliés entre eux par tous les intermédiaires : (1) un morphotype avec une section à flancs convexes, (2) un morphotype médian avec une section à flancs plats et (3) un morphotype à section sub-trapézoïdale avec des flancs nettement concaves. Le stade adulte n'est pas connu.

Matériel étudié *(N=8)* : les spécimens n°J86oxf119704 (Cherves, Vienne), n°J215ox (Craon, Vienne), les n°1094 et 231098-1 (Jarzay, Vienne), n°02062001 (Cissé, Vallée du Chaignaud, Vienne) et le fragment n°231098 (Craon, Vienne) [collection Ferchaud]. Le n°FSL.176521 (collection Bourseau) provient de la province de Murcia, Sierra de Quipar (Espagne), niveau 78-Quip. éb. Enfin, le n°AF29 [collection Bert, leg. B. Fonters] provient du Devoluy (05), coupe CLM-0, intervalle R1-R2.

N° sp.	*- D fin.* *- D ph.* *- D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Nt1-Nt1/2*	*Ir*	α (degrés)
J215ox	76,25 56 12	76,25 56 53	27 22 18	/ / /	33 27 22	0,35 0,33 0,34	/ / /	0,43 0,41 0,42	/ / /	1,22 1,23 1,22	19-13 17-11 14-8	/ / 19-16	45-25 / /	19-13 16-11 13-7	3 / 3	 90° 90°
1094	88 62,5 /	88 70 62,5	27 24 21	28 26 24	42 33 30	0,31 0,34 0,34	0,32 0,37 0,38	0,48 0,47 0,48	1,04 1,08 1,14	1,56 1,38 1,43	/ / /	/-20 / /	/-23 / /	/ / /	2 2 2	 90° 90°
119704-J86oxf	70,5 / 9,5	70,5 59,75 49	23,5 20 18	/ / /	29 25 19,5	0,33 0,34 0,37	/ / /	0,41 0,42 0,40	/ / /	1,23 1,25 1,08	18-10 19-10 17-9	34-18 34-19 32-18	50-26 / /	11-7 10-6 9-5	3 3 /	 90° 90°
23101998	36,5 / /	36,5	13	14	16	0,36	0,38	0,44	1,08	1,23	/	/-16	/-20	/	2	
02062001	83,84 / /	83,84 66,68	31,58 23,00	/ /	33,36 28,48	0,38 0,35	/ /	0,40 0,43	/ /	1,06 1,24	/-/ /-/	/-/ /-/	/-22 /-/	/-/ /-/	4 4	 110°
231098-1	54,56 / /	54,56 42,46	19,76 15,72	22,52 16,30	20,50 15,52	0,36 0,37	0,41 0,38	0,38 0,37	1,14 1,04	1,04 0,99	26-14 /-14	32-16 /-17	43-21 /-22	15-12 /-6	3 3	 120°
FSL.176521	95,54 72,2 /	95,54 72,2	30,7 24,88	/ 25,5	43,22 31	0,32 0,35	/ 0,35	0,45 0,43	/ 1,03	1,41 1,25	21-12 20-11	/ /	46-23 /-23	/ /	3 4	 45°
AF29	88 59,7 7	88	32,1	/	32,2	0,37	/	0,37	/	1,00	23-14	35-19	/-25	/	3	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,35* *0,0004* *0,019* *5,53*	*0,37* *0,0008* *0,028* *7,64*	*0,42* *0,0012* *0,034* *8,10*	*1,08* *0,0022* *0,046* *4,30*	*1,23* *0,0252* *0,159* *12,95*					*2,93* *(min=2* *max=4)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9677 *0,7769*	0,9236 *0,4976*	0,9512 *0,4761*	0,8473 *0,1161*	0,931 *0,2261*						

Tableau 27. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras ferchaudi*.

Description

Aucun spécimen clairement adulte n'a été récolté. Le spécimen n°FSL.176521 est le plus grand (*D*=95,54). Les n°1094 (Pl. 50, Fig. 3) et AF29 sont des individus juvéniles presque complets (la loge d'habitation mesure un demi tour de spire), pour un diamètre de 88,0 mm et un phragmocône respectivement de 62,5 et 59,7 mm. Les lignes de sutures sont invisibles sur le spécimen n°2062001 (Pl. 49, Fig. 3), qui atteint *D*=83,8 mm. Le spécimen n°J215ox (Pl. 50, Fig. 1) est lui aussi un individu juvénile presque complet (*D*=76,3 mm ; *Dph*=56 mm). Les spécimens n°119704J86ox et n°231098-1 (Pl. 50, Fig. 4) sont des phragmocônes incomplets (respectivement *D*=70,5 et 54,6 mm). Enfin le spécimen n°231098 est un fragment de tour interne mal conservé. Les coquilles sont assez évolutes (*O/D*=0,42 en moyenne) ; la croissance des tours est faible (*H/D*=0,35 en moyenne) ; l'épaisseur est maximale au niveau

du rebord péri-ombilical (*E/D*=0,37 en moyenne). Les nuages de points attachés aux constructions *H=f(D), E=f(D)* et *O=f(D)* sont disposés autour de droites de régression linéaire ($Y=bD^a$ avec *a* significativement proche de 1 avec 0,21383>*p(a=1)*>0,12839) avec un coefficient de corrélation R^2 très élevé de 0,91 à 0,95 (Fig. 107). L'ACP montre une répartition très homogène de l'occupation de l'espace morphologique (Fig. 110).
L'ornementation est constituée de côtes rétroverses, bien marquées, mais jamais tranchantes. Le nombre de côtes latérales et ventrales est croissant en fonction du diamètre (Fig. 108). L'indice de rétroversion des côtes est quant à lui situé autour de 3 en moyenne (de 2 à 4 – Fig. 109). Au cours de la croissance, deux stades successifs ont été reconnus (la loge d'habitation adulte est inconnue) :

- Dans les tours internes, jusqu'à 9,5 mm de diamètre en moyenne (de 7 mm à 12 mm), l'ornementation est absente (stade lisse) et la section des tours est arrondie.

- Le stade suivant correspond au stade orné. Les côtes primaires naissent à la moitié supérieure du mur ombilical, elles sont courtes, droites et s'épaississent sur la marge péri-ombilicale pour former un renflement où la plupart des côtes bifurquent. Les côtes latérales sont rétroverses et un second point de dichotomie apparaît souvent dans la partie supérieure des flancs. Au cours de la croissance, les côtes ont une nette tendance au redressement ; leur point d'inflexion remonte de la base des flancs (dans les tours internes), à la moitié de la hauteur des flancs (dans les tours suivants). Dans les tours internes, les côtes externes traversent le ventre en s'infléchissant vers l'arrière, alors que dans les derniers tours préservés, elles se renforcent fortement sans s'infléchir.

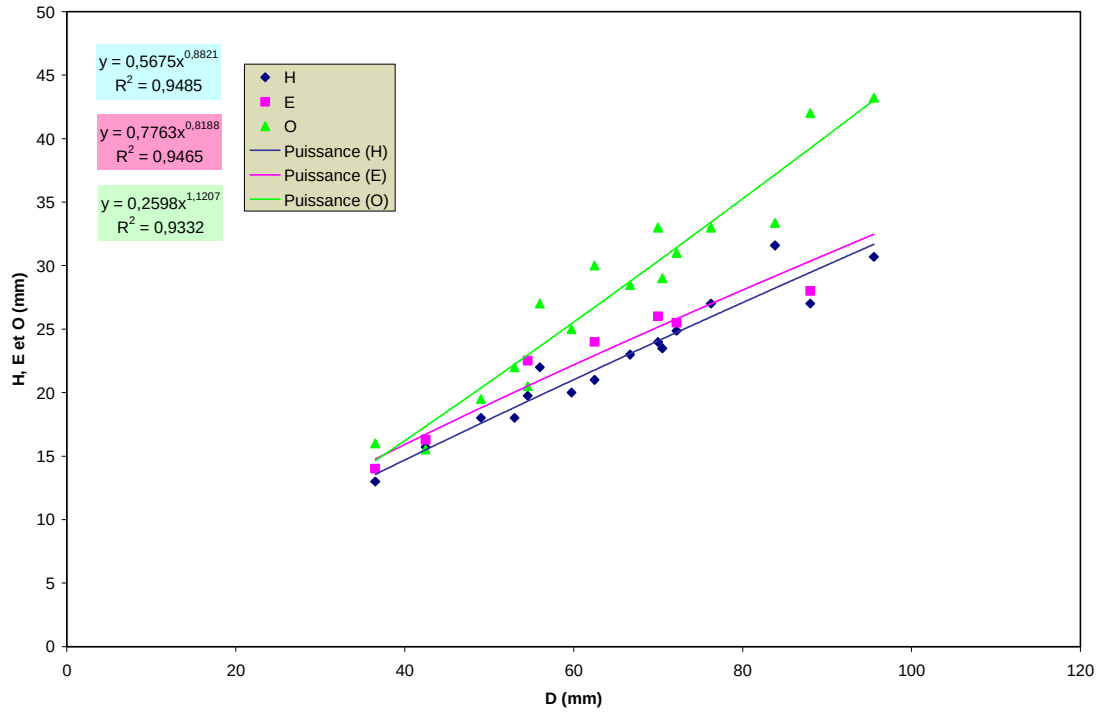


Figure 107. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras ferchaudi*.

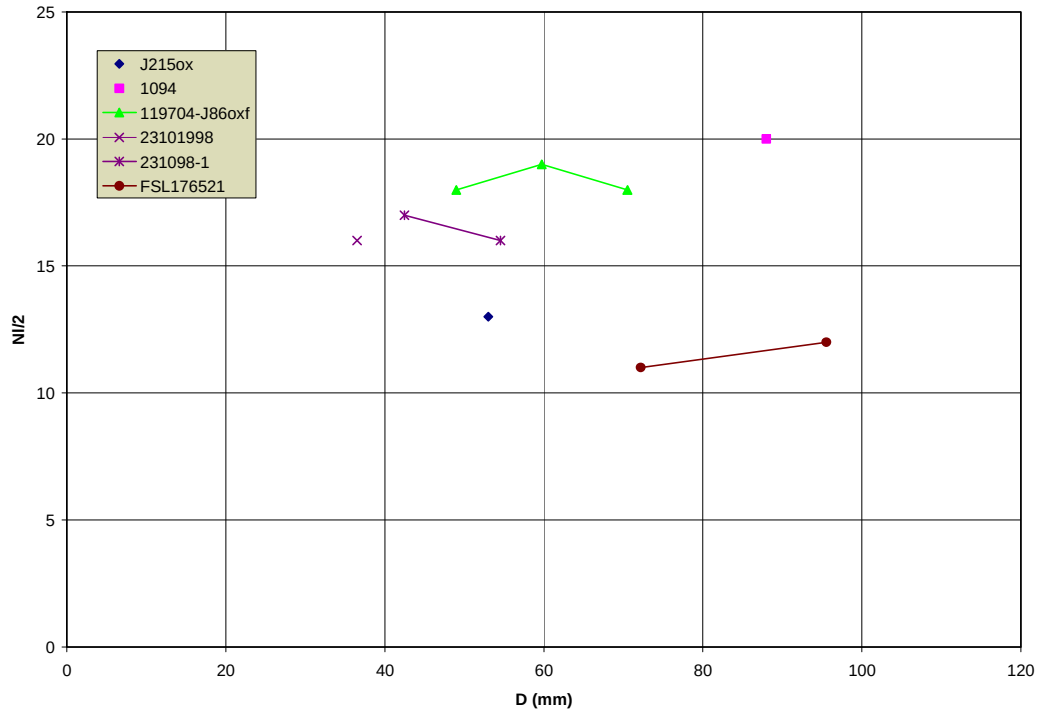


Figure 108. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras ferchaudi*.

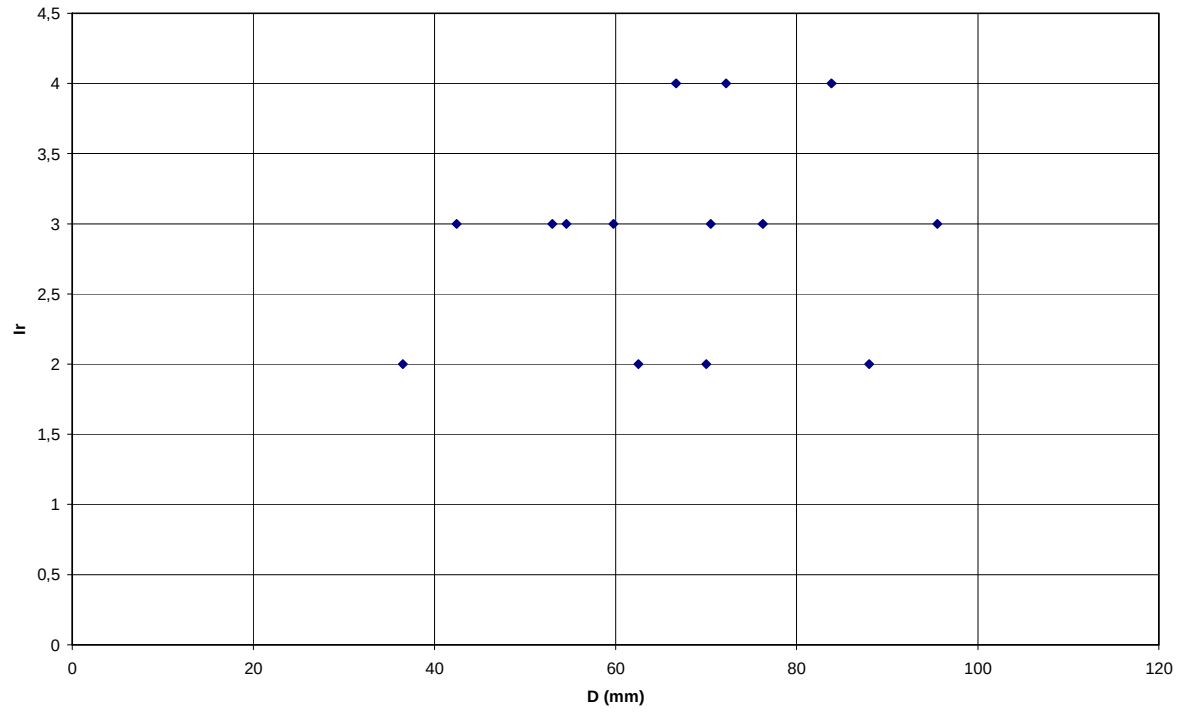


Figure 109. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras ferchaudi*.

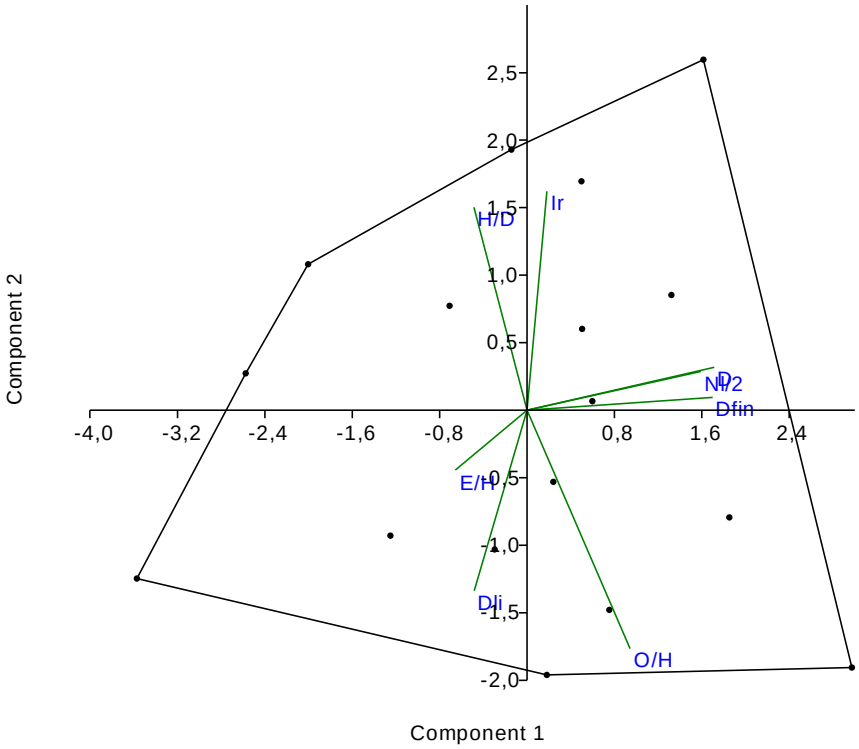


Figure 110. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras ferchaudi*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Variabilité

On observe trois tendances morphologiques dans la variabilité de *G. ferchaudi* :

- (1) Une morphologie robuste à section sub-trapézoïdale épaisse (n°J215ox), avec un mur ombilical haut et faiblement incliné, des flancs plats à légèrement convexes, des marges péri-ombilicale et péri-ventrale très arrondies, et un ventre large et arrondi. L'ornementation est composée de côtes plus larges et plus grossières que chez les autres spécimens. Les renflements des marges péri-ombilicales ont une nette tendance bulliforme.

- (2) Une morphologie médiane à section sub-trapézoïdale (n°119704J86ox) qui présente un mur ombilical à peine incliné, des flancs plats, et un ventre assez large mais faiblement arrondi. L'ornementation est plus fine et plus dense que chez les autres spécimens.

- Et (3) la morphologie à section sub-trapézoïdale à flancs nettement concaves (n°1094, 2062001 et 231098-1) qui présente un mur ombilical haut et presque vertical dans les tours internes, puis légèrement évasé sur le dernier tour préservé. L'ornementation est composée de côtes fines dans les tours internes qui s'élargissent fortement sur les tours suivants. Elles sont moins marquées au milieu des flancs, tandis que sur le ventre elles sont nettement surélevées et épaissies. Les renflements de la marge péri-ombilicale sont légèrement pincés dans le sens des côtes.

Rapports et différences

Gregoryceras ferchaudi a déjà été comparé à *G. riaziformis* (cf. supra). Par rapport aux autres espèces plus anciennes, *G. ferchaudi* présente toujours une taille plus grande, un stade lisse plus bref, et des côtes plus droites.

G. ferchaudi présente de nombreuses affinités avec *G. transversarium*, mais s'en distingue par un stade juvénile lisse plus long et des côtes légèrement plus rigides (individualisés par un

nouveau stade ontogénique), sans toutefois être plus rétroverses. *G. ferchaudi* présente également plus de bifurcations sur le sommet des flancs.
De plus, par rapport aux espèces plus récentes (*G. devauxi*, *G. fouquei*, *G. pervinquieri* et *G. benosmanae*), *G. ferchaudi* ne montre jamais de tubercule sur les côtes près de la marge péri-ventrale.

Gregoryceras transversarium (Quenstedt, 1847)
(Pl. 51, Fig. 3-5 ; Pl. 52 ; Pl. 53)

Synonymie

vm 1847. *Ammonites transversarius* sp. nov. ; Quenstedt, pl. 15, fig. 12a-b.
non 1871. *Perisphinctes transversarius* (Quenstedt, 1847) ; Neumayr, pl. 19, fig. 1-2.
non 1877. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gemmellaro, pl. 13, fig. 1-2 ; pl. 20, fig. 16-17.
non 1887. *Ammonites transversarius* (Quenstedt, 1847) ; Zahrzeuski, pl. 2, fig. 4.
vm 1887. *Ammonites transversarius* (Quenstedt, 1847) ; Quenstedt, pl. 91, fig. 26, 28, 29.
non 1896. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Loriol, pl. 3, fig. 5.
v pars 1898. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Riaz, pl. 19, fig. 2.
v 1898. *Peltoceras toucasiuanum* (d'Orbigny, 1847) ; de Riaz, pl. 19, fig. 3-4.
1903. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Loriol, pl. 15, fig. 5-6.
non 1903. *Peltoceras* cf. *transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Ilovaisky, pl. 12, fig. 5.
vm 1906. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Salfeld, pl. 11, fig. 6, 7 ?, 10.
v 1917. *Peltoceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Grossouvre, pl. 9, fig. 9, 13-14, pl. 11, fig. 31-32.
1917. *Peltoceras* aff. *transversarium* (Quenstedt, 1847) ; de Grossouvre, pl. 6, fig. 14-15.
pars 1917. *Peltoceras riazi* sp. nov. ; de Grossouvre, pl. 10, fig. 15.
1917. *Peltoceras toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; de Grossouvre, pl.9, fig. 8.
pars 1931. *Peltoceras toucasi (*d'Orbigny, 1847) ; Dorn, pl. 33, fig. 3.
? 1936. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gérard, pl. 12, fig. 11.
? 1936. *Gregoryceras toucasianum* (d'Orbigny, 1847) ; Gérard, pl. 12, fig. 10.
non 1951. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Jeannet, pl. 79, fig. 9.
pars 1974. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Duong, pl. 5, fig. 2.
v pars 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 4, fig. 4.
pars ? 1974. *Gregoryceras romani* (de Grossouvre, 1917) ; Sequeiros, pl. 29, fig. 1.
pars 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi, pl. 6, fig. 3? ; pl. 7, fig. 1, 3 ; pl. 8, fig. 1.
1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) pseudotransversarium* sp. nov. ; Gygi, pl. 8, fig. 3, pl. 9, fig. 2 ?.
pars 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, pl. 3, fig. 1-3 ; pl. 4, fig. 1-2 ; pl. 5, fig. 1.
1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) romani* (de Grossouvre, 1917) ; Gygi, pl. 5, fig. 3-4 ; pl. 6, fig. 1 ; pl. 10, fig. 12-14.
? 1977. *Gregoryceras romani* (de Grossouvre, 1917) ; Ziegler, pl. 1, fig. 3.
1985. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Sarti, pl. 2, fig. 1.
non 1989. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (de Grossouvre, 1917) ; Fischer & Gygi, fig. 6c.
? 1990. *Gregoryceras(Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi, fig. 5.
? non 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi & Hillebrandt, pl. 6, fig. 1 ; pl. 7, fig. 4 ; pl. 8, fig. 1.

2000. *Gregoryceras (Gregoryceras) transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Gygi, pl. 4, fig. 2
v 2004. *Gregoryceras transversarium* (Questedt, 1847) ; Bert, p. 78-88; pl. 14, fig. 3-5; pl. 15-16.
v 2005. *Gregoryceras transversarium* (Questedt, 1847) ; Bert, p. 40-41; fig. 9.

Localité type : Birmenstorf (canton d'Argovie, Suisse).
Strate type : couches de Birmenstorf (Sous-zone à Luciaeformis).
Holotype : n°Qu.91/26 [conservé à l'Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen], figure originale : Quenstedt, 1874, pl. 15, fig. 12a-b. Figuré ici Pl. 51, Fig. 3.
Répartition stratigraphique : Zone à Transversarium, Sous-zone à Luciaeformis.
Répartition géographique : *Gregoryceras transversarium* est présent en Allemagne du Sud, en Suisse, en France, en Italie et en Espagne.
Remarque sur l'holotype et la synonymie : l'holotype de *Gregoryceras transversarium* est un individu juvénile de petite taille qui présente déjà une morphologie à flancs concaves. Il a été déjà montré (Bert, 2004) que cette morphologie est un variant extrême du polymorphisme intraspécifique connu chez *Gregoryceras*. A noter que les *Gregoryceras* récoltés en Suisse et figurés par Gygi (1977) proviennent de la même unité lithologique que l'holotype (Birmenstorfer Schichten), et ils sont tous clairement datés de la Sous-zone à Luciaeformis (voir Gygi, 2000, fig. 40).
Diagnose émendée : *Gregoryceras* de taille assez grande (environ 140-145 mm de diamètre) et évolute. Les tours les plus internes (jusqu'à 8 mm de diamètre en moyenne) présentent une section très arrondie et sont dépourvus d'ornementation (stade lisse). Sur le phragmocône, la section est subtrapézoïdale à flancs plats, convexes ou concaves (le polymorphisme intraspécifique est très exprimé). L'ornementation est composée de côtes primaires courtes et droites sur le mur ombilical qui forment un *bulla* (point de dichotomie) sur la marge péri-ombilicale. Les côtes sont rétroverses sur les flancs ; elles se redressent au cours de l'ontogenèse sans jamais devenir totalement droites (*Ir* de 3 en moyenne). Un second point de dichotomie apparaît généralement dans le tiers supérieur des flancs (alors que la concavité apparaît vers le milieu des flancs) et les côtes se renforcent nettement en traversant le ventre. Sur la loge d'habitation adulte, les dichotomies ombilicales se raréfient et les côtes s'atténuent nettement sur le milieu des flancs.

Matériel étudié *(N=17)* : le spécimen n°FSL.160031, de la Cluse de Chabrières (Alpes de Haute Provence), niveau 3a ; les spécimens n°109411, 23109817, 11400, 231098-1, 231098-2, 231098-3, 231098-4, 231098-5 et un spécimen non numéroté, tous de Jarzay (Vienne) [collection Ferchaud] ; les n°LD1 et LD2 de la Digue (Vienne) [collection Quereilhac] ; un moulage du spécimen Qu91/26, holotype de *Gregoryceras transversarium*, provenant des Birmenstorfer Schichten du canton d'Argovie, Suisse et conservé au muséum de paléontologie de Tübingen. Les spécimens espagnols n°FSL.160183 de la Province d'Alicante, Sierra de Crevillente, entre Pontal de Matamores et La Broise, au Nord de Berranes de la Gargantes (963) ; le n°FSL.176142 de la Province d'Alicante, Sierra de Crevillente, gisement du flanc sud de la côte 606m (F3989) ; le spécimen affine n°FSL.176520 de la Province de Murcie, Sierra de Quipar, près de Cehegin ; et le n°FSL.176556 de la Province de Murcie, Sierra de Peña Rubia, Maivalera au toit du banc 78-Pen-5b.

N° sp.	*- D fin.* *- D ph.* *- D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Nt1-Nt1/2*	*Ir*	α degrés
109411	c. 82 ? 7,5	c. 82 44,5 22	28 14,6 8	32 15,1 9	38 19,1 9	0,34 0,33 0,36	0,39 0,34 0,41	0,46 0,43 0,41	1,14 1,25 1,13	1,36 1,31 1,13	? ?-3 6-4	? ?-20 28-?	? ? ?	? ?-3 6-4	2 3 2	 360° 360°
23109817	68 ? 7	68 55,5 47,5	23 19,75 17	? ? ?	28 23,5 18,5	0,34 0,36 0,36	? ? ?	0,41 0,42 0,39	? ? ?	1,22 1,19 1,09	? ? ?	40-23 35-22 32-20	47-28 ? ?	? ? ?	2 2 3	 90° 90°
11400	? ? 9	63 34	24 13	? ?	? 13	0,38 0,38	? ?	? 0,38	? ?	? 1,00	? ?	? ?	? ?	? ?	2 2	 360°
231098-1	35 ? ?	35 28	13 10,5	15,5 ?	14,5 9,5	0,37 0,38	0,44 ?	0,41 0,34	1,19 ?	1,12 0,91	21-15 18-12	27-16 25-15	40-24 ?	12-7 ?	4 3	 120°
231098-2	? ? ?	45	19	20	?	?	0,42	0,44	?	1,05	?	?	?	?	3	
231098-3	30 25 ?	30	11	?	12	0,37	?	0,40	?	1,09	?-5	?-14	?-21	?-5	3	
231098-4	41,5 ? 6,8	41,5	15	16	15	0,36	0,39	0,36	1,07	1,00	11-6	?	?	11-6	2	
231098-5	? ? ?	67 33,5	25,5 14	? 15	? 11,25	0,38 0,42	? 0,45	? 0,34	? 1,07	? 0,80	? 9-5	? 28-17	? ?	? 9-5	? 3	 90°
FSL160031	87,76 87,76 ?	87,76 76,66 71,38	28,44 26,56 24,48	? ? ?	38,08 31,38 29,00	0,32 0,35 0,34	? ? ?	0,43 0,41 0,41	? ? ?	1,34 1,18 1,19	?-? ?-? ?-8	?-? 33-19 ?-18	56-30 ?-28 ?-28	?-? ?-? ?-8	? 4 4	 90° 40°
LD1La Digue	62 62 9,5	62 48	24 19,25	25 20	23,5 18	0,39 0,40	0,40 0,42	0,38 0,38	1,04 1,04	0,98 0,94	10-6 8-5	28-18 29-16	46-25 ?	10-6 8-5	4 4	 110°
LD2La Digue	57,75 ? 8,5	57,75 41	22 16,5	22,5 18	22 15	0,38 0,40	0,39 0,44	0,38 0,37	1,02 1,09	1,00 0,91	19-12 15-9	32-20 28-15	?-22 ?	19-12 15-9	2 2	 110°
FSL.176556	89,42 89,42 ?	89,42 78,34	28,68 26,12	? ?	40,4 33,84	0,32 0,33	? ?	0,45 0,43	? ?	1,41 1,30	? ?	? ?	? ?	? ?	3 4	 95°
FSL.176519	73,64 73,64 ?	73,64	23,4	?	35	0,32	?	0,48	?	1,50	?	?-10	?-19	?-9	3	
FSL.160183	75,8 75,8 ?	75,8	25,1	?	30,54	0,33	?	0,40	?	1,22	?	22-11	54-26	10-6	5	
FSL.176142	146 ? ?	adulte déformé														
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,35* *0,0016* *0,040* *11,43*	*0,40* *0,0030* *0,055* *13,79*	*0,40* *0,0023* *0,048* *12,02*	*1,10* *0,0054* *0,073* *6,65*	*1,15* *0,0386* *0,1965* *17,14*					*2,96* *(min=2* *max=5)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9278 *0,07715*	0,8209 *0,01772*	0,8886 *0,01242*	0,9183 *0,3427*	0,9741 *0,7674*						

Tableau 28. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras transversarium*.

Description et variabilité

Le plus grand spécimen est le n°FSL.176142 avec un diamètre adulte de 146 mm. Un autre spécimen (n°FSL.160031, Pl. 51, Fig. 4) atteint un diamètre de 88 mm ; il est presque totalement cloisonné, mais en extrapolant la longueur totale de sa loge d'habitation à un demi-tour environ (taille normale pour un *Gregoryceras*), il atteindrait vraisemblablement un diamètre adulte d'environ 140 mm. Le spécimen n°109411 (Pl. 53, Fig. 5) est lui aussi totalement cloisonné pour un diamètre estimé à 82 mm ; l'extrapolation donne un adulte d'environ 130 mm. Tous les autres spécimens étudiés sont des *nuclei* de plus petite taille (de 30 à 76 mm de diamètre) totalement cloisonnés.

Les spécimens sont relativement évolutes (*O/D*=0,40 en moyenne). La croissance en hauteur ainsi que la croissance en épaisseur des tours est relativement grande puisque le rapport *H/D* atteint 0,35 et le rapport *E/D* atteint 0,40 en moyenne. L'épaisseur du tour est maximale au niveau du rebord ombilical (*E/H*=1,10 en moyenne). Les nuages de points attachés aux constructions *H=f(D)* et *O=f(D)* sont disposés autour de courbes de régression de type $Y=bD^a$

avec *a* significativement différent de 1 (*p(a=1)* respectivement de 0,0087389 et 0,001046). Le coefficient de corrélation R^2 est dans tous les cas très élevé respectivement de 0,96 et 0,98 (Fig. 111). On observe ainsi une légère diminution de *H* en fonction de *D*, ce que confirme la décroissance de *H/D*. Ce caractère est corrélé avec l'ouverture de l'ombilic en fonction du diamètre : les rapports *O/D* et *O/H* augmentent régulièrement. Pour *E=f(D)*, la courbe de régression est linéaire (*a* significativement proche de 1 avec *p(a=1)*=0,55107 ; R^2=0,94). La section relative *E/H* a tendance à diminuer jusqu'à 55 mm de diamètre, puis à augmenter au-delà. L'ACP (Fig. 114) montre une répartition très homogène de l'occupation de l'espace morphologique. L'ornementation est généralement forte et rétroverse, mais les côtes ne sont jamais tranchantes. Le nombre de côtes latérales (Fig. 112) augmente assez régulièrement de 25 côtes par tour pour 20 mm de diamètre, à 40 côtes par tour pour 70 mm de diamètre, tandis que le nombre de côtes ventrales augmente faiblement de 20 pour 30 mm, à 30 pour 90 mm de diamètre. L'indice de rétroversion des côtes se situe en moyenne autour de 3 (Fig. 113).

Trois morphologies majeures sont reconnues en fonction de l'aspect de la section : section à flancs convexes (morphologie 1 : n°231098-3, Pl. 53, Fig. 3, 231098-4 et 11400, Pl. 51, Fig. 5), section à flancs plans (morphologie 2 : n°FSL 160031, 23109817, Pl. 52, Fig. 2, 231098-1 et le spécimen LD1), et section à flancs concaves (morphologie 3 : n°109411). Ces trois morphologies sont réunies par des intermédiaires (n°231098-2, Pl. 53, Fig. 2, 231098-5 et le spécimen LD2), et tous les spécimens présentent la même séquence ontogénique :

- Les tours internes (jusqu'à 6,8-9,5 mm, moyenne de 8 mm) sont identiques pour les trois morphotypes : la section est très arrondie et les tours sont dépourvus d'ornementation (stade lisse).

- C'est sur le stade orné qu'apparaissent toutes les différences entre les trois morphologies.

- Morphotype 1 : jusqu'à environ 50 mm de diamètre, la section des tours, toujours très arrondie, est de forme sub-circulaire à sub-ovalaire. Le mur ombilical est assez peu élevé et évasé. Les flancs sont très convexes et sont peu distincts du ventre qui est assez large et arrondi. L'ornementation est constituée de côtes primaires naissant vers le milieu du mur ombilical : elles sont courtes, droites et très évasées. Au niveau du rebord ombilical, les côtes primaires forment un renflement bulliforme peu proéminent qui s'élargit progressivement au cours de la croissance. Ces *bulla* correspondent généralement à des points de dichotomie d'où partent deux côtes rétroverses, infléchies au niveau du premier tiers des flancs, mais droites sur le reste de la hauteur du tour. Les côtes intercalaires, sans renflement bulliforme, sont à ce niveau relativement fréquentes. Au niveau du tiers supérieur des flancs, on observe un second point de dichotomie, les côtes ainsi formées traversent le ventre en s'épaississant légèrement et en formant une légère inflexion vers l'arrière.

Au delà de 50 mm de diamètre le mur ombilical, toujours légèrement incliné, tend à s'élever. Les flancs sont moins convexes mais le ventre reste assez large : la marge latéro-ventrale est mieux définie et la section est toujours très large. Les côtes latérales sont assez larges, mais peu surélevées sur les flancs ; elles ont une nette tendance au redressement et le point d'inflexion du premier tiers des flancs est moins marqué que dans les tours précédents. On observe également un peu moins de bifurcations au niveau du tiers supérieur des flancs et l'inflexion ventrale des côtes externes est moins marquée, tandis que les côtes se renforcent nettement à partir de la marge latéro-ventrale.

- Morphotype 2 : la section des tours est toujours plus comprimée que chez le morphotype précédent. Les flancs sont plats à très faiblement convexes, le ventre est constamment moins arrondi et plus « pincé », le mur ombilical est toujours moins élevé. En ce qui concerne l'ornementation, les côtes primaires sont plus fines et apparaissent plus tôt sur le mur ombilical. Les *bulla* péri-ombilicaux sont moins proéminents et les côtes latérales sont

toujours plus fines que chez le morphotype 1. Sur la fin du phragmocône, les côtes ventrales sont très surélevées et ce dès la marge péri-ombilicale.

- Morphotype 3 : jusqu'à environ 50 mm de diamètre la section des tours, assez comprimée, est de forme sub-circulaire puis devient rapidement sub-trapézoïdale. Les flancs sont plats à légèrement concaves, la zone péri-ombilicale est relativement anguleuse, et le mur ombilical est presque vertical et s'élève progressivement au cours de la croissance, ce qui donne une certaine profondeur à l'ombilic. Le ventre est étroit et peu individualisé dans les tours les plus internes, mais avec l'apparition d'une marge péri-ventrale plus anguleuse, il s'individualise nettement dans les tours suivants. L'ornementation est constituée de côtes primaires qui naissent entre le milieu et le tiers supérieur du mur ombilical, elles sont assez courtes, toujours droites et bien marquées dans leur partie supérieure où, sur le rebord ombilical, elles forment un renflement bulliforme peu proéminent. Ces *bulla* correspondent généralement à des points de dichotomie d'où partent deux, plus rarement trois côtes latérales. Les côtes simples, dont le renflement bulliforme est nettement moins proéminent, sont très fréquentes. Sur les flancs, les côtes sont rétroverses et légèrement infléchies vers l'arrière, caractère qui tend à s'estomper avec la croissance. Au niveau du tiers supérieur des flancs on observe souvent un second point de dichotomie. Dans les tours les plus internes, toutes les côtes traversent le ventre sans épaississement majeur et en s'infléchissant vers l'arrière ; dans les tours suivants, l'inflexion est moindre et l'épaississement des côtes sur le ventre est plus marqué.

Au delà de 50 mm de diamètre, le mur ombilical s'élève fortement tout en restant vertical ; les flancs sont franchement concaves et le ventre, très bien individualisé, est large et faiblement arrondi ; la marge latéro-ventrale est anguleuse et la section, très typée, n'est plus comprimée. Au niveau de la marge péri-ombilicale, on observe un renflement sub-tuberculiforme pincé dans le sens des côtes. Il n'y a plus à ce niveau de dichotomie des côtes : le point de bifurcation s'est déplacé au delà de l'extrémité latérale du renflement des côtes primaires, c'est à dire entre le premier tiers et le milieu des flancs. Cependant, sur le milieu des flancs, les côtes, élargies par rapport aux tours précédents, sont atténuées, ce qui rend parfois le point de dichotomie imperceptible et les côtes secondaires deviennent alors des intercalaires. Il n'existe plus de bifurcations au sommet des flancs et sur la marge péri-ventrale, les côtes s'élargissent subitement et deviennent très proéminentes, ce qui donne l'impression d'un renflement sub-tuberculiforme à ce niveau. Elles traversent le ventre en formant une très légère inflexion rétroverse au niveau siphonal, où elles atteignent leur maximum d'épaisseur.

Rapports et différences

Gregoryceras transversarium a déjà été comparé à *G. ferchaudi* (cf. supra).

G. transversarium est de taille toujours plus grande que les espèces plus anciennes (*G. defayae*, *G. tenuisculptum*, *G. riazi* et *G. riaziformis*), avec un stade lisse toujours plus court et des côtes la plupart du temps plus redressées. La variabilité intraspécifique est également plus élevée, avec la plus forte présence du morphotype à flancs concaves.

Par rapport à *G. devauxi* et aux espèces plus récentes (*G. fouquei*, *G. pervinquieri*), *G. transversarium* est de taille légèrement plus réduite. Le stade juvénile lisse est plus long, les côtes sont toujours plus rétroverses sur les flancs et moins effacées sur la loge d'habitation adulte. De plus, *G. transversarium* ne présente jamais de renflements subtuberculiformes sur les côtes au niveau de la zone péri-ventrale.

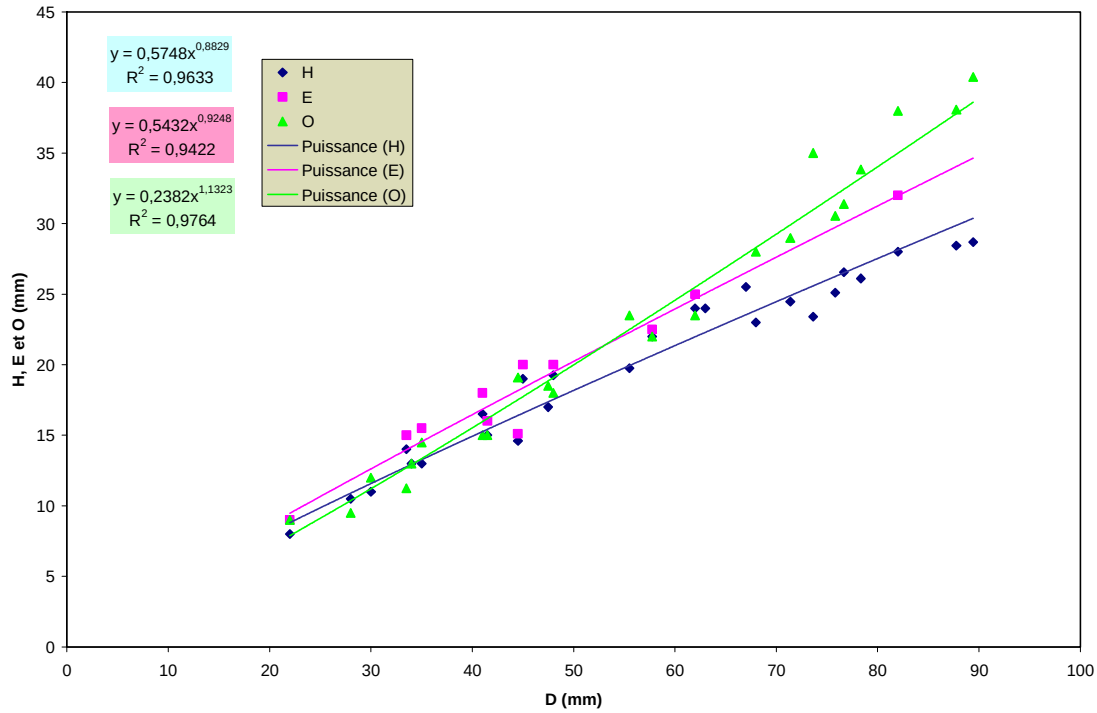


Figure 111. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras transversarium*.

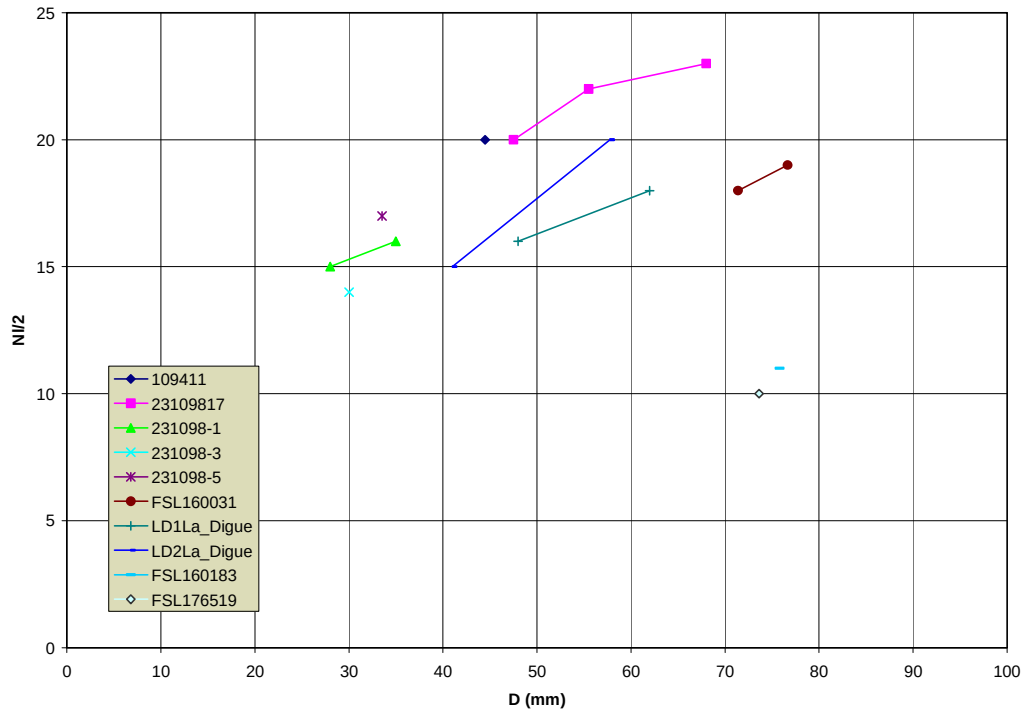


Figure 112. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras transversarium*.

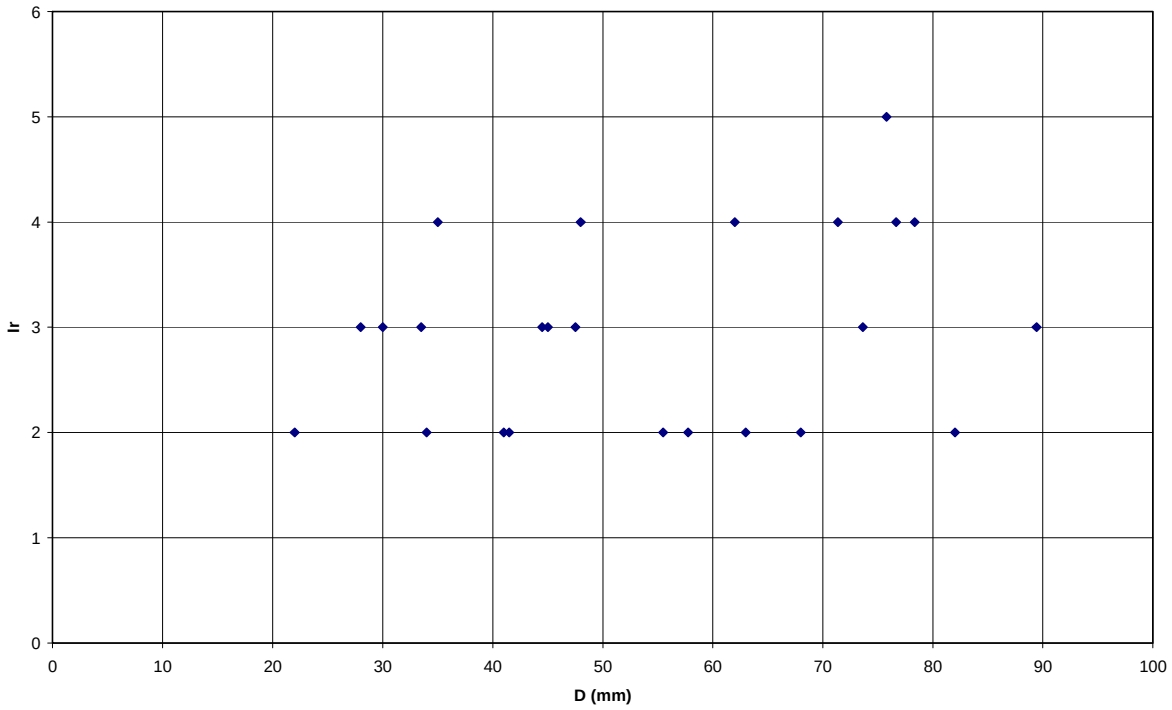


Figure 113. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras transversarium*.

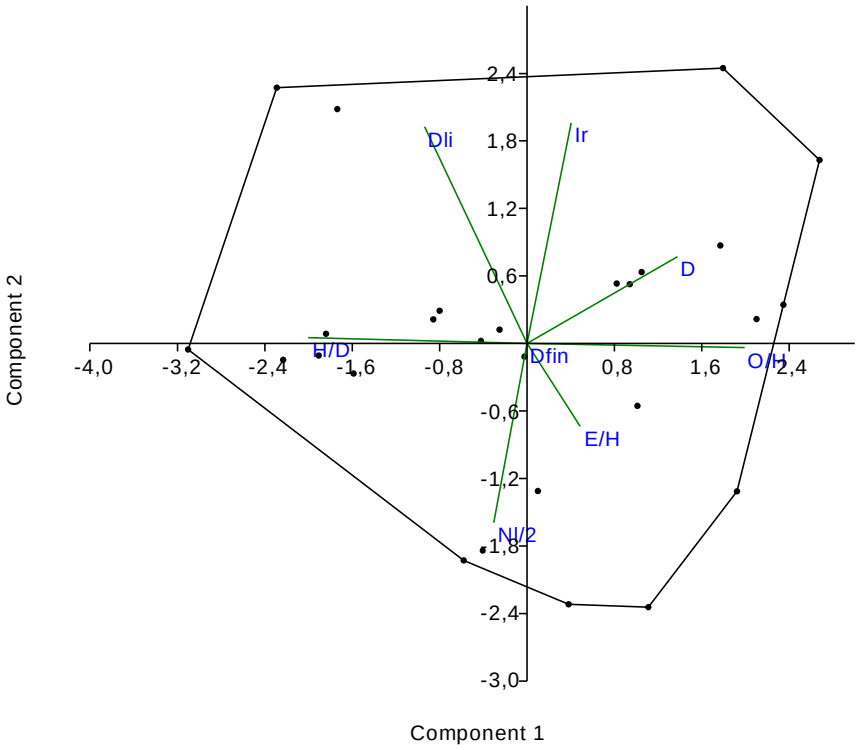


Figure 114. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras transversarium*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Gregoryceras devauxi Bert & Enay, 2004
(Pl. 54 à 59)

Synonymie

? 1887. *Ammonites transversarius* Quenstedt, 1847 ; Zahrzeuski, pl. 2, fig. 4.
pars 1906. *Peltoceras toucasi* (d'Orbigny, 1847) ; Salfeld, pl. 9, fig. 3.
pars 1931. *Peltoceras toucasi* (d'Orbigny, 1847) ; Dorn, pl. 33, fig. 5.
pars 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Sequeiros, pl. 29, fig. 4 ; pl. 30, fig. 4.
pars 1974. *Gregoryceras romani* (de Grossouvre, 1917) ; Sequeiros pl. 30, fig. 1.
v pars 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 4, fig. 1a-b, 5-6.
v pars 1974. *Gregoryceras romani* (de Grossouvre, 1917) ; Duong, pl. 2, fig. 9-11 ; pl. 3, fig. 2.
v 1974. *Gregoryceras* aff. *romani* (de Grossouvre, 1917) ;: Duong, pl. 3, fig. 3-4 ; pl. 5, fig. 4.
v pars 1974. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt, 1847) ; Duong, pl. 5, fig. 1 et 3.
1977. *Gregoryceras (Gregoryceras)* aff. *fouquei* (Kilian, 1889) ; Gygi, pl. 9, fig. 3 ; pl. 10, fig. 22.
v 2004. *Gregoryceras devauxi* sp. nov. ; Bert & Enay, pl. 1-6.
v 2004. *Gregoryceras devauxi* Bert & Enay, 2004 ; Bert, p. 89-103 ; pl. 17-22.
v 2005. *Gregoryceras devauxi* Bert & Enay, 2004 ; Bert, p. 41 ; fig. 10.

Dérivation du nom : espèce dédiée à mes grands-parents Odette et Marcel Devaux de Grenoble.
Localité type : la Cluse de Chabrières, dans les Alpes de Haute-Provence (France).
Strate type : le niveau 5b/c de Chabrières.
Holotype : le spécimen n°FSL.160155, [collection Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, Lyon], figuré par Duong (1974) pl. 4, fig. 1, et figuré ici Pl. 54, Fig. 1.
Paratypes : les spécimens n°FSL.160156 (Pl. 58, Fig. 1), FSL.160158 (Pl. 56, Fig. 1, figuré par Duong, 1974, pl. 5, fig. 3), du niveau 5 de la Cluse de Chabrières (Alpes de Haute-Provence, France).
Répartition stratigraphique : Zone à Transversarium, Sous-zone à Schilli.
Répartition géographique : *Gregoryceras devauxi* est présent au moins dans le Sud-Est de la France, dans la Nièvre, dans le Poitou, en Suisse, en Allemagne du Sud, en Espagne et en Tunisie.
Diagnose : Espèce de taille assez grande (145 à 150 mm de diamètre) et évolute. Le stade juvénile est lisse et à section très arrondie jusqu'à 6,4 mm de diamètre. Le phragmocône présente une section sub-trapézoïdale à flancs plans, convexes ou concaves (polymorphisme intraspécifique). L'ornementation est faite de côtes, droites sur le mur ombilical et formant un *bulla* (point de dichotomie) sur la marge péri-ombilicale, rétroverses sur les flancs, mais se redressant au cours de l'ontogenèse ; un second point de dichotomie apparaît dans le tiers supérieur des flancs. Les côtes se renforcent fortement en traversant le ventre, au niveau duquel elles s'infléchissent légèrement vers l'arrière. Sur la loge d'habitation adulte, il n'existe plus qu'un seul point de dichotomie entre le premier tiers et le milieux des flancs ; les côtes sont presque droites, mais légèrement rétroverses. Elles s'effacent vers le milieu des flancs, tandis qu'à partir de la marge péri-ventrale, elles sont très épaissies et forment même un tubercule pincé près du péristome.

Matériel étudié *(N=96)* : les spécimens n°FSL.160097 et FSL.160098 (banc 5b), FSL.160099 à FSL.160122 (23 ind.—banc 5c), FSL.160123 (banc 5b), FSL.160124 à FSL.160138 (14 ind.—banc 5c), FSL.160139 et FSL.160140 (banc 5b), FSL.160141 à FSL.160165 (24 ind.—banc 5c) et FSL.160167 (banc 5b), FSL.162788, FSL.162790, FSL.162792 à FSL.162798 et FSL.162800 à FSL.162801 (11 sp.), plus cinq spécimens non mesurables (niveau 5) [déposés dans les collections du Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard de Lyon], tous ces spécimens proviennent du gisement de la Clue de Chabrières (Alpes-de-Haute-Provence, France) et ont été récoltés par Enay en collaboration avec Duong ou, plus récemment, par Enay ; les spécimens Coullet-8 (A et B), Coullet-11, et un dernier spécimen non numéroté (niveau 5b ou 5c) [collection Coullet] ; un spécimen non numéroté (niveau 5b ou 5c) [conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Nice] ; le spécimen 8333, et deux spécimens non numérotés (niveau 5b ou 5c) [collection Duyé] ; le spécimen n°FSL.160174 de Pont Saint-Ours (niveau A11) près de Nevers (Nièvre, France) [déposés dans les collections du Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard de Lyon] ; les deux spécimens de Cissé, plus un autre d'origine et de niveau stratigraphique plus douteux (Vienne, France) [collection Ferchaud et Quereilhac] ; le spécimen Greg.6 de la Palette, Le grand Breuil, Rouillé (86) [collection Branger] ; les spécimens FSL.142577 et FSL.142584 de la formation Zaress, sous le col entre les massifs du Kef el Orma et le Poste optique, vers 920-930, Jebel Zaghouan, Tunisie ; et le spécimen FSL.160175 de la province de Granada, Venta Quesada (Sierra de Gorda), Espagne.

N° sp.	- *D fin.* - *D ph.* - *D li.*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*N3-N3/2*	*Ir*	*α* (degrés)
Greg.6	70 70 ?	70	23,8	?	29,32	0,34	?	0,42	?	1,23	?	?	?-23	2	
FSL160158 5c	133,00 c.96 ?	123,72 106,80	38,28 32,88	? ?	58,00 49,32	0,31 0,31	? ?	0,47 0,46	? ?	1,52 ?	25-14 22-13	41-22 39-21	42-21 41-21	2 2	90°
FSL160155 5c	127,18 96,08 6,10	127,18 106,48 96,08 80,20 57,82	40,26 34,84 32,08 27,12 19,70	? ? ? ? ?	59,10 47,86 40,22 33,72 22,78	0,32 0,33 0,33 0,34 0,34	? ? ? ? ?	0,47 0,45 0,42 0,40 0,39	? ? ? ? ?	1,47 1,37 1,25 1,24 1,16	25-15 26-14 25-13 22-11 21-13	40-21 37-20 37-20 34-20 30-17	44-22 42-22 45-22 41-21 ?-23	2 2 2 3 3	 90° 65° 100° 155°
FSL160144 5c	36,52 tc. 6,00	36,52 28,52	13,26 11,00	12,58 10,38	13,38 10,38	0,36 0,39	0,35 0,36	0,37 0,36	0,95 0,94	1,01 0,94	12-7 ?-7	29-17 26-14	36-20 ?-19	3 3	 110°
FSL160145 5c	25,18 19,00 ?	25,18 19,00	10,16 7,58	? 8,38	8,88 6,78	0,40 0,40	? 0,44	0,35 0,36	? 1,11	0,87 0,90	11-6 ?-8	23-13 ?-14	36-17 ?-21	3 3	 135°
FSL160154 5c	117,90 c.104,00 6,20	117,90 66,84 47,26	c.33,00 23,00 16,50	? ? ?	54,00 28,72 20,48	0,28 0,34 0,35	? ? ?	0,46 0,43 0,43	? ? ?	1,64 1,25 1,24	?-? 18-10 17-9	?-? 32-18 31-16	?-? ?-? ?-20	2 3 3	 280° 150°
Coullet-11	118 107 6	113 90,5	38 32	? ?	49,5 40	0,34 0,36	? ?	0,44 0,44	? ?	1,30 1,25	26-15 21-14	40-22 38-23	48-28 ?-26	2 3	 90°
Coullet-8-petit	34 tc 6	34 25	13,25 10	? 11,75	12 8,75	0,39 0,40	? 0,47	0,35 0,35	? 1,18	0,91 0,88	? ?	? ?	?-19 ?	3 3	 130°
Coullet-8-grand	c. 39 tc 6,5	31,5	12,5	?	12	0,40	?	0,38	?	0,96	12-7	27-14	?-19	3	
Coullet non num.	56,25 tc. 7	56,25 47,5	21 17	22 17	22 18,75	0,37 0,36	0,39 0,36	0,39 0,40	1,05 1,00	1,05 1,10	17-11 13-7	31-18 29-17	?-24 ?	3 3	 120°
FSL160174	107,00 c.71,50 ?	107,00 87,78 81,40	34,18 29,06 27,50	33,40 32,12 31,62	47,66 40,48 37,12	0,32 0,33 0,34	0,31 0,37 0,39	0,45 0,46 0,46	0,98 1,11 1,15	1,39 1,39 1,35	32-18 28-17 ?-14	44-24 43-24 ?-24	50-26 ?-28 ?-28	2 2 3	 90° 50°
J-P.D 8333 91c	52,36 ? 5,00	26,00	9,78	?	10,00	0,38	?	0,39	?	1,02	?-?	?-?	?-?	2	
J-P. D 91a	36,10 ? ?	36,10 26,76	14,20 10,00	14,20 11,48	13,10 ?	0,39 0,37	0,39 0,43	0,36 ?	1,00 1,15	0,92 ?	?-? ?-?	26-15 ?-14	?-18 ?-18	? 2	 110°
J-P. D 91c	18,58 tc. 7,00	18,58	7,00	8,68	6,86	0,38	0,47	0,37	1,24	0,98	?-?	27-14	?-?	3	

FSL160098 5b	52,64 tc. 6,80	52,64 46,42	20,54 18,76	? ?	18,86 16,14	0,39 0,40	? ?	0,36 0,35	? ?	0,92 0,86	14-8 13-8	29-15 28-15	?-16 ?-16	2 2	40°
FSL160109 5c	63,92 53,66 7	63,92 53,66 6,64	22,20 19,72 2,54	? ? ?	25,14 20,50 2,72	0,35 0,37 0,38	? ? ?	0,39 0,38 0,41	? ? ?	1,13 1,04 1,07	19-10 20-12 0-0	31-17 28-18 0-0	c.45-24 ?-23 0-0	4 4 0	80°
FSL160159 5c	70,78 51,16 6,48	70,78 51,16	25,16 18,22	? ?	28,66 20,22	0,36 0,36	? ?	0,41 0,40	? ?	1,14 1,11	19-12 17-11	?-? 29-18	45-26 ?-24	? ?	145°
FSL160100 5c	62,00 tc. ?	62,00 49,30	19,86 17,14	20,74 20,00	26,00 22,40	0,32 0,35	0,34 0,41	0,42 0,45	1,04 1,17	1,31 1,31	16-8 17-10	28-15 27-14	?-21 ?-?	2 3	90°
FSL160157 5c	91,14 75,86 5,6	91,14 75,86	30,00 26,42	? ?	41,00 33,62	0,33 0,35	? ?	0,45 0,44	? ?	1,37 1,27	20-12 19-9	39-23 37-21	?-? ?-?	3 3	85°
FSL160103 5c	c.68 tc. ?	c.68	22	?	c.27,50	0,32	?	0,40	?	1,25	?-?	?-?	?-?	3	
FSL160143 5c	58,90 43,44 ?	58,90 48,40 43,44	20,24 17,10 14,66	? ? ?	24,50 20,04 17,62	0,34 0,35 0,34	? ? ?	0,42 0,41 0,41	? ? ?	1,21 1,17 1,20	?-? ?-? ?-?	?-? ?-? ?-?	43-24 ?-22 ?-23	? 3 3	90° 50°
MHNN	84 59 6	84	29,14	?	36	0,35	?	0,43	?	1,24	?	?	?	?	
FSL160156 5c	107,00 81,88 ?	107,00 91,42 81,88	34,66 29,12 27,00	27,26 ? ?	48,62 41,52 35,82	0,32 0,32 0,33	0,26 ? ?	0,45 0,45 0,44	0,79 ? ?	1,40 1,43 1,33	?-? 19-10 ?-13	46-27 42-25 ?-25	48-26 ?-28 ?-24	2 3 3	90° 45°
FSL160102 5c	99,72 80,50 ?	99,72 80,50	35,00 28,24	? ?	41,72 31,84	0,35 0,35	? ?	0,42 0,40	? ?	1,19 1,13	?-? ?-?	?-? ?-?	43-23 ?-23	2 ?	90°
Cissé	57,5 57,5 8	57,5 45,5	21 16	22 ?	22,75 19	0,37 0,35	0,38 ?	0,40 0,42	1,05 ?	1,08 1,19	? ?	35-21 33-17	? ?	3 3	90°
FSL 160162 5c	40	40	16	13	?	0,40	0,33	?	0,81	?	?	?	?	?	
FSL 160163 5c	40	49	19	18	?	0,39	0,37	?	0,95	?	?	?	?	?	
FSL 160151	58	58	24	20	c. 21	0,41	0,35	0,36	0,83	0,88	?	?	?	?	
FSL 160146	24	24 33	8 12	6,5 13	? ?	0,33 0,36	0,27 0,39	? ?	0,81 1,08	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	130°
FSL 160166	35 ? ?	35	12,75	12,75	14	0,36	0,36	0,40	1,00	1,10	?	?	?	6	
FSL 160150, 5c	65	65	26	24	23	0,40	0,37	0,35	0,92	0,89	?	?	?	?	
FSL 160147 5b	54	54	21	21	?	0,40	0,39	?	1,00	?	?	?	?	?	
FSL 160160 5c	54	54	21	19	?	0,39	0,35	?	0,91	?	?	?	?	?	
FSL 160107 5c	41	41	15	15	?	0,37	0,37	?	1,00	?	?	?	?	?	
FSL 160123 5b	50	50	20	18	19	0,40	0,36	0,38	0,90	0,95	?	?	?	?	
FSL 160142 5c	50,5	50,5	21	16	16	0,42	0,32	0,32	0,76	0,76	?	?	?	?	
FSL.142584	94,5 94,5 ?	94,5 50,86 36	35,3 18,3 14,2	30,4 17,3 11,78	36,82 19,2 13,5	0,37 0,36 0,39	0,32 0,34 0,33	0,39 0,38 0,38	0,86 0,95 0,83	1,04 1,05 0,95	?	? 17-11 ?-6	? 44-22 ?-21	2 3 4	275° 145°
FSL.160175	110,8 76,6 ?	110,8	32,1	?	?	0,29	?	?	?	?	?	?	?	2	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,36* *0,0010* *0,031* *8,61*	*0,37* *0,0023* *0,048* *13,11*	*0,41* *0,0014* *0,037* *9,16*	*0,99* *0,0160* *0,127* *12,86*	*1,15* *0,0371* *0,193* *16,79*				*2,74* *(min=2* *max=6)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9692 *0,09053*	0,9634 *0,358*	0,9655 *0,09219*	0,9747 *0,6547*	0,9813 *0,509*					

Tableau 29. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras devauxi*.

Description et variabilité

Neuf spécimens peuvent être considérés comme adultes ou sub-adultes : les n°Coullet-11 (Pl. 55, Fig. 1), FSL.160158 (Pl. 56, Fig. 1), FSL.160155 (Pl. 54, Fig. 1), FSL.160156 (Pl. 58, Fig. 1), FSL.160154 (Pl. 57, Fig. 1), FSL.162788 (Pl. 57, Fig. 3), FSL.160194, FSL.160174 (Pl. 59, Fig. 4) et FSL.160175 qui est complet avec son péristome. Leur diamètre final moyen mesuré est de 117 mm (de 107 à 133 mm) et la loge d'habitation, lorsqu'elle est complète,

mesure environ 190° (soit un peu plus d'un demi-tour de spire). Les spécimens n°FSL.160155 et FSL.162788 sont potentiellement les plus grands, car en extrapolant leur taille finale à partir de loges d'habitations complètes, ils devraient atteindre environ 145 mm, voir 150 mm de diamètre. La taille moyenne du phragmocône est de 90,44 mm de diamètre (de 71,5 à 107 mm). Malgré le faible recouvrement des tours, la coquille est relativement évolute (*O/D*=0,41 en moyenne). Le tube coquillier est en général plus haut que large, mais certains spécimens très épais augmentent la moyenne (*E/H*=0,99 en moyenne), avec un maximum d'épaisseur au niveau du rebord ombilical. La croissance en hauteur et en épaisseur des tours est assez grande, puisque les rapports *H/D* et *E/D* atteignent respectivement 0,36 et 0,37 en moyenne. Les nuages de points attachés aux constructions *H=f(D)* et *O=f(D)* sont disposés autour de courbes de régression de type $Y=bD^a$ avec *a* significativement différent de 1 (*p(a=1)* proche de 0). Le coefficient de corrélation R^2 est dans tous les cas très élevé respectivement de 0,98 et 0,99 (Fig. 115). La courbe de régression de *E=f(D)* est dans le même cas (*a* significativement différent de 1 avec *p(a=1)*=0,028184 ; R^2=0,92). Ces résultats correspondent à une légère diminution de *H* en fonction de *D* corrélé avec l'ouverture de l'ombilic au cours de la croissance (augmentation des rapports *O/D* et *O/H* en fonction du diamètre). La section relative *E/H* a tendance à diminuer avec le diamètre ce qui montre une tendance à la compression des coquilles adultes. L'ACP montre une répartition très homogène et presque isotrope de l'occupation de l'espace morphologique (Fig. 118).

L'ornementation est généralement forte et rétroverse dans les tours internes, mais au cours de l'ontogenèse les côtes ont une nette tendance au redressement : l'indice de rétroversion des côtes *Ir* varie de 3 à 6 dans les tours internes et ne dépassant jamais 2 sur la loge d'habitation de l'adulte (Fig. 117). Le nombre de côtes latérales augmente régulièrement au cours de la croissance et passe de 25 côtes à 25 mm de diamètre à 45 côtes à 110 mm de diamètre (Fig. 116). Le nombre de côtes ventrales augmente plus lentement et passe de 35 côtes à 25 mm de diamètre à 45 côtes à 50 mm de diamètre. Ainsi le nombre de bifurcations *N2-N3* diminue régulièrement au cours de l'ontogenèse, ce qui est à mettre en rapport avec la diminution parallèle de la rétroversion des côtes.

La variabilité au sein de l'échantillon est essentiellement basée sur l'aspect de la section avec la reconnaissance de trois pôles morphologiques: le pôle morphologique 1 à section à flancs convexes [n°FSL.160097 à 160122, Pl. 55, Fig. 3 ; Pl. 59, Fig. 1 =*Gregoryceras romani in* Duong, 1974 ; n° FSL.160123 à 160136 et FSL.160138 =*Gregoryceras* aff. *romani in* Duong, 1974 et FSL.162796], le pôle morphologique 2 à section à flancs plats [n°FSL.160137 et FSL.160139 à 160155, Pl. 54, Fig. 1 ; Pl. 55, Fig. 2 ; Pl. 57, Fig. 1-2 =*Gregoryceras riazi in* Duong, 1974, FSL.162788, Pl. 57, Fig. 3, FSL.162797 et FSL.162794, Pl. 59, Fig. 2] et le pôle morphologique 3 à section à flancs concaves [n°FSL. 160156 à 160165, Pl. 56, Fig. 1-2 ; Pl. 58, Fig. 1-2 =*Gregoryceras transversarium in* Duong, 1974 et le spécimen de Cissé, Pl. 59, Fig. 5]. Pour les nommer, il est préférable de ne pas utiliser les noms spécifiques anciennement employés par Duong, à savoir *riazi*, *romani* et *transversarium*, afin d'éviter toute confusion avec les espèces qui portent effectivement ces noms (voir rapports et différences). Ces trois pôles morphologiques sont bien sûr reliés par tous les intermédiaires et ils présentent tous le même développement ontogénique.

- Les tours les plus internes (jusqu'à 5-8 mm, moyenne de 6,4 mm) sont dépourvus d'ornementation (stade lisse) et la section est toujours très arrondie. Les différences entre les trois pôles morphologiques de la population s'expriment sur le reste du phragmocône, puis s'estompent sur la loge d'habitation adulte.

- Morphotype 1 : jusqu'à environ 70 mm de diamètre, la section des tours, de forme sub-circulaire à sub-ovalaire, est toujours très arrondie. Le mur ombilical est assez élevé et légèrement incliné ; les flancs convexes passent au ventre, large et arrondi, par l'intermédiaire d'une zone péri-ventrale peu individualisée. L'ornementation est constituée de côtes qui

prennent naissance vers le milieu du mur ombilical : elles y sont robustes, courtes et toujours droites. Sur le rebord ombilical, elles se renflent jusqu'à former de véritables *bulla* ; c'est à ce niveau que partent généralement deux côtes latérales rétroverses, très fortes mais non tranchantes. Les rares intercalaires présentent des renflements péri-ombilicaux moins prononcés. Au niveau du tiers supérieur des flancs on observe fréquemment un second point de dichotomie ; les côtes se renforcent subitement au niveau de la marge péri-ventrale et, très épaissies, traversent le ventre en formant une légère inflexion sans chevron vers l'arrière. Au delà de 70 mm de diamètre, les flancs tendent à s'aplanir, et le ventre, toujours large, s'individualise nettement. Sur les flancs, les côtes sont assez fortes mais peu surélevées, tandis qu'au niveau de la marge latéro-ventrale elles se surélèvent et se renforcent nettement, ce qui donne quelquefois au tour un aspect sub-rectangulaire. Parallèlement, on observe moins de véritables bifurcations au sommet des flancs avec d'avantage d'intercalaires. Sur le ventre, les côtes sont moins infléchies que sur les tours précédents mais deviennent très épaisses : leur côté antérieur est incliné vers l'arrière alors que leur côté postérieur reste plus ou moins vertical, ce qui leur confère un aspect en bourrelet. Sur la loge d'habitation, la section transverse du tour reste large ; près de l'ombilic, les renflements péri-ombilicaux sont évasés tandis que le nombre de bifurcations décroît sensiblement. Sur les flancs, les côtes sont plus effacées et plus droites que sur le phragmocône, tandis qu'à partir de la marge péri-ventrale elles sont très épaissies et forment même un tubercule pincé près du péristome.

- Morphotype 2 : jusqu'à la loge d'habitation adulte, la section des tours est sub-trapézoïdale. Les flancs sont généralement plats et convergents, le mur ombilical est incliné et moins élevé que pour la morphologie de type 1 et le ventre, toujours bien individualisé et faiblement arrondi, est nettement plus étroit. L'ornementation est constituée de côtes droites et courtes qui prennent naissance vers le milieu du mur ombilical. Au niveau du rebord ombilical, elles se renflent et forment des *bulla* assez peu proéminents d'où partent généralement deux côtes latérales bien marquées, mais moins robustes et moins rétroverses que chez le morphotype 1. Les intercalaires sont fréquentes et ne présentent aucun renflement péri-ombilical. Dans les tours internes on observe souvent, au niveau du tiers supérieur des flancs, un second point de dichotomie qui tend à disparaître au cours de l'ontogenèse : quelques côtes intercalaires peuvent alors être observées. Au niveau de la marge péri-ventrale les côtes s'épaississent subitement et traversent le ventre en s'infléchissant quelquefois légèrement vers l'arrière. Sur la loge d'habitation, la section transverse des tours se comprime et le mur ombilical s'évase légèrement. Comme pour le pôle morphologique 1, le nombre de bifurcations ombilicales décroît sensiblement et les renflements péri-ombilicaux sont moins prononcés. Contrairement au ventre et sur les marges péri-ventrales, où l'on observe un tubercule pincé, les côtes sont toujours plus effacées et plus droites que sur le phragmocône au niveau des flancs.

- Morphotype 3 : par rapport aux morphologies précédentes, les flancs sont toujours concaves, même sur la loge d'habitation. La zone péri-ombilicale est nettement plus anguleuse et le mur ombilical, presque vertical, s'élève plus rapidement au cours de la croissance, ce qui confère à l'ombilic une profondeur accrue ; le ventre est toujours bien individualisé. L'ornementation en revanche est proche de ce que l'on observe sur le pôle morphologique 2, malgré la présence de côtes plus surélevées au niveau péri-ombilical et sur le ventre de la loge d'habitation.

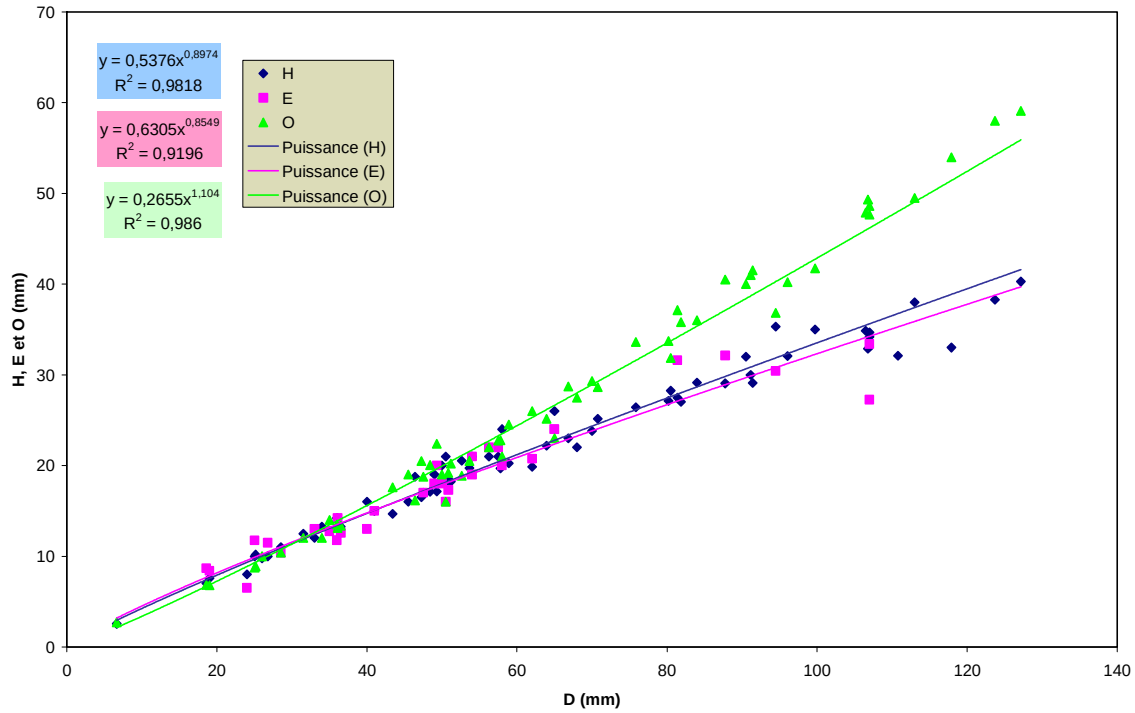


Figure 115. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras devauxi*.

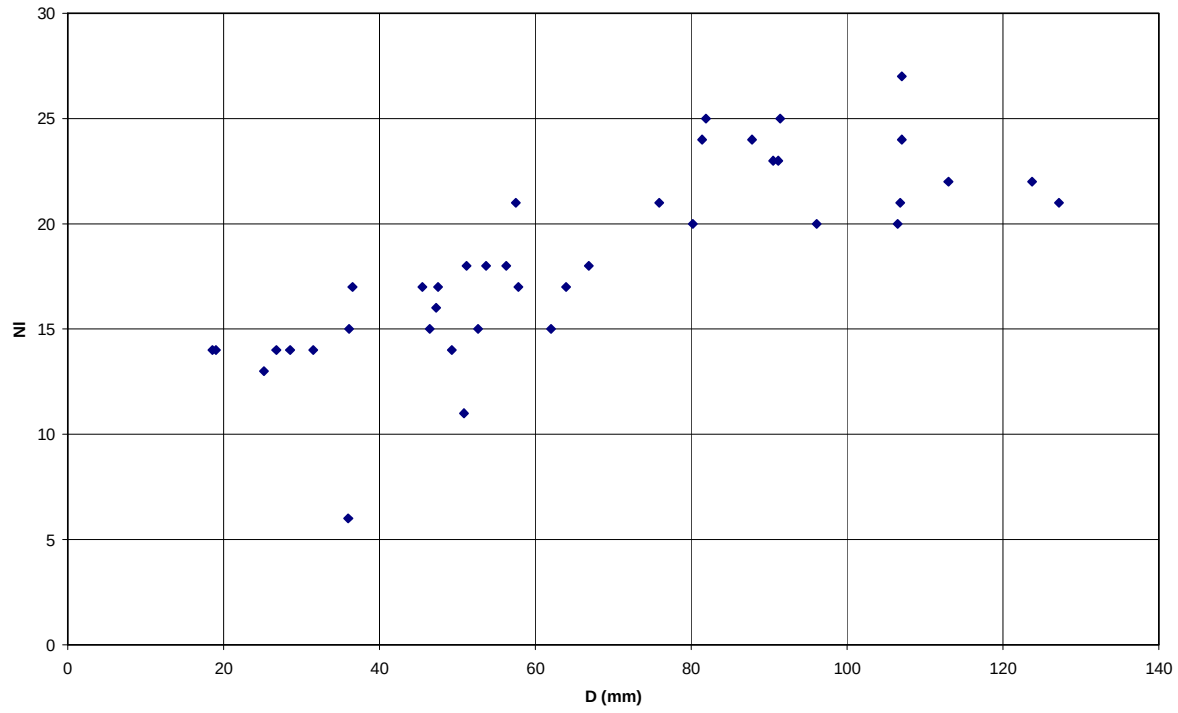


Figure 116. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras devauxi*.

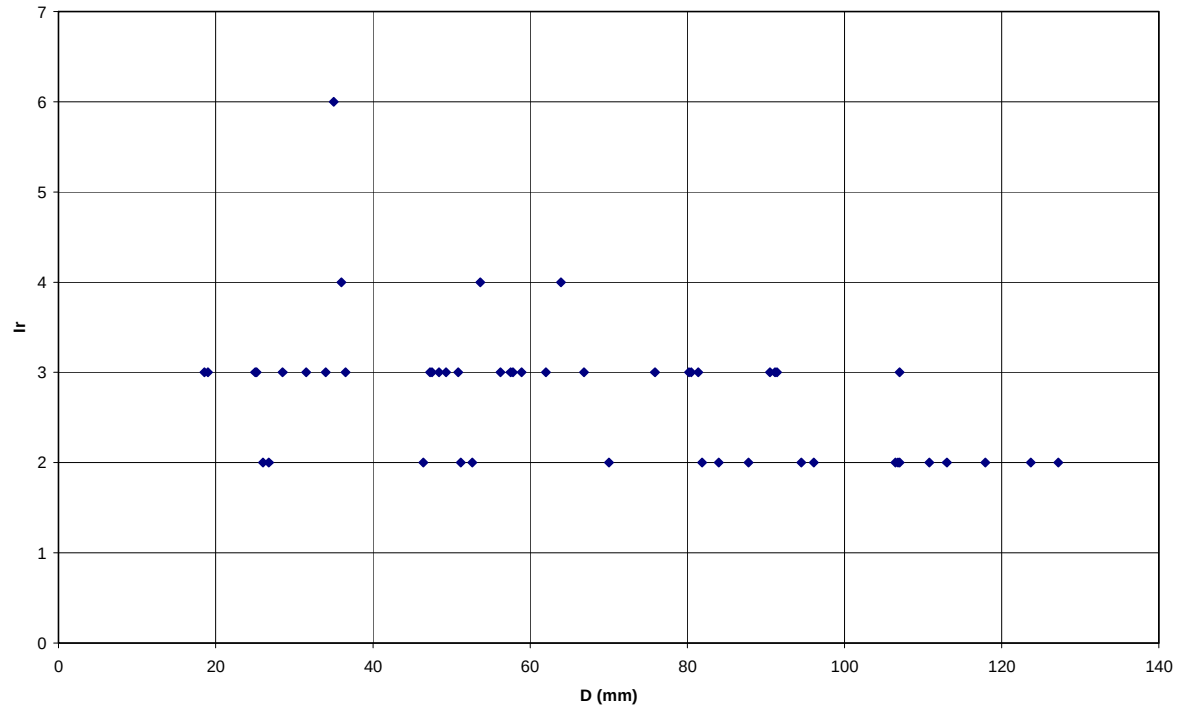


Figure 117. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras devauxi*.

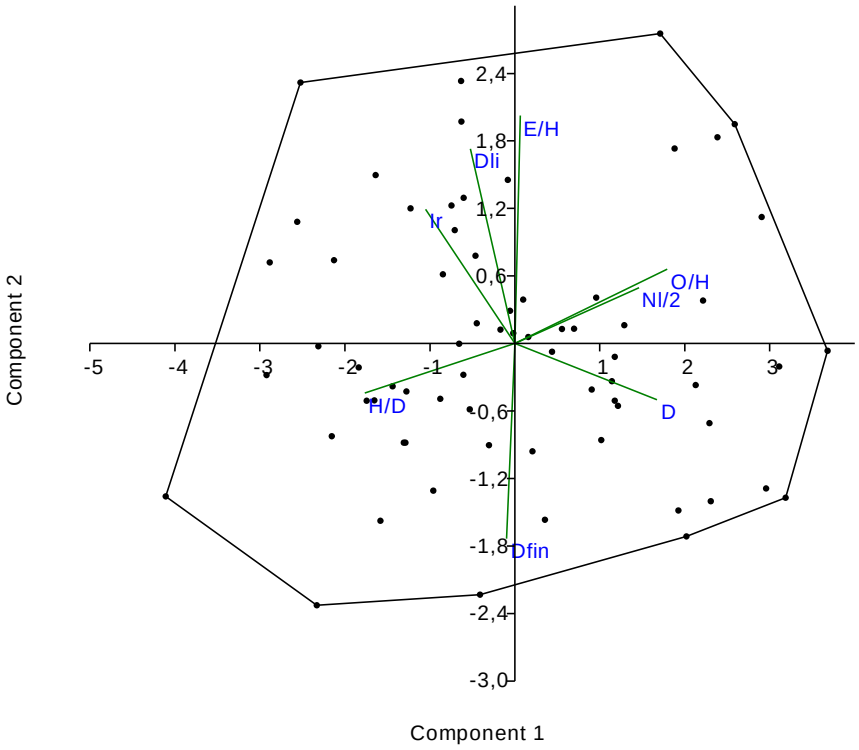


Figure 118. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras devauxi*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Rapports et différences

Une partie au moins de l'échantillon de Chabrières avait été attribuée par Duong aux « espèces » *G. riazi* et *G. romani*. Lors de l'introduction de la première espèce, de Grossouvre a figuré un spécimen adulte presque complet de taille moyenne qu'il a désigné comme holotype et qui a justement été replacé à la base des Couches à Spongiaires de Trept en Isère, actuellement datées de la base de la Sous-zone à Antecedens (Enay, 1966, p. 250, 251-253 et 262-263). De Grossouvre a figuré également sous ce nom un spécimen de plus grande taille de la limite Oxfordien moyen / Oxfordien supérieur du gisement de Talant (région de Dijon) et qui, selon toute vraisemblance, n'appartient pas à la même espèce. L'holotype de *G. romani* a déjà été figuré par de Riaz (1898) sous *G. transversarium* ; c'est un spécimen mature presque complet et dont les tous premiers tours ne sont pas préservés, qui provient du gisement d'Optevoz (Isère), dans les niveaux sous les couches à spongiaires datés eux aussi de la partie inférieure de la Sous-zone à Antecedens (Enay, 1966). De part sa position stratigraphique et sa morphologie, il est clair que l'holotype de *G. romani* représente très probablement le morphotype robuste de l'espèce *G. riazi* (cf. supra), de la même manière que ce que l'on observe à partir de l'importante variabilité morphologique de l'échantillon de *G. tenuisculptum* de Bézaudun-les-Alpes (cf. supra) et celle de Chabrières : ils doivent donc être mis en synonymie. Les *Gregoryceras* de Chabrières ne peuvent pas être rapprochés de ceux de la base de la Sous-zone à Antecedens en raison de leur taille nettement plus grande, du stade lisse moins développé, et de leurs côtes toujours plus rigides, moins rétroverses et tuberculées à l'approche du péristome.

Certains spécimens de l'échantillon de Chabrières avaient également été attribués par Duong à *G. transversarium*. L'holotype de cette espèce est un individu juvénile de petite taille qui présente déjà une morphologie à flancs concaves ; c'est principalement sur la base de ce critère que s'est faite la détermination des spécimens de Chabrières par Duong (1974). Il a été montré (cf. supra) qu'à Chabrières et dans une moindre mesure à Bézaudun-les-Alpes, cette morphologie à flancs concaves est un variant extrême du polymorphisme intraspécifique connu chez *Gregoryceras*. De plus, Gygi (1977) a signalé que l'holotype de *G. transversarium* proviendrait des Birmenstorfer Schichten, qui ont depuis été datés de la Sous-zone à Luciaeformis (Gygi, 2000, fig. 40). Il apparaît donc que le seul critère de la forme de la section ne peut suffire à l'attribution spécifique chez les *Gregoryceras*. Par rapport à l'échantillon de Chabrières, *G. transversarium* est de taille légèrement plus réduite, le stade juvénile lisse est plus long, les côtes sont toujours plus rétroverses sur les flancs et moins effacées sur la loge d'habitation adulte et elles ne présentent jamais de renflements sub-tuberculiformes au niveau de la zone péri-ventrale, comme on l'observe chez les spécimens adultes de Chabrières.

L'abandon des différents morphotypes proposés par Duong en 1974 [morphotypes A et B pour *G. riazi* et morphotypes A, A1 et B pour *G. romani*] et celui des attributions spécifiques aux espèces « classiques », est justifié par l'intégration au sein d'un seul et même échantillon de la totalité des spécimens du « niveau à *Gregoryceras* » du gisement de Chabrières qui ont été individualisés ultérieurement sous *G. devauxi* par Bert & Enay (2004).

Cette dernière espèce est très différente de *G. tenuisculptum* notamment par sa taille nettement plus grande et par ses stades ontogéniques successifs. Le stade lisse est ici très réduit alors qu'il est largement développé chez *G. tenuisculptum*. De même, le stade à côtes fortement rétroverses n'est présent que dans les tours internes, et au delà les côtes sont toujours plus rigides chez *G. devauxi*.

Gregoryceras devauxi diffère de *G. fouquei* par des côtes qui sont rétroverses plus longtemps, un stade ontogénique lisse un peu plus long, un effacement moins prononcé des côtes sur les flancs au stade adulte, par des renflements tuberculiformes péri-ventraux moins développés et moins précoces, ainsi que par l'absence en fin de croissance du stade à section très arrondie.

Ces différences sont encore plus accusées en comparaison avec *G. pervinquieri* dont les tubercules péri-ventraux sont la plupart du temps dédoublés.

Gregoryceras fouquei (Kilian, 1889)
(Pl. 60 à 65)

Synonymie

1875. *Peltoceras transversarium* Quenstedt ; Gemmellaro, pl. 13, fig. 1 et 2.
pars 1877. *Peltoceras transversarium* Quenstedt ; Gemmellaro, pl. 20, fig. 16, non pl. 20, fig. 17.
pars 1887. *Ammonites transversarium* Quenstedt ; Quenstedt, pl. 91, fig. 27.
v 1889. *Peltoceras fouquei* nov. sp. ; Kilian, pl. 26, fig. 2a, b.
1906. *Peltoceras toucasi* (d'Orbigny) ; Salfeld, pl. 9–11, fig. 1, 4, pl. 12, fig. 11.
non 1907. *Peltoceras fouquei* Kilian ; Pervinquière, pl. 1, fig. 9.
v 1917. *Peltoceras fouquei* Kilian ; de Grossouvre, pl. 11, fig. 30.
v 1935. *Peltoceras toucasi* var. *riazi* de Grossouvre ; Lanquine, pl. 14, fig. 4.
1962. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Stephanov, pl. 2, fig. 1, pl. 3, fig. 1.
non 1973. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Sapunov, pl. 6, fig. 1.
1974. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) var. 2 ; Sequeiros, pl. 28, fig. 2, 3.
pars 1974. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre) ; Sequeiros, pl. 28, fig. 4.
pars 1975. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Sequeiros, pl. 1, fig. 1, 3 (?), pl. 2, fig. 5, *non* pl. 2, fig. 6, 7, 8–10 (?), *nec* pl. 3, fig. 11.
1976. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre) ; Sapunov, pl. 5, fig. 1.
v 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras) fouquei* (Kilian) ; Gygi, pl. 9, fig. 1, pl. 10, fig. 21.
non 1977. *Gregoryceras (Gregoryceras)* aff. *fouquei* (Kilian) ; Gygi, pl. 9, fig. 3, pl. 10, fig. 22.
1977. *Gregoryceras* sp. ; Benetti, fig. 16.
1979. *Gregoryceras riazi* (de Grossouvre) ; Sapunov, pl. 48, fig. 3, pl. 49, fig. 1.
v, non 1984. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) morphe *pervinquieri* (Spath) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 2.
v, non 1984. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 3.
v, non 1984. *Gregoryceras* aff. *fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 4, 5.
v, non 1986. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 2.
v, non 1986. *Gregoryceras* nov. sp. aff. *fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, fig. 5, 6.
1990. *Gregoryceras (Gregoryceras) fouquei* (Kilian) ; Gygi, fig. 6, 7.
pars 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) fouquei* (Kilian) ; Gygi & Hillebrandt, pl. 7, fig. 5, pl. 9, fig. 3, *non* pl. 9, fig. 2, 4.
pars ? 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) trapezoidale* nov. sp. ; Gygi & Hillebrandt, pl. 8, fig. 2, pl. 9, fig. 1 ?
non 1994. *Gregoryceras (Gregoryceras) fouquei* (Kilian) ; Matyja, pl. 3, fig. 2.
non 1994. *Gregoryceras* closest to *fouquei* (Kilian) ; Krishna et al., p. 107.
v, pars 1995. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Branger et al., pl. 16, fig. 3, *non* pl. 19, fig. 4.
non 1995. *Gregoryceras* intermediate between *G. transversarium* (Quenstedt) et *G. fouquei* (Kilian) ; Krishna et al., p. 1191.
? 1998. *Gregoryceras* gr. *transversarium-fouquei* (Quenstedt - Kilian) ; Krishna et al., p. 517.
non 2000. *Gregoryceras* aff. *fouquei* (Kilian) ; Krishna et al., p. 328 et fig. 5.
2002. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; D'Arpa & Meléndez, fig. 210.
2002. *Gregoryceras* cf. *transversarium* (Quenstedt) ; D'Arpa & Meléndez, fig. 212.

2003. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Schairer et al., pl. 8, fig. 3-5.
2004. *Gregoryceras transversarium* (Quenstedt) ; D'Arpa & Meléndez, pl. 1, fig. 5.
non 2004. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; D'Arpa & Meléndez, pl. 1, fig. 6.
? 2004. *Gregoryceras* aff. *fouquei* (Kilian) ; D'Arpa & Meléndez, pl. 1, fig. 1, 2.
v, non 2004. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Bert, fig. 23.
v, non 2005. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Bert, fig. 11.
v 2009. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Bert et al., 471-475, fig. 18-23.

Localité type : Sierra de Cabra, province de Córdoba, Andalousie, Espagne.
Strate type : « Malm » sans plus de précision (Kilian, 1889).
Holotype : Spécimen n°EM1927, collection Kilian, ENSM Paris, déposée à l'Université Claude Bernard-Lyon 1 (Pl. 63, Fig. 3).
Paratypes : Sequeiros (1975 : p. 166) a désigné trois spécimens comme paratypes. Néanmoins, ces derniers ne peuvent être retenus en raison de leur appartenance douteuse ou de leur non appartenance à l'espèce de Kilian. C'est le cas du n°KH3/R/2 (pl. I, fig. 3) qui est à rapporter à *Gregoryceras pervinquieri*.
Répartition stratigraphique : Oxfordien moyen, Sous-zone à Rotoides (sommet de la Zone à Transversarium).
Répartition géographique : *Gregoryceras fouquei* est au moins présent dans les pays suivants : France, Allemagne, Italie, Espagne, Bulgarie, Algérie, Tunisie, Iran, et Chili. D'après Krishna (1990, 1992) et Krishna et al. (1994, 1995, 1998, 2000), *Gregoryceras* aff. *fouquei* serait présent dans le Kachchh (Inde). L'espèce citée a été rapprochée soit de *Gregoryceras transversarium*, soit de *Gregoryceras fouquei* (voir synonymie), mais n'a jamais été décrite ni figurée à ce jour. Toutefois, j'ai eu l'occasion de disposer par l'intermédiaire de R. Enay de photos de la forme attribuée à *Gregoryceras* aff. *fouquei*. Elle paraît davantage correspondre à l'espèce *Gregoryceras devauxi*.
Diagnose émendée : espèce évolute de taille adulte assez grande (D=160 mm). Quatre stades ontogéniques se succèdent : (1) stade lisse très réduit (jusqu'à D=5 mm) ; (2) stade à côtes faiblement rétroverses (jusqu'à environ D=50 mm), avec $2<Ir<3$; (3) stade à côtes redressées ($1<Ir<2$) et tubercules péri-ventraux qui se dédoublent progressivement en fin de phragmocône ; (4) loge d'habitation (à partir d'environ D=110 mm) à section plus arrondie et côtes en général plus effacées sur le milieu des flancs.

Matériel étudié *(N=30)* : 6 exemplaires très bien datés proviennent du Poitou (Centre-Ouest de la France), 11 ont été récoltés en Espagne, 7 en Algérie et 6 en Tunisie.
France (Poitou), collection Branger *(N=6)*
- Le Grand Breuil, Rouillé (86) : n°Greg 1, n°2.O, Greg 2 et Greg 5.
- Saint-Sauvant (86) : n°Greg 4 et 69.O.

Espagne *(N=11)*
- N°EM 1927 [Holotype de *Gregoryceras fouquei*], collection Kilian, Ecole Nationale des Mines de Paris, déposée à l' U.F.R. des Sciences de la Terre de Lyon, Cabra, province de Jaen, Andalousie.

N°FSL 12846, collection Roman, Pozo Cañada, province d'Albaceta.
- Sierra de Cazorla, Fuente del Tejo, province de Jaen : n°FSL.101512, coll. Enay, 70-FT faune 1 ; n°FSL.101519, collection Enay, 70-FT éboulis sous F3, n°FSL.176757, collection Foucault, éch. 273-63 (1971, p. 79).
- Sierra de Crevillente, coupe d'Es Roix 1, province d'Alicante : n°FSL.176369, collection Bourseau, niveau 78-Roi-éb.

- Sierra de Crevillente, flanc Sud de la côte 606, province d'Alicante : n°FSL.176111, collection Bourseau, niveau 78-Crev-10c ; n°FSL.176112, collection Bourseau, niveau 78-Crev-10d base.

- Sierra de Peña Rubia, Maiavalera, province de Murcie : n°FSL.176553, collection Bourseau, niveau 78-Pen-7b toit ; n° FSL.176554, collection Bourseau, niveau 78-Pen-éboulis supérieurs à 7b ; n°FSL.176557, collection Bourseau, niveau 78-Pen-7b toit.

Algérie *(N=7)*

- Jebel Bechtout, Aïn el Hamra, NW de Tiaret : n°FSL.186232, collection Djabouabdellah, niveau BECH-AH-n°1.

- Jebel Bechtout, Sud de Aïn el Hamra, NW de Tiaret : n°FSL.186216, collection Atrops & Benosman, niveau 86-BECH-AA/S, 10 latéral probable ; n°FSL.186223, collection Atropos & Benosman, niveau 86-BECH-AA/S, latéral supérieur à 11 ; n°FSL.186231, collection Atrops & Benosman, niveau 86-BECH-AA/S, latéral 10 probable ; n°FSL.186233, collection Atrops & Benosman, J. Bechtout, Sud d'Ain el Hamra, NW Tiaret, niveau 86-BECH-coupe 2 base ; n°FSL.186234, collection Atrops & Benosman, niveau 87-BE-AH éboulis.

- Bou Rheddou, Kef el Frid, NW Tiaret : n°FSL.186222, collection Atrops, niveau 80-BR-Eb.

Tunisie *(N=6)*

- Kef el Orma, entre le Kef el Orma et le Poste optique, vers 910-920 m, J. Zaghouan : n°FSL.142645, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGI=KE 34c ; n°FSL.142646, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGI=KE 34c.

- Jebel Staa, cote 442 : n°FSL.142440, collection Enay, Fm. Zaress, niveau S 16a ; n°FSL.142441, collection Enay, Fm. Zaress, niveau S 16b ; n°FSL.142442, collection Enay, Fm. Zaress, niveau S 16b.

- Jebel Zaress, cote 572 : n°FSL.142493, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ZI.173.

n°spécimen	*Dfin* *Dph* *Dli*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Nl*	*Nl/2*	*Nv*	*Nv/2*	*Ir*	α (°)
EM1927	91,5	91,5	31,4	?	39,0	0,34	?	0,43	?	1,24	22	11	41	20	2	70°
(Holotype)	tc.	78,8	27,3	25,8	32,9	0,35	0,33	0,42	0,95	1,20	22	10	?	20	2	75°
	?	68,8	23,8	24,4	28,2	0,35	0,36	0,41	1,03	1,19	?	11	?	24	2	
Greg 1	?	?	42,4	35,5	?	?	?	?	0,84	?	?	?	?	?	?	
	?															
	?															
2.O	90,1	90,1	35,9	29,6	35,3	0,40	0,33	0,39	0,82	0,98	20	10	49	26	2	90°
	tc.	74,0	29,3	28,1	26,8	0,40	0,38	0,36	0,96	0,91	18	10	47	26	2	40°
	6,5	67,7	26,6	26,2	24,4	0,39	0,39	0,36	0,99	0,92	18	9	45	25	2	
Greg 2	91,3	91,3	32,0	29,2	37,5	0,35	0,32	0,41	0,91	1,17	?	?	39	20	2	90°
	tc.	75,1	25,8	?	30,6	0,34	?	0,41	?	1,18	?	?	38	19	2	70°
	6,0	63,8	22,2	?	25,4	0,35	?	0,40	?	1,14	?	?	?	19	2	
Greg 4	60,9	60,9	23,9	?	22,8	0,39	?	0,38	?	0,96	?	?	39	20	2	90°
	tc.	51,2	19,5	?	18,2	0,38	?	0,36	?	0,93	21	11	39	20	2	80°
	6,5	41,0	16,6	?	15,0	0,40	?	0,37	?	0,91	22	13	40	21	3	
69.O	54,6	54,6	19,1	20,5	21,1	0,35	0,38	0,39	1,08	1,10	19	9	40	21	2	90°
	tc.	44,1	15,7	15,5	17	0,36	0,35	0,38	0,99	1,08	21	11	38	21	2	70°
	?	37,7	13,8	13,4	13,9	0,37	0,36	0,37	0,97	1,01	22	12	?	21	2	
Greg5	40,9	40,9	15,5	16,9	14,8	0,38	0,41	0,36	1,09	0,96	19	9	40	22	3	90°
	tc.	32,5	12,8	?	11,8	0,39	?	0,36	?	0,92	?	11	?	23	3	
	5,5															
FSL186216	130,3	130,3	42,6	?	55,0	0,33	?	0,42	?	1,29	18	11	41	20	2	90°
	107,8	107,8	36,1	?	43,2	0,33	?	0,40	?	1,20	17	9	42	20	2	80°
	?	93,4	32,9	29,5	37,2	0,35	0,32	0,40	0,90	1,13	17	8	41	20	2	
FSL186223	50,3	50,3	18,1	?	19,0	0,36	?	0,38	?	1,05	?	?	?	?	3	90°
	tc.	39,2	14,9	14,2	14,5	0,38	0,36	0,37	0,95	0,97	?	?	?	?	3	
	?															
FSL186231	44,2	44,2	16,7	15,0	16,2	0,38	0,34	0,37	0,90	0,97	16	9	38	20	3	90°
	tc.	37,0	15,7	14,0	13,2	0,42	0,38	0,36	0,89	0,84	18	9	?	19	3	
	6,5															
FSL186222	54,3	54,30	20,10	?	19,9	0,37	?	0,37	?	0,99	?	?	?	?	3	
	tc.															
	?															

FSL186225	c. 31,58 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	
FSL186233	40,2 tc. 6,0	40,2 31,5	13,6 10,9	? 10,5	17,5 12,3	0,34 0,35	? 0,33	0,43 0,39	? 0,97	1,28 1,13	20 19	10 12	43 ?	21 20	3 3	/ 120°
FSL186234	32,8 tc. ?	32,8	13,0	13,1	10,9	0,40	0,40	0,33	1,01	0,84	?	?	?	?	3	
FSL142645	50,5 tc. ?	50,5 41,4	18,2 15,1	13,34 13,2	19,7 16,9	0,36 0,36	0,26 0,32	0,39 0,41	0,73 0,87	1,08 1,12	? ?	? ?	? ?	21 ?	2 3	85°
FSL142440	70,7 tc. ?	70,7	26,7	22,7	26,5	0,38	0,32	0,37	0,85	0,99	15	8	?	21	2	
FSL142441	79,2 52,2 7 ?	79,2 52,2	31 20,7	28,5 20	27,4 17,6	0,39 0,40	0,36 0,38	0,35 0,34	0,92 0,96	0,89 0,85	? ?	? 21	? ?	? ?	3 ?	185°
FSL142236	c. 70 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	
FSL142493	c. 97,7 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL176111	40,3 tc. 3	40,3	15,8	?	15	0,39	?	0,37	?	0,95	?	?	?	?	2	
FSL176112	62 tc. ?	62	23,4	19,5	23,7	0,38	0,31	0,38	0,83	1,01	17	9	?	23	2	
FSL176554	51,2 tc. ?	51,2	18,9	?	18,8	0,37	?	0,37	?	1,00	?	?	43	23	2	
FSL176557	134,3 c.114 ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL176369	93,4 tc. ?	93,4 75,7 39,1	33,9 26,6 15,3	32 24,5 13,8	36,3 30,4 13	0,36 0,35 0,39	0,34 0,32 0,35	0,39 0,40 0,33	0,94 0,92 0,90	1,07 1,14 0,85	? ? ?	10 11 ?	59 58 53	29 31 25	1 2 3	110° 260°
FSL101519	111,7 81 ?	111,7	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	
FSL101523	33,7 ? ?	33,7	11	?	?	0,33	?	?	?	?	?	?	?	17	2	
12846	43,6 ? ?	43,6	15,6	16,6	17,3	0,36	0,38	0,40	1,06	1,11	?	9	?	18	2	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,37* *0,0005* *0,023* *6,25*	*0,35* *0,0011* *0,034* *9,61*	*0,38* *0,0006* *0,025* *6,61*	*0,93* *0,0069* *0,083* *8,88*	*1,04* *0,0158* *0,126* *12,12*					*2,33* *(min=1* *max=3)*	
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9523 *0,08458*	0,954 *0,2877*	0,9697 *0,3531*	0,9834 *0,9294*	0,9623 *0,2004*						

Tableau 30. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras fouquei*.

Description

Seuls trois spécimens peuvent être considérés comme adultes ou sub-adultes. Les plus complets (n°FSL.176557 et FSL.186216, Pl. 64, Fig. 1 ; Pl. 65, Fig. 3 ; Pl. 61, Fig. 2) atteignent environ 130 mm de diamètre, mais avec l'extrapolation d'une loge d'habitation complète (190°), leur diamètre total est évalué à 160 mm. Aucun des autres spécimens étudiés ne présente de signe de maturité : ce sont soit des nuclei, soit des juvéniles dont une partie de la loge d'habitation est conservée. La coquille est évolute avec un faible recouvrement des tours (moyenne de *O/D*=0,38) et une croissance importante avec une moyenne de *H/D*=0,37 et de *E/D*=0,35 (R^2 de 0,93 à 0,98). Par ailleurs, on observe que les relations de *H*, *E* et *O* en fonction du diamètre *D* (Fig. 119) sont isométriques pour *H* et *E* (i.e. de type $Y=bD$, *p(a=1)* respectivement de 0,010667 et 0,32995), mais allométriques pour *O* (i.e., de type $Y=bD^a$, *p(a=1)*=0,00054941). De presque droite dans les tours jeunes, la courbe moyenne de *O* s'incurve très légèrement au delà de 80 mm de diamètre, mais sans rupture de pente : l'ombilic a tendance à s'ouvrir avec la croissance.

L'ornementation est généralement bien marquée, et dès les tours internes, le nombre de côtes se stabilise rapidement en fonction du diamètre (Fig. 120). La très faible variabilité observée concerne principalement l'épaisseur de la coquille, avec *E/H* de 0,73 à 1,09, pour une moyenne de 0,93, et l'ornementation, qui peut être plus ou moins marquée. En moyenne *Ir* décroît avec le diamètre (Fig. 121). L'ACP (Fig. 122) montre une répartition homogène de l'occupation de l'espace morphologique. On reconnaît quatre stades ontogéniques successifs au cours de la croissance :

- Le stade ontogénique lisse, commun aux espèces plus anciennes de *Gregoryceras*, est ici réduit à l'extrême (autour de 5 mm de diamètre). La section est très arrondie.

- Jusqu'à environ 50 mm de diamètre, la section des tours varie autour du type sub-trapézoïdal. Le mur ombilical est assez élevé et légèrement incliné vers les flancs. Les flancs sont plats à très faiblement convexes et ne sont que très exceptionnellement concaves. Le ventre est large et arrondi dans les tours les plus internes. Sa courbure tend à diminuer au cours de la croissance, avec des zones marginales toujours bien délimitées, mais rarement anguleuses. L'ornementation est assez fine. Les côtes primaires apparaissent au niveau du mur ombilical où elles sont en général rétroverses. Sur le rebord péri-ombilical, elles forment un renflement allongé au niveau duquel on remarque des bifurcations, quelques trifurcations, voire des côtes intercalaires. Sur les flancs, les côtes sont proverses dans leur premier tiers, puis s'infléchissent vers l'arrière pour devenir brusquement rétroverses (*Ir* compris entre 2 et 3). Sur le sommet des flancs, les côtes se renforcent et s'élargissent ; elles traversent le ventre en formant parfois une très légère inflexion vers l'arrière. Cette inflexion tend à s'atténuer rapidement au cours de la croissance, en même temps que le ventre devient plus plat.

- Sur le reste du phragmocône, la tendance sub-trapézoïdale de la section s'accentue. Le mur ombilical s'élève, les flancs convergent et le ventre devient plus plat. Les côtes primaires deviennent radiales et le renflement de la zone péri-ombilicale devient sub-tuberculiforme. Sur les flancs, les côtes sont de mieux en mieux marquées sans jamais devenir tranchantes ; les trifurcations ont disparues. Parallèlement, elles se redressent et l'indice *Ir* peut passer de 2 à 1 dès la fin du phragmocône. Au niveau de la marge péri-ventrale, le renforcement amorcé dans les tours précédents s'individualise en un petit tubercule souvent bien marqué. Dès la fin du phragmocône, voire un peu avant, ce tubercule tend progressivement à se dédoubler. Sur le ventre, les côtes sont à présent presque totalement droites.

- Sur la loge d'habitation, la section s'arrondit par l'évasement des zones marginales ombilicale et ventrale et la plus forte convexité du ventre. En conséquence, les deux composants du tubercule péri-ventral tendent à s'écarter. Les renflements péri-ombilicaux s'évasent et les côtes s'effacent en général au milieu des flancs. Sur le ventre les côtes s'élargissent, ce qui confère à la coquille un aspect crénelé.

Rapports et différences

Gregoryceras fouquei diffère de *G. transversarium* par sa taille adulte légèrement plus grande en moyenne et par la succession de ses stades ontogéniques. Le stade lisse et le stade à côtes rétroverses sont bien plus réduits chez *G. fouquei* : les côtes se redressent dès 50 mm de diamètre, alors que ce n'est le cas que sur la loge d'habitation de *G. transversarium*. La présence des tubercules péri-ventraux dédoublés est un caractère discriminant. Enfin, la variabilité de la section est moins importante chez *G. fouquei*.

G. fouquei montre des adultes à peine plus grands que chez *G. devauxi*. Les stades lisses et à côtes rétroverses sont plus réduits pour cette dernière espèce. Les tubercules latéro-ventraux sont plus précoces (dès 50 mm de diamètre) et ne sont jamais dédoublés chez *G. devauxi* (caractère discriminant). De plus il n'existe pas le stade à section très arrondie chez cette dernière espèce.

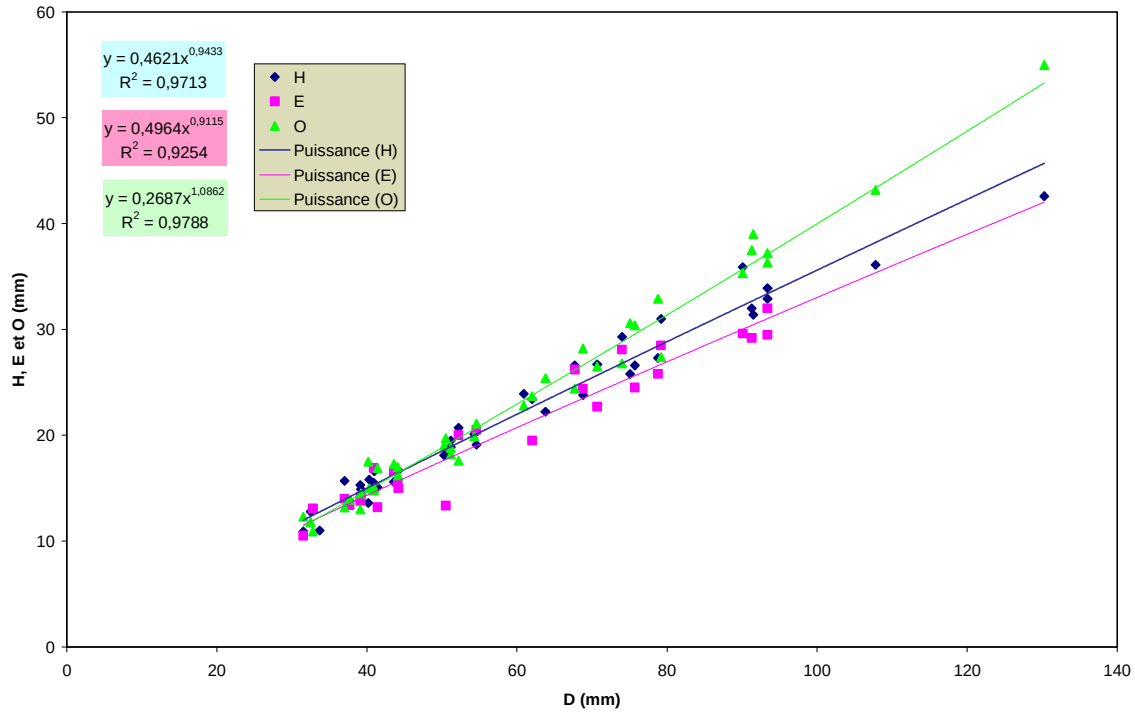


Figure 119. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras fouquei*.

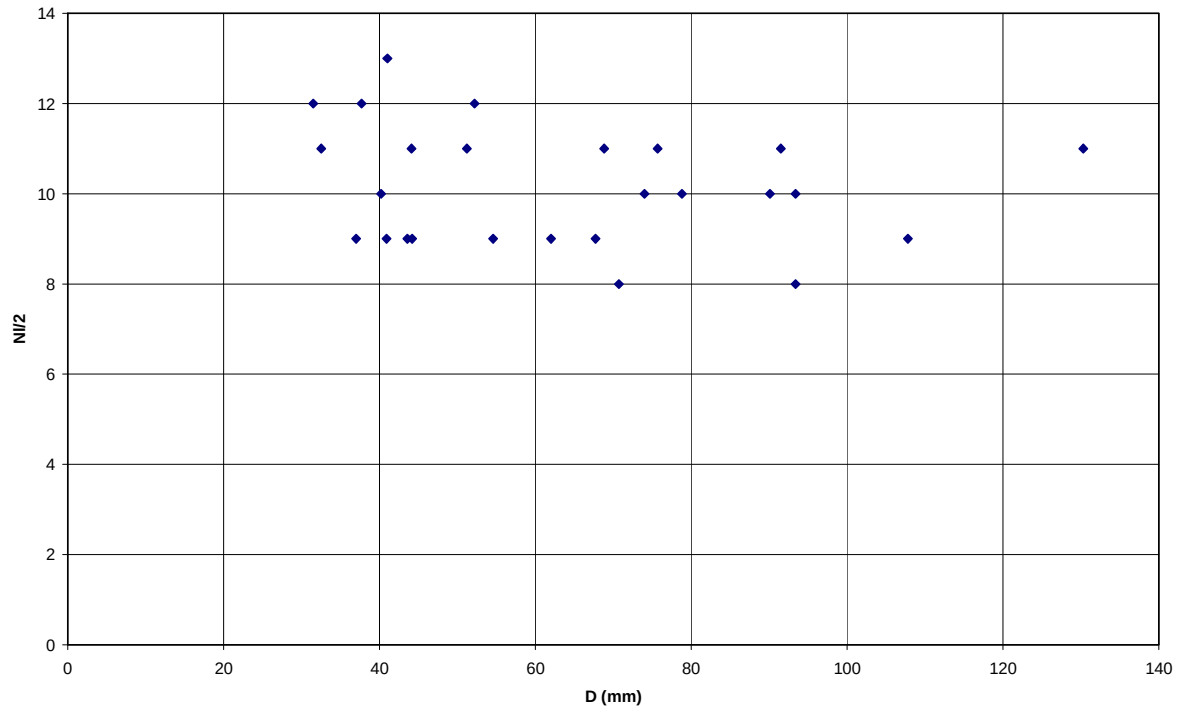


Figure 120. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras fouquei*.

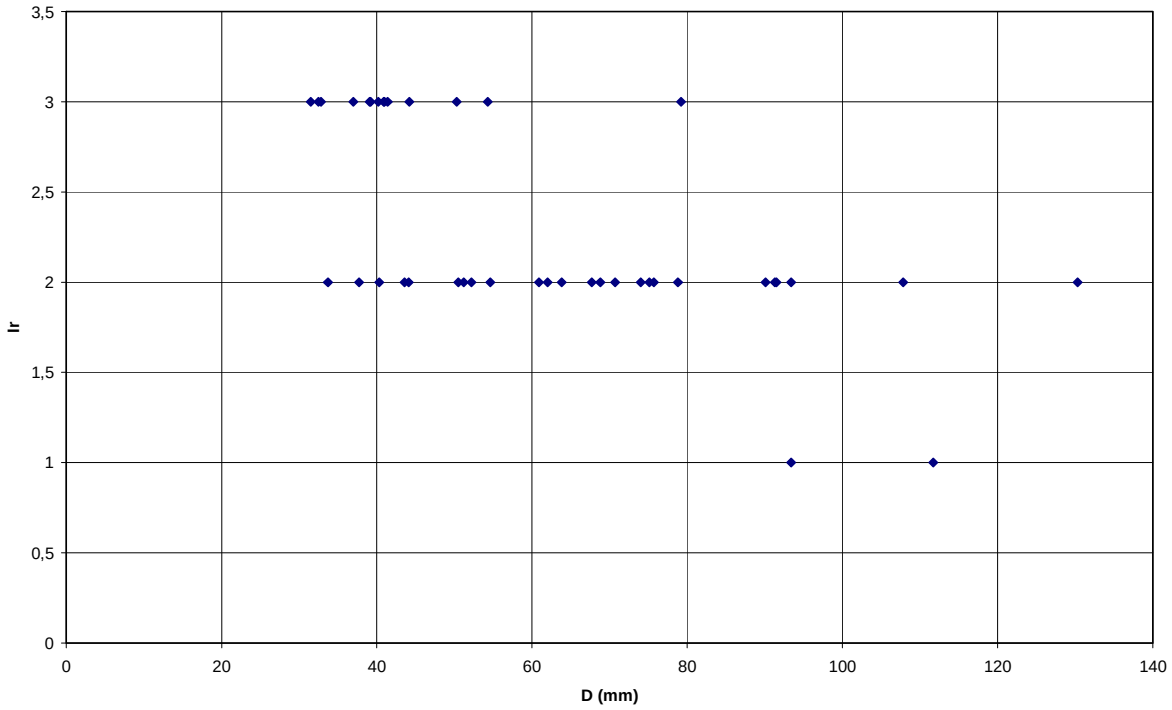


Figure 121. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras fouquei*.

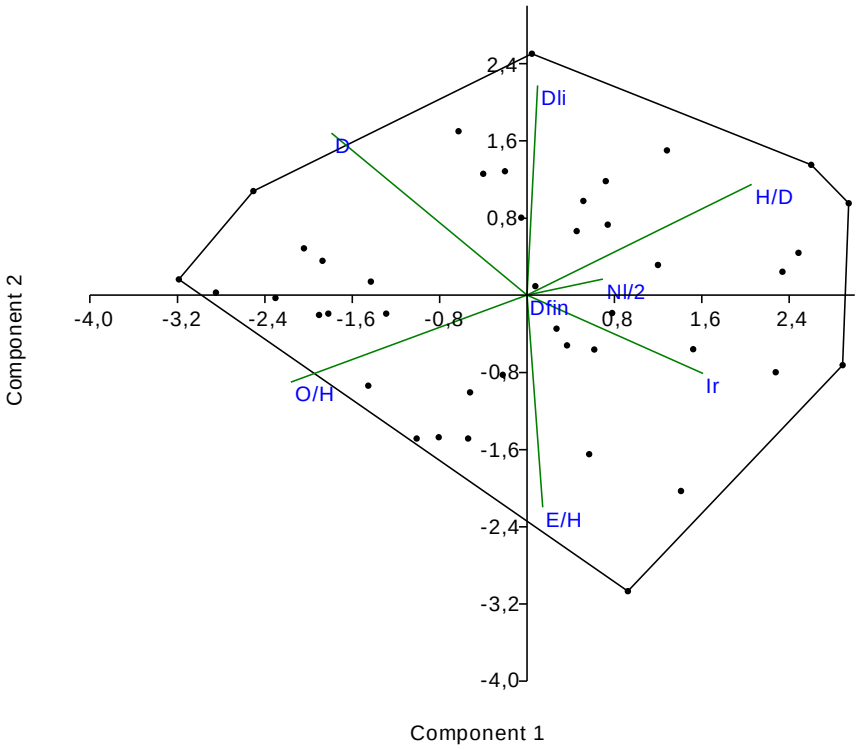


Figure 122. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras fouquei*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Gregoryceras pervinquieri (Spath, 1913)
(Pl. 66 à 72, Fig. 1-6)

Synonymie

? 1906. *Peltoceras toucasi* (d'Orbigny) ; Salfeld, pl. 12, fig. 11.
1907. *Peltoceras fouquei* Kilian ; Pervinquière, pl. 1, fig. 9.
1913. *Gregoryceras pervinquieri* nov. sp. ; Spath, p. 578.
1973. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Sapunov, pl. 6, fig. 1.
pars 1975. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Sequeiros, pl. 2, fig. 6, 7, 8–10 ?, pl. 3, fig. 11 *non* pl. 1, fig. 1–3 *nec* pl. 2, fig. 5.
1976. *Gregoryceras pervinquieri* (Spath) ; Lillo Beviá, pl. 5, fig. 3, 4.
1982. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) *pervinquieri* ; Balusseau & Cariou, pl. 1, fig. 2.
v 1984. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) *pervinquieri* ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 2.
v 1984. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 3.
v 1984. *Gregoryceras* aff. *fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 4, 5.
v 1986. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, pl. 1, fig. 2.
v, non 1986. *Gregoryceras* nov. sp. aff. *fouquei* (Kilian) ; Atrops & Benest, fig. 5, 6.
1990. *Gregoryceras (Gregoryceras)* nov. sp. ; Gygi, fig. 8.
pars 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) fouquei* (Kilian) ; Gygi & Hillebrandt, pl. 9, fig. 2, 4, *non* pl. 7, fig. 5, *non* pl. 9, fig. 3.
? 1991. *Gregoryceras (Gregoryceras) perplanatum* nov. sp. ; Gygi & Hillebrandt, pl. 7, fig. 2.
1994. *Gregoryceras* cf. *fouquei* (Kilian) ; Matyja, pl. 3, fig. 2.
v, pars 1995. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Branger et al., pl. 19, fig. 4.
2004. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; D'Arpa & Meléndez, pl. 1 fig. 6.
? 2004. *Gregoryceras* aff. *fouquei* (Kilian) ; D'Arpa & Meléndez, pl. 1, fig. 1, 2.
v 2004. *Gregoryceras fouquei* (Kilian) ; Bert, fig. 23.
v 2009. *Gregoryceras pervinquieri* Spath, 1913 ; Bert et al., p. 475-483, fig. 24-30.

Localité type : Sidi Goubrine (ou Gabrine), Zaghouan, Tunisie.
Strate type : calcaires rouges « tithoniens » d'après Pervinquière (1907), plus vraisemblablement oxfordiens.
Holotype : le spécimen de la collection Aubert, figuré par Pervinquière (1907 : pl. 1, fig. 9), qui n'a pas encore pu être retrouvé, malgré les recherches de R. Enay (cf. Bert et al., 2009). Il y a de bonnes raisons de penser qu'il a été seulement (et provisoirement) égaré dans le transfert entre l'Université Paris 6 et le Muséum National d'Histoire Naturelle.
Répartition stratigraphique : Oxfordien supérieur, Zone à Bifurcatus, Sous-zone à Stenocycloides.
Répartition géographique : *Gregoryceras pervinquieri* est au moins présent dans les pays suivants : France, Italie, Espagne, Tunisie, Algérie, Chili (?).
Diagnose émendée : espèce dimorphique.
Forme macroconque [M] évolute et de grande taille adulte (*D*=170-175 mm). On reconnaît cinq stades ontogéniques : (1) stade lisse presque inexistant (*D*=3 mm en moyenne) ; (2) stade à côtes rétroverses (jusqu'à environ *D*=20 mm) avec 2<*Ir*<3 ; (3) stade à côtes redressées sur les flancs (1<*Ir*< 2) et tubercules sur la zone marginale ventrale (jusqu'à *D*=70 mm) ; (4) stade à tubercules dédoublés (jusqu'à environ *D*=115 mm) ; (5) stade adulte sur la loge d'habitation à section plus s'arrondie.
Forme microconque [m] (environ *D*=100 mm) plus évolute et à croissance en hauteur plus faible. La rétroversion des côtes est en moyenne plus importante dans les tours internes que pour le macroconque.

Matériel étudié *(N=80)* : 4 exemplaires proviennent du Poitou (Centre-Ouest de la France), 6 du Sud-Est de la France, 37 ont été récoltés en Espagne, 16 en Algérie et 17 en Tunisie.
France (Poitou) collection Branger *(N=4)*
[m] : N°67.O, le Grand Breuil, Rouillé (86) et n°68.O, Bessines (79).
[M] : N°61.O, Rom (79) et n°Greg.3, les Bordes, Vanzay (79).
Sud-Est de la France *(N=6)*
[m] : N°AP54, collection Bert, la Garde (04), niveau 253-259.
[M] : N°AP53, collection Bert, la Garde (04), niveau 253-259 ; n°AT32, collection Bert, Plateau de Calern, La Pinée (06) ; n°AR78, collection Bert, Bézaudun-les-Alpes (06), *ex situ*. ; n°MOS446, collection Sélébran, Bézaudun-les-Alpes (06) ; n°FSL.102075, Guillestre (05).
Espagne *(N=37)*
[m] : Sierra de Crevillente, coupe d'Es Roix 1 (1978), province d'Alicante : n°FSL.176261, collection Azéma, éch. F1418, (1977, p. 98) ; n°FSL.176263, collection Azéma, éch. F1418, (1977, p. 98).
[M] : Sierra de Cazorla, Fuente del Tejo, province de Jaen : n°FSL.101523, collection Enay, calcaires grumeleux, en éboulis sous F3 ; Sierra de Cazorla, la Peña de los Alcones, province de Jaen : n°FSL.176838, collection Enay & Bourseau, niveau 75-ZO-6 (sommet) ; Sierra del Lugar, flanc oriental, province de Murcie : n°FSL.176568-176569, collection Azéma, éch. F3921, (Azéma, 1977, p. 41), niveau 9 ; Sierra de Crevillente, coupe d'Es Roix 1, province d'Alicante : n°FSL.176258, collection Azéma, éch. F925, (1977, p. 98) ; n°FSL.176259, collection Azéma, éch. F925, (*ibid*.) ; n°FSL.176260, collection Azéma, éch.F1418, (*ibid*.) ; n°FSL.176262, collection Azéma, éch. F1418, (*ibid*.) ; n°FSL.176264, collection Azéma, éch. F1418, (*ibid*.). ; N°FSL.176368, collection Bourseau, niveau 78-Roi-22b ; n°FSL.176370 à 176372, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20c ; n°FSL.176373, collection Bourseau, niveau 78-Roi-22b ; n°FSL.176374-176375, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20c ; n°FSL.176376, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20c ; n°FSL.176377, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20d ; n°FSL.176378, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20c ; n°FSL.176379, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20b ; n°FSL.176380, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20b ; n°FSL.176381, collection Bourseau, niveau 78-Roi-20b. Sierra de Crevillente, coupe d'Es Roix II (1968-70), province d'Alicante : n°FSL 176622, collection Enay, niveau 68-47-éboulis ; n°FSL.176623, collection Enay, niveau 68-47-éboulis ; n°FSL.176618, collection Enay, niveau 68-47-9b ; n°FSL.176062, collection Enay, niveau 68-47-9c_3 ; n°FSL.176063, collection Enay, niveau 68-47-9c_3 ; n°FSL.176064, collection Enay, niveau 68-47-9c_5. Sierra de Crevillente, flanc Sud de la cote 606, province d'Alicante : n°FSL.176113 à FSL.176119, collection Bourseau, niveau 78-Crev-11.
Algérie *(N=16)*
[m] : Jebel Bechtout, Aïn el Hamra, Nord de Tiaret : n°FSL.186217, collection Bénosman, 87-BECH-AH-20.
[M] : Région de Tiaret : n° FSL.102075, don de M. Welsch. Jebel Bechtout, Aïn el Hamra, Nord de Tiaret : n°FSL.186235, collection Bénosman, niveau 87-BECH-AH-(20')=28 ; n°FSL 186236, collection Bénosman, niveau 87-BECH-AH-20'=28 ; n°FSL.187141, collection Atrops, niveau B3 de Atrops & Benest, 1986. Bou Rheddou, rive gauche de l'Oued Kheneg, Nord de Tiaret : n°FSL.186120, collection Atrops, niveau 81-BR(E) 3 ; n°FSL.186220, collection Atrops, niveau 81-BR. GRIV-2. Bou Rheddou, rive droite de l'Oued Kheneg, Nord de Tiaret : n°FSL.186119, collection Atrops, niveau 80-BR-E-19 ; n°FSL.186121, collection Atrops, niveau 80-BR-E-17 ; n°FSL.186221, collection Atrops, Guelt Hallouf, coupe Est, niveau 80-BR-E-éboulis au dessus du niveau 10. Bou Rheddou, Kef el Frid, rive gauche de l'oued Abbad, Nord de Tiaret : n°FSL.186219, collection Atrops, niveau BR.GR III-12 ; n°FSL.186224, collection Atrops, niveau 81-BR-E, 1,50 m au dessus

du calcaire à Globigérines ; n°FSL.186225, collection Atrops, niveau 80-BR-E-10 inférieur ; n°FSL.186226, collection Atrops, niveau 80-BR-éboulis. Bou Rheddou, Kef el Frid, rive droite de l'oued Abbad, Nord de Tiaret : n°FSL.186218-1 et 2, collection Bénosman, niveau 87-BR-KF'-21 base ; n°FSL.186228, collection Bénosman, niveau 87-BR-KF'-21 base.

Tunisie *(N=17)*

[M] : Kef el Orma, sous le col entre le Kef el Orma et le Poste optique, vers 910-920 m, J. Zaghouan, Tunisie : n°FSL.142648, collection Enay, Fm Zaress, niveau ASGI=KE.35b sommet ; n°FSL.142649, collection Enay, Fm Zaress, niveau ASGI=KE.35b sommet ; n°FSL.142650, collection Enay, Fm Zaress, niveau ASGI=KE.35. Aïn Zeghir, ravin au-dessus du village, affleurement supérieur, vers 810-820 m, J. Zaghouan, Tunisie : n°FSL.142656, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGII-c. 32-35 ; n°FSL.142657, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGII-c. 32-35 éboulis ; n°FSL.142658, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGII-c. 32-35. Kef el Blidah, sous la cote 620 à l'Est du Kef, J. Zaghouan, Tunisie : n°FSL.142330, collection Enay, Fm. Zaress, niveau 633-9b ; n°FSL.142331, collection Enay, Fm. Zaress, niveau 633-9c. Jebel Bent Saïdane, Tunisie : n°FSL.142236, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.49 ; n°FSL.142244, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.50 ; n°FSL.142245, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.50 ; n°FSL.142246, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.50 ; n°FSL.142247, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.50 ; n°FSL.142248, collection Enay, Fm. Zaress, niveau BS.50. Jebel Zaress, cote 572, Tunisie : n°FSL.142496, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ZI-174 ; n°FSL.142497, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ZI-174 ; n°FSL.142498, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ZI-175.

n°spécimen [M]	*Dfin* *Dph* *Dli*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	O/H	Ir	Nl	Nl/2	Nv	Nv/2	α(°)
Greg3	? ? ?	?	39,3	38,8	?	?	?	?	0,99	?	1	?	?	?	?	
61.O	95,5 84,6 4,5	95,5 84,6 70,5	34,9 30,6 25,8	? 26,7 22,8	38,1 34,8 28,1	0,37 0,36 0,37	? 0,32 0,32	0,40 0,41 0,40	? 0,87 0,88	1,09 1,14 1,09	1 1 2	18 18 19	9 9 10	41 40 38	21 21 20	 45° 80°
FSL186235	44,4 tc. ?	44,4 34,1	16,0 12,6	? ?	17,9 13,3	0,36 0,37	? ?	0,40 0,39	? ?	1,12 1,06	1 2	? ?	9 ?	? ?	19 ?	100°
FSL187141	? ? 6,00	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL186236	24,2 tc. 5,7	24,2 18,2	9,6 7,3	8,5 7,7	8,1 6,1	0,40 0,40	0,35 0,42	0,33 0,33	0,89 1,06	0,85 0,83	3 3	19 ?	9 9	32 ?	16 15	130°
FSL186119	53 c. 37 3,0	53 22,8	18,4 9,1	? ?	20,8 8,9	0,35 0,40	? ?	0,39 0,39	? ?	1,13 0,98	2 2	? 17	9 9	? ?	18 ?	360°
FSL186121	40,1 tc. 4,3	40,1 31,2 27,7	15,2 11,4 10,2	16,7 ? 11,3	15,8 12,9 11,1	0,38 0,36 0,37	0,42 ? 0,41	0,39 0,40 0,40	1,10 ? 1,11	1,04 1,13 1,09	2 2 2	20 19 ?	11 10 10	29 ? ?	16 14 12	90° 70°
FSL186218	37,7 tc. 5,0	37,7 29,5	14,6 11,3	13,1 11,0	13,4 10,6	0,39 0,38	0,35 0,37	0,36 0,36	0,90 0,98	0,92 0,94	2 2	23 ?	12 10	35 ?	17 ?	90°
FSL186228	28,3 tc. ?	28,3	11,2	10,6	10,3	0,40	0,38	0,36	0,95	0,92	3	?	?	?	?	
FSL186224	71,6 tc. ?	71,6	24,2	?	29,7	0,34	?	0,42	?	1,23	2	?	10	?	24	
FSL186220	40,7 tc. ?	40,7	14,6	?	15,4	0,36	?	0,38	?	1,05	2	?	?	?	?	

FSL186226	34,3 tc. ?	34,3	12,8	?	12,4	0,37	?	0,36	?	0,97	2	?	?	?	?	
FSL186227	c.32 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL186221	c. 36,5 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	
FSL186120	44,0 tc. ?	44,0 36,3 32,3	15,8 13,1 10,7	12,6 12,7 10,1	17,9 14,8 13,4	0,36 0,36 0,33	0,29 0,35 0,31	0,41 0,41 0,41	0,80 0,97 0,95	1,13 1,13 1,25	2 2 2	25 25 ?	13 14 11	39 ? ?	20 20 19	90° 70°
FSL186219	c. 40,3 tc. 5,0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	
FSL142649	71 47,3 ?	71 55,7 47,3	25,3 21,6 18,7	? ? ?	27,8 21 18,4	0,36 0,39 0,40	? ? ?	0,39 0,38 0,39	? ? ?	1,10 0,97 0,98	1 2 ?	21 21 21	? 12 11	? ? ?	21 ? ?	90° 75°
FSL142648	142,4 107,3 ?	142,4 107,3 91,6	46,7 36 32	41,5 ? 25	65,2 55,6 41,3	0,33 0,34 0,35	0,29 ? 0,27	0,46 0,52 0,45	0,89 ? 0,78	1,40 1,54 1,29	2 2 2	18 ? ?	10 ? ?	37 ? ?	19 19 18	115° 85°
FSL142658	113,5 96 ?	113,5 81,6	37,6 29,1	34,3 26,82	48 31,8	0,33 0,36	0,30 0,33	0,42 0,39	0,91 0,92	1,28 1,09	2 1	? ?	? ?	40 ?	20 ?	135°
FSL142331	47,4 43 0 ?	47,4 43	16,4 15	? ?	19,1 16,6	0,35 0,35	? ?	0,40 0,39	? ?	1,16 1,11	2 2	? ?	12 11	34 ?	18 18	40°
FSL142496	26,7 tc. ?	26,7	10,2	10,8	9,9	0,38	0,40	0,37	1,06	0,97	1	?	?	27	15	
FSL142497	c. 46 tc. ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	
FSL142498	30,5 tc. 0	30,5 22,1	13 9,5	10,9 9	10 8,2	0,43 0,43	0,36 0,41	0,33 0,37	0,84 0,95	0,77 0,86	1 2	20 ?	12 ?	35 ?	19 ?	145°
FSL176062	c. 51,3 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	
FSL176063	91,1 82,3 ?	91,1 70,9 49,2	32,3 23,7 18,4	? ? 16,3	40,5 28,5 17,7	0,33 0,33 0,37	? ? 0,33	0,41 0,40 0,36	? ? 0,88	1,25 1,20 0,96	1 2	? ? ?	? ? ?	? 37 ?	? 20 17	150° 150°
FSL176064	91,34 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL176062	c. 51,3 ? ?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
FSL176258	51,8 tc. ?	51,8 37,7	18,2 14,2	? ?	19,6 13,5	0,35 0,38	? ?	0,38 0,36	? ?	1,08 0,95	2 2	14 13	8 7	38 ?	20 19	130°
FSL176618	c.82 tc. ?	82	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	47	25	
FSL176623	43,2 tc. ?	43,2	16	16,2	16	0,37	0,38	0,37	1,01	1,00	2	?	?	?	22	
FSL176113	37,5 tc. 0 ?	37,5	14,9	14,1	14,4	0,40	0,38	0,38	0,95	0,97	2	20	12	?	21	
FSL176378	33,3 tc. ?	33,3	13	13,4	11,8	0,39	0,40	0,35	1,03	0,9	2	?	?	?	18	
FSL176377	56,1 tc. ?	56,1 39	20 14	? ?	23,2 15,6	0,36 0,36	? ?	0,41 0,40	? ?	1,16 1,11	1 1	? ?	? ?	31 30	17 15	145°
FSL176379	c.24,3 tc. ?	24,3	8,8	?	9,1	0,36	?	0,37	?	1,03	3	?	?	?	?	

FSL176373	60,8 tc. ?	60,8 45	21,5 17,4	22,4 15,4	23,3 17,8	0,35 0,39	0,37 0,34	0,38 0,39	1,04 0,89	1,08 1,02	1 1	? ?	? ?	40 ?	20 20	135°
FSL176380	23,3 tc. ?	23,3	9,7	10,74	7,52	0,42	0,46	0,32	1,10	0,77	1	?	?	14	?	
FSL176368	114,7 tc. ?	114,7 79,5 57,7	36 28,5 21,6	? ? ?	48,4 32 22,4	0,31 0,36 0,37	? ? ?	0,42 0,40 0,39	? ? ?	1,34 1,12 1,04	1 1 1	? ? ?	? ? ?	? 40 ?	? 20 19	140° 150°
FSL101523	33,72 ? ?	33,72	11	?	?	32,62	?	?	?	?	2	?	?	?	17	
FSL142656	c. 79 c. 79 ?	80	29,5	26,3	37,8	0,37	0,33	0,47	0,89	1,28	1	?	?	?	18	
FSL142657	103,8 89,5 ?	103,8 76,8 65,2	34,5 29,4 22,5	? ? ?	43,8 32,7 28,7	0,33 0,38 0,35	? ? ?	0,42 0,43 0,44	? ? ?	1,27 1,11 1,28	? 1 1	? ? ?	? ? ?	? ? ?	? ? ?	105° 100°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,37* *0,0007* *0,026* *7,09*	*0,36* *0,0022* *0,047* *13,13*	*0,39* *0,0012* *0,035* *8,97*	*0,95* *0,0082* *0,091* *9,55*	*1,08* *0,0238* *0,154* *14,25*						
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9643 *0,09641*	0,9829 *0,921*	0,9409 *0,009314*	0,9556 *0,2927*	0,9806 *0,5121*						

Tableau 31. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras pervinquieri* forme macroconque [M].

n°spécimen [m]	*Dfin* *Dph* *Dli*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Ir*	*Nl*	*Nl/2*	*Nv*	*Nv/2*	*α*(°)
68.O	44,1 29,8 4,0	44,1 36,0 29,8	14,5 11,9 10,1	14,5 12,3 10,2	19,5 15,5 12,5	0,31 0,33 0 ,34	0,33 0,34 0,34	0,44 0,43 0,42	1,00 1,04 1,01	1,34 1,31 1,24	2 2 3	19 19 18	10 10 9	40 38 38	20 21 20	90° 90°
67.O	33,2 tc. 15	33,2 28,1	11,1 9,06	11,4 10,7	14,1 11,3	0,33 0,32	0,34 0,38	0,42 0,40	1,03 1,18	1,27 1,24	3 3	20 ?	11 10	30 ?	15 15	90°
FSL186217	68,4 tc. ?	68,4 57,4 54,5	21,5 16,9 16,2	? ? ?	31,1 26,8 25,3	0,31 0,29 0,30	? ? ?	0,46 0,47 0,47	? ? ?	1,45 1,59 1,56	1 1 1	17 18 ?	9 8 9	34 ? ?	18 17 18	90° 50°
FSL176263	28,6 tc. 0	28,6	10,3	13,1	11,4	0,36	0,46	0,40	1,27	1,11	1	16	9	?	?	
FSL176261	53,2 ? ?	53,2	16,9	?	24,7	0,32	?	0,46	?	1,46	2	?	?	?	?	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,32* *0,0004* *0,020* *6,31*	*0,37* *0,0025* *0,050* *13,62*	*0,44* *0,0007* *0,027* *6,20*	*1,09* *0,0122* *0,111* *10,16*	*1,36* *0,0237* *0,154* *11,34*						
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,9776 *0,9511*	0,7279 *0,01201*	0,8987 *0,212*	0,8083 *0,06975*	0,9545 *0,7216*						

Tableau 32. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras pervinquieri* forme microconque [m].

Description

Deux types morphologiques sont reconnus chez *Gregoryceras pervinquieri*. Ils sont interprétés ici comme l'expression probable d'un dimorphisme intraspécifique : les spécimens adultes de grande taille (ici macroconques) *vs* les spécimens adultes de petite taille (ici microconques). Les formes de type microconque sont différentiées de leurs macroconques supposés par leur croissance plus lente et l'ouverture plus rapide de leur ombilic au cours de la croissance. Sur l'ACP (Fig. 126), les deux morphes occupent un espace contiguë, mais clairement distinct. Les deux types morphologiques sont décrits séparément.

Formes macroconques [M]

Sur les 67 spécimens de ce groupe, trois peuvent être considérés comme des adultes en fin de croissance (n°FSL.142648, FSL.176368 et Greg.3, Pl. 67, Fig. 2 ; Pl. 71, Fig. 1 ; Pl. 66, Fig. 1), avec un diamètre final extrapolé de 170 à 175 mm. Tous les autres spécimens étudiés sont soit des tours internes totalement cloisonnés, soit des individus immatures avec une partie de la loge d'habitation, mais qui ne présentent aucun critère de maturité. La coquille est évolute et le recouvrement des tours est presque inexistant. La croissance en hauteur et en épaisseur est importante avec une moyenne de *H/D*=0,37 et de *E/D*=0,36 (R^2 de 0,96 à 0,99). Sur les graphiques d'analyses bivariées (Fig. 123), on remarque que la variation de croissance de *H*, *E* et *O* est presque isométrique dans les tours jeunes, mais qu'au delà de 90-100 mm de diamètre les courbes de tendance sont de type allométriques (courbe moyenne de type $Y=bD^a$, avec *p(a=1)* proche de 0). La variation de croissance des coquilles se fait sans rupture de pente et va dans le sens d'une ouverture de l'ombilic pour les plus grandes valeurs de *D*. L'ornementation est toujours très marquée ; le nombre de côtes ventrales augmente rapidement dans un premier temps (jusqu'à 50–60 mm de diamètre), puis se stabilise ensuite, et le nombre de côtes latérales reste relativement stable (Fig. 124). Au cours de la croissance, on peut reconnaître cinq stades ontogéniques successifs.

- Le stade lisse est presque inexistant (*D*=3 mm en moyenne). Il est limité aux tous premiers tours de la coquille.

- Les tours suivants, jusqu'à 20 mm de diamètre environ, sont occupés par le stade à côtes rétroverses. La section des tours est variable, avec des flancs légèrement convexes à faiblement convergents (jamais concaves) et le ventre plus ou moins arrondi. L'ornementation est assez fine : les côtes primaires généralement rétroverses sont visibles sur le mur ombilical ; sur le rebord péri-ombilical, elles sont la plupart du temps bifurquées (ou trifurquées) au niveau d'un renflement bulliforme allongé. Les côtes latérales sont rétroverses (*Ir* de 2 à 3 – Fig. 125) ; elles se renforcent et s'élargissent au sommet des flancs, puis traversent le ventre, presque droites.

- De 20 à 70mm de diamètre environ, les côtes se redressent sur les flancs (*Ir* de 2 à 1 – Fig. 125) et se rigidifient. Sur le mur ombilical, les côtes primaires sont rectiradiées tandis qu'apparaît un renflement tuberculiforme bien marqué au niveau de la marge péri-ventrale ; ce dernier se détache très nettement sur les tours plus grands. Les côtes sont toujours plus fortes sur le ventre. La section devient plus carrée par accroissement en hauteur du mur ombilical et les flancs qui s'aplatissent tout en restant légèrement convergents.

- A partir de 70 mm de diamètre environ et sur le reste du phragmocône, la section redevient sub-trapézoïdale arrondie par évasement progressif du mur ombilical et augmentation de la courbure ventrale. Sur les flancs, le redressement des côtes se poursuit, parallèlement à leur renforcement sur le ventre. Au milieu du ventre, on y note une très légère inflexion vers l'arrière. Le renflement tuberculiforme péri-ventral se dédouble dans le sens radial.

- Sur la loge d'habitation adulte, la section s'arrondit encore d'avantage. À l'approche du péristome, les côtes redeviennent rétroverses et semblent s'affaiblir sur les flancs. La variabilité concerne essentiellement l'épaisseur de la coquille et surtout l'aspect de l'ornementation qui peut être plus ou moins robuste ou gracile.

Formes microconques [m]

Seuls 6 exemplaires peuvent être rapportés à cette forme. Le plus grand (n°FSL.186217, Pl ; 70, Fig. 1) est encore totalement cloisonné au diamètre de 68 mm. On y observe toutefois clairement le rapprochement des deux dernières cloisons, ce qui est habituellement considéré comme un critère de maturité chez les Ammonoidea (Makowski, 1962a, 1962b ; Callomon, 1963) et en particulier chez les Peltoceratinae (Bonnot, 1995). Par extrapolation, la loge d'habitation complète de ce spécimen pourrait atteindre environ 100 mm. Les autres

spécimens sont tous cloisonnés, sauf le no 68.O (Pl. 67, Fig. 1) qui est un juvénile avec une loge d'habitation immature de 220°.
La coquille est plus évolute que chez les formes de type macroconque avec un rapport *O/D*=0,44, un recouvrement des tours extrêmement réduit et une croissance en hauteur des tours plus faible : *H/D*=0,32 (R^2 de 0,98 à 0,99). Les représentations graphiques basées sur les données numériques, montrent les mêmes types de relations d'allométrie que pour les spécimens macroconques (Fig. 123), sauf pour *E=f(D)*, mais ce dernier point est à considérer avec précaution étant donné le peu de valeur de *E* et la déformation de certains spécimens (R^2 très faible à 0,49). L'ouverture de l'ombilic s'accroît cependant plus rapidement au cours de la croissance. L'ornementation est du même type que chez les macroconques, mais la rétroversion des côtes est en moyenne plus importante dans les tours internes et leur redressement est plus précoce à diamètre égal. Le dédoublement du tubercule latéro-ventral est également un peu plus précoce, autour de 60 mm de diamètre. La loge d'habitation adulte n'est pas connue. Les spécimens n°67.O (Pl. 68, Fig. 2) et AP54 présentent un stade lisse bien plus développé que chez les autres spécimens (jusqu'à 15 mm de diamètre) ; ce phénomène pourrait être relié à d'autres anomalies ornementales, telles que côtes tronquées, disposition en zigzag de certaines côtes ventrales, renflement asymétrique anormal d'une côte ventrale, qui font penser à des spécimens tératologiques. Sur l'ACP (Fig. 126), les microconques sont principalement concentrés vers les hautes valeurs de *O/H* et *E/H*, à l'opposé du vecteur *H/D*.

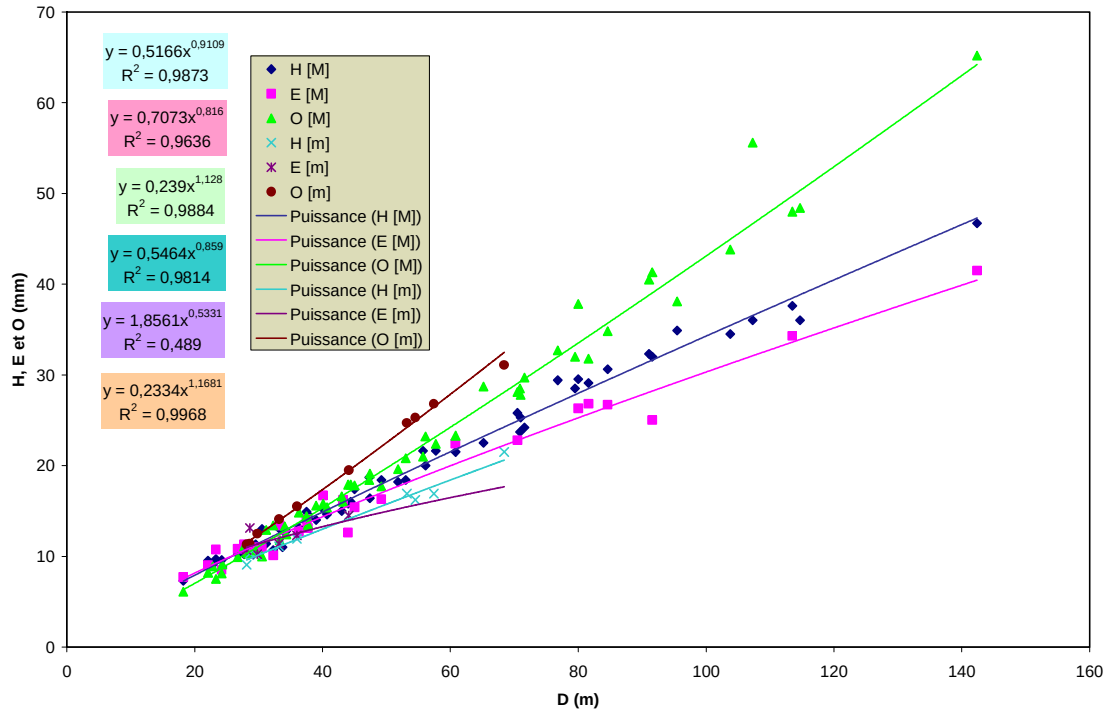


Figure 123. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras pervinquieri*.

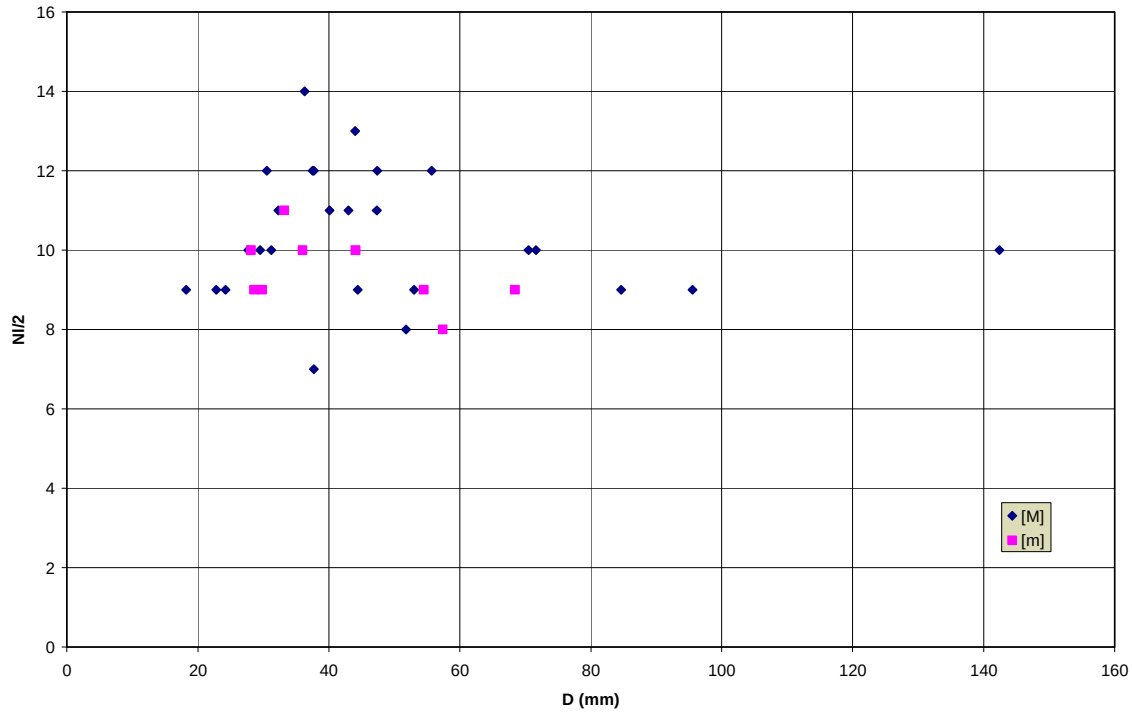


Figure 124. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras pervinquieri*.

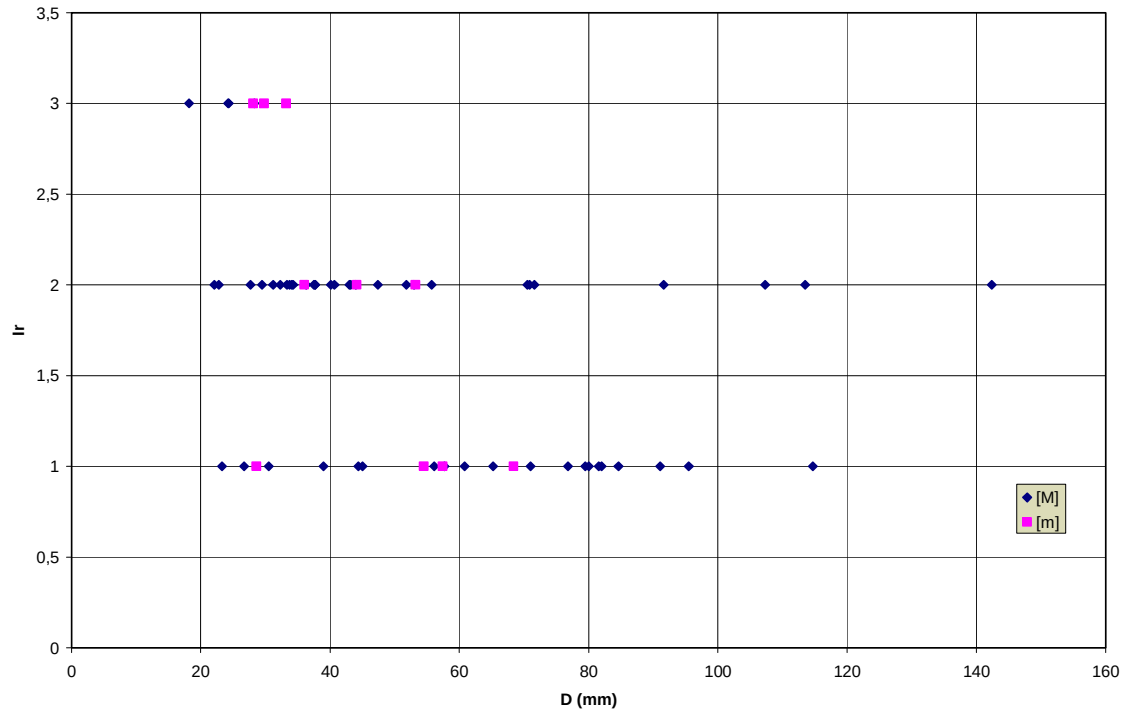


Figure 125. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras pervinquieri*.

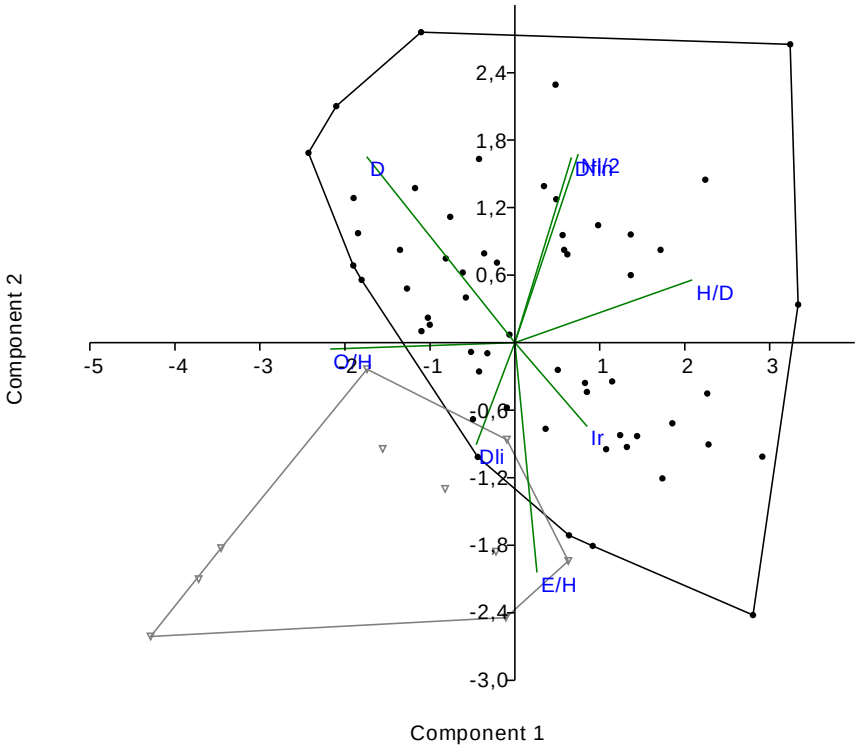


Figure 126. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras pervinquieri*. En noir les macroconques, en gris les microconques.

Rapports et différences

Par rapport à *Gregoryceras fouquei*, *G. pervinquieri* est légèrement plus grand. C'est la seule espèce de *Gregoryceras* où il a été possible à ce jour de reconnaître véritablement une différentiation dimorphique. Au niveau ornemental, le stade ontogénique lisse, commun à toutes les espèces de *Gregoryceras* plus anciennes, est ici presque absent. Le stade à côtes rétroverses est plus réduit (20 mm au lieu de 50 mm de diamètre en moyenne) et les côtes sont d'une manière générale plus droites. Les tubercules costaux péri-ventraux sont aussi plus précoces et mieux marqués. Dans les tours internes des formes de grande taille, ces tubercules se détachent nettement sur le tour suivant, ce que l'on n'observe pas chez l'espèce de Kilian. De plus, leur dédoublement est plus précoce : il s'opère dès 70 mm de diamètre.

Gregoryceras benosmanae Bert, Enay & Atrops, 2009
(Pl. 72, Fig. 7 ; Pl. 73)

Synonymie

v 1986. *Gregoryceras* nov. sp. aff. *fouquei* ; Atrops et Benest, fig. 5, 6.
v 1990. *''Gregoryceras'' bechtoutensis* nov. sp. ; Bénosman, pl. 2, fig. 7, 8 et 15, 16, *nomen nudum*.
v 2009. *Gregoryceras benosmanae* nov. sp. ; Bert et al., p. 483-485, fig. 30(p-r)-31.

Dérivation du nom : L'espèce est dédiée à Mlle Bénosman qui, la première, a reconnu qu'elle était nouvelle. Son travail de thèse restant inédit, le nom proposé alors n'est pas valide et le nouveau nom retenu est une forme de reconnaissance de son travail.

Holotype : spécimen n°FSL.142589, collection Enay (Pl. 36, Fig. 1), déposé à l'Université Claude-Bernard Lyon 1.
Paratypes : spécimens n°FSL.187144 (Pl. 35, Fig. 7) et FSL.186229 (Pl. 36, Fig. 3), collection Atrops, et les n°FSL.142599 (Pl. 36, Fig. 4) et FSL.142652 (Pl. 36, Fig. 5), collection Enay, tous déposés à l'Université Claude-Bernard Lyon 1.
Localité type : Kef el Orma, vers 910-920 m, Jebel Zaghouan (Tunisie).
Strate type : niveau KE=36 (base) de Kef el Orma (Formation Zaress).
Répartition stratigraphique : Oxfordien supérieur, Zone à Bifurcatus, Sous-zone à Grossouvrei.
Répartition géographique : *Gregoryceras benosmanae* est présent au moins en France, en Algérie, en Tunisie et en Espagne.
Diagnose : espèce évolute de taille adulte inconnue. L'ornementation apparaît dès les premiers tours : il n'existe pas de stade ornemental lisse. La partie connue du phragmocône présente une section sub-trapézoïdale à flancs plats et faiblement convergents vers le ventre (morphotype gracile), ou une section épaisse à flancs bombés (morphotype robuste). Les côtes sont fortes et radiales (sur les flancs et le ventre) dès les tours internes, avec *Ir*=1 dans tous les cas. Il existe souvent sur la zone péri-ombilicale un tubercule plus ou moins bien défini et un tubercule proéminent au niveau de la zone péri-ventrale. Ce dernier fait son apparition précocement au cours de l'ontogenèse et opère rapidement son dédoublement dans les tours internes, entre 30 et 40 mm de diamètre environ.

Matériel étudié *(N=7)* : 1 exemplaire provient du Sud-Est de la France, 1 d'Espagne, 2 d'Algérie et 3 de Tunisie.
Sud-Est de la France *(N=1)* : Spécimen non numéroté, collection Coullet, Chabrières (04), non repéré.
Espagne *(N=1)* : N°FSL.101520, collection Enay, Fuente de Tejo, Sud-est de Cazorla, province de Jaen, Espagne, calcaires grumeleux, éboulis sous F3.
Algérie *(N=2)* : N°FSL.187144, collection Atrops, J. Bechtout, Nord de Tiaret, Ain el Hamra, 70-BECH-AR<, niveau B4 ; n°FSL.186229, collection Atrops, Bou Rheddou, rive droite de l'Oued Kheneg, au Nord de Tiaret, niveau 81-BR-E, éboulis inférieurs.
Tunisie *(N=3)* : Kef el Orma, sous le col entre le Kef el Orma et le Poste optique, vers 910-920 m, J. Zaghouan, Tunisie : n°FSL.142589 (Holotype), collection Enay, Fm. Zaress, niveau KE=36 base ; n°FSL.142599, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGI=KE36 base ; n°FSL.142652, collection Enay, Fm. Zaress, niveau ASGI=KE35c/36?.

n°spécimen	*Dfin* *Dph* *Dli*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Ir*	*Nl*	*Nl/2*	*Nv*	*Nv/2*	α(°)
FSL142589	74,1	74,1	27	24	30,3	0,36	0,32	0,41	0,89	1,12	1	19	11	36	19	90°
(Holotype)	tc.	58,8	20,7	18,2	23	0,35	0,31	0,39	0,88	1,11	1	19	10	/	18	
	<4															
FSL101520	60	60	22	22	24,2	0,37	0,37	0,40	1,00	1,10	1	/	/	/	13	115°
	45,1	45,1	16,8	17,4	17,8	0,37	0,39	0,40	1,03	1,06	1	/	/	/	/	70°
	0?	38	13,7	/	15,5	0,36	/	0,41	/	1,13	1	/	/	/	/	
FSL186229	43,6	43,6	16,6	15,8	17,1	0,38	0,36	0,39	0,95	1,03	1	/	/	/	/	
	tc.	30,7	11,5	10,3	11,7	0,38	/	0,38	/	1,01	1	17	9	22	11	150°
	/	25,7	9,4		9,9	0,36	0,40	0,38	1,10	1,06	1	/	6	/	10	90°
FSL187144	62,0	62,0	24,1	28,0	22,1	0,39	0,45	0,36	1,16	0,92	1	23	14	29	16	
	tc.	47,0	17,1	/	18,9	0,36	/	0,40	/	1,11	1	21	13	27	16	90°
	/															
FSL142599	53	53	19,1	/	21,1	0,36	/	0,40	/	1,11	/	/	/	/	/	130°
	tc.	39,1	14,1	11,8	16,2	0,36	0,30	0,41	0,84	1,15	1	/	/	/	/	
	/															
FSL142652	44	44	15,5	/	18,8	0,35	/	0,43	/	1,21	1	/	/	/	/	
	/															
	/															
Coullet	44	44,0	16,5	/	17	0,38	/	0,39	/	1,03	1	/	/	27	17	100°
	32,5	32,5	12,3	/	13	0,38	/	0,40	/	1,06	1	/	/	/	/	
	0															

Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. Var.*						*0,37* *0,0002* *0,012* *3,33*	*0,36* *0,0028* *0,053* *14,79*	*0,40* *0,0003* *0,016* *4,12*	*0,96* *0,0120* *0,110* *11,37*	*1,08* *0,0047* *0,069* *6,34*	*1* *(min=1* *max=1)*					
Shapiro-Wilk W *p(normal)*						0,8952 *0,08047*	0,9297 *0,5485*	0,9463 *0,4682*	0,9393 *0,6327*	0,9577 *0,6528*						

Tableau 33. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Gregoryceras benosmanae*.

Description

Seuls sept spécimens ont été récoltés. Le seul qui présente une partie de sa loge d'habitation (n°FSL.101520, Pl. 73, Fig. 2), sur 115°, est un juvénile incomplet. Le plus grand spécimen (n°FSL.142589, Pl. 73, Fig. 1) est totalement cloisonné pour un diamètre de 74 mm, la taille adulte étant inconnue. Dans cette limite, on observe que la variation de croissance de *H*, *E* et *O* est isométrique (0,86608>*p(a=1)*>0,77306 – Fig. 127), sans variation dans la construction de la coquille, avec des coefficient de corrélation très élevé (sauf pour *E=f(D)* ; 0,66<R^2<0,99). La coquille est évolute avec un très faible recouvrement des tours (*O/D*=0,40 en moyenne) et la croissance en hauteur et en épaisseur des tours est forte avec des rapports *H/D* et *E/D* en moyenne supérieurs à 0,36 dans les deux cas. L'ornementation est présente dès les premiers tours (il n'existe pas de stade lisse – Fig. 128) ; elle est forte et radiale ou quasi-radiale, avec un indice de rétroversion des côtes *Ir*=1 dans tous les cas (Fig. 129), même à très petit diamètre. L'occupation de l'espace morphologique sur l'ACP est homogène (Fig. 130). On reconnaît deux variants morphologiques extrêmes qui s'individualisent dès les tours les plus internes et qui sont reliés par tous les intermédiaires ; ils sont principalement différentiés par l'épaisseur de la coquille : les formes graciles avec un rapport *E/H*<1 et les formes robustes avec *E/H*>1.

- *Morphotype gracile* : la coquille semble toujours plus ou moins comprimée avec une hauteur de tour plus grande que son épaisseur. Le mur ombilical est presque droit à très faiblement incliné vers les flancs. La section est de forme sub-trapézoïdale avec des flancs plats qui convergent faiblement vers le ventre étroit et généralement arrondi. Tout comme la zone péri-ombilicale, la zone péri-ventrale est bien individualisée et anguleuse. L'ornementation est constituée de côtes qui prennent naissance sur le mur ombilical : elles y sont assez peu exprimées, larges, courtes et toujours droites. Sur le rebord ombilical, elles s'épaississent jusqu'à former un renflement nettement tuberculiforme, mais quelques fois émoussé. Il est fréquent d'observer des bifurcations à ce niveau. Les côtes latérales sont droites et bien marquées, sans jamais être tranchantes ; des intercalaires apparaissent fréquemment sur le milieu du flanc. Sur le haut des flancs, les côtes sont toutes semblables et forment un tubercule péri-ventral proéminent. Ce tubercule apparaît précocement au cours de l'ontogenèse et on observe rapidement son dédoublement. Sur le ventre, les côtes sont renforcées et restent parfaitement droites.

- *Morphotype robuste* : il diffère du précédent par une épaisseur du tour toujours plus importante ou voisine de sa hauteur. La coquille a alors un aspect déprimé et la section est plus carrée, voire quadratique arrondie. Le mur ombilical est généralement plus évasé que pour la forme précédente ; les flancs sont plus bombés et le ventre est plus large et arrondi. Si la zone péri-ventrale reste bien individualisée, ce n'est pas le cas de la zone péri-ombilicale qui est mal définie. Les côtes sont évanescentes sur le mur ombilical ; elles démarrent vraiment à partir du rebord ombilical, peu avant ou au niveau du renflement tuberculiforme. Celui-ci n'est pas toujours très bien défini et est rarement aussi proéminent que chez le morphotype gracile. À ce niveau, les bifurcations sont rares et les côtes restent le plus souvent simples et sans intercalaire. Sur les flancs, elles sont parfaitement droites, bien marquées et quelques fois saillantes. Sur le haut des flancs, la plupart des côtes sont semblables et forment un tubercule péri-ventral très proéminent. Comme pour le morphotype gracile, ce tubercule

est très précoce au cours de l'ontogenèse et tend à se dédoubler dans les mêmes conditions. Bien que le ventre soit plus large, les côtes présentent le même aspect que précédemment.

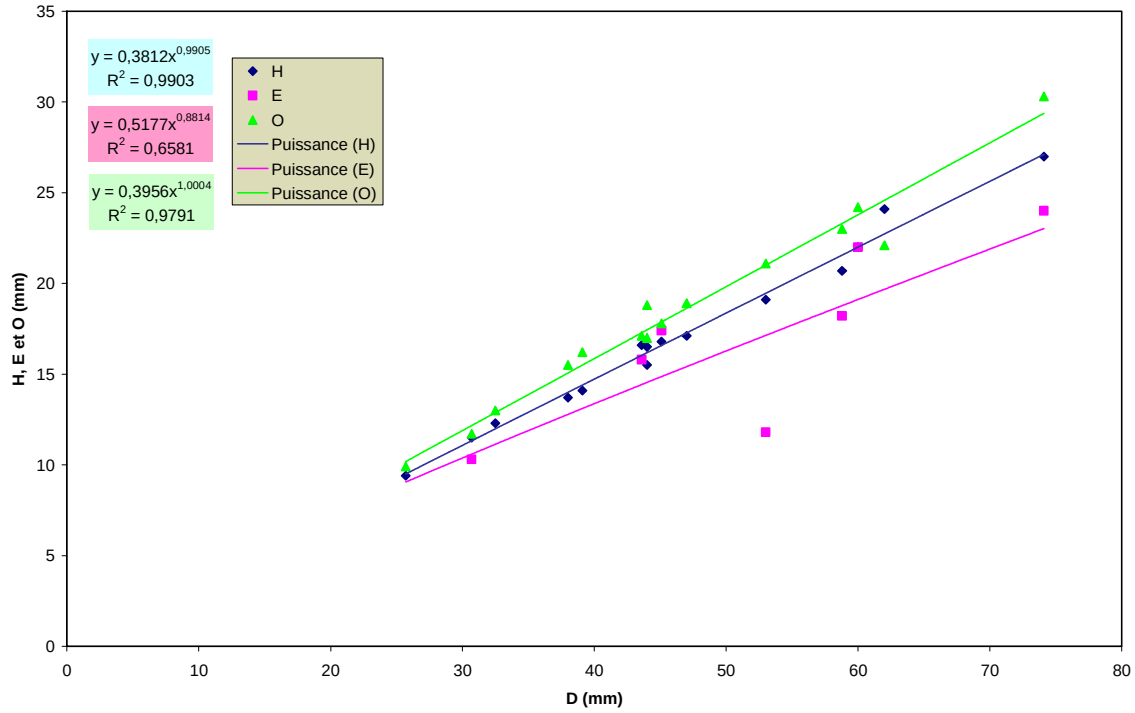


Figure 127. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Gregoryceras benosmanae*.

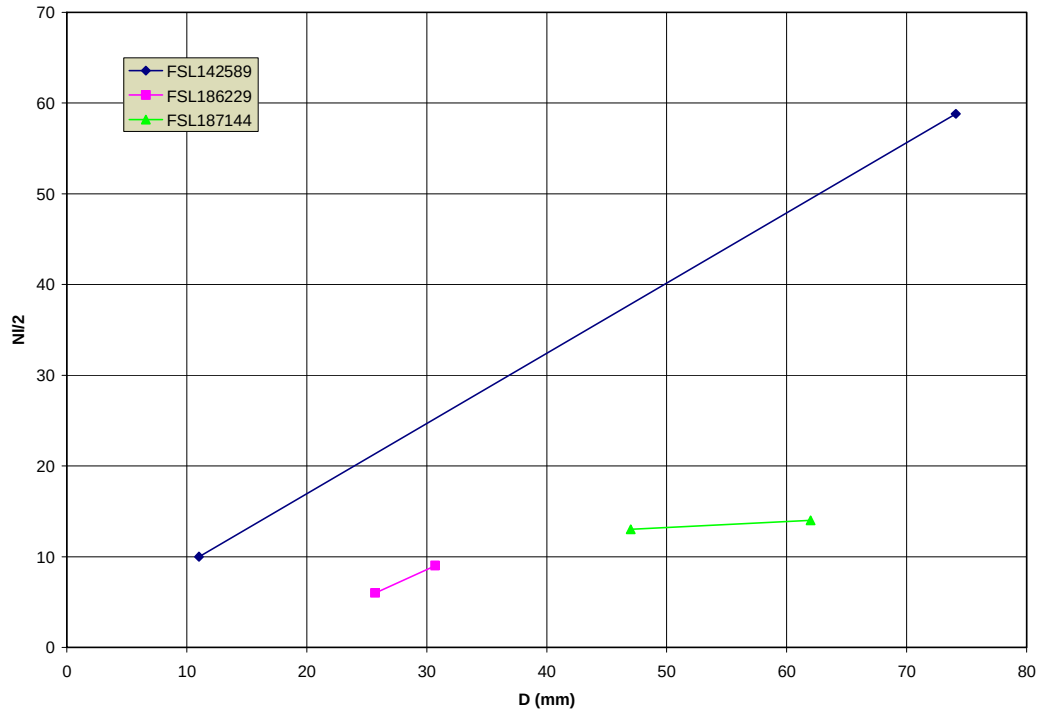


Figure 128. Diagrammes bivariés de *Nl/2* en fonction de *D* pour *Gregoryceras benosmanae*.

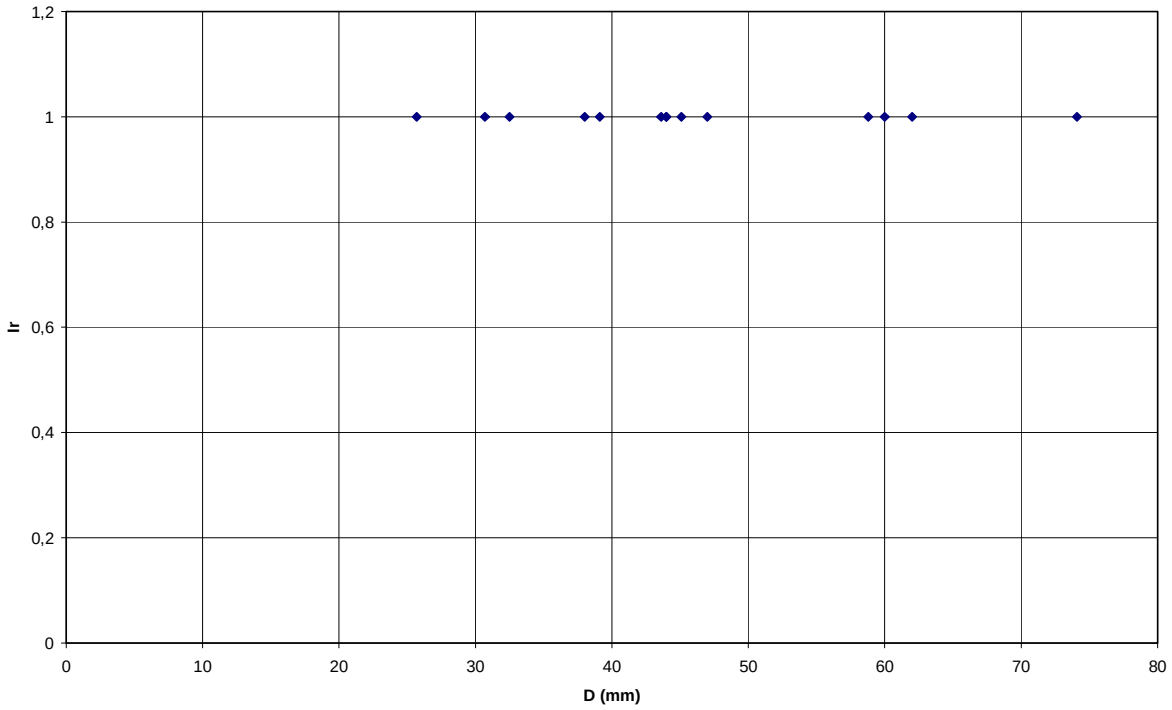


Figure 129. Diagrammes bivariés de *Ir* en fonction de *D* pour *Gregoryceras benosmanae*.

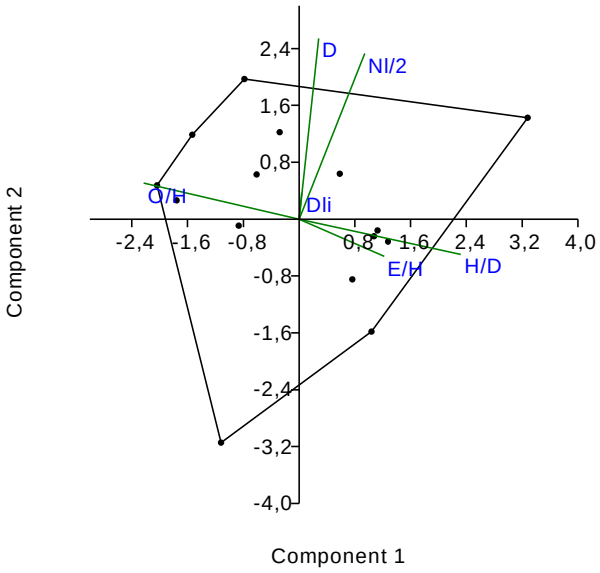


Figure 130. Résultats de l'ACP pour *Gregoryceras benosmanae*. Cf. infra Chapitre B.6.5.

Rapports et différences

La taille adulte de *Gregoryceras benosmanae* n'est actuellement pas connue, cependant, au niveau ornemental cette espèce possède des caractéristiques originales qu'on ne retrouve chez aucune autre espèce de *Gregoryceras* : le stade juvénile lisse totalement absent et les côtes droites (*Ir*=1) dès les tours les plus internes. Ces dernières s'ornent rapidement du tubercule péri-ventral qui se dédouble très précocement, entre 30 et 40 mm de diamètre au lieu de 70 mm de diamètre chez *Gregoryceras pervinquieri*.

4. Le polymorphisme intraspécifique non sexuel chez les *Gregoryceras*

4.1. L'expression du polymorphisme

Comme déjà vu, la conception des espèces du genre *Gregoryceras* avait peu évolué depuis la révision de de Grossouvre (1917). Ces espèces étaient en réalité très mal connues, à la fois sur le plan taxinomique et sur le plan stratigraphique. Les *Gregoryceras* étaient considérés jusqu'ici uniquement en fonction de leurs caractères typologiques et le rôle excessif longtemps attribué à la forme de la section a déjà été dénoncé dans les travaux antérieurs (Bert et al., 2003 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004). Dans les faits, les espèces n'étaient différenciées que par l'allure de leur section de tour, et à l'aspect des côtes pour les *Gregoryceras* de l'Oxfordien supérieur *s. l.* :

- (1) les formes à section convexe étaient attribuées à *G. romani*,
- (2) les formes à flancs plats et faiblement convergents étaient attribuées à *G. riazi*,
- (3) les formes à flancs concaves étaient attribuées à *G. transversarium*,
- (4) les formes à section trapézoïdale sur le phragmocône, puis carrée sur la loge étaient attribuées à *G. toucasianum*.
- (5) pour l'Oxfordien supérieur *s. l.*, on attribuait souvent les spécimens à ornementation rigide et côtes droites sur les flancs à partir d'un certain diamètre (jamais bien clairement défini d'ailleurs) à *G. fouquei*. Ainsi, la plupart des *Gregoryceras* de l'Oxfordien supérieur, voire de l'extrême sommet de l'Oxfordien moyen, étaient attribués à cette espèce. Leur révision montre bien que *G. fouquei sensu stricto* est localisé à l'extrême sommet de la Zone à Transversarium, dans la Sous-zone à Rotoides et non dans la Zone à Bifurcatus. Une partie au moins des spécimens anciennement attribués à l'espèce de Kilian et localisés à la base de la Zone à Bifurcatus, est en réalité à rapporter à *G. pervinquieri*.

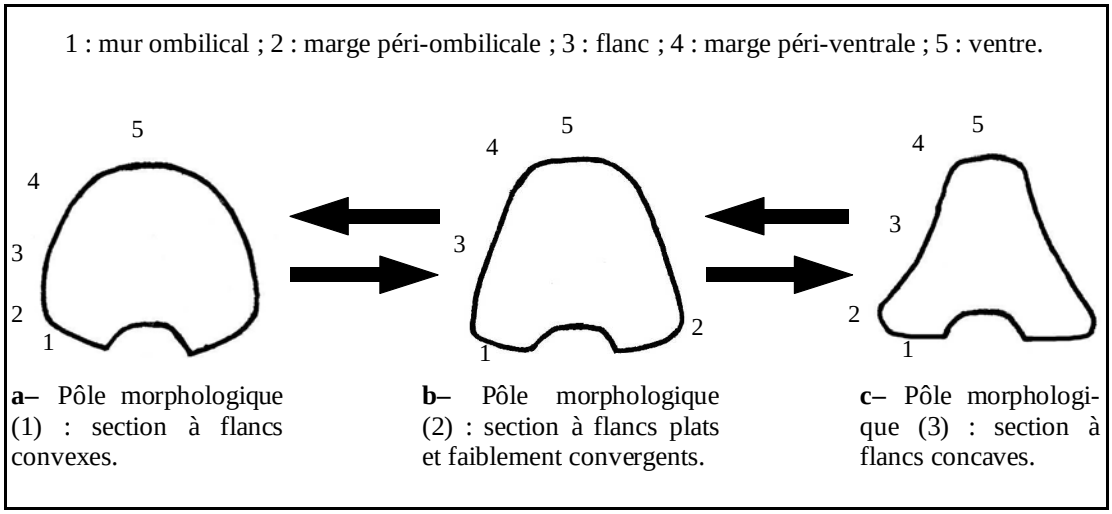


Figure 131. Expression du polymorphisme intraspécifique bipolaire en fonction de la variabilité de la section chez *Gregoryceras* : a et c représentent les extrêmes (1) et (3), et b la morphologie intermédiaire (2).

Tout au long de ce travail et notamment au cours des études paléontologiques, il a été montré qu'il n'existe en réalité que deux morphotypes extrêmes dans chaque niveau stratigraphique, et reliés par tous les intermédiaires (regroupés sous le nom de morphotype médian – Fig. 131) ; la morphologie correspondant à *Gregoryceras toucasianum* n'étant qu'un cas particulier des formes (1) ou (2). Cette représentation de la variabilité est clairement bipolaire et entre dans le cadre de la première loi de Westermann. La conception jusqu'à présent admise des espèces du genre *Gregoryceras* est alors apparue comme peu probable en termes

biologiques, tous ces caractères ne représentant en fait que l'expression de la variabilité normale d'une espèce de *Gregoryceras* (polymorphisme intraspécifique non sexuel).
La variation de l'aspect de la section est logiquement corrélée, mécaniquement, avec plusieurs autres modifications morphologiques et ornementales, en particulier (Fig. 131) : (1) la hauteur et l'inclinaison du mur ombilical, (2) l'aspect des zones péri-ombilicale et péri-ventrale, (3) l'aspect et la largeur du ventre, (4) la vigueur des côtes au milieu des flancs et (5) la hauteur du point de bifurcation des côtes primaires. Ces modifications semblent en fait réagir comme une compensation à l'instabilité des contraintes physiques dues à la modification de la forme de la coquille, en l'occurrence de la section. Ainsi, par rapport à une morphologie médiane (morphologie 2), le morphotype à flancs convexes (pôle morphologique 1) présente : (1) un mur ombilical plus évasé, (2) le passage des flancs aux zones péri-ombilicale et péri-ventrale plus progressif, (3) le ventre plus arrondi, et (4) l'ornementation généralement plus robuste. En revanche, par rapport au morphotype médian, le pôle morphologique 3, à flancs concaves, présente : (1) une hauteur et une verticalité accrue du mur ombilical, (2) des zones péri-ombilicale et péri-ventrale plus anguleuses, (3) le ventre moins arrondi et plus individualisé, (4) les côtes plus atténuées au milieu des flancs et (5) le point de bifurcation des côtes primaires plus haut, vers le milieu des flancs.

4.2. L'évolution du polymorphisme

En fonction de l'âge des échantillons de *Gregoryceras*, on observe une modification sensible de l'expression du polymorphisme intraspécifique. Celui-ci semble très faible chez *Gregoryceras iteni* (Zone à Cordatum). Chez *G. defayae* de l'Horizon à Defayae, le polymorphisme est encore assez mal différencié (morphologies 1 et 2). A partir de l'Horizon à Arkelli, le pôle morphologique 3 à flancs concaves apparaît discrètement ; la variabilité intraspécifique est plus prononcée chez les adultes. A partir du sommet de la Zone à Plicatilis et au cours de la Zone à Transversarium, les morphotypes sont de plus en plus typés et apparaissent de plus en plus précocement au cours de l'ontogenèse. Bien que la morphologie dominante soit généralement celle à flancs plats (n°2), la représentation numérique du pôle morphologique à flancs concaves (n°3) augmente régulièrement pour atteindre son maximum au cours de la Sous-zone à Luciaeformis. A partir de la Sous-zone à Schilli, la variabilité morphologique décroît de plus en plus fortement (suprématie du morphotype 2, au détriment des deux autres).
En conclusion, à la solution jusque là acceptée par les auteurs de l'existence de plusieurs espèces à grande extension stratigraphique, évoluant en parallèle, il est largement préférable de conclure à l'existence d'un polymorphisme à grande extension et à des espèces de plus courte durée.

5. Le dimorphisme

5.1. La maturité des spécimens

Avant d'aborder le problème du dimorphisme, il convient de préciser les critères de l'état adulte chez les *Gregoryceras*.
Dans les échantillons, la présence, à côté des spécimens de grande taille, d'individus plus petits avec une partie de la chambre d'habitation suggère deux interprétations : (1) soit ces spécimens sont des individus juvéniles morts avant d'avoir terminé leur croissance, (2) soit ce sont des adultes de type « microconques ». Cette observation a été directement à l'origine de l'hypothèse de l'existence d'un dimorphisme strictement dimensionnel chez les *Gregoryceras* exposée par Duong en 1974. Pour déterminer l'état adulte des *Gregoryceras*, l'approximation

des cloisons ne peut bien souvent pas être utilisée, en effet, comme l'a déjà reconnu Duong (1974), les spécimens de grande taille à l'évidence matures ne montrent que rarement le rapprochement des dernières sutures. Il faut donc prendre en compte les caractères corrélés suivants : (1) la modification de la section sur la loge adulte, (2) le déroulement de la coquille associé à l'évasement du mur ombilical, (3) le changement de l'ornementation et, dans une moindre mesure, (4) la longueur de la loge d'habitation qui atteint au minimum un demi-tour de spire (190° environ).
A l'exception de *G. pervinquieri* (cf. infra), on observe aucun de ces critères chez les spécimens de petite taille avec une partie de la loge d'habitation : ce sont donc certainement des individus juvéniles, morts avant d'avoir terminé leur croissance. Si certains sont toutefois des microconques, ils sont impossibles à différencier des macroconques juvéniles.

5.2. L'aspect du péristome chez *Gregoryceras*

A Bézaudun-les-Alpes, le péristome est partiellement présent que sur le spécimen n°AQ12 (Pl. 45, Fig. 5), et il est complet chez le n°AW19. Le spécimen de Plan-du-Var est lui aussi complet (Pl. 45, Fig. 1). Chez ces spécimens, les deux dernières côtes ventrales sont renforcées et les côtes latérales correspondantes ont disparu au niveau du bref replat lisse qui précède le péristome sinueux et élargi dans sa partie moyenne. Malgré leur bonne conservation, ces trois *G. tenuisculptum* ne montrent ni apophyses latérales ni rostre ventral.
Le *G. riaziformis* espagnol déjà figuré par Duong (1974, n°FSL.160178, pl. 2, fig. 8) présente une structure tout à fait analogue aux *G. tenuisculptum* complets : le péristome est tout aussi élargi, mais semble un peu plus sinueux (Pl. 49, Fig. 1).
L'holotype de *G. defayae* des Terres-Noires de Beauvoisin (n°AQ77 – Pl. 39, Fig. 1) présente un péristome complet dont la morphologie est très originale. En effet, les deux dernières côtes ventrales sont très épaissies, alors que les côtes latérales correspondantes ont disparu. A leur place existe une zone lisse qui s'élargit brutalement en donnant deux courtes expansions latérales dont rien n'indique que ce sont des apophyses latérales longues qui seraient cassées. Dans la région de Coursegoules (Alpes-Maritimes, France), un *G. riazi* complet (n°AS24) présente un péristome analogue (Pl. 46, Fig. 1).
Duong (1974) considère que le type de *G. iteni* (Pl. 38, Fig. 1) possède une vraie apophyse latérale. L'observation de ce spécimen montre clairement qu'il n'en est rien ; par contre, la structure du péristome est très proche de celle observée chez les individus complets cités précédemment. L'examen d'un autre *G. iteni* complet Slovaque (sp. 1 coll. Schlögl), montre lui aussi ce type de structure.
Parmi tous les autres *Gregoryceras* figurés antérieurement, il n'y a que deux individus qui pourraient posséder de vraies apophyses (Duong, 1974, n°FSL.160176 et FSL.160175). Mais dans le cas du spécimen espagnol (n°FSL.160176, Duong, 1974, pl. 4 fig. 3), qui est complet, les rebords inférieur et ventral du péristome sinueux sont cassés, ce qui donne l'impression d'une apophyse qui n'existe pas en réalité (Pl. 40, Fig. 3). L'autre spécimen (n°FSL.160175, Duong, 1974, pl. 5 fig. 4), également réexaminé, montre indiscutablement l'ouverture. Par contre, il est difficile de distinguer le léger replat de la roche juste en avant de l'ouverture (souligné sur la figure) et qui a été pris pour une ébauche de *« languette »* par Duong (p. 65). Toutes les figurations qui font état d'apophyses résultent donc d'erreurs d'interprétations. Jusqu'à preuve du contraire, le genre *Gregoryceras* est dépourvu d'apophyses développées.

5.3. Le dimorphisme

Duong a été la première à poser le problème suivant : doit-on considérer le genre *Gregoryceras* comme une forme macroconque ou une forme microconque ? D'après son

observation *« d'apophyses à oreillettes »* chez *Pseudogregoryceras iteni*, Duong admet que les *Pseudogregoryceras* sont des microconques. Elle suppose aussi que certains *Gregoryceras* de grande taille pourraient être des macroconques. Mais étant donné que les ex. *Pseudogregoryceras* sont les ancêtres directs des *Gregoryceras s. str.*, il est extrêmement peu probable que ces deux groupes (en réalité un seul genre) ne soient pas du même groupe dimorphe.
Evidemment un dimorphisme de type sexuel est nécessairement intraspécifique, mais bien souvent cette problématique n'a pas été toujours prise en compte lors de l'introduction des taxons et il faut donc chercher dans quels taxons les dimorphes ont été classés par les auteurs. Trois hypothèses d'ordre taxinomique sont donc envisageables pour le genre *Gregoryceras* : le dimorphisme, s'il existe, est-il intraspécifique, interspécifique ou intergénérique ?

5.3.1. Première hypothèse : un dimorphisme intraspécifique

Les différences de taille minimes observées sur les spécimens adultes des différents échantillons ne semblent pas relever d'un dimorphisme sexuel, d'autant plus qu'il n'y a pas de bimodalité dans les diagrammes. Duong (1974) entrevoit, pour les spécimens de Chabrières, la possibilité d'un dimorphisme de taille, bien qu'il existe une *« aire de recouvrement »* du diamètre adulte entre les macroconques supposés de petite taille et les microconques supposés de grande taille. Mais chez les Peltoceratinae (*Peltoceras*, *Peltoceratoides* et *Euaspidoceras*), les microconques sont habituellement représentés par des formes toujours plus évolutes et plus minces que leurs macroconques respectifs, ce qui n'est pas le cas des *Gregoryceras* de petite taille ; entre ces spécimens et ceux de grande taille, il existe de nombreux intermédiaires, d'ailleurs reconnus par Duong (1974), ce qui ne va pas dans le sens de l'hypothèse d'un dimorphisme de taille. Il apparaît donc clairement que la seule taille des spécimens ne suffit pas pour démontrer un dimorphisme sexuel intraspécifique dans le genre *Gregoryceras*.

5.3.2. Seconde hypothèse : un dimorphisme interspécifique

L'analyse statistique des échantillons a démontré leur homogénéité, ce qui oblige à écarter cette solution. Mais cette hypothèse a été explorée par Duong à Chabrières où *Gregoryceras* aff. *romani* serait le représentant macroconque de *G. riazi* (de petite taille) et de *G. romani* morphe A. De même, *G. transversarium* et *G. riazi* morphe B seraient les macroconques de *G. romani* morphe B.
Si l'on considère l'échantillon de Chabrières comme plurispécifique, l'hypothèse de Duong présente un inconvénient majeur : il y a d'une part un seul macroconque pour deux microconques et d'autre part un seul microconque pour deux macroconques. Cela signifie que dans cet échantillon il existerait six groupes morphologiques, ce qui est peu probable. Gygi (1977, p. 508) ne reconnaît, ni en Suisse ni en Allemagne du Sud, les dimorphes décrits par Duong.
Si l'on considère l'échantillon de Chabrières (du niveau 5) comme homogène appartenant à une seule espèce paléobiologique (=*Gregoryceras devauxi*), le dimorphisme envisagé par Duong, là encore, ne tient pas. En effet, il existe des spécimens de morphologie intermédiaire (polymorphisme intraspécifique) : les *Gregoryceras* à section épaisse et ornementation robuste sont abondamment reliés aux formes plus graciles (ce qu'avait d'ailleurs reconnu Gygi pour les *Gregoryceras* récoltés en Suisse).
Il faut rappeler que Gygi, en 1977, avait envisagé la possibilité d'un dimorphisme entre *Pseudogregoryceras iteni* et *P. tiechei*. Cette hypothèse est problématique surtout si *P. tiechei*

est un *Mirosphinctes* (et donc plutôt un microconque probable d'*Euaspidoceras* ; Bonnot, communication orale).

5.3.3. Troisième hypothèse : un dimorphisme intergénérique

Une hypothèse intéressante a été avancée par Scouflaire et al. (1997) à partir du matériel récolté dans la région de Dijon dans la Sous-zone à Bukowskii (Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum). A partir de la ressemblance morphologique entre les tours internes des *Pseudogregoryceras* et des *Mirosphinctes* (considérés à présent comme les microconques d'*Euaspidoceras*), ces auteurs suggèrent un dimorphisme entre les genres *Pseudogregoryceras* et *Paraspidoceras* de ce niveau. En effet, le spécimen de *Paraspidoceras* figuré présente certains traits morphologiques que l'on retrouve chez *Pseudogregoryceras* : les tous premiers tours sont lisses puis l'ornementation est flexueuse et très rétroverse dans les tours internes. Il est clair que si l'on applique cette hypothèse aux niveaux de l'Oxfordien moyen, il faudrait également considérer les *Gregoryceras* comme microconques des *Paraspidoceras*. Mais dans ce cas, cette hypothèse n'est pas acceptable pour les raisons suivantes :

- (1) Si les tours très internes de certains *Paraspidoceras* peuvent se rapprocher, dans une certaine mesure, de ce que l'on observe chez *Gregoryceras*, les tours suivants (même à faible diamètre) s'en éloignent fortement.
- (2) Il est toujours difficile de se baser sur des *nuclei* de quelques millimètres de diamètre pour étayer l'hypothèse du dimorphisme, car à ce stade de nombreuses espèces d'ammonites sont semblables, sans pour autant appartenir à des couples dimorphes.
- (3) Après examen du spécimen du « *Pseudogregoryceras* » récolté à Chaignay, il est apparu que cette attribution était basée sur des caractères ornementaux très proches de ce que l'on peut observer dans les tours internes des *Gregoryceras* plus récents. Néanmoins, ce spécimen de la Sous-zone à Bukowskii ne présente pas certaines apomorphies de la morphologie « *Pseudogregoryceras* » (tours internes qui restent lisses longtemps et renforcement subtuberculiforme de la marge ventrale notamment). Il apparaît clairement que le spécimen de Chaignay n'est pas un *Gregoryceras*, mais qu'il doive plutôt être rapproché des *Mirosphinctes* (voir chapitre sur l'origine des *Gregoryceras*).

A ce jour, aucun autre taxon n'est susceptible d'accréditer un dimorphisme intergénérique.

5.3.4. L'apport des *Gregoryceras* de l'Oxfordien supérieur

L'éventualité d'un dimorphisme morphologiquement bien exprimé pour les espèces du genre *Gregoryceras* de l'Oxfordien inférieur et moyen avait été précédemment écarté (cf. supra ; Bert et al., 2003 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004). C'est aussi clairement le cas pour *G. fouquei* : absence de signe de maturité pour les individus de petite taille avec leur loge d'habitation, absence de bimodalité dans les mesures et les graphiques, morphologie homogène avec tous les intermédiaires possibles entre les formes extrêmes (covariance).

En revanche, les résultats obtenus chez *G. pervinquieri* montrent une nette bimodalité qu'il est possible d'interpréter comme l'expression d'un dimorphisme d'origine sexuelle. Celui-ci est totalement indépendant du polymorphisme intraspécifique résultant des lois de Westermann habituellement rencontré chez les *Gregoryceras*, et qui concerne l'aspect de la section. Chez cette espèce, les critères de différenciation entre macroconques et microconques concernent :

- (1) La taille adulte (macroconques de 175 mm de diamètre *vs* microconques de 100 mm).
- (2) La hauteur du tour, toujours légèrement inférieure chez les microconques à diamètre équivalent.

- (3) La taille de l'ombilic (corrélé avec le facteur précédent), qui est plus grand chez les microconques à diamètre équivalent.
- Et surtout (4) la croissance plus rapide de l'ombilic au cours de l'ontogenèse.

L'absence de la reconnaissance du dimorphisme chez *G. benosmanae* n'est pas significative et peut aisément être expliquée par le degré ontogénique incomplet atteint par les coquilles étudiées, ainsi que par la faible représentativité numérique de l'échantillon.
À noter que l'expression apparemment soudaine du dimorphisme au sein de la lignée des *Gregoryceras* à partir de l'espèce *G. pervinquieri* ne signifie bien entendu pas forcément sa non existence chez les formes plus anciennes. Elle traduit seulement l'incapacité de le reconnaître formellement sur la seule base du matériel fossile. Soit par l'absence de différenciation entre les microconques éventuels et les juvéniles macroconques (critère morphologique), soit par l'absence de réelles différences entre les coquilles adultes (critère de taille).

6. Evolution des *Gregoryceras*

6.1. Caractères évolutifs chez les *Gregoryceras*

6.1.1. La taille

La taille adulte des *Gregoryceras* varie de 50 mm pour *Gregoryceras iteni* à près de 175-180 mm de diamètre pour *Gregoryceras pervinquieri*. Le microconque de cette dernière espèce ne dépasse pas quant à lui 100 mm.

6.1.2. L'ornementation

Il existe 7 stades ornementaux principaux potentiels avec quelques variations suivant les espèces :
- (a) Le stade juvénile lisse.
- (b) Le stade à côtes très rétroverses et flexueuses (*Ir* de 6 à 4-5 suivant les espèces).
- (c) Le stade à côtes plus rigides de morphologie intermédiaire entre les stades 2 et 4 (*Ir* entre 5 et 3 suivant les espèces).
- (d) Le stade à côtes redressées et atténuées sur les flancs (*Ir* de 3 à 2).
- (e) Le stade à côtes droites et renflements tuberculiformes au niveau de la marge péri-ventrale (*Ir* de 2 à 1).
- (f) Le stade à section arrondie et côtes droites (*Ir* de 2 à 1).
- Et (g) le stade à section très arrondie et côtes qui tendent à être un peu plus rétroverses et affaiblies sur les flancs (*Ir* de 2 à 1).

Les tubercules péri-ventraux présents à partir du stade 5 sont dédoublés chez les espèces les plus récentes. Il existe aussi un motif ornemental tuberculé en fin de stade 2 chez *G. iteni* qu'on ne retrouve pas chez les autres espèces.

6.2. Extension stratigraphique des espèces

Les études systématiques, ont montré que chaque échantillon d'un niveau donné (sous-zone ou horizon) correspondait en fait à une seule espèce de *Gregoryceras*. Globalement, tout se passe comme s'il n'existait qu'une seule espèce polymorphe évoluant au cours du temps (une chronoespèce au sens de Simpson, 1961). En fonction de ces données, onze paléoespèces de *Gregoryceras* se succèdent au cours d'une partie de l'Oxfordien (Fig. 132) : *G. iteni*, *G.*

defayae, *G. tenuisculptum*, *G. riazi*, *G. riaziformis*, *G. ferchaudi*, *G. transversarium*, *G. devauxi*, *G. fouquei*, *G. pervinquieri* et *G. benosmanae*. Etant donné les caractéristiques évolutives de tout le groupe qui semble présenter à première vue une continuité et une stabilité remarquable, les limites des espèces sont forcément dépendantes des limites des unités biostratigraphiques, ce qui donne l'impression d'une adéquation entre la répartition des espèces de *Gregoryceras* et ces unités. Cette caractéristique semble une conséquence des conditions de gisements qui sont souvent à sédimentation réduite ou du moins qui présentent des horizons fauniques bien délimités. Bien entendu des études complémentaires pourraient montrer que ces répartitions ne sont pas strictement superposées aux limites des unités biostratigraphiques reconnues actuellement. Mais il est important de remarquer que jusqu'à présent les répartitions reconnues des espèces sont aussi en accord avec l'étude de gisements à sédimentation plus continue comme par exemples les « Terres-Noires » du Bassin du Sud-Est de la France. En effet, les espèces de *Gregoryceras* sont avant tout caractérisées par leur séquence ontogénétique et le stade atteint par certains caractères, par exemple le redressement des côtes, ou l'apparition ou la disparition de caractères discriminants (e.g. la disparition des petits renflements en forme de « bourrelets » au sommet des flancs présents chez *G. iteni*, ou l'apparition d'un nouveau stade ontogénique). Ces dernières observations tendent à nuancer l'adéquation entre la répartition des espèces de *Gregoryceras* et les unités biostratigraphiques.

6.3. Définitions des hétérochronies reconnues

Pour être comparées dans une perspective évolutive, les altérations du développement doivent être basées sur des « standards » de références ; les trois paramètres référentiels utilisés sont la morphologie et son taux de changement, l'âge, et la taille et son taux d'accroissement. Ces paramètres pris en compte, les hétérochronies du développement représentent l'expression quantitative des altérations du développement ontogénique d'une forme par rapport la forme dont elle est issue (Alberch et al, 1979 ; Dommergues et al., 1986 ; Landman & Geyssant, 1993).
En dehors des innovations, il existe deux types d'hétérochronies simples : celles affectant le développement somatique et celles affectant le développement germinal. Dans le premier cas (néoténie et accélération), seul le taux de changement morphologique est affecté, sans modification de la taille et donc de l'âge biologique (on considère habituellement que ces deux caractères sont liés chez les ammonites qui ont une croissance de type accrétionnaire). Dans le second cas c'est la taille et donc l'âge biologique qui est modifiée, avec modification (hypermorphose) ou non (progenèse) des stades morphologiques et de leurs taux de changements. Une modification de l'âge biologique, et donc de la maturité sexuelle, peut avoir des conséquences importantes sur les stratégies reproductives et le taux de renouvellement des générations (stratégies r ou K). Dans une perspective évolutive, les processus développementaux qui impliquent la rétention de stades ontogéniques juvéniles à l'âge adulte (progenèse et néoténie) sont qualifiés de pédomorphiques, et à l'inverse ceux qui entraînent l'apparition d'une morphologie hyper-adulte (accélération et hypermorphose) sont qualifiés de péramorphiques.

Dans le cas des *Gregoryceras* les hétérochronies mises en jeu au cours de l'évolution sont la plupart du temps des associations d'hétérochronies :

- L'accélération correspond à un développement somatique accéléré qui ne présente pas de modification du taux de croissance. Les stades ontogénétiques sont seulement plus courts d'une espèce à l'autre au cours du temps, ce qui permet l'apparition plus précoce d'une morphologie adulte ancestrale et, à la limite, l'apparition d'un ou plusieurs caractères nouveaux en fin de croissance.

Sous-étages	Biozones	Sous-zones	Bio-horizons / Espèces	*G. iteni*	*G. defayae*	*G. tenuiscultum*	*G. riazi*	*G. riazformis*	*G. ferchaudi*	*G. transversarium*	*G. devauxi*	*G. fouquei*	*G. pervinquieri*	*G. benosmanaae*
Supérieur	Planula	Galar / Gigantoplex	Gigantoplex											
			Grandiplex											
		Planula	Praecursor											
			Tonnerense											
			Minutum											
	Bimmammatum	Hauffinianum	Hauffinianum											
		Bimammatum	Bimammatum											
		Berrense	Berrense											
		Semimammatum	Semimammatum											
	Bifurcatus	Grossouvrei	Grossouvrei											■
		Stenocycloides	« Duongae »										■	
			« Bifurcatoides »										■	
Moyen	Transversarium	Rotoides	Rotoides									■		
		Schilli	Subschilli								■			
			Schilli								■			
		Luciaeformis	Luciaeformis							■				
			Nectobrigensis							■				
		Parandieri	Parandieri						■					
	Plicatilis	Antecedens	Tenuiserratum					■						
			Antecedens				■							
		Vertebrale	Wysokae			■								
			Arkelli			■								
			Defayae		■									
Inférieur	Cordatum	Cordatum	Cordatum	■										
		Costicardia	Costicardia											
		Bukowskii	Bukowskii											
	Mariae	Praecordatum	Praecordatum											
			Alphacordatum											
			Praemartini											
		Scarburgense	Woodhamense											
			Scarburgense											
			Elizabethae (Peltoceratoides)											

Figure 132. Répartition stratigraphique des espèces de *Gregoryceras*.

- L'hypermorphose garde la même durée des stades ontogéniques, mais l'augmentation de l'âge biologique au cours du temps (et donc de la taille chez les ammonites qui sont construites selon le modèle accrétionnaire) peut permettre l'expression d'un ou de plusieurs caractères nouveaux non exprimés jusqu'alors (morphologie hyper-adulte).

- La néoténie (ou retardation) est la rétention d'un caractère juvénile à un stade ultérieure du développement, mais sans modification de la durée de croissance. Cette hétérochronie tend à faire retarder la succession des stades ontogéniques et à rendre les stades plus longs d'une espèce à l'autre au cours du temps.

- Une innovation est l'apparition d'un caractère nouveau au sein de la séquence ontogénique, ou le remplacement d'un caractère exprimé par un caractère nouveau. Elle est dite précoce ou tardive en fonction de son apparition en début ou en fin de croissance, et son expression peut être modifiée en forte proportion par les hétérochronies du développement.

6.4. Phylogenèse et évolution des *Gregoryceras* téthysiens en termes d'hétérochronies du développement (Fig. 135)

6.4.1. De *Gregoryceras iteni* à *G. defayae*

Gregoryceras iteni donne, dans la Sous-zone à Vertebrale, des individus typiques de *G. defayae*. Cette évolution se fait par une légère hypermorphose sans apparition d'un stade nouveau, mais avec accentuation de l'ornementation. On observe une accélération avec le raccourcissement du stade lisse a (de 21 mm à 18 mm de diamètre environ – voir Chapitre B.6.1.2. pour la définition des stades ontogéniques), mais aussi et paradoxalement une néoténie avec l'allongement du stade b à côtes très rétroverses et flexueuses qui passe de 40 à 53 mm en moyenne. La disparition des bourrelets sub-tuberculiformes de la zone péri-ventrale à la fin du phragmocône peut être considérée comme une retardation sélective de la partie péri-ventrale du stade b entraînant la disparition brutale de ce seul caractère morphologique.

6.4.2. De *G. defayae* à *G. tenuisculptum*

Gregoryceras defayae donne l'espèce *G. tenuisculptum* au sommet de la Sous-zone à Vertebrale. Cette évolution se fait là encore par l'accélération (raccourcissement) du stade ontogénique lisse a (de 18 à 13,7 mm). La néoténie décrite entre les deux espèces précédentes pour le stade b est ici presque à l'équilibre. En parallèle, on observe (1) que les côtes sont de moins en moins flexueuses (*Ir* de 4-5 au lieu de 6 sur le stade 2, et de 3-4 au lieu de 5 sur le stade 3), (2) une légère atténuation des côtes sur le milieu des flancs à la fin de la loge d'habitation adulte, (3) le renforcement des côtes ventrales sur la loge adulte, (4) l'apparition de *bulla* moins claviformes en association avec une côte primaire moins proverse vers la fin de la loge d'habitation et surtout (5) le développement du polymorphisme lorsque l'on considère la forme de la section de la loge d'habitation adulte.

6.4.3. De *G. tenuisculptum* à *G. riazi*

Gregoryceras tenuisculptum donne à la base de la Sous-zone à Antecedens des individus typiques de *G. riazi*. Cette évolution se fait là encore par l'accélération du stade lisse (jusqu'à 11,3 mm de diamètre environ), ainsi que du stade c à côtes moins flexueuses qui semble à peine plus précoce. En parallèle, et dans une moindre mesure, on observe également (1) l'effacement des côtes sur le milieu des flancs dès le début de la loge d'habitation adulte, (2) le renforcement plus précoce des côtes sur le ventre, (3) l'apparition plus rapide de *bulla* moins claviformes en association avec une côte primaire moins proverse et (4) l'apparition un peu plus précoce de la variabilité polymorphique.

6.4.4. De *G. riazi* à *G. riaziformis*

Le stade lisse a poursuit son accélération (à 10,5 mm) à partir de l'Horizon à Tenuiserratum, mais le fait le plus marquant est la nette augmentation de la taille adulte par hypermorphose associée à une néoténie qui rallonge le stade b à côtes très flexueuses. D'autre part, on observe que l'inflexion des côtes est moins marquée sur le ventre que pour *G. riazi*.

6.4.5. De *G. riaziformis* à *G. ferchaudi*

Le stade lisse continue de se raccourcir (jusqu'à environ 9,5 mm de diamètre) chez les *Gregoryceras* de la Sous-zone à Parandieri, et l'accélération prend largement le pas sur la néoténie puisque le stade b à côtes très flexueuses disparaît au détriment du stade c.
Ainsi l'ornementation montre une plus nette tendance au redressement (*Ir* en réduction). De plus, chez *G. ferchaudi*, le renforcement des côtes sur le ventre est toujours plus important (avec une légère réduction de l'inflexion siphonale) que chez *G. riaziformis*. La poursuite de l'hypermorphose est probable, bien qu'on ne connaisse pas le stade adulte de *G. ferchaudi*. Une taille finale d'environ 125 mm pourrait être prédite en fonction de l'évolution du groupe.

6.4.6. De *G. ferchaudi* à *G. transversarium*

Le passage entre ces deux espèces s'effectue vraisemblablement par une augmentation de la taille adulte par hypermorphose dans la Sous-Zone à Luciaeformis. Tous les stades ontogéniques sont accélérés : le stade juvénile lisse a passe à 8 mm de diamètre environ, le stade c se réduit à 50 mm où il laisse la place au stade d à côtes redressées dont l'apparition si précoce est la conséquence de l'action combinée de l'accélération et de l'hypermorphose. On observe également une diminution du nombre de bifurcations sur le sommet des flancs, ainsi qu'une baisse du point de bifurcation péri-ventrale jusqu'au milieu des flancs vers la fin de la loge d'habitation.

6.4.7. De *G. transversarium* à *G. devauxi*

Par la poursuite de l'hypermorphose, la taille des *Gregoryceras* de la Sous-zone à Schilli est encore en légère augmentation, et sur le haut des flancs en fin de loge d'habitation, des renflements sub-tuberculiformes font leur apparition en même temps que le stade e (réalisation d'un nouveau stade par hypermorphose accélérée). Le stade lisse a est désormais très réduit (environ 6,4 mm de diamètre) ; les côtes sont moins rétroverses sur les flancs et davantage effacées sur la loge d'habitation adulte, où elles deviennent quasiment droites et la baisse du point de bifurcation péri-ventrale apparaît plus tôt (accélération). En revanche, on observe à nouveau une extension d'un stade juvénile par action de la néoténie : le stade c qui se retarde au détriment du stade d.

6.4.8. De *G. devauxi* à *G. fouquei*

Dans la Sous-zone à Rotoides, la taille adulte augmente encore par l'action de l'hypermorphose dont l'association avec l'accélération entraîne l'apparition d'un nouveau stade, le stade f à section arrondie. Par l'action de l'accélération le stade juvénile lisse se réduit à 5 mm de diamètre, et le stade c disparaît au détriment du stade d à côtes redressées dans les tours internes. Ainsi, les côtes sont droites plus tôt, les tubercules péri-ventraux sont mieux marqués et apparaissent plus tôt dès 50 mm de diamètre.

6.4.9. De *G. fouquei* à *G. pervinquieri*

La taille augmente encore légèrement (hypermorphose) et entraîne l'apparition d'un nouveau stade à section très arrondie (g) dans la Sous-zone à Stenocycloides. Le stade juvénile lisse disparaît presque (il est réduit à 3 mm de diamètre), les côtes sont droites et les tubercules péri-ventraux apparaissent plus tôt dès 20 mm de diamètre avec l'accélération du stade e. Enfin, les tubercules péri-ventraux se dédoublent dès 70 mm de diamètre (innovation tardive qui reprend apparemment un vieux « programme » *Peltoceratoides*).

6.4.10. De *G. pervinquieri* à *G. benosmanae*

Dans la Sous-zone à Grossouvrei, la poursuite de l'accélération entraîne la disparition totale du stade lisse et l'invasion des tours internes par le stade e à côtes droites (*Ir*=1) et tuberculées. Le dédoublement des tubercules a lieu très précocement à partir de 35 mm de diamètre.

Le genre *Gregoryceras* n'est pas connu au-delà de la Zone à Bifurcatus et paraît s'éteindre avec *G. benosmanae* dans la Sous-zone à Grossouvrei. Cette espèce montre très précocement un dédoublement du tubercule péri-ventral, disposition connue également dans le phylum oxfordien inférieur *Parawedekindia-Peltoceratoides-Peltomorphites*, chez qui son apparition précède la fin de cette autre branche des Peltoceratidae. Cependant, Schweigert & Ebel (1999) ont décrit comme *Gregoryceras* sp. un nucléus de très petite taille de la Zone à Bimammatum du Sud de l'Allemagne. A l'occasion d'un travail commun (Bert et al., 2009), R. Enay, grâce à l'obligeance de G. Schweigert, a pu disposer de ce spécimen et l'examiner attentivement. Il est apparu que ce spécimen doive vraisemblable être un *Mirosphinctes* à costulation relativement forte. L'absence de côte et de tubercule parabolique explique la ressemblance et l'attribution à *Gregoryceras* par Schweigert & Ebel. Mais, cette absence n'est toutefois pas anormale à ce faible diamètre chez un nucléus de *Mirosphinctes*. À noter que la persistance de *Mirosphinctes* dans la Zone à Bimammatum, après que le genre ait donné naissance à *Epipeltoceras* (Enay, 1962, 1977) à la base de la sous-zone à Hypselum, offrirait un relais intéressant en direction des *Sutneria* dont l'espèce la plus ancienne, *Sutneria praecursor* Dietrich apparaît dans les niveaux immédiatement sus-jacents.

6.5. Apport de l'analyse en composantes principales à la problématique évolutive des *Gregoryceras*

De manière à construire l'espace morphologique occupé par les différentes espèces successives de *Gregoryceras*, et ainsi de modéliser son évolution au cours du temps, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée. Les variables testées sont les variables indépendantes : *D*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *Nl/2*, *Dph* et *Dli*. Le test multivarié de Doornik-Hansen montre que les données des *Gregoryceras* (toutes les espèces dans leur ensemble) ne sont pas normales (*Ep*=6809 avec *p*=0) et qu'elles doivent donc être log-transformées. Le test F a été utilisé pour vérifier l'homoscedasticité entre chaque paire de variables, et le résultats montre que la probabilité l'égalité des variances doit être rejetée à $p<<0,05$: les données ont donc été double-centrées par l'utilisation d'une matrice de corrélation (moyenne soustraite aux données et résultat divisé par l'écart type).

CP	Eigenvalue	% variance
1	2,52098	31,512
2	1,57567	19,696
3	1,37752	17,219
4	0,804215	10,053
5	0,702854	8,7857
6	0,532879	6,661
7	0,355047	4,4381
8	0,130841	1,6355

Tableau 34. Pourcentage de la variance totale portée par chaque composante principale (CP).

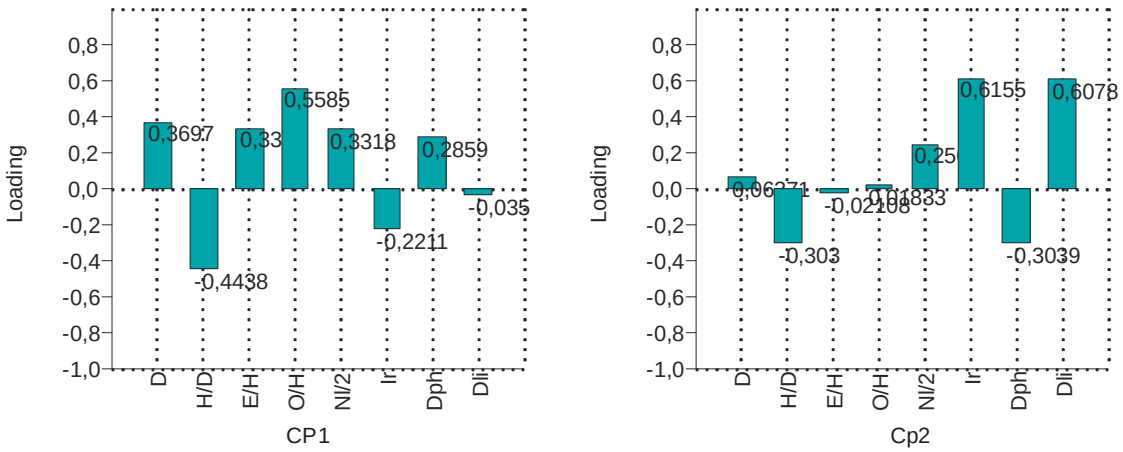


Figure 133. « loading » des variables sur les deux premières composantes principales.

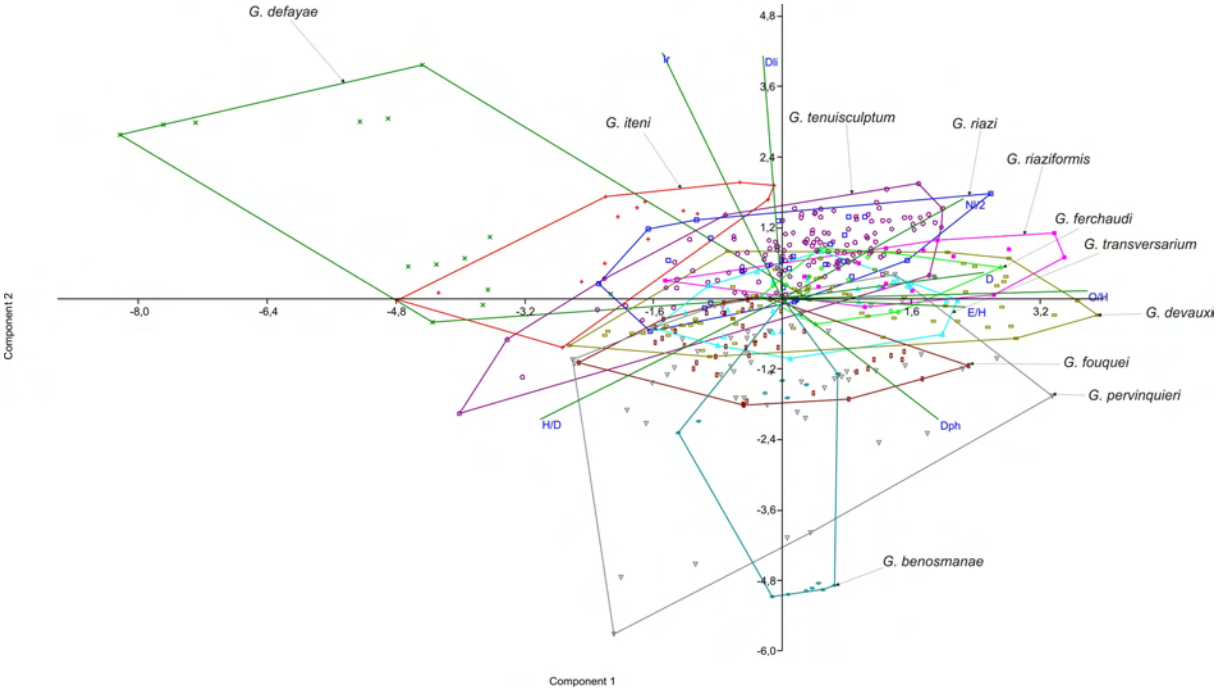


Figure 134. Analyse en composantes principales et occupation de l'espace morphologique par les espèces successives de *Gregoryceras*.

Plus de la moitié de la distribution est supportée par les deux premières composantes principales (CP1 et CP2 – cf. Tableau 34 et Fig. 133 pour le "loading" des variables). La distribution des points sur l'ACP (Fig. 134) appelle quelques remarques : (1) il existe une dérive graduelle de l'occupation de l'espace morphologique en fonction des espèces successives (et donc au cours du temps) ; (2) cette dérive confirme la description de l'évolution du chapitre précédent (elle va dans le sens de *D* et *Dph*, mais en sens opposé à *Dli* et *Ir*) ; (3) certaines espèces occupent plus ou moins le même espace morphologique, et ce sont toujours des espèces successives sur le plan temporel ; (4) à l'inverse les espèces les plus distantes sur le plan temporel le sont aussi sur l'ACP. Ainsi, *G. iteni* et *G. defayae* sont très proches, même si le second occupe un espace plus vaste en direction opposée à *O/H*. De même, *G. tenuisculptum* et *G. riazi* occupent presque le même espace, tandis qu'il existe un décalage plus important entre eux et *G. riaziformis*. Ce dernier et *G. ferchaudi* sont presque confondus, ainsi que *G. transversarium* et *G. devauxi*, mais la surface occupée par ces deux groupes n'est pas de la même taille. *G. fouquei*, *G. pervinquieri* et *G. benosmanae* sont superposés, mais là encore la surface occupée n'est pas identique et est partiellement décalée.

Si l'on compare les espèces les plus éloignées sur le plan temporel (e.g. *G. iteni* et *G. pervinquieri* ou *G. benosmanae*), on constate que l'occupation de leurs espaces morphologiques ne se recoupe pas.

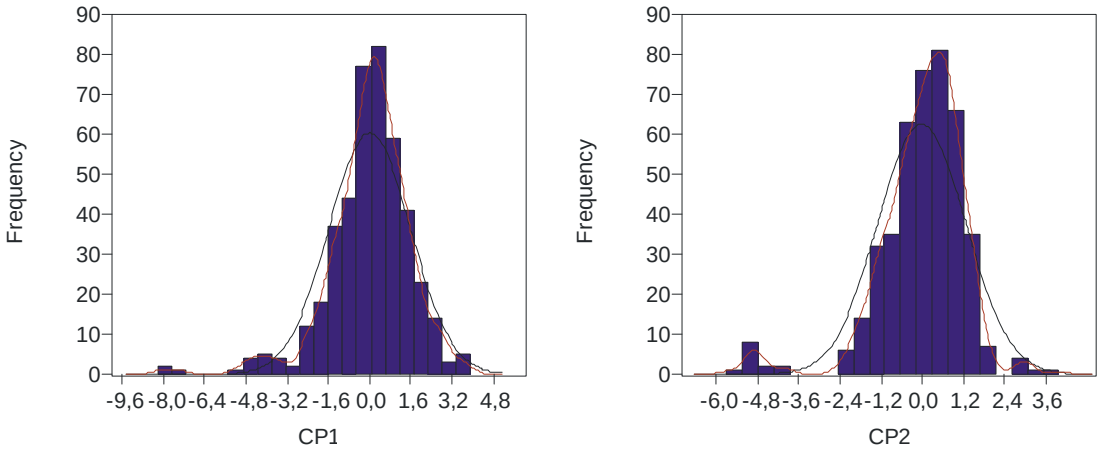


Figure 134. Histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales.

Les histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales (Fig. 134) sont multimodaux, légèrement asymétriques et dans les deux cas les tests de normalité (Shapiro-Wilk et Chi²) indiquent que la distribution n'est pas normale (à $p<<0,05$). Cela montre bien que la continuité des espèces de *Gregoryceras* au cours du temps n'est pas parfaite, de même que le gradualisme évolutif du groupe qui a été évoqué précédemment (cf. infra et Bert, 2004 ; Bert et al. 2009).

6.6. Discussion (Fig. 135)

Pour simplifier (Bert, 2004 ; Bert et al. 2009), on peut dire en termes de process que l'évolution globale des *Gregoryceras* est graduelle et qu'elle suit une péramorphocline au sens de McNamara (1982 – développement centripète) associant principalement hypermorphose et accélération (péramorphose complexe). L'augmentation de la taille est due à la prolongation du développement germinal (hypermorphose). Elle est associée à un développement somatique plus rapide (accélération), et l'action combinée de ces deux hétérochronies a pour effet de marquer l'apparition de plus en plus précoce des caractères adultes au cours de l'ontogenèse.
Toutefois le pattern évolutif, s'il est en accord avec cette interprétation, est un peu plus complexe et permet d'affiner notre compréhension des process mis en jeu :

- (1) L'hypermorphose entraîne une augmentation constante et progressive de la taille adulte sur presque tout le phylum des *Gregoryceras*. Toutefois dans le détail, on constate que certaines espèces successives présentent la même taille adulte (stase) : c'est le cas de *G. defayae*, *G. tenuisculptum* et *G. riazi*, et la taille ne s'accroît à nouveau qu'avec *G. riaziformis*.

- (2) En considérant la totalité de l'histoire du genre, l'accélération entraîne un certain nombre de modifications morphologiques : le raccourcissement constant et progressif (jusqu'à sa disparition) du stade juvénile lisse ; la perte progressive de la flexuosité des côtes avec leur redressement constant sur les flancs ; le renforcement des côtes sur la zone péri-ventrale et sur le ventre ; le redressement des côtes avec la perte de plus en plus précoce de l'inflexion siphonale en chevron ; le redressement progressif des côtes primaires au niveau du mur ombilical avec le remplacement progressif des *clavi* bulliformes péri-ombilicaux par des renflements sub-tuberculiformes ; la diminution de la fréquence des bifurcations ombilicales ;

la baisse du point de bifurcation péri-ventrale jusqu'au milieu des flancs ; l'affaiblissement croissant des côtes au milieu des flancs sur la loge d'habitation.

- (3) L'association hypermorphose/accélération entraîne l'apparition de nouveaux stades ontogéniques en fin de croissance. C'est le cas de l'apparition, à partir de *G. devauxi*, des renflements tuberculiformes des côtes au sommet des flancs (Fig. 135i), puis de leur dédoublement (Fig. 135j) de plus en plus précoce au cours de l'ontogenèse chez *G. pervinquieri* et *G. benosmanae*.

- (4) L'accélération n'est en réalité pas constante, et certaines espèces montrent au contraire la stase de certains stades ontogéniques. Elle est évidente entre *G. defayae*, *G. tenuisculptum* et *G. riazi* en ce qui concerne les stades b et c, et elle est possible pour le stade e entre *G. pervinquieri* et *G. benosmanae*.

- (5) En plus de la stase observée entre certaines espèces, une retardation (néoténie) est présente ponctuellement pour le stade b entre *G. riazi* et *G. riaziformis*, ainsi que pour le stade c entre *G. transversarium* et *G. devauxi*. La néoténie entre *G. iteni* et *G. defayae* a des conséquences plus importantes, puisqu'elle entraîne la disparition des renflements sub-tuberculiformes de la zone péri-ventrale par retardation du stade b.

- (6) Enfin, le développement de la variabilité intraspécifique (polymorphisme intraspécifique non sexuel) est croissant jusqu'à *G. transversarium* et *G. devauxi*, puis régresse au-delà.

Dans le genre *Gregoryceras* tel que conçu dans ce travail, la succession des espèces correspond clairement à une lignée monophylétique de type anagénétique. Les « sauts » entre les différentes espèces successives sont relativement réduits et pourraient sembler en apparence et à première vue être plutôt liés à des artefacts de la représentativité des niveaux fossilifères (cf. supra l'extension stratigraphique des espèces et leur correspondance avec les unités biostratigraphiques préexistantes), ce qui serait plutôt un argument en faveur d'une évolution de type graduelle stricte (toutes les espèces passent de l'une à l'autre progressivement au cours du temps *via* des populations de morphologie intermédiaire aussi abondantes – Tintant, 1963). Dans ce cas la distinction entre les espèces contiguës apparaîtrait comme relativement arbitraire.
Toutefois, de nombreux gisements répartis sur une surface géographique très vaste ont été échantillonnés, et les niveaux ayant livré des *Gregoryceras* ne sont pas forcément strictement contemporains d'un affleurement à l'autre (c.à.d limités strictement aux mêmes horizons standards). Les *Gregoryceras* qui y ont été récoltés, ainsi que les données (plus rares il est vrai) apportées par les sites à sédimentation plus continue (Bassin du Sud-Est de la France), montrent que les espèces restent bien définies et distinctes sans la présence de nombreux intermédiaires autrement que comme variants marginaux dans les échantillons. C'est plus flagrant encore si l'on considère l'histoire évolutive et les innovations du groupe plutôt que les seules altérations de l'ontogenèse. Par exemple aucun spécimen véritablement intermédiaire entre *G. iteni* et *G. defayae*, c'est-à-dire avec des bourrelets péri-ventraux très atténués, n'a à ce jour été récolté. Ces bourrelets sont présents ou absents, mais la morphologie intermédiaire est pour l'instant inconnue. Plutôt que d'imaginer des fluctuations d'abondance dans des peuplements continus avec la raréfaction dramatique des populations intermédiaires pour des causes diverses, il est plus réaliste de considérer ces sauts évolutifs comme l'expression d'événements ponctués à très petite échelle (Eldredge & Gould, 1972). La présence de stases et de néoténies ponctuelles dans l'évolution entre certaines espèces est un argument supplémentaire en faveur de cette interprétation : tout se passe comme si l'évolution du genre *Gregoryceras* était le résultat d'un équilibre entre pédomorphose et péramorphose, la péramorphose ayant le dessus le plus souvent.

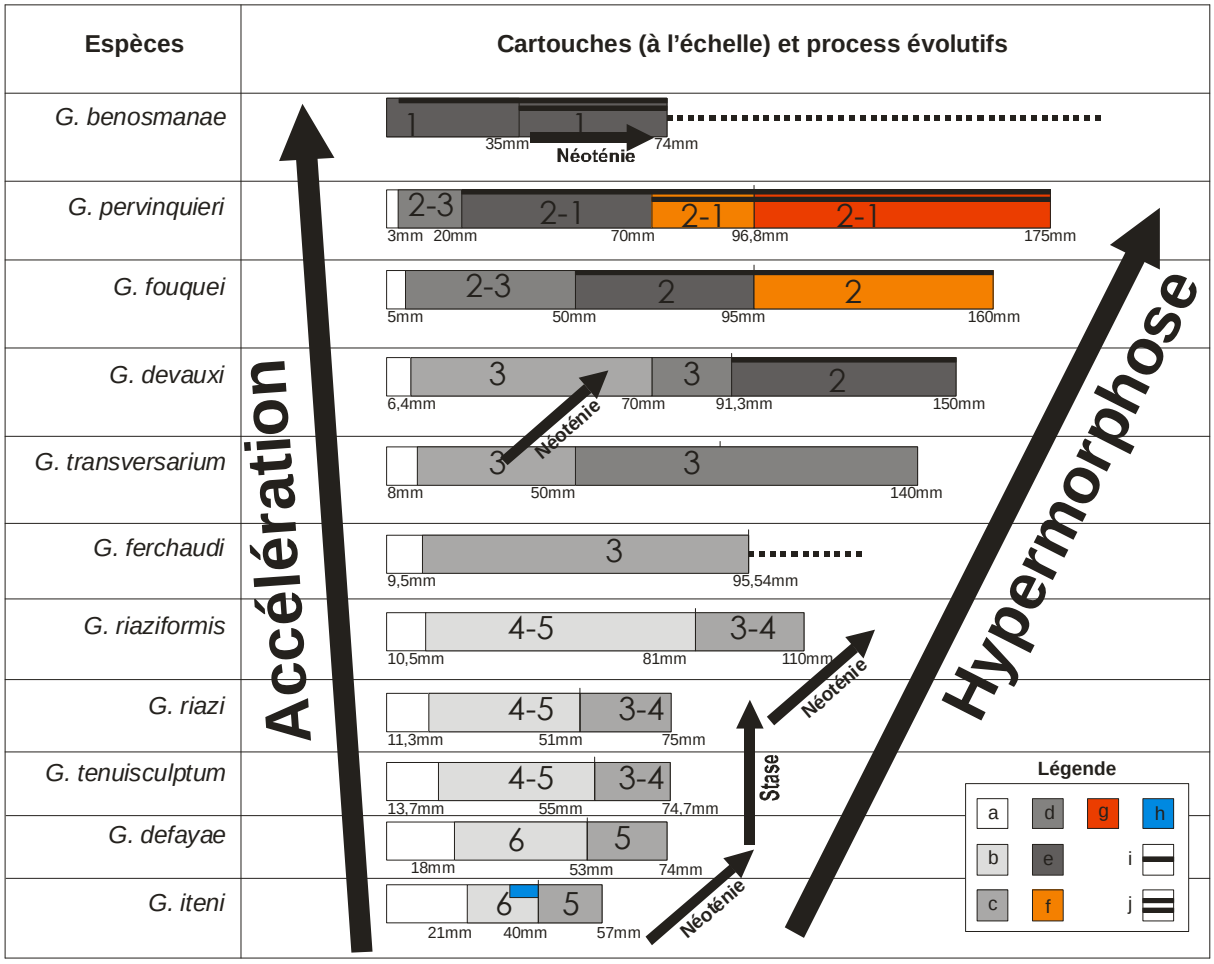


Figure 135. Phylogenèse des *Gregoryceras* (lignée anagénétique) et leur interprétation en termes d'hétérochronies du développement. Les cartouches représentent les différents stades ontogéniques **a** à **g** (cf. Chapitre B.6.1.2. pour la définition de ces stades) ; **h :** renflements tuberculiformes au sommet des flancs présents chez *G. iteni* ; **i :** tubercules au sommet des côtes ; **j :** tubercules dédoublés. Les valeurs en millimètres sur les cartouches correspondent aux diamètres moyens des changements ontogénétiques. Les valeurs de *Ir* sont indiquées pour chaque stade et pour chaque espèces.

En dehors des phénomènes de stases/néoténies, l'évolution des *Gregoryceras* peut donc être comprise de la manière suivante : une population donnée à un temps *t* est dominé par une morphologie *a*. Des variants à morphologie plus ancestrale (*a-1*) sont encore présents conjointement à d'autre variants déjà plus « modernes » (*a+1*), mais ils représentent des extrêmes minoritaires (cf. la courbe de Gauss dont ces variants représenteraient les extrémités – Fig. 28). Cet équilibre reste stable jusqu'à *t+1*. A *t+1*, les variants *a+1* envahissent très rapidement la population, et c'est la morphologie *a* qui devient minoritaire en remplacement de la morphologie *a-1*, alors que dans le même temps se mettent déjà en place les variants marginaux *a+2*, etc. Dans le sens de cette hypothèse de la succession par sauts évolutifs, on observe que la différence de durée de cet état d'équilibre (et donc de la durée des espèces) au sein de la lignée *Gregoryceras* n'est pas constant : il équivaut à la durée d'un horizon pour l'Oxfordien inférieur et une partie de l'Oxfordien moyen, mais à partir de la Zone à Parandieri il se prolonge à la sous-zone. Cela implique que le taux d'évolution du groupe n'est pas constant au cours du temps, ce qui est incompatible avec l'hypothèse des artefacts de la représentativité des niveaux fossilifères (même si ce phénomène existe certainement).

7. Le problème de l'origine du genre *Gregoryceras*

7.1. Hypothèses

Le genre *Gregoryceras* semble apparaître subitement (événement ponctué) avec l'espèce *G. iteni* dans la Sous-zone à Cordatum. Dans l'état actuel des connaissances et étant donnée la rareté des spécimens de l'Oxfordien inférieur, seules trois hypothèses peuvent être envisagées :

- (1) le genre *Gregoryceras* trouve son origine au sein d'un groupe d'ammonites absent de la Téthys (qui reste encore à déterminer). Puis, par flux migratoire, des individus s'y implantent et évoluent pour leur propre compte vers la morphologie *Gregoryceras*.

- (2) *G. iteni*, première espèce connue du genre *Gregoryceras*, est issue des formes de très petite taille dans la Zone à Bukowskii (Oxfordien inférieur), morphologiquement assez proche des *Gregoryceras* de l'Oxfordien moyen et dont un exemplaire a été étudié par Scouflaire et al. (=*Pseudogregoryceras sp.*, 1997, p. 54). Depuis, plusieurs autres spécimens pyriteux très bien conservés mais de très petite taille et qui présentent tous une morphologie et une ornementation proche de celle des *Gregoryceras* de l'Oxfordien moyen, ont été récoltés dans les Marnes à *Creniceras renggeri*. Il sont séparés en deux lots distincts : une partie des spécimens présente des nœuds paraboliques sur le sommet des flancs (caractère totalement inconnu chez *Gregoryceras*), et l'autre partie montre, au lieu des nœuds paraboliques, une ébauche très nette de tubercules. Il ne fait à présent aucun doute que ces spécimens appartiennent à la sous-famille des Euaspidoceratinae (genre *Euaspidoceras*, ou *Paraspidoceras* – observations personnelles et Bonnot, communication orale).

- (3) L'hypothèse proposée par Bonnot (1995) et selon laquelle le genre *Gregoryceras* s'enracinerait dans le genre *Peltoceratoides*. On sait que *Peltoceratoides interruptum* Neumann, 1907 (Sous-zone à Cordatum) représente la fin de la lignée du genre *Peltoceratoides* (Bonnot, 1995, p. 455, 461). Par rapport à l'espèce précédente – *Peltoceratoides williamsoni* (Phillips, 1829) – on observe (Bonnot, 1995) *« une forte diminution de taille [qui] s'accompagne [d'une] modification morphologique et ornementale. [La] réduction de l'ornementation touche la morphologie et le dédoublement des tubercules externes d'une part, et la morphologie des tubercules internes d'autre part »*. De plus, *« la section poursuit son évolution vers le modèle rectangulaire, voire trapézoïdal »*. L'apparition de la morphologie *Gregoryceras* serait par conséquent la poursuite du processus de retardation (disparition des tubercules) qui semble apparaître et serait couplée avec une réduction drastique de la taille.

7.2. Discussion

La première hypothèse est invérifiable dans l'état actuel des connaissances, et à ce jour aucune espèce ni aucun genre autre que ceux évoqués dans les hypothèses (2) et (3) ne conviendrait pour expliquer l'origine des *Gregoryceras*.

Malgré la ressemblance de certains Euaspidoceratinae de la Zone à Bukowskii (Oxfordien inférieur) avec les *Gregoryceras* de l'Oxfordien moyen, l'hypothèse (2) est extrêmement peu probable en raison de l'absence de formations paraboliques ou de tubercules développés chez *Gregoryceras*. De plus, les spécimens de la Sous-zone à Bukowskii ne présentent pas certaines apomorphies de *G. iteni* dont ils seraient les ancêtres supposés et qui disparaissent ou s'atténuent à l'Oxfordien moyen (tours internes qui restent lisses longtemps et renforcements sub-tuberculiformes de la marge ventrale). Enfin, il ne serait pas raisonnable de proposer un dimorphisme entre *Paraspidoceras* et *Gregoryceras* (et donc une origine commune) étant donné d'une part qu'un dimorphisme est déjà connu chez ce dernier à partir de *G. pervinquieri* (cf. supra le chapitre sur le dimorphisme), et d'autre part parce que les

Paraspidoceras présentent une répartition stratigraphique beaucoup plus importante, du Callovien supérieur au Kimméridgien.
L'hypothèse (3), si elle se vérifiait, est plus intéressante car elle rendrait aisément compte de la réapparition de tubercules latéro-ventraux dédoublés chez les *Gregoryceras* les plus récents. Ils correspondraient ainsi à la réminiscence d'un ancien caractère peltoceratoïdomorphe grâce à l'hypermorphose accélérée. Mais le passage entre les derniers *Peltoceratoides*, *Peltoceratoides williamsoni* / *interruptum* et les premiers *G. iteni* demanderait une importante et très rapide réorganisation de la coquille. Dans cette hypothèse, la réduction drastique de la taille, avec pour conséquence la disparition apparente du dimorphisme (qui réapparaît en fin de lignée) et la disparition des stades tuberculés, pourraient être expliquées par une importante progenèse. La présence d'une section sub-circulaire au stade adulte, ainsi que le remplacement des stades à côtes proverses et à côtes radiales des *Peltoceratoides* par le stade juvénile lisse (auquel ne succéderait ainsi que le stade à côtes rétroverses), pourraient être expliqués par une néoténie. Enfin, l'apparition des bourrelets sub-tuberculiformes typiques de *G. iteni* serait le résultat d'une innovation. Cette apparition soudaine des *Gregoryceras* à partir des *Peltoceratoides* serait le résultat d'un important évènement ponctué, ce qui viendrait confirmer l'évolution même du genre *Gregoryceras* qui s'effectue en partie sur le même mode, mais de manière plus discrète (cf. supra).

8. Intérêt biochronologique des *Gregoryceras*

8.1. Le problème de la Zone à Transversarium

L'intérêt biostratigraphique des *Gregoryceras* est reconnu depuis longtemps puisque, en 1863, Oppel a proposé un *« horizon bien caractérisé à* Ammonites transversarius ». Cette zone a subi d'importantes modifications depuis son introduction initiale au 19ème siècle, et elle englobe actuellement les sous-zones à Parandieri, Luciaeformis, Schilli et Rotoides. En se basant sur la coupe type, Gygi (1977) a déplacé, pour la Suisse, le début de la Zone à Transversarium à la base de l'Oxfordien moyen (Sous-zone Densiplicatum). Néanmoins, il a été montré que l'espèce type de la Zone à Transversarium n'est présente que dans la Sous-zone à Luciaeformis (y compris dans la région type de la zone). Il serait donc tentant de déplacer la limite inférieure de la Zone à Transversarium à la base de la Sous-zone Luciaeformis pour être en accord avec la répartition des *Gregoryceras*, au lieu de la faire débuter à la base de la Sous-zone à Parandieri (Cariou et al., 1997) où se produit pourtant un assez grand changement faunique. Mais cela introduirait une discordance encore plus forte entre la zonation proposée par Gygi et celle proposée par Cariou et al. …
Bien entendu, et comme l'a reconnu de Riaz dès 1898, il est a priori problématique que cette zone soit basée sur un indice aussi rare quantitativement dans les assemblages d'ammonites. Mais dans tous les cas, il est à présent évident que la Zone à Transversarium ne correspond pas à une zone de distribution de son espèce indice, puisque celle-ci est en réalité restreinte à la Sous-zone à Luciaeformis. Depuis 1997 (Cariou et al.), l'acceptation et les limites de la Zone à Transversarium semblent faire consensus, au moins en France. Sa limite inférieure correspond à celle de la Sous-zone à Parandieri, qui marque un important changement dans les faunes d'ammonites (turnover – cf. Enay, 1966, p. 268) : par exemple chez les Perisphinctidae, les *Kranaosphinctes*, *Arisphinctes*, laissent la place aux *Perisphinctes* s. str. du groupe de *P. martelli* et *P. parandieri*. Dès lors, au nom du principe de stabilité, il est inutile de chercher à remplacer cet indice, ou à modifier les limites de zones qui sont bien établies depuis longtemps.

8.2. Intérêt biochronologique des *Gregoryceras* (Fig. 136)

De par leur évolution de type anagénétique, une échelle biochronologique basée sur les *Gregoryceras* peut être proposée en complément de celle utilisée aujourd'hui (Cariou et al., 1997) et principalement basée sur les Perisphinctinae. Dans le contexte concernant les difficultés à corréler les faunes subméditerranéennes et méditerranéennes et à identifier les divisions fines du schéma zonal standard (Cariou & Meléndez, 1990 ; Cariou et al., 1991, 1997), les *Gregoryceras* et leur succession au cours de l'Oxfordien moyen et d'une partie de l'Oxfordien inférieur et supérieur offrent des possibilités nouvelles dans ce domaine. Cela rejoint le souhait d'une zonation parallèle basée sur le genre *Gregoryceras* exprimé par plusieurs auteurs (Sequeiros, 1974 ; D'Arpa & Meléndez, 2004 ; Bert, 2004 ; Bert et al. 2009 ; Cecca & Savary, 2007). La présence du genre *Gregoryceras*, à la fois dans le domaine téthysien et le domaine subtéthysien, permet à présent d'augmenter la résolution biostratigraphique pour les corrélations entre ces domaines paléobiogéographiques. Étant donné la vaste répartition géographique des *Gregoryceras*, des corrélations sont également possibles à une plus grande échelle : la précision obtenue est de l'ordre de la sous-zone d'ammonite, voire de l'horizon dans les meilleurs cas (Fig. 136). Les découvertes de *Gregoryceras* au Chili (Gygi & Hillebrandt, 1991), en Louisiane (Young & Olóriz, 1993), au Mexique (Villaseñor et al., 2004) et en Inde (Krishna et al., 1994, 1995, 1998, 2000), où les faunes associées sont souvent très endémiques, soulignent cet intérêt potentiel des *Gregoryceras* pour les corrélations biostratigraphiques à très grande échelle, même s'il existe quelques nuances évolutive locales.
D'autre part, deux horizons sont actuellement mal caractérisés dans la zonation du G.F.E.J. de 1997 : ils se situent respectivement à la base de la Sous-zone à Vertebrale et à la base de la Sous-zone à Antecedens. Il avait été proposé (Bert, 2004) (Tableau 21) de remplacer l'horizon à aff. Paturattensis par l'Horizon à Defayae, basé sur l'utilisation de *Gregoryceras defayae*, et l'utilisation de *Gregoryceras riazi* pour l'horizon non caractérisé à la base de la Sous-zone à Antecedens. Toutefois, il est beaucoup plus avantageux d'utiliser l'Horizon à Antecedens pour caractériser la base de la Sous-zone à Antecedens (cf. supra). L'Horizon à Defayae est assez malaisé devant la rareté de son indice, mais il peut être utilisé dans l'attente d'un meilleur candidat.

8.3. Remarque sur la zonation Sicilienne

Au cours du VI Symposium International sur le Système Jurassique de Palerme, d'Arpa & Meléndez (2002) ont proposé pour la Sicile une zonation basée sur les *Gregoryceras*. Cette zonation est inutilisable pour les raisons suivantes :

- (1) *G. toucasianum*, utilisé comme équivalent de la Sous-zone à Antecedens n'est pas valide, puisqu'il représente un synthétogramme sans valeur taxinomique.
- (2) *G. romani*, utilisé comme équivalent de la Sous-zone à Parandieri, est un synonyme mineur de *G. riazi*, de plus cette position stratigraphique est erronée.
- (3) *G. riazi*, utilisé comme équivalent de la Sous-zone à Luciaeformis est en réalité limité à la base de la Sous-zone à Antecedens.
- (4) *G. transversarium*, utilisé comme équivalent des sous-zones à Schilli et à Rotoides n'est en réalité présent que dans la Sous-zone à Luciaeformis.
- (5) Enfin, *G. fouquei* apparaît un peu plus tôt que la base de l'Oxfordien supérieur dès la Sous-zone à Rotoides.

Sous-étages	Biozones	Sous-zones	Horizons	Horizons à *Gregoryceras*
Supérieur	Planula	Galar / Gigantoplex	Gigantoplex	
			Grandiplex	
		Planula	Praecursor	
			Tonnerense	
			Minutum	
	Bimmammatum	Hauffinianum	Hauffinianum	
		Bimammatum	Bimammatum	
		Berrense	Berrense	
		Semimammatum	Semimammatum	
	Bifurcatus	Grossouvrei	Grossouvrei	Benosmanae
		Stenocycloides	« Duongae »	Pervinquieri
			« Bifurcatoides »	
Moyen	Transversarium	Rotoides	Rotoides	Fouquei
		Schilli	Subschilli	Devauxi
			Schilli	
		Luciaeformis	Luciaeformis	Transversarium
			Nectobrigensis	
		Parandieri	Parandieri	Ferchaudi
	Plicatilis	Antecedens	Tenuiserratum	Riaziformis
			Antecedens	Riazi
		Vertebrale	Wysokae	Tenuisculptum
			Arkelli	
			Defayae	Defayae
Inférieur	Cordatum	Cordatum	Cordatum	Iteni
		Costicardia	Costicardia	
		Bukowskii	Bukowskii	
	Mariae	Praecordatum	Praecordatum	
			Alphacordatum	
			Praemartini	
		Scarburgense	Woodhamense	
			Scarburgense	
			Elizabethae (Peltoceratoides)	

Figure 136. Comparaisons entre l'échelle stratigraphique actualisée de l'Oxfordien et l'échelle biochronologique basée sur le genre *Gregoryceras*. En gris : pas de *Gregoryceras*.

9. Les *Euaspidoceras*

9.1. Introduction

Les séries oxfordiennes des environs de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes – cf. supra) ont livré 38 individus qui appartiennent au genre *Euaspidoceras* Spath, 1931. A ceux-ci s'ajoutent 18 individus provenant de plusieurs collections privées : collection Delanoy (6), Bersac (6), Rubino (5) et Pétin (1). Quatre spécimens du genre *Mirosphinctes* Schindewolf, 1926 ont également été récoltés. Mais ces genres sont relativement rares à Bézaudun-les-Alpes, puisqu'ils ne représentent respectivement que 4,5% et 0,1% de la faune récoltée dans le banc 100d. Les *Euaspidoceras* (56 au total) forment donc un échantillon représentatif d'une population paléobiologique datée du sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, Zone à Plicatilis, Horizon à Arkelli) (Fig. 65).

Le but de ce chapitre est double: (1) étudier les variabilités morphologiques et ornementales des *Euaspidoceras* récoltés dans le niveau 100d de Bézaudun-les-Alpes afin d'en tester l'homogénéité, et (2) comparer cet échantillon aux autres espèces connues.

9.2. Les *Euaspidoceras* de Bézaudun-les-Alpes

9.2.1. Caractères dimensionnels de la coquille (Fig. 137)

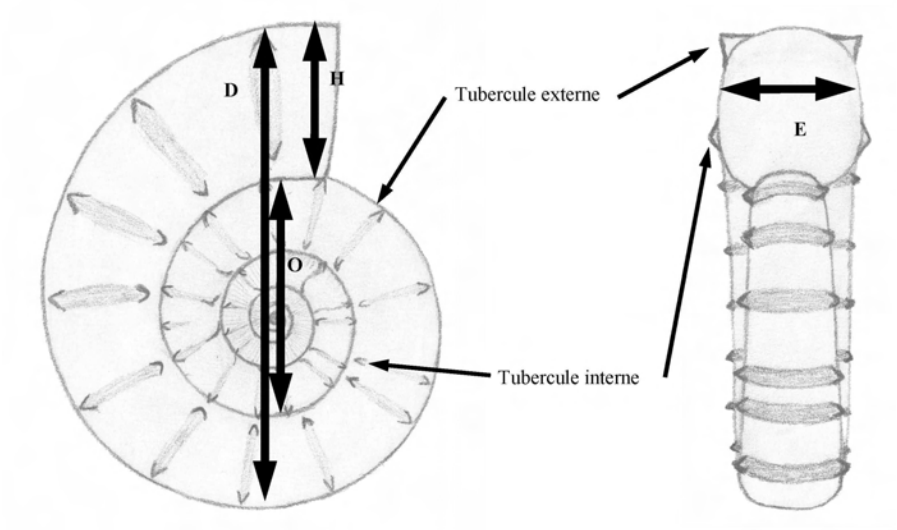


Figure 137. Mesures effectuées sur les *Euaspidoceras*.

Pour chaque spécimen adulte (dernières cloisons rapprochées), la limite phragmocône/loge d'habitation a été repérée. Sur tous les spécimens mesurés les mesures classiques suivantes ont été effectuées en fonction du diamètre (*D*) : la hauteur du tour (*H*), l'épaisseur maximale du tour (*E*) et le diamètre de l'ombilic (*O*). Les spécimens, dont un seul côté est le plus souvent préservé (ce qui explique le peu de valeurs de *E*), ne sont presque jamais démontables. De ce fait il a été impossible de suivre l'évolution ontogénique individuelle. Mais ce problème a été contourné en effectuant plusieurs mesures sur le tour visible (plusieurs diamètres successifs), sans oublier de noter les écarts angulaires α (en degrés) entre chaque mesure. Nous avons ensuite effectué les rapports *H/D*, *E/D*, *O/D*, *E/H*, *O/H*. Puis l'évolution de ces rapports en fonction du diamètre a été étudiée pour chaque individu afin de détecter s'il existe un ou plusieurs types de courbes de croissance (voir chapitre sur la variabilité).

9.2.2. Caractères ornementaux (Fig. 137)

Pour chaque spécimen, le nombre de côtes (*N*), de tubercules internes (*Ntint*) et de tubercules externes (*Ntext*) a été noté en fonction du diamètre. De plus, et lorsque cela a été possible, le diamètre d'apparition du premier noeud parabolique externe (*D1*), le diamètre d'apparition du premier tubercule épineux externe (*D2*), et le diamètre d'apparition du premier tubercule interne (*D3*) ont été mesurés. Puis là encore, l'évolution de toutes ces variables en fonction du diamètre a été étudiée afin de vérifier l'existence d'un ou de plusieurs types de courbes de croissances ornementales.

9.2.3. Systématique

Super-famille Perisphinctaceae Steinmann, 1890
Famille Aspidoceratidae Zittel, 1895
Sous-famille Euaspidoceratinae Spath, 1931

Genre *Euaspidoceras* Spath, 1931

Euaspidoceras davouxi Bert & Bonnot, 2004 [M]
(PI. 74 à 80)

Synonymie

v 1935. *Aspidoceras oegir* Oppel, 1862 ; Lanquine, pl. 15, fig. 1.
? 1977. *Euaspidoceras* aff. *vettersianurn* (Neumann, 1907) ; Bourseau, pl. 10, fig. 1 a-b.
v 1995. *Euaspidoceras* cf. *oegir* ; Branger et al., pl. 7, fig. 1.
v 2001. *Euaspidoceras* cf. *oegir* ; Bonnot & Gygi, pl. 3, fig. 3-4.
v pars 2004. *Euaspidoceras davouxi* sp. nov ; Bert & Bonnot, pl. 1-2; pl. 3, fig. 2, *non* fig. 1; pl. 4-5 (=*E. rotari*).

Dérivation du nom : espèce dédiée à Jean et Annie Davoux de l'Association des Naturalistes de Nice et des Alpes-Maritimes.
Localité type : Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France), coupe B3.
Strate type : le niveau 100d de la coupe B3.
Holotype : spécimen n°AR38 (collection Bert, leg. J. Pétin), figuré ici Pl. 74, Fig. 1.
Paratype : n°AA69 (B3/100d) du gisement de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France) (collection Bert), figuré ici Pl. 75, Fig. 1.
Répartition stratigraphique : l'échantillon d'*Euaspidoceras davouxi* présent dans le banc 100d de Bézaudun-les-Alpes est daté de l'Horizon à Arkelli, au sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) (Fig. 65).
Diagnose : *Euaspidoceras* de petite taille adulte (*D*=210 mm; *D* phragmocône=160 mm), évolute à très évolute (*H/D*=0,34). Mur ombilical arrondi et marge péri-ombilicale peu individualisée. Flancs plats à faiblement convexes, et leur passage au ventre, large et arrondi, est progressif. Section des tours variable (polymorphisme) : de sub-circulaire à quadratique arrondie (*E/H*=0,98). Il existe cinq stades ornementaux successifs au cours de l'ontogenèse : (1) les premiers tours (jusqu'à *D*=10 mm environ) sont totalement lisses ; (2) stade à parabolae latéro-ventraux de 10 mm>*D*>14 mm en moyenne, où de nombreuses costules proverses sont visibles ; (3) de 14 mm à *D*=28 mm en moyenne : apparition des tubercules externes (à partir des parabolae latéro-ventraux) et des parabolae latéro-ombilicaux ; (4) sur le reste du phragmocône : stade bituberculé à tubercules externes légèrement plus proéminents que les tubercules internes. Ils sont reliés entre eux par des côtes mousses. Au-dessus du tubercule, les épines sont cloisonnées à environ 2/5 de la hauteur totale de la structure ; (5) sur le début de la loge d'habitation adulte, on observe un renforcement des tubercules, l'évasement du mur ombilical et une légère compression de la section.
Matériel étudié (*N*=55) : tous les spécimens proviennent du niveau 100d : n°AA11(B3), AA61(CH), AA69(B3), AB23(CH), AC29(B2), AC72(B2), AC85(B2), AD56(B2), AF06(CH), AF21(CH), AF22(B2), AK31(CH), AL11(B3), AM46(B6), AM83(B6), AM89(Bl), AM95(B1), AP23(B3), AQI4(B5), AR38(B3), AR42(B6), AR43(B1), AR44(B3), AR47(B5), AR52(B7), AR53(B5), AR54(B5), AR56(B3), AR59(B5), AR60(B5), AR66(B5), AR68(B1), AR69(B3), AR70(B5), AR72(B5), AR74(B5), AR82(B5) [collection Bert], n°GD342(B2), GD350(B2), GD639(B2), GD767(B2), GD770(B2), et un spécimen non numéroté (B2) [collection Delanoy], n°EB5(B3), EB6(B3), EB7(B3), EB8(B3) [collection Rubino], n°BZD37(B3), BZD7(B3), BZD14(B3), BZD22(B3), BZD28(B3), BZD99(B3) [collection Bersac], n°JPT-l(B3) [collection Pétin].

N° spécimen	*Dmax Dph*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	*Ntext-Ntext/2*	*Ntint-Ntint/2*	*Nsut-Nsut/2*	*D1 1er nœud parabolique*	*D2 1er tub. ext.*	*D3 1er tub. int.*	α°

															ext.			
AR38 (holotype)	161,00 152,70	161,00 152,70 122,76	45,00 43,28 35,74	? ? 32,50	82,40 76,84 59,10	0,28 0,28 0,29	? ? 0,27	0,51 0,50 0,48	? ? 0,91	1,83 1,16 1,65	15-7 18-10 c.22-12	11-7 12-6 c.13-5	13-8 13-7 c.16-6	15-9 17-9 16-9	8,80	17,10	18,90	35° 115°
AA69	139,10 tc.	139,10 113,60 102,90	43,86 39,78 36,00	? 39,56 35,38	63,64 50,32 45,00	0,32 0,35 0,35	? 0,35 0,34	0,46 0,44 0,44	? 1,00 0,98	1,45 1,27 1,25	16-8 18-8 18-9	16-8 18-8 18-9	16-8 18-8 18-9	17-10 15-9 15-9	?	14,90	25,30	90° 50°
AB23	c.135 121,00	121,00 102,16	38,20 32,28	? ?	58,24 47,40	0,32 0,32	? ?	0,48 0,46	? ?	1,53 1,47	15-8 17-8	14-7 16-7	14-7 14-7	14-8 13-8	?	c.15,50	29,92	90°
AC72	69,62 tc.	69,62 56,88 51,00	24,38 20,16 18,22	23,90 ? ?	30,64 23,80 22,08	0,35 0,35 0,36	0,34 ? ?	0,44 0,42 0,43	0,98 ? ?	1,26 1,18 1,21	19-11 18-10 16-9	18-11 17-10 15-9	18-11 16-10 13-9	17-10 16-9 16-9	?	11,76	24,42	90° 55°
AP23	67,54 58,24	67,54 58,24	23,88 20,08	? ?	28,16 24,32	0,35 0,34	? ?	0,42 0,42	? ?	1,18 1,21	18-10 19-11	11-6 11-7	12-7 11-7	12-6 14-8	c.11,66	19,78	23,56	70°
AM83	94,78 tc.	94,78 77,56 70,14	32,00 25,30 23,18	? ? ?	42,14 34,94 31,70	0,34 0,33 0,33	? ? ?	0,45 0,45 0,45	? ? ?	1,32 1,38 1,37	20-11 ? ?	17-9 17-9 17-9	? ? ?	18-11 16-8 16-9	?	13,64	24,94	90° 60°
AL11	66,60 tc.	66,60 56,54	21,88 19,18	? ?	29,54 22,48	0,33 0,34	? ?	0,44 0,40	? ?	1,35 1,17	17-10 18-11	16-10 16-10	14-9 16-10	14-9 13-8	7,58	11,12	34,28	90°
AR68	81,38 tc.	81,38 66,00	27,82 22,74	? ?	35,48 27,76	0,34 0,35	? ?	0,44 0,42	? ?	1,28 1,22	20-11 24-12	20-11 22-12	22-11 21-12	15-8 15-9	?	13,44	23,00	90°
AR42	121,24 tc.	121,24 100,30 89,32	39,30 31,98 30,00	? 33,94 30,32	55,84 46,06 40,50	0,32 0,32 0,34	? 0,34 0,34	0,46 0,46 0,45	? 1,06 1,01	1,42 1,44 1,35	16-7 ?-9 ?-11	16-7 18-9 20-11	16-7 18-9 20-11	15-8 ?-8 ?-8	?	12,28	c.32,48	90° 55°
AF06	98,76 tc.	98,76 81,18	32,56 27,00	? ?	43,74 34,06	0,33 0,33	? ?	0,44 0,42	? ?	1,34 1,26	17-8 17-9	15-8 17-9	15-7 17-8	20-10 18-10	?	9,26	32,12	90°
AQ14	85,00 76,54	85,00 76,54 64,24	28,26 24,56 21,00	? ? ?	37,70 34,58 27,22	0,33 0,32 0,34	? ? ?	0,44 0,45 0,42	? ? ?	1,33 1,41 1,30	14-8 15-8 15-7	14-8 15-8 15-7	12-8 11-8 10-6	13-7 15-9 14-8	?	15,00	33,00	50° 80°
AC85	117,88 tc.	117,88 99,52	39,10 34,00	38,44 c33,00	52,08 42,58	0,33 0,34	0,33 0,33	0,44 0,43	0,98 0,97	1,33 1,25	19-10 19-9	16-7 18-8	16-7 18-8	19-11 18-10	?	13,48	30,30	90°
AR70	48,18 tc.	48,18 39,48	17,12 13,64	15,58 ?	20,00 16,58	0,36 0,35	0,32 ?	0,42 0,42	0,91 ?	1,17 1,22	17-10 15-8	17-10 15-8	14-10 7-7	16-9 15-9	8,68	12,00	26,00	90°
AA61	81,48 75,48	81,48 75,48 65,10	26,56 25,16 22,62	? ? c22,00	36,48 32,50 28,28	0,33 0,33 0,35	? ? 0,34	0,45 0,43 0,43	? ? 0,97	1,37 1,29 1,25	16-9 15-8 15-8	16-9 15-8 15-8	16-9 15-8 15-8	15-8 16-9 17-9	c.8,68	12,42	25,62	30° 60°
AD56	34,60 tc.	34,60 26,32	13,00 9,88	12,80 9,54	13,14 10,30	0,38 0,38	0,37 0,36	0,38 0,39	0,99 0,97	1,01 1,04	21-12 16-10	21-12 16-10	1-1 0-0	15-8 13-7	c.8,40	12,86	34,60	90°
AF22	54,00 tc.	54,00 45,00 38,00	19,32 16,22 13,48	18,46 15,00 12,32	20,72 18,48 15,08	0,36 0,36 0,36	0,34 0,33 0,32	0,38 0,41 0,40	0,96 0,93 0,91	1,07 1,14 1,12	22-13 21-11 18-11	22-13 21-11 18-11	16-10 11-10 7-7	15-9 15-9 14-9	8,32	11,90	27,60	90° 80°
AA11	126,00 tc.	126,00 101,32 95,20	38,84 31,38 29,56	? ? 30,10	57,38 45,68 43,24	0,31 0,31 0,31	? ? 0,32	0,46 0,45 0,45	? ? 1,02	1,48 1,46 1,46	20-10 21-11 21-11	18-7 21-10 21-11	17-7 20-9 20-10	16-9 16-9 15-9	11,48	c.14,18	29,16	90° 40°
AR60	c106,0	106,00	32,20	?	45,12	0,30	?	0,43	?	1,40	18-9	18-9	18-9	16-9	?	c.12,72	c.23,42	

	tc.	62,30	17,26	?	29,36	0,28	?	0,47	?	1,70	20-11	20-11	20-11	15-8			235°
AK31	c57,00 tc.	c57,00	22,56	20,32	c20,00	0,40	0,36	0,35	0,90	0,89	?	?	?	?	?	c.20,00	?	
AR66	29,86 tc.	29,86 24,78	10,90 8,84	9,60 7,80	12,08 9,58	0,37 0,36	0,32 0,32	0,41 0,39	0,88 0,88	1,01 1,08	14-8 13-7	14-8 10-7	6-6 2-2	?-? ?-?	?	13,52	23,70	90°
AR43	58,16 52,34	58,16 52,34 44,86	20,38 19,14 16,66	19,00 17,40 15,42	23,00 21,46 17,08	0,35 0,37 0,37	0,33 0,33 0,34	0,40 0,41 0,38	0,93 0,91 0,93	1,13 1,12 1,03	21-12 20-11 17-10	21-12 20-11 17-10	15-11 12-9 7-7	15-8 17-9 17-10	c.9,00	12,00	26,50	40° 90°
JPT-1	128,28 tc.	128,28 102,20	41,18 33,14	? ?	57,56 45,38	0,32 0,32	? ?	0,45 0,44	? ?	1,40 1,37	22-12 22-11	22-12 21-12	20-11 21-12	21-11 22-12	?	?	?	90°
GD-76?	149,62 tc.	149,62 125,80 112,30	45,32 38,32 36,42	45,20 38,10 35,00	70,08 59,52 53,14	0,30 0,31 0,32	0,35 0,30 0,31	0,47 0,47 0,47	1,00 0,99 0,96	1,55 1,55 1,46	13-6 17-8 16-8	11-5 13-6 14-7	11-5 13-6 14-7	15-9 14-8 15-8	?	?	?	90° 50°
GD-770	60,34 tc.	60,34 48,24	20,90 16,48	20,86 16,92	24,72 20,08	0,35 0,34	0,35 0,35	0,41 0,42	1,00 1,03	1,18 1,22	14-8 13-8	14-9 12-7	13-8 12-7	15-9 15-9	?	?	23,42	90°
GD.non num.1	75,00 tc.	75,00 65,30 58,08	24,30 21,90 19,16	? ? 20,00	33,94 28,90 26,48	0,32 0,34 0,33	? ? 0,34	0,45 0,44 0,46	? ? 1,04	1,40 1,32 1,38	18-10 21-11 20-11	18-10 21-11 20-11	18-10 21-11 19-11	17-9 ?-9 ?-9	?	?	c.27,92	90° 50°
GD-639	47,48 tc.	47,48 38,84 35,08	17,28 13,58 12,40	16,90 14,12 c11,74	18,52 15,34 13,74	0,36 0,35 0,35	0,36 0,36 0,34	0,39 0,40 0,39	0,98 1,04 0,95	1,07 1,13 1,11	17-8 19-10 18-9	11-7 11-6 10-5	12-7 8-7 6-6	?-7 ?-? ?-?	?	c.12,86	27,26	90° 50°
GD-342	49,48 tc.	49,48 39,76	18,00 15,14	? ?	17,94 13,52	0,36 0,38	? ?	0,36 0,34	? ?	1,00 0,89	17-10 16-9	17-9 13-8	16-9 9-8	?-? ?-?	7,72	11,00	22,40	90°
GD350	38,54 38,54	38,54 32,12 29,22	12,76 11,00 10,10	12,36 10,68 9,70	16,40 13,34 12,26	0,33 0,34 0,35	0,32 0,33 0,33	0,43 0,42 0,42	0,97 0,97 0,96	1,29 1,21 1,21	20-10 23-12 23-12	13-7 13-7 13-8	8-7 5-5 4-4	14-8 14-8 14-8	c.10,50	12,52	24,12	90° 40°
BZD14	103,74 tc.	103,74 c86,00	33,86 28,40	? ?	44,72 c39,00	0,33 0,33	? ?	0,43 0,45	? ?	1,32 1,37	18-9 19-10	18-9 19-10	18-9 19-10	16-8 15-8	?	?	?	90°
BZD22	151,92 tc	151,92	45,00	?	70,50	0,30	?	0,46	?	1,57	?	?	?	?	?	?	?	
BZD7	106,68 tc.	106,68	34,80	?	47,50	0,33	?	0,45	?	1,37	19-10	19-10	19-10	16-9	?	?	?	
BZD28	50,12 50,12	50,12 42,00	17,34 15,52	? ?	20,58 16,62	0,35 0,37	? ?	0,41 0,40	? ?	1,19 1,07	15-9 ?-6	15-10 ?-8	9-7 ?-7	14-8 ?-8	?	10,62	27,80	90°
BZD99	44,42 44,42	44,42 37,00	15,10 12,80	? ?	18,86 16,14	0,35 0,36	? ?	0,43 0,44	? ?	1,25 1,26	24-13 20-11	21-13 18-12	15-13 7-7	13-7 ?-?	?	?	27,46	90°
AR43	84,82 72,52	84,82 72,52 65,08	27,36 22,82 21,40	26,34 24,68 ?	37,20 31,46 27,36	0,32 0,32 0,33	0,31 0,34 ?	0,44 0,43 0,42	0,96 1,08 ?	1,36 1,38 1,28	21-10 22-11 22-12	20-10 21-11 21-12	20-10 21-11 21-12	14-6 16-8 17-9	?	c.15,56	c.25,20	70° 50°
AR56	78,14 tc.	78,14 64,18 58,08	26,10 21,66 19,60	26,34 22,70 20,00	33,22 27,10 25,42	0,33 0,34 0,34	0,34 0,35 0,34	0,43 0,42 0,44	1,01 1,05 1,02	1,27 1,25 1,30	18-10 18-10 17-10	17-9 18-10 17-10	18-10 19-11 18-11	15-9 ?-8 ?-7	?	?	c.27,00	90° 60°
AR74	55,60 55,60	55,60 45,38	17,54 14,82	? ?	24,00 19,82	0,32 0,33	? ?	0,43 0,44	? ?	1,37 1,34	26-14 23-	18-12 17-8	17-12 11-8	? ?	?	c.14,52	c.28,60	90°

											12							
AM89	54,10 tc.	54,10 44,66	18,00 15,00	? 16,22	22,42 18,60	0,33 0,34	? 0,36	0,41 0,42	? 1,08	1,25 1,24	22-12 20-11	21-11 20-11	13-11 8-8	14-8 ?-8	?	c.11,80	36,00	90°
AM46	19,32 ?	19,32 15,92	7,18 5,72	6,42 5,00	7,14 6,08	0,37 0,36	0,33 0,31	0,37 0,38	0,90 0,87	0,99 1,06	5-3 5-3	3-3 2-2	0-0 0-0	? ?	?	15,00	?	90°
AR69	33,24 tc.	33,24 27,66	12,22 10,10	? ?	12,74 10,62	0,37 0,37	? ?	0,38 0,38	? ?	1,04 1,05	19-10 ?-11	9-7 7-7	0-0 0-0	? ?	c.12,60	19,22	?	90°
AR54	76,48 tc.	76,48 62,38	25,92 21,28	? ?	32,44 26,38	0,34 0,34	? ?	0,42 0,42	? ?	1,25 1,24	15-7 17-10	15-7 17-10	15-7 17-10	?-8 ?-7	?	16,68	25,40	90°
AR52	53,68 tc.	53,68 45,24	18,18 16,94	18,30 15,50	22,00 17,74	0,34 0,37	0,34 0,34	0,41 0,39	1,01 0,92	1,21 1,05	15-9 12-7	14-8 12-7	12-8 8-7	?-10 ?-9	?	16,00	27,00	90°
AR44	47,10 tc.	47,10 39,08	16,18 14,00	14,40 13,00	20,44 16,16	0,34 0,36	0,31 0,33	0,43 0,41	0,89 0,93	1,26 1,15	14-9 13-8	14-9 13-8	6-6 3-3	13-8 ?-8	?	15,22	32,00	90°
AF21	55,00 51,00	55,00 51,00 43,58	18,30 16,64 14,00	18,64 17,56 14,32	25,00 23,00 19,00	0,33 0,33 0,32	0,34 0,34 0,33	0,46 0,45 0,44	1,02 1,06 1,02	1,37 1,38 1,36	24-14 23-13 22-12	23-13 22-12 20-12	17-13 14-12 8-8	? ? ?	11,86	15,42	32,36	30° 90°
AR72	65,00 tc.	65,00	22,64	?	27,66	0,35	?	0,43	?	1,22	14-9	13-c.8	10-5	14-8	?	15,00	27,58	
AM95	c52,30 tc.	c52,30 43,72	c18,20 15,00	17,10 15,30	21,50 17,36	0,35 0,35	0,33 0,35	0,41 0,40	0,94 1,02	1,18 1,16	20-11 19-11	19-10 18-10	11-10 6-6	?-? 14-8	?	15,22	34,38	90°
AC29	32,76 tc.	32,76 27,12	11,62 9,84	? ?	13,00 10,14	0,36 0,36	? ?	0,40 0,37	? ?	1,12 1,03	16-10 15-9	16-10 15-9	0-0 0-0	? ?	?	11,86	c34,00	90°
AR82	39,20 39,20	39,20 32,56 27,70	13,44 12,52 9,78	? ? 9,48	16,40 12,16 10,78	0,34 0,39 0,35	? ? 0,34	0,42 0,37 0,40	? ? 0,97	1,22 0,97 1,10	18-10 14-10 13-9	16-10 13-10 11-8	5-5 0-0 0-0	? ? ?	11,14	12,50	33,40	90° 60°
EB.5	c.96,5 tc.	89,14	29,28	30,12	38,40	0,33	0,34	0,43	1,03	1,31	21-11	21-11	21-11	18-10	?	16,22	26,62	
EB.7	c.76,8 tc.	76,80	27,10	?	32,20	0,35	?	0,42	?	1,19	?	?	?	?	?	16,62	25,00	
EB.8	44,34 tc.	44,34	14,52	c.13,0	19,36	0,33	?	0,44	?	1,33	?-11	?-11	?-11	?	?	14,00	31,00	
EB.9	32,00 tc.	32,00 25,00	11,00 9,14	10,74 8,88	12,78 10,10	0,34 0,37	0,34 0,36	0,40 0,40	0,98 0,97	1,16 1,11	11-7 6-5	10-7 6-5	2-2 0-0	? ?	9,00	16,32	29,80	110°
BZD37	133,90 tc.	133,90 102,44	42,32 31,89	? ?	61,54 ?	0,32 0,31	? ?	0,46 ?	? ?	1,45 ?	?	15-8 15-9	15-8 15-9	15-8 14-8	?	?	?	140°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. variation*						*0,34* *0,0005* *0,022* *6,59*	*0,34* *0,0003* *0,017* *5,19*	*0,43* *0,0009* *0,030* *7,10*	*0,97* *0,0028* *0,053* *5,43*	*1,26* *0,0270* *0,164* *13,02*								
Shapiro-Wilk *p(normal)*						0,9739 *0,023890*	0,9186 *0,001176*	0,9836 *0,1798*	0,9787 *0,4348*	0,985 *0,235*								

Tableau 35. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Euaspidoceras davouxi* forme macroconque [M].

Description

Aucun spécimen adulte complet n'a été à ce jour récolté. Néanmoins, comme le rapprochement des cloisons est un signe de l'état adulte, les deux spécimens suivants sont adultes : le spécimen n°AR38 (Pl. 74, Fig. 1) atteint un diamètre de 161 mm, mais sa loge

d'habitation n'est conservée que sur 40° ; le spécimen n°GD-764 (Pl. 79, Fig. 1) est totalement cloisonné et atteint *D*=150 mm. En extrapolant la longueur totale de la loge d'habitation à un demi-tour environ, comme c'est le cas pour les autres espèces d'Euaspidoceratinae (Bonnot, 1995), il est possible de suggérer une taille adulte moyenne d'environ 210 mm. Le phragmocône aurait donc une taille moyenne d'environ 160 mm. L'enroulement est évolute à très évolute, ce qui donne à certains spécimens une morphologie très serpenticône (*O/D*=0,43). L'ouverture de l'ombilic n'est pas constante au cours de la croissance et a tendance à augmenter. La courbe de croissance de *O=f(D)* (Fig. 138) est d'ailleurs nettement allométrique avec une équation de type $Y=bD^a$, avec *p(a=1)* très proche de 0 (*a*=1,12), et elle est bien ajustée avec R^2=0,99. La hauteur des tours est relativement faible (*H/D*=0,34) pour un *Euaspidoceras.* La courbe de croissance en hauteur de tour est là encore de type allométrique avec *p(a=1)* proche de 0 (*a*=0,91 ; R^2=0,99). Le mur ombilical est toujours arrondi et tend à s'élever avec l'âge; il se raccorde progressivement au flanc par l'intermédiaire d'une marge péri-ombilicale peu individualisée. Les flancs sont généralement plats à faiblement convexes, et leur passage au ventre, large et arrondi, est progressif. La section des tours est donc généralement sub-circulaire à quadratique arrondie (*E/H*= 0,97). La variable *E* en fonction du diamètre est isométrique (relation linéaire) avec *p(a=1)*=0,11638 et R^2 très élevé à 0,99. En fonction de l'ontogenèse, on observe cinq stades ornementaux successifs :

- (1) Les premiers tours sont totalement lisses.

- (2) A partir d'environ *D*=10 mm en moyenne, on observe un stade bref à parabolae externes (sur le rebord latéro-ventral). De nombreuses côtes fines (costules), rapprochées, toutes proverses, sont visibles sur quelques spécimens parfaitement préservés.

- (3) Au-delà, à partir de *D*=14 mm en moyenne, on observe l'apparition de tubercules externes à partir des parabolae du rebord latéro-ventral. Parallèlement, des structures paraboliques à concavité dirigée vers l'avant, se mettent en place sur les côtes à la base des flancs. Les costules ont alors tendance à s'épaissir entre les tubercules externes et les parabolae internes nouvellement formés, ce qui donne de véritables côtes assez larges, jamais tranchantes. A l'inverse, entre chaque nouvelle côte, les costules s'effacent progressivement, pour ne disparaître totalement qu'à partir de la transformation des parabolae internes en véritables tubercules (stade suivant).

- (4) Le stade bituberculé (à partir 28 mm de diamètre en moyenne) est le stade ornemental principal. Il perdure au moins jusqu'à la fin du phragmocône. Les flancs sont ornés de tubercules internes (sur la marge péri-ombilicale – Fig. 139) et externes (Fig. 140), toujours légèrement plus proéminents (sur la marge péri-ventrale); ils sont reliés entre eux par des côtes mousses. Sur quelques spécimens (n°AB23, Pl. 77, Fig. 1 ; AR70, Pl. 74, Fig. 4 ; AM89 ; BZD7, Pl. 80, Fig. 3 ; et BZD99, Pl. 74, Fig. 2) on peut observer, au-dessus du tubercule, une épine fossilisée séparément, ce qui indique que le tubercule n'est que la base d'une épine cloisonnée (cf. Jeannet, 1951). Cette cloison se situe il environ 2/5 de la hauteur totale de l'épine. Chez certains spécimens (n°AR38, AR70), les tubercules péri-ventraux peuvent, dès leur apparition, se pincer légèrement dans le sens de l'enroulement, voire acquérir une légère ondulation. Cette structure, directement héritée de parabolae externes, rappelle l'aspect en clavis que l'on observe chez les *Paraspidoceras*. Ces tubercules modifiés deviennent rapidement coniques peu après la transformation des parabolae internes en tubercules. Chez d'autres spécimens, il arrive quelquefois que des côtes inermes, ou possédant un tubercule interne peu différencié et peu proéminent (proche des parabolae dont il dérive), s'intercalent entre deux côtes bituberculées, ce qui brise la régularité de l'ornementation. En moyenne, à partir de 60 mm de diamètre, la densité ornementale est stable avant de diminuer régulièrement au-delà.

- (5) Sur le début de la loge d'habitation adulte, on observe un renforcement des tubercules, l'évasement du mur ombilical, et une légère compression de la section.

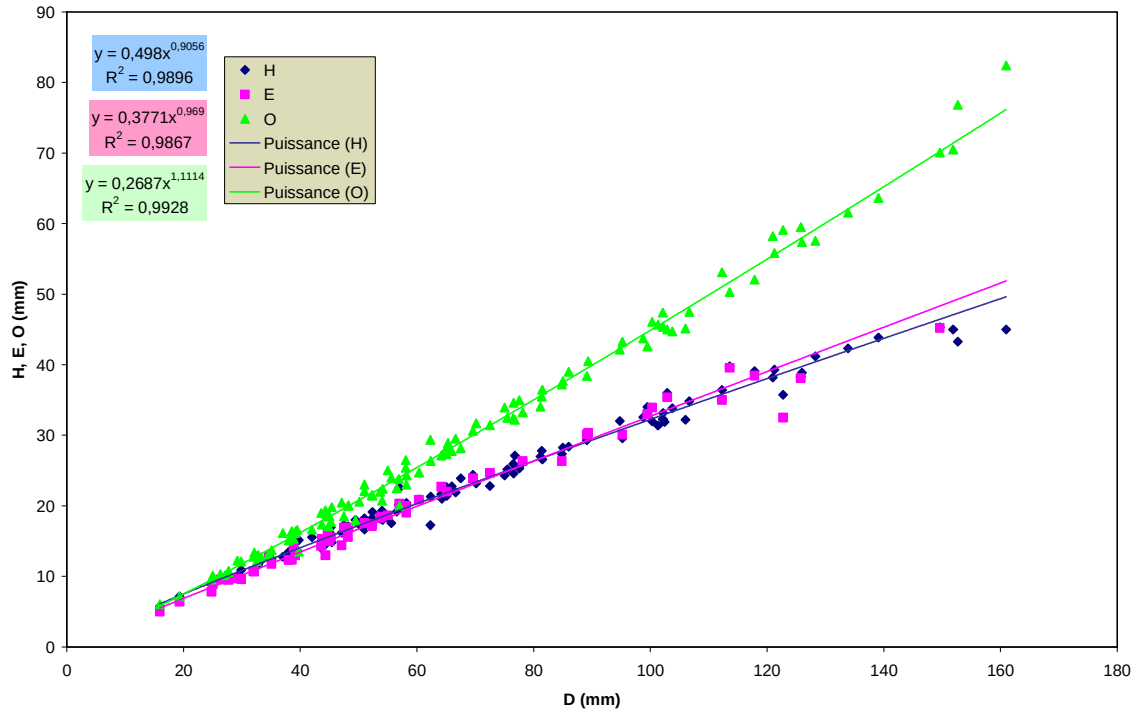


Figure 138. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Euaspidoceras davouxi* [M].

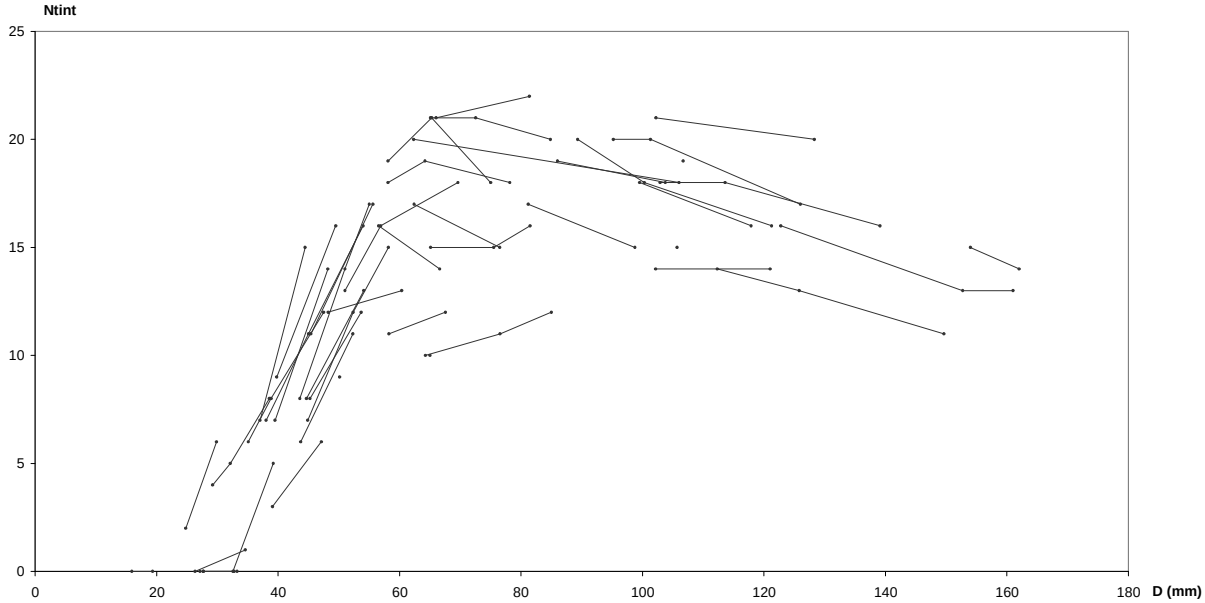


Figure 139. Diagramme bivarié de *Ntint* en fonction de *D* pour *Euaspidoceras davouxi* [M].

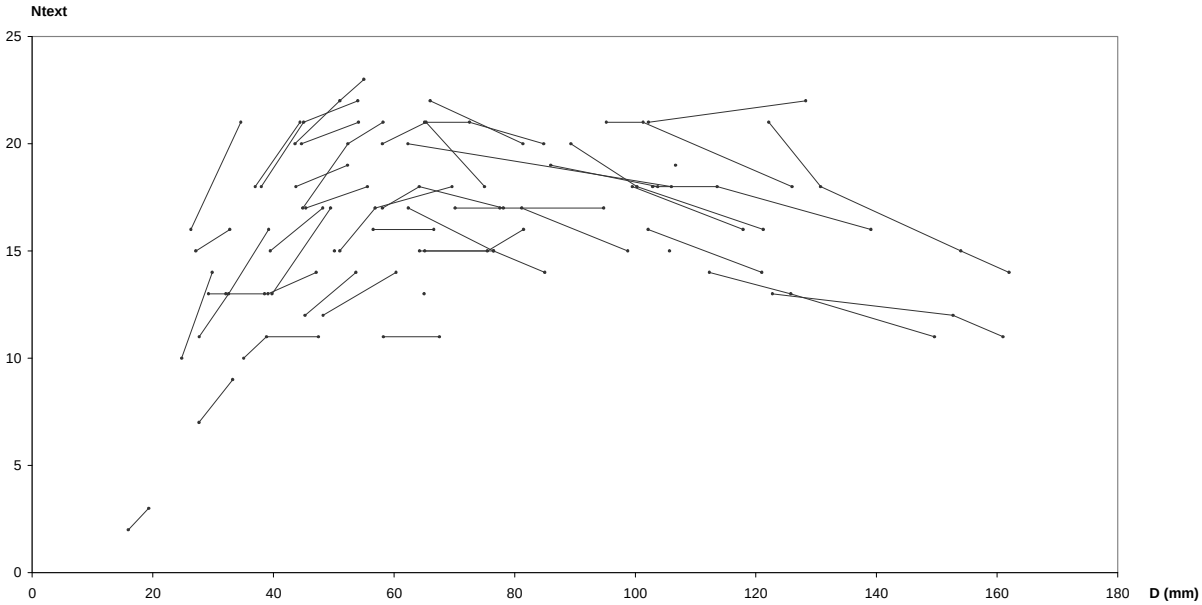


Figure 140. Diagramme bivarié de *Ntext* en fonction de *D* pour *Euaspidoceras davouxi* [M].

Variabilité

L'échantillon d'*Euaspidoceras davouxi* étudié est à la fois très homogène et très variable dans le détail. Une ACP (variables testées : *D*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *Ntext/2*, *Ntint/2*, *Nsut/2*, *D1*, *D2* et *D3*) a été pratiquée afin de construire l'espace morphologique occupé par cette espèce. Le test multivarié de Doornik-Hansen montre que les données ne sont pas normales (*Ep*=448,5 avec *p*=0) et qu'elles doivent donc être log-transformées. Le test F (vérification de l'homoscedasticité entre chaque paires de variables) montre que la probabilité l'égalité des variance doit être rejetée à $p<<0,05$: les données ont donc été double-centrées par l'utilisation d'une matrice de corrélation (moyenne soustraite aux données et résultat divisé par l'écart type).

PC	Eigenvalue	% variance
1	3,19313	31,931
2	1,745	17,45
3	1,51971	15,197
4	0,976727	9,7673
5	0,834636	8,3464
6	0,58114	5,8114
7	0,461681	4,6168
8	0,343205	3,4321
9	0,24228	2,4228
10	0,102487	1,0249

Tableau 36. Pourcentage de la variance totale portée par chaque composante principale (CP).

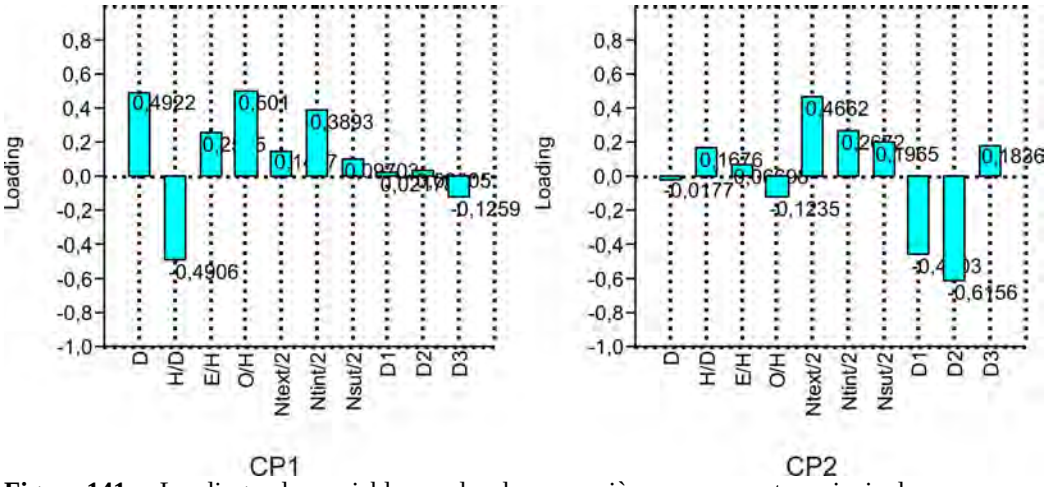


Figure 141. « Loading » des variables sur les deux premières composantes principales.

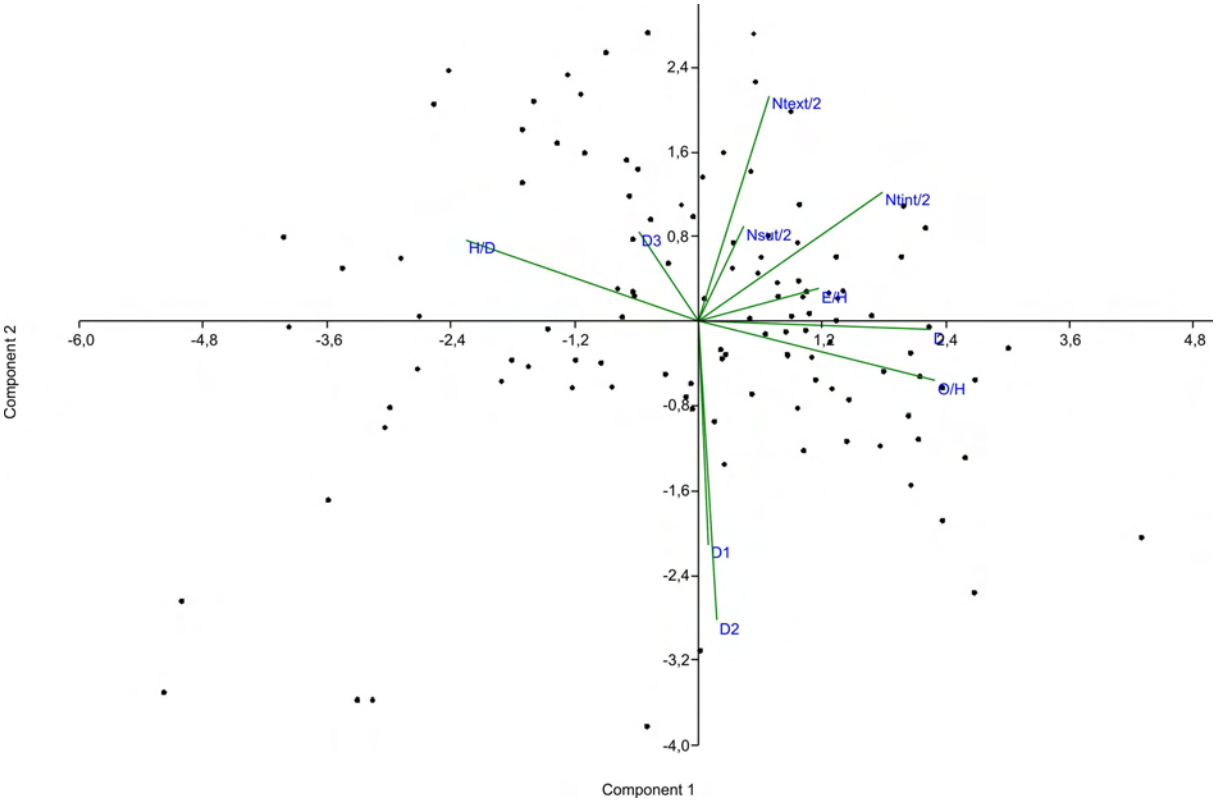


Figure 142. Analyse en composantes principales et occupation de l'espace morphologique d'*Euaspidoceras davouxi*.

Presque 65% de la distribution est supportée par les trois premières composantes principales (Tableau 36 ; cf. Fig. 141 pour le "loading" des variables). L'occupation de l'espace morphologique (Fig. 142) montre grosso modo une structure en croissant à concavité orientée vers le bas. Les plus petits spécimens sont situés à l'extrémité gauche du croissant, et les spécimens les plus grands sont à droite. On reconnaît deux tendances générales principalement définies par l'aspect de la section et situées à l'opposés l'une de l'autre dans l'épaisseur du croissant : un pôle robuste d'aspect plus massif, à section quadratique arrondie, situé dans la partie supérieure du diagramme grosso modo en direction du vecteur *E/H*, et un pôle plus gracile à section subcirculaire situé dans la partie inférieure du croissant. Plusieurs autres caractères de cette variabilité sont fortement corrélés entre eux :

- (1) L'ACP montre clairement que la densité de l'ornementation est corrélée positivement avec l'épaisseur de la section (vecteurs de même orientation ; pour *Ntext* : r_s=0,3046, p=0,02513 ; pour *Ntint* : r_s=0,4518, p=0,00060571).

- (2) L'ouverture de l'ombilic est elle aussi corrélée positivement à l'épaisseur de la section (r_s=0,5551, p=0,0001), et à l'opposé pour la hauteur de tour (r_s=-0,5655, p=0,0001), même si ces deux paramètres sont aussi soumis à un facteur de taille. Ainsi, les spécimens les plus épais, sont généralement les plus évolutes et ceux avec la croissance en hauteur de tour la plus lente.

- (3) Par l'orientation des vecteurs, le nombre de cloison semble lié au nombre de tubercules externes, mais une telle relation est formellement démentie par le coefficient de corrélation par rang de Spearman (r_s=0,0791, p=0,46619). Dans les faits, la variable *Nsut* n'est reliée qu'au diamètre (r_s=0,2605, p=0,0148), de manière assez peu tranchée toutefois, tous les autres vecteurs donnant des résultats de r_s non significativement éloignés de 0 à p>0,05.

D'autre part, les diamètres d'apparition de certaines structures ornementales sont très fortement corrélés entre eux (*D1*=apparition du premier parabolae et *D2*=apparition du premier tubercule externe avec r_s=0,7308, p=0,0001) : l'apparition à faible diamètre des structures paraboliques entraîne l'apparition précoce des tubercules externes. Mais *D3* (apparition du premier tubercule interne) est clairement indépendant des deux variables précédentes (r_s non significativement éloignés de 0 à p>0,05).
Il apparaît que ces structures sont relativement indépendantes des paramètres de constructions de la coquille et des paramètres ornementaux, même si *D1* semble curieusement plus ou moins lié à *E/H* (r_s=0,6060, p=0,0035964), *D2* à *H/D* (r_s=-0,2069, p=0,045357), et *D3* au nombre de tubercules externes (r_s=0,2194, p=0,029929). On peut toutefois noter que ces relations ne sont pas vraiment tranchées (p proche de 0,01), et leur significativité peut être remise en question.

Enfin, le diamètre d'apparition des stades ornementaux est susceptible de varier lui aussi d'un individu à l'autre : de 7,6 à 12,6 mm pour le stade 2, de 9,3 à 20 mm pour le stade 3, de 18,9 à 36 mm pour le stade 4, de 150 à 162 mm pour le stade 5.

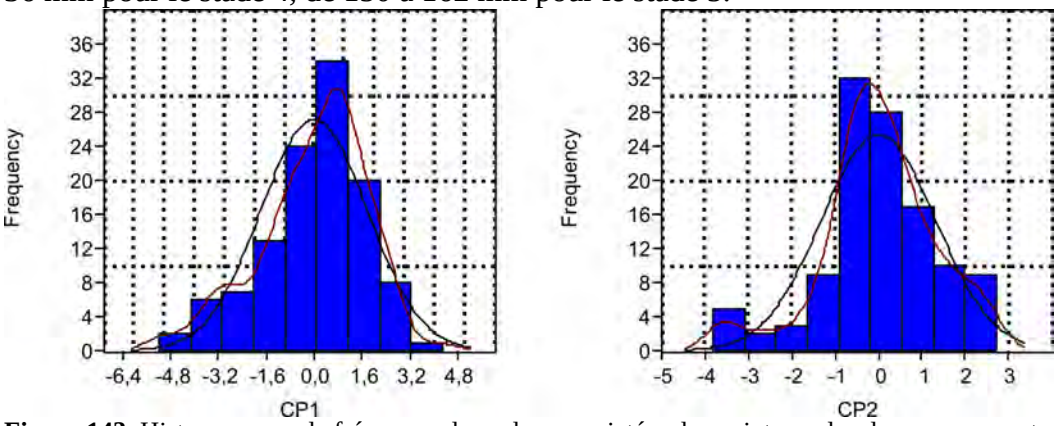


Figure 143. Histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales.

Les histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales (Fig. 143) sont légèrement asymétriques et dans les deux cas les tests de normalité (Shapiro-Wilk et Chi²) indiquent que la distribution se départ légèrement de la normalité (à 0,03>p>0,001). Toutefois l'histogramme CP1 est clairement unimodal, et l'existence de morphologies intermédiaires abondantes fait considérer les deux pôles morphologiques décrits comme dépendants de la variabilité intraspécifiques (polymorphisme).

Cette variabilité met en évidence de manière inéquivoque une relation entre épaisseur de la section et ouverture de l'ombilic, ce qui répond parfaitement à la première loi de covariation de Westermann. Il existe également une relation très forte entre l'épaisseur de la section et la vigueur de l'ornementation, mais inverse que celle prédite par la loi générale : ici une section épaisse est associée à une ornementation plus dense, mais aussi plus robuste ce qui paraît paradoxal. Ce paradoxe est en parti résolu par l'écart relatif important qui existe entre les tubercules. En revanche, la seconde loi de Westermann, qui évoque une corrélation positive entre complexification des cloisons et augmentation de la hauteur des tours (et négative avec l'épaisseur des tours), ne semble pas respectée. Le nombre de cloisons semble moins lié à l'épaisseur de la section, et surtout se départ totalement de la hauteur de tour (projection orthogonales de *Nsut* et *H/D* : r_s=-0,0897, p=0,40891). Il est vrai que le paramètre mesuré (le nombre de cloisons par demi-tour) ne correspond pas directement à la complexité suturale (toujours difficile à quantifier), et un lien entre les deux n'est pas clairement établi. Toutefois, on remarque que lorsque les sutures sont plus complexes elles semblent plus approximées que lorsqu'elles sont plus simples, et par déduction on peut éventuellement considérer qu'elles sont plus nombreuses.

9.3. Comparaison des *Euaspidoceras* de Bézaudun avec les Euaspidoceratinae de la Zone à Plicatilis et de la base de la Zone à Transversarium

9.3.1. Comparaison avec les Euaspidoceratinae de la Zone à Plicatilis *pro parte* (Sous-zone à Vertebrale et base de la Sous-zone à Antecedens)

Les Euaspidoceratinae de la Sous-zone à Vertebrale sont connus en Angleterre (Arkell, 1927, 1940 ; Callomon, 1960), en Pologne (Matija & Tarkowski, 1981), en Argovie (Jeannet, 1951 ; Bonnot & Gygi, 2001), dans le Jura français (De Riaz, 1898 ; Enay, 1966), en Bourgogne (Tintant, 1956 ; Bonnot et al., 1992 ; Courville & Bonnot, 1998), dans les Terres-Noires du Sud-Est de la France (Bourseau, 1977), et dans les Alpes-Maritimes (Bert & Bonnot, 2004). Leur morphologie prolonge celle connue à la fin de l'Oxfordien inférieur (Bonnot, 1995 ; Bonnot & Gygi, 1998), excepté pour le pôle serpentisphaerocône, représenté par *Euaspidoceras kobyi* (Rollier *in* Jeannet), qui a disparu. *Euaspidoceras ovale* (Neumann, 1907) et *Euaspidoceras* cf. *ovale* (Bonnot & Gygi, 1998) représentent le pôle serpenticône peu orné à croissance rapide. Les autres espèces – *Euaspidoceras nikitini* (Borissjak), *Euaspidoceras catena* (Sowerby), *Euaspidoceras paucituberculatum* (Arkell) - sont toutes caractérisées par une grande taille, entre plus de 300 mm et au moins 450 mm (formes « géantes » *in* Arkell) mais aussi un stade parabolique long *(Euaspidoceras paucituberculatum)* ou très long *(Euaspidoceras nikitini).* Leur section montre une tendance à l'aplatissement des flancs.
Dans la partie inférieure de la Sous-zone à Antecedens, les Euaspidoceratinae se raréfient et leur variabilité diminue. Il ne reste plus qu'une seule morphologie sub-serpenticône à section sub-quadrangulaire, à rebords latéro-ombilicaux et latéro-ventraux arrondis. L'ornementation est caractérisée par la réduction des formations paraboliques et par des tubercules précoces puissants. L'espèce « classique » est *Euaspidoceras perarmatum sensu stricto,* connue en Angleterre (Arkell, 1940), en Normandie (d'Orbigny, 1848). en Argovie (Bonnot & Gygi, 2001), en Bulgarie (Sapunov, 1979). *Euaspidoceras hersumense* (Arkell) n'est peut-être qu'un variant de petite taille de *Euaspidoceras perarmatum* (Arkell). *Euaspidoceras crebricostis* (Arkell) présente des côtes très fortes à tous les stades ontogéniques, et en particulier sur la loge d'habitation. Ces espèces sont également de grande taille (300 mm et plus), à l'exception d'*Euaspidoceras hersumense.*

Les *Euaspidoceras* de Bézaudun se distinguent des formes habituellement attribuées à la Zone à Plicatilis (Sous-zone à Vertebrale et base de la Sous-zone à Antecedens) par leur taille réduite, leur section sub-circulaire et leur ornementation peu puissante, avec un stade parabolique réduit.

9.3.2. Comparaison avec les Euaspidoceratinae du sommet de la Zone à Plicatilis (sommet de la Sous-zone à Antecedens) et de la base de la Zone à Transversarium (Sous-zone à Parandieri)

Du sommet de la Sous-zone à Antecedens à la Sous-zone à Parandieri, voire à la Sous-zone à Luciaeformis, les Euaspidoceratinae sont assez bien connus dans les niveaux à Spongiaires ou dans les niveaux équivalents en Argovie (Jeannet, 1951 ; Bonnot & Gygi, 2001), dans le Jura français (de Riaz 1898 ; de Loriol, 1903 ; Enay, 1966), dans le Poitou (Cariou, 1966 ; Branger et al., 1995). Deux morphologies sont présentes:

- Une morphologie 1 « classique », sub-serpenticône, à ornementation peu puissante, à stade parabolique très réduit, représentée par *Euaspidoceras oegir* (Oppel, 1863), peut-être précédée par une forme nommée provisoirement *Euaspidoceras* cf. *oegir (in* Bonnot & Gygi, 2001), connue en Argovie et dans le Poitou (Branger et al., 1995) et localisée au sommet de la Sous-zone à Antecedens.
- Une morphologie 2 « nouvelle », sub-platycône, à ornementation réduite et irrégulière, représentée par *Euaspidoceras rotari* (Oppel) (morphologie *« Neaspidoceras »*).

Il est clair que les *Euaspidoceras* de Bézaudun présentent de très fortes affinités avec *Euaspidoceras oegir* (même morphologie générale, style ornemental semblable), mais aussi avec *Euaspidoceras* cf. *oegir* Bonnot & Gygi, 2001. Un bon critère systématique, au niveau spécifique, est le diamètre d'apparition des épines externes (*D2*) et des épines internes (*D3*). La valeur moyenne et les valeurs extrêmes de *D2* sont très proches pour les trois échantillons (Tableau 37). Par contre *D3* est discriminant, aussi bien pour la valeur moyenne que pour la valeur maximale. Pour ce caractère, il semble que les *Euaspidoceras* de Bézaudun-les-Alpes soient plus proche de *Euaspidoceras* cf. *oegir* Bonnot & Gygi, 2001 que de *Euaspidoceras oegir* (Oppel).

	A	**B**	**C**
D2 (mm)	9,3 -> 19,8 moyenne=13,5	10 -> 18 moyenne =13,4	10 -> 20 moyenne =14
D3 (mm)	18,9 -> 39,6 moyenne =28,2	22,5 -> 40 moyenne =29,4	18 -> 27 moyenne =23

Tableau 37. Comparaison de *Euaspidoceras davouxi* (A, N=56) avec les *Euaspidoceras* du sommet de la Zone à Plicatilis (B=*E.* cf. *oegir*, région niortaise, 79, coll. Branger, *N*=25 – Bonnot, étude en cours) et ceux de la base de la Zone à Transversarium (C=*E. oegir*, Argovie *in* Bonnot & Gygi, *N*=10).

Remarque 1 : dans l'échantillon de Bézaudun, la morphologie 2 n'est représentée que par un seul spécimen, qui a été de ce fait exclu. Depuis le travail de 2004 (Bert & Bonnot), un autre spécimen alors attribué à *E. davouxi* (Pl. 76, Fig. 3) s'est révélé lui aussi appartenir à la morphologie 2 (=*E. rotari*) et doit donc être écarté de cette espèce. Cette morphologie est un peu plus représentée dans l'échantillon de Niort et surtout dans la Sous-zone à Parandieri du Poitou.

Remarque 2 : Il est très probable que le spécimen de « *sous-Bézaudun* » figuré par Lanquine (1935, pl. 15, fig. 1) sous le nom de *Aspidoceras oegir*, puisse être rapporté à l'échantillon de Bézaudun. Les *Euaspidoceras* de Bézaudun se distinguent donc sans difficulté des formes un peu plus anciennes ou un peu plus récentes. Par contre ils présentent des affinités très fortes avec des formes nettement plus récentes, attribuées soit à la Sous-zone à Parandieri

(Euaspidoceras oegir) soit au sommet de la Sous-zone à Antecedens *(Euaspidoceras* cf. *oegir* Bonnot & Gygi, 2001).

9.4. Les *Mirosphinctes* de Bézaudun-les-Alpes

Matériel étudié : seuls quatre *Mirosphinctes* ont été récoltés dans le banc l00d de Bézaudun-les-Alpes: les n°A002(B3), AS64(B3), AS65(B5), AS66(H5) [collection Bert].

N° spécimen	*Dmax* *Dph*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Nsut-Nsut/2*	α°
AD02	19,84 15,50	19,84 15,50	6,22 5,52	6,40 5,00	8,52 5,90	0,31 0,36	0,32 0,32	0,43 0,38	1,03 0,91	1,37 1,07	?	140°
AS64	21,28 15,50	21,28 15,50	5,96 5,28	6,14 5,00	8,64 6,64	0,28 0,34	0,29 0,32	0,41 0,43	1,03 0,95	1,45 1,26	?	155°
AS65	19,22 13,74	19,22 13,74	5,90 5,62	5,70 4,38	8,00 6,00	0,31 0,41	0,30 0,32	0,42 0,44	0,97 0,78	1,36 1,07	?	135°
AS66	15,70 ?	15,70	5,34	5,32	6,78	0,34	0,34	0,43	1,00	1,27	?	

Tableau 38. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Euaspidoceras davouxi* forme microconque [m] (=morphologie *Mirosphinctes*).

Description

Les spécimens sont de très petite taille (jusqu'à *D*=19,8 mm), très évolutes, incomplets et leur degré de maturité n'est pas connu avec certitude. Le spécimen n°AD02(B3) est le mieux préservé. La section, de forme sub-ovale, est comprimée. Les premiers tours sont lisses, puis à partir de 5 mm de diamètre, ils s'ornent progressivement de côtes mousses toutes proverses et espacées. Avec l'apparition de la première côte parabolique précédée d'une constriction peu marquée (vers 10 mm de diamètre), l'ornementation se modifie subitement. Elle se compose alors de côtes primaires mousses peu marquées et légèrement incurvées (à convexité vers l'avant) naissant sur le rebord ombilical : à partir du tiers supérieur des flancs (marge péri-ventrale), de nombreuses côtes secondaires fines mais jamais tranchantes traversent le ventre sans s'infléchir ni s'atténuer. On observe à 16,3 mm de diamètre une côte parabolique proéminente et fortement sigmoïde qui initie un nouveau changement dans l'ornementation : les côtes primaires se renforcent, s'espacent, et correspondent à présent à trois ou quatre côtes secondaires non modifiées.

Rapports et différences

Bien que rares, les *Mirosphinctes* de Bézaudun sont plus proches, par leur petite taille et leur ornementation discrète à formation parabolique réduite, de *Mirosphinctes stokari* (Moech, 1867) [microconque de *Euaspidoceras oegir* (Oppel)], ou des *Mirosphinctes* récoltés avec *Euaspidoceras* cf. *oegir* Bonnot & Gygi, 2001, que de ceux habituellement récoltés clans la Sous-zone à Vertebrale. Les *Mirosphinctes* de Bézaudun-les-Alpes plaident donc pour la même affinité que les *Euaspidoceras* du même gisement. Sur un plan typologique, ils pourraient être nommés *Mirosphinctes* sp. nov. aff. *stokari* Moech, 1867, mais sur un plan paléobiologique, ils appartiennent à l'espèce *Euaspidoceras davouxi* dont ils sont les microconques.

9.5. Dimorphisme *Mirosphinctes* / *Euaspidoceras*

Une relation dimorphique entre *Euaspidoceras* et *Mirosphinctes* a été proposée par Bonnot (1995). Cette relation est basée sur la similitude des tours internes des deux formes, leur

présence dans les mêmes niveaux, et leur évolution parallèle du Callovien supérieur à l'Oxfordien supérieur. Le matériel de Bézaudun conforte cette hypothèse.

9.6. Position phylétique

Si l'on considère son niveau stratigraphique, *Euaspidoceras davouxi* est original par sa morphologie et son ornementation ; en revanche, si on considère sa morphologie et son ornementation, il est original par son niveau stratigraphique.
La morphologie très évolute et l'ornementation peu développée de *E. davouxi* sont des caractéristiques que l'on rencontre fréquemment associées dans des populations d'affinités sub-téthysiennes. Il reste à l'interpréter dans le contexte de l'évolution des Euaspidoceratinae en Europe occidentale :

- Soit l'échantillon de Bézaudun-les-Alpes correspond à une population locale « méridionale » d'une espèce connue ailleurs (laquelle ?).
- Soit il est le témoin d'une migration faunique et peut être considéré comme à l'origine d'une partie au moins des Euaspidoceratinae du sommet de la Sous-zone à Antecedens et de la Zone à Transversarium.

Il est clair que *Euaspidoceras davouxi* est beaucoup plus proche de *E. oegir* et surtout de *E.* cf. *oegir* (*sensu* Bonnot & Gygi), que des formes classiquement attribuées à la Sous-zone à Vertebrale ou à la Sous-zone à Antecedens. Dans cette hypothèse, *Euaspidoceras davouxi* aurait donc gagné le Poitou, le Jura français et l'Argovie dans le temps équivalent à une sous-zone d'ammonite. Il resterait à savoir ce que devient *Euaspidoceras davouxi* dans la Sous-zone à Antecedens de l'arc de Castellane. Des éléments peuvent être apportés par des récoltes récentes dans le secteur de Vescagne (extrémité Est de l'Arc de Castellane). Dans ce secteur, l'équivalent du banc 100d de Bézaudun est daté de l'Horizon à Antecedens avec la présence de l'espèce indice, de *Gregoryceras riazi*, etc. Les *Euaspidoceras* récoltés dans ce niveau sont encore rattachés à *E. davouxi* qui persiste donc au moins jusque là (étude en cours).

10. Les *Paraspidoceras*

10.1. Introduction

Le genre *Paraspidoceras* est très rare dans l'Oxfordien de la Montagne du Cheiron entre Bézaudun-les-Alpes et Coursegoules (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France – Fig. 64), puisqu'il représente moins de 1% de la faune récoltée dans le banc 100d daté de l'Horizon à Arkelli (Bert et al., 2003 ; Bert, 2008 – Fig. 67). Parmi les ammonites récoltées dans le banc 100d, 17 ammonites appartiennent à ce genre. A celle-ci s'ajoutent 9 individus provenant de plusieurs collections privées : collection Delanoy (4), Duyé (2), Rubino (2) et Perna (1). Les *Paraspidoceras* récoltés (26 au total) forment donc un échantillon représentatif d'une population paléobiologique, et qui correspond à ce jour au plus important échantillon de *Paraspidoceras* récolté dans un seul banc.
Le but de ce chapitre est double : (1) étudier les variabilités morphologiques et ornementales de l'échantillon de *Paraspidoceras* récolté dans le niveau 100d de la Montagne du Cheiron afin d'en tester l'homogénéité, et (2) comparer cet échantillon aux autres espèces connues de ce genre.

10.2. Les *Paraspidoceras* de la Montagne du Cheiron

10.2.1. Caractères dimensionnels de la coquille

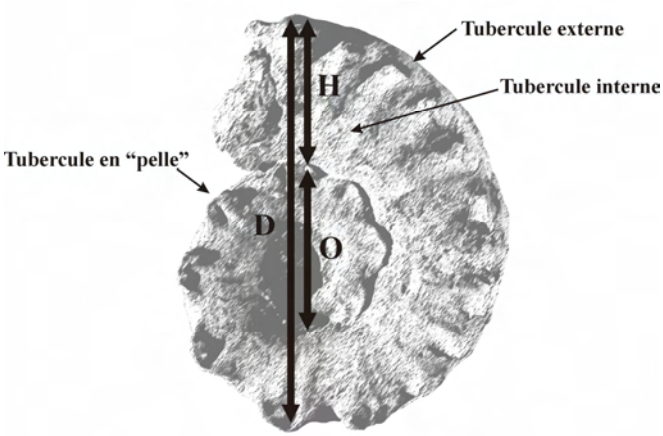


Figure 144. Mesures effectuées sur les *Paraspidoceras.*

Pour chaque spécimen les mesures classiques suivantes (Fig. 144) ont été effectuées en millimètres et en fonction du diamètre (*D*) : la hauteur du tour (*H*), l'épaisseur maximale du tour (*E*) pris entre les côtes et tubercules, et le diamètre de l'ombilic (*O*). Plusieurs séries de mesures sur le tour visible (à plusieurs diamètres successifs) ont été effectuées. Elles permettent de suivre au maximum le développement ontogénique individuel, sans oublier de noter les écarts angulaires α (en degrés) entre chaque mesure. Les rapports classiques *H/D* (hauteur relative), *E/D* (épaisseur relative), *O/D* (ombilic relatif), *E/H* (section relative), *O/H* ont ensuite été calculés.
Etant donné que seul un individu adulte (mais incomplet) a été récolté, les histogrammes de fréquences (analyse univariée) ont été négligés directement au profit des analyses bivariées. Ces dernières caractérisent l'évolution des paramètres quantitatifs en fonction du diamètre, et donc de l’âge biologique des spécimens puisque la coquille des ammonites est construite sur le modèle accrétionnaire, afin de détecter s'il existe un ou plusieurs types de relations d’allométries.

10.2.2. Caractères ornementaux

Pour chaque spécimen, le nombre de tubercules internes (*Nint*) et de tubercules externes (*Next*) par tour et demi-tour a été noté en fonction du diamètre (Fig. 144). De plus, et lorsque cela a été possible, le diamètre d’apparition du premier tubercule externe (*De*), le diamètre d’apparition du premier tubercule interne franc (*Di*), ainsi que le diamètre de disparition des tubercules en « pelles » (*Dp*), ont été mesurés. Ces données ont été quantifiées en fonction du diamètre pour tester leur variabilité.

10.2.3. Systématique

Famille des Aspidoceratidae Zittel, 1895
Sous-famille des Euaspidoceratinae Zittel, 1895
Genre *Paraspidoceras* Spath, 1925
Espèce-type : *Ammonites meriani* Oppel, 1863, pl. 65, fig. 1a-b.

Paraspidoceras colloti Zeiss, 1962
(Pl. 81 à 86)

Synonymie
1905. *Aspidoceras* cf. *lehmani* Favre ; Kilian & Guébhard, pl. 48, fig. 1.

1917. *Aspidoceras helymense* Gemmellaro ; Collot, pl. 1, fig. 5.

v 1962. *Paraspidoceras (Paraspidoceras) edwadsianum colloti* n. nom. ; Zeiss, pl. 1, fig. 16 ; pl. 3, fig. 5.

non ? 1962. *Paraspidoceras (Paraspidoceras)* aff. *edwadsianum colloti* n. nom. ; Zeiss, fig. 5-6.

1962. *Paraspidoceras (Paraspidoceras)* cf. *edwadsianum blumbergense* n. nom. ; Zeiss, pl. 4, fig. 9-10.

? 1979. *Paraspidoceras (Paraspidoceras) colloti* Zeiss. ; Gygi et al., fig. 7c-d.

1979. *Paraspidoceras (Paraspidoceras)* aff. *berckhemeri* Zeiss ; Gygi et al., fig. 7a-b.

v 2008. *Paraspidoceras colloti* Zeiss ; Bert, pl. 1-6.

Holotype : le spécimen figuré par Collot (1917, pl. 1, fig. 5), puis refiguré par Zeiss (1962, pl. 1, fig. 16 et pl. 3, fig. 5), et déposé à la Faculté des Sciences de la Terre de Dijon.
Localité type : Nuits-Saint-Georges, Côte d'Or (Bourgogne, France).
Strate type : « Oxfordien », l'holotype provient des niveaux oolithiques (cf. les oolithes ferrugineuses visibles dans la gangue de l'holotype) de l'Oxfordien moyen de la localité-type.
Répartition stratigraphique : un spécimen de *Gregoryceras* récolté dans les niveaux oolithiques de la région type (Talant, près de Dijon – inédit) révèle un âge Oxfordien moyen, plus précisément la Sous-zone à Vertebrale (Zone à Plicatilis), ce qui concorde avec les données de Tintant (1961) et la récolte de représentants du genre *Platysphinctes* Tintant, 1961 dans les mêmes niveaux. L'échantillon de la Montagne du Cheiron est plus précisément daté de l'Horizon à Arkelli.
Matériel étudié (*N*=27) : Les spécimens n°AC16(B2), AC21(B3), AC70(B2), AG67(B2), AM12(B3), AM17(CH2), AM18(B2), AM22(B3), AM90(B2), AP21(B1), AR24(CH2), AR55(B2), AR57(B3), AR61(B3), AR64(B6), AS05(B3), AS77(B5) et AS78(B5) de la collection Bert ; les n°765(B2), EM(B2) et deux spécimens non numérotés (1 et 2)[B2] de la collection Delanoy ; les n°JP-06-3c-2(B2) et 2508-06-3d(B3) de la collection Duyé ; le n°518(B2) de la collection Perna ; les n°EB4(B2) et EB25(B2) de la collection Rubino. Tous ces spécimens proviennent du niveau 100d des différentes fouilles (notées entre parenthèses) de la Montagne du Cheiron près de Bézaudun-les-Alpes (Alpes-Maritimes, France).

N°	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Nint/2*	*Nint*	*Next/2*	*Next*	*Di*	*De*	*Dp*	α°
AC16	79,7	28,5	?	30,6	0,36	?	0,38	?	1,07	3	3	12	19	73,6	?	45,7	
	63,2	24,4	28,8	24,6	0,39	0,46	0,39	1,18	1,01	0	0	10	16				100°
	45,9	17,4	21,4	18	0,38	0,47	0,39	1,23	1,03	0	0	7	13				110°
	32,7	12,8	?	12,7	0,39	?	0,39	?	0,99	0	0	6	11				120°
AC21	54,7	19,4	24,3	22	0,35	0,44	0,40	1,25	1,13	0	0	7	11	?	?	?	
	43,1	15,3	20,5	17,1	0,35	0,48	0,40	1,34	1,12	0	0	5	9				100°
	32,9	12,3	11,8	13,2	0,37	0,36	0,40	0,96	1,07	0	0	4	8				90°
	26,5	9,7	13,4	11,4	0,37	0,51	0,43	1,38	1,18	0	0	4					90°
AC70	31,7	12,7	14,5	12,3	0,40	0,46	0,39	1,14	0,97	0	0	5	10	?	?	?	
AM12	94,4	32	?	36,7	0,34	?	0,39	?	1,15	9	9	10	17	67	?	59,3	
	68	24,1	25	25,3	0,35	0,37	0,37	1,04	1,05	1	1	6	12				140°
AM17	90,1	33,1	?	36,5	0,37	?	0,41	?	1,10	5	5	10	15	77,6	?	64	
	69,3	26,2	?	25,7	0,38	?	0,37	?	0,98	0	0	6	10				110°
	51,6	20	?	21	0,39	?	0,41	?	1,05	0	0	5	8				110°
	39,6	15,	17,	15,	0,40	0,45	0,40	1,12	0,99	0	0	4	7				110

		8	7	7													°
AM18	56,7	21,4	23	21,5	0,38	0,41	0,38	1,07	1,00	0	0	7	10	?	?	?	
	43	16,6	20,3	17,2	0,39	0,47	0,40	1,22	1,04	0	0	5	8				100°
	32	12,6	15,3	13	0,39	0,48	0,41	1,21	1,03	0	0	4	?				100°
	24,4	9,1	11,2	10	0,37	0,46	0,41	1,23	1,10	0	0	?	?				120°
AM22	108	40	?	40,3	0,37	?	0,37	?	1,01	?	?	?	?	77	?	?	
	42	15,4	?	17	0,37	?	0,40	?	1,10	0	0	8	14				335°
AP21	123,4	42,9	44	52,3	0,35	0,36	0,42	1,03	1,21	10	11	10	18	75,6	?	62	
	90,5	31,4	40	35,5	0,35	0,44	0,39	1,27	1,13	4	4	9	16				100°
	70,3	27,8	33,2	26,6	0,40	0,47	0,38	1,19	0,96	0	0	8	12				110°
	50,4	20,2	24,8	19	0,40	0,49	0,38	1,23	0,94	0	0	7	11				110°
AR24	65,5	24,8	?	24,7	0,38	?	0,38	?	1,00	0	0	?	?	?	?	?	
	49,4	19,6	?	18	0,40	?	0,36	?	0,92	0	0	?	?				80°
AR55	30,7	10,5	15,1	12,5	0,34	0,49	0,41	1,44	1,19	0	0	6	12	?	?	?	
	23,6	8,7	11,6	8,9	0,37	0,49	0,38	1,33	1,02	0	0	6	12				125°
AR57	25,4	10,3	11,2	9,2	0,41	0,44	0,36	1,09	0,89	0	0	5	10	?	?	?	
	19,7	8,3	8,6	6,6	0,42	0,44	0,34	1,04	0,80	0	0	5	9				130°
AR61	29,4	11,6	15,4	11,8	0,39	0,52	0,40	1,33	1,02	0	0	4	?				
AR64	14,8	5,6	6,8	5,5	0,38	0,46	0,37	1,21	0,98	0	0	?	?	?	7,2	?	
AS05	149,5	53,8	?	58,8	0,36	?	0,39	?	1,09	10	15	10	19	74	?	64	
	108	38,3	?	44,5	0,35	?	0,41	?	1,16	9	9	10	17				115°
	81,8	30,8	?	34,1	0,38	?	0,42	?	1,11	3	3	8	14				110°
	63,7	24,3	26	24,7	0,38	0,41	0,39	1,07	1,02	0	0	6	12				100°
AS77	12,2	5,4	5,2	3,7	0,44	0,43	0,30	0,96	0,69	0	0	4	4	?	10	?	
AS78	12,7	4,7	6,4	5	0,37	0,50	0,39	1,36	1,06	0	0	4	5		8,3		
Delanoy 765	97,3	36,9	?	34,6	0,38	?	0,36	?	0,94	0	0	12	19	?74	?	49,3	
	74,1	27,7	30,5	26,8	0,37	0,41	0,36	1,10	0,97	0	0	9	15				100°
	55,2	21,8	22	20,2	0,39	0,40	0,37	1,01	0,93	0	0	6	11				100°
	41,6	17	19	15,7	0,41	0,46	0,38	1,12	0,92	0	0	5	10				100°
Delanoy EM	72,4	24,7	30,1	29	0,34	0,42	0,40	1,22	1,17	0	0	9	13	?	?	49,8	
	49,8	20	?	17	0,40	?	0,34	?	0,85	0	0	5	10				130°
Delanoy non-num-1	150,4	53,2	57,3	61,7	0,35	0,38	0,41	1,08	1,16	8	15	6	17	70,3	?	60	
	121,1	40,6	44,6	48,1	0,34	0,37	0,40	1,10	1,18	9	12	11	22				90°
	96,3	34,7	40	36,8	0,36	0,42	0,38	1,15	1,06	6	6	11	20				90°
	77,8	29,1	33	29,3	0,37	0,42	0,38	1,13	1,01	4	4	11	17				90°
	63,4	25,3	?	24	0,40	?	0,38	?	0,95	0	0	9	13				70°
Delanoy non-num-2	65,1	24,2	29	26,2	0,37	0,45	0,40	1,20	1,08	0	0	8	14	?	?	?	
	51,1	19,5	22,3	20,8	0,38	0,44	0,41	1,14	1,07	0	0	7	13				100°
	38	13,9	18,5	15,3	0,37	0,49	0,40	1,33	1,10	0	0	7	?				110°
	29	10,3	15,6	13,3	0,36	0,54	0,46	1,51	1,29	0	0	6	?				90°
Duyé JP-06-3c-2	120,5	44	?	49	0,37	?	0,41	?	1,11	?	?	?	?	?	?	?	
	80,8	32,4	?	28,2	0,40	?	0,35	?	0,87	?	?	?	?				140°

Perna 518	135,8	45,4	?	56,5	0,33	?	0,42	?	1,24	13	13	14	20	88	?	77	
	109,3	39,7	38,6	45	0,36	0,35	0,41	0,97	1,13	7	7	13	20				90°
	100,6	35,4	34,7	40,1	0,35	0,34	0,40	0,98	1,13	4	4	11	18				40°
Rubino EB4	41	16,6	?	14,4	0,40	?	0,35	?	0,87	0	0	7	10	?	?	?	
	31,2	11,5	?	11,6	0,37	?	0,37	?	1,01	0	0	6	9				100°
Rubino EB25	12,3	4,8	5,6	4,5	0,39	0,46	0,37	1,17	0,94	0	0	4	?	?	11,4	?	
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. variation*					*0,38* *0,0005* *0,0225* *5,88*	*0,44* *0,0023* *0,0486* *10,93*	*0,39* *0,00066* *0,0256* *6,42*	*1,17* *0,0177* *0,1331* *11,33*	*1,04* *0,0120* *0,1100* *10,57*					*75,08 (min=67 max=88)*	*9,23 (min=7,2 max=11,4)*	*59,04 (min=45,7 max=77)*	
Shapiro-Wilk *p(normal)*					0,9698 *0,1304*	0,9706 *0,3594*	0,9508 *0,01459*	0,9739 *0,4582*	0,9869 *0,7487*								

Tableau 39. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *Paraspidoceras colloti*.

Description

La plupart des spécimens ne sont pas complets ni ne présentent leur loge d'habitation adulte, la majorité étant entièrement cloisonnée. Un spécimen toutefois est adulte (approximation des dernières cloisons – n°AM90) avec une loge d'habitation incomplète conservée sur un tiers de tour (*D*=210 mm pour un phragmocône de 165 mm). En extrapolant une loge d'habitation complète (environ 1/2 tour de spire), ce spécimen atteindrait environ 250 mm de diamètre. La coquille est assez évolute avec un très faible recouvrement des tours (moyenne de *O/D=0,39*). La croissance est importante avec une moyenne de hauteur relative de *H/D=0,38*, et d'épaisseur relative de *E/D=0,44*. La section est la plupart du temps plus large que haute (*E/H=1,17* en moyenne). Sur les diagrammes bivariés, les courbes moyennes des relations liant les valeurs mesurées de *H*, *E* et *O* en fonction du diamètre (Fig. 145) répondent à la relation d'allométrie $Y=bD^a$, avec *a* significativement différent de 1 [0,015049>*p(a=1)*>7,3467E-05], si bien qu'on peut considérer la croissance des coquilles comme allométrique. Dans tous les cas la dispersion des points autour de la moyenne est faible, avec des coefficients de corrélation toujours très élevés (de $0,98<R^2<0,99$). Ils sont répartis de manière homogène et sans rupture de pente, ce qui dénote une croissance harmonique. La hauteur relative *H/D* (Fig. 146), l'épaisseur relative *E/D* et la section relative *E/H* (Fig. 147) ont une tendance décroissante en fonction du diamètre. Au contraire, les rapports liés à l'ombilic (*O/D* et *O/H*) (Fig. 146-147), sont plutôt croissants en fonction du diamètre. La section relative (Fig. 147) montre une très grande variabilité pour les faibles diamètres, mais tend à se rapprocher de 1 au cours de la croissance.

L'ornementation est en général assez forte, en particulier dans les tours internes, mais elle tend à s'affaiblir au cours de la croissance (*D*>120 mm). La costulation est largement dominée par la tuberculation, c'est donc cette dernière qui a fait l'objet d'une attention particulière. Les graphiques de représentation du nombre de tubercules externes par tours montrent deux points d'inflexions (Fig. 148). Le premier, qui correspond à la transformation progressive des « pelles » en tubercules, se situe aux alentours de 60 mm de diamètre en moyenne, à la suite de quoi on observe une augmentation du nombre de tubercules (stade III – Fig. 148). Le second point d'inflexion, vers 120-125 mm de diamètre, semble correspondre à une diminution de la tuberculation externe (stade IV). On constate également que la tuberculation interne apparaît grosso modo au niveau du premier point d'inflexion (Fig. 149). Le nombre de tubercules internes suit une augmentation constante, indépendamment de la baisse du nombre de tubercules externes qui peut éventuellement être un cas particulier (?) des rares spécimens de l'échantillon de ce diamètre (stade IV de la Fig. 147). On constate sur le graphique de représentation de *E/H=f(Next)* que le nuage de points présente une répartition

très homogène : il n'existe pas de relation entre l'aspect plus ou moins « robuste » de la section relative et l'importance de la tuberculation externe (Fig. 150 – r_s=-0,0673 à p=0,7066). En revanche le graphique de représentation de *E/H=f(Nint)* laisse entrevoir la possibilité d'une relation entre l'épaisseur de la section et l'arrivée plus tardive des tubercules internes (Fig. 151), relation corroborée par la corrélation par rang de Spearman (r_s=-0,3745 à p=0,0161). Au moins quatre stades ontogéniques successifs peuvent être reconnus :

- Jusqu'à 15-20 mm de diamètre, le stade I n'est visible que pour les spécimens les mieux préservés dans les tours internes (Pl. 83, Fig. 2 ; Pl. 85, Fig. 3). La section est quadratique arrondie, avec un mur ombilical incliné qui se raccorde aux flancs par une zone péri-ombilicale très étroite et anguleuse. Les flancs sont plats à faiblement convexes, tout comme le ventre qui est déjà très large. L'ornementation est constituée de tubercules externes qui apparaissent à moins de 10 mm de diamètre en moyenne. Ils sont encore très peu développés, mais déjà plus ou moins claviformes. La costulation présente un aspect très proche de ce qu'on peut observer chez les *Gregoryceras* à un diamètre supérieur : les côtes partent en couples de *bulla* claviformes. Elles sont d'abord très proverses, puis s'infléchissent brutalement vers l'arrière dès le premier tiers des flancs, pour être finalement surmontées par les tubercules externes au sommet des flancs.

- Au stade suivant (II) le mur ombilical s'évase de plus en plus vers le haut pour passer à une zone péri-ombilicale doucement convexe dans la continuité des flancs, également convexes. Le ventre est particulièrement large et faiblement bombé. Les *bulla* péri-ombilicales du stade précédent disparaissent totalement. Les tubercules externes sont prépondérants dans le motif ornemental, et sont issus de deux, exceptionnellement trois, côtes latérales. Ils ont une forme très caractéristique en « pelles » : plats, claviformes dans le sens de l'enroulement, au sommet incurvé vers l'arrière, et creusés d'une profonde gouttière en V (résultat transposé de l'espace intercostal des flancs), tandis que sur le côté siphonal ils sont surélevés dans le prolongement du ventre. Ces tubercules particuliers confèrent à la coquille un aspect général quasi coronal. A la suite du stade précédent, les côtes perdent rapidement leur inclinaison au cours de l'ontogenèse et deviennent radiales à très faiblement sinueuses sur les flancs, mais encore incurvées vers l'arrière au niveau des tubercules en « pelles ». Sur le ventre on retrouve les côtes par faisceaux de 2 à 4, plus souvent 3, en partance, sans faiblir, du sommet des tubercules. Ces côtes peuvent quelquefois s'infléchir légèrement vers l'arrière.

- A partir de 60 mm de diamètre en moyenne (stade III), les tubercules externes perdent très progressivement leur aspect en « pelles », essentiellement par réduction de leur largeur : ils ne correspondent alors plus qu'à une seule côte latérale. Dans le même temps l'ornementation se densifie (point d'inflexion), les côtes s'épaississent et deviennent plus marquées, et l'on observe très progressivement l'apparition d'un *bullae* à la base des flancs. Celui-ci se transforme petit à petit en un tubercule interne toujours plus ou moins allongé dans le sens de la côte qui le supporte. La zone péri-ombilicale tend à s'individualiser progressivement en parallèle au renforcement de ces tubercules. La section est très comparable au stade II, à ceci près que le ventre est plus arrondi.

- Le dernier stade visible sur les spécimens étudiés (IV), à partir d'environ 120 à 125 mm de diamètre (Pl. 81, Fig. 1 ; Pl. 82, Fig. 1 ; Pl. 83, Fig. 1 ; Pl. 84, Fig. 1 ; Pl. 85, Fig. 1 ; Pl. 86, Fig. 1), montre un changement dans l'aspect de la section qui devient sub-circulaire par convexité du ventre et surélévation de la partie proximale des flancs. L'ornementation accuse une baisse d'intensité des tubercules externes, de même que les tubercules internes qui s'espacent au détriment de côtes intercalaires inermes.

La ligne de suture (Fig. 152) est très découpée, parfaitement de type « peltocératoïde » avec un lobe latéral L très développé, profond, un peu plus étroit à la base, et trifide. Il n'est pas rigoureusement symétrique et sa partie siphonale est la plus développée. Le lobe ventral E, aussi large à la base qu'au sommet, est profond et subdivisé en deux branches par une petite

selle siphonale assez large. Les deux branches de E sont très faiblement divergentes. La selle externe SE est très large et est profondément incisée par un lobe accessoire qui prend de plus en plus d'ampleur avec la croissance. La selle interne SI est divisée en trois métalobes ombilicaux U ; U_2 est profond, étroit, d'une largeur régulière, et trifide ; la partie suspensive N du tracé est assez profonde et faiblement inclinée vers l'arrière. La suture répond à la formule E=L>N.

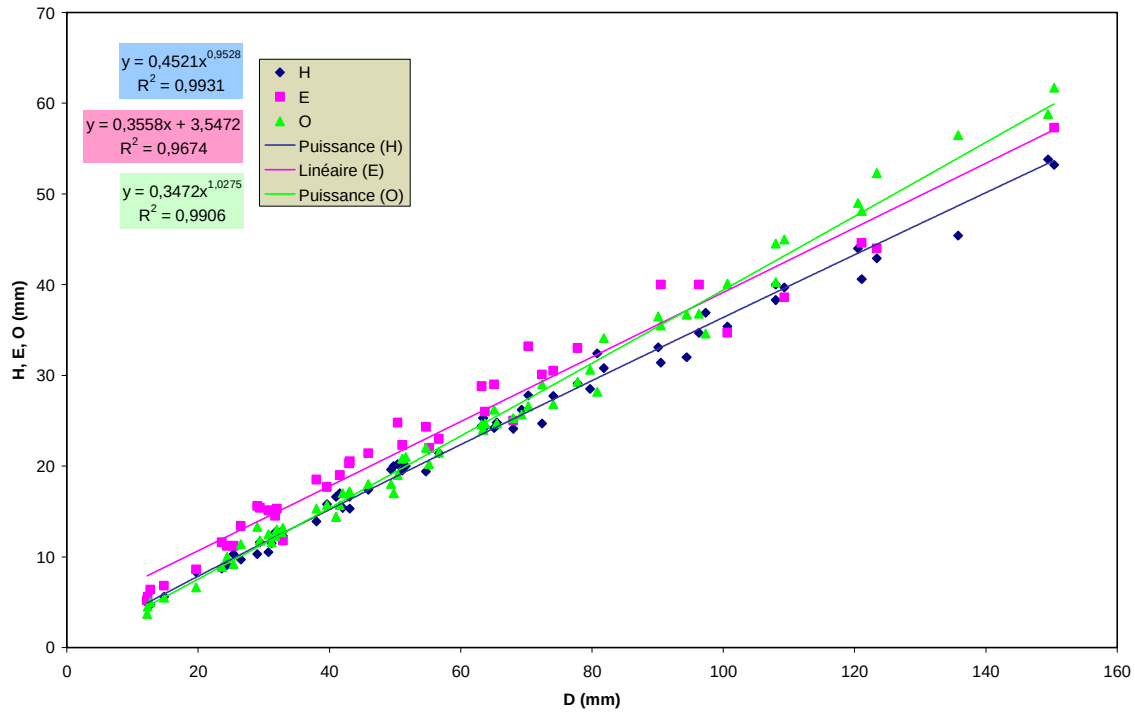


Figure 145. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Paraspidoceras colloti*.

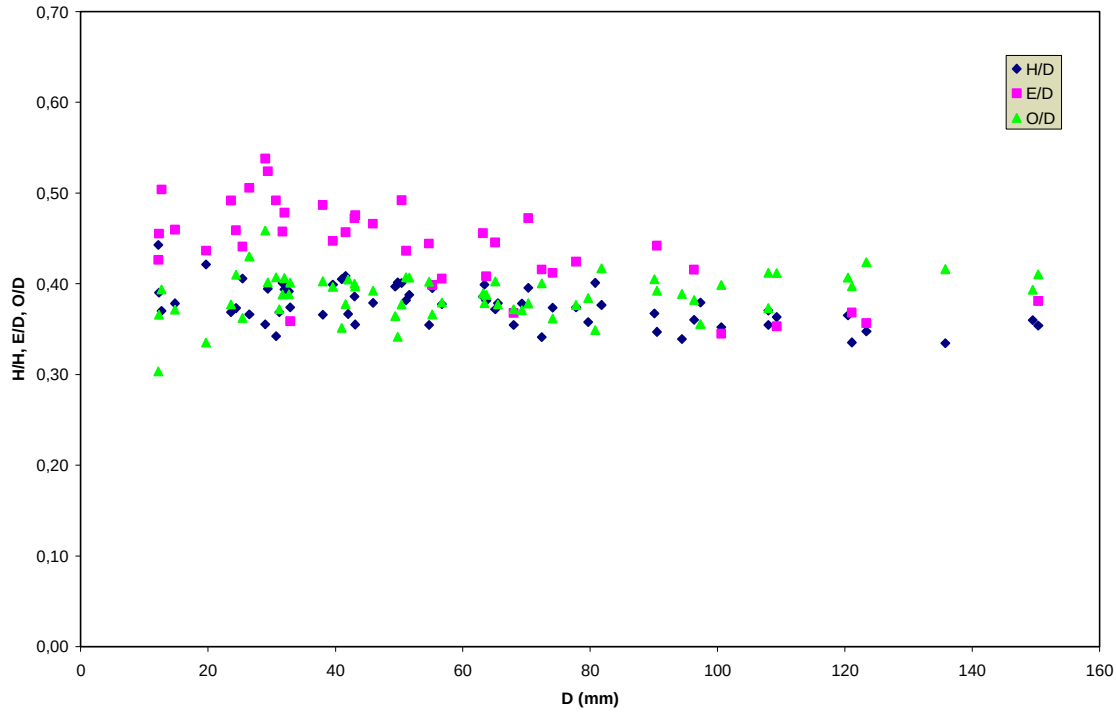


Figure 146. Diagrammes bivariés de *H/D*, *E/D* et *O/D* en fonction de *D* pour *Paraspidoceras colloti*.

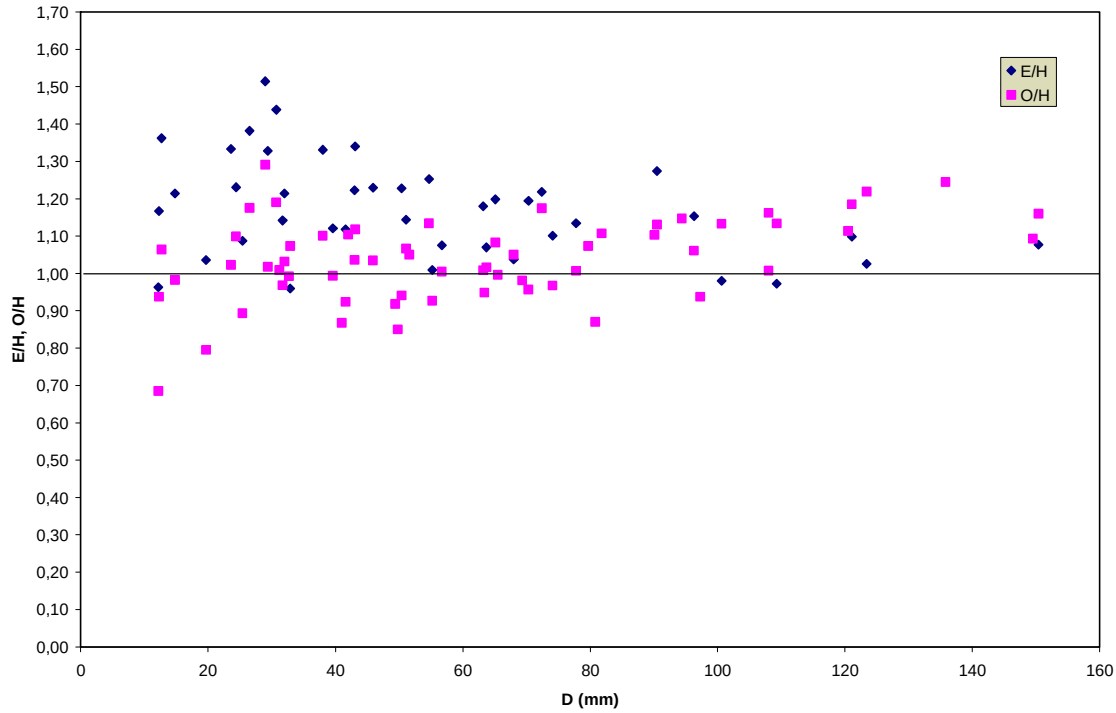


Figure 147. Diagrammes bivariés de *E/H* et *O/H* en fonction de *D* pour *Paraspidoceras colloti*.

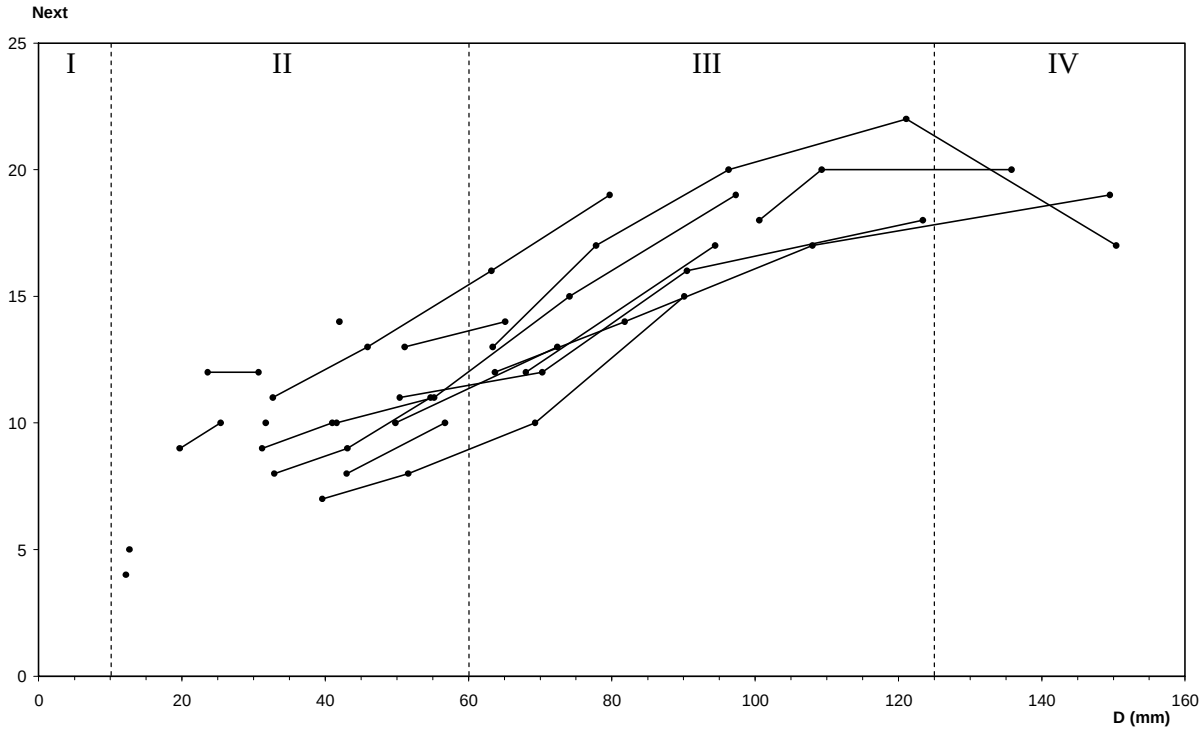


Figure 148. Diagramme bivarié de *Next* en fonction de *D* pour *Paraspidoceras colloti*.

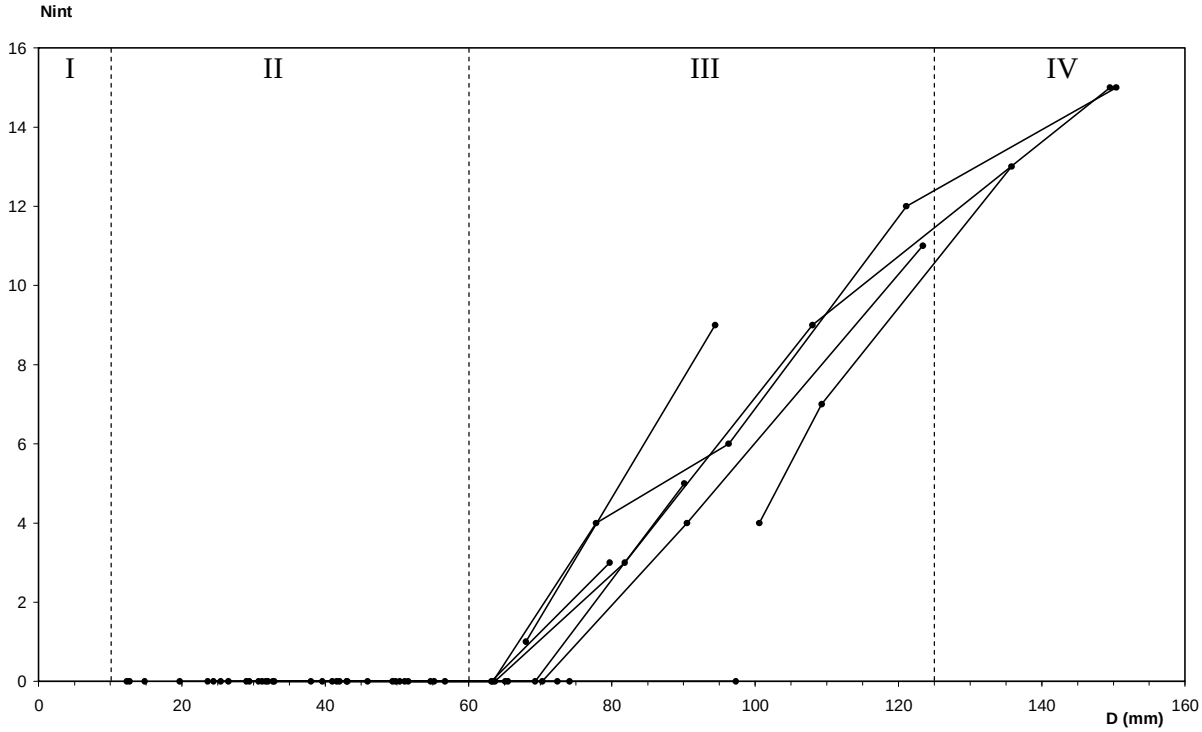


Figure 149. Diagramme bivarié de *Nint* en fonction de *D* pour *Paraspidoceras colloti*.

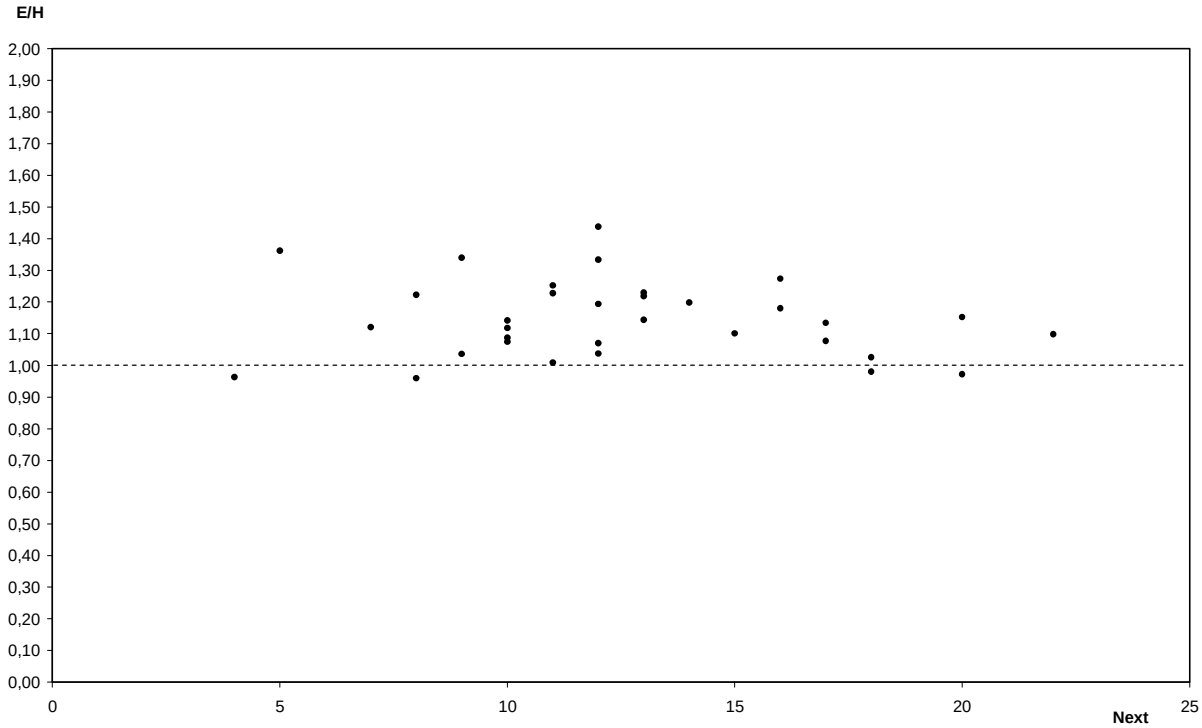


Figure 150. Diagramme bivarié de *E/H* en fonction de *Next* pour *Paraspidoceras colloti*.

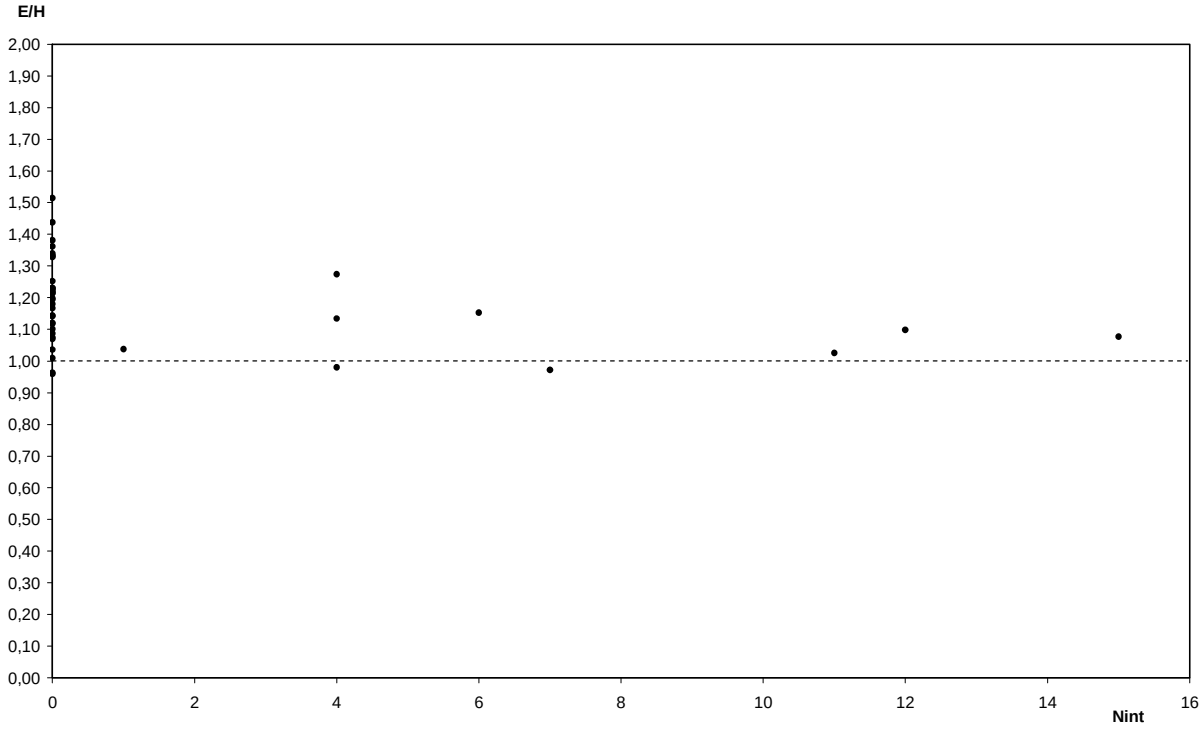


Figure 151. Diagramme bivarié de *E/H* en fonction de *Nint* pour *Paraspidoceras colloti*.

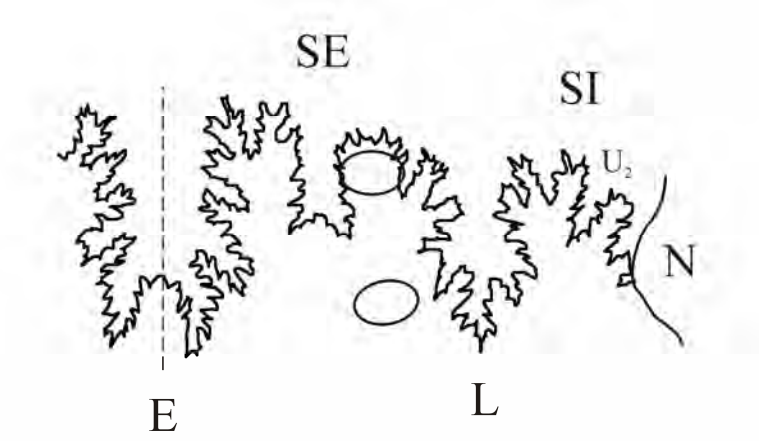


Figure 152. Aspect de la ligne de suture de *Paraspidoceras colloti*.

Variabilité

Au regard de l'homogénéité de l'échantillon, la variabilité individuelle est assez peu prononcée. On constate toutefois quelques différences dans l'apparition des stades ornementaux. La disparition des tubercules en « pelles » varie par exemple de 45,7 à 77 mm de diamètre, avec tous les intermédiaires. Il en est de même pour le diamètre d'apparition des tubercules internes, qui varie au maximum de 67 à 88 mm. La variabilité qui affecte la densité ornementale est assez peu importante et elle aussi très homogène.

Une ACP a été réalisée (variables testées : *D*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *Next/2*, *Nint/2*, *Di*, *De* et *Dp*) afin de construire l'espace morphologique occupé par *Paraspidoceras colloti*. Le test multivarié de Doornik-Hansen montre que les données ne sont pas normales (*Ep*=322,3 avec *p* proche de 0) et qu'elles doivent donc être log-transformées. Le test F (vérification de l'homoscedasticité entre chaque paire de variables) montre que la probabilité l'égalité des variances doit être rejetée à $p<<0,05$: les données ont donc été double-centrées par

l'utilisation d'une matrice de corrélation (moyenne soustraite aux données et résultat divisé par l'écart type).

PC	Eigenvalue	% variance
1	3,53466	39,274
2	1,65934	18,437
3	1,34483	14,943
4	0,94165	10,463
5	0,606197	6,7355
6	0,384915	4,2768
7	0,265674	2,9519
8	0,170444	1,8938
9	0,0922906	1,0255
PC	Eigenvalue	% variance

Tableau 40. Pourcentage de la variance totale portée par chaque composante principale (CP).

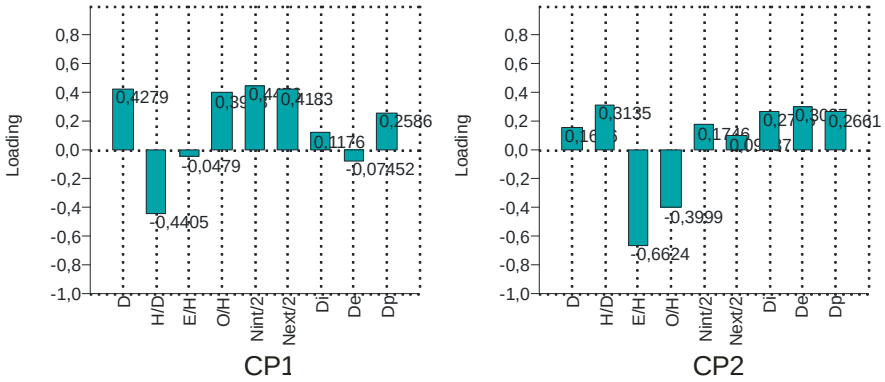


Figure 153. « loading » des variables sur les deux premières composantes principales.

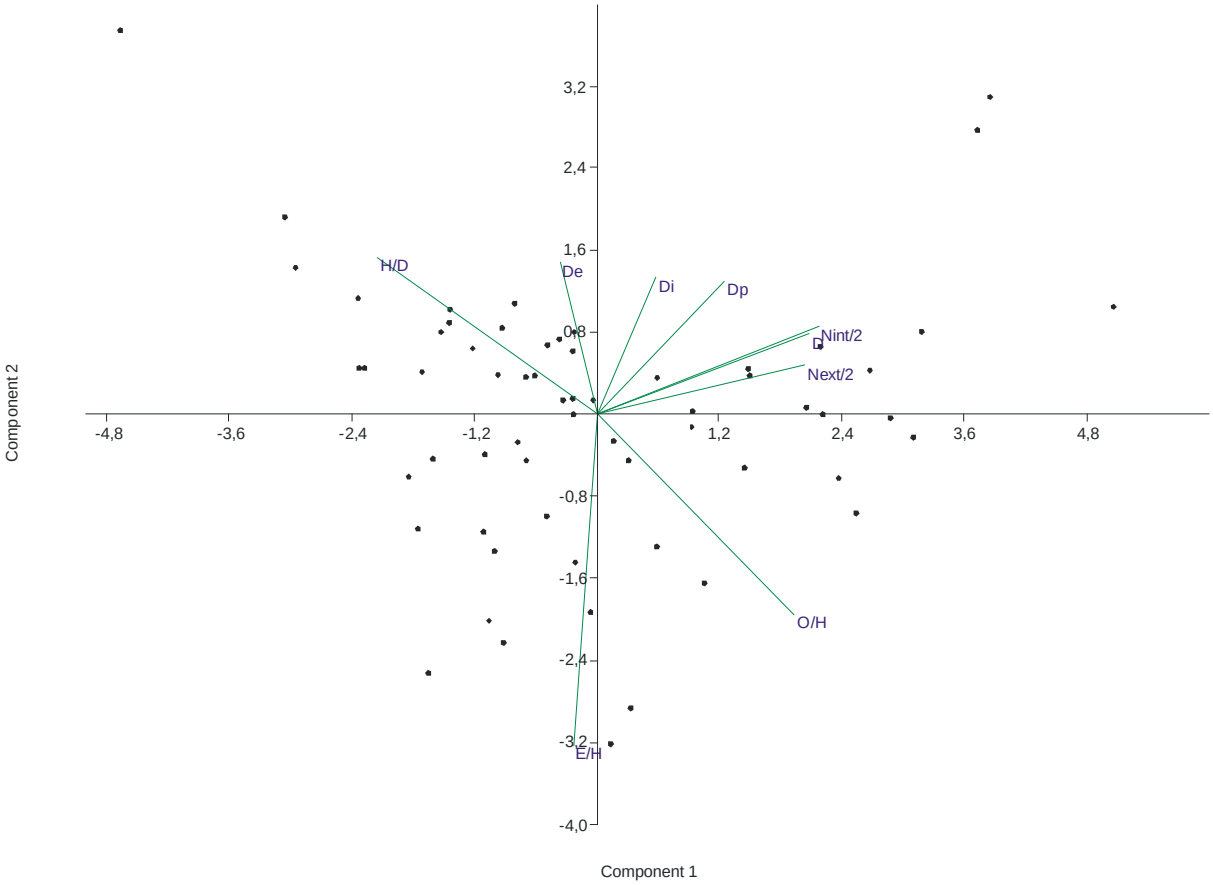


Figure 154. Analyse en composantes principales et occupation de l'espace morphologique de *Paraspidoceras colloti*.

Plus de 72% de la distribution est supportée par les trois premières composantes principales (Tableau 40 et cf. Fig. 153 pour le « loading » des variables). Comme pour *Euaspidoceras davouxi*, l'occupation de l'espace morphologique (Fig. 154) montre grosso modo une structure en croissant, mais sa concavité est ici orientée vers le haut en sens opposé du vecteur *E/H*. Les plus petits spécimens sont situés à l'extrémité gauche du croissant, et les spécimens les plus grands sont à droite. Là encore, on reconnaît deux tendances générales principalement définies par l'épaisseur de la section et situées à l'opposés l'une de l'autre transversalement dans le croissant : un pôle robuste d'aspect plus massif situé dans la partie inférieure du diagramme en direction du vecteur *E/H*, et un pôle plus gracile situé dans la partie supérieure du croissant. Les relations entre les variables appellent plusieurs remarques :

- (1) L'ACP montre que la densité de l'ornementation est corrélée négativement avec l'épaisseur de la section (vecteurs d'orientation contraire ; pour *Next/2* : r_s=-0,1487, p=0,3655 ; pour *Nint/2* : r_s=-0,3769, p=0,0152), même si ce résultat est moins accusé pour *Next*, ce qui est étonnant puisque le nombre de tubercules internes et externes sont très fortement corrélés entre eux (r_s=0,6490 à p=0,0001). Ainsi une section plus étroite est associée à plus de tubercules plus graciles, et inversement l'ornementation est plus robuste sur les spécimens plus épais.

- (2) L'ouverture de l'ombilic est elle aussi corrélée positivement à l'épaisseur de la section (r_s=0,3242, p=0,0398).

- (3) La hauteur de tour *H/D* est très fortement corrélée négativement à l'ouverture de l'ombilic *O/H* (r_s=-0,8733, p=0,0001) : les spécimens les plus involutes sont aussi ceux avec la hauteur de tour la plus élevée.

- (4) Le diamètre d'apparition des tubercules internes et des tubercules en pelle sont très fortement corrélés (r_s=0,7006, p=0,0001). En raison du manque de données concernant *De*, il n'a pas été possible de comparer cette variable aux autres avec la corrélation par rang de Spearman, mais les trois vecteurs sont très proches sur l'ACP, ce qui montrent leurs relations étroites. Ainsi au plus les tubercules externes seront précoces, au plus les tubercules internes apparaîtront tôt, et au plus tôt se fera la transformation des tubercules externe en pelle. Ces diamètres d'apparition ne sont pas affectés par la morphologie de la coquille (indépendance des corrélations par rang de Spearman vis-à-vis de *H/D*, *O/H* et *E/H* à p>>0,05), ni par la densité des structures ornementales elles-mêmes (r_s significativement proche de 0 à p>>0,05).

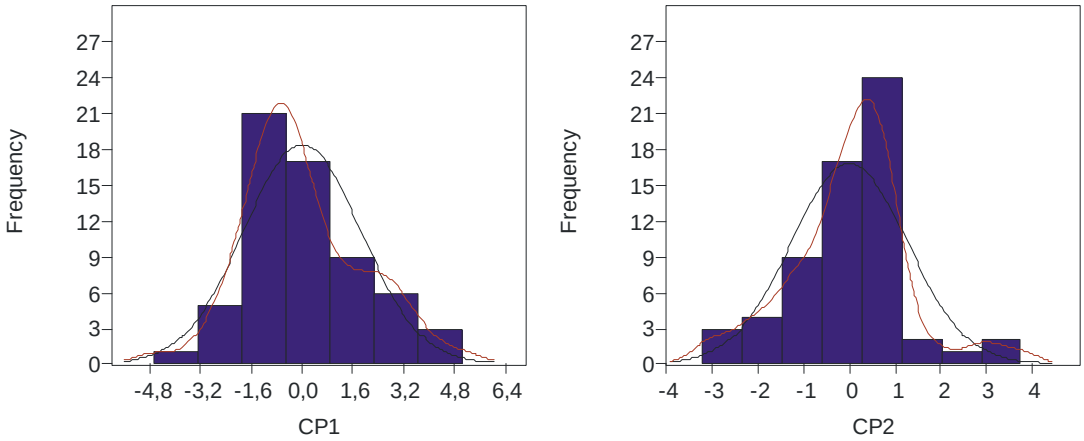


Figure 155. Histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales.

Les histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales (Fig. 155) sont légèrement asymétriques avec CP2 très faiblement bimodal pour les grandes valeurs. Mais dans les deux cas les tests de normalité (Shapiro-Wilk *W*) indiquent

que la distribution est normale (CP1 : *W*=0,9698 à *p*=0,1302 ; CP2 : *W*=0,9611 à *p*=0,04698), et que donc l'échantillon est homogène.

En conclusion, la variabilité mise en évidence chez *P. colloti* correspond parfaitement à la première loi de covariation de Westermann, puisqu'elle concerne les relations entre l'épaisseur de la section, ouverture de l'ombilic, la hauteur de tour et la vigueur de l'ornementation. Ainsi les individus les plus épais sont aussi les plus évolutes avec la hauteur de tour la plus faible, et ceux qui auront l'ornementation la plus robuste.

Rapports et différences

La comparaison de cet échantillon avec les différentes « espèces » de *Paraspidoceras* est rendue difficile par le fait que nombres d'entres elles sont basées sur des *nuclei* de petite taille ou des spécimens très fragmentaires, et non sur des échantillons bien repérés stratigraphiquement et numériquement suffisamment importants pour bien appréhender leur variabilité. D'une manière générale il est souvent délicat de comparer un échantillon avec des spécimens isolés si leur répartition stratigraphique est mal connue. La difficulté est encore augmentée par le nombre important des « espèces » décrites dans la littérature, d'autant qu'un certain nombre d'entre elles ne sont très probablement que des variants typologiques d'espèces palébiologiques, et ne résisteraient pas à une révision exhaustive du genre.

Paraspidoceras edwarsianum (d'Orbigny, 1848) est une forme à l'utilisation problématique. La figure originale de d'Orbigny (1848) est idéalisée (en particulier dans les tours internes) puisqu'elle représente un spécimen complet, alors que le spécimen-type est en réalité très fragmentaire. De plus Rioult & Gauthier *in* Enay et al. (1994, p. 165) ont signalé que la localité désignée par d'Orbigny ne correspond pas à celle du spécimen type, qui est donc de provenance et de niveau inconnu. Dans ces conditions il parait peu souhaitable d'utiliser ce taxon qui devrait être placée en *nomen dubium*.

Paraspidoceras meriani (Oppel, 1863) est basé sur un *nucleus* de petite taille qui provient de la région de Birmensdorf (canton d'Argovie, Suisse). D'autres spécimens de cette espèce ont été récoltés en place dans l'Oxfordien supérieur (Zone à Bifurcatus) de la région de Castellane (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France). L'échantillon étudié ici diffère de la forme d'Oppel par plusieurs points : (1) dans les tours internes les tubercules en « pelles » sont plus profondément canaliculés, et ce stade y est par ailleurs un peu plus long en moyenne ; (2) Au stade suivant les tubercules externes sont moins puissants et proéminants ; et surtout (3) les côtes ventrales qui en résultent sont nettement moins surélevées que chez *Paraspidoceras meriani*.

Dans son étude sur le Jurassique de la montagne des Voirons (Suisse), Favre (1875) a figuré un spécimen qu'il a baptisé *Ammonites lehmani* Favre, 1875. Son travail n'a été cité ni par Zeiss (1962), ni par Gygi et al. (1979) et cette forme semble être tombé dans l'oubli. Toutefois il est certain que le spécimen de Favre est un *Paraspidoceras*. L'examen des faunes qui proviennent du même niveau (« niveau inférieur ») révèle un âge compris entre l'extrême sommet de l'Oxfordien moyen, et la partie inférieure de l'Oxfordien supérieur. Les caractéristiques de ce *Paraspidoceras* pourraient le placer au voisinage de *Paraspidoceras meriani* bien que ses côtes semblent plus prononcées dans les tours internes ; cette observation pourrait aussi être le fait du dessin qui parait assez interprétatif. Par rapport à cette figuration, l'échantillon de l'Horizon à Arkelli du Cheiron présente toujours des tubercules externes canaliculés dans les tours internes.

Paraspidoceras submeriani Zeiss, 1962 est morphologiquement très proche de *Paraspidoceras meriani*. Par rapport à la forme étudiée ici, les tubercules en forme de « pelles » semblent moins larges et plus pointus. De plus on ne retrouve jamais le stade à côtes ventrales proéminentes chez les spécimens de l'Horizon à Arkelli. Enfin leurs âges sont

assez différents, puisque des spécimens attribuables à l'espèce de Zeiss ont été récoltés dans la Sous-zone à Luciaeformis (Zone à Transversarium).
Paraspidoceras bufordi Zeiss, 1962, basé sur un *nucleus* daté de l'Oxfordien supérieur, présente des côtes toujours plus marquées que sur les spécimens de l'échantillon étudié ici.
Le type de *Paraspidoceras blumbergense* Zeiss, 1962 est un spécimen très fragmentaire et d'interprétation difficile. Les tours internes ne sont pas connus, et les tours moyens et externes présentent une morphologie présente chez plusieurs autres « espèces » de *Paraspidoceras*. Toutefois son âge est un peu plus récent que l'échantillon étudié ici (Horizon à Antecedens). Des spécimens contemporains récoltés dans les Alpes-Maritimes montrent que le stade à tubercules en « pelles » pourrait être en moyenne un peu plus bref (45 mm) que pour les spécimens de l'Horizon à Arkelli, bien que ce faible écart puisse éventuellement entrer dans le cadre de la variabilité d'une seule espèce (?).
L'échantillon de la Montagne du Cheiron est très proche de *Paraspidoceras berckhemeri* Zeiss, 1962 et de la forme voisine, et probablement synonyme, *Paraspidoceras gosheimense* Zeiss, 1962. Toutefois le stade à tubercules en « pelles » est ici plus long (57 mm en moyenne *versus* 35-40 mm), ce qui est un caractère discriminant. Leurs âges sont également différents, puisque l'espèce de Zeiss est un peu plus récente (équivalent de la Zone à Parandieri).
Paraspidoceras helymense (Gemmellaro, 1874), dont le type a été refiguré récemment (Pavia et al., 2002) est une forme plus récente à forte costulation sur le ventre, ce qui n'est jamais le cas dans l'échantillon le l'horizon à Arkelli.
Paraspidoceras sequeirosi Gygi, Sadati & Zeiss, 1979 a été établi pour remplacer le nom de *choffati* de Loriol, 1903, déjà utilisé pour *Aspidoceras choffati* de Loriol, 1878. Toutefois la proposition de Gygi et al. est très discutable étant donné que le taxon de de Loriol de 1878 n'est pas un *Paraspidoceras*. *Paraspidoceras choffati* de Loriol, 1903 est donc un nom valable synonyme majeur de *Paraspidoceras sequeirosi* Gygi et al., 1979. Son spécimen type provient de la collection Girardot étudiée par Enay (1966, p. 166-170) et replacé dans le banc 7 de la coupe de la Billaude (Jura, France) bien daté de la Zone à Parandieri. Ce spécimen diffère de l'échantillon plus ancien de l'Horizon à Arkelli en particulier par un stade à tubercules en « pelles » plus bref (caractère discriminant).
Par rapport à *Paraspidoceras retorquens* Zeiss, 1962, et à *Paraspidoceras helveticum* Zeiss, 1962 morphologiquement très proches l'un de l'autre, les spécimens de l'échantillon de la Montagne du Cheiron présentent un stade à tubercules en « pelles » plus long et à costulation moins prononcée. De plus *Paraspidoceras retorquens* est un peu plus récent (équivalent de la Zone à Parandieri).
L'échantillon étudié ici est en revanche beaucoup plus proche de *Paraspidoceras colloti* Zeiss, 1962 tant sur le plan morphologique, par une durée équivalente des stades ontogéniques, que stratigraphique puisque le spécimen type vient de la région de Nuits-Saint-Georges (Côte d'Or, France), dans des niveaux oolithiques datés de la Sous-zone à Vertebrale.

10.3. Le dimorphisme

Concernant un éventuel dimorphisme chez les *Paraspidoceras*, plusieurs hypothèses ont été émises dans la littérature. Dès 1962, Zeiss a proposé de voir en *Struebinia* et *Extranodites* des formes microconques de *Paraspidoceras s. str*. essentiellement pour des critères de tailles (sic). Cette hypothèse a été reprise par Sequeiros (1974), puis par Gygi et al. (1979) qui ont proposé des couples possibles, le problème étant que les espèces citées en tant que couples dimorphes ne se retrouvent pas forcément dans les mêmes niveaux. Il convient également de noter à la défaveur de cette hypothèse qu'aucun péristome adulte microconque vraisemblable n'a jamais été cité ou figuré par les auteurs. Dans l'échantillon de *Paraspidoceras* de la

Montagne du Cheiron rien ne permet d'étayer une telle hypothèse, en particulier devant l'absence de formes morphologiquement proches des *Struebinia* ou des *Extranodites* (toujours plus anciens – Zone à Cordatum), ou plus simplement devant le fait qu'aucun adulte complet de petite taille n'ait été récolté.
Plus récemment, Scouflaire et al. (1997) ont proposé le genre *Pseudogregoryceras* (=*Gregoryceras*) comme microconque possible de *Paraspidoceras* devant la similitude des tours très internes de ce dernier avec les tours plus tardifs du premier. Cette hypothèse a été récemment écartée (cf. supra et Bert et al., 2003 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert, 2004a-b), le « *Pseudogregoyceras sp.* » de Scouflaire et al. n'étant en réalité pas un *Gregoryceras* mais plutôt une forme épaisse de type « *Mirosphinctes* ». En revanche, si l'on considère l'hypothèse soutenue par Bonnot (1995) concernant le dimorphisme *Euaspidoceras*/*Mirosphinctes*, il serait sensé de rechercher les microconques probables des *Paraspidoceras* parmi des spécimens à morphologie « *Mirosphinctes* épaisse ». Ce qui dans cette hypothèse, et si l'on écarte les problèmes de confusions de ces formes avec les *Gregoryceras*, donnerait finalement raison à Scouflaire et al. ! Les tours très internes de *Paraspidoceras* costulés (cf. supra) donnent une idée du type de spécimens qui pourraient correspondre à leurs formes microconques ; malheureusement, malgré des recherches intensives, aucun n'a jusqu'à présent été récolté dans la Montagne du Cheiron. Toutefois, des spécimens très rares du type « *Mirosphinctes* épais », et potentiellement des formes microconques de *Paraspidoceras*, ont déjà été récoltés dans des niveaux d'âges plus anciens où les *Paraspidoceras* sont déjà présents [Scouflaire et al., 1997, p. 54-55, fig. 2-5 et 6 (*v*) ; Enay, 1966, p.183 (*v*) ; Marchand, collectes inédites dans les « Marnes à Renggeri » (*v*) ; peut-être aussi *« Pseudogregoryceras » neumayri* et *tiechei in* Jeannet, 1951 (*v*)]. Cette hypothèse est confirmée par Bonnot (communication orale).
D'autre part, Enay & Gygi (2001, p. 467) proposent de voir en tant que microconque le spécimen déjà figuré par Gygi et al. (1979) fig. 13a-c. Cependant celui-ci n'appartient pas à la morphologie de type « *Mirosphinctes* épais » et présente des tubercules en pelles tout à fait caractéristiques des formes considérées ici comme des macroconques.

10.4. Position phylétique

Sans une révision nécessaire du genre il est délicat de vouloir établir une phylogénie des *Paraspidoceras*. Toutefois on a pu constater dans les rapports et différences que la durée des différents stades ontogéniques peut être un facteur évolutif déterminant, à l'instar de nombreux autres groupes d'ammonites. Dans le cas des *Paraspidoceras*, on observe au cours de l'Oxfordien moyen une réduction du stade à tubercules en « pelles », qui à partir de la Zone à Luciaeformis tend à s'allonger à nouveau. Indépendamment de cette réduction, il semble que le diamètre d'apparition des tubercules internes subisse une retardation au cours du temps. On constate enfin une augmentation de l'importance des côtes ventrales qui se renforcent considérablement. Ainsi *Paraspidoceras colloti* pourrait être directement à l'origine de populations de type morphologique proche de ce qu'on observe chez *Paraspidoceras helymense* ou *Paraspidoceras berckhemeri via* des spécimens intermédiaires assimilables (?) à *Paraspidoceras blumbergense*, encore très proche de la morphologie *colloti*.

11. Les *Protophites*

Onze spécimens appartenant au genre micromorphe *Protophites* Ebray, 1860 ont été récoltés dans l'Oxfordien de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France), dans le niveau 100d (Fig. 65) daté de la Zone à Plicatilis (sommet de la Sous-zone à Vertebrale, Horizon à Arkelli, Oxfordien moyen). Ce chapitre a quatre buts : (1) proposer une méthode

d'étude des espèces du genre *Protophites*, (2) réaliser l'étude paléobiologique de l'échantillon récolté à Bézaudun-les-Alpes, (3) faire le rapprochement avec d'autres spécimens déjà figurés, (4) proposer un schéma évolutif pour le genre *Protophites*.

11.1. Méthode d'étude des *Protophites*

De part sa structure singulière, la coquille de *Protophites* ne peut pas être étudiée à partir des critères classiques utilisés chez les ammonites planispiralées. Il est donc nécessaire de définir une méthode d'étude qui puisse servir de base de comparaison pour ce genre particulier.
L'allure générale trigone à sub-trigone de la coquille conduit à définir trois angles, sur le dernier tour, respectivement numérotés I, II et III, dans le sens de l'enroulement (Fig. 156). Pour chaque spécimen les mesures suivantes ont été effectuées : le diamètre de la coquille adulte (*D1*), pris immédiatement en arrière du péristome ; le diamètre *D2*, qui correspond à la longueur I-II ; le développement angulaire du péristome (α en degrés) ; l'angle de recouvrement du dernier demi-tour, β en degrés, formé par la droite passant par le grand axe I-II et par la droite passant par le segment de tour II-III. Pour chaque diamètre les mesures suivantes ont été effectuées : les hauteurs de tour *H1* et *H2* ; les épaisseurs maximales *E1* et *E2* ; les diamètres de l'ombilic *O1* et *O2*.
Les spécimens, tous adultes, n'étant pas démontables, il a été impossible de suivre l'évolution ontogénique séparément sur chaque individu. Les rapports classiques *H/D*, *E/D*, *O/D* et *O/H* ont été effectués. Pour chaque spécimen, lorsque cela a été possible, le nombre de côtes sur le ventre *N*, les plus visibles, a été comptabilisé par segment de tour.

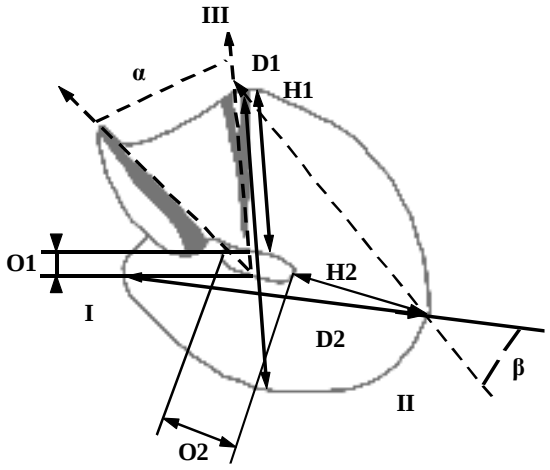


Figure 156. Mesures effectuées sur les *Protophites*. Voir texte pour les explications.

11.2. Etude paléontologique

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Perisphinctoidea Steinmann, 1890
Famille Pachyceratidae Buckman, 1918
Genre *Protophites* Ebray, 1860

Espèce type : *Protophites christoli* (Beaudoin, 1851), p. 596-597, pl.10, fig. 1-2.
Remarque sur l'espèce type : R. Enay (Septembre 2013, communication personnelle), dans le cadre de la révision du volume Jurassique du *Treatise*, a attiré mon attention sur le fait que dans le *Treatise* de 1957, Arkell indique que l'espèce type du genre *Protophites* est *P. oxfordianus*, mais il ne spécifie ni le nom de l'auteur, ni l'année d'introduction. Après quelques recherches, il est apparu que cette espèce a été introduite par Ebray en même temps

que le genre, mais qu'elle semble être complètement tombée dans l'oubli depuis, et seul Arkell, à notre connaissance, en a fait mention. Or, d'après la description que donne Ebray de *P. oxfordianus*, il ne fait aucun doute que cette espèce est la même chose que *P. christoli*. En particulier le rostre ventral est un critère déterminant, mais aussi la description de l'ombilic avec le retour de la fin de la chambre d'habitation qui est perpendiculaire *« par rapport aux deux premières directions »*. La figure est très idéalisée, et ce dernier point n'y est pas très bien retraduit, mais les critères de déterminations (surtout le rostre ventral) y sont quand même bien visibles. Or l'espèce de Beaudoin a été décrite dès 1851, soit bien avant l'introduction du genre et de *P. oxfordianus* par Ebray. En résumé, *P. oxfordianus* est un synonyme mineur de *P. christoli* qui devient *de facto* l'espèce type du genre afin de préserver la stabilité nomenclaturale.

Contenu spécifique : dans ce genre sont classées les espèces *Protophites nux* (d'Orbigny, 1850), *Protophites christoli* (Beaudoin, 1851), et *Protophites vannii* Bert, 2003

Protophites vannii Bert, 2003
(Pl. 87)

Synonymie

1860. *Ammonites christoli* Beaudoin, 1851 ; Ooster, p. 79, pl. 18, fig. 9-10.
1860. *Protophites oxfordianus* Ebray ; Ebray, pl. 4.
1878. *Ammonites christoli* Beaudoin, 1851 ; Choffat, p. 47.
1902. *Oechoptychus christoli* (Beaudoin, 1851) ; de Loriol, p. 58.
1903. *Oechoptychus christoli* (Beaudoin, 1851) ; de Loriol, pl. 15, fig. 7-7a.
v 2003. *Protophites vannii* sp. nov. ; Bert, pl. 1; pl. 2, fig. 1.

Holotype : Le spécimen n°AF23, collection Bert (Pl. 87, Fig. 1).
Echantillon type : Les spécimens n°AF23 (Pl. 87, Fig. 1), AU47 (Pl. 87, Fig. 6), AG61 (Pl. 87, Fig. 4), AG60, AF24, AG73, AU48 (Pl. 87, Fig. 42), AG06 et AG05 (Pl. 87, Fig. 3), collection Bert, de l'inter-banc 100d de Bézaudun-les-Alpes.
Dénomination : Espèce dédiée à mon premier maître, Marc Vanni de Nice.
Localité-type : Bézaudun-les-Alpes, Alpes Maritimes, France.
Strate-type : L'inter-banc argileux 100d de Bézaudun-les-Alpes.
Répartition stratigraphique : Oxfordien moyen, Zone à Plicatilis, sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Horizon à Arkelli).
Répartition géographique : Des spécimens des collections Rius et Bert proviennent de la région de Tavernes dans le Var. Le spécimen figuré par de Loriol (1903, pl. 15, fig . 7) est de plus grande taille, 21 mm, mais il est comprimé. Il a été récolté par Choffat au Moulin de Supt (Jura), dans les « couches à *Pholadomya exaltata* », équivalent stratigraphique des « couches à sphérites » *in* Enay, 1966, p. 158. Ce spécimen a été récolté avec une faune datée de la partie inférieure de l'actuelle Sous-zone à Vertebrale, Horizon à Defayae (Enay, 1966, p. 271) ; cette faune est en particulier représentée par *Perisphinctes (Otosphinctes) paturattensis* et *Perisphinctes (Otosphinctes) laisinensis*. *Protophites vannii* est donc présent dans la totalitée de la Sous-zone à Vertebrale.
Diagnose : Espèce à coquille involute de très petite taille. Premier angle I du dernier tour de la coquille aigu et très pincé, et segment de tour suivant s'infléchissant vers l'extérieur. Flancs très étroits et section réniforme. Les côtes naissent au-dessus d'une étroite zone péri-ombilicale lisse ; elles sont fines à peu épaisses, légèrement mousses, et se divisent généralement vers la moitié de la hauteur du tour pour traverser le ventre en se renforçant légèrement. Angle II fortement arrondi et, au delà de ce point, le ventre rétrécit, les flancs s'aplatissent et la section devient sub-ogivale. L'ornementation est plus marquée que sur le

phragmocône, la zone péri-ombilicale lisse est plus large et l'ombilic est de forme rectangulaire arrondi. Péristome précédé d'une large constriction pré-buccale lisse. Près de l'ombilic, le bourrelet apertural termine l'échancrure constituée par la constriction pré-buccale qui est assez large et peu anguleuse. Extrémité ventrale du péristome constituée d'une « visière » légèrement épaissie.

Matériel étudié (*N*=11) : les spécimens n°AU47, AG06, AG60, AF23, AG73, AG05, AG61, AF24 et AU48, collection Bert ; le n°586, collection Delanoy ; le spécimen n°EB.24, collection Rubino. Tous ces spécimens proviennent de l'inter-banc 100d de Bézaudun-les-Alpes.

N sp.	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N-N/2*	α-β en °
AF23	12,68	7,44	9,60	1,10	0,59	0,76	0,09	1,29	0,15	?-15	45-25
Holotype	12,48	5,44	9,32	2,58	0,44	0,75	0,21	1,71	0,47		
AU47	13,58	7,66	8,44	1,38	0,56	0,62	1,02	1,10	0,18	29-13	45-40
	14,52	7,76	8,38	2,46	0,53	0,58	1,70	1,08	0,32		
AG61	14,10	8,30	10,48	1,04	0,59	0,74	0,07	1,27	0,13	?-13	45-40
	13,64	6,60	9,70	2,64	0,48	0,71	0,19	1,47	0,40		
AG60	13,48	8,00	8,5	1,00	0,59	0,63	0,07	1,06	0,13	?-12	45-30
	13,44	5,24	?	2,46	0,39	?	0,18	?	0,47		
AF24	12,23	7,20	8,82	1,30	0,59	0,72	0,11	1,23	0,18	?-14	?-?
	11,00	6,40	8,88	1,68	0,58	0,81	0,15	1,39	0,26		
AG73	13,24	7,06	9,00	1,88	0,53	0,68	0,14	1,28	0,27	30-13	?-?
	13,36	6,40	8,40	2,40	0,48	0,63	0,18	1,31	0,38		
AU48	12,06	6,08	9,62	1,66	0,50	0,80	0,14	1,58	0,27	?-13	45-30
	12,80	5,14	9,82	2,12	0,40	0,77	0,17	1,91	0,41		
AG06	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?-?	?-?
	11,92	5,20	8,36	?	0,44	0,70	?	1,61	?		
AG05	16,64	9,00	11,68	l,54	0,54	0,70	0,09	1,30	0,17	30-11	40-40
	17,86	7,32	11,62	2,46	0,41	0,65	0,14	1,59	0,34		
GD 586	12,46	6,00	9,80	0,74	0,48	0,79	0,06	1,63	0,12	30-13	40-40
	13,48	6,00	9,84	2,28	0,45	0,73	0,17	1,64	0,38		
EB24	11,80	7,00	9,22	1,00	0,59	0,78	0,09	1,32	0,14	?-?	?-?
	12,56	4,76	9,34	2,40	0,38	0,74	0,19	1,96	0,50		
Moyenne					*0,50*	*0,72*	*0,26*	*1,44*	*0,28*		
Variance					*0,0055*	*0,0043*	*0,1563*	*0,0672*	*0,0167*		
Ecart type					*0,074*	*0,066*	*0,395*	*0,259*	*0,129*		
Coef. variation					*14,73*	*9,17*	*153,22*	*18,04*	*45,54*		

Tableau 41. Tableau de mesures et données statistiques de base pour *Protophites vannii*.

Description de l'holotype, n°AF23 : spécimen adulte de très petite taille, *D1*=12,68 mm, et très involute. L'angle I, qui marque le début du dernier tour, est très aigu et pincé, et représente un changement brutal dans la croissance de la coquille ; il contribue fondamentalement, avec les angles II et III, à l'aspect sub-trigone de l'ammonite.

A la suite de l'angle I, le segment de tour s'infléchit vers l'extérieur : le maximum de convexité se situe à proximité de la dernière cloison, au milieu du segment I-II. Les flancs sont très étroits et leur limite avec le ventre, large et bombé, est mal définie. La section transverse du tour est d'allure réniforme. L'ornementation, peu visible, est composée de côtes qui naissent au-dessus de la marge ombilicale en laissant une étroite zone péri-ombilicale lisse ; elles sont fines, légèrement mousses, et se divisent généralement vers la moitié de la hauteur du tour pour traverser le ventre en se renforçant légèrement.

Bien que très aigu, l'angle β caractérise un coude II fortement arrondi. Au delà, le ventre rétrécit, les flancs s'aplatissent et la section devient sub-ogivale. C'est sur ce dernier segment de tour que la croissance en hauteur est la plus grande. L'ornementation y est plus marquée que sur le segment de tour précédent. Les côtes, assez fines, apparaissent un peu plus haut sur les flancs du fait de l'élargissement de la zone péri-ombilicale lisse. Entre les côtes bifurquées, on observe fréquemment des intercalaires. Avec le faible décollement du dernier segment de tour précédant le péristome, l'ombilic s'ouvre légèrement et son contour devient rectangulaire mais à angles arrondis. A ce niveau, sa plus grande longueur est dans la direction de *D2*.

Le péristome montre une forte constriction pré-buccale totalement lisse. Au niveau de l'ombilic, le bourrelet apertural termine l'échancrure constituée par la constriction pré-buccale qui est assez large et peu anguleuse. L'extrémité ventrale du bourrelet apertural n'est connue que de manière fragmentaire, mais elle est constituée d'une visière épaissie sur le ventre. Cette visière aperturale a été figurée par de Loriol (1903, pl. 15, fig. 7-7a) sur un spécimen du Jura. Elle se termine, sur le ventre, par un léger épaississement « pseudo-rostral » de très faible importance.

Variabilité intraspécifique
Les spécimens sont tous des adultes et ne peuvent pas être démontés, il n'a donc pas été possible d'examiner les tours internes. Ils sont de très petite taille, mais le diamètre *D1* des coquilles peut varier de 10,8 à 16,6 mm (à Bézaudun-les-Alpes). L'ornementation est susceptible de varier sensiblement d'un individu à l'autre : des côtes fines connues chez l'holotype, on passe, avec tous les intermédiaires, à des côtes larges et fortes chez le spécimen n°AG05 (Pl. 87, Fig. 3).

Rapports et différences
Protophites vannii est assez proche de *Protophites nux* (d'Orbigny, 1850). Il en diffère essentiellement par l'ombilic plus ouvert dans la direction de *D1*. De plus, son péristome présente un épaississement près du rebord ventral, contrairement à l'espèce de d'Orbigny qui ne présente qu'une visière lisse sans aucune ébauche de rostre.
L'échantillon de Bézaudun-les-Alpes présente un ombilic nettement plus fermé que celui de *Protophites christoli* (Beaudoin, 1851). De plus, il n'est pas triangulaire, mais rectangulaire à angles arrondis. Bien que présentant un léger épaississement ventral sur le péristome, *Protophites vannii* ne présente à aucun moment le rostre développé de *Protophites christoli*. Enfin, l'échancrure ombilicale induite par le bourrelet apertural est moins profonde et anguleuse.

11.3. Evolution du genre *Protophites*

11.3.1. Conception des espèces

Seules deux espèces étaient jusqu'à présent classées dans le genre *Protophites* : *Protophites nux* et *Protophites christoli*.
Protophites nux n'a été figurée pour la première fois qu'en 1897 par Glangeaud, puis en 1927 par Cottreau dans sa révision des types du Prodrome de Paléontologie Stratigraphie Universelle d'Alcide d'Orbigny. Le spécimen n°3555 figuré à cette occasion (pl. 44, fig. 10-11) est donc considéré comme le lectotype de l'espèce ; il a été récolté près de Niort, dans les Deux-Sèvres. Des spécimens typiques de *Protophites nux* ont été récoltés à Bézaudun-les-Alpes, dans des niveaux datés de la Sous-zone à Antecedens, Oxfordien moyen. Cette espèce de forme générale ovoïde présente un ombilic linéaire presque fermé, et un péristome dont la visière arrondie est totalement dépourvu d'épaississement.
Lors de la description originale de *Protophites christoli*, seul un spécimen a été figuré ; celui-ci est donc l'holotype par monotypie. L'allure générale de la coquille est très nettement trianglocône, avec un ombilic triangulaire, et un rostre prononcé sur le bord ventral de la visière péristomale. Des individus typiques de cette espèce ont été récoltés dans l'Oxfordien inférieur, Sous-zone à Cordatum de Bézaudun-les-Alpes.

11.3.2. Evolution

La succession stratigraphique, ainsi que les caractéristiques morphologiques des différentes espèces du genre *Protophites* permettent d'établir la succession phylétique représentée dans la Fig. 157.
Le passage de *Protophites christoli* à *Protophites vannii* s'effectue principalement par le rabattement du dernier segment de tour sur les tours précédents, ce qui induit un changement de l'allure générale de la coquille qui de nettement trigone devient sub-trigone. Pendant cette évolution, l'ombilic, initialement triangulaire, devient rectangulaire à angles arrondis. Enfin, le péristome se modifie ; il perd son rostre ventral qui devient un simple épaississement. Au niveau ombilical, l'échancrure constituée par la constriction pré-buccale devient moins profonde et anguleuse.
De *Protophites vannii* à *Protophites nux*, le rabattement du dernier segment de tour sur les précédents est tel que l'allure générale de la coquille devient ovoïde et que l'ombilic, pourtant allongé, se ferme presque totalement pour devenir sub-linéaire. Au niveau de l'ouverture, il n'existe plus d'épaississement sur la visière péristomale.

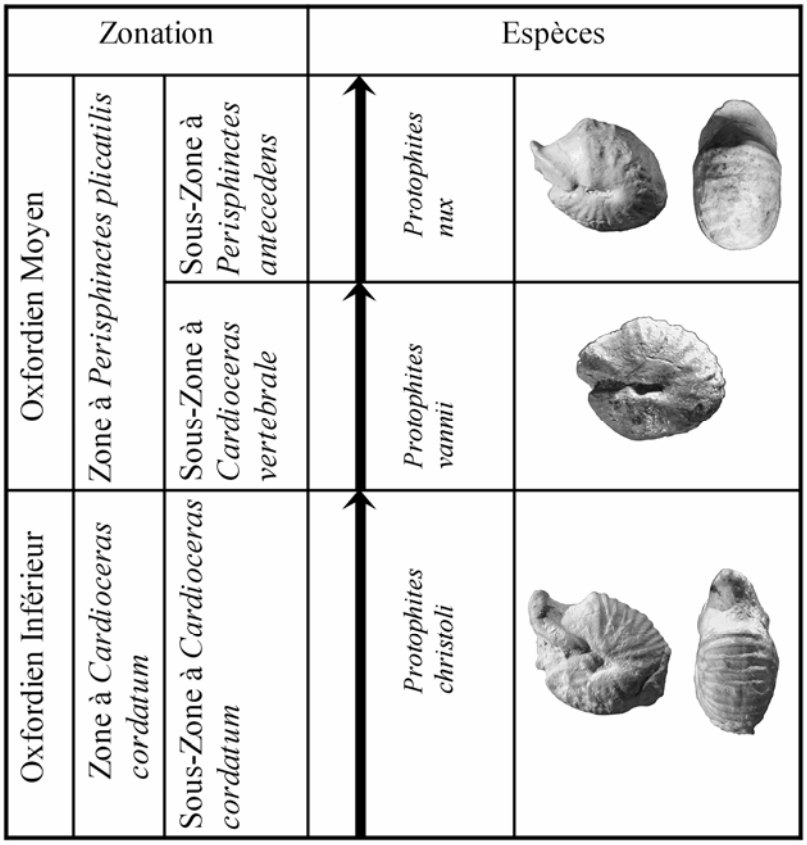


Figure 157. Succession évolutive des *Protophites*.

11.4. Conclusions

De part sa position stratigraphique et ses caractéristiques morphologiques, *Protophites vannii* occupe une position centrale dans l'évolution du genre *Protophites*. Il constitue une espèce intermédiaire entre *Protophites christoli* et *Protophites nux*, au sein d'une lignée de type anagénétique.
A cause du faible nombre d'individus récoltés, il n'a pas été possible d'aborder le problème du dimorphisme au sein de ce genre. Néanmoins, comme le pensaient Thierry & Charpy (1982, p. 626), et contrairement à Bourseau (1977, p. 86), il n'existe certainement pas de lien entre les genres *Protophites* et *Tornquistes*, ce dernier genre présentant un dimorphisme bien exprimé (Thierry & Charpy, 1982, p. 626, et cf. infra). Si le dimorphisme existe chez

Protophites, il serait plutôt à rechercher dans la différence de taille qui existe entre les individus, mais plus de spécimens sont requis pour en faire la démonstration.

12. Les *Tornquistes*

12.1. Introduction

Le genre *Tornquistes* Lemoine, 1910 est très rare dans l'Horizon à Arkelli de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-est de la France - Fig. 64), étant donné qu'il ne représente que 0,69% du total de la faune d'ammonites (Fig. 67), et moins de dix spécimens ont été récoltés dans une seule couche (Fig. 65). Dans ces conditions, aucune étude biométrique ne peut valablement être entreprise. Mais en raison de leur homogénéité morphologique et de leur isochronie, tous les spécimens ont été traités en tant qu'un seul échantillon.
Le genre *Tornquistes* a été révisé précédemment par Charpy (1976) et par Thierry & Charpy (1982). Ces auteurs ont étudié un total de plus de 200 spécimens séparés en neuf groupes morphologiques nominaux pour la seule Zone à Plicatilis. Cependant, l'importante analyse statistique ne leur a pas permis d'établir clairement des divisions entre la plupart de ces taxons. Si cette multiplicité taxinomique passe pour satisfaisante d'un point de vue purement descriptif, elle l'est beaucoup moins en terme paléobiologique (Thierry & Charpy, 1982, p. 645-646). En fait, suivant le principe de Gause d'exclusion compétitive, il apparaît improbable qu'autant d'espèces similaires ayant potentiellement occupées la même niche écologique aient pu coexister pendant une durée aussi longue sans compétition (Mayr, 1974, p. 48-49). Ce fait a conduit les auteurs à regrouper ensemble certaines « espèces » de la littérature en tant que variants d'autres taxons.
Les buts du présent chapitre sont d'étudier l'échantillon de *Tornquistes* de la Montagne du Cheiron, pour clarifier sa position taxinomique en relation avec les espèces nominales de la littérature, et de vérifier si ces taxons ont une réelle légitimité paléobiologique à partir de leur variabilité (basée sur la littérature et des données inédites). Pour ce propos, une révision des critères nouveaux ou couramment acceptés pour la caractérisation de ces taxons a été effectuée. Finalement, la taxinomie et les implications évolutives sont discutées.

12.2. Les *Tornquistes* au sommet de la Sous-zone à Vertebrale du Sud-Est de la France

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Perisphinctoidea Steinmann, 1890

La classification de la famille des Pachyceratidae Buckman, 1918 semble avoir été longtemps problématique. Pour certains auteurs, elle devrait être classée parmi les Stephanoceratacea Neumayr, 1875 (Douvillé, 1912 ; Arkell, 1950, 1952 ; Arkell et al., 1957 ; Charpy, 1976 ; Bourseau, 1977 ; Charpy & Thierry, 1977 ; Thierry & Charpy, 1982 ; Besnosov & Michailova, 1983, 1991 ; Gil et al., 1985 ; Krishna & Thierry, 1987). Ainsi pour Arkell (1950, et *in* Arkell et al., 1957), les Pachyceratinae sont des Cardioceratidae Hyatt, 1892 intermédiaires entre les Cadoceratinae Hyatt, 1900 et les Cardioceratinae Hyatt, 1892. D'autre part, Arkell a proposé les Tulitidae Buckman, 1921 comme ancêtres des Pachyceratidae, et il les a classé directement entre les Sphaeroceratidae Neumayr, 1875 et les Macrocephalitidae Buckman, 1922.
Par contraste, pour d'autres auteurs, les Pachyceratidae devraient être classés dans les Perisphinctaceae Steinmann, 1890 (Westermann, 1956 ; Schindewolf, 1963 ; Sturani, 1967 ; Callomon, 1981 ; Donovan et al., 1981 ; Lominadzé, 1982 ; Mangold, 1988 ; Page, 1993, 1996 ; Courville et al., 1998). Sturani (1967) a aussi suggéré une origine des Pachyceratidae

parmi les Tulitidae probablement dérivés des Zigzagiceratinae Buckman, 1920. Pour Callomon (1981), suivi en cela par Mangold (1988), les Pachyceratidae sont apparus soudainement à partir des Perisphinctidae Steinmann, 1890 boréaux (Grossouvrinae Spath, 1931) au milieu du Callovien moyen. Finalement, Lominadzé (1982) a propose une origine des Pachyceratidae chez les Proplanulitinae Buckman, 1921. D'autre part, Schindewolf (1923) a étudié l'ontogenèse de la ligne de suture chez les ammonites, et pour lui l'apparition de lobes ombilicaux chez les Stephanocerataceae montre l'apparition caractéristique d'un lobe accessoire additionnel : le lobe interne latéral U_n. Mais ce lobe est absent à la fois chez les Pachyceratidae et les Tulitidae, tout comme c'est le cas chez les Perisphinctaceae. Cela a conduit Schindewolf (1963, à la suite de Westermann, 1956, p. 9) à classer ces familles ensemble chez les Perisphinctaceae. Courville et al. (1998) ont suggéré *Bullatimorphites* Buckman, 1921 en tant que le plus ancien Tulitidae puisque (p. 61-62) *« d'après la morphologie de la ligne de suture et des tours internes, Hahn (1971) enracine le genre dans un ancêtre « périsphinctoïde » (*Zigzagiceras *ou* Procerozigzag*) du Bathonien inférieur »*. On peut aussi noter la présence de structures paraboliques chez les Tulitidae au moins depuis le Bathonien inférieur (Courville et al., 1998 ; P. Branger, communication personnelle) comme (mais très rarement) dans le genre *Tornquistes* à l'Oxfordien inférieur (Marchand et al., 2002 ; Bert, 2009). La présence de tels nœuds paraboliques n'est clairement pas un caractère appartenant aux Stephanocerataceae, mais plutôt aux Perisphinctaceae.

Famille Pachyceratidae Buckman, 1918

Genre *Tornquistes* Lemoine, 1910

Espèce type : *Macrocephalites helvetiae* Tornquist, 1894 *in* Tornquist, 1894, p. 8-10, pl.1, fig. 1a-d.

Le spécimen n°J19574 (coll. Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle), de Anvill (Suisse), a été accepté par Charpy dans sa thèse de doctorat (1976) en tant que néotype de *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1894). Mais cette désignation n'est pas valide puisque cette thèse est restée inédite. De plus, ce spécimen a été rejeté en tant que néotype par Bourseau et al. (1979) en raison de trop grandes différences ornementales avec le spécimen type original. Ce même spécimen a été inclus dans le morphe *kobyi* de Loriol, 1896 par Thierry & Charpy (1982, p. 633, pl. 2, fig. 1), aussi il n'a pas été reproposé à nouveau comme néotype de *Tornquistes helvetiae*. Mais en accord avec les paramètres ornementaux (hauteur du point de bifurcation des côtes au delà de la moitié des flancs – cf. discussion), ce spécimen n'appartient probablement pas à l'espèce de Tornquist ni à celle de de Loriol : il pourrait être en fait plus ancien et daté de l'Oxfordien inférieur. De plus, les zones à Bukowkii et Costicardia (Oxfordien inférieur) sont aussi représentées dans la localité d'origine d'Anvill (Thierry & Charpy, 1982, p. 634, 645). Dans ce cas, ce spécimen serait plutôt un *Tornquistes leckenbyi* (Arkell, 1946) (cf. infra).

Remarque sur le sous-genre *Tornquistes*

A partir de leur étude morphologique et biométrique, Thierry & Charpy (1982) ont proposé de diviser le genre *Tornquistes* en deux sous-genres : *Tornquistes* Lemoine, 1910 et *Pachytornquistes* Thierry & Charpy, 1982. En pratique, ces deux sous-genres se distinguent principalement par l'épaisseur de leur section, et la force de leur ornementation. Ces caractères sont aussi couramment utilisés pour différentier les taxons de ce groupe. Cependant, Westermann (1966), sur la base des travaux de Buckman (1892 dans son travail de 1887-1907) sur les Sonninnidae (Bajocien inférieur), a clarifié chez les ammonites, les « lois » de covariation. Ces dernières sont basées principalement sur la relation qu'il existe entre la largeur de la section du tour et la force de l'ornementation. Depuis, de nombreuses études ont démontré que la « première loi de Westermann » peut être généralisée aux

ammonites depuis le Paléozoïque jusqu'au Crétacé (cf. Morard & Guex, 2003, tab. 1 pour un résumé). Il apparaît que ces lois de covariation sont aussi applicables pour les *Tornquistes*. Dans ce cas, la distinction entre les différents sous-genres, basée uniquement sur ces caractères variables (épaisseur de la section / force de l'ornementation), devient purement typologique. C'est finalement ce qui émerge aussi de la révision des *Tornquistes* de Thierry & Charpy (1982), qui ont reconnu l'existence de nombreux intermédiaires entre les formes extrêmes. Ainsi, ces sous-genres ne seront pas utilisés ici.
Les commentaires sur les lois de covariation des caractères appliqués aux différentes espèces de *Tornquistes*, et leurs conséquences, sont développés dans la discussion.

Tornquistes helvetiae (Tornquist, 1894)
(Pl. 88 et 89)

Synonymie

1885. *Aspidoceras nicolisi* sp. nov. ; Parona in Nicolis & Parona, p. 39, pl. 1, fig. 5.
1894. *Macrocephalites helvetiae* sp. nov. ; Tornquist, p. 8, pl. 1, fig. 1a-d.
1894. *Macrocephalites oxfordiense* sp. nov. ; Tornquist, pl. 2, fig. 1a-c.
1896. *Macrocephalites kobyi* sp. nov. ; de Loriol, p. 20-22, pl. 4, fig. 1; pl. 5, fig. 1.
1896. *Macrocephalites liesbergensis* sp. nov. ; de Loriol, p. 22-23, pl. 5, fig. 2; pl. 6, fig. 1.
1896. *Macrocephalites tornquisti* sp. nov. ; de Loriol, p. 22, pl. 2, fig. 2; pl. 3, fig. 1-2.
1912. *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (Tornquist, 1894). ; Douvillé, p. 51, pl. 3, fig. 13.
1912. *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae kobyi* (de Loriol, 1896). ; Douvillé, p. 52, pl. 3, fig. 2.
v 1912. *Pachyceras lalandei* mutation *romani* nov. ; Douvillé, p. 50-51, pl. 3, fig. 14.
1938. *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1894) ; Roman, p. 220, pl. 20, fig. 205.
1940. *Pachyceras kobyi* (de Loriol, 1896) ; Arkell (in 1934-1948), p. 215-216, text-fig. 75.
1974. *Pachyceras (Tornquistes)* gr. *kobyi* (de Loriol, 1896) ; Sequeiros, p. 48, pl. 3, fig. 4; pl. 4, fig. 2-4.
1974. *Pachyceras (Tornquistes) romani* (Douvillé, 1912) ; Sequeiros, p. 54, pl. 4, fig. 1, 5.
1974. *Pachyceras (Tornquistes)* gr. *romani* (Douvillé, 1912) ; Sequeiros, p. 54, pl. 4, fig. 5; pl. 5, fig. 2 (spécimen tératologique), 4.
1974. *Pachyceras (Tornquistes) liesbergensis* (de Loriol, 1896) ; Sequeiros, p. 58, pl. 5, fig. 3.
v 1977. *Pachyceras (Tornquistes)* aff. *oxfordiense* (Tornquist, 1894) ; Bourseau, p. 82, pl. 10, fig. 1a-b.
v 1977. *Pachyceras (Tornquistes) kobyi* (de Loriol, 1896) ; Bourseau, p. 84, pl. 11, fig. 1a-c.
v 1977. *Pachyceras (Tornquistes)* aff. *romani* (Douvillé, 1912) ; Bourseau, p. 83, pl. 11, fig. 2-3.
v 1979. *Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (Parona *in* Nicolis & Parona, 1885) ; Bourseau et al., p. 127, pl. 1, fig. 5.
1982. *Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense* (Tornquist, 1894) ; Thierry & Charpy, p. 638-639, pl. 1, fig. 2a-b; pl. 4, fig. 2a-b; pl. 10, fig. 1, 4; pl. 11, fig. 1a-b; pl. 12, fig. 2-3.

1982. *Tornquistes (Pachytornquistes)* cf. *oxfordiense* (Tornquist, 1894) ; Thierry & Charpy, p. 639-640, pl. 4, fig. 2a-b.

1982. *Tornquistes (Pachytornquistes) liesbergense* (de Loriol, 1896) ; Thierry & Charpy, p. 640-641, pl. 6, fig. 1.

1982. *Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti tornquisti* (de Loriol, 1896) ; Thierry & Charpy, p. 641-643, pl. 1, fig. 3; pl. 5, fig. 1-2a-b; pl. 8, fig. 1; pl. 9, fig. 3; pl. 13, fig. 2.

1982. *Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti tuberculatum* nov. ; Thierry & Charpy, p. 643-644, pl. 5, fig. 3; pl. 7, fig. 3; pl. 9, fig. 2.

1982. *Tornquistes (Tornquistes) romani* (Douvillé, 1912). ; Thierry & Charpy, p. 630-632, pl. 1, fig. 1; pl. 2, fig. 3; pl. 3, fig. 2; pl. 4, fig. 1a-b; pl. 7, fig. 2; pl. 9, fig. 1; pl. 10, fig. 2.

pars 1982. *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae helvetiae* (Tornquist, 1894). ; Thierry & Charpy, p. 632-634, pl. 3, fig. 3a-b; pl. 11, fig. 4; *non* pl. 11, fig. 2, *nec* pl. 12, fig. 1.

pars 1982. *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae kobyi* (de Loriol, 1896). ; Thierry & Charpy, p. 634-636, pl. 2, fig. 2a-b; pl. 7, fig. 1a-b; pl. 8, fig. 2a-b; *non* pl. 2, fig. 1a-b.

pars 1982. *Tornquistes (Tornquistes) multicostatum multicostatum* nov. sp. ; Thierry & Charpy, p. 636-637, pl. 10, fig. 3; pl. 11, fig. 3; *non* pl. 3, fig. 1a-b; *nec* pl. 13, fig. 1a-b.

1982. *Tornquistes (Tornquistes) multicostatum nodosum* nov. ; Thierry & Charpy, p. 637-638, pl. 6, fig. 2a-b.

1995. *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae kobyi* (de Loriol, 1896) ; Branger et al., p. 26, pl. 5, fig. 5.

1995. *Tornquistes (Tornquistes) multicostatum nodosum* Thierry & Charpy, 1982 ; Branger *et al*., p. 26, pl. 5, fig. 6.

2000. *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae kobyi* (de Loriol, 1896) ; Quereilhac, p. 45, pl. 42, fig. 1-2.

2000. *Tornquistes (Tornquistes) romani* (de Loriol, 1896) ; Quereilhac, p. 45, pl. 42, fig. 3.

v 2006. *Tornquistes tornquisti* (de Loriol, 1896) morphe *tuberculatum* Thierry & Charpy, 1982 ; Bert, p. 36-37, fig. 8.

v 2009. *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1894) ; Bert, fig. 5; pl. 1-2.

Remarques sur la synonymie : dans la stricte application du principe de priorité du CINZ, le taon *nicolisi* Parona, 1885 devrait avoir priorité sur le taxon *helvetiae* Tornquist, 1894 en raison de l'identité des deux espèces (voir discussion infra). Cependant, cette option taxinomique n'est pas satisfaisante et plusieurs points doivent être considérés : (1) l'utilisation de la priorité créerait une instabilité nomenclaturale, ce qui serait contraire au principe de priorité lui-même puisque le genre *Tornquistes* est basé sur l'espèce type *Tornquistes helvetiae*. (2) L'article 67.1.2 du CINZ précise que *"the name of a type species remains unchanged even when it is a junior synonym or homonym, or a suppressed name"* (voir aussi la recommandation 67B). (3) Au contraire de *T. helvetiae*, le taxon *nicolisi* a été très peu utilisé par les auteurs (seulement une fois au cours du 20ème siècle – cf. synonymie) ; même si les conditions de l'Article 23.9 sur l'inversion de priorité ne sont pas remplies, il faut insister sur le fait qu'en paléontologie il est très difficile de réunir 25 travaux de 10 différents auteurs sur le même sujet quand ils concernent des groupes aussi rares. Cependant, (4) ce problème a également été soulevé par Thierry & Charpy (1982) qui ont propose le *nomen oblitum* pour le taxon *nicolisi*. Malheureusement ce principe n'était déjà plus reconnu dans la version du CINZ applicable en 1982, non plus que par la version actuelle du code (la 4ème édition - Article 23.12). Au contraire, l'actuel Article 23.2 est très explicite : « ***Purpose***. *In accordance with the objects of the Code (see Preamble), the Principle of Priority is to be used to promote stability and it is not intended to be used to*

upset a long-accepted name in its accustomed meaning by the introduction of a name that is its senior synonym or homonym […] ». En conséquence, *Tornquistes nicolisi* ne devrait pas être utilisé au détriment de *Tornquistes helvetiae*, et il devrait être considéré comme une espèce invalide.

Holotype : à la suite des recherches de Thierry & Charpy (1982), il semble que le type de *T. helvetiae* ait disparu, et qu'il ne soit plus conservé ni dans le Musée de Porrentruy, ni au Musée d'Histoire Naturelle de Bâle. Thierry & Charpy (1982, p. 633) ont indiqué que le spécimen le plus proche est le n°J19 574 du Musée de Bâle, mais ils ont toutefois reconnu certaines différences avec le type original, et ont ainsi renoncé à l'utiliser comme néotype en l'assignant au morphotype *kobyi*. En réalité, vu la hauteur des points de bifurcation des côtes principales (cf. infra), ce spécimen doit être plutôt rapporté à *T. leckenbyi*. La désignation d'un néotype nécessite des recherches dans la localité-type, et dans cette attente seule la figuration originale de Tornquist (1894) doit servir de référence.
Localité-type : Fringeli, entre Moutier et Délémont (Suisse).
Strate-type : Terrain à Chailles.
Répartition stratigraphique : Oxfordien moyen, Zone à Plicatilis, Sous-zone à Vertebrale. *Tornquistes helvetiae* est aussi présent dans la Sous-zone à Antecedens.
Diagnose : espèce dimorphe et très polymorphe. Coquille très involute et généralement globuleuse (section des tours sub-circulaire). Côtes faiblement inclinées vers l'avant. Le point de bifurcation des côtes principales est situé à la base des flancs. Macroconques de grande taille supérieure à 200 mm de diamètre ; microconques autours de 130 mm de diamètre à chambre d'habitation scaphitoïde. Trois morphologies principales extrêmes sont reliées par tous les intermédiaires : (1) morphologie à section très épaisse et nombreuses côtes mousses (=type « tornquisti ») ; (2) morphologie à section comprimée et nombreuses côtes fines (=type « romani ») ; (3) morphologie à section comprimée mais peu de côtes robustes (=type « helvetiae »).
Matériel étudié *(N=7)* : tous les spécimens proviennent de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). Ils ont été récoltés dans l'Horizon à Arkelli (Sous-zone à Vertebrale, Zone à Plicatilis de l'Oxfordien moyen). Les spécimens n°ox.32 (coll. A. Magnin), n°AA98, AB55, AL09, AL97 et AP41 sont du niveau 100d, et le spécimen n°AA06 provient du banc 101 (coll. D. Bert).

N° sp.	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	α degrees
AA06	125,9	57,5	?	27,3	0,46	?	0,22	?	0,47	
[M]	109,1	53,9	?	21,7	0,49	?	0,20	?	0,40	60°
	97,1	48,3	?	19,9	0,50	?	0,21	?	0,41	60°
AA98	92,2	43,1	?	18,6	0,47	?	0,20	?	0,43	
[M]	70,0	33,3	?	12,4	0,48	?	0,18	?	0,37	135°
AB55	37,5	18,8	26,2	6,7	0,50	0,70	0,18	1,39	0,36	
	31,1	15,5	21,5	5,7	0,50	0,69	0,18	1,39	0,37	100°
AL09	71,4	34,8	?	12,9	0,49	?	0,18	?	0,37	
	61,3	30,1	43,4	11,2	0,49	0,71	0,18	1,44	0,37	75°
AL97	93,3	46,7	?	18,1	0,50	?	0,19	?	0,39	
[M]	84,1	41,3	49,0	14,8	0,49	0,58	0,18	1,19	0,36	60°
	74,7	37,6	45,7	13,0	0,50	0,61	0,17	1,21	0,35	70°
AP41	68,0	33,0	?	12,9	0,49	?	0,19	?	0,39	
	50,0	23,8	?	10,1	0,48	?	0,20	?	0,43	140°
Moyenne					*0,49*	*0,66*	*0,19*	*1,32*	*0,39*	
Ecart type					*0,01*	*0,06*	*0,01*	*0,12*	*0,04*	
Coefficient de variation (%)					*2,86*	*8,68*	*6,92*	*8,72*	*9,08*	
ox.32	128,4	48,8	?	35,5	0,38	?	0,28	?	0,73	
[m ?]	114,7	51,5	?	23,1	0,45	?	0,20	?	0,45	80°
	97,6	46,8	?	16,1	0,48	?	0,17	?	0,35	75°
	78,0	40,4	?	13,6	0,52	?	0,17	?	0,34	100°
Moyenne					*0,46*		*0,20*		*0,46*	

Tableau 42. Tableau de mesures et données statistiques de base pour *Tornquistes helvetiae*.

Description

Deux morphologies principales de *Tornquistes* sont toutes les deux représentées dans l'échantillon de la Montagne du Cheiron. A la suite de Charpy (1976) et Thierry & Charpy (1982), ces morphologies sont interprétées ici comme le résultat d'un dimorphisme sexuel : les spécimens adultes potentiellement grands sont les macroconques [M], et les petits adultes sont les microconques supposés [m]. Sur les graphiques, les courbes moyennes des macroconques de *H* et *O=f(D)* (Fig. 158) sont de type $Y=bD^a$ (R^2 toujours très élevé), mais *a* est significativement très proche de 1 [à *p*(*a*=1) supérieur ou égale à 0,05], ce qui indique une croissance isométrique et harmonique. Le microconque possible (un seul spécimen récolté) est différent par sa croissance fortement dysharmonique due au déroulement de la chambre d'habitation adulte. La rupture de croissance est clairement visible sur les graphiques *H* et *O=f(D)* (Fig. 158), et sur le graphique de *O/H=f(D)* (Fig. 159), qui est généralement utilisé pour mettre en évidence les couples dimorphes chez les ammonites (Marchand, 1986). Les deux types morphologiques seront décrits séparément, mais les spécimens entièrement cloisonnés inférieurs à 70-80 mm sont impossibles à attribuer à l'un ou l'autre dimorphe. Les lignes de sutures ne sont pas assez bien préservées pour être décrites.

- Tours internes (*D*<70-80 mm) : les spécimens incomplets et entièrement cloisonnés n°AL09 (Pl. 89, Fig. 2) et AP41 (Pl. 89, Fig. 4a-c) sont représentatifs des deux dimorphes. A ce stade de croissance, la coquille est très involute (*O/D=1,89* en moyenne) avec une section des tours sub-circulaire dépressée (*E/D=0,71* en moyenne), des flancs très convexes, et avec un ventre très arrondi et peu individualisé qui confère à la coquille un aspect général très globulaire. Le mur ombilical est haut et vertical, et la zone péri-ombilicale est étroite et faiblement angulaire. Les côtes primaires sont faiblement inclinées vers l'avant ; elles sont larges mais peu proéminentes sur la zone péri-ombilicale. Les côtes bifurquent à la base des flancs où elles restent discrètes et sans renflement. Les côtes secondaires clavées sont mieux exprimées au-delà du tiers inférieur des flancs. Elles sont quelquefois séparées par des côtes intercalaires de même vigueur. Sur le ventre, toutes les côtes sont larges et faiblement incurves vers l'avant.

- Les macroconques : les spécimens n°AA98 (Pl. 89, Fig. 3) et AL97 (Pl. 88, Fig. 2) sont entièrement cloisonnés (respectivement *D*=92,2 et 98,3 mm). Ils représentent certainement des nuclei de macroconques parce qu'à ce diamètre les microconques sont déjà différenciés. Le spécimen n°AA06 (Pl. 89, Fig. 1) est aussi un macroconque : il atteint un diamètre de 126 mm et les dernières cloisons sont visibles à 120 mm. Avec une chambre d'habitation extrapolée à 2/3 de tour, ce spécimen dépasserait *D*=200 mm sans être encore adulte (pas d'approximation des dernières cloisons). Au-delà de 70-80 mm de diamètre, la coquille a exactement les mêmes caractéristiques que celles observées dans les tours internes. L'ornementation conserve la même apparence générale, mais avec un élargissement et un espacement graduel des côtes. Les côtes sont aussi moins prononcées que dans les tours précédents, en particulier dans le premier tiers des flancs.

- Les microconques : le spécimens n°ox.32 (Pl. 88, Fig. 1) est le seul adulte complet (*D*=128 mm) récolté dans la Montagne du Cheiron qui puisse entrer dans cette catégorie. Le phragmocône se termine à *D*=77 mm, et la chambre d'habitation mesure environ 3/4 de tour. La chambre montre un déroulement significatif de type scaphitoïde à la suite d'une rupture de croissance à *D*=110 mm (Fig. 158-159). Alors qu'elle reste large, la section tend à se comprimer légèrement par rapport au phragmocône par l'aspect moins convexe des flancs. Dans le dernier tiers de tour, la zone péri-ombilicale devient très angulaire avec un mur ombilical presque surplombant. D'un autre côté, l'épaisseur de la section reste presque constante par rapport à la hauteur du tour. L'ornementation devient mousse à la base des flancs à partir du premier tiers de la chambre d'habitation, et les côtes sont alors plus espacées que sur le phragmocône. A partir de la fin du second tiers de la chambre d'habitation adulte,

la zone où les côtes s'affaiblissent monte graduellement vers la moitié des flancs, ce qui rend la coquille presque complètement lisse à l'approche du péristome.

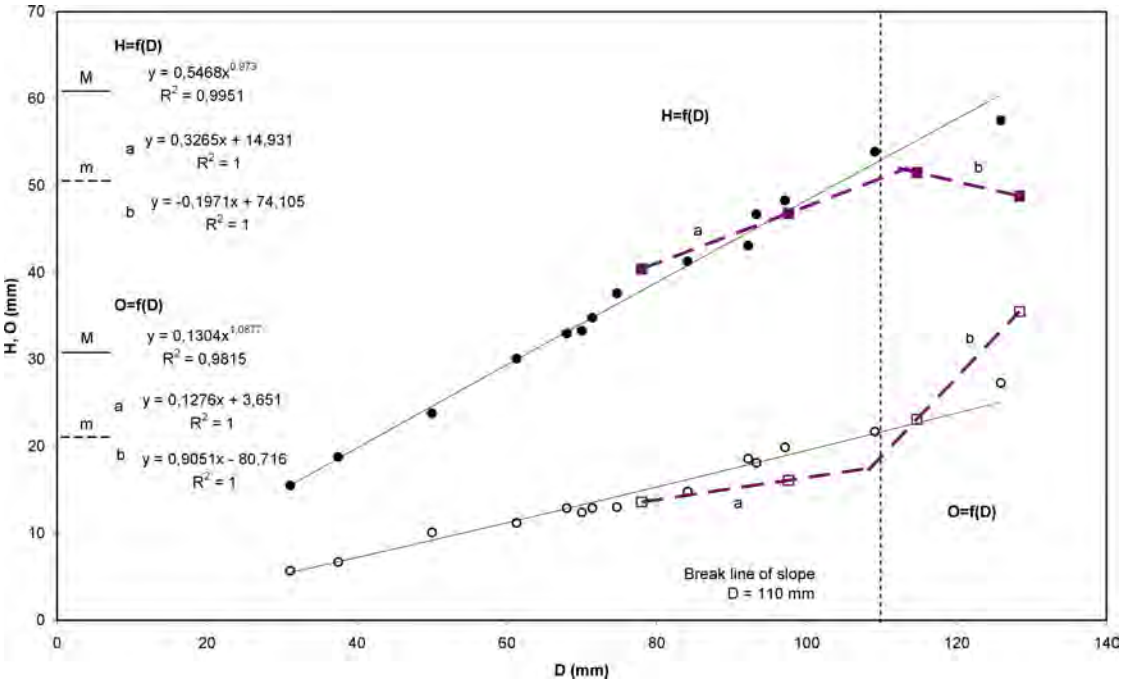


Figure 158. Diagrammes bivariés de *H* et *O* en fonction de *D* pour *Tornquistes helvetiae*.

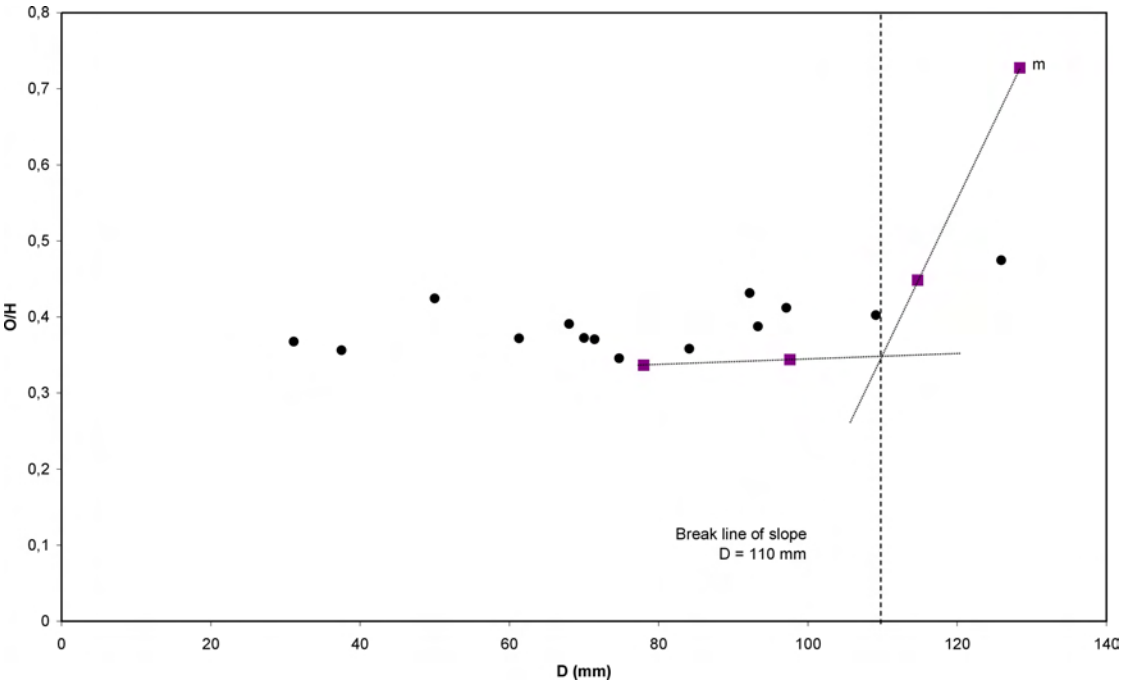


Figure 159. Diagramme bivarié de *O/H* en fonction de *D* pour *Tornquistes helvetiae*.

Rapports et différences

Sur le plan strictement morphologique, les spécimens de la Montagne du Cheiron sont différents de *Tornquistes romani* (Douvillé, 1912) par leur section de tour sub-circulaire et leur ornementation émoussée. L'échantillon étudié est différent de *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1894), *Tornquistes kobyi* (de Loriol, 1896) et *Tornquistes liesbergense* (de Loriol, 1896) par son ornementation constamment plus mousse et sa section plus déprimée. Les spécimens de la Montagne du Cheiron ont moins de côtes par tour et un ombilic plus étroit

que chez *Tornquistes multicostatum* (Thierry & Charpy, 1982) et sa variété *nodosum* (Thierry & Charpy, 1982).
Toujours sur le plan morphologique, les spécimens de la Montagne du Cheiron sont largement et parfaitement comparables à *Tornquistes oxfordiense* (Tornquist, 1894) et *Tornquistes tornquisti* (de Loriol, 1896) par leur taille, leur ornementation et la forme de leur section. L'échantillon de la Montagne du Cheiron semble d'ailleurs plus proche de *Tornquistes tornquisti* si l'on se base sur le graphique de la morphodiversité des *Tornquistes* de la Zone à Plicatilis (Fig. 160). Certains spécimens avec une section plus comprimée sont intermédiaires entre les deux taxa, et il n'est pas possible de les classer préférentiellement à une forme ou l'autre.
Il serait tentant d'attribuer les *Tornquistes* de la Montagne du Cheiron en partie à *Tornquistes tornquisti* et en partie à *Tornquistes oxfordiense*. Cependant, la présente étude montre que les *Tornquistes* du Cheiron sont un échantillon homogène sans réelle rupture morphologique. Tout ceci implique que les critères couramment acceptés pour différencier les taxa de ce genre (épaisseur de la section, vigueur de l'ornementation) sont basés sur des caractères corrélés dont on sait à présent qu'il sont une part importante de la variabilité intraspécifique. Ces caractères ne définissent pas de réelles espèces dans une optique aussi paléobiologique que possible, mais seulement des groupes morphologiques. En tant que résultat de la discussion précédente (voir également les remarques à propos de la synonymie), l'échantillon de la Montagne du Cheiron est finalement nommé *Tornquistes helvetiae*.

12.3. Discussion et nouvelle interprétation de la lignée *Tornquistes*

12.3.1. Le problème de l'espèce et la variailité chez *Tornquistes*

Comme déjà dit, le principal critère habituellement invoqué dans la littérature pour différencier les taxa du genre *Tornquistes* concerne l'épaisseur de la section et la force de l'ornementation. Cette observation est accentuée en tant que résultat de la révision des *Tornquistes* par Charpy (1976) puis Thierry & Charpy (1982). Cependant, ces deux paramètres sont souvent liés, et le rôle joué par la forme de la section dans la différentiation spécifique parmi les ammonites est à mettre en perspective avec l'application des lois de Westermann. La force et la densité de l'ornementation, et l'ouverture de l'ombilic sont plus ou moins directement associées à l'épaisseur de la section par l'expression de différents mécanismes mécaniques et contraintes biochimiques (Hammer & Bucher, 2005 ; Guex et al., 2003). En plus des Sonninniidae du Bajocien étudiés par Westermann (1966), plusieurs exemples très démonstratifs ont été donnés par Guex et al. (2003), Morard & Guex (2003), et Morard (2006) pour les *Amaltheus* de Montfort, 1808 du Domérien, et les *Osperleioceras* Krimholtz, 1957 et *Dactylioceras* Hyatt, 1867 du Toarcien. Des exemples sont aussi connus chez les Cardioceratidae Hyatt, 1892 (Marchand, 1977, 1986) et les *Gregoryceras* de l'Oxfordien (cf. supra et Bert et al., 2003 ; Bert, 2004 ; Bert & Enay, 2004 ; Bert et al., 2009). Les lois de covariation des caractères sont parfaitement applicables au cas des *Tornquistes*.
La récolte de plusieurs *Tornquistes* très bien datés, dans la Montagne du Cheiron et d'autres localités voisines des Alpes-Maritimes (Sud-Est de la France, Fig. 64), s'étale de la Sous-zone à Cordatum à la Sous-zone à Antecedens. Ces collectes ont été replacées en parallèle avec les spécimens de la littérature, aussi bien qu'avec ceux de différentes localités et collections privées (Poitou, Calvados, Bourgogne, Alpes de Haute-Provence, Drôme, Hautes-Alpes) : premièrement pour l'Oxfordien inférieur (Arkell, 1946 [*in* 1934-1938] ; Gygi et al., 1994 ; Marchand et al., 2002 ; Quereilhac et al., 2009), et deuxièmement pour l'Oxfordien moyen (Bourseau, 1977 ; Branger et al., 1995 ; Quereilhac, 2000 ; Sequeiros, 1974 ; Thierry & Charpy, 1982 *pars*).

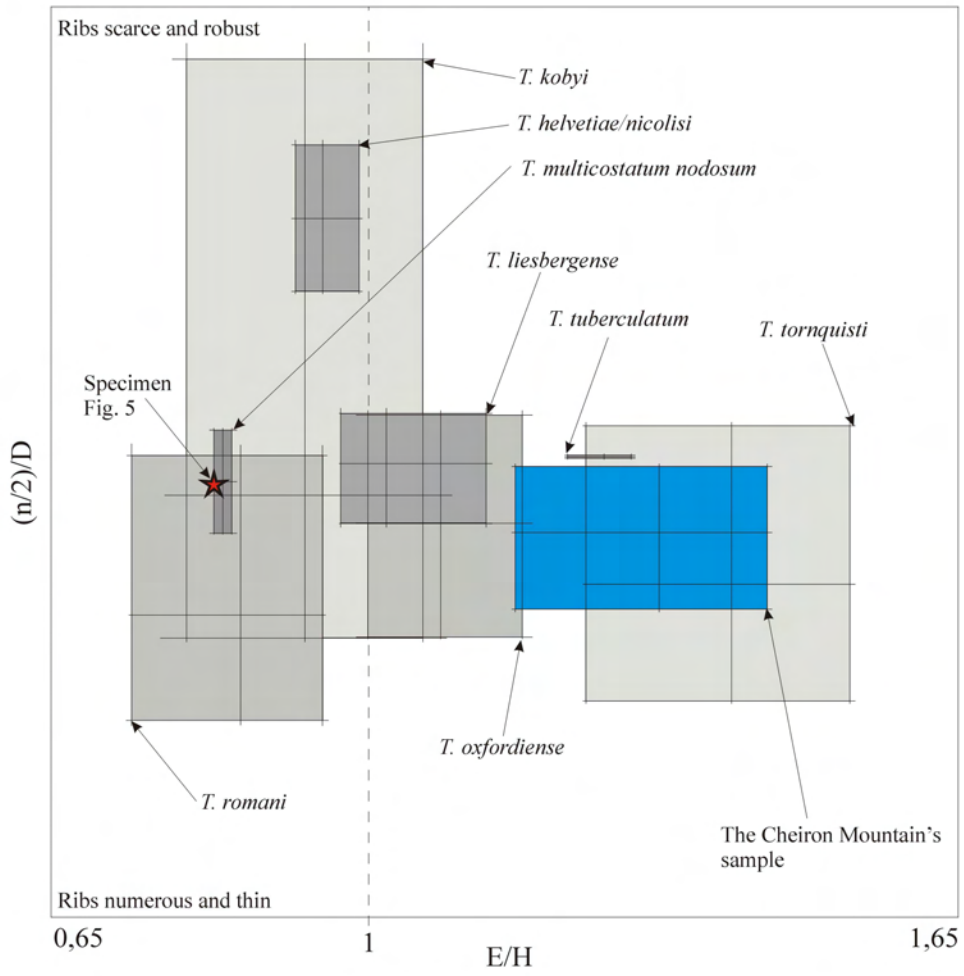


Figure 160. Diagramme de représentation de la morphodiversité (section relative et indice costal) occupé par les différents taxons nominaux de *Tornquistes* de la seule Zone à Plicatilis. Les « espèces » représentent en fait toutes des variantes morphologiques d'une seule paléoespèce : *Tornquistes helvetiae* (« Fig. 5 » sur le diagramme correspond à la Fig. 161).

Dans le cas des *Tornquistes* de la Zone à Plicatilis il existe trois principales morphologies extrêmes qui sont reliées par tous les intermédiaires (Fig. 160) : (1) la morphologie avec une section très épaisse et un nombre moyen de côtes élevé (habituellement mousses) (=type « tornquisti ») ; (2) la morphologie avec une section comprimée et de nombreuses côtes fines (=type « romani ») ; et (3) la morphologie à section comprimée mais avec peu de côtes robustes (=type « helvetiae »). Le premier type est connecté aux autres par les morphotypes « liesbergense » et « oxfordiense ». Les second et troisième types sont reliés par le morphotype « multicostatum nodosum » qui est figuré ici pour comparaison (Fig. 161). Ainsi, bien que les morphologies extrêmes soient très différentes à première vue (par exemple Fig. 161 *vs* Pl. 88, Fig. 1a-b), en fait un nombre important d'espèces nominales de *Tornquistes* correspond à différent variants morphologiques de la même espèce paléobiologique. Cette possibilité a été évoquée depuis longtemps par les auteurs (de Loriol, 1896, p. 21-22 ; Douvillé, 1912, p. 53 ; Charpy, 1976, p. 86, 143 ; Thierry & Charpy, 1982, p. 646-647 ; Gygi et al., 1994, p. 465). Dans ce contexte, plusieurs taxa ont été incorporés par Charpy (1976) et Thierry & Charpy (1982) en tant que morphotypes d'autres « espèces » (*helvetiae* / *kobyi* et *tornquisti* / *tuberculata*).

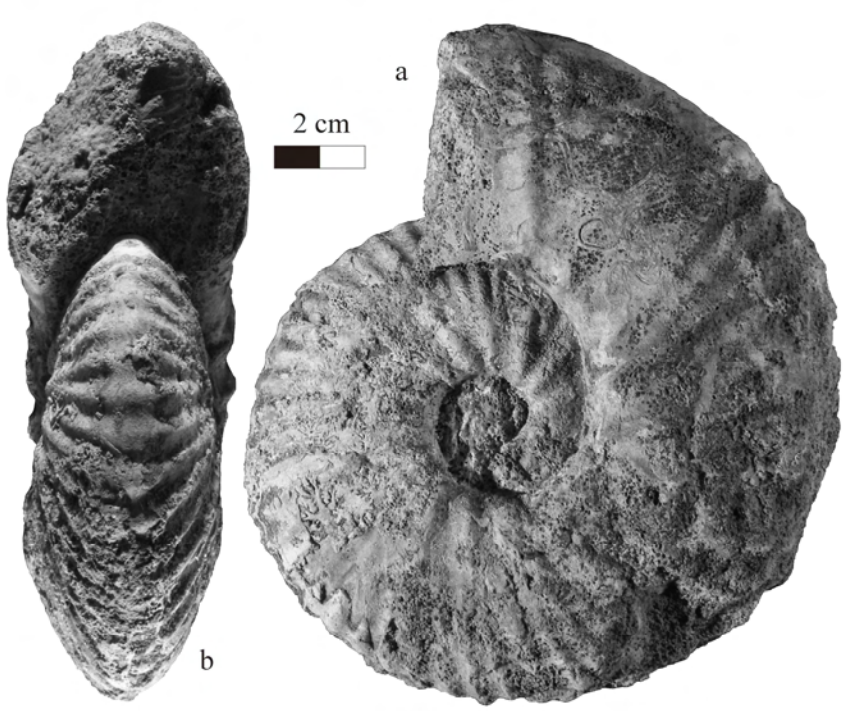


Figure 161. *Tornquistes helvetiae*, type « multicostatum nodosum », spécimen n°tal01 de Talant (Bourgogne, France), collection C. Beaudoin.

D'autre part, la comparaison entre les *Tornquistes* d'âges différents permet de considérer la hauteur relative du point de bifurcation des côtes primaires comme le meilleur critère de différentiation entre les échantillons. Dans ce cas, à chaque instant il n'y a qu'une seule espèce polymorphe, et ce critère peut potentiellement servir pour une différentiation chronospécifique (Fig. 162). Le point de bifurcation des côtes peut être localisé (1) relativement haut entre la moitié et le tiers supérieur des flancs (sous-zones à Praecordatum et Bukowskii), (2) entre le quart inférieur et la moitié de la hauteur des flancs (Sous-zone à Cordatum), ou (3) autour de la base des flancs (sous-zones à Vertebrale et Antecedens). Cependant, en fonction de l'épaisseur des côtes elles-mêmes, et quelquefois de leur forte atténuation dans la partie inférieure des flancs, il n'est pas toujours possible d'être très précis dans ce positionnement.

12.3.2. Discussion à propos des espèces de *Tornquistes*

L'*Ammonites hermione* d'Orbigny, 1850 a été mise en synonymie de *Tornquistes romani* par Thierry & Charpy (1982) en se référant à l'article 23b du Code International de Nomenclature Zoologique (CINZ) qui rend *nomen oblitum* l'espèce du Prodrome de d'Orbigny (1850). Cet article a été changé dans le 4ème version du CINZ (art. 23.2 et 23.9), mais l'*Ammonites hermione* reste de toute façon inutilisable : cette espèce (dont aucun type n'a jamais été désigné) est aussi *species dubia*. La plupart des différents spécimens de la collection d'Orbigny classés sous *Ammonites hermione* ont à présent disparu ou sont trop petits (10-25 mm) pour pouvoir être correctement déterminés (*v* ; Cottreau, 1927, p. 107-108, pl. 44, fig. 6-7 et 8-9). Ils appartiennent aussi à des niveaux différents de plusieurs localités géographiques.

Le point de bifurcation des côtes principales sur le spécimen type de *Tornquistes helvetiae* est clairement localisé sur la marge du mur ombilical. L'ornementation forte et la section compressée sont des caractères qui plaident pour une mise en synonymie avec *Tornquistes nicolisi* (Parona *in* Nicolis & Parona, 1885). La seule différence entre les deux spécimens

types de ces taxa est la présence de côtes trifurquées chez ce dernier, mais c'est un caractère hautement variable chez les *Tornquistes*, et il ne peut pas être considéré ici pour différencier des espèces. D'autre part, si l'on considère les changements morphologiques associés avec l'épaisseur de la section en tant que l'expression de la variabilité intraspécifique (cf. supra), et l'existence de nombreux intermédiaires entre les extrêmes (Fig. 160), il n'y a aucune raison de considérer les taxa nominaux de la Zone à Plicatilis comme appartenant à plusieurs espèces. Ainsi, *Tornquistes helvetiae*, *Tornquistes nicolisi*, *Tornquistes multicostatum nodosum*, *Tornquistes kobyi*, *Tornquistes liesbergensis*, *Tornquistes tornquisti tuberculatum*, *Tornquistes tornquisti*, *Tornquistes oxfordiensis* et *Tornquistes romani* sont les représentants morphologiques d'une seule paléoespèce et doivent être considérés comme des synonymes de *Tornquistes helvetiae* (cf. supra les remarques à propos de la synonymie pour ce choix taxinomique).

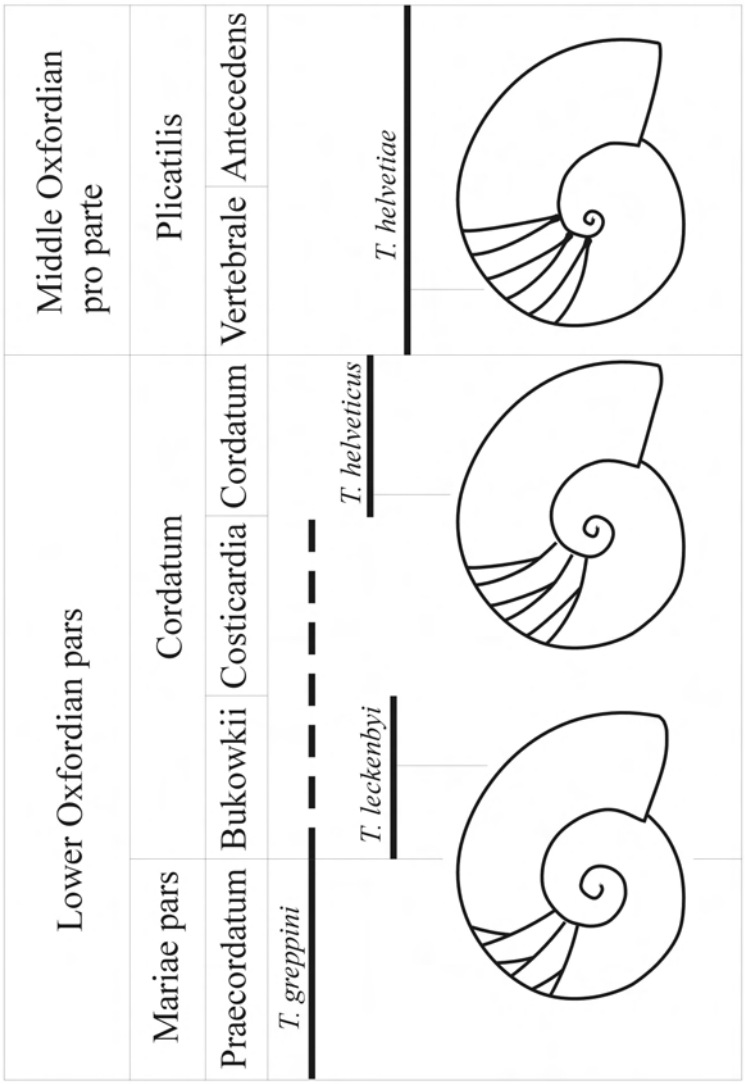


Figure 162. Evolution de la largeur de l'ombilic et de la position du point de bifurcation des côtes primaires au cours du temps chez *Tornquistes*.

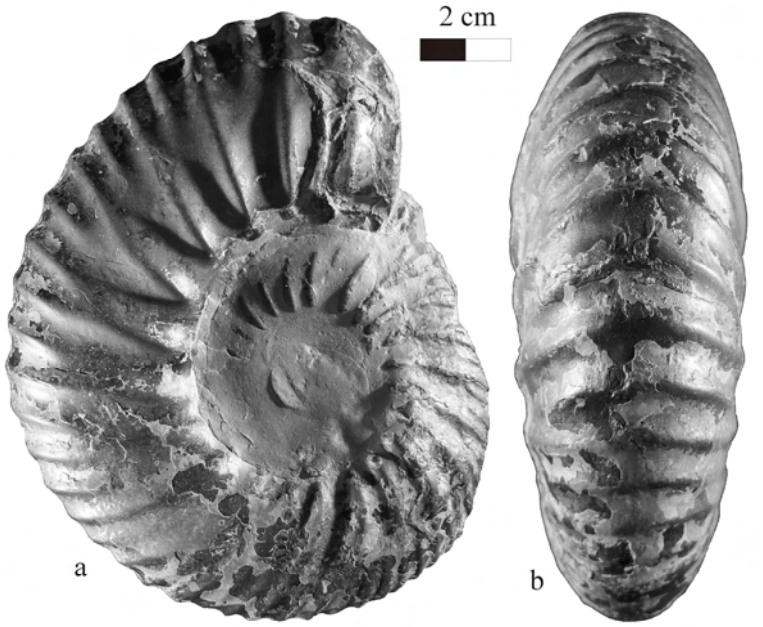


Figure 163. *Tornquistes leckenbyi*, spécimen non numéroté de la collection Ch. Cornago de Blieux (Alpes-de-Haute-Provence, Sud-Est de la France). Le spécimen a été récolté en éboulis avec une faune de la Sous-zone à Bukowkii (Zone à Cordatum, Oxfordien inférieur).

Tornquistes leckenbyi (Arkell, 1946) a été daté avec doutes de la Sous-zone à Praecordatum par Arkell (1946). Thierry & Charpy (1982) ont replacé cette espèce dans la Sous-zone à Bukowskii. Cette nouvelle datation est en accord avec la découverte récente d'un spécimen de la collection H. Châtelier (inédit, mais visible à l'URL : http://www.ammonites.fr/Fiches/0492.htm) dans le niveau à oolithes ferrugineuses (H15) de Villers-sur-Mer dans la Falaise des Vaches Noires (Calvados, Nord-Ouest de la France). Le banc H15 est très caractéristique de l'Horizon à Bukowskii (Bonnot, 1995, p. 53-54). Deux autres spécimens de la même espèce ont été découverts par Ch. Cornago dans le secteur de Blieux (Alpes de Haute-Provence, Sud-Est de la France). Le plus complet est un adulte d'environ 130 mm de diamètre (Fig. 163). *Tornquistes leckenbyi* est caractérisé par la hauteur du point de bifurcation des côtes primaires situé entre la moitié et le tiers supérieur des flancs. Ce critère ne se rencontre pas chez les *Tornquistes* de l'Oxfordien moyen (Fig. 162). La coquille est habituellement plus évolute chez *Tornquistes leckenbyi* indépendamment de l'enroulement de type scaphitoïde connu chez les microconques adultes supposés, ou les variations dues aux lois de covariation des caractères. Le spécimen de la collection H. Châtelier a de plus l'intérêt de présenter des structures paraboliques (rares) sur les côtes comme chez *Tornquistes greppini* (de Loriol, 1900) (Sous-zone à Preacordatum, cf. Marchand et al., 2002).

Quatre spécimens de *Tornquistes* figurés par Thierry & Charpy (1982, pl. 2, fig. 1b; pl. 3, fig. 1; pl. 12, fig. 1; pl. 13, fig. 1) ont le même type de morphologie et d'ornementation que *Tornquistes leckenbyi* avec les points de bifurcations des côtes localisés très haut sur les flancs. Ils ont presque tous été attribués à différentes espèces et placés avec doutes dans la Zone à Plicatilis. Mais conformément à ce paramètre ornemental, ces spécimens peuvent à présent être datés de la Zone à Cordatum (sous-zones à Costicardia ou Bukowskii), en particulier en raison de la présence de niveaux de condensation/concentration dans leurs localités d'origine (Thierry, 1966, p.649 ; Marchand & Pascal, 1979, p. 110 ; Thierry & Charpy, 1982, p. 634 ; Courville & Colin, 1997 ; Collin et al., 1999). C'est particulièrement le

cas du spécimen type de *Tornquistes multicostatum multicostatum* (Thierry & Charpy, 1982, pl. 10, fig. 3; pl. 11, fig. 3) et d'autres spécimens de ce taxon cités par Thierry & Charpy. Cette identité a pour résultat de placer *Tornquistes multicostatum multicostatum* en synonymie avec *Tornquistes leckenbyi* qui ont tout les deux été considérés comme proches l'un de l'autre par Thierry & Charpy (1982, p. 637). Les autres spécimens de la Zone à Plicatilis sont plutôt proches de *Tornquistes helvetiae* tels que considérés dans ce travail : ils représentent le morphotype gracile à section comprimée (type « multicostatum nodosum » de la Fig. 160).

Tornquistes helveticus (Jeannet, 1951) de la Sous-zone à Cordatum d'Argovie (Suisse) a été révisé par Gygi et al. (1994) ; il est aussi connu dans la Sous-zone à Cordatum de la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France – données inédites). A partir de l'apparence générale de la forme de la section, Gygi et al. (1994, p. 465) ont considéré la possibilité d'une éventuelle synonymie de cette espèce avec le groupe de *Tornquistes helvetiae-kobyi-oxfordiense* (=*Tornquistes helvetiae*). Cependant, en rapport à son niveau stratigraphique, ainsi que la position du point de bifurcation des côtes primaires entre le premier quart et la mi-flanc, l'espèce de Jeannet (1951) est située entre *Tornquistes leckenbyi* et *Tornquistes helvetiae* tel que désigné dans ce travail (Fig. 162 ; Bert, 2009). Cette position confirme son statut en tant qu'espèce indépendante.

Selon le point de vue de R. Enay (communication personnelle), *Perisphinctes pancerii* Gemmellaro, 1878 pourrait être un possible *Tornquistes*. Cette espèce a été interprétée comme un *Rasenia* Salfeld, 1913 (*Eurasenia* Geyer, 1961), un Aulacostephanidae Spath, 1924 du Kimméridgien inférieur, par Oloriz dans la révision de la collection Gemmellaro (*in* Pavia & Cresta, 2002, p. 377-378). En fait, cette espèce est seulement connue par son spécimen type qui provient d'un niveau inconnu de Sicile (Trapani), en dehors de la répartition biogéographique habituelle de *Rasenia* (Hantzpergue, 1989). L'aspect de l'ornementation, la section du tour, et le déroulement de la chambre d'habitation sont des caractères de *Tornquistes*. Dans cette hypothèse, le spécimen type de *Perisphinctes pancerii* serait probablement d'âge Oxfordien, mais davantage de données sont nécessaires pour statuer.

12.3.3. Origine et évolution de la lignée *Tornquistes*

Depuis longtemps il est généralement reconnu que l'origine du genre Oxfordien *Tornquistes* est à rechercher dans le genre Callovien *Pachyceras* Bayle, 1875. Malgré certaines différences dans la ligne de suture, les deux genres ont de très fortes convergences morphologiques et ornementales, comme le déroulement commun du dernier tour des microconques (Douvillé, 1912, p. 51 ; Charpy, 1976, p. 84). Toutefois, la présence de structures paraboliques et la position élevée du point de bifurcation des côtes principales des plus anciens *Tornquistes* sont clairement de type Perisphinctaceae. Des données (inédites) fournies par R. Jardat sur des *Tornquistes dubiensis* (Maire, 1938) de la partie inférieure de la Sous-zone à Praecordatum (horizons à Praemartini et Alphacordatum) montrent que ces spécimens ont une morphologie bien plus proche de certains Perisphinctidae (parabolae fréquentes, constrictions, ombilic très ouvert) que des Pachyceratidae. Il est ainsi possible de proposer une hypothèse de l'origine des *Tornquistes* directement à partir des Perisphinctidae, ce qui feraient des *Pachyceras* et des *Tornquistes* deux entités indépendantes à convergence morphologique itérative à partir de la même souche (?) à des moments différents. Bien entendu des recherches au sommet du Callovien et dans la Zone à Mariae sont encore nécessaires pour statuer sur l'origine du genre *Tornquistes*.

Par rapport à l'âge des échantillons du genre *Tornquistes* il est possible de reconnaître une polarité stratigraphique pour la position du point de bifurcation des côtes. De l'Oxfordien inférieur à l'Oxfordien moyen, l'évolution des *Tornquistes* montre graduellement la baisse relative de ce point de bifurcation sur les flancs, le rétrécissement de l'ombilic (Fig. 162), et la disparition des structures paraboliques et des constrictions. Ainsi, il est possible de définir quatre, peut-être cinq, chronoespèces successives :

- (1) *Tornquistes dubiensis* (Maire, 1938) dans la partie inférieure de la Sous-zone à Praecordatum (horizons à Praemartini et Alphacordatum, cf. Jardat, 2010). Cette espèce est particulièrement évolute, avec des structures paraboliques très présentes sur les côtes, ainsi que des constrictions régulières. Le point de bifurcation des côtes est très élevé, dans le tiers supérieur des flancs.

- (2) (?) *Tornquistes greppini* (de Loriol, 1900) au sommet de la Sous-zone à Praecordatum (Horizon à Praecordatum) et peut-être jusque dans la Sous-zone à Costicardia (zones à Mariae et Cordatum).

- (3) *Tornquistes leckenbyi* (Arkell, 1946) au moins dans la Sous-zone à Bukowskii (Zone à Cordatum de l'Oxfordien inférieur). Cette espèce a le point de bifurcation des côtes primaires situé entre la moitié et le tiers supérieur des flancs. Les constrictions ont disparu, et les structures paraboliques sont très rares.

- (4) *Tornquistes helveticus* (Jeannet, 1951) dont le point de bifurcation est situé entre la moitié et le quart inférieur des flancs. Les structures paraboliques ont disparu. Cette espèce est datée de la Zone à Cordatum (Zone à Cordatum, Oxfordien inférieur).

- (5) *Tornquistes helvetiae* (Tornquist, 1894) de la Zone à Plicatilis dont le point de bifurcation est situé autour de la base des flancs.

12.4. *Protophites* est-il un Pachyceratidae ?

Le genre *Protophites* strictement Oxfordien n'est pas lié au genre *Oechoptychus* Neumayr, 1878 du Callovien avec lequel il présente un hiatus morphologique (péristome) et stratigraphique assez large. De plus, selon Schweigert & Dietze (1998) *Oechoptychus* serait un possible microconque de *Phlycticeras* Hyatt, 1900, aussi *Protophites* ne peut pas être inclus dans la famille des Oechoptychiidae Arkell, 1957 (=Strigoceratidae Buckman, 1924).
En raison de certaines convergences morphologiques, Enay (1977) puis Bourseau (1977) ont considéré la possibilité d'un dimorphisme entre *Tornquistes* et *Protophites*, et ils ont ainsi proposé de rattacher ce dernier aux Pachyceratidae, tout comme Arkell (1957, p. L.298) puis Callomon (*in* Donovan et al., 1981, p. 181). Mais Charpy (1976) et Thierry & Charpy (1982) ont été les premiers à démontrer de manière convaincante l'existence d'un dimorphisme au sein du genre *Tornquistes*. Ils ont aussi été les premiers à décrire et figurer la forme macroconque de ce genre qui peut atteindre une taille assez grande (D=300 mm) ; toutes les figurations de la littérature ancienne sont ainsi acceptées par ces auteurs comme des microconques (120>D>160 mm). Ce dimorphisme semble aussi bien documenté dans l'échantillon de l'Horizon à Arkelli de la Montagne du Cheiron (Bert, 2009). Toutefois, des données très récentes de Ph. Courville (collectes inédites) peuvent être de nature à réviser cette position sur le dimorphisme chez *Tornquistes* tel qu'admis par Charpy et Thierry & Charpy. Des *Tornquistes* de très petite taille avec un péristome complexe pourraient être assimilés à la forme microconque, tous les autres exemplaires connus étant dans ce cas des macroconques. De nouvelles données sont encore toutefois nécessaires pour statuer sur cette hypothèse (en cours), mais ces nouvelles observations ne remettent en cause, ni la trame évolutive mise en évidence chez *Tornquistes*, ni le rejet de *Protophites* en tant que dimorphe microconque de *Tornquistes*.

Ainsi, la hauteur relative du point de bifurcation des côtes est différent entre les deux genres : chez *Protophites* elle évolue durant la croissance (mais elle reste substantiellement autour de la moitié des flancs sur tout le phylum), alors que chez *Tornquistes* on observe une polarité stratigraphique de ce caractère.

« Macrocephalites » greppini de Loriol, 1900 (*non* 1898) et *"Sphaeroceras" chapuisi* de Loriol, 1900 ont été révisés récemment par Marchand et al. (2002) et ont été tout les deux considérés comme les dimorphes d'une même espèce de *Tornquistes*. *Tornquistes greppini* provient de la Zone à Mariae (Sous-zone à Praecordatum). Comme chez *Tornquistes leckenbyi*, le point de bifurcation des côtes est assez haut sur les flancs et on observe des nœuds paraboliques sur certaines côtes (cf. Marchand et al., 2002). Il serait tentant de considérer ces deux espèces comme synonymes sur ces critères seulement dans la mesure où l'espèce de de Loriol a aussi été signalée dans la Sous-zone à Costicardia (Enay, 1966, p. 142, 244 ; Charpy, 1976, p. 137, pl. 3, fig. 5). Mais cette conclusion semble un peu prématurée étant donné que *Tornquistes greppini* n'est pour l'instant connu que par des nuclei de petite taille (à l'exception de quelques possibles microconques complets, cf. supra). Ce point est accentué par la préservation particulière des Marnes à Renggeri où les fossiles de grande taille sont relativement rares. D'autre part, les adultes complets de *« Sphaeroceras » chapuisi* ne semblent pas excéder 20 mm de diamètre. Un certain nombre de caractères avaient été reconnus (Bert, 2009) comme distinguant ce dernier du genre *Tornquistes* : (1) une taille adulte très inférieure alors que la taille adulte des microconques supposés des *Tornquistes leckenbyi* à peine plus récent est à peu près la même que celle des échantillons de l'Oxfordien moyen (Fig. 163) ; (2) la longueur de la chambre d'habitation adulte est seulement d'un demi-tour chez *« Sphaeroceras » chapuisi*, alors que chez les microconques supposés de *Tornquistes* (de n'importe quel âge) elle est d'environ ¾ de tour ; (3) l'existence d'une constriction préaperturale (Marchand et al., 2002, p. 472) est totalement inconnue chez *Tornquistes* ; et (4) il existe certaines différences dans le tracé sutural au même diamètre (de Loriol, 1900, fig. 10 *versus* Thierry & Charpy, 1982, fig. 2a). En particulier la selle externe de *« Sphaeroceras » chapuisi* est clairement incisée par le milieu par un petit lobe accessoire, et elle est plus large et moins profonde que chez *Tornquistes*. Pareillement, la selle interne de *« Sphaeroceras » chapuisi* est large et incisée par le milieu par un petit lobe accessoire, alors que chez *Tornquistes* le lobe U_2 est large et profond. Tout ceci suggère que *« Sphaeroceras » chapuisi* n'est ni le microconque de *Tornquistes greppini*, ni un *Tornquistes*. D'autre part, en accord avec G. Schweigert (*in* Marchand et al., 2002), toutes ces caractéristiques particulières rapprochent *« Sphaeroceras » chapuisi* avec le genre *Protophites* dont cette espèce pourrait être le représentant le plus ancien. De ce point de vue, certains des *Protophites* figures par Jeannet (1951, pl. 31, fig. 10 et 11) ont une morphologie très similaire de la chambre d'habitation partiellement déroulée qui n'est pas complètement rabattue sur les tours internes précédents. A noter que ce rabattement graduel de la chambre d'habitation est l'un des principaux caractères évolutifs du genre *Protophites* au cours du temps (cf. supra et Bert, 2003). Toutefois, si les données concernant le dimorphisme selon Courville et Jardat se confirment (cf. supra), il faudra aussi revoir la question de *« S. » chapuisi* plus en détail.

Même si *Protophites* n'est pas le microconque de *Tornquistes*, il existe certaines convergences morphologiques entre les deux genres. Ainsi, dans l'attente de plus de données, *Protophites* devrait être classé parmi les Pachyceratidae, famille dans laquelle il pourrait tirer son origine (?).En particulier, la présence de nœuds paraboliques est un caractère de Perisphictaceae. Mais cette position demande à être confirmée.

12.5. Conclusions

Même si le genre *Tornquistes* est toujours très rare, l'étude d'un échantillon récolté dans la Montagne du Cheiron (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France) est une nouvelle contribution à la connaissance de la faune d'ammonite Subtéthysienne de l'Horizon à Arkelli au sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Zone à Plicatilis, Oxfordien moyen). Les dépôts de cet âge sont généralement rares en Europe de l'Ouest, et le sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Horizon à Arkelli) reste relativement peu connu sur le plan paléontologique.
D'autre part, cet échantillon de *Tornquistes* a été récolté dans un seul niveau et il a révélé son homogénéité bien que sa morphologie soit étalée entre deux espèces nominales classiques de la littérature : *Tornquistes tornquisti* et *Tornquistes oxfordiense*. L'étude de la bibliographie et des nouveaux spécimens permet à présent de compléter notre compréhension de la variabilité de ce groupe pour la Zone à Plicatilis (Oxfordien moyen). Il apparaît que les caractères habituellement pris en compte pour établir les dénominations spécifiques (épaisseur de la section de tour, vigueur et densité de l'ornementation, ouverture de l'ombilic) sont en fait reliés entre eux et sont la manifestation « normale » de la variabilité d'une seule espèce de *Tornquistes* (lois de covariation des caractères) au sein de sa répartition paléogéographique. Cependant, cette variabilité n'est pas nécessairement uniforme d'une localité à l'autre, et des facteurs paléoécologiques peuvent être envisagés pour expliquer l'absence de certains types morphologiques à certains endroits à certaines époques. Ainsi, l'absence de la morphologie à section comprimée au sommet de la Sous-zone à Vertebrale dans la Montagne du Cheiron est probablement le résultat d'un environnement plus distal que celui de la plate-forme Bourguignonne du même âge, ou de la base de la Sous-zone à Antecedens dans d'autres localités des Alpes-Maritimes où ce type de morphologie est plus fréquent. De nouvelles récoltes sont nécessaires pour étudier l'évolution de cette variabilité, en particulier dans l'Oxfordien inférieur. Sur le plan taxinomique, il n'y a aucune raison de ne pas considérer tous les taxa nominaux décrits dans la littérature pour la Zone à Plicatilis comme une seule espèce paléobiologique : *Tornquistes helvetiae*.
La polarité stratigraphique d'un caractère jusque là peu pris en compte par les auteurs (la position du point de bifurcation des côtes primaires) permet à présent de définir quatre, peut-être cinq, chronoespèces successives au cours de l'Oxfordien inférieur et moyen : *Tornquistes dubiensis*, (?) *Tornquistes greppini*, *Tornquistes leckenbyi*, *Tornquistes helveticus* et *Tornquistes helvetiae*.
Finalement, l'étude de l'échantillon de la Montagne du Cheiron semble confirmer les découvertes de Charpy (1976) et Thierry & Charpy (1982) au sujet du dimorphisme au sein des *Tornquistes*. Cependant, certaines observations inédites récentes pourraient être de nature à revoir cette hypothèse en considérant la présence de morphologie très proche de *Tornquistes* de très petite taille (quelques centimètres) avec un péristome complexe, qui pourraient aussi être interprétés comme des microconques, tous les autres spécimens de grande taille étant dans ce cas leurs macroconques respectifs. Les récoltes effectuées dans la Montagne du Cheiron ne viennent pour l'instant pas conforter cette hypothèse, et de nouvelles données sont nécessaires pour statuer. D'autre part, bien que *Protophites* ait souvent été considéré comme une forme microconque, il n'est clairement pas celui de *Tornquistes*. A noter que ce genre micromorphe ne montre peut-être tout simplement pas assez de différences visibles entre ses antidimorphes pour qu'ils puissent être séparés sur la base des seules coquilles fossilisées, tout comme c'est le cas pour d'autres formes apparues soudainement par des processus progénétiques. La plus ancienne espèce de *Protophites* connu est à présent *Protophites chapuisi* (de Loriol, 1900) au sommet de la Zone à Mariae (Sous-zone à Praecordatum), sauf à considérer que ce dernier soit un microconque de *Tornquistes* (cf. supra). Dans ce cas, *Protophites* serait directement issu de *Tornquistes* par des processus progénétiques, ce qui implique leurs classement dans la même famille. Le hiatus apparent à la base de la Zone à

Cordatum est probablement dû à une lacune d'observation de ces formes qui sont toujours très rares.
Concernant la classification des *Tornquistes*, il est pour le moment souhaitable de les laisser dans les Pachyceratidae, même si *Tornquistes* et *Pachyceras* pourraient ne pas être directement apparentés, la possibilité d'une origine des *Tornquistes* directement parmi les Perisphinctidae étant une possibilité à ne pas négliger. Si l'hypothèse du dimorphisme basé sur les observations de Ph. Courville et R. Jardat se confirmait, ce serait un argument de plus dans ce sens étant donné que les *Pachyceras* montrent des microconques très différents.

13. Les *Perisphinctidae*

13.1. Introduction

L'Oxfordien de la Montagne du Cheiron est très riche en Perisphinctidae, puisque ceux-ci représentent à eux seuls presque la moitié de l'ammonitofaune (46% – Fig. 66). Ce groupe touffu pose encore de nombreux problèmes aux spécialistes, aussi pour ce travail un seul taxon a été étudié. Le choix s'est naturellement porté vers une espèce à la fois relativement bien définie, importante sur le plan stratigraphique, et très abondante sur les coupes échantillonnées : *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* Głowniak, 2000. Le but de ce chapitre est d'étudier l'échantillon de cette espèce récolté dans le niveau 100d de Bézaudun-les-Alpes afin d'en tester l'homogénéité et d'en définir la variabilité morphologique et ornementale.

13.2. Les *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* de la Montagne du Cheiron

13.2.1. Caractères mesurés sur la coquille

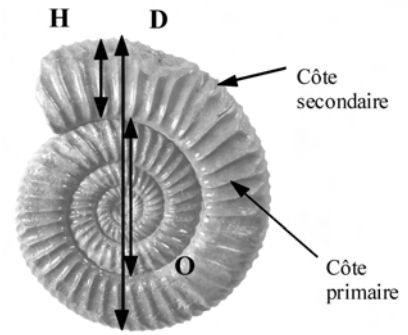


Figure 164. Mesures effectuées sur les *Perisphinctes arkelli*.

Pour chaque spécimen, la limite phragmocône/loge d'habitation a été repérée. Sur tous les spécimens les mesures classiques suivantes (Fig. 164) ont été effectuées en fonction du diamètre (*D*) : la hauteur du tour (*H*), l'épaisseur maximale du tour (*E*) et le diamètre de l'ombilic (*O*). Les spécimens ne sont presque jamais démontables. De ce fait il a été impossible de suivre l'évolution ontogénique individuelle. Mais ce problème a été contourné en effectuant plusieurs mesures sur le tour visible (plusieurs diamètres successifs), sans oublier de noter les écarts angulaires α (en degrés) entre chaque mesure. Les rapports *H/D*, *E/D*, *O/D*, *E/H*, *O/H* ont ensuite été effectués. Puis l'évolution de ces rapports en fonction du diamètre a été étudiée pour chaque individu.
Sur le plan ornemental, le nombre de côtes primaires (*N1*) et secondaires (*N2*), mais aussi le nombre de constrictions (*Nc*) et de structures paraboliques (*Np*) ont été notés par tour et demi-tour en fonction du diamètre.

13.2.2. Systématique

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Perisphinctoidea Steinmann, 1890
Famille Perisphinctidae Waagen, 1869
Genre *Perisphinctes* Waagen, 1869

Espèce type : *Ammonites variocostatus* Buckland, 1830, pl. 43, fig. 7, désignation par Arkell en 1951.

Sous-genre *Otosphinctes* Buckman, 1926

Espèce type : *Otosphinctes ouatius* Buckman, 1926, pl. 1149, refiguré par Arkell, 1937, pl. 17, fig. 5.

Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli Głowniak, 2000
(Pl. 90 et 91)

Synonymie

1937. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 ; Arkell, pl. 16, fig. 1a-b, 2a-b, 3a-b, 5, 7.

1937. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) antecedens* Salfeld, 1914 ; Arkell, pl. 15, fig. 5.

? 1952. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 ; Siegfrid, pl. F, fig. 2.

1952. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) antecedens* Salfeld, 1914 ; Siegfrid, pl. H, fig. 2, ? fig. 1.

1966. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 ; Enay, pl. 27, fig. 10a-c ; pl. 27, fig. 11a-b.

1976. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 ; Brochwicz-Lewiński, pl. 3, fig. 2.

1977. *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 ; Bourseau, pl. 1, fig. 6 ; pl. 4, fig. 3, 8.

1981– *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) rotoides* Ronchadzé, 1917 forme de transition vers *P. (D.) antecedens* Salfeld, 1914 ; Brochwicz-Lewiński, pl. 4, fig. 1a-b.

2000. *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli sp. nov.* ; Głowniak, pl. 5, fig. 1-4.

2002. *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli arkelli ssp. nov.* ; Głowniak, pl. 14, fig. 2-3.

v 2003. *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli* Głowniak, 2002 ; Bert, pl. 3, fig. 1.

Holotype : spécimen n°IGPUW/A/36/98, déposé au Département du Musée de Géologie de l'Université de Varsovie, Pologne (figuré *in* Głowniak, 2002, pl. 5, fig. 1).
Localité-type : carrière de Wysoka, coupe W.9'' au Sud de Czestochowa dans le Jura Polonais.
Strate-type : banc 12a de la coupe-type.
Répartition stratigraphique : Oxfordien moyen, sommet de la Sous-zone à Vertebrale (Horizon à Arkelli).
Diagnose originale (Głowniak, 2002, p. 154) : *« Microconchs, maximum diameter of adults 72 mm to 110 mm. Coiling evolute or moderately evolute; shell robust to compressed, with oval or subrectangular whorl-section. Ribbing moderately coarse and moderately spaced on the flank, straight, occasionally, close to the final peristome, flexuous on the flank. Parabolic structures absent or occasional, developed as oblique ribs on the inner whorls, and, on the*

outer whorl, as a zigzag rib pattern on the venter, or, rarely, as parabolic nodes. Constrictions rare. »

Matériel étudié *(N=41)* : les spécimens n°AP89, AB92, AQ09, AQ35, AC84, AP92, AF77, AF70, AP97, AC42, AD72, AP96, AQ89, AD16, AF91, AQ37, AP99, AC79, AF16, AQ25, AQ43, AQ75, AQ30, AR08, AQ36, AL16, AF72, AF90, AQ41, AR17, AR18 [collection Bert], n°HP-528 [collection Perna], n°BZD83, BZD64, BZD34, BZD154, BZD157 [collection Bersac], n°777, 780 [collection Delanoy], n°EB15, EB26, EB38 [collection Rubino].

N° sp.	*- Dm*	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*N1-N1/2*	*N2-N2/2*	*Nc-Nc/2*	*Np-Np/2*	α
	- Dph												*(constrictions)*	*(parabolae)*	degrés
AQ37	84,62	84,62	20,88	?	46,08	0,25	?	0,55	?	2,21	51-27	?-46	2-2	?-0	
	55,00	55,00	13,74	?	29,24	0,25	?	0,53	?	2,13	43-23	?-?	0-0	?-?	270°
AP99	68,20	68,20	17,70	18,46	35,24	0,26	0,27	0,52	1,04	1,99	52-27	97-50	2-1	0-0	
	46,74	58,10	15,30	15,66	29,42	0,26	0,27	0,51	1,02	1,92	47-25	?-46	4-2	?-0	105°
		46,74	12,70	13,12	24,12	0,27	0,28	0,52	1,03	1,90	45-24	?-?	3-1	?-?	125°
AC79	62,40	62,40	16,62	15,60	33,38	0,27	0,25	0,53	0,94	2,01	41-22	87-46	0-0	1-0	
	43,70	53,20	13,70	15,10	27,32	0,26	0,28	0,51	1,10	1,99	39-19	?-40	0-0	?-1	110°
		43,70	11,32	13,00	22,14	0,26	0,30	0,51	1,15	1,96	36-19	?-?	0-0	?-?	130°
AF16	57,00	57,00	15,20	15,00	28,46	0,27	0,26	0,50	0,99	1,87	41-21	84-42	2-1	?-0	
	36,82	49,86	13,60	13,60	23,42	0,27	0,27	0,47	1,00	1,72	38-21	?-43	1-0	?-?	105°
		36,82	10,66	12,48	17,44	0,29	0,34	0,47	1,17	1,64	36-18	?-?	1-1	?-?	145°
AQ25	56,40	56,40	14,78	14,30	28,62	0,26	0,25	0,51	0,97	1,94	45-23	87-47	0-0	0-0	
	38,00	48,10	13,42	?	23,84	0,28	?	0,50	?	1,78	40-23	?-45	0-0	?-0	110°
		38,00	11,10	?	18,54	0,29	?	0,49	?	1,67	39-21	?-?	1-0	?-?	130°
AQ43	72,78	72,78	18,24	?	39,04	0,25	?	0,54	?	2,14	44-23	?-?	2-1	?-?	
	55,46	55,46	14,70	14,54	29,42	0,27	0,26	0,53	0,99	2,00	40-21	?-?	2-1	?-1	180°
AQ75	70,84	70,84	19,30	?	35,74	0,27	?	0,50	?	1,85	45-24	100-51	2-1	0-0	
	59,64	59,64	16,10	?	28,88	0,27	?	0,48	?	1,79	41-21	?-47	2-1	?-0	120°
AQ30	59,30	59,30	16,66	?	28,82	0,28	?	0,49	?	1,73	47-24	?-?	3-1	?-?	
	46,82	46,82	12,34	?	23,18	0,26	?	0,50	?	1,88	45-23	?-?	4-2	?-?	145°
AR08	83,64	83,64	21,44	20,00	44,14	0,26	0,24	0,53	0,93	2,06	?-27	?-54	1-1	?-0	
	53,84	65,80	16,74	17,00	35,30	0,25	0,26	0,54	1,02	2,11	?-?	?-?	1-0	?-?	130°
		53,84	13,62	15,70	29,74	0,25	0,29	0,55	1,15	2,18	?-?	?-?	1-0	?-?	125°
AQ36	49,76	49,76	14,34	14,58	24,60	0,29	0,29	0,49	1,02	1,72	?-19	?-37	?-1	?-0	
	36,90	36,90	10,24	13,52	17,84	0,28	0,37	0,48	1,32	1,74	?-?	?-?	?-?	?-?	180°
AL16	63,78	63,78	16,82	?	32,62	0,26	?	0,51	?	1,94	42-23	80-42	0-0	0-0	
	46,84	55,00	15,10	?	27,32	0,27	?	0,50	?	1,81	40-22	?-44	0-0	?-0	90°
		46,84	13,28	13,20	22,84	0,28	0,28	0,49	0,99	1,72	36-20	?-?	0-0	?-?	90°
AF72	90,20	90,20	21,58	?	51,26	0,24	?	0,57	?	2,38	50-27	93-51	4-2	0-0	
	73,48	73,48	17,42	?	40,82	0,24	?	0,56	?	2,34	47-24	?-46	4-2	?-0	150°
AF90	61,50	61,50	16,22	?	31,40	0,26	?	0,51	?	1,94	43-22	?-?	2-1	?-?	
	44,52	44,52	11,34	?	23,44	0,25	?	0,53	?	2,07	42-21	?-?	1-1	?-?	205°
AP89	73,10	73,10	20,08	?	38,08	0,27	?	0,52	?	1,90	40-21	74-38	1-1	0-0	
	58,28	58,28	15,70	16,48	29,10	0,27	0,28	0,50	1,05	1,85	37-19	?-36	1-0	?-0	150°
AB92	58,00	58,00	16,38	14,78	28,10	0,28	0,25	0,48	0,90	1,72	44-24	95-52	3-1	0-0	
	41,46	49,38	14,50	12,76	23,84	0,29	0,26	0,48	0,88	1,64	41-23	?-48	3-1	?-0	90°
		41,46	12,10	12,00	19,08	0,29	0,29	0,46	0,99	1,58	40-20	?-?	4-2	?-?	100°
AQ09	101,30	101,30	25,10	?	57,56	0,25	?	0,57	?	2,29	47-26	95-52	4-3	0-0	
	70,70	82,80	19,34	?	46,68	0,23	?	0,56	?	2,41	43-23	89-45	1-1	?-0	130°
		70,70	16,52	?	39,90	0,23	?	0,56	?	2,42	44-24	?-43	2-1	?-?	115°

AQ35	84,12	84,12	21,74	?	45,54	0,26	?	0,54	?	2,09	49-27	102-55	5-4	0-0	
	61,00	72,86	18,76	16,00	37,40	0,26	0,22	0,51	0,85	1,99	49-25	90-51	4-2	?-0	90°
		61,00	15,40	14,20	32,00	0,25	0,23	0,52	0,92	2,08	47-24	?-46	3-1	?-?	110°
AC84	74,50	74,50	19,34	?	40,60	0,26	?	0,54	?	2,10	49-27	?-50	3-2	?-0	
	50,20	65,50	16,00	17,40	35,56	0,24	0,27	0,54	1,09	2,22	46-24	?-?	3-1	?-?	100°
		50,20	12,38	?	27,00	0,25	?	0,54	?	2,18	43-22	?-?	2-1	?-?	165°
AP92	79,36	79,36	20,64	?	43,18	0,26	?	0,54	?	2,09	43-23	?-46	2-1	?-0	
	59,50	59,50	14,54	?	32,00	0,24	?	0,54	?	2,20	41-22	?-?	1-1	?-?	195°
AF77	69,00	69,00	17,00	18,14	35,24	0,25	0,26	0,51	1,07	2,07	44-25	92-48	4-2	1-1	
	57,74	57,74	15,42	?	28,56	0,27	?	0,49	?	1,85	38-21	?-42	4-3	?-1	120°
AF70	59,44	59,44	16,52	15,12	29,90	0,28	0,25	0,50	0,92	1,81	39-21	79-41	1-1	1-0	
	37,46	49,46	13,44	?	25,40	0,27	?	0,51	?	1,89	36-18	?-40	0-0	?-1	90°
		37,46	10,38	?	19,12	0,28	?	0,51	?	1,84	33-17	?-?	0-0	?-?	165°
AP97	80,60	80,60	20,00	?	44,58	0,25	?	0,55	?	2,23	51-27	100-53	3-2	0-0	
	58,58	69,74	17,26	?	37,16	0,25	?	0,53	?	2,15	50-26	94-48	2-1	?-0	90°
		58,58	14,22	?	31,16	0,24	?	0,53	?	2,19	48-24	?-49	2-0	?-0	120°
AC42	56,30	56,30	15,42	?	26,70	0,27	?	0,47	?	1,73	45-25	92-50	2-0	1-0	
	37,00	45,18	13,26	13,28	20,62	0,29	0,29	0,46	1,00	1,56	40-22	?-42	2-2	?-1	120°
		37,00	10,22	12,00	17,60	0,28	0,32	0,48	1,17	1,72	37-20	?-?	3-3	?-?	110°
AD72	55,00	55,00	15,58	?	27,00	0,28	?	0,49	?	1,73	43-23	?-49	2-1	?-0	
	40,36	47,68	13,30	?	23,28	0,28	?	0,49	?	1,75	43-23	?-?	1-1	?-?	90°
		40,36	12,20	?	19,00	0,30	?	0,47	?	1,56	41-22	?-?	1-1	?-?	90°
AP96	70,00	70,00	19,50	?	34,80	0,28	?	0,50	?	1,78	49-26	100-54	1-1	0-0	
	44,40	55,60	14,60	?	28,70	0,26	?	0,52	?	1,97	45-24	?-48	1-0	?-0	120°
		44,40	11,86	?	22,18	0,27	?	0,50	?	1,87	41-21	?-?	1-1	?-?	135°
AQ89	63,00	63,00	16,18	16,00	33,66	0,26	0,25	0,53	0,99	2,08	?-24	?-42	2-1	?-0	
	43,84	53,12	13,62	?	27,66	0,26	?	0,52	?	2,03	?-?	?-?	3-2	?-?	110°
		43,84	11,52	?	21,86	0,26	?	0,50	?	1,90	?-?	?-?	2-1	?-?	120°
AD16	82,00	82,00	21,14	20,84	43,38	0,26	0,25	0,53	0,99	2,05	45-24	84-44	2-2	0-0	
	55,30	66,68	17,60	17,74	33,90	0,26	0,27	0,51	1,01	1,93	41-22	78-41	0-0	?-0	125°
		55,30	14,62	16,74	28,00	0,26	0,30	0,51	1,15	1,92	37-21	?-38	1-0	?-?	120°
AF91	77,00	77,00	20,66	18,00	39,20	0,27	0,23	0,51	0,87	1,90	50-27	110-55	3-2	0-0	
	49,80	62,54	16,38	13,70	32,00	0,26	0,22	0,51	0,84	1,95	45-23	?-50	3-1	?-0	130°
		49,80	13,50	12,00	24,46	0,27	0,24	0,49	0,89	1,81	43-22	?-?	2-1	?-?	150°
AQ41	72,40	72,40	20,50	?	37,00	0,28	?	0,51	?	1,80	46-26	92-54	0-0	?-0	
	47,38	60,00	16,00	?	29,86	0,27	?	0,50	?	1,87	39-21	?-45	0-0	?-?	130°
		47,38	12,56	?	25,00	0,27	?	0,53	?	1,99	36-18	?-?	0-0	?-?	130°
AR17	84,78	84,78	21,56	?	46,70	0,25	?	0,55	?	2,17	44-22	?-?	0-0	?-?	
	70,88	70,88	17,28	?	39,30	0,24	?	0,55	?	2,27	41-22	?-?	0-0	?-?	115°
HP-528	68,74	68,74	18,50	?	36,10	0,27	?	0,53	?	1,95	40-21	c.74-c.40	2-1	0-0	
	46,80	59,68	15,68	?	31,60	0,26	?	0,53	?	2,02	36-19	?-c.35	2-1	?-0	90°
		46,80	11,44	?	26,24	0,24	?	0,56	?	2,29	37-18	?-?	1-1	?-?	130°
BZD83	83,08	84,00	21,80	?	45,64	0,26	?	0,54	?	2,09	51-26	98-52	3-2	?	
	65,40	72,10	17,70	?	39,86	0,25	?	0,55	?	2,25	48-25	?-45	5-3		90°
		65,40	15,50	17,24	35,38	0,24	0,26	0,54	1,11	2,28	44-24	?-44	3-1		90°
BZD34	58,08	58,08	14,80	?	31,20	0,25	?	0,54	?	2,11	42-22	81-44	0-0	0-0	
	tc.														
777	57,00	57,00	16,70	16,58	28,46	0,29	0,29	0,50	0,99	1,70	42-22	91-47	3-2	0-0	
	43,30	43,30	11,82	?	21,66	0,27	?	0,50	?	1,83	39-20	?-44	3-2	?-0	150°
780	66,76	66,76	19,48	?	33,00	0,29	?	0,49	?	1,69	47-25	?-51	1-1	?-1	

	39,74	53,44	15,10	?	27,34	0,28	?	0,51	?	1,81	40-21	?-?	?-0	?-?	135°
		39,74	10,40	?	?	0,26	?	?	?	?	?-?	?-?	?-?	?-?	185°
BZD154	53,00	53,00	13,84	?	26,52	0,26	?	0,50	?	1,92	36-19	?-42	1-0	?-?	
	tc.														
EB.15	68,62	68,62	17,00	?	36,76	0,25	?	0,54	?	2,16	46-25	89-50	?	?-?	
	48,48	56,22	14,84	13,44	30,42	0,26	0,24	0,54	0,91	2,05	41-22	?-44	?	?-?	125°
		48,48	12,30	12,84	25,00	0,25	0,26	0,52	1,04	2,03	39-20	?-?	?	?-?	110°
EB.26	70,88	70,88	17,72	?	37,62	0,25	?	0,53	?	2,12	47-24	93-49	2-1	0-0	
	tc.	61,30	15,84	16,34	32,32	0,26	0,27	0,53	1,03	2,04	44-23	?-44	2-1	?-0	115°
EB.38	56,76	56,76	14,00	?	30,58	0,25	?	0,54	?	2,18	50-25	?-?	2-1	?-0	
	44,00	44,00	12,12	?	22,82	0,28	?	0,52	?	1,88	45-24	?-?	2-1	?-?	160°
BZD157	43,82	43,82	11,52	?	22,16	0,26	?	0,51	?	1,92	33-17	?-?	0-0	?-?	
	36,42	36,42	10,44	?	17,84	0,29	?	0,49	?	1,71	32-16	?-?	0-0	?-?	120°
Moyenne *Variance* *Ecart type* *Coef. variation*						*0,26* *0,0002* *0,015* *5,72*	*0,27* *0,0009* *0,030* *11,23*	*0,52* *0,0006* *0,025* *4,91*	*1,01* *0,0102* *0,101* *9,98*	*1,96* *0,0400* *0,200* *10,19*					
Shapiro-Wilk *p(normal)*						0,9554 *0,0018*	0,9241 *0,01039*	0,9763 *0,06825*	0,957 *0,132*	0,9867 *0,4201*					

Tableau 43. Tableau de mesures et données statistiques de base pour *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*.

Description

Sur les sept spécimens adultes récoltés, seuls deux (n°AQ09, Pl. 90, Fig. 1 ; et AR08) sont vraiment complets : le péristome est visible, mais les apophyses sont manquantes. Cette espèce est de taille moyenne et la différence maximale de taille entre le spécimen adulte le plus grand (AQ09, *D*=101,3 mm) et le spécimen adulte le plus petit (AR08, *D*=83,64) atteint un demi-tour de spire ; le phragmocône atteint respectivement 70,7 et 53,8 mm de diamètre. Dans tous les cas, la loge d'habitation représente près de trois-quarts de tour de spire (AQ09=255°, AR08=265°). La coquille est très évolute avec un ombilic ouvert (moyenne de *O/D*=0,52) et donc une faible hauteur des tours (moyenne de *H/D*=0,26), le mur ombilical est peu élevé et évasé. Comme pour les spécimens polonais étudiés par Głowniak (2000), on peut reconnaître deux pôles morphologiques extrêmes dans l'échantillon de Bézudun en fonction du rapport *E/H* sur le phragmocône et de l'aspect de leur section, caractère qui semble être corrélé avec l'aspect de l'ornementation : le morphotype épais ou robuste (*E/H*>1) et le morphotype comprimé ou gracile (*E/H*<1). Ces deux pôles morphologiques sont reliés ici par un « pôle morphologique médian ». La croissance de la hauteur et de l'épaisseur du tour, ainsi que de l'ombilic en fonction du diamètre (Fig. 165) est clairement de type allométrique avec une équation de type $Y=bD^a$, avec *p(a=1)* très proche de 0. R^2 est toujours bien ajusté, au-delà de 0,95, sauf pour *E=f(D)* où il atteint 0,75, ce qui dénote ici une certaine dispersion des valeurs autour de la moyenne, probablement en raison de l'existence des différents pôles morphologiques basés sur l'épaisseur de la coquille déjà évoqués.

L'ornementation est composée de côtes droites, généralement bifurquées sur le haut des flancs. La densité ornementale augmente en fonction du diamètre et passe de 40 côtes secondaires par demi-tour à 40 mm de diamètre, à 50 côtes secondaires par demi tour pour 90 mm de diamètre (voir Fig. 166). Pour chaque pôle morphologique, on observe trois stades ontogéniques.

Pôle morphologique robuste

- Dans les tours les plus internes, jusqu'à 20 mm de diamètre en moyenne, les flancs sont bombés et le ventre est très large et arrondi, ce qui confère à la section un aspect sub-circulaire. L'ornementation est faite de côtes proverses proéminentes, régulièrement espacées, débutant au niveau de la suture ombilicale (au contact du tour précédent) et légèrement

renflées dans leur partie supérieure (près du point de dichotomie). Elles sont quelquefois ponctuées par une constriction profonde et oblique vers l'avant.

- Au delà de 20 mm de diamètre, la forme de la section s'ovalise : tout en restant convexes, les flancs s'aplatissent et passent sur le ventre (plus étroit que précédemment) par l'intermédiaire de marges péri-ventrales très arrondies. L'ornementation est maintenant constituée de côtes primaires espacées, bien développées et tranchantes qui démarrent de plus en plus haut sur le mur ombilical. Les côtes sont toutes proradiées, bien qu'au niveau du mur ombilical elles soient très légèrement déjetées en arrière. Très haut sur les flancs, elles se divisent en côtes secondaires moins proéminentes, ces dernières traversant le ventre sans s'atténuer, mais avec une inflexion vers l'arrière. Les côtes simples, les intercalaires et les trifurcations sont rares mais toujours plus ou moins associées entre elles, ou plus rarement à de brefs stades « zigzag » (Bourseau, 1977, p. 46). Les structures paraboliques, les côtes surélevées et les bifurcations ombilicales sont très rares, de même que les constrictions qui sont généralement peu profondes et obliques vers l'avant. Ces dernières semblent plus fréquentes à la fin du phragmocône.

- La loge d'habitation est caractérisée par le développement des caractères adultes : le dernier tour de la coquille se déroule légèrement, laissant apparaître les points de bifurcation des côtes sur le tour précédent. Parallèlement, la section se comprime et le rapport *E/H* devient inférieur à 1 (le tour devient plus haut que large). L'ornementation du phragmocône se poursuit sur la loge d'habitation, mais maintenant les côtes n'apparaissent qu'au sommet du mur ombilical. De plus, on note une augmentation de la fréquence des constrictions obliques sur la plupart des spécimens (le péristome est lui-même précédé d'une telle constriction), ainsi qu'une plus grande fréquence des stades « zigzag » qui restent toujours brefs.

<u>Pôle morphologique gracile</u>

- Dans les tours les plus internes, les flancs sont bombés et le ventre est très large et arrondi : la section est de forme sub-circulaire. L'ornementation y est composée de côtes proverses fines et rapprochées, qui débutent très légèrement au dessus de la suture ombilicale, elles sont quelquefois ponctuées par une constriction oblique vers l'avant. Par rapport au morphotype robuste, ce stade passe de manière plus progressive au stade suivant, mais il semble un peu plus court.

- Sur le reste du phragmocône, la section se comprime plus ou moins et sa forme tend à s'ovaliser, voire à devenir sub-rectangulaire chez certains spécimens. Le ventre étroit est raccordé aux flancs légèrement convexes par l'intermédiaire de marges péri-ventrales très limitées. L'ornementation est constituée de côtes primaires régulièrement espacées et tranchantes qui démarrent au sommet du mur ombilical et quelquefois sur la marge péri-ventrale. Les côtes sont toutes légèrement proradiées, mais au niveau du mur ombilical elles sont très faiblement déjetées en arrière. Dans certains cas, les côtes sont à peine incurvées (à concavité dirigée vers l'arrière), ce qui leur confère un aspect légèrement flexueux. Les côtes principales se divisent assez haut sur les flancs en côtes secondaires de vigueur équivalente. Ces dernières traversent le ventre sans s'atténuer, mais en s'infléchissant vers l'arrière. Les côtes simples, les intercalaires et les trifurcations sont plus rares que sur le morphotype épais et les constrictions y sont moins profondes.

- La loge d'habitation du morphotype gracile est très proche de celle du morphotype robuste, mais la section y est toujours plus comprimée et, sur le ventre, les côtes secondaires sont un peu plus accusées.

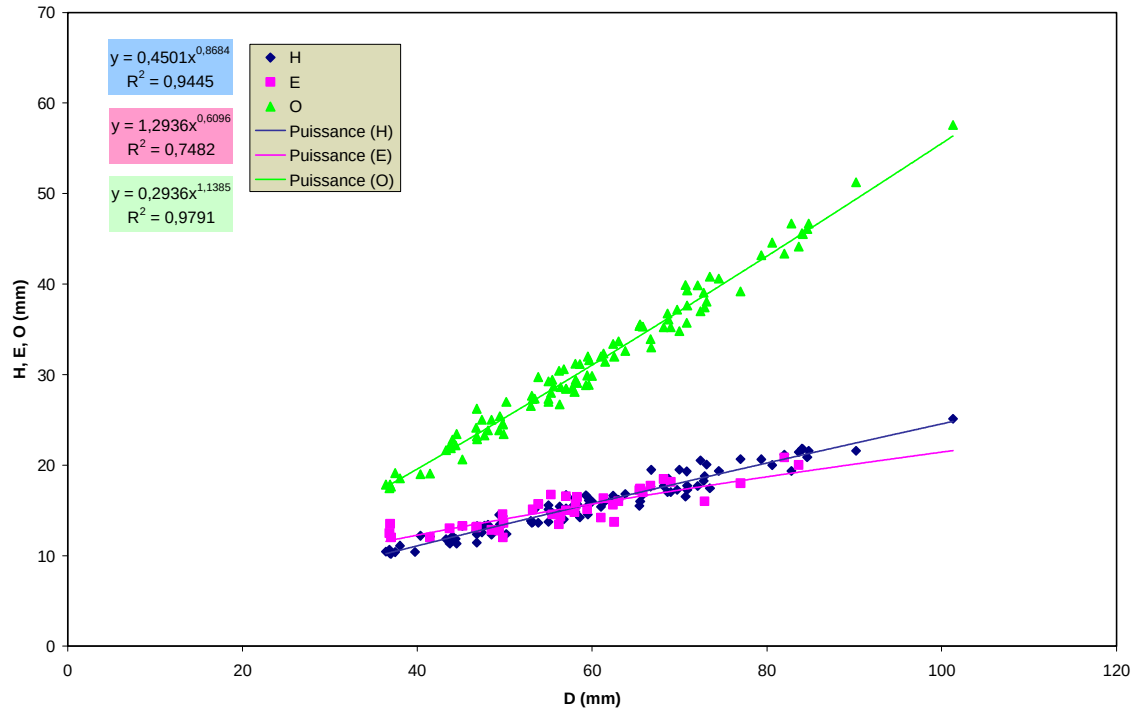


Figure 165. Diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O* en fonction de *D* pour *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*.

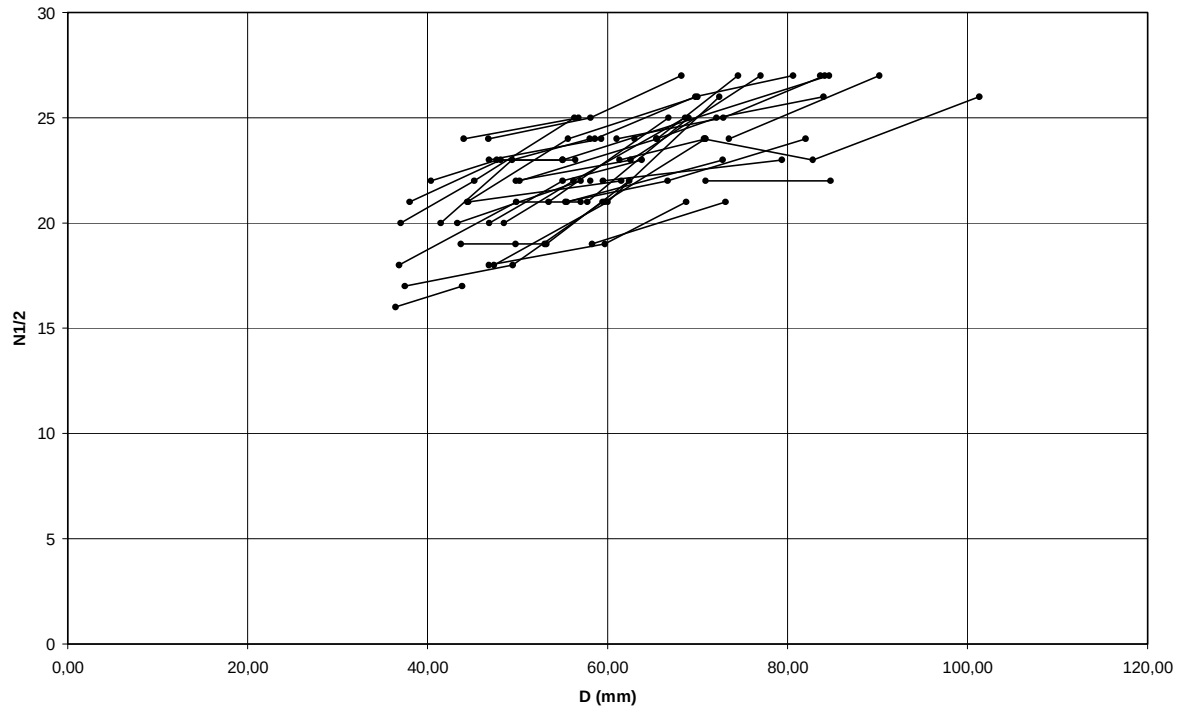


Figure 166. Diagramme bivarié du nombre de côtes principales par demi-tour (*N1/2*) en fonction de *D* pour *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*.

Analyse en Composantes Principales

Une ACP (variables testées : *D*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *N1/2*, *N2/2*, *Nc/2* et *Np/2*) a été pratiquée afin de construire l'espace morphologique occupé par *Perisphinctes (O.) arkelli*. Le test multivarié de Doornik-Hansen montre que les données ne sont pas normales (*Ep*=664,5 avec *p*=0) et qu'elles doivent donc être log-transformées. Le test F (vérification de l'homoscedasticité entre chaque paire de variables) montre que la probabilité l'égalité des variances doit être rejetée à

p<<0,05 : les données ont donc été double-centrées par l'utilisation d'une matrice de corrélation (moyenne soustraite aux données et résultat divisé par l'écart type).

PC	Eigenvalue	% variance
1	3,05579	38,197
2	1,64478	20,56
3	1,01576	12,697
4	0,815638	10,195
5	0,751587	9,3948
6	0,474349	5,9294
7	0,196045	2,4506
8	0,0460515	0,57564

Tableau 44. Pourcentage de la variance totale portée par chaque composante principale (CP).

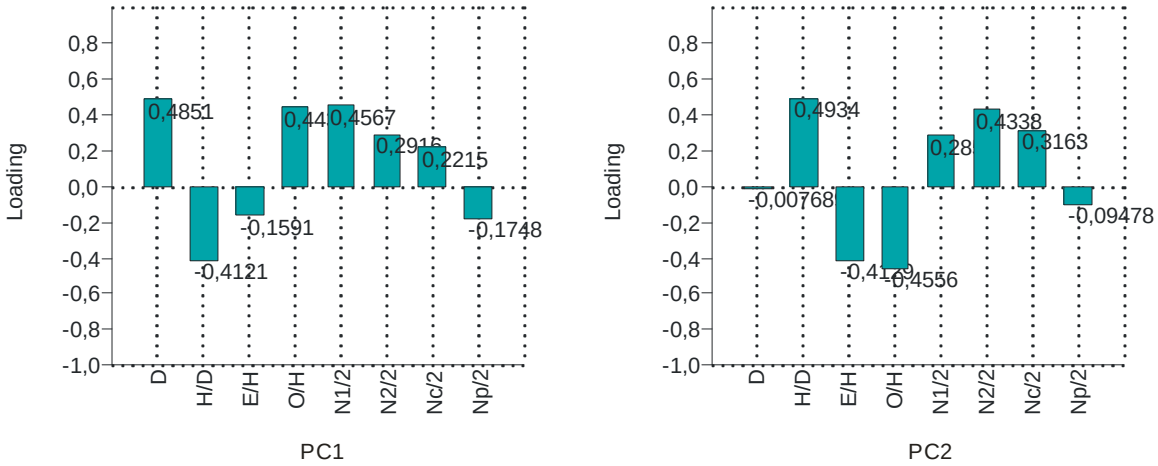


Figure 167. « Loading » des variables sur les deux premières composantes principales.

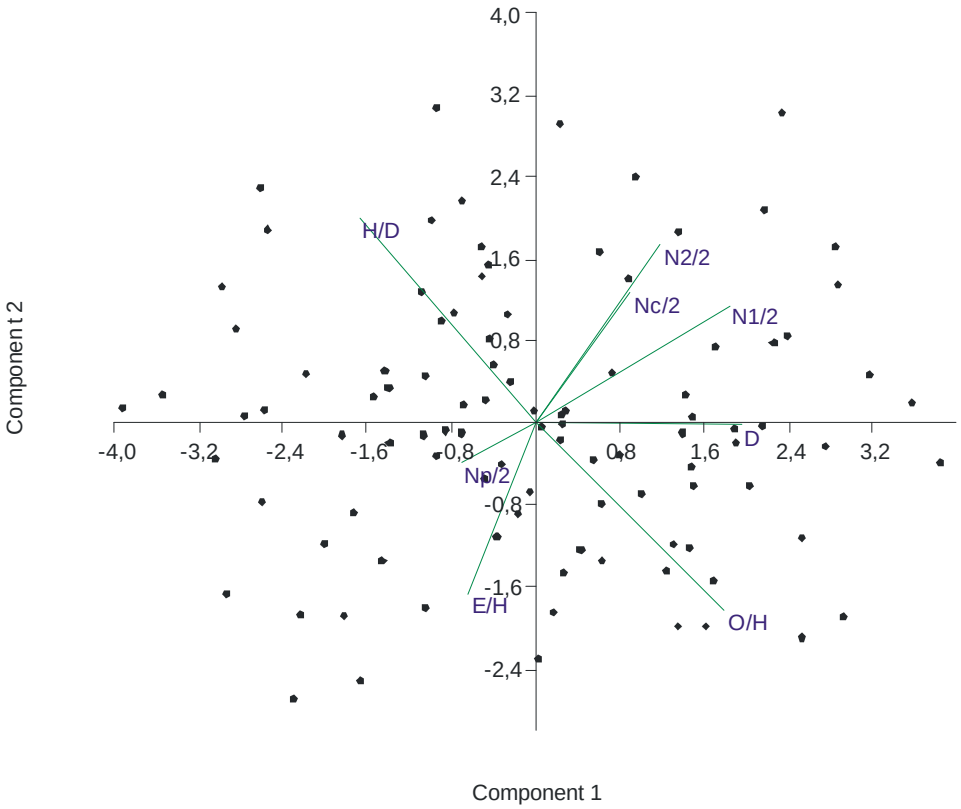


Figure 168. Analyse en composantes principales et occupation de l'espace morphologique de *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*.

Plus de 71% de la distribution est supportée par les trois premières composantes principales (Tableau 44) : la Fig. 167 montre le « loading » des variables sur les deux premières CP. La Fig. 168 montre une très grande homogénéité de l'occupation de l'espace morphologique de l'espèce en fonction des deux premières CP. L'homogénéité de la répartition des points, même le long de l'axe du vecteur *E/H*, montre bien que les deux pôles morphologiques extrêmes basés sur l'épaisseur de la section sont reliés entre eux par tous les intermédiaires possibles. Ainsi, le pôle le plus robuste est situé vers les plus grandes valeurs de *E/H* sur le diagramme, et à l'inverse le pôle le plus gracile est situé à l'opposé. Il est intéressant de vérifier quels caractères sont corrélés entre eux :

- (1) L'ACP montre de manière indiscutable que la densité de l'ornementation est inversement corrélée avec l'épaisseur de la section (vecteurs de même direction mais de sens opposé ; pour *N1* : r_s=-0,3741, p=0,022 ; pour *N2* : r_s=0,5768, p=0,0028). Dans le cas des *Perisphinctes* à ornementation très serrée et régulière, la densité de l'ornementation est directement reliée à la vigueur des côtes : plus celles-ci sont épaisses, moins la place disponible sur la coquille pour qu'elles s'expriment sera importante, et par conséquent moins elles seront nombreuses.

- (2) L'ouverture de l'ombilic et la hauteur de tour sont très fortement corrélées entre elles (r_s=-0,9446, p=0,0001), mais en revanche ces paramètres sont totalement indépendants de l'épaisseur de la section (r_s=0,0961, p=0,5530 pour *O/H* ; r_s=-0,1826, p=0,2561 pour *H/D*).

- (3) Concernant les structures paraboliques et les constrictions, il ne semble pas y avoir de rapport entres elles (r_s=0,0678, p=0,6664), et aucun de ces paramètres n'est soumis à l'épaisseur de la section, même si pour *Np* le résultat n'est pas très tranché (r_s=0,4172, p=0,0518). Le nombre de constrictions semble quant à lui très influencé par le diamètre, et par la densité de l'ornementation (à p<<0,05). Pour le nombre de structure parabolique, l'ACP ne montre aucune corrélation avec les autres paramètres testés autre que le diamètre (r_s=-0,2989, p=0,0248), sauf si l'on considère les résultats très peu tranchés avec *N1* comme suffisamment significatifs (r_s=-0,2586, p=0,0583).

- (4) Le diamètre possède une influence très marquée sur tous les paramètres testés : à p<<0,05 pour *H/D*, *O/H*, *N1*, *N2* et *Nc*, celle-ci est en revanche plus réduite sur *E/H* (r_s=-0,3454, p=0,0308) et *Np* (r_s=0,2989, p=0,0270).

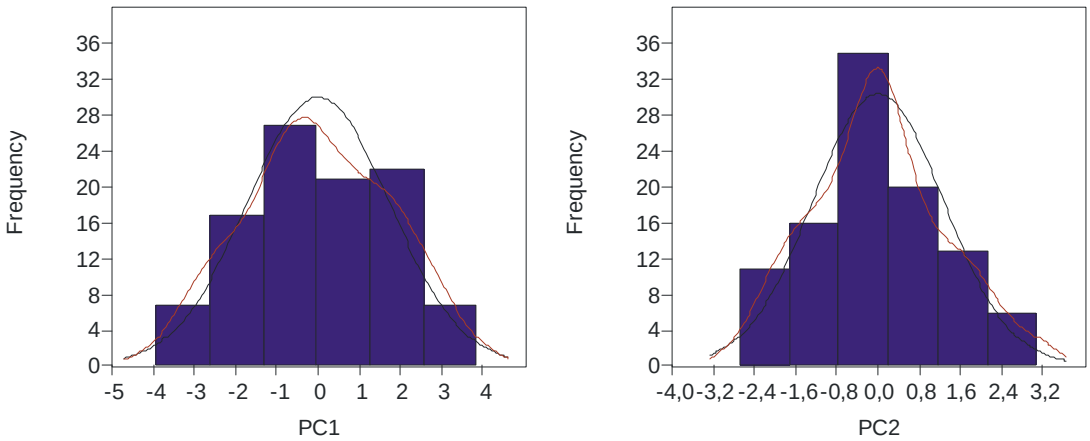


Figure 169. Histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales.

Les histogrammes de fréquence des valeurs projetées des points sur les deux composantes principales (Figure 169) sont légèrement asymétriques, et l'histogramme de CP1 est même très légèrement bimodal. Toutefois, les tests de normalité indiquent clairement que la distribution est normale (à p>>0,005) : l'homogénéité de l'échantillon n'est donc pas remise en cause.

L'ACP met évidence de manière inéquivoque une relation entre épaisseur de la section et la vigueur de l'ornementation, ce qui répond parfaitement à la première loi de covariation de Westermann. Cependant, de manière plus surprenante, la loi n'est pas respectée en ce qui concerne l'ouverture de l'ombilic qui semble plus soumis à l'accroissement de la taille, mais qui est la conséquence directe du fait que le taxon étudié appartienne à un groupe microconque.

Rapports et différences

C'est Gygi & Persoz (1986, p. 440-442) qui ont replacé l'holotype de *Dichotomoceras rotoides* (Ronchadzé, 1917) au sommet de la Zone à Transversarium. Les formes plus anciennes de la Zone à Plicatilis, qui avaient été assimilées depuis Arkell (1937) à l'espèce de Ronchadzé, ont été séparées avec raison par Głowniak (2000) qui les a nommées *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*. Outre son âge plus ancien, *P. (O.) arkelli* est différent de l'espèce de Ronchadzé par l'allure des courbes de costulation, puisque l'augmentation du nombre de côtes est constante, alors que chez l'holotype de *D. rotoides*, leur nombre diminue jusqu'à 45 mm de diamètre, pour ne réaugmenter qu'à partir de 50 mm de diamètre. De plus, le léger déroulement du dernier tour de *P. (O.) arkelli*, laisse toujours entrevoir les points de bifurcation du tour précédent.

P. (O.) arkelli est proche de *P. (Dichotomosphinctes) antecedens* Salfeld, 1914. Néanmoins il en diffère par sa taille constamment plus petite, la présence, toujours rare, de nœuds paraboliques et par son âge légèrement plus ancien.

P. (O.) arkelli est différent des formes proches de *P. (O.) ouatius* (Buckman, 1926) et de *P. (O.) magnouatius* Arkell, 1937, par sa taille sensiblement plus grande, et la plus grande rareté des structures paraboliques.

P. (O.) auriculatus Arkell, 1935 est très proche de *P. (O.) arkelli* avec lequel il cohabite dans les mêmes niveaux au sommet de la Sous-zone à Vertebrale, mais chez ce dernier, le dernier tour est légèrement plus déroulé et laisse voir les points de bifurcations, la section est toujours moins comprimée et le mur ombilical est plus évasé.

C. KIMMERIDGIEN

Les Oppeliidae de la zone à *Acanthicum* (Kimméridgien supérieur) de la montagne de Crussol (Ardèche, France) : ontogenèse, variabilité et dimorphisme des genres *Taramelliceras* et *Streblites* (Ammonoidea)

C. KIMMERIDGIEN

Les Oppeliidae de la zone à *Acanthicum* (Kimméridgien supérieur) de la montagne de Crussol (Ardèche, France) : ontogenèse, variabilité et dimorphisme des genres *Taramelliceras* et *Streblites* (Ammonoidea)

1. Introduction

Le site historique de la Montagne de Crussol (Fig. 170-171) a fourni de très nombreuses ammonites du Kimméridgien aux anciens auteurs, et les représentants de la famille des Oppeliidae Bonarelli, 1894 en constituent une part importante. Cette famille a été étudiée en particulier dans les travaux de Dumortier & Fontannes (1876) puis Fontannes (1879). De nombreuses espèces des genres *Taramelliceras* Del Campana, 1904, *Streblites* Hyatt, 1900, *Creniceras* Munier-Chalmas, 1892, *Glochiceras* Hyatt, 1900 et *Ochetoceras* Haug, 1855 sont décrites dans ces monographies, mais de manière très typologiques et sans calibrage stratigraphique réellement précis étant donné l'ancienneté de leurs collectes (pas de repérage au banc-par-banc). Depuis, plusieurs travaux ont mis en évidence l'importance de la variabilité intraspécifique chez des Oppeliidae d'âges divers (Hölder, 1955 ; Palframan, 1966), ainsi que l'existence d'un dimorphisme sexuel probable pour ce groupe (Palframan, 1966 ; Makowski, 1962 ; Ziegler, 1974 ; Quereilhac, 2009 ; Keupp & Riedel, 2009). En particulier, dans le cas des *Taramelliceras*, Hölder (1955) a regroupé différentes espèces dans de grands groupes morphologiques et stratigraphiques qui illustrent bien le polymorphisme de ce genre. C'est le cas pour le vaste groupe de *Taramelliceras compsum* (Oppel, 1863) au Kimméridgien supérieur. Chez le genre *Streblites*, Ziegler (1974) a reconnu les microconques correspondants dans des formes attribuées à l'espèce *Creniceras dentatum* (Reinecke, 1818) ; il remarque en particulier que la répartition stratigraphique du genre *Streblites* coïncide exactement avec celle de *C. dentatum*.
La récolte récente par Cyril Baudouin (Montélimar) et Patrick Boselli (Valence) de nombreux Oppeliidae bien repérés stratigraphiquement dans la partie inférieure du Kimméridgien supérieur de la Montagne de Crussol permet d'envisager leur révision paléontologique pour un niveau précis de la zone à Acanthicum (Kimméridgien supérieur), en tenant compte de la variabilité intraspécifique et des conceptions modernes de l'espèce en paléontologie (approche paléobiologique). Le cadre biostratigraphique utilisé dans ce travail (Fig. 172) reprend la zonation standard du Kimméridgien méditerranéen développée par le Groupe Français d'Etude du Jurassique (Hantzpergues et al., 1997).

2. Cadre géologique et biostratigraphique

Le secteur historique de la Montagne de Crussol est situé en Ardèche, sur le flanc Ouest du couloir rhodanien au sud du confluent Rhône-Isère, juste en face de la ville de Valence (Drôme, France). Cette montagne, qui culmine à 380 m, correspond à un petit massif calcaire cerné par les alluvions quaternaires de la grande plaine de Valence (Fig. 170). Ce site est connu depuis longtemps pour sa richesse en fossiles, et on peut y observer de nombreux affleurements jurassiques datés du Toarcien au Tithonien. La plus grande partie du massif est cependant occupée par les calcaires et marnes de l'Oxfordien et du Kimméridgien. De nombreuses anciennes carrières d'exploitation ainsi que des affleurements naturels permettent d'observer la succession de ces niveaux (Fig. 171). Le Jurassique de la Montagne de Crussol a fait l'objet de nombreux travaux déjà anciens (Sautier, 1854 ; Lory, 1860 ; Oppel, 1865 ; Huguenin, 1874 ; Dumortier & Fontannes, 1876 ; Fontannes, 1879 ; Riche & Roman, 1921 ;

Roman, 1950 – voir Hölder & Ziegler, 1959 pour un historique), et plus récemment par Atrops (1982) qui a concentré ses recherches sur le Kimméridgien inférieur.

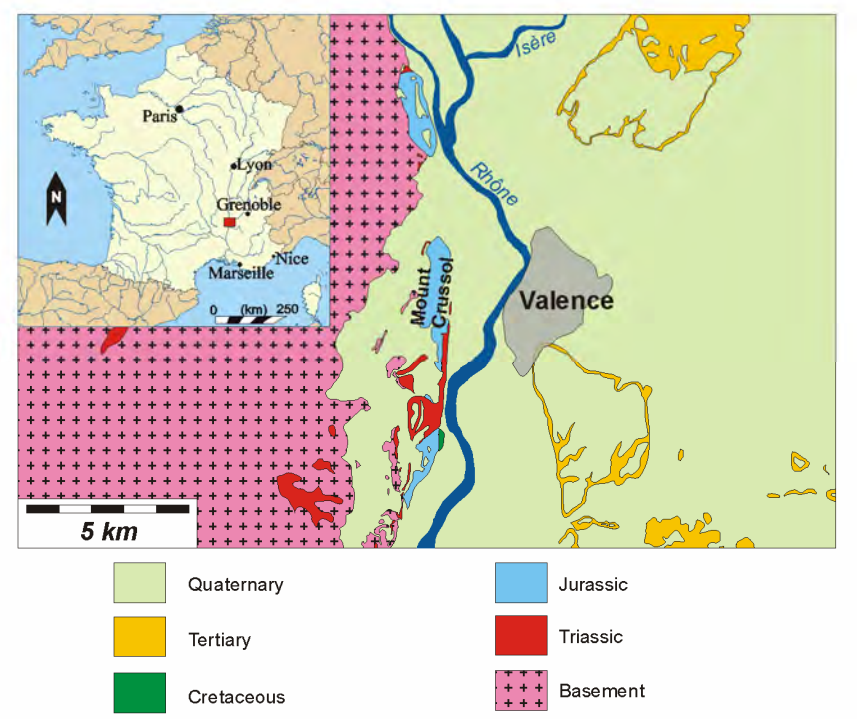


Figure 170. Localisation géographique et carte géologique très simplifiée du secteur de Crussol.

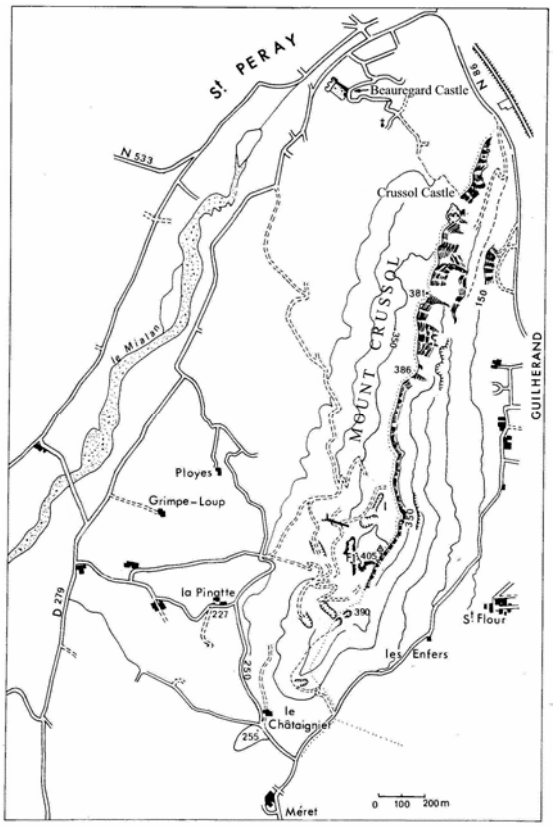


Figure 171. Situation des coupes de la montagne de Crussol (extrait de Atrops, 1982, p. 276). La carrière Mallet est indiquée par la notation F1.

<table>
<tr><td rowspan="2">Substages</td><td colspan="2">Mediterranean province
(Southern Spain, NE Italy)</td><td colspan="3">Submediterranean province
(Northern Spain, SE France, Swabia-Franconia)</td></tr>
<tr><td>Zones</td><td>Subzones and horizons</td><td>Zones</td><td>Subzones</td><td>Horizons</td></tr>
<tr><td rowspan="5">Upper Kimmeridgian</td><td rowspan="3">Beckeri/
Pressulum</td><td rowspan="3">? ?</td><td rowspan="3">Beckeri</td><td>Ulmense</td><td>Rebouletianum
Hoelderi
Zio-Wepferi</td></tr>
<tr><td>Setatum</td><td>-
Ornatum
-
Minutum</td></tr>
<tr><td>Subeumela</td><td>-
Kiderleni
Pedinopleura</td></tr>
<tr><td>Cavouri</td><td>Pseudomutabilis</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>Compsum/
Acanthicum</td><td>Heimi
Loryi
Longispinum</td><td>Acanthicum</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="6">Lower Kimmeridgian</td><td rowspan="2">Divisum/
Herbichi</td><td>Uhlandi</td><td rowspan="2">Divisum</td><td>Uhlandi</td><td rowspan="2">Balderum</td></tr>
<tr><td>Divisum</td><td>Divisum</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Strombecki</td><td>Stenonis</td><td rowspan="3">Hypselocyclum</td><td rowspan="2">Lothari</td><td rowspan="2">Perayensis
Semistriatum
Hypselocyclum
Discoidale</td></tr>
<tr><td></td></tr>
<tr><td>Raschii</td><td>Hippolytense</td><td>Hippolytense
Lussasense</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Platynota
(Desmoides)
Silenum</td><td rowspan="2">Trenerites</td><td rowspan="3">Platynota</td><td>Guilherandense</td><td>Guilherandense
Thieuloyi</td></tr>
<tr><td></td><td>Desmoides</td><td>Desmoides
Enayi</td></tr>
<tr><td></td><td>Polygyratus</td><td>Amoeboceras</td></tr>
</table>

Figure 172. Zonation du Kimméridgien (Hantzpergues et al. *in* Cariou & Hantzpergues, 1997).

Les levés de coupes donnés par Atrops (1982, p. 275-291, tabl. 46-47) constituent une base précieuse et incontournable dans l'étude du Kimméridgien de la montagne de Crussol. Cependant, les coupes publiées par cet auteur ne dépassent pas le sommet de la zone à Divisum ; elles ont été complétées (Baudouin et al., 2011) pour les niveaux plus récents en utilisant la même numérotation (Fig. 173-174). Selon Atrops, la Zone à Acanthicum (et donc la base du Kimméridgien supérieur) débute à partir du banc n°175, mais les bancs n°175 à 178 forment un ensemble très puissant et actuellement difficile d'accès, ce qui en compromet l'exploitation. La Zone à Acanthicum se poursuit au moins jusqu'au banc n°197, mais sa limite supérieure doit encore être précisée.

Les Oppeliidae étudiés dans ce travail proviennent essentiellement de l'exploitation méthodique des bancs n°193 et 195 qui forment un faisceau de faible épaisseur, facilement accessible et qui contiennent une faune abondante. Ces niveaux sont en particulier bien visibles aux alentours de la côte 405 et au sommet de la grande carrière Mallet (Fig. 171, 173 et 174). La faune d'ammonites de ces bancs est largement dominée par les Oppeliidae (Fig. 175 et 176) : *Taramelliceras compsum* (Oppel, 1863) ([M] & [m]), *Streblites weinlandi* (Oppel, 1863) ([M] & [m]), *Ochetoceras canaliferum* (Oppel, 1863) (Pl. 2, Fig. 2 ; Pl. 102, Fig. 1-3), et les Aspidoceratidae : *Aspidoceras acanthicum* (Oppel, 1863) (Pl. 102, Fig. 6), *Orthaspidoceras lallierianum* (d'Orbigny, 1849) (Pl. 103, Fig. 8), *Sutneria cyclodorsata* (Moesch, 1867) (Pl. 103, Fig. 2). On y rencontre également *Nebrodites hospes* (Neumayr, 1873) (Pl. 102, Fig. 8), *Nebrodites* gr. *agrigentinus* (Gemmellaro, 1872) (Pl. 103, Fig. 1), des représentants du genre *Discosphinctoides* Oloriz, 1978 (Pl. 102, Fig. 4, 5 ; Pl. 103, Fig. 5), et plus rarement *Aulacostephanus phorcus* (Fontannes, 1876) (Pl. 103, Fig. 3), *Phylloceras praeposterium* (Fontannes, 1875) (Pl. 102, Fig. 7), *P.* aff. *saxonicum* Neumayr, 1871 (Pl. 102, Fig. 9), *Holcophylloceras polyolcum* (Benecke, 1866) (Pl. 103, Fig. 7), *Ptychophylloceras ptychoicum* (Quenstedt, 1845) (Pl. 102, Fig. 11), *Lytoceras polycyclum* Neumayr, 1873 (Pl.

103, Fig. 6), ainsi que des nautiles à cloisons sinueuses [*Pseudaganides* cf. *pseudaganiticus* (Schlotheim, 1820)] (Pl. 102, Fig. 10). Quelques rares bélemnites, gastéropodes et bivalves complètent le reste de la faune.

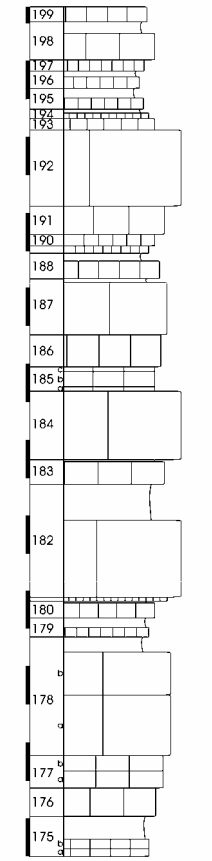


Figure 173. Coupe de la zone à Acanthicum de la montagne de Crussol.

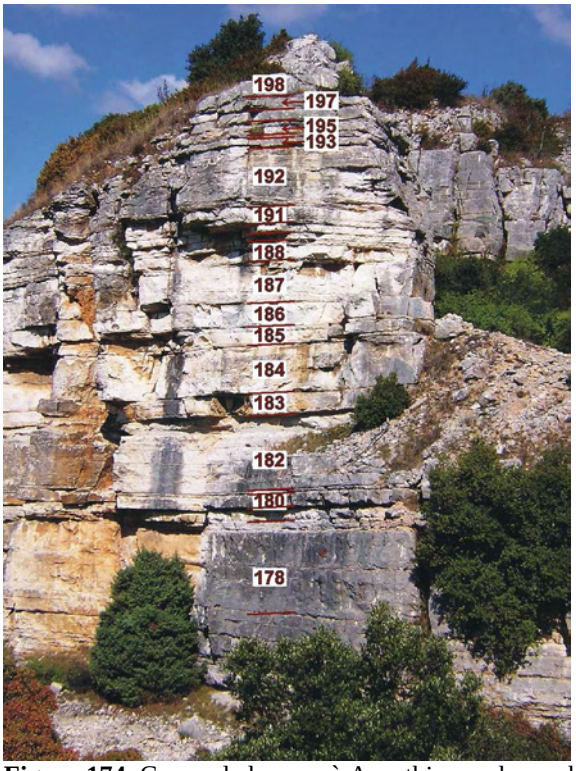


Figure 174. Coupe de la zone à Acanthicum observable dans la carrière Mallet.

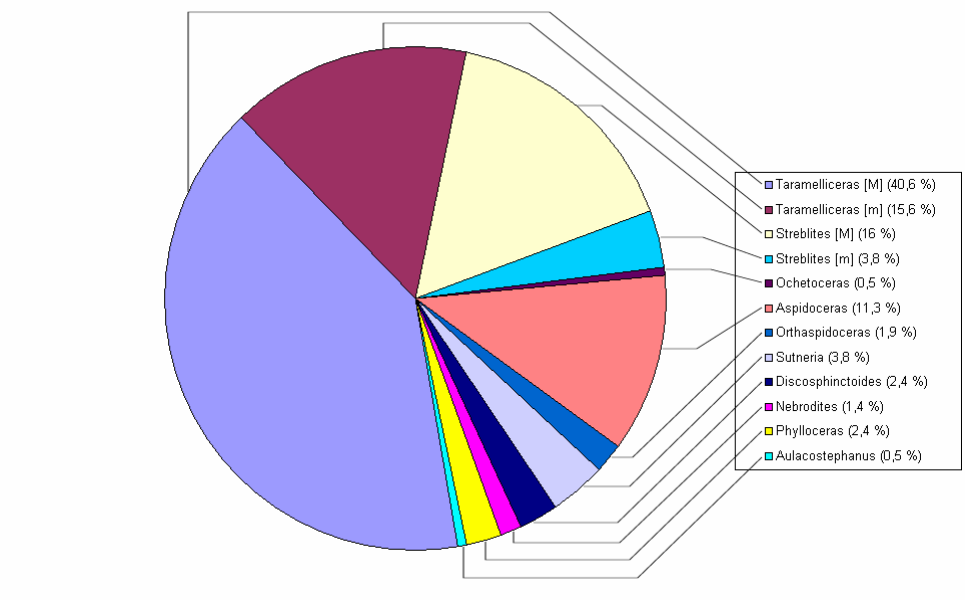


Figure 175. Répartition des différents genres d'Ammonites dans le banc 193.

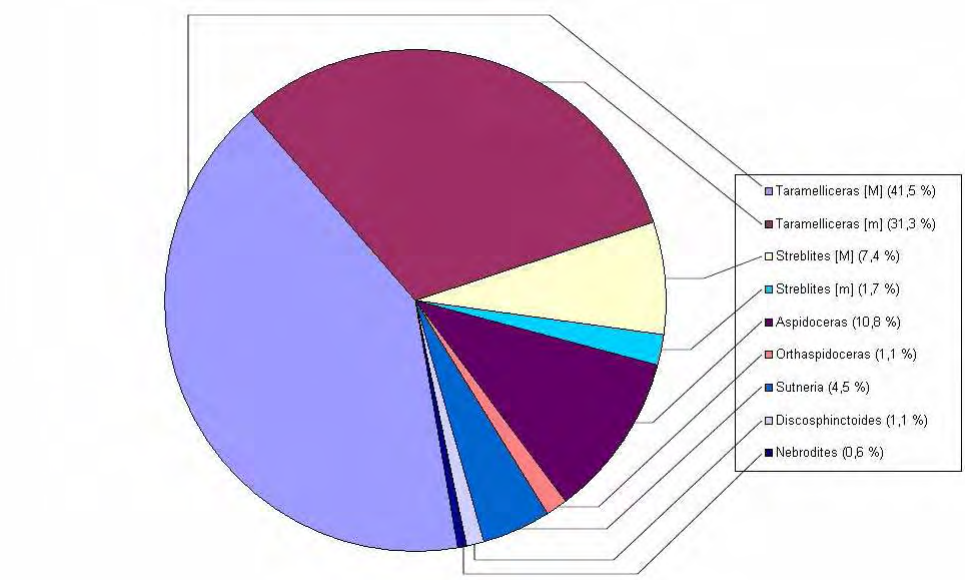


Figure 176. Répartition des différents genres d'Ammonites dans le banc 195.

3. Mesures

Afin de fournir la base d'une étude paléobiologique, les mesures fournies dans les Tableaux 45 à 49 ont été effectuées selon un protocole spécifique (Fig. 177). Les mesures classiques de diamètre (*D*), dimension de l'ombilic (*O*), hauteur (*H*) et épaisseur (*E*) du tour de spire ont été effectuées généralement à trois, voire quatre diamètres différents. L'angle α est mesuré entre le plus grand diamètre et le diamètre considéré ; indiqué en gras, il repère le début de la loge d'habitation si celle-ci est présente et que les dernières lignes de sutures sont visibles. Les *Taramelliceras* adultes se reconnaissent par l'atténuation puis la disparition de la costulation secondaire, et les *Streblites* adultes par l'apparition d'une région ventrale tabulée.

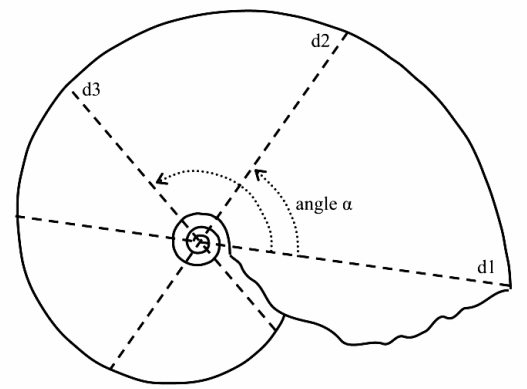


Figure 177. Schéma explicatif des mesures effectuées sur les spécimens étudiés.

Dans le cas des *Taramelliceras* macroconques (formes costulées et tuberculées) et des *Ochetoceras* (formes uniquement costulées), les paramètres *Nrp/2*, *Nrs/2* et *Nt/2* indiquent respectivement le nombre de côtes primaires, de côtes secondaires et de tubercules par demi-tour en fonction du diamètre. En revanche, la costulation des *Streblites* macroconques et des microconques (*Taramelliceras* et *Streblites*) est très ténue et le plus souvent difficilement discernable, et n'a pas pu faire l'objet d'un comptage.

Une analyse multivariée n'a pas pu être réalisée sur la base de ces données en raison de la trop faible précision des mesures (au millimètre) qui introduit des artefacts dans l'analyse.

4. Les *Taramelliceras*

4.1. Systématique et paléontologie

Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Haploceratoidea Zittel, 1884
Famille Oppeliidae Douvillé, 1890
Sous-famille Taramelliceratinae Spath, 1928
Genre *Taramelliceras* Del Campana, 1904

Espèce-type : *Ammonites trachinotus* Oppel, 1863

Taramelliceras compsum (Oppel, 1863)
(Pl. 92, Fig. 1-4, 7 ; Pl. 93, Fig. 3-10 ; Pl. 94 à 99)

Synonymie

Morphe *compsum* [M] (= macroconque)

1849. *Ammonites flexuosus costatus* ssp. nov. ; Quenstedt, pl. 9, fig. 1, 4.
*v** 1863. *Ammonites compsus* sp. nov. ; Oppel, p. 215, pl. 57, fig. 1.
1863. *Ammonites holbeini* sp. nov. ; Oppel, p. 213.
1873. *Oppelia holbeini* (Oppel, 1863) ; Neumayr, p. 166, pl. 33, fig. 1.
? 1875. *Ammonites flexuosus* Munster, 1830 ; Favre, pl. 1, fig. 13, 14.
? 1876. *Ammonites* (*Oppelia*) *flexuosus* Munster, 1830 ; Favre, pl. 3, fig. 6.
1876. *Ammonites* (*Oppelia*) *holbeini* Oppel, 1863 ; Loriol, p. 37, pl. 3, fig. 6, 7.
pars 1877. *Ammonites* (*Oppelia*) *greenackeri* Moesch, 1865 ; Loriol, p. 44, pl. 5, fig. 3; *non* pl. 5, fig. 2.
1877. *Ammonites* (*Oppelia*) *holbeini* Oppel, 1863 ; Favre, p. 31, pl. 2, fig. 11-12.

1877. *Ammonites* (*Oppelia*) *pseudoflexuosus* sp. nov. ; Favre, p. 29, pl. 2, fig. 9, 10; pl. 3, fig. 1.

1878. *Oppelia compsa* (Oppel, 1863) ; Herbich, p. 150, pl. 5.

? 1878. *Oppelia kochi* nov. sp. ; Herbich, p. 151, pl. 6, fig. 1, 2.

1879. *Oppelia compsa* (Oppel, 1863) ; Fontannes, p. 34, pl. 5, fig. 1.

? 1879. *Oppelia franciscana* nov. sp. ; Fontannes, p. 41, pl. 6, fig. 1.

1879. *Oppelia holbeini* (Oppel, 1863) ; Fontannes, p. 37, pl. 5, fig. 3.

1887. *Ammonites flexuosus gigas* Quenstedt, 1849 ; Quenstedt, p. 909, pl. 98, fig. 8-12.

pars 1887. *Ammonites flexuosus crassatus* ssp. nov. ; Quenstedt, p. 912, pl. 99, fig. 1?, 2, 3?, 5?, *non* pl. 99, fig. 4 *nec* fig. 6-8.

? 1893. *Neumayria pseudoflexuosa* (Favre, 1877) ; Choffat, p. 23, pl. 16, fig. 15-17.

1896. *Oppelia compsa* (Oppel, 1863) ; Canavari, p. 44, pl. 5, fig. 2.

pars 1905. *Taramelliceras pseudoflexuosus* (Favre, 1877) ; Campana, p. 49, pl. 1, fig. 12, 13, *non* pl. 6, fig. 2, 3.

non 1928. *Taramelliceras* aff. *holbeini* (Oppel, 1863) ; Spath, pl. 14, fig. 14.

? 1927-1933. *Taramelliceras* cf. *compsum* (Oppel, 1863) ; Spath, pl. 18, fig. 10.

1934. *Oppelia* (*Taramelliceras*) *holbeini* (Oppel, 1863) ; Dacqué, pl. 32, fig. 11.

1938. *Oppelia holbeini* (Oppel, 1863) ; Trauth, pl. 11, fig. 23.

1941. *Oppelia holbeini* (Oppel, 1863) ; Disler, pl. 14, fig. 4.

1955. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Hölder, p. 110, pl. 19, fig. 22.

1955. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *pseudoflexuosus* (Favre, 1877) ; Hölder, p. 117, pl. 19, fig. 23.

? 1955. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *pseudoflexuosum gracile* ssp. nov. ; Hölder, p. 110, pl. 19, fig. 24.

1966. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Andelkovick, p. 27, pl. 6, fig. 1?, 2?, pl. 7, fig. 4, pl. 10, fig. 3, 7?, pl. 24, fig. 1?, pl. 26, fig. 1?

1966. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *pseudoflexuosum* (Favre, 1877) ; Andelkovick, p. 28, pl. 3, fig. 2?, pl. 6, fig. 3, 4?

? 1970. *Taramelliceras compsum* (Oppel, 1863) ; Bantz, p. 28, pl. 1, fig. 2.

? 1978. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Oloriz, p. 83, pl. 6, fig. 1-4.

pars 1979. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum compsum* (Oppel, 1863) ; Sapunov, p. 48, pl. 9, fig. 2, *non* fig. 1.

? 1979. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum holbeinì* (Oppel, 1863) ; Sapunov, p. 49, pl. 9, fig. 3, 4.

1979. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *franciscanum* (Fontannes, 1879) ; Sapunov, p. 50, pl. 10, fig. 1 a, b; 2 a, b, 3.

? 1986. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Sarti, p. 496, pl. 2, fig. 1.

non 1992. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Finkel, p. 230, fig. 82.

? 1993. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum compsum* (Oppel, 1863) morphotype *kochi* (Herbich, 1878) ; Sarti, p. 60, pl. 3, fig. 2.

1993. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *pseudoflexuosum* (Favre, 1877) ; Sarti, p. 63, pl. 4, fig. 3.

1994. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum* (Oppel, 1863) ; Schlegelmilch, p. 36, pl. 10, fig. 1, pl. 15, fig. 7.

1994. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *pseudoflexuosus* (Favre, 1877) ; Schlegelmilch, p. 36, pl. 9, fig. 5.

2002. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum compsum* (Oppel, 1863) ; Pavia & Cresta, p. 215, fig. 146.

2002. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum holbeini* (Oppel, 1863) ; Pavia & Cresta, p. 217, fig. 147, 148.

? 2002. *Taramelliceras* (*Taramelliceras*) *compsum kochi* (Oppel, 1863) ; Pavia & Cresta, p. 219, fig. 146.

v 2011. *Taramelliceras compsum* (Oppel, 1863) ; Baudouin et al., p. 626-634, Pl. 1, Fig. 1-4, 7; Pl. 2, Fig. 3-10; Pl. 3, Fig. 1-7; Pl. 4, Fig. 1-8; Pl. 5, Fig. 1-6; Pl. 6, Fig. 1-6; Pl. 7, Fig. 1-11; Pl. 8, Fig. 1-10.

Morphe *crenosum* [m] (= microconque)

* 1887. *Glochiceras crenosum* nov. sp. ; Quenstedt, p. 847, pl.92, fig. 32.

pars 1958. *Glochiceras* (*Lingulaticeras*) *crenosum* (Quenstedt, 1958) ; Ziegler, p. 136, pl. 13, fig. 10-11, 13-14, *non* fig. 12, 15.

1994. *Glochiceras* (*Lingulaticeras*) *crenosum* (Quenstedt, 1958) ; Schlegelmilch, p. 54, pl. 16, fig. 11.

Remarque : pour la liste complète des synonymies des travaux de Gemmellaro, se référer à la révision des ses travaux par Pavia & Cresta (2002).

Type : figuration originale par Oppel (1863, pl. 57, fig. 1a, b) ; lectotype déposé au Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich (cf. Sarti, 1986). J'ai pu examiner un moulage du lectotype, retrouvé dans les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (figuré ici Pl. 92, Fig. 2).

Localité type : Jura souabe (Wurtemberg), Allemagne.

Strate type : « Malm formation, Weissjura Delta ».

Répartition géographique : *Taramelliceras compsum*, tel que considéré dans ce travail, est une espèce présente dans les domaines méditerranéens et subméditerranéens : elle est signalée en Espagne (Oloriz, 1978), en Italie (Sarti, 1986, 1993), en Allemagne (Souabe, Franconie – Hölder, 1955), en Suisse (Favre, 1877), dans le Sud-Est de la France (Fontannes, 1979 ; Favre, 1877), en Yougoslavie (Andelkovic, 1966) et en Bulgarie (Sapunov, 1979). Elle est peut-être également présente au Portugal (Choffat, 1893) et en Inde (Kachchh – Spath, 1928).

Répartition stratigraphique : dans la montagne de Crussol, *Taramelliceras compsum* apparaît dans la partie inférieure de la Zone à Acanthicum. Les spécimens étudiés ici proviennent exclusivement des bancs n°193 et 195.

Hölder (1955), Hantzpergues et al. (1997) et Sarti (1993) s'accordent également sur l'apparition de *Taramelliceras compsum* dans la Zone à Acanthicum, mais son extension dans la partie supérieure du Kimméridgien varie selon les auteurs. Dans le domaine subméditerranéen, Hantzpergues et al. signalent la présence de cette espèce dans la partie inférieure de la Zone à Eudoxus, alors que pour Hölder elle est présente dans l'intégralité de cette zone en Allemagne. En Italie (domaine méditerranéen), elle persiste jusque dans la Zone à Beckeri pour Sarti.

De son côté, Oloriz (1978) donne une répartition beaucoup plus large de *Taramelliceras compsum*, du sommet de la Zone à Divisum (Sous-zone à Uhlandi) jusque dans le Tithonien inférieur (Zone à Hybonotum). Toutefois, une telle extension parait exagérée devant l'appartenance discutable à *T. compsum* des spécimens que cet auteur figure (1978, pl. VI, fig. 1-4) en raison de leur mauvaise préservation.

Matériel (macroconques [M], *N*=155; microconques [m], *N*=41) : voir Tableaux 45 et 46 respectivement pour les macroconques et les microconques.

N°	α	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	*Npr/2*	*Nsr/2*	*Nt/2*	Banc n°
crl002	0	80	44	-	11	0,550	-	0,138	-	0,250	9	48	11	193
	68	66	36	21	10	0,545	0,318	0,152	0,583	0,278	8	36	9	
	132	55	30	18	9	0,545	0,327	0,164	0,600	0,300	11	33	10	
	163	c51	27	16	8	0,529	0,314	0,157	0,593	0,296	-	-	-	
crl003	0	64	36	-	9	0,563	-	0,141	-	0,250	12	-	12	193
	58	54	30	17	8	0,556	0,315	0,148	0,567	0,267	11	-	12	
	132	43	24	14	7	0,558	0,326	0,163	0,583	0,292	10	-	11	
	180	c38	20	12	7	0,526	0,316	0,184	0,600	0,350	-	-	-	
crl004	0	82	46	-	10	0,561	-	0,122	-	0,217	8	42	9	193
	95	63	35	18	9	0,556	0,286	0,143	0,514	0,257	10	41	10	
	140	55	30	17	9	0,545	0,309	0,164	0,567	0,300	9	37	10	
crl005a	0	108	58	32	12	0,537	0,296	0,111	0,552	0,207	-	-	-	193
	90	80	45	25	10	0,563	0,313	0,125	0,556	0,222	-	36	-	
	111	76	43	23	10	0,566	0,303	0,132	0,535	0,233	-	35	-	
crl005b	0	53	30	17	8	0,566	0,321	0,151	0,567	0,267	5	-	10	193
	90	41	22	-	7	0,537	-	0,171	-	0,318	7	-	6	
	148	34	18	-	6	0,529	-	0,176	-	0,333	5	31	2	
	180	c30	16	c9	6	0,533	0,300	0,100	0,563	0,375	-	-	1	
crl006a	0	79	43	-	11	0,544	-	0,139	-	0,256	13	43	9	193
	90	61	33	-	9	0,541	-	0,148	-	0,273	12	40	9	
	147	52	29	-	8	0,558	-	0,154	-	0,276	12	37	10	
	180	c48	26	-	8	0,542	-	0,167	-	0,308	-	-	-	
crl006b	0	23	10	-	7	0,435	-	0,304	-	0,700	5	29	0	193
	90	18	8	-	5	0,444	-	0,278	-	0,625	0	19	0	
	133	15	7	-	4	0,467	-	0,267	-	0,571	0	12	0	
	180	c14	6	-	4	0,429	-	0,286	-	0,667	0	4	0	
crl007	0	48	28	17	7	0,583	0,354	0,146	0,607	0,250	12	36	14	193
	76	37	21	13	7	0,568	0,351	0,189	0,619	0,333	10	32	14	
	128	33	17	11	6	0,515	0,333	0,182	0,647	0,353	7	30	11	
crl008	0	79	44	-	10	0,557	-	0,127	-	0,227	12	-	c13	193
	90	61	34	19	9	0,557	0,311	0,148	0,559	0,265	13	36	13	
	133	54	29	17	8	0,537	0,315	0,148	0,586	0,276	13	34	14	
crl009a	0	133	70	-	17	0,526	-	0,128	-	0,243	c3	c21	c5	193
	90	108	59	-	15	0,546	-	0,139	-	0,254	c4	c39	5	
	145	91	51	-	11	0,560	-	0,121	-	0,216	c5	38	3	
	180	c80	45	-	10	0,563	-	0,125	-	0,222	-	-	-	
crl009b	0	62	36	-	8	0,581	-	0,129	-	0,222	9	33	9	193
	90	c48	26	14	7	0,542	0,292	0,146	0,538	0,269	c6	29	8	

	110	c42	24	13	7	0,571	0,310	0,167	0,542	0,292	c4	30	c9	
	180	c35	19	9	6	0,543	0,257	0,171	0,474	0,316	-	-	-	
crl010a	0	108	57	-	14	0,528	-	0,130	-	0,246	6	c39	12	193
	90	87	48	-	11	0,552	-	0,126	-	0,229	8	41	11	
	123	79	44	-	10	0,557	-	0,127	-	0,227	8	39	9	
	160	c66	39	20	9	0,591	0,303	0,136	0,513	0,231	-	-	-	
crl011	0	142	79	41	14	0,556	0,289	0,099	0,519	0,177	6	17	8	193
	90	113	65	34	11	0,575	0,301	0,097	0,523	0,169	8	37	-	
	117	104	61	32	11	0,587	0,308	0,106	0,525	0,180	8	42	-	
crl012a	0	99	54	-	12	0,545	-	0,121	-	0,222	9	34	5	193
	90	74	42	24	11	0,568	0,324	0,149	0,571	0,262	10	40	8	
	112	71	39	22	10	0,549	0,310	0,141	0,564	0,256	10	38	8	
crl013	0	125	68	34	16	0,544	0,272	0,128	0,500	0,235	4	c7	9	193
	70	103	55	c28	12	0,534	0,272	0,117	0,509	0,218	8	c23	10	
	131	88	48	27	11	0,545	0,307	0,125	0,563	0,229	9	c34	9	
crl014	0	51	29	16	8	0,569	0,314	0,157	0,552	0,276	13	41	12	193
	82	40	22	13	7	0,550	0,325	0,175	0,591	0,318	12	36	13	
	116	37	20	12	6	0,541	0,324	0,162	0,600	0,300	10	35	11	
crl016a	0	91	48	-	11	0,527	-	0,121	-	0,229	17	46	11	193
	90	74	42	23	9	0,568	0,311	0,122	0,548	0,214	13	42	7	
	127	66	36	21	8	0,545	0,318	0,121	0,583	0,222	10	40	7	
	180	c57	32	19	8	0,561	0,333	0,140	0,594	0,250	-	-	-	
crl016b	0	48	26	-	9	0,542	-	0,188	-	0,346	7	28	c12	193
	40	43	22	-	8	0,512	-	0,186	-	0,364	7	27	c12	
	90	c36	17	-	7	0,472	-	0,194	-	0,412	7	25	11	
crl017	0	45	25	14	7	0,556	0,311	0,156	0,560	0,280	7	28	10	193
	90	34	18	10	6	0,529	0,294	0,176	0,556	0,333	4	22	2	
	132	30	15	9	5	0,500	0,300	0,167	0,600	0,333	4	21	1	
crl018	0	45	23	15	8	0,511	0,333	0,178	0,652	0,348	10	39	12	193
	90	35	17	11	7	0,486	0,314	0,200	0,647	0,412	8	31	12	
	117	32	16	11	7	0,500	0,344	0,219	0,688	0,438	8	27	12	
crl019	0	59	32	20	10	0,542	0,339	0,169	0,625	0,313	11	35	14	193
	90	46	24	16	9	0,522	0,348	0,196	0,667	0,375	9	30	13	
	160	38	19	13	8	0,500	0,342	0,211	0,684	0,421	c7	28	15	
crl020	***0***	71	38	c22	11	0,535	0,310	0,155	0,579	0,289	10	35	4	193
	90	55	30	17	9	0,545	0,309	0,164	0,567	0,300	6	29	4	
	120	50	26	16	8	0,520	0,320	0,160	0,615	0,308	6	28	4	
crl021	0	65	37	-	9	0,569	-	0,138	-	0,243	-	38	10	193
	90	49	27	15	8	0,551	0,306	0,163	0,556	0,296	9	31	11	
	122	44	23	13	8	0,523	0,295	0,182	0,565	0,348	10	32	12	
	170	c40	20	12	-	0,500	0,300	-	0,600	-	-	-	-	

crl023a	0	76	42	-	10	0,553	-	0,132	-	0,238	10	48	9	193
	90	58	32	-	9	0,552	-	0,155	-	0,281	9	42	9	
	163	47	25	-	8	0,532	-	0,170	-	0,320	9	37	10	
crl024	0	76	42	-	10	0,553	-	0,132	-	0,238	12	36	11	193
	90	61	33	-	9	0,541	-	0,148	-	0,273	9	41	10	
	136	53	29	16	8	0,547	0,302	0,151	0,552	0,276	10	40	10	
	160	49	26	14	8	0,531	0,286	0,163	0,538	0,308	-	-	-	
crl025	0	98	53	30	12	0,541	0,306	0,122	0,566	0,226	9	44	5	193
	90	76	43	25	11	0,566	0,329	0,145	0,581	0,256	8	39	12	
	138	66	37	22	9	0,561	0,333	0,136	0,595	0,243	8	34	16	
crl026	0	103	57	31	13	0,553	0,301	0,126	0,544	0,228	10	26	5	193
	90	81	45	26	11	0,556	0,321	0,136	0,578	0,244	11	36	6	
	139	70	38	23	10	0,543	0,329	0,143	0,605	0,263	12	38	9	
crl027	0	58	31	-	9	0,534	-	0,155	-	0,290	11	34	14	195
	90	44	23	14	8	0,523	0,318	0,182	0,609	0,348	11	30	14	
	140	38	20	12	7	0,526	0,316	0,184	0,600	0,350	8	26	14	
	169	37	18	10	7	0,486	0,270	0,189	0,556	0,389	-	-	-	
crl028	0	64	36	c19	8	0,563	0,297	0,125	0,528	0,222	18	50	13	193
	75	51	29	16	7	0,569	0,314	0,137	0,552	0,241	17	42	14	
	130	43	24	c12	7	0,558	0,279	0,163	0,500	0,292	-	-	14	
crl029	0	72	41	-	7	0,569	-	0,097	-	0,171	18	43	9	193
	90	55	31	c17	6	0,564	0,309	0,109	0,548	0,194	15	42	12	
	150	46	26	15	6	0,565	0,326	0,130	0,577	0,231	13	41	15	
	160	45	25	14	6	0,556	0,311	0,133	0,560	0,240	-	-	-	
crl030	0	54	30	17	8	0,556	0,315	0,148	0,567	0,267	13	36	10	193
	90	41	23	13	7	0,561	0,317	0,171	0,565	0,304	11	31	9	
	122	37	20	12	7	0,541	0,324	0,189	0,600	0,350	10	30	8	
crl031	0	81	44	25	10	0,543	0,309	0,123	0,568	0,227	6	40	9	193
	90	63	34	20	9	0,540	0,317	0,143	0,588	0,265	6	39	7	
	139	55	30	17	8	0,545	0,309	0,145	0,567	0,267	7	39	8	
crl032a	0	57	31	-	9	0,544	-	0,158	-	0,290	9	36	9	193
	90	44	24	-	8	0,545	-	0,182	-	0,333	7	32	9	
	127	40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	6	30	8	
crl032b	0	38	20	-	6	0,526	-	0,158	-	0,300	5	32	10	193
	90	29	16	-	5	0,552	-	0,172	-	0,313	6	29	4	
	110	27	14	-	4	0,519	-	0,148	-	0,286	5	28	3	
crl033	0	112	65	30	11	0,580	0,268	0,098	0,462	0,169	9	31	2	193
	65	92	50	25	11	0,543	0,272	0,120	0,500	0,220	9	41	-	
	143	74	41	23	10	0,554	0,311	0,135	0,561	0,244	10	38	c12	
crl034	0	c126	66	-	c21	0,524	-	0,167	-	0,318	6	6	0	193
	80	99	54	29	14	0,545	0,293	0,141	0,537	0,259	9	23	2	

	121	90	48	26	13	0,533	0,289	0,144	0,542	0,271	8	32	4	
crl035a	0	77	c41	-	c9	0,532	-	0,117	-	0,220	c10	40	8	192 ?
	90	59	33	19	9	0,559	0,322	0,153	0,576	0,273	12	43	12	
	165	47	26	16	8	0,553	0,340	0,170	0,615	0,308	11	39	12	
crl035b	0	68	36	-	c10	0,529	-	0,147	-	0,278	15	40	11	192 ?
crl036a	0	50	27	-	7	0,540	-	0,140	-	0,259	6	33	c15	193
	90	37	19	-	7	0,514	-	0,189	-	0,368	5	26	c11	
	112	35	18	-	7	0,514	-	0,200	-	0,389	5	28	c10	
	170	c33	16	-	6	0,485	-	0,182	-	0,375	-	-	-	
crl037	0	62	34	-	9	0,548	-	0,145	-	0,265	10	39	9	193
	95	48	26	14	8	0,542	0,292	0,167	0,538	0,308	8	28	10	
	140	42	22	13	8	0,524	0,310	0,190	0,591	0,364	8	26	11	
crl038	0	55	30	-	8	0,545	-	0,145	-	0,267	13	43	11	193
	90	43	23	13	7	0,535	0,302	0,163	0,565	0,304	14	34	10	
	144	37	20	11	6	0,541	0,297	0,162	0,550	0,300	13	31	10	
	156	c31	15	9	5	0,484	0,290	0,161	0,600	0,333	-	-	-	
crl039	0	50	27	16	8	0,540	0,320	0,160	0,593	0,296	14	41	14	193
	50	43	23	c14	7	0,535	0,326	0,163	0,609	0,304	13	38	13	
	110	37	19	c12	7	0,514	0,324	0,189	0,632	0,368	11	34	12	
crl040	0	62	35	21	7	0,565	0,339	0,113	0,600	0,200	12	47	14	193
	90	47	26	17	6	0,553	0,362	0,128	0,654	0,231	12	37	11	
	125	42	23	15	6	0,548	0,357	0,143	0,652	0,261	9	35	11	
	180	37	20	12	-	0,541	0,324	-	0,600	-	-	-	-	
crl041	0	40	20	12	8	0,500	0,300	0,200	0,600	0,400	9	25	13	193
	101	29	14	9	7	0,483	0,310	0,241	0,643	0,500	7	22	11	
	150	26	12	8	7	0,462	0,308	0,269	0,667	0,583	6	23	8	
crl042	***0***	47	25	14	7	0,532	0,298	0,149	0,560	0,280	7	31	7	193
	90	37	20	11	6	0,541	0,297	0,162	0,550	0,300	5	26	3	
	128	33	18	10	6	0,545	0,303	0,182	0,556	0,333	3	24	2	
crl043	0	52	29	17	7	0,558	0,327	0,135	0,586	0,241	15	40	12	193
	40	45	25	15	7	0,556	0,333	0,156	0,600	0,280	12	35	10	
	90	39	21	12	7	0,538	0,308	0,179	0,571	0,333	6	29	6	
	120	35	18	11	6	0,514	0,314	0,171	0,611	0,333	6	27	4	
crl044	0	36	16	11	11	0,444	0,306	0,306	0,688	0,688	19	22	7	193
	95	27	12	8	9	0,444	0,296	0,333	0,667	0,750	13	20	3	
	122	23	10	7	7	0,435	0,304	0,304	0,700	0,700	9	19	2	
crl045a	0	51	27	-	9	0,529	-	0,176	-	0,333	c9	c29	11	193
	90	38	20	c12	7	0,526	0,316	0,184	0,600	0,350	10	c28	9	
	137	33	17	11	7	0,515	0,333	0,212	0,647	0,412	9	29	5	
crl045b	0	20	9	6	4	0,450	0,300	0,200	0,667	0,444	1	23	0	193
	90	16	7	5	3	0,438	0,313	0,188	0,714	0,429	0	12	0	

	118	14	7	4	3	0,500	0,286	0,214	0,571	0,429	0	8	0	
crl046	0	32	17	10	6	0,531	0,313	0,188	0,588	0,353	7	28	5	193
	90	24	12	8	5	0,500	0,333	0,208	0,667	0,417	4	25	1	
	148	21	10	6	4	0,476	0,286	0,190	0,600	0,400	2	21	0	
	195	19	9	5	4	0,474	0,263	0,211	0,556	0,444	0	14	0	
crl047	0	38	19	12	8	0,500	0,316	0,211	0,632	0,421	6	26	9	193
	90	30	15	9	6	0,500	0,300	0,200	0,600	0,400	6	26	6	
	120	27	13	8	6	0,481	0,296	0,222	0,615	0,462	6	24	4	
crl048a	0	72	39	-	11	0,542	-	0,153	-	0,282	9	35	9	193
	43	65	35	-	10	0,538	-	0,154	-	0,286	9	38	9	
	72	59	32	-	9	0,542	-	0,153	-	0,281	8	36	8	
	150	c48	25	-	8	0,521	-	0,167	-	0,320	-	-	-	
crl048b	0	40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	6	28	10	193
	90	31	16	-	7	0,516	-	0,226	-	0,438	6	27	4	
	112	29	14	-	6	0,483	-	0,207	-	0,429	5	26	3	
crl049	0	45	24	14	7	0,533	0,311	0,156	0,583	0,292	9	30	9	193
	90	35	19	11	7	0,543	0,314	0,200	0,579	0,368	5	29	4	
	145	30	15	9	6	0,500	0,300	0,200	0,600	0,400	4	30	2	
	180	27	13	8	5	0,481	0,296	0,185	0,615	0,385	2	c28	0	
crl052a	0	69	38	-	10	0,551	-	0,145	-	0,263	10	43	-	193
	90	56	29	-	9	0,518	-	0,161	-	0,310	10	35	11	
	135	49	26	-	9	0,531	-	0,184	-	0,346	10	33	11	
	156	c44	24	-	8	0,545	-	0,182	-	0,333	-	-	-	
crl053a	0	74	39	-	12	0,527	-	0,162	-	0,308	12	38	10	193
	108	54	28	-	9	0,519	-	0,167	-	0,321	11	41	9	
	144	48	25	-	9	0,521	-	0,188	-	0,360	9	40	9	
crl054	0	26	13	-	6	0,500	-	0,231	-	0,462	6	28	c6	193
	59	23	11	-	5	0,478	-	0,217	-	0,455	3	26	2	
	110	20	9	-	4	0,450	-	0,200	-	0,444	1	28	0	
	151	18	8	-	4	0,444	-	0,222	-	0,500	0	26	0	
crl066a	0	95	50	-	13	0,526	-	0,137	-	0,260	10	39	10	193
	53	83	45	-	11	0,542	-	0,133	-	0,244	10	38	9	
	113	c69	39	-	9	0,565	-	0,130	-	0,231	9	39	11	
	135	c64	37	-	9	0,578	-	0,141	-	0,243	9	37	10	
crl066b	0	61	33	-	9	0,541	-	0,148	-	0,273	11	40	12	193
	68	50	27	13	8	0,540	0,260	0,160	0,481	0,296	9	35	9	
	125	43	23	-	8	0,535	-	0,186	-	0,348	8	32	6	
crl069a	0	32	16	9	6	0,500	0,281	0,188	0,563	0,375	c7	31	3	193
	90	25	12	8	5	0,480	0,320	0,200	0,667	0,417	4	24	1	
	128	22	11	7	5	0,500	0,318	0,227	0,636	0,455	3	24	0	
	180	c19	10	-	4	0,526	-	0,211	-	0,400	1	-	0	

crl076b	0	45	24	-	7	0,533	-	0,156	-	0,292	8	28	10	193
	56	39	21	12	7	0,538	0,308	0,179	0,571	0,333	7	24	8	
	111	35	18	11	6	0,514	0,314	0,171	0,611	0,333	7	26	5	
	180	c28	15	-	-	0,536	-	-	-	-	-	-	0	
crl077a	0	52	29	-	8	0,558	-	0,154	-	0,276	11	34	10	193
	87	42	22	-	7	0,524	-	0,167	-	0,318	9	30	9	
	125	38	19	-	7	0,500	-	0,184	-	0,368	8	28	9	
crl078	0	41	21	-	7	0,512	-	0,171	-	0,333	10	37	8	193
	50	36	19	c10	7	0,528	0,278	0,194	0,526	0,368	10	35	7	
	108	29	16	c9	-	0,552	0,250	-	0,474	-	7	30	4	
crl082a	0	37	20	12	6	0,541	0,324	0,162	0,600	0,300	6	24	7	193
	72	30	15	-	5	0,500	-	0,167	-	0,333	4	22	2	
	129	26	13	-	4	0,500	-	0,154	-	0,308	2	21	0	
crl101a	0	172	85	-	21	0,494	-	0,122	-	0,247	0	0	0	193
	90	145	79	-	17	0,545	-	0,117	-	0,215	1	14	3	
	152	125	70	-	15	0,560	-	0,120	-	0,214	4	27	4	
	190	c115	64	-	14	0,557	-	0,122	-	0,219	-	-	-	
crl101b	0	87	49	-	10	0,563	-	0,115	-	0,204	6	39	8	193
	90	67	38	-	9	0,567	-	0,134	-	0,237	8	33	-	
	140	58	31	-	8	0,534	-	0,138	-	0,258	9	29	-	
crl101c	0	85	45	-	9	0,529	-	0,106	-	0,200	8	41	8	193
crl101d	0	21	10	-	5	0,476	-	0,238	-	0,500	2	18	0	193
	90	17	8	-	4	0,471	-	0,235	-	0,500	0	5	0	
	115	15	7	-	3	0,467	-	0,200	-	0,429	0	2	0	
crl102a	0	111	60	27	13	0,541	0,243	0,117	0,450	0,217	7	47	3	193
	75	90	51	-	12	0,567	-	0,133	-	0,235	11	46	3	
	139	76	42	-	11	0,553	-	0,145	-	0,262	9	42	4	
	202	63	35	-	9	0,556	-	0,143	-	0,257	-	-	-	
crl102b	0	103	56	-	12	0,544	-	0,117	-	0,214	13	42	-	193
	44	91	49	-	11	0,538	-	0,121	-	0,224	14	40	-	
	91	76	42	-	10	0,553	-	0,132	-	0,238	13	37	9	
	136	67	38	-	9	0,567	-	0,134	-	0,237	-	-	-	
crl103a	***0***	41	21	-	7	0,512	-	0,171	-	0,333	6	26	9	193
	50	36	19	-	7	0,528	-	0,194	-	0,368	6	27	6	
	110	31	15	-	6	0,484	-	0,194	-	0,400	5	26	3	
crl103b	0	36	19	10	7	0,528	0,278	0,194	0,526	0,368	7	25	2	193
	118	29	14	-	6	0,483	-	0,207	-	0,429	5	26	0	
	132	25	12	-	5	0,480	-	0,200	-	0,417	4	24	0	
	165	21	11	6	5	0,524	0,286	0,238	0,545	0,455	3	-	0	
crl108	0	78	42	25	9	0,538	0,321	0,115	0,595	0,214	18	38	9	193
	65	67	38	22	8	0,567	0,328	0,119	0,579	0,211	15	45	9	

	110	60	33	19	7	0,550	0,317	0,117	0,576	0,212	11	40	9	
	138	55	31	18	7	0,564	0,327	0,127	0,581	0,226	-	-	-	
crl109	0	83	46	-	10	0,554	-	0,120	-	0,217	15	44	5	193
	71	69	39	-	9	0,565	-	0,130	-	0,231	13	41	-	
	148	56	31	-	9	0,554	-	0,161	-	0,290	11	39	-	
	180	49	27	16	-	0,551	0,327	-	0,593	-	-	-	-	
crl110	0	57	31	c14	9	0,544	0,246	0,158	0,452	0,290	9	32	10	193
	38	51	27	14	9	0,529	0,275	0,176	0,519	0,333	8	32	12	
	78	45	24	13	8	0,533	0,289	0,178	0,542	0,333	9	33	12	
crl111	0	67	37	-	9	0,552	-	0,134	-	0,243	9	38	9	193
	68	55	30	17	9	0,545	0,309	0,164	0,567	0,300	10	36	9	
	151	43	23	14	8	0,535	0,326	0,186	0,609	0,348	9	32	10	
	170	41	22	13	8	0,537	0,317	0,195	0,591	0,364	-	-	-	
crl112	0	50	28	-	8	0,560	-	0,160	-	0,286	10	36	10	193
	65	40	22	13	7	0,550	0,325	0,175	0,591	0,318	10	34	10	
	133	34	18	10	6	0,529	0,294	0,176	0,556	0,333	8	32	7	
crl113	0	c59	32	-	-	0,542	-	-	-	-	8	30	11	193
	70	49	27	-	7	0,551	-	0,143	-	0,259	9	29	12	
	148	39	21	-	6	0,538	-	0,154	-	0,286	8	27	10	
	188	34	19	-	6	0,559	-	0,176	-	0,316	-	-	-	
crl114	0	53	29	-	8	0,547	-	0,151	-	0,276	17	49	14	193
	60	43	24	14	6	0,558	0,326	0,140	0,583	0,250	12	38	11	
	120	36	19	11	6	0,528	0,306	0,167	0,579	0,316	7	27	8	
	180	c31	16	9	6	0,516	0,290	0,194	0,563	0,375	-	-	-	
crl115	***0***	51	28	-	7	0,549	-	0,137	-	0,250	8	41	-	193
	79	41	23	13	6	0,561	0,317	0,146	0,565	0,261	9	39	-	
	132	34	19	11	6	0,559	0,324	0,176	0,579	0,316	8	36	7	
crl116	0	47	29	-	9	0,617	-	0,191	-	0,310	7	28	6	193
	70	38	20	12	7	0,526	0,316	0,184	0,600	0,350	8	27	4	
	146	31	16	9	7	0,516	0,290	0,226	0,563	0,438	5	26	1	
crl117a	0	32	16	-	7	0,500	-	0,219	-	0,438	8	26	12	193
	60	28	13	-	7	0,464	-	0,250	-	0,538	8	28	6	
	125	23	10	-	6	0,435	-	0,261	-	0,600	6	29	1	
	155	20	9	-	5	0,450	-	0,250	-	0,556	5	-	0	
crl117c	0	16	7	-	4	0,438	-	0,250	-	0,571	0	10	0	193
	75	13	6	-	3	0,462	-	0,231	-	0,500	0	3	0	
	130	11	5	-	3	0,455	-	0,273	-	0,600	0	0	0	
crl118	0	32	17	9	6	0,531	0,281	0,188	0,529	0,353	11	33	8	193
	50	28	14	8	5	0,500	0,286	0,179	0,571	0,357	10	30	3	
	100	24	12	7	5	0,500	0,292	0,208	0,583	0,417	7	26	0	
crl135	0	78	43	24	8	0,551	0,308	0,103	0,558	0,186	8	39	9	193

	56	65	37	21	7	0,569	0,323	0,108	0,568	0,189	8	38	8	
	118	54	30	18	7	0,556	0,333	0,130	0,600	0,233	9	35	10	
crl136	0	58	32	18	8	0,552	0,310	0,138	0,563	0,250	11	32	9	193
	28	54	30	17	7	0,556	0,315	0,130	0,567	0,233	10	31	10	
	90	44	25	14	6	0,568	0,318	0,136	0,560	0,240	10	29	7	
	148	39	21	12	6	0,538	0,308	0,154	0,571	0,286	9	29	4	
crl137	0	38	20	-	6	0,526	-	0,158	-	0,300	5	26	c7	193
	60	32	17	9	6	0,531	0,281	0,188	0,529	0,353	4	25	4	
	135	26	13	7	4	0,500	0,269	0,154	0,538	0,308	4	22	1	
crl140a	0	57	30	-	9	0,526	-	0,158	-	0,300	6	26	10	193
	87	44	23	-	8	0,523	-	0,182	-	0,348	6	21	10	
	142	38	19	-	8	0,500	-	0,211	-	0,421	6	19	10	
	180	33	17	-	7	0,515	-	0,212	-	0,412	-	-	-	
crl140b	0	42	23	-	7	0,548	-	0,167	-	0,304	9	30	8	193
	80	33	17	-	6	0,515	-	0,182	-	0,353	6	27	8	
	150	29	14	-	6	0,483	-	0,207	-	0,429	2	26	6	
cru001a	0	78	43	-	10	0,551	-	0,128	-	0,233	8	41	9	195
	90	59	33	-	8	0,559	-	0,136	-	0,242	8	38	11	
	150	49	27	-	7	0,551	-	0,143	-	0,259	6	32	11	
	170	47	25	-	7	0,532	-	0,149	-	0,280	-	-	-	
cru001b	0	c40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	3	23	3	195
	70	34	17	11	6	0,500	0,324	0,176	0,647	0,353	2	21	1	
cru002a	0	21	11	6	4	0,524	0,286	0,190	0,545	0,364	4	23	1	195
	85	17	9	5	3	0,529	0,294	0,176	0,556	0,333	1	20	0	
	160	14	7	4	3	0,500	0,286	0,214	0,571	0,429	0	8	0	
cru003	0	66	38	22	7	0,576	0,333	0,106	0,579	0,184	21	49	13	195
	62	54	30	18	7	0,556	0,333	0,130	0,600	0,233	17	44	7	
	135	44	25	14	6	0,568	0,318	0,136	0,560	0,240	13	37	5	
cru006	0	49	26	-	8	0,531	-	0,163	-	0,308	13	43	13	195
	58	42	23	12	7	0,548	0,286	0,167	0,522	0,304	12	41	13	
	105	37	19	11	7	0,514	0,297	0,189	0,579	0,368	10	38	13	
	149	30	17	10	6	0,567	0,333	0,200	0,588	0,353	-	-	-	
cru008	0	83	46	28	10	0,554	0,337	0,120	0,609	0,217	13	46	12	193
	67	69	38	23	9	0,551	0,333	0,130	0,605	0,237	13	44	12	
	131	58	32	19	8	0,552	0,328	0,138	0,594	0,250	10	42	11	
cru009	0	54	31	-	8	0,574	-	0,148	-	0,258	15	35	11	195
	75	44	24	12	7	0,545	0,273	0,159	0,500	0,292	11	34	10	
	158	35	18	10	7	0,514	0,286	0,200	0,556	0,389	7	28	4	
cru010	0	78	43	23	11	0,551	0,295	0,141	0,535	0,256	12	-	7	195
	80	63	34	19	10	0,540	0,302	0,159	0,559	0,294	10	37	9	
	120	57	31	17	9	0,544	0,298	0,158	0,548	0,290	-	-	-	

cru011	0	42	23	13	8	0,548	0,310	0,190	0,565	0,348	11	37	13	195
	77	34	17	10	7	0,500	0,294	0,206	0,588	0,412	5	32	12	
	149	27	13	8	6	0,481	0,296	0,222	0,615	0,462	2	30	8	
cru012	0	68	38	-	8	0,559	-	0,118	-	0,211	c7	c39	-	195
	55	59	33	-	8	0,559	-	0,136	-	0,242	c7	c36	-	
	140	47	26	13	6	0,553	0,277	0,128	0,500	0,231	c7	32	6	
	180	41	22	12	6	0,537	0,293	0,146	0,545	0,273	-	-	-	
cru013	0	120	61	37	17	0,508	0,308	0,142	0,607	0,279	11	-	-	193/195
	90	99	51	32	15	0,515	0,323	0,152	0,627	0,294	10	35	1	
	157	82	43	27	12	0,524	0,329	0,146	0,628	0,279	10	31	5	
cru014	0	83	45	28	10	0,542	0,337	0,120	0,622	0,222	15	48	13	193
	75	68	38	24	9	0,559	0,353	0,132	0,632	0,237	13	44	12	
	137	57	33	19	8	0,579	0,333	0,140	0,576	0,242	9	40	10	
cru015	0	138	73	44	17	0,529	0,319	0,123	0,603	0,233	-	4	4	193
	90	112	60	-	15	0,536	-	0,134	-	0,250	-	12	1	
	150	95	53	25	13	0,558	0,263	0,137	0,472	0,245	11	23	0	
	180	88	49	23	12	0,557	0,261	0,136	0,469	0,245	-	-	-	
cru016	0	70	39	19	10	0,557	0,271	0,143	0,487	0,256	13	35	10	195
	90	54	29	16	8	0,537	0,296	0,148	0,552	0,276	10	33	10	
	158	45	23	14	8	0,511	0,311	0,178	0,609	0,348	10	33	9	
cru018	0	42	22	c12	7	0,524	0,286	0,167	0,545	0,318	8	33	9	195
	60	35	18	11	6	0,514	0,314	0,171	0,611	0,333	7	33	6	
cru019	0	49	27	-	8	0,551	-	0,163	-	0,296	6	33	6	195
	62	40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	6	32	8	
	128	34	18	10	7	0,529	0,294	0,206	0,556	0,389	7	32	9	
cru020	0	27	14	-	4	0,519	-	0,148	-	0,286	3	21	0	195
	75	21	11	7	3	0,524	0,333	0,143	0,636	0,273	1	23	0	
	120	19	10	6	3	0,526	0,316	0,158	0,600	0,300	0	21	0	
cru021	0	33	18	c9	6	0,545	0,273	0,182	0,500	0,333	7	31	4	195
	61	28	14	c7	5	0,500	0,212	0,179	0,500	0,357	6	28	3	
	120	24	12	6	5	0,500	0,250	0,208	0,500	0,417	6	27	0	
cru022	0	38	20	12	6	0,526	0,316	0,158	0,600	0,300	8	31	10	195
	71	32	16	10	6	0,500	0,313	0,188	0,625	0,375	9	32	9	
	153	26	13	8	5	0,500	0,308	0,192	0,615	0,385	8	30	5	
cru023	0	42	20	-	9	0,476	-	0,214	-	0,450	6	27	11	193
	70	36	18	-	8	0,500	-	0,222	-	0,444	5	26	8	
	100	33	16	-	7	0,485	-	0,212	-	0,438	-	-	5	
cru024	0	86	46	28	10	0,535	0,326	0,116	0,609	0,217	16	22	9	193
	78	72	40	24	9	0,556	0,333	0,125	0,600	0,225	9	-	-	
	158	56	31	19	8	0,554	0,339	0,143	0,613	0,258	4	-	-	
cru026a	0	72	38	-	10	0,528	-	0,139	-	0,263	20	37	7	193

	67	61	33	-	9	0,541	-	0,148	-	0,273	19	43	10	
	138	50	27	13	8	0,540	0,260	0,160	0,481	0,296	14	38	12	
	180	45	24	12	8	0,533	0,267	0,178	0,500	0,333	-	-	-	
cru026b	0	55	30	-	7	0,545	-	0,127	-	0,233	12	40	6	193
	60	46	24	-	7	0,522	-	0,152	-	0,292	6	30	6	
	129	37	20	9	6	0,541	0,243	0,162	0,450	0,300	7	28	5	
cru027	0	180	98	55	22	0,544	0,306	0,122	0,561	0,224	0	0	0	193
	85	153	81	c38	18	0,529	0,248	0,118	0,469	0,222	0	7	0	
	140	135	73	-	17	0,541	-	0,126	-	0,233	0	19	0	
	197	127	64	34	17	0,504	0,268	0,134	0,531	0,266	-	-	-	
cru030	0	116	61	37	14	0,526	0,319	0,121	0,607	0,230	9	27	11	193 ?
	90	96	52	31	11	0,542	0,323	0,115	0,596	0,212	11	32	12	
	152	81	45	26	10	0,556	0,321	0,123	0,578	0,222	12	34	11	
cru031	0	135	73	-	13	0,541	-	0,096	-	0,178	11	29	6	193
	76	111	62	-	13	0,559	-	0,117	-	0,210	12	43	3	
	134	95	54	30	11	0,568	0,3157895	0,116	0,556	0,204	9	39	2	
	175	89	50	27	10	0,562	0,3033708	0,112	0,540	0,200	-	-	-	
cru035a	0	168	89	-	19	0,530	-	0,113	-	0,213	0	5	8	193
	90	138	76	-	16	0,551	-	0,116	-	0,211	2	30	1	
	150	118	68	-	13	0,576	-	0,110	-	0,191	6	47	0	
	180	105	62	35	13	0,590	0,333	0,124	0,565	0,210	-	-	-	
cru035b	0	22	10	-	6	0,455	-	0,273	-	0,600	2	22	0	193
	55	19	9	-	5	0,474	-	0,263	-	0,556	1	15	0	
	120	16	7	-	5	0,438	-	0,313	-	0,714	0	5	0	
cru036	0	51	29	-	7	0,569	-	0,137	-	0,241	11	31	10	193/195
	70	42	23	-	6	0,548	-	0,143	-	0,261	13	32	10	
	157	33	18	10	6	0,545	0,303	0,182	0,556	0,333	7	28	6	
cru037a	0	23	11	6	5	0,478	0,261	0,217	0,545	0,455	8	29	0	193/195
	55	20	9	5	5	0,450	0,250	0,250	0,556	0,556	3	22	0	
	110	17	8	5	4	0,471	0,294	0,235	0,625	0,500	1	12	0	
	210	14	6	4	4	0,429	0,286	0,286	0,667	0,667	0	0	0	
cru038	0	34	15	-	8	0,441	-	0,235	-	0,533	4	24	12	193/195
	50	31	13	-	8	0,419	-	0,258	-	0,615	4	25	10	
	98	28	12	8	7	0,429	0,286	0,250	0,667	0,583	-	-	-	
cru039	0	74	41	21	9	0,554	0,284	0,122	0,512	0,220	13	31	5	193/195
	74	60	33	18	8	0,550	0,300	0,133	0,545	0,242	12	28	7	
	127	51	28	16	7	0,549	0,314	0,137	0,571	0,250	12	26	7	
cru040	0	113	61	-	14	0,540	-	0,124	-	0,230	16	46	2	193/195
	80	94	53	28	13	0,564	0,298	0,138	0,528	0,245	14	45	4	
	160	75	42	24	11	0,560	0,320	0,147	0,571	0,262	12	41	9	
	190	69	38	21	11	0,551	0,304	0,159	0,553	0,289	-	-	-	

cru041	0	92	51	29	11	0,554	0,315	0,120	0,569	0,216	8	21	8	193/195
	45	82	45	24	10	0,549	0,293	0,122	0,533	0,222	10	31	6	
	99	71	39	22	9	0,549	0,310	0,127	0,564	0,231	9	36	9	
cru042	0	75	41	-	10	0,547	-	0,133	-	0,244	10	48	9	193/195
	57	64	35	c18	8	0,547	0,281	0,125	0,514	0,229	9	45	9	
	120	54	29	17	7	0,537	0,315	0,130	0,586	0,241	7	39	9	
	180	c44	24	c12	7	0,545	0,273	0,159	0,500	0,292	-	-	-	
cru043	0	64	35	-	9	0,547	-	0,141	-	0,257	8	36	11	193/195
	55	57	32	-	8	0,561	-	0,140	-	0,250	5	31	10	
	105	49	27	15	8	0,551	0,306	0,163	0,556	0,296	4	26	8	
	155	43	22	c12	7	0,512	0,279	0,163	0,545	0,318	-	-	-	
cru044	0	79	45	-	8	0,570	-	0,101	-	0,178	12	46	10	193/195
	74	65	36	-	7	0,554	-	0,108	-	0,194	12	44	14	
	153	52	29	14	7	0,558	0,269	0,135	0,483	0,241	15	41	13	
	180	49	26	14	6	0,531	0,286	0,122	0,538	0,231	-	-	-	
cru045	0	108	57	34	16	0,528	0,315	0,148	0,596	0,281	10	30	11	193/195
	80	89	47	29	14	0,528	0,326	0,157	0,617	0,298	11	33	12	
	140	76	40	24	12	0,526	0,316	0,158	0,600	0,300	12	30	12	
	180	c65	34	22	12	0,523	0,338	0,185	0,647	0,353	-	-	-	
cru046	0	53	27	-	8	0,509	-	0,151	-	0,296	12	33	12	193/195
	80	42	22	-	7	0,524	-	0,167	-	0,318	13	33	10	
cru047	0	140	74	42	20	0,529	0,300	0,143	0,568	0,270	8	16	0	193/195
	105	107	58	31	16	0,542	0,290	0,150	0,534	0,276	5	35	0	
	160	92	46	28	14	0,500	0,304	0,152	0,609	0,304	5	33	0	
cru048	0	63	35	-	8	0,556	-	0,127	-	0,229	14	40	13	193/195
	80	49	26	-	8	0,531	-	0,163	-	0,308	11	36	11	
	154	40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	8	32	7	
cru049	0	43	22	13	9	0,512	0,302	0,209	0,591	0,409	10	31	13	193/195
	75	36	18	11	8	0,500	0,306	0,222	0,611	0,444	9	26	13	
	120	32	15	9	7	0,469	0,281	0,219	0,600	0,467	7	26	10	
cru050	0	62	35	18	7	0,565	0,290	0,113	0,514	0,200	9	43	9	193/195
	60	52	29	16	7	0,558	0,308	0,135	0,552	0,241	8	36	7	
	129	42	24	13	6	0,571	0,310	0,143	0,542	0,250	6	31	6	
	145	40	23	12	6	0,575	0,300	0,150	0,522	0,261	6	30	4	
cru051	0	93	47	-	13	0,505	-	0,140	-	0,277	13	35	11	193/195
	65	80	42	-	12	0,525	-	0,150	-	0,286	10	36	9	
	140	66	35	-	11	0,530	-	0,167	-	0,314	10	34	10	
cru052	0	63	35	-	9	0,556	-	0,143	-	0,257	11	34	9	193/195
	70	52	28	14	9	0,538	0,269	0,173	0,500	0,321	7	28	12	
	116	46	24	13	9	0,522	0,283	0,196	0,542	0,375	7	27	12	
	148	42	21	12	8	0,500	0,286	0,190	0,571	0,381	7	28	13	

cru053a	0	57	30	-	10	0,526	-	0,175	-	0,333	15	40	14	193/195
	50	51	28	-	9	0,549	-	0,176	-	0,321	14	37	11	
	93	44	24	-	8	0,545	-	0,182	-	0,333	12	34	8	
cru053b	0	38	19	13	9	0,500	0,342	0,237	0,684	0,474	8	33	11	193/195
	65	32	16	10	6	0,500	0,313	0,188	0,625	0,375	7	31	10	
	133	25	13	9	5	0,520	0,360	0,200	0,692	0,385	4	27	6	
cru053c	0	20	9	-	4	0,450	-	0,200	-	0,444	6	23	0	193/195
	58	17	8	c6	4	0,471	0,353	0,235	0,750	0,500	3	14	0	
	131	14	7	5	3	0,500	0,357	0,214	0,714	0,429	0	4	0	
cru053d	0	25	12	-	5	0,480	-	0,200	-	0,417	4	23	1	193/195
cru054	0	44	23	-	8	0,523	-	0,182	-	0,348	14	32	13	193
	29	41	21	-	7	0,512	-	0,171	-	0,333	14	32	11	
	79	36	19	-	6	0,528	-	0,167	-	0,316	14	31	13	
cru055	0	60	33	-	9	0,550	-	0,150	-	0,273	14	32	12	193/195
	23	57	31	-	8	0,544	-	0,140	-	0,258	16	33	12	
	92	46	25	12	7	0,543	0,261	0,152	0,480	0,280	14	33	12	
cru056a	0	107	56	32	15	0,523	0,299	0,140	0,571	0,268	9	39	9	193/195
	52	95	50	29	13	0,526	0,305	0,137	0,580	0,260	9	42	9	
	101	81	43	23	12	0,531	0,284	0,148	0,535	0,279	9	47	10	
	167	c69	39	21	11	0,565	0,304	0,159	0,538	0,282	-	-	-	
cru057a	0	66	36	-	9	0,545	-	0,136	-	0,250	9	37	12	195
	38	58	32	-	9	0,552	-	0,155	-	0,281	10	37	12	
	115	47	26	-	7	0,553	-	0,149	-	0,269	10	36	-	
cru057b	0	65	35	-	10	0,538	-	0,154	-	0,286	c7	41	c6	195
	65	56	30	-	9	0,536	-	0,161	-	0,300	-	36	c5	
	130	46	24	-	8	0,522	-	0,174	-	0,333	-	c30	c4	
cru076a	0	154	78	-	22	0,506	-	0,143	-	0,282	12	19	12	193
	85	131	68	-	20	0,519	-	0,153	-	0,294	9	26	11	
	152	112	58	35	17	0,518	0,313	0,152	0,603	0,293	8	30	15	
	180	106	54	32	17	0,509	0,302	0,160	0,593	0,315	-	-	-	
cru077a	0	184	92	47	24	0,500	0,255	0,130	0,511	0,261	0	7	0	193
	50	165	84	43	22	0,509	0,261	0,133	0,512	0,262	0	0	0	
	110	139	75	36	19	0,540	0,259	0,137	0,480	0,253	0	0	0	
	205	c120	62	c30	16	0,517	0,250	0,133	0,484	0,258	-	-	-	
cru077b	0	53	29	-	6	0,547	-	0,113	-	0,207	8	33	10	193
	50	48	27	-	5	0,563	-	0,104	-	0,185	-	32	10	
	105	43	24	-	4	0,558	-	0,093	-	0,167	-	30	8	
cru078	0	116	61	35	15	0,526	0,302	0,129	0,574	0,246	13	24	2	195
	56	107	59	-	13	0,551	-	0,121	-	0,220	17	41	5	
	149	83	44	-	11	0,530	-	0,133	-	0,250	14	50	10	
	180	77	39	-	10	0,506	-	0,130	-	0,256	-	-	-	

cru079	0	159	84	-	18	0,528	-	0,113	-	0,214	0	-	0	193/195
	90	131	67	-	17	0,511	-	0,130	-	0,254	3	-	0	
	170	109	59	32	12	0,541	0,294	0,110	0,542	0,203	7	13	0	
	205	100	54	29	11	0,540	0,290	0,110	0,537	0,204	-	-	-	
cru080	0	121	62	-	15	0,512	-	0,124	-	0,242	6	0	3	195
	91	95	52	-	13	0,547	-	0,137	-	0,250	9	13	7	
	157	83	45	-	11	0,542	-	0,133	-	0,244	13	27	9	
	180	78	42	-	11	0,538	-	0,141	-	0,262	-	-	-	
cru082	0	40	21	-	7	0,525	-	0,175	-	0,333	9	29	10	195
	42	35	19	-	6	0,543	-	0,171	-	0,316	7	25	8	
	158	26	13	-	5	0,500	-	0,192	-	0,385	4	22	2	
cru083	0	96	53	31	10	0,552	0,323	0,104	0,585	0,189	20	48	10	193
	95	74	43	23	9	0,581	0,311	0,122	0,535	0,209	22	53	12	
	155	62	35	19	8	0,565	0,306	0,129	0,543	0,229	19	48	12	
cru084	0	34	17	10	8	0,500	0,294	0,235	0,588	0,471	6	20	7	195
	70	28	13	9	7	0,464	0,321	0,250	0,692	0,538	5	22	3	
	150	23	10	-	6	0,435	-	0,261	-	0,600	1	23	0	
cru085	0	37	19	-	8	0,514	-	0,216	-	0,421	6	29	13	193
	70	30	15	9	7	0,500	0,300	0,233	0,600	0,467	4	28	12	
	140	25	12	8	7	0,480	0,320	0,280	0,667	0,583	1	28	7	
cru086	0	28	15	9	5	0,536	0,321	0,179	0,600	0,333	6	27	2	193
	70	24	12	8	5	0,500	0,333	0,208	0,667	0,417	2	19	0	
	143	19	9	7	4	0,474	0,368	0,211	0,778	0,444	0	13	0	
	180	16	8	6	4	0,500	0,375	0,250	0,750	0,500	0	5	0	
cru088a	0	187	97	52	22	0,519	0,278	0,118	0,536	0,227	8	0	0	193
	95	156	84	43	19	0,538	0,276	0,122	0,512	0,226	9	14	0	
	170	129	72	34	17	0,558	0,264	0,132	0,472	0,236	12	34	0	
	195	124	69	34	16	0,556	0,274	0,129	0,493	0,232	-	-	-	
Moyenne						*0,53*	*0,31*	*0,16*	*0,58*	*0,31*				
Variance						*0,0010*	*0,0006*	*0,0016*	*0,0028*	*0,0097*				
Ecart type						*0,032*	*0,024*	*0,040*	*0,053*	*0,099*				
Coef. Var.						*6,01*	*7,97*	*24,55*	*9,19*	*31,45*				
Shapiro-Wilk W						0,9247	0,9855	0,9332	0,9771	0,8756				
p(normal)						*2,012E-15*	*0,003996*	*2,405E-14*	*9,832E-05*	*8,482E-20*				

Tableau 45. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *T. compsum* [M].

N°	α	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	Banc n°
crl010b	0	c34	13	-	11	0,382	-	0,324	-	0,846	193
	90	27	11	-	8	0,407	-	0,296	-	0,727	
	140	24	10	-	7	0,417	-	0,292	-	0,700	
crl012b	0	23	10	-	7	0,435	-	0,304	-	0,700	193
	90	18	8	4	5	0,444	0,222	0,278	0,500	0,625	
	128	16	7	4	4	0,438	0,250	0,250	0,571	0,571	
crl023b	0	29	11	-	9	0,379	-	0,310	-	0,818	193

	90	24	10	-	7	0,417	-	0,292	-	0,700	
	135	21	9	-	6	0,429	-	0,286	-	0,667	
	180	19	8	-	5	0,421	-	0,263	-	0,625	
crl053b	0	35	14	-	11	0,400	-	0,314	-	0,786	193
	90	29	12	-	8	0,414	-	0,276	-	0,667	
	132	27	11	-	7	0,407	-	0,259	-	0,636	
	190	23	10	-	6	0,435	-	0,261	-	0,600	
crl080	0	31	12	7	11	0,387	0,226	0,355	0,583	0,917	193
	70	28	12	-	9	0,429	-	0,321	-	0,750	
	160	22	9	-	7	0,409	-	0,318	-	0,778	
	180	20	8	-	6	0,400	-	0,300	-	0,750	
crl082b	0	32	12	7	10	0,375	0,219	0,313	0,583	0,833	193
	51	28	11	6	8	0,393	0,214	0,286	0,545	0,727	
	100	25	11	6	6	0,440	0,240	0,240	0,545	0,545	
	160	21	9	5	6	0,429	0,238	0,286	0,556	0,667	
crl090a	0	20	8	6	6	0,400	0,300	0,300	0,750	0,750	193
	80	18	8	-	5	0,444	-	0,278	-	0,625	
	160	15	7	-	3	0,467	-	0,200	-	0,429	
crl092	0	33	12	8	11	0,364	0,242	0,333	0,667	0,917	193
	72	29	11	7	10	0,379	0,241	0,345	0,636	0,909	
	125	25	10	6	8	0,400	0,240	0,320	0,600	0,800	
	188	22	9	5	6	0,409	0,227	0,273	0,556	0,667	
crl093	0	28	11	7	10	0,393	0,250	0,357	0,636	0,909	193
	76	24	10	6	7	0,417	0,250	0,292	0,600	0,700	
	137	21	9	5	6	0,429	0,238	0,286	0,556	0,667	
	205	17	7	4	5	0,412	0,235	0,294	0,571	0,714	
crl094	0	29	12	7	8	0,414	0,241	0,276	0,583	0,667	193
	71	25	11	6	7	0,440	0,240	0,280	0,545	0,636	
	125	22	10	6	6	0,455	0,273	0,273	0,600	0,600	
	153	20	9	5	5	0,450	0,250	0,250	0,556	0,556	
crl095	0	35	14	8	10	0,400	0,229	0,286	0,571	0,714	193
	60	30	13	7	9	0,433	0,233	0,300	0,538	0,692	
	110	26	12	6	7	0,462	0,231	0,269	0,500	0,583	
	180	22	10	5	6	0,455	0,227	0,273	0,500	0,600	
crl096	0	33	13	8	11	0,394	0,242	0,333	0,615	0,846	193
	56	30	12	7	9	0,400	0,233	0,300	0,583	0,750	
	110	27	11	7	8	0,407	0,259	0,296	0,636	0,727	
	180	22	10	6	7	0,455	0,273	0,318	0,600	0,700	
crl097	0	31	12	8	9	0,387	0,258	0,290	0,667	0,750	193
	52	27	11	7	8	0,407	0,259	0,296	0,636	0,727	
	97	24	10	6	6	0,417	0,250	0,250	0,600	0,600	

	165	20	9	5	6	0,450	0,250	0,300	0,556	0,667	
crl098	0	28	11	6	9	0,393	0,214	0,321	0,545	0,818	193
	70	23	10	5	7	0,435	0,217	0,304	0,500	0,700	
	130	20	9	-	6	0,450	-	0,300	-	0,667	
	195	17	8	4	5	0,471	0,235	0,294	0,500	0,625	
crl101e	0	34	13	-	11	0,382	-	0,324	-	0,846	193
	90	25	11	6	6	0,440	0,240	0,240	0,545	0,545	
	138	23	11	-	6	0,478	-	0,261	-	0,545	
crl101f	0	34	13	-	11	0,382	-	0,324	-	0,846	193
	9	29	11	-	9	0,379	-	0,310	-	0,818	
	122	27	11	-	8	0,407	-	0,296	-	0,727	
	260	19	8	4	4	0,421	0,211	0,211	0,500	0,500	
crl101g	0	16	7	4	4	0,438	0,250	0,250	0,571	0,571	193
	90	14	6	-	3	0,429	-	0,214	-	0,500	
	120	12	5	-	3	0,417	-	0,250	-	0,600	
crl101h	0	17	7	-	5	0,412	-	0,294	-	0,714	193
	90	13	6	-	3	0,462	-	0,231	-	0,500	
crl102c	0	26	11	-	7	0,423	-	0,269	-	0,636	193
	60	22	10	-	c6	0,455	-	0,273	-	0,600	
crl103c	0	23	10	-	6	0,435	-	0,261	-	0,600	193
	47	20	9	-	5	0,450	-	0,250	-	0,556	
	90	18	8	-	4	0,444	-	0,222	-	0,500	
	128	16	7	-	4	0,438	-	0,250	-	0,571	
crl103d	0	25	9	-	8	0,360	-	0,320	-	0,889	193
	50	22	9	6	7	0,409	0,273	0,318	0,667	0,778	
	110	19	8	5	6	0,421	0,263	0,316	0,625	0,750	
	180	17	7	4	5	0,412	0,235	0,294	0,571	0,714	
crl104a	0	33	14	8	10	0,424	0,242	0,303	0,571	0,714	193
	90	27	12	7	8	0,444	0,259	0,296	0,583	0,667	
	215	20	9	5	6	0,450	0,250	0,300	0,556	0,667	
crl104b	0	30	12	6	9	0,400	0,200	0,300	0,500	0,750	193
	65	26	11	6	7	0,423	0,231	0,269	0,545	0,636	
	150	21	9	5	5	0,429	0,238	0,238	0,556	0,556	
	180	19	9	5	5	0,474	0,263	0,263	0,556	0,556	
crl119	0	33	13	9	10	0,394	0,273	0,303	0,692	0,769	193
	55	29	12	7	9	0,414	0,241	0,310	0,583	0,750	
	120	25	10	6	8	0,400	0,240	0,320	0,600	0,800	
crl120	0	32	13	-	10	0,406	-	0,313	-	0,769	193
	61	28	11	7	9	0,393	0,250	0,321	0,636	0,818	
	140	23	9	6	7	0,391	0,261	0,304	0,667	0,778	
	180	20	8	5	6	0,400	0,250	0,300	0,625	0,750	

crl121	0	31	13	8	10	0,419	0,258	0,323	0,615	0,769	193
	70	26	11	7	8	0,423	0,269	0,308	0,636	0,727	
	150	21	10	5	6	0,476	0,238	0,286	0,500	0,600	
crl122	0	26	11	-	8	0,423	-	0,308	-	0,727	193
	80	22	9	6	6	0,409	0,273	0,273	0,667	0,667	
	138	19	8	5	5	0,421	0,263	0,263	0,625	0,625	
crl123	0	27	10	7	9	0,370	0,259	0,333	0,700	0,900	193
	61	23	10	6	7	0,435	0,261	0,304	0,600	0,700	
	140	19	8	5	6	0,421	0,263	0,316	0,625	0,750	
crl124	0	32	12	8	10	0,375	0,250	0,313	0,667	0,833	193
	64	28	12	7	8	0,429	0,250	0,286	0,583	0,667	
	140	23	10	6	6	0,435	0,261	0,261	0,600	0,600	
	190	21	9	5	5	0,429	0,238	0,238	0,556	0,556	
crl130	0	25	11	6	7	0,440	0,240	0,280	0,545	0,636	193
	83	21	9	5	6	0,429	0,238	0,286	0,556	0,667	
	170	16	7	4	4	0,438	0,250	0,250	0,571	0,571	
crl140c	0	21	9	-	6	0,429	-	0,286	-	0,667	193
	70	18	8	-	5	0,444	-	0,278	-	0,625	
	130	15	7	-	4	0,467	-	0,267	-	0,571	
crl141c	0	19	8	-	6	0,421	-	0,316	-	0,750	193
	120	15	5	-	4	0,333	-	0,267	-	0,800	
crl142	0	16	7	4	5	0,438	0,250	0,313	0,571	0,714	193
	70	13	6	4	4	0,462	0,308	0,308	0,667	0,667	
cru002b	0	29	11	-	9	0,379	-	0,310	-	0,818	195
	70	24	11	-	8	0,458	-	0,333	-	0,727	
	167	19	9	-	6	0,474	-	0,316	-	0,667	
cru007	0	33	14	c7	10	0,424	0,212	0,303	0,500	0,714	195
	90	27	11	6	8	0,407	0,222	0,296	0,545	0,727	
	192	21	9	5	5	0,429	0,238	0,238	0,556	0,556	
cru037b	0	35	13	8	12	0,371	0,229	0,343	0,615	0,923	193/195
	90	29	12	7	9	0,414	0,241	0,310	0,583	0,750	
	180	24	10	5	7	0,417	0,208	0,292	0,500	0,700	
cru056b	0	15	6	-	4	0,400	-	0,267	-	0,667	193/195
	120	11	5	c3	3	0,455	0,273	0,273	0,600	0,600	
cru058	0	34	13	7	11	0,382	0,206	0,324	0,538	0,846	193/195
	90	28	12	7	9	0,429	0,250	0,321	0,583	0,750	
	151	24	10	5	7	0,417	0,208	0,292	0,500	0,700	
	199	21	9	-	6	0,429	-	0,286	-	0,667	
cru059	0	34	13	-	11	0,382	-	0,324	-	0,846	193/195
	90	28	12	6	8	0,429	0,214	0,286	0,500	0,667	
	138	25	11	-	7	0,440	-	0,280	-	0,636	

	201	20	10	-	5	0,500	-	0,250	-	0,500	
cru060	0	37	15	8	12	0,405	0,216	0,324	0,533	0,800	193/195
	90	31	13	7	9	0,419	0,226	0,290	0,538	0,692	
	160	26	11	7	7	0,423	0,269	0,269	0,636	0,636	
	210	22	10	6	6	0,455	0,273	0,273	0,600	0,600	
cru061	0	17	6	-	5	0,353	-	0,294	-	0,833	195
	40	16	6	4	5	0,375	0,250	0,313	0,667	0,833	
	135	12	5	3	4	0,417	0,250	0,333	0,600	0,800	
Moyenne						0,42	0,24	0,29	0,58	0,70	
Variance						0,0008	0,0004	0,0009	0,0029	0,0107	
Ecart type						0,029	0,020	0,029	0,054	0,103	
Coef. Var.						6,77	8,26	10,25	9,28	14,85	
Shapiro-Wilk W						0,9951	0,9744	0,9801	0,9581	0,9874	
p(normal)						*0,9248*	*0,07914*	*0,04149*	*0,006217*	*0,2387*	

Tableau 46. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *T. compsum* [m].

Description

Les macroconques [M]

Les spécimens étudiés montrent une section subrectrangulaire (Fig. 178), avec globalement une coquille involute (*O/D* entre 0,09 et 0,31, moyenne 0,16), relativement comprimée (*E/D* compris entre 0,24 et 0,38, moyenne 0,31) et à tours relativement hauts (*H/D* compris entre 0,42 et 0,62, moyenne 0,53 ; *E/H* compris entre 0,45 et 0,78, moyenne 0,58). Les spécimens adultes, reconnaissables à la disparition de leur costulation secondaire et parfois de leur tuberculation, ont des diamètres qui varient de 90 à 187 mm (taille maximale observée chez le spécimen n°cru088a, Pl. 98, Fig. 1). La loge d'habitation, lorsqu'elle est complète, occupe approximativement le dernier demi-tour. Les diagrammes bivariés concernant la croissance des paramètres dimensionnels de la coquille *H*, *E* et *O* en fonction du diamètre (Fig. 179-181) montrent dans tous les cas des nuages de points homogènes (avec R^2 toujours très élevé >0,9) autour de la courbe moyenne. La croissance de ces paramètres est allométrique, et correspond à la relation $Y=bD^a$ ($p(a=1)$<0,05).

L'ornementation consiste en côtes principales, régulièrement polyfurquées vers le milieu des flancs au niveau d'un point d'inflexion, en clavis péri-ventraux, et en petits tubercules siphonaux. En moyenne, le nombre de côtes (Fig. 182-183) augmente régulièrement jusqu'à environ 80 mm de diamètre, pour diminuer au-delà. Le nombre de tubercules augmente quant à lui plus rapidement et atteint son maximum dès *D*=70 mm en moyenne (Fig. 184). En fonction de l'ornementation, quatre stades peuvent être décrits au cours de l'ontogenèse :

- Stade 1 lisse : jusqu'à *D*=15 mm environ, les macroconques et microconques ne sont pas discernables et ne montrent aucune ornementation (sur les diagrammes bivariés de *H*, *E* et *O=f(D)*, les nuages de points sont confondus). L'enroulement est assez évolute (*O/D* compris entre 0,25 et 0,35 ; *H/D* généralement compris entre 0,35 et 0,50), la section des tours est ovale, haute et relativement comprimée avec des flancs légèrement arrondis. Le mur ombilical est peu élevé, vertical, avec un rebord arrondi.

- Stade 2 « pichleri » : ce stade est nommé ainsi par sa forte analogie avec l'ornementation de *Taramelliceras pichleri* (Oppel, 1863) (Zone à Bimammatum, Oxfordien supérieur). A partir d'environ *D*=15 mm les côtes secondaires apparaissent en premier (Fig. 182). Elles sont toutes identiques et situées dans un premier temps à proximité du rebord latéro-ventral de la coquille, mais elles s'étendent ensuite progressivement en direction de la moitié supérieure des flancs. Les côtes s'interrompent au niveau de l'épaulement latéro-ventral en formant un léger renflement mais pas de véritable tubercule. En parallèle, de petits tubercules siphonaux apparaissent sur le ventre arrondi en nombre sensiblement équivalent à

celui des côtes secondaires. Cette ligne de tubercules siphonaux est séparée des renflements latéro-ventraux de la terminaison des côtes secondaires par une bande lisse. Ensuite, à *D*=20 mm environ, les côtes primaires apparaissent à proximité du rebord ombilical sur la moitié inférieure des flancs (Fig. 183) ; elles sont assez renflées et légèrement flexueuses. Sur la moitié supérieure des flancs, les côtes primaires et secondaires ne sont pas discernables entre elles. Entre deux côtes primaires le nombre de côtes secondaires est variable, de 2 à 8, et globalement le nombre de côtes secondaires intercalées entre deux côtes primaires diminue avec la croissance. A *D*=20 mm, on compte généralement entre 15 et 25 côtes par demi-tour dans la moitié supérieure des flancs.

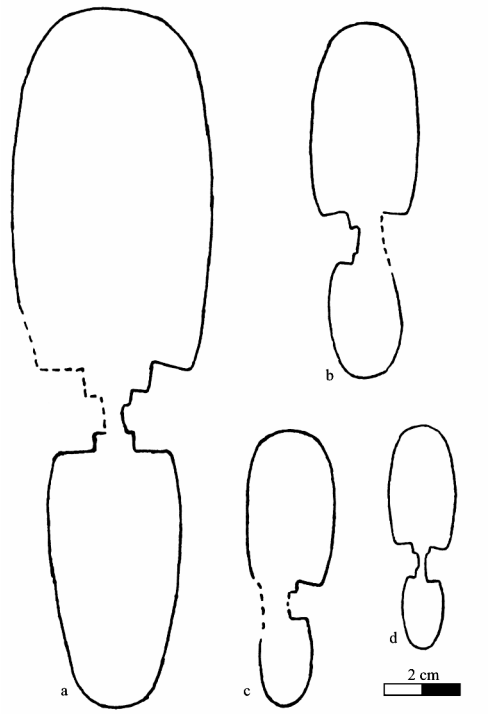


Figure 178. *Taramelliceras compsum* [M], sections, ×1 ; **a :** spécimen n°cru088, coll. Boselli ; **b :** spécimen n°crl026, coll. Baudouin ; **c :** spécimen n°crl135, coll. Baudouin ; **d :** spécimen n°crl136, coll. Baudouin.

- Stade 3 « pseudoflexuosum » : à partir de 30 à 40 mm de diamètre environ, des tubercules remplacent indistinctement la terminaison épaissie de certaines côtes primaires, ou secondaires, sur le rebord latéro-ventral. Leur force et leur nombre sont très variables. On compte ainsi entre 4 et 15 tubercules par demi-tour à *D*=50 mm (Fig. 184). Tout d'abord petits, ronds ou légèrement étirés radialement, ces tubercules peuvent conserver cet aspect bulliforme (morphe *pseudoflexuosum*), mais ils peuvent se renforcer parfois très fortement chez d'autres spécimens, s'étirer dans le sens de l'enroulement jusqu'à absorber la terminaison de faisceaux de 2 à 3 côtes, et devenir claviforme (morphe *compsum*). Les côtes primaires sont assez flexueuses et proverses dans la moitié inférieure des flancs, puis elles s'infléchissent parfois brutalement à mi-flanc où elles peuvent montrer un léger renflement, avant de devenir radiales ou légèrement concaves sur la moitié supérieure des flancs. Leur nombre est très variable, entre 5 et 15 par demi-tour, voire plus suivant les spécimens (Fig. 183). Par comparaison avec le stade 2, la costulation est globalement plus fine et plus dense. A *D*=40 mm on compte généralement entre 25 et 35 côtes dans la moitié supérieure des flancs, et entre 30 et 50 à *D*=60 mm (Fig. 182).

- Stade 4 adulte : ce stade correspond approximativement à la loge d'habitation des spécimens adultes (*D*>80 mm environ). Il est caractérisé par la forte atténuation puis la disparition des côtes secondaires (Fig. 182), ainsi que par une atténuation fréquente (mais pas

systématique) de la tuberculation (Fig. 184) et des côtes primaires (Fig. 183). Ce stade est très variable : à côté de spécimens qui deviennent entièrement lisses aux grands diamètres (n°cru015, Pl. 96, Fig. 3 ; cru088a, Pl. 98, Fig. 1), on observe des spécimens dont la tuberculation reste particulièrement vigoureuse (n°cru076, Pl. 97, Fig. 3).
Le péristome, rarement conservé chez les macroconques, est sinueux avec un léger bec ventral (spécimen n°cru088a, Pl. 98, Fig. 1).

Les microconques [m]
Les microconques de *Taramelliceras compsum* montrent tous une morphologie de type « *Glochiceras* », avec une coquille de petite taille (*D* max observé : 37 mm chez le n°cru060, Pl. 98, Fig. 9), très peu ornée. Si les tours internes des deux dimorphes sont strictement identiques jusqu'à *D*=15 mm, au stade adulte les microconques sont toujours plus évolutes que les macroconques (Fig. 181) avec un rapport *O/D* qui croît de 0,25 à 0,35. Chez les spécimens complets, le stade adulte est caractérisé par la contraction en hauteur de tour de la loge d'habitation et surtout par la présence d'apophyses jugales. Comme chez les macroconques, la loge d'habitation occupe environ un demi tour. Les diagrammes bivariés établis à partir des paramètres de construction de la coquille (Fig. 179 à 181), montrent que les courbes moyennes des microconques répondent à la relation d'allométrie de type $Y=bD^a$ ($p(a=1)<<0,05$). Au cours de l'ontogenèse il existe deux stades :

- Stade 1 lisse : jusqu'à *D*=15 mm environ, les individus macroconques et microconques ne montrent aucune différence perceptible (cf. supra).

- Stade 2 « crenosum » : au-delà de *D*=15 mm environ, les microconques se différencient fortement de leurs équivalents macroconques. L'enroulement devient nettement plus évolute (Fig. 181), tandis que la croissance en hauteur et en épaisseur de tour diminue (à *D*=35 mm : $0,37<H/D<0,43$ et $0,20<E/D<0,26$). Le mur ombilical est vertical, peu élevé, avec un rebord légèrement arrondi ou anguleux. La section reste ovale (*E/H* compris entre 0,50 et 0,75) avec des flancs légèrement arrondis et un ventre bombé. L'ornementation est absente ou très peu marquée, et elle n'est perceptible quasiment que sur la loge d'habitation. Lorsqu'elle est visible, elle se caractérise essentiellement par la présence de crénulations sur la région ventrale, souvent mieux marquées à l'approche du péristome, tandis que sur les flancs on distingue parfois de faibles stries falciformes. D'abord proverses, ces stries forment ensuite parfois un renflement au tiers inférieur des flancs, puis deviennent fortement rétroverses et concaves dans la partie supérieure des flancs. Au niveau du premier tiers des flancs, les renflements, lorsqu'ils sont présents, sont disposés le long d'un sillon très faiblement marqué, et déterminent une série de dépressions à peine plus accentuées à l'approche du péristome.
Le péristome montre des apophyses spatulées très développées. Elles sont souvent creusées dans leur première moitié par une gouttière très nette située dans le prolongement du sillon parfois visible sur la loge d'habitation. La gouttière aperturale est bordée par un important bourrelet du côté interne. Les apophyses sont souvent courbées vers l'intérieur jusqu'à parfois recouvrir légèrement le tour de spire précédent.

Variabilité
Outre la distinction en deux dimorphes macro- et microconques, la variabilité observée chez les *T. compsum* de la Montagne de Crussol porte essentiellement sur le diamètre d'apparition des différents stades, la taille adulte, ainsi que sur la vigueur de l'ornementation des macroconques. Les macroconques sont ceux qui montrent des plus fortes variations entre individus. L'ensemble des paramètres dimensionnels montre également certaines variations dans la morphologie des coquilles, en particulier en ce qui concerne l'ouverture de l'ombilic et l'épaisseur relative de la section.

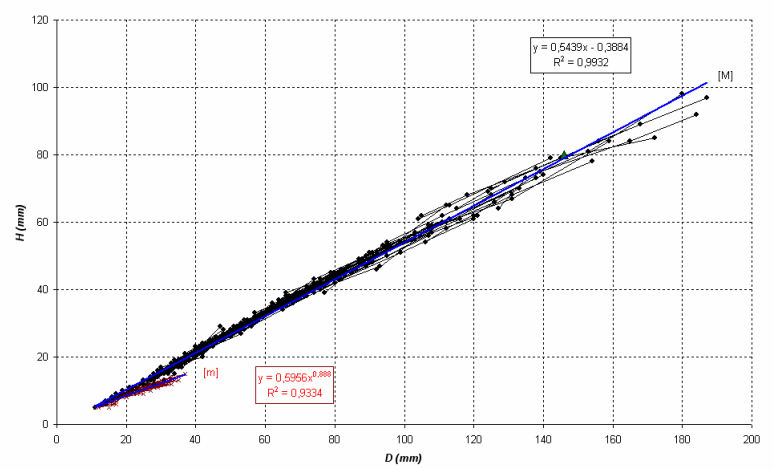


Figure 179. Diagrammes bivariés de *H=f(D)* pour *Taramelliceras compsum* (en noir les macroconques, en rouge les microconques). Le triangle vert indique le lectotype.

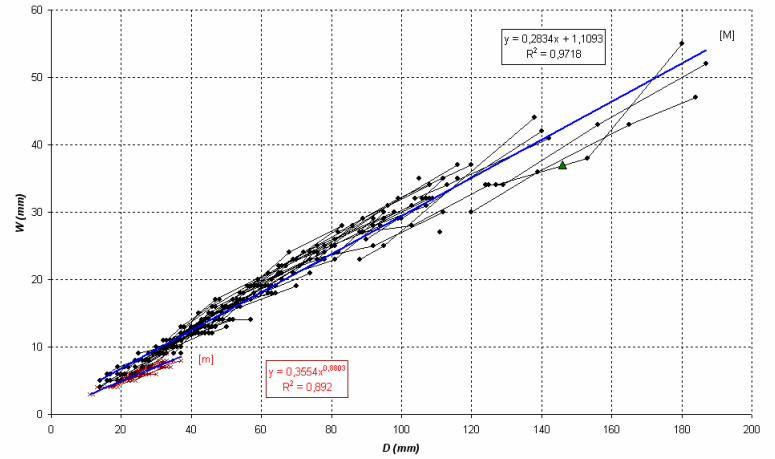


Figure 180. Diagrammes bivariés de *E=f(D)* pour *Taramelliceras compsum* (en noir les macroconques, en rouge les microconques). Le triangle vert indique le lectotype.

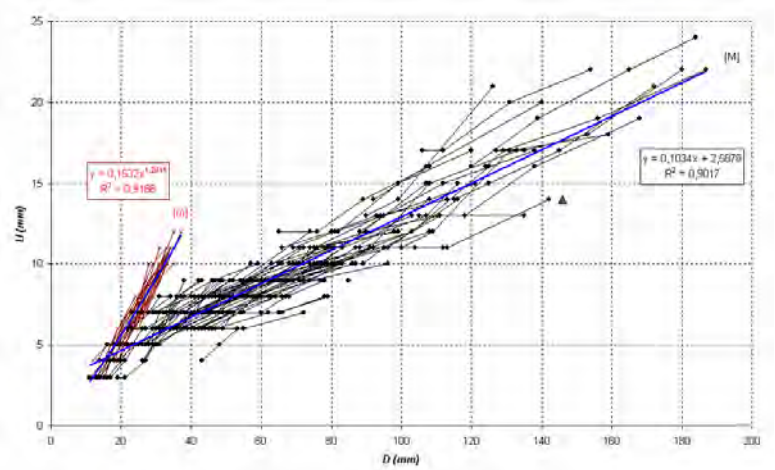


Figure 181. Diagrammes bivariés de *O=f(D)* pour *Taramelliceras compsum* (en noir les macroconques, en rouge les microconques). Le triangle vert indique le lectotype.

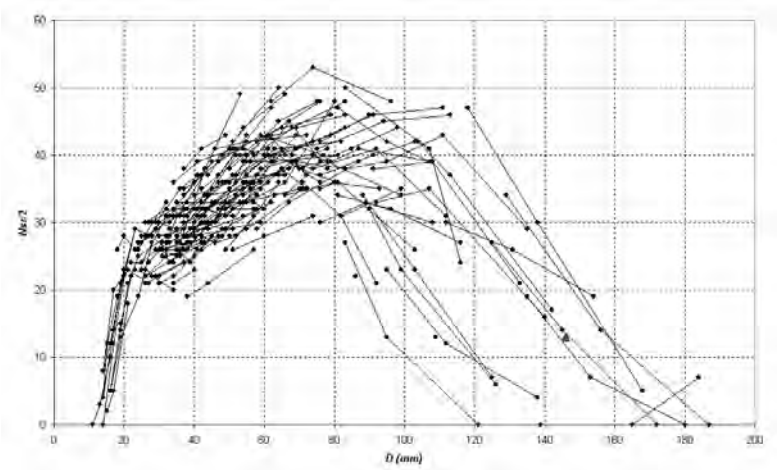


Figure 182. Diagramme bivarié du nombre de côtes secondaires en fonction de *D* pour *Taramelliceras compsum* [M]. Le triangle vert indique le lectotype.

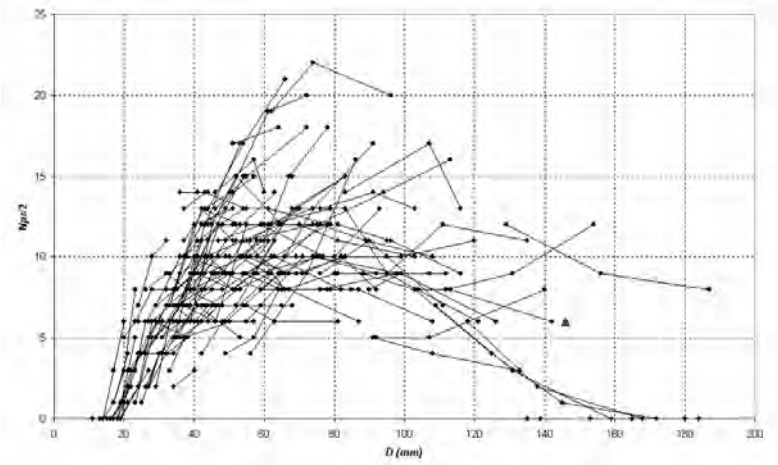


Figure 183. Diagramme bivarié du nombre de côtes primaires en fonction de *D* pour *Taramelliceras compsum* [M]. Le triangle vert indique le lectotype.

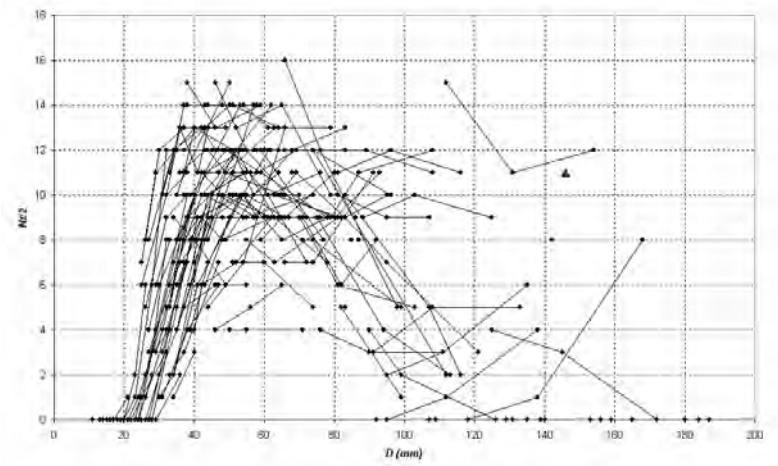


Figure 184. Diagramme bivarié du nombre de tubercules en fonction de *D* pour *Taramelliceras compsum* [M]. Le triangle vert indique le lectotype.

Chez les dimorphes macroconques, le stade 2 « pichleri », qui précède l'apparition des tubercules latéro-ventraux, disparaît dès *D*=20 mm chez certains spécimens (n°crl018, Pl. 93, Fig. 10), alors qu'il peut se poursuivre jusqu'à environ *D*=35 mm chez d'autres (n°crl020, Pl.

93, Fig. 4). La vigueur de la costulation est également assez variable : les côtes secondaires sont le plus souvent relativement espacées, larges et s'épaississent à proximité du rebord latéro-ventral (n°crl020, Pl. 93, Fig. 4), mais elle peuvent être bien plus fines et denses chez les formes plus graciles (n°crl014, Pl. 93, Fig. 9). Le stade 3 « pseudoflexuosum » montre une variabilité encore plus grande, et son aspect le plus marquant porte sur la vigueur, la densité et la persistance de la tuberculation. Chez certains spécimens graciles (morphe *pseudoflexuosum*), les tubercules restent discrets, ronds ou légèrement étirés dans le sens de des côtes, avant de disparaître précocement (n°crl026, Pl. 94, Fig. 1, à *D*=70 mm ; n°cru024, Pl. 96, Fig. 1, à *D*=73 mm ; et n°cru078, Pl. 99, Fig. 1, à *D*=88 mm). Au contraire, d'autres spécimens plus robustes (morphe *compsum*) montrent des tubercules très renforcés qui s'élargissent dans le sens de l'enroulement. Chez ces derniers, la tuberculation persiste plus tardivement au cours de l'ontogenèse (n°crl024, Pl. 93, Fig. 6), voire reste présente au stade 4 sur l'ensemble de la loge d'habitation adulte (n°cru030, Pl. 96, Fig. 5 ; n°cru076, Pl. 97, Fig. 3 ; n°cru045, Pl. 97, Fig. 6 ; et n°cru056, Pl. 99, Fig. 3). De nombreux intermédiaires relient ces deux morphologies extrêmes (e.g. le spécimen n°crl024, Pl. 93, Fig. 6). La vigueur de l'ornementation et l'aspect de l'enroulement (ouverture plus ou moins grande de l'ombilic) sont directement liés à là force de la tuberculation. Ainsi les morphologies graciles à tubercules faibles qui s'atténuent rapidement montrent des côtes fines, denses et peu marquées, sont associés à un enroulement plus involute (rapport *O/D* relativement faible entre 0,10 et 0,12 pour *D*>60 mm). A l'inverse, les morphologies robustes à tubercules forts et persistants ont des côtes beaucoup mieux marquées, plus larges, plus espacées et qui persistent plus longtemps au cours de l'ontogenèse, et sont associés à un enroulement plus évolute (rapport *O/D* plus important entre 0,15 et 0,16 pour *D*>60 mm).
D'autre part, on peut observer une forte variabilité dans la densité de la tuberculation, en relation directe avec la densité des côtes primaires. Ce phénomène est parallèle à une plus grande longueur du stade 2 et un stade 3 moins individualisé, la séparation entre les deux stades étant dans ce cas très progressive et moins évidente (n°crl020, Pl. 93, Fig. 4). D'une manière générale, le diamètre d'apparition du stade 4 est directement lié à l'extension plus ou moins importante du stade 3. Au final, les spécimens les plus graciles ont un stade 4 plus précoce et plus long (la loge d'habitation adulte peut même devenir lisse), et ils ont une taille adulte plus grande (*D*=187 mm pour le n°cru088a, Pl. 98, Fig. 1 ; *D*=168 mm pour le n°cru035a ; et *D*=180 mm pour le n°cru027) que celles des spécimens les plus robustes (*D*=154 mm pour le n°cru076, Pl. 97, Fig. 3).
Les dimorphes microconques montrent une variabilité beaucoup moins importante du fait de leur ornementation très discrète et du nombre réduit de stades ontogéniques. L'ornementation est visible uniquement sur la loge d'habitation des adultes et sa variabilité se manifeste essentiellement par la vigueur plus ou moins grande des crénulations ventrales, voire leur l'absence. De plus, la contraction de la loge d'habitation peut être plus ou moins importante selon les spécimens (0,36<*H/D*<0,45 à *D*>20 mm). La forme de l'élargissement terminal des apophyses peut aussi varier fortement.

Rapports et différences
Taramelliceras compsum se différentie de *T. trachinotum* (Oppel, 1863) de la Zone à Divisum (sommet du Kimméridgien inférieur), par sa section beaucoup plus comprimée, subrectangulaire, sa région ventrale nettement moins arrondie et, à diamètre égal chez les macroconques, ses tubercules toujours beaucoup moins forts et moins étirés radialement.
Taramelliceras intersistens Hölder 1955, espèce présente du sommet de la Zone à Acanthicum à la base de la Zone à Beckeri (Kimméridgien supérieur), a été rapportée au groupe de *T. compsum* [M] par Hölder (1955). Elle s'en distingue toutefois par son

ornementation différente avec des côtes secondaires plus fines, nettement plus proverses, et ses tubercules moins marqués.
Taramelliceras klettgovianum (Würtemberger, 1866) de la partie supérieure de la Zone à Eudoxus et de la Zone à Beckeri (Kimméridgien supérieur), diffère de *T. compsum* [M] par ses côtes primaires beaucoup plus nombreuses et ses côtes secondaires plus proverses avec des tubercules moins marqués.
Taramelliceras platyconcha (Gemmellaro, 1872) se différentie de *T. compsum* [M] par ses tubercules beaucoup plus nombreux et serrés, par la densité et la force de ses côtes primaires, ainsi que par son épaisseur sensiblement supérieure (*E/D* voisin de 0,35 à *D*>100 mm). Cette espèce est présente de la Zone à Divisum (Kimméridgien inférieur) à la Zone à Cavouri (=Eudoxus) (Kimméridgien supérieur) (cf. Pavia & Cresta, 2002).
Taramelliceras kochi (Herbich, 1878), espèce dont le statut mérite d'être clarifié (Pavia & Cresta, 2002) et dont la figuration originale paraît difficile à interpréter, est fréquemment considérée dans la littérature comme un morphotype de *T. compsum* [M]. Par comparaison avec les spécimens figurés par Sarti (1993, pl. 3, fig. 2) et Pavia & Cresta (2002, fig. 149), aucun des spécimens étudiés ici ne montrent une telle augmentation de la densité des tubercules et des côtes primaires sur la loge d'habitation. Dans l'état actuel des connaissances, *T. kochi* ne peut donc pas être intégrée dans le domaine de variabilité de *T. compsum* [M], mais serait peut-être davantage à rapprocher de *T. platyconcha*. La répartition stratigraphique de *T. kochi* est identique à celle de *T. compsum* [M] (cf. Pavia & Cresta, 2002).
Taramelliceras erycinum (Gemmellaro, 1871), dont l'holotype a été refiguré par Pavia & Cresta (2002), diffère de *T. compsum* [M] essentiellement par sa section plus ovale et par l'absence de véritables tubercules latéro-ventraux : les côtes secondaires ne montrent qu'un léger épaississement sur le rebord latéro-ventral. *T. erycinum* est signalé à partir de la partie supérieure de la Zone à Divisum (Kimméridgien inférieur) jusqu'à à la Zone à Acanthicum (Kimméridgien supérieur), voire la Zone à Eudoxus (cf. Pavia & Cresta, 2002).
Taramelliceras subcallicerum (Gemmellaro, 1872), dont l'holotype a été refiguré par Pavia & Cresta (2002, fig. 153), se différentie de *T. compsum* [M] par ses côtes secondaires qui se terminent systématiquement par un petit tubercule, ces derniers étant par conséquent beaucoup plus nombreux que chez *T. compsum* [M]. *T. subcallicerum* est généralement considéré comme un synonyme majeur probable de *T. oculatiforme* (De Zigno, 1905) (Sarti, 1993 ; Pavia & Cresta, 2002) et est présent de la Zone à Divisum (Kimméridgien inférieur) à la Zone à Acanthicum (Kimméridgien supérieur).
Taramelliceras pugile (Neumayr, 1871) se distingue de *T. compsum* [M] essentiellement par son ombilic plus ouvert et par l'apparition rapide de gros tubercules siphonaux et latéro-ventraux qui lui confèrent une section rectangulaire. *T. pugile* est présent de la Zone à Acanthicum à la Zone à Beckeri, Sous-zone à Subeumela (Kimméridgien supérieur).
Les espèces rattachées au sous-genre *Metahaploceras* Spath, 1925, qui ne dépassent pas la Zone à Divisum (Kimméridgien inférieur) [*Taramelliceras* (*M.*) *subnereus* (Wegele, 1929), *T.* (*M. ?*) *kobyi* (Choffat, 1893), *T.* (*M.*) *rigidum* (Wegele, 1929), *T.* (*M.*) *strombecki* (Oppel, 1857), *T.* (*M.*) *nodosiusculum* (Fontannes, 1879), *T.* (*M.*) *semibarbarum* Hölder, 1955], se distinguent aisément de *Taramelliceras compsum* [M] par leur costulation plus fine, et leurs tubercules peu nombreux et très peu marqués.

4.2. Discussion

L'étude de plus de 150 spécimens macroconques provenant des bancs 193 et 195 de la Montagne de Crussol permet de considérer sans ambiguïté *Taramelliceras pseudoflexuosum* (Favre, 1877) comme un synonyme mineur de *T. compsum* (Oppel, 1863). En effet, ces deux « espèces morphologiques » montrent des tours internes strictement identiques, les mêmes

stades ontogéniques, et possèdent la même répartition stratigraphique. *T. compsum* [M] se différentie de *T. pseudoflexuosum* essentiellement par sa taille plus importante et ses tubercules plus développés étirés tangentiellement. L'échantillon étudié montre qu'en réalité l'apparition de cet étirement tangentiel des tubercules, lorsqu'il est présent, a lieu à des diamètres très variables et n'apparaît jamais avant *D*=70 mm. *T. pseudoflexuosum* ne représente au final que la morphologie juvénile de *T. compsum* [M].
Par ailleurs, selon Hölder (1955) *Taramelliceras greenackeri* (Moesch, 1865) représente une espèce distincte dont le lectotype est le spécimen figuré par de Loriol (1877, pl. V, fig. 2), alors que le spécimen représenté fig. 3 correspond manifestement à des tours internes de *T. compsum* [M]. Les observations effectuées sur le présent matériel vont également dans ce sens : si de nombreux spécimens de *T. compsum* [M] montrent effectivement un stade plus ou moins développé identique à celui de la fig. 3 de de Loriol (1877) dans les tours internes (stade 2 « pichleri »), aucun spécimen de la Montagne de Crussol ne se rapproche de celui de la fig. 2 qui présente une morphologie très particulière.
De même, la sous-espèce *T. pseudoflexuosum gracile* Hölder, 1955 est bien différente du morphotype *pseudoflexuosum* de *T. compsum* [M]. Là encore, aucun spécimen de l'échantillon des bancs n°193 et 195 de Crussol ne montre une costulation aussi dense et gracile. Pour autant, rien ne permet d'affirmer dans l'état actuel des connaissances s'il s'agit d'une espèce bien distincte ou d'un morphotype extrême peu courant à costulation particulièrement dense.
D'autre part, l'étude de nombreux spécimens de *Glochiceras* (*Lingulaticeras*) *crenosum* Quenstedt, 1887 (ici [m] de *T. compsum*) montre que les tours internes de ce taxon sont strictement identiques à ceux de *T. compsum* [M] jusqu'à *D*=15-20 mm environ. Jusqu'à ce diamètre, ces deux formes ne montrent aucune ornementation et ont des paramètres dimensionnels parfaitement comparables : 0,25<*E/D*<0,35, 0,40<*H/D*<0,50 et 0,20<*O/D*<0,33. Les Figures 179 à 181 montrent également que les paramètres de *O*, *E* et *H*, en fonction de *D* ne se différencient qu'au-delà de 20 mm. De plus, à partir de ce diamètre, l'ornementation de *G.* (*L.*) *crenosum*, bien que très discrète, montre parfois de fines costules falciformes portant un renflement au tiers inférieur des flancs, et dont le tracé et l'allure rappelle fortement l'ornementation de *T. compsum* [M]. Tout ceci suggère que *G.* (*L.*) *crenosum* représente très probablement l'équivalent microconque des nombreux *T. compsum* [M] contemporains.
Toutefois, concernant sa répartition stratigraphique, Oloriz (1978) signale l'apparition de *G. (L.) crenosum* dès la Zone à Divisum (Kimméridgien inférieur), ainsi que sa persistance jusque dans la Zone à Beckeri (Kimméridgien supérieur), ce qui ne correspond pas à la répartition de *T. compsum* [M] (=Zone à Acanthicum et à Eudoxus – Kimméridgien supérieur strict). Mais on peut souligner que, d'une manière générale, l'ornementation très peu exprimée chez les Oppeliidae microconques rende dans certains cas la distinction entre les différentes « espèces » problématique. Ainsi, il apparaît probable que les spécimens de positions stratigraphiques différentes signalés par Oloriz (1978) soient en réalité les équivalents microconques peu différenciés d'espèces voisines, comme par exemple de *Taramelliceras trachinotum* (Oppel, 1863) dans la Zone à Divisum, ou de *Taramelliceras intersistens* Hölder 1955 et *Taramelliceras klettgovianum* (Würtemberger, 1866) dans les zones à Eudoxus et Beckeri.

5. Les *Streblites*

5.1. Systématique et paléontologie

Sous-famille Streblitinae Spath, 1925

Genre Streblites Hyatt, 1900
Espèce-type : *Ammonites tenuilobatus* Oppel, 1863

Streblites weinlandi (Oppel, 1863)
(Pl. 92, Fig. 5, 6, 8 ; Pl. 93, Fig. 1 ; Pl. 100 et 101)

Synonymie
Morphe *weinlandi* [M] (= macroconque)
* 1863. *Ammonites weinlandi* sp. nov. ; Oppel, p. 198, pl. 53, fig. 1.
1876. *Ammonites levipictus* sp. nov. ; Dumortier & Fontannes, p. 55, pl. 7, fig. 3, 5.
pars 1876. *Ammonites tenuilobatus* Oppel, 1863 ; Dumortier & Fontannes, p. 52, pl. 7, fig. 1, *non* pl. 7, fig. 2.
1876. *Ammonites weinlandi* Oppel, 1863 ; Dumortier & Fontannes, p. 57, pl. 7, fig. 4.
1876. *Oppelia weinlandi* (Oppel, 1863) ; Loriol, p. 34, pl. 3, fig. 3, 4.
? 1877. *Ammonites weinlandi* Oppel, 1863 ; Favre, p. 27, pl. 2, fig. 6.
1879. *Oppelia levipicta* (Fontannes, 1875) ; Fontannes, p. 22, pl. 3, fig. 3, 4.
? 1879. *Oppelia tenuilobata* (Oppel, 1863) ; Fontannes, p. 21, pl. 3, fig. 5, *non* fig. 6.
1879. *Oppelia weinlandi* (Oppel, 1863) ; Fontannes, p. 21, pl. 3, fig. 2.
1929. *Streblites levipictus* (Fontannes, 1875) ; Wegele, p. 13, pl. 25, fig.13.
1929. *Streblites weinlandi* (Oppel, 1863) ; Wegele, p. 13, pl. 25, fig.12.
1964. *Streblites levipictus* (Fontannes, 1875) ; Höroldt, p. 27, pl. 2, fig. 2-4.
? 1964. *Streblites tenuilobatus weinlandi* (Oppel, 1863) ; Höroldt, p. 27, pl. 1, fig. 7, pl. 2, fig. 1.
? 1978. *Streblites weinlandi (*Oppel, 1863) ; Oloriz, p. 47, pl. 4, fig. 1.
1994. *Streblites levipictus* (Fontannes, 1875) ; Schlegelmilch, p. 43, pl. 13, fig. 2.
1994. *Streblites weinlandi (*Oppel, 1863) ; Schlegelmilch, p. 43, pl. 13, fig. 1.
v 2011. *Streblites weinlandi* (Oppel, 1863) [M] ; Baudouin et al., p. 634-646, pl. 1, fig. 8 ; pl. 2, fig. 1 ; pl. 9, fig. 1-8 ; pl. 10, fig. 1-5.

Morphe *dentatum* [m] (= microconque)
* 1818. *Nautilus dentatus* sp. nov. ; Reinecke, p.73, pl. 4, fig. 43, 44.
pars 1849. *Ammonites dentatus* (Reinecke, 1818) ; Quenstedt, p. 131, pl. 9, fig. 14, *non* fig. 15.
pars 1858. *Ammonites dentatus* (Reinecke, 1818) ; Quenstedt, p. 615, pl. 76, fig. 7, *non* fig. 6, 8.
? 1877. *Ammonites* (*Oppelia*) *dentatus* (Reinecke, 1818) ; Favre, p. 37, pl. 2, fig. 4.
1877. *Ammonites* (*Oppelia*) *dentatus* (Reinecke, 1818) ; Loriol, p. 46, pl. 5, fig. 4, 5.
1879. *Oppelia dentata* (Reinecke, 1818) ; Fontannes, p.52, pl. 7, fig. 10.
? 1888. *Ammonites dentatus* (Reinecke, 1818) ; Quenstedt, p.845, pl. 92, fig. 19-27.
pars 1956. *Creniceras dentatus* (Reinecke, 1818) ; Ziegler, p. 555, fig.1 a-d, *non* fig. 1 e, f, *nec* fig. 13 a-b.
1994. *Creniceras dentatum* (Reinecke, 1818) ; Schlegelmilch, p. 42, pl. 12, fig. 10.
v 2011. *Streblites weinlandi* (Oppel, 1863) [m] ; Baudouin et al., pl. 1, fig. 5, 6, 8 ; pl. 9, fig. 1-8 ; pl. 10, fig. 6-14.

Type : figuration originale *in* Oppel, 1863, pl. 53, fig. 1a, b, collection Waagen. L'holotype est considérée comme perdu (Höroldt, 1964).
Localité type : région de Bad Boll (Würtemberg), Allemagne.
Strate type : « zone à *Ammonites tenuilobatus* ».

Répartition stratigraphique : la répartition stratigraphique de *Streblites weinlandi* est assez vaste. Dans les affleurements de la montagne de Crussol, les spécimens les plus anciens ont été récoltés dans le banc 171 (Zone à Divisum, Kimméridgien inférieur), où ils coexistent avec *S. tenuilobatus* (Oppel, 1863). *S. weinlandi* est particulièrement abondant dans la Zone à Acanthicum (Kimméridgien supérieur), et en particulier dans les bancs n°193 à 195. Il serait toutefois présent dès la Zone à Hypselocylum jusqu'à la zone à Acanthicum selon Oloriz (1978), ainsi que dans la partie inférieure de la Zone à Eudoxus selon Hantzpergues et al. (1997).
Répartition géographique : *Streblites weinlandi* est présent en Allemagne (Oppel, 1863), en Suisse (de Loriol, 1877), dans le Sud-Est de la France (Dumortier & Fontannes, 1876 ; Favre, 1877 ; Fontannes, 1879) et peut-être en Espagne (Oloriz, 1978).

Matériel (macroconques [M], *N*=45 ; microconques [m], *N*=14) : voir Tableaux 47 et 48 respectivement pour les macroconques et les microconques.

N°.	α	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*O/D*	*E/D*	*E/H*	*O/H*	Banc n°
crl036b	0	59	37	-	3	0,627	0,051	-	-	0,081	193
	20	55	33	-	3	0,600	0,055	-	-	0,091	
	90	44	27	-	2	0,614	0,045	-	-	0,074	
	131	39	23	-	2	0,590	0,051	-	-	0,087	
crl052b	***0***	53	32	-	3	0,604	0,057	-	-	0,094	193
	90	42	25	-	2	0,595	0,048	-	-	0,080	
	139	36	21	-	2	0,583	0,056	-	-	0,095	
crl055	0	70	39	14	5	0,557	0,071	0,200	0,359	0,128	193
	90	57	34	13	4	0,596	0,070	0,228	0,382	0,118	
	146	49	29	12	4	0,592	0,082	0,245	0,414	0,138	
	233	c39	23	11	3	0,590	0,077	0,282	0,478	0,130	
crl056	0	75	45	14	4	0,600	0,053	0,187	0,311	0,089	193
	60	65	40	13	4	0,615	0,062	0,200	0,325	0,100	
	124	53	32	11	3	0,604	0,057	0,208	0,344	0,094	
	164	c48	29	10	3	0,604	0,063	0,208	0,345	0,103	
crl060	0	69	42	12	4	0,609	0,058	0,174	0,286	0,095	193
	101	51	31	11	4	0,608	0,078	0,216	0,355	0,129	
	133	46	28	10	3	0,609	0,065	0,217	0,357	0,107	
crl061	***0***	60	35	11	4	0,583	0,067	0,183	0,314	0,114	193
	58	51	29	10	4	0,569	0,078	0,196	0,345	0,138	
	120	43	25	9	3	0,581	0,070	0,209	0,360	0,120	
crl062	0	46	28	-	3	0,609	0,065	-	-	0,107	193
	60	37	23	8	3	0,622	0,081	0,216	0,348	0,130	
	129	31	18	7	2	0,581	0,065	0,226	0,389	0,111	
crl063	0	51	31	11	4	0,608	0,078	0,216	0,355	0,129	193
	60	42	25	9	3	0,595	0,071	0,214	0,360	0,120	
	131	34	21	8	3	0,618	0,088	0,235	0,381	0,143	
crl064	0	62	37	c12	4	0,597	0,065	0,194	0,324	0,108	193

	71	51	30	11	4	0,588	0,078	0,216	0,367	0,133	
	111	45	26	10	3	0,578	0,067	0,222	0,385	0,115	
crl065	0	55	33	13	4	0,600	0,073	0,236	0,394	0,121	193
	70	46	26	10	4	0,565	0,087	0,217	0,385	0,154	
	142	37	21	9	3	0,568	0,081	0,243	0,429	0,143	
crl066c	0	63	37	-	4	0,587	0,063	-	-	0,108	193
	76	50	30	-	4	0,600	0,080	-	-	0,133	
	150	41	24	-	3	0,585	0,073	-	-	0,125	
crl066d	0	85	51	-	5	0,600	0,059	-	-	0,098	193
	79	68	40	-	4	0,588	0,059	-	-	0,100	
	167	52	31	-	4	0,596	0,077	-	-	0,129	
crl067	0	59	36	-	4	0,610	0,068	-	-	0,111	193/195
	72	46	28	-	3	0,609	0,065	-	-	0,107	
	138	38	23	-	3	0,605	0,079	-	-	0,130	
crl068	0	72	42	-	5	0,583	0,069	-	-	0,119	193
	60	63	38	-	4	0,603	0,063	-	-	0,105	
	123	51	31	-	4	0,608	0,078	-	-	0,129	
	149	46	28	-	3	0,609	0,065	-	-	0,107	
crl069b	0	69	40	11	5	0,580	0,072	0,159	0,275	0,125	193
	64	58	34	-	4	0,586	0,069	-	-	0,118	
	135	47	27	-	4	0,574	0,085	-	-	0,148	
crl071	0	70	41	c12	5	0,586	0,071	0,171	0,293	0,122	193
	80	54	32	10	4	0,593	0,074	0,185	0,313	0,125	
	150	45	26	9	4	0,578	0,089	0,200	0,346	0,154	
crl072	0	53	32	10	4	0,604	0,075	0,189	0,313	0,125	193
	17	50	30	10	4	0,600	0,080	0,200	0,333	0,133	
	90	40	24	9	3	0,600	0,075	0,225	0,375	0,125	
	161	33	19	8	3	0,576	0,091	0,242	0,421	0,158	
crl073	0	50	30	11	4	0,600	0,080	0,220	0,367	0,133	193
	56	42	25	10	3	0,595	0,071	0,238	0,400	0,120	
	140	33	19	8	3	0,576	0,091	0,242	0,421	0,158	
crl074	0	46	27	-	4	0,587	0,087	-	-	0,148	193
	60	38	22	-	3	0,579	0,079	-	-	0,136	
	118	31	18	-	3	0,581	0,097	-	-	0,167	
crl076a	0	81	45	-	4	0,556	0,049	-	-	0,089	193
	85	69	41	-	3	0,594	0,043	-	-	0,073	
	155	56	34	-	3	0,607	0,054	-	-	0,088	
	239	c42	25	-	2	0,595	0,048	-	-	0,080	
crl077b	0	69	41	-	4	0,594	0,058	-	-	0,098	193
	96	51	31	-	4	0,608	0,078	-	-	0,129	
	140	45	28	-	3	0,622	0,067	-	-	0,107	

crl079a	0	38	22	-	3	0,579	0,079	-	-	0,136	193
	72	31	18	-	3	0,581	0,097	-	-	0,167	
	147	25	15	-	2	0,600	0,080	-	-	0,133	
crl079b	***0***	c41	c24	9	3	0,585	0,073	0,220	0,375	0,125	193
	63	35	20	-	3	0,571	0,086	-	-	0,150	
	119	28	17	-	2	0,607	0,071	-	-	0,118	
crl081	0	59	35	11	4	0,593	0,068	0,186	0,314	0,114	193
	60	50	29	9	4	0,580	0,080	0,180	0,310	0,138	
	132	41	24	8	3	0,585	0,073	0,195	0,333	0,125	
crl091	0	38	23	8	3	0,605	0,079	0,211	0,348	0,130	193
	20	36	21	8	3	0,583	0,083	0,222	0,381	0,143	
	80	29	17	7	2	0,586	0,069	0,241	0,412	0,118	
	135	25	15	6	2	0,600	0,080	0,240	0,400	0,133	
crl117b	0	45	27	-	4	0,600	0,089	-	-	0,148	193
	60	38	22	-	3	0,579	0,079	-	-	0,136	
	120	31	19	-	3	0,613	0,097	-	-	0,158	
crl125	0	51	30	-	4	0,588	0,078	-	-	0,133	193
	48	44	26	-	3	0,591	0,068	-	-	0,115	
	102	38	23	-	3	0,605	0,079	-	-	0,130	
crl126	0	114	61	c21	7	0,535	0,061	0,184	0,344	0,115	193
	68	97	53	18	6	0,546	0,062	0,186	0,340	0,113	
	127	86	49	15	5	0,570	0,058	0,174	0,306	0,102	
	205	71	41	12	4	0,577	0,056	0,169	0,293	0,098	
crl127	0	39	23	8	3	0,590	0,077	0,205	0,348	0,130	193
	67	32	19	7	3	0,594	0,094	0,219	0,368	0,158	
	140	25	15	6	3	0,600	0,120	0,240	0,400	0,200	
	210	19	11	5	2	0,579	0,105	0,263	0,455	0,182	
crl128	0	34	19	7	3	0,559	0,088	0,206	0,368	0,158	193
	68	28	15	6	3	0,536	0,107	0,214	0,400	0,200	
	135	23	13	6	-	0,565	-	0,261	0,462	-	
crl129	0	33	19	6	3	0,576	0,091	0,182	0,316	0,158	193
	68	28	16	6	3	0,571	0,107	0,214	0,375	0,188	
	140	22	13	5	2	0,591	0,091	0,227	0,385	0,154	
crl138	0	56	34	12	4	0,607	0,071	0,214	0,353	0,118	193
	67	45	27	10	4	0,600	0,089	0,222	0,370	0,148	
	200	31	17	7	3	0,548	0,097	0,226	0,412	0,176	
crl139	0	27	16	6	c2	0,593	0,074	0,222	0,375	0,125	193
	49	23	14	5	c2	0,609	0,087	0,217	0,357	0,143	
	111	20	11	5	-	0,550	-	0,250	0,455	-	
crl141a	0	50	30	-	4	0,600	0,080	-	-	0,133	193
	90	39	23	9	3	0,590	0,077	0,231	0,391	0,130	

	180	30	18	7	2	0,600	0,067	0,233	0,389	0,111	
cru017a	0	81	46	-	5	0,568	0,062	-	-	0,109	193
	90	68	40	c9	4	0,588	0,059	0,132	0,225	0,100	
	165	55	33	8	4	0,600	0,073	0,145	0,242	0,121	
	207	49	29	8	3	0,592	0,061	0,163	0,276	0,103	
cru017b	0	37	23	8	3	0,622	0,081	0,216	0,348	0,130	193
	62	31	18	7	3	0,581	0,097	0,226	0,389	0,167	
	140	25	14	6	2	0,560	0,080	0,240	0,429	0,143	
cru057c	0	20	11	-	2	0,550	0,100	-	-	0,182	195
	50	18	10	-	2	0,556	0,111	-	-	0,200	
	95	15	9	-	1	0,600	0,067	-	-	0,111	
cru062	0	112	60	-	7	0,536	0,063	-	-	0,117	193/195
	93	89	51	c14	5	0,573	0,056	0,157	0,275	0,098	
	170	77	46	c11	4	0,597	0,052	0,143	0,239	0,087	
	217	c67	40	-	4	0,597	0,060	-	-	0,100	
cru063	0	102	54	21	8	0,529	0,078	0,206	0,389	0,148	193/195
	90	84	47	-	6	0,560	0,071	-	-	0,128	
	169	70	41	-	4	0,586	0,057	-	-	0,098	
	190	67	39	-	4	0,582	0,060	-	-	0,103	
cru064	0	59	36	-	4	0,610	0,068	-	-	0,111	193/195
	77	47	28	10	3	0,596	0,064	0,213	0,357	0,107	
	120	c40	25	8	3	0,625	0,075	0,200	0,320	0,120	
cru065	0	80	44	-	6	0,550	0,075	-	-	0,136	193/195
	69	67	39	-	4	0,582	0,060	-	-	0,103	
	143	57	34	-	4	0,596	0,070	-	-	0,118	
	209	c46	28	-	-	0,609	-	-	-	-	
cru066	0	90	49	c13	7	0,544	0,078	0,144	0,265	0,143	193/195
	80	74	42	-	6	0,568	0,081	-	-	0,143	
	163	61	37	-	5	0,607	0,082	-	-	0,135	
	198	c54	32	-	5	0,593	0,093	-	-	0,156	
cru076b	0	44	26	-	2	0,591	0,045	-	-	0,077	193
	80	35	20	-	2	0,571	0,057	-	-	0,100	
	150	28	17	-	1	0,607	0,036	-	-	0,059	
cru077c	0	44	26	-	3	0,591	0,068	-	-	0,115	193
	60	37	21	-	3	0,568	0,081	-	-	0,143	
	130	30	17	-	2	0,567	0,067	-	-	0,118	
cru081	0	87	49	-	5	0,563	0,057	-	-	0,102	193
	80	72	43	-	4	0,597	0,056	-	-	0,093	
	158	57	34	-	4	0,596	0,070	-	-	0,118	
Moyenne						*0,59*	*0,21*	*0,07*	*0,36*	*0,12*	
Variance						*0,0004*	*0,0009*	*0,0002*	*0,0026*	*0,0007*	
Ecart type						*0,020*	*0,029*	*0,015*	*0,051*	*0,026*	
Coef. Var.						*3,32*	*13,98*	*19,97*	*14,33*	*21,06*	

Shapiro-Wilk W *p(normal)*				0,9588 *0,0002028*	0,9758 *0,1427*	0,9882 *0,2559*	0,9869 *0,6073*	0,9791 *0,02517*		

Tableau 47. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *S. weinlandi* [M].

N°	α	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*E/D*	*O/D*	*E/H*	*O/H*	Banc n°
crl090b	0	22	10	6	3	0,455	0,273	0,136	0,600	0,300	193
	60	20	10	5	3	0,500	0,250	0,150	0,500	0,300	
	120	18	10	-	2	0,556	-	0,111	-	0,200	
	200	15	8	-	2	0,533	-	0,133	-	0,250	
crl099	0	29	13	6	5	0,448	0,207	0,172	0,462	0,385	193
	68	23	11	6	4	0,478	0,261	0,174	0,545	0,364	
	130	22	12	5	4	0,545	0,227	0,182	0,417	0,333	
	160	20	12	5	-	0,600	0,250	-	0,417	-	
	200	18	10	4	-	0,556	0,222	-	0,400	-	
crl100	0	25	12	6	4	0,480	0,240	0,160	0,500	0,333	193
	80	22	12	5	3	0,545	0,227	0,136	0,417	0,250	
	120	20	11	4	2	0,550	0,200	0,100	0,364	0,182	
	140	19	10	4	2	0,526	0,211	0,105	0,400	0,200	
crl131	0	22	10	5	3	0,455	0,227	0,136	0,500	0,300	193
	60	20	9	5	3	0,450	0,250	0,150	0,556	0,333	
	126	19	11	4	-	0,579	0,211	-	0,364	-	
	180	15	9	3	-	0,600	0,200	-	0,333	-	
crl132	0	26	12	7	5	0,462	0,269	0,192	0,583	0,417	193
	54	23	11	5	4	0,478	0,217	0,174	0,455	0,364	
	114	21	12	5	3	0,571	0,238	0,143	0,417	0,250	
	160	17	10	4	2	0,588	0,235	0,118	0,400	0,200	
crl133	0	24	11	6	5	0,458	0,250	0,208	0,545	0,455	193
	45	21	11	6	3	0,524	0,286	0,143	0,545	0,273	
	100	20	11	5	3	0,550	0,250	0,150	0,455	0,273	
	132	19	11	4	-	0,579	0,211	-	0,364	-	
crl134	0	26	13	6	4	0,500	0,231	0,154	0,462	0,308	193
	70	22	12	5	3	0,545	0,227	0,136	0,417	0,250	
	145	19	11	5	2	0,579	0,263	0,105	0,455	0,182	
	190	16	9	4	2	0,563	0,250	0,125	0,444	0,222	
crl141b	0	21	10	-	4	0,476	-	0,190	-	0,400	193
	30	20	11	-	3	0,550	-	0,150	-	0,273	
	110	17	9	-	2	0,529	-	0,118	-	0,222	
cru004	0	27	13	6	5	0,481	0,222	0,185	0,462	0,385	195
	55	24	12	5	3	0,500	0,208	0,125	0,417	0,250	
	120	21	12	4	2	0,571	0,190	0,095	0,333	0,167	
	159	19	11	3	2	0,579	0,158	0,105	0,273	0,182	
cru005	0	23	11	-	3	0,478	-	0,130	-	0,273	195

	70	21	11	-	3	0,524	-	0,143	-	0,273	
	132	17	9	-	2	0,529	-	0,118	-	0,222	
	168	15	8	-	2	0,533	-	0,133	-	0,250	
cru068	0	27	13	-	4	0,481	-	0,148	-	0,308	193/195
	70	23	11	-	3	0,478	-	0,130	-	0,273	
	150	20	12	-	2	0,600	-	0,100	-	0,167	
	180	18	10	-	2	0,556	-	0,111	-	0,200	
cru069	0	25	11	-	4	0,440	-	0,160	-	0,364	193/195
	90	20	10	-	3	0,500	-	0,150	-	0,300	
	163	18	10	-	2	0,556	-	0,111	-	0,200	
	180	16	9	-	2	0,563	-	0,125	-	0,222	
cru087	0	26	12	-	3	0,462	-	0,115	-	0,250	193
	100	21	12	-	2	0,571	-	0,095	-	0,167	
	150	18	11	-	-	0,611	-	-	-	-	
cru088b	0	24	12	5	3	0,500	0,208	0,125	0,417	0,250	193
	90	20	12	4	2	0,600	0,200	0,100	0,333	0,167	
	150	17	10	4	-	0,588	0,235	-	0,400	-	
	180	15	9	3	-	0,600	0,200	-	0,333	-	
Moyenne						*0,53*	*0,23*	*0,14*	*0,44*	*0,27*	
Variance						*0,0024*	*0,0007*	*0,0008*	*0,0061*	*0,0054*	
Ecart type						*0,050*	*0,027*	*0,028*	*0,078*	*0,073*	
Coef. Var.						*9,33*	*11,72*	*20,54*	*17,83*	*27,13*	
Shapiro-Wilk W						0,9426	0,9798	0,9594	0,9686	0,9512	
p(normal)						*0,01097*	*0,7511*	*0,1018*	*0,4064*	*0,04807*	

Tableau 48. Tableau de mesures, données statistiques de base, et test de normalité des variables pour *S. weinlandi* [m].

Ontogenèse

Les macroconques [M]

Les spécimens macroconques ont une coquille discoïde (Fig. 185) très involute (0,05<*O/D*<0,10 pour une moyenne de 0,07), d'assez faible épaisseur (compris entre 0,13<*E/D*<0,28 pour une moyenne de 0,21) et à tours élevés (0,55<*H/D*<0,60, pour une moyenne de 0,59 ; 0,25<*E/H*<0,46, pour une moyenne de 0,36). La croissance de la coquille est isométrique (relation de type *Y=bD* – Fig. 186) mais présente toutefois une rupture de croissance discrète au stade adulte. La taille adulte varie entre 70 et 114 mm de diamètre (maximum observé chez le spécimen n°crl126, Pl. 100, Fig. 8), et la maturité des spécimens est caractérisée par l'apparition d'une région ventrale tabulée et par une légère ouverture de l'ombilic. La loge d'habitation adulte occupe un peu plus d'un demi-tour. On peut reconnaître trois stades successifs au cours de l'ontogenèse :

- Stade 1 : jusqu'à *D*=15-20 mm environ, les microconques et macroconques ne sont pas différentiables. La section est comprimée, oxycône, avec un ventre étroit et arrondi qui porte une carène bien visible et finement dentelée sur les spécimens les mieux préservés. Les flancs sont légèrement arrondis, l'ombilic très fermé est quasi punctiforme. Le mur ombilical est vertical, peu élevé, avec un rebord ombilical anguleux et légèrement arrondi. Aucune ornementation n'est visible.

- Stade 2 « levipictus » : à partir de *D*=20 mm environ, l'ornementation commence à être visible, mais elle reste toujours très discrète, voire même quasi absente sur certains spécimens (n°crl062, Pl. 100, Fig. 5). Elle se manifeste tout d'abord par l'apparition de nombreuses côtes secondaires peu exprimées dans le tiers supérieur des flancs, qui deviennent

concaves et proverses à proximité du ventre. Vers *D*=40 mm environ, les côtes principales flexueuses apparaissent en nombre très variable, mais elles sont souvent très atténuées et peu discernables, et parfois même absentes. Ces côtes sont proverses dans la moitié inférieure des flancs, elles s'infléchissent assez brusquement vers l'arrière à mi-flanc, et sont ensuite concaves et proverses à nouveau à proximité du rebord ventral. Dans de nombreux cas, les côtes principales ne sont visibles que sous forme de légers renflements sur le pourtour ombilical et à proximité du rebord ventral. Sur certains spécimens (n°crl055, Pl. 100, Fig. 1; n°crl065, Pl. 101, Fig. 3), on observe un très léger renflement ou méplat dans le sens de l'enroulement qui forme une ligne longitudinale à mi-flanc au niveau du point d'inflexion des côtes. Les proportions et la morphologie de la coquille restent assez similaires à celles observées au stade précédent : section comprimée, flancs légèrement arrondis, ventre caréné étroit et arrondi. L'enroulement devient toutefois plus évolute et la section un peu plus comprimée.

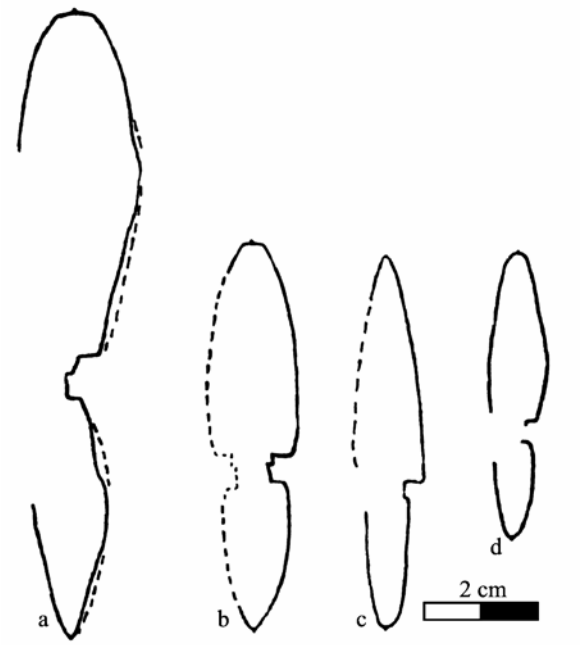


Figure 185. *Streblites weinlandi* [M], sections, ×1 ; **a :** spécimen n°crl126, coll. Baudouin ; **b :** spécimen n°crl055, coll. Baudouin ; **c :** spécimen n°crl060, coll. Baudouin ; **d :** spécimen n°crl072, coll. Baudouin.

- Stade 3 « weinlandi » : ce stade est uniquement présent chez les adultes à partir de 60 à 100 mm de diamètre et se manifeste par une modification de l'aspect de la région ventrale sur la loge d'habitation, qui s'élargit et devient subtabulée, plate ou légèrement arrondie avec un épaulement latéro-ventral progressif. La carène est toujours présente avec une denticulation plus nette qu'aux stades précédents. Ce stade est également marqué par une rupture de croissance discrète qui entraîne une légère diminution de la croissance en hauteur de tour (Fig. 186). On note aussi des modifications dans l'ornementation : les côtes secondaires disparaissent et seules persistent les côtes principales sous forme de larges renflements dans la moitié supérieure des flancs. La section est encore plus comprimée qu'au stade précédent.
Le péristome, très rarement préservé chez les macroconques, est légèrement sinueux avec une faible protrusion ventrale (spécimen n°cru062, Pl. 101, Fig. 1).

Les microconques [m]
Les spécimens microconques sont discoïdes et de petite taille. Les spécimens adultes (22<*D*<29 mm de diamètre – maximum observé chez le spécimen n°crl099, Pl. 101, Fig. 11)

sont caractérisés par la présence d'une loge d'habitation assez fortement différenciée avec l'apparition d'un ventre tabulé, une forte réduction de la hauteur de tour, et par la présence d'apophyses jugales. La loge d'habitation occupe environ un demi-tour. Seuls deux stades ontogéniques s'expriment au cours de la croissance :

- Stade 1 : jusqu'à *D*=15-20 mm environ, les caractéristiques de la coquille sont strictement identiques à celles des macroconques (cf. supra), et en particulier l'aspect de la région ventrale qui est aussi très aiguë et carénée.

- Stade 2 « dentatum » : sur la loge d'habitation adulte, la croissance en hauteur de tour se réduit fortement en même temps que l'enroulement devient nettement plus évolute, ce qui détermine une coquille de type scaphitoïde. L'aspect de la région ventrale se modifie brusquement par rapport au stade précédent : la carène, jusque là continue, est remplacée dans la première partie de la loge d'habitation par de fines dentelures qui disparaissent ensuite lorsque le ventre s'élargit et devient subtabulé ou légèrement concave, avec des rebord latéro-ventraux plus ou moins arrondis. A l'exception de la carène, l'ensemble de la coquille est lisse.

Lorsqu'il est visible (n°crl099, Pl. 101, Fig. 11 ; n°crl133, Pl. 101, Fig. 10 ; n°cru068, Pl. 101, Fig. 9), le péristome montre de larges apophyses latérales spatulées à base très étroite, et un rostre ventral précédé d'une gouttière étroite et profonde avec un léger bourrelet plus ou moins disposé en chevron (n°crl090a, Pl. 101, Fig. 13). La figuration de de Loriol (1877, pl. V, fig. 4, reproduite ici Pl. 92, Fig. 6) montre bien la forme caractéristique du péristome.

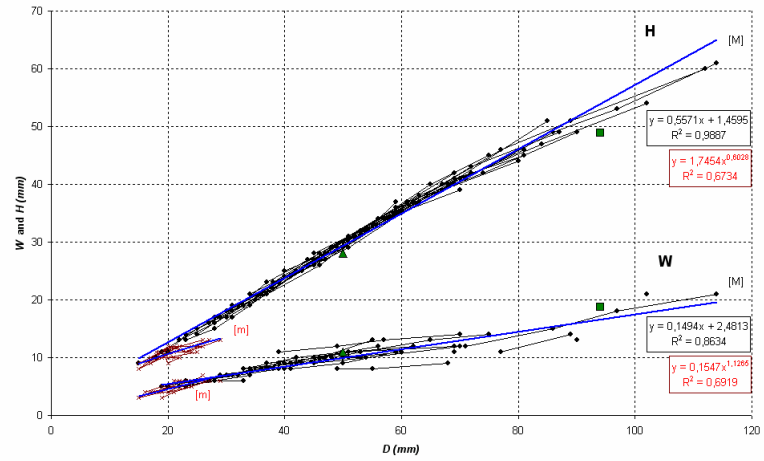


Figure 186. Diagrammes bivariés de *E* et *H* en fonction de *D* pour *Streblites weinlandi* (en noir : macroconques ; en rouge : microconques). Le triangle vert indique l'holotype de *S. weinlandi* ; le carré vert indique l'holotype de *S. levipictus*.

Variabilité

La variabilité observée dans l'échantillon de *Streblites* de la Montagne de Crussol porte essentiellement sur le diamètre d'apparition des différents stades, sur la vigueur de l'ornementation et sur l'épaisseur de la section. Ces caractères semblent corrélés entre eux. Comme pour les *Taramelliceras* la variabilité est plus marquée chez les dimorphes macroconques que microconques. Chez les macroconques, le stade 2 « levipictus » apparaît le plus souvent à *D*=20 mm environ, mais parfois plus tardivement sur certains spécimens graciles (environ *D*=35 mm chez le n°crl091, Pl. 100, Fig. 7), dont l'ornementation est aussi systématiquement plus faible et la section plus étroite. Cette variabilité concerne également l'aspect de la l'ornementation : certains spécimens graciles montrent des côtes secondaires très ténues avec des côtes primaires généralement absentes (caractères généralement associés à une section comprimée et souvent une apparition tardive de la costulation). Les spécimens plus robustes montrent eux des côtes secondaires bien exprimées dans le tiers supérieur des

flancs, souvent associées à des côtes primaires relativement bien marquées (et parfois plus denses) dans la partie supérieure des flancs et à proximité de l'ombilic. Les individus robustes de *Streblites weinlandi* peuvent aussi parfois porter de légers renflements à mi-flanc qui évoquent des vestiges de tubercules latéraux (n°crl065, Pl. 101, Fig. 3), caractère présent chez l'espèce plus ancienne *S. tenuilobatus* (Oppel, 1863) supposée être à l'origine de *S. weinlandi* (Höroldt, 1964). La morphologie robuste de *S. weinlandi* est aussi caractérisée par une section des tours et une région ventrale plus large, ainsi qu'un ombilic légèrement plus ouvert (n°crl055, Pl. 100, Fig. 1). Cette observation est en accord avec les « lois » classiques de covariation des caractères de Westermann qui mettent en relation un lien entre aspect de la section, robustesse de l'ornementation et ouverture de l'ombilic.
Le stade 3 « weinlandi » est aussi variable dans son diamètre d'apparition : dès *D*=60 mm environ chez les spécimens les plus robustes (n°crl055, Pl. 100, Fig. 1 ; n°cru066, Pl. 101, Fig. 2), alors qu'il peut n'apparaître qu'après *D*=100 mm environ chez les spécimens les plus graciles (n°crl126, Pl. 100, Fig. 8). Ces derniers atteignent un diamètre adulte souvent plus important que les spécimens robustes (par exemple *D*=114 mm pour l'individu gracile n°crl126, Pl. 100, Fig. 8 *versus D*=70 mm pour l'individu robuste n°crl055, Pl. 100, Fig. 1). Bien entendu les morphologies extrêmes sont abondamment reliées entre elles par tous les intermédiaires.
Chez les microconques, la variabilité porte essentiellement sur les crénulations visibles au début de la loge d'habitation où elles sont plus ou moins bien marquées, mais aussi sur la contraction plus ou moins forte de la loge d'habitation et sur la valeur maximale du diamètre adulte (de 22 à 29 mm). De plus, certains spécimens montrent une section légèrement plus épaisse sur la loge d'habitation, phénomène qui semble lié à une concavité plus marquée de la région ventrale (n°crl090b, Pl. 101, Fig. 13).

Rapports et différences
Streblites tenuilobatus (Oppel, 1863) [M] est uniquement connu au Kimméridgien inférieur (partie supérieure de la Zone à Hypselocyclum et Zone à Divisum) et se différencie de *Streblites weinlandi* [M] par l'aspect de son ornementation qui est aussi beaucoup plus marquée. Les côtes principales de *S. tenuilobatus* [M] sont plus fortes sur le pourtour ombilical, alors qu'elles sont absentes ou à l'état de vestiges chez *S. weinlandi* [M]. De plus, *S. tenuilobatus* [M] montre de nets tubercules latéraux et latéro-ventraux, absents chez *S. weinlandi* [M].
Streblites frotho (Oppel, 1863) [M] est proche de *S. tenuilobatus* dont il est parfois considéré comme une sous-espèce (Höroldt, 1964). Il est connu au Kimméridgien inférieur [Zone à Platynota et partie inférieure de la Zone à Hypselocyclum ; dès la Zone à Bimammatum de l'Oxfordien supérieur selon Oloriz (1978)]. Comme *S. tenuilobatus*, *S. frotho* diffère de *S. weinlandi* essentiellement par la présence de tubercules latéraux et latéro-ventraux et de côtes principales bien exprimées sur le pourtour ombilical.
Streblites folgariacus (Oppel, 1863) [M] (Kimméridgien terminal, Zone à Beckeri et Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum) se distingue de *S. weinlandi* [M] par sa section plus large, sa région ventrale plus large et tabulée, et par la présence de tubercules espacés sur le rebord ventral du phragmocône.

5.2. Discussion

Streblites weinlandi se différencie du taxon *Streblites levipictus* (Fontannes, 1875) essentiellement par la présence plus précoce d'une région ventrale plus large et subtabulée. Cependant, l'étude de l'échantillon de la Montagne de Crussol et de sa variabilité montre que ces deux morphologies s'intègrent parfaitement dans la variabilité intraspécifique d'une seule

et même paléoespèce. En effet, tout comme pour *S. weinlandi*, les spécimens de morphologie strictement identique au type de *S. levipictus*, quantitativement beaucoup plus nombreux par ailleurs, montrent toujours une modification de la forme du ventre aux grands diamètres (stade 3 « weinlandi » pour *D*>100 mm). De fait, *S. levipictus* peut-être considéré comme la morphologie gracile de *S. weinlandi*, chez qui l'apparition de ce stade à ventre tabulé se réalise un peu plus tard au cours de l'ontogenèse. En conséquence, *S. levipictus* est considéré ici comme un synonyme plus récent de *S. weinlandi*.
Dans la littérature, de nombreuses confusions semblent exister entre les différents taxons du genre *Streblites*. Cela semble en particulier lié au fait que l'espèce *S. tenuilobatus*, présente uniquement au Kimméridgien inférieur (partie supérieure de la Zone à Hypselocyclum et Zone à Divisum – Höroldt, 1964 ; Hantzpergues et al., 1997), a été souvent interprétée dans un sens très large par les auteurs (e.g. Dumortier & Fontannes, 1876). Finalement, il apparaît que cette espèce a souvent été confondue avec *S. frotho*, présent uniquement à la base du Kimméridgien, et *S. weinlandi*. A titre d'exemple, le spécimen figuré par Dumortier & Fontannes (1876, pl. VII, fig. 1) sous *S. tenuilobatus* apparaît en fait comme un variant robuste à costulation particulièrement dense de *S. weinlandi*. Il faut également noter qu'à l'origine, la Zone à Tenuilobatus d'Oppel, utilisée dans de nombreux travaux du 19ème siècle (de Loriol, 1876, 1877 ; Dumortier & Fontannes, 1876 ; Fontannes, 1879), englobait toute la partie du Kimméridgien où sont présentes aussi d'autres espèces du genre *Streblites* relativement proches morphologiquement de *S. tenuilobatus*, comme *S. frotho* et *S. weinlandi*. Plus récemment, Horöldt (1964), suivi par Enay (2009), considèrent que *Streblites weinlandi* serait une sous-espèce de *S. tenuilobatus*. L'âge du type de *S. weinlandi* (« Zone à Tenuilobatus » d'Oppel), très imprécis, ne permet pas de cerner avec précision la position stratigraphique originale de cette espèce. Toutefois, sa présence indiscutable dans des niveaux de la Zone à Acanthicum de la Montagne de Crussol, où *S. tenuilobatus* a disparu, permet d'apporter des précisions. *Streblites weinlandi* serait ainsi plus récent que *S. tenuilobatus* dont l'ornementation est très différente, et n'appartient pas au même taxon du « groupe-espèce », même si ces deux formes entretiennent probablement des liens phylétiques étroits.

D'autre part, l'étude d'assez nombreux spécimens de « *Creniceras dentatum* » (Reinecke, 1818) (ici [m]) présents dans les même niveaux que *Streblites weinlandi* [M], montre que ces deux « espèces » sont strictement identiques jusqu'à *D*=20 mm environ (stade 1 lisse). Comme dans le cas des microconques de *Taramelliceras compsum* (cf. supra), on observe que les valeurs de *O*, *E* et *H* en fonction de *D* ne se différencient qu'au-delà de 20 mm environ (Fig. 186) pour devenir de type allométrique chez les « *Creniceras dentatum* », alors que la croissance de ces paramètres reste isométrique (mais avec une petite rupture de pente) chez les *Streblites* [M]. De plus, sur la loge d'habitation des spécimens adultes, la forme de la région ventrale est très fortement convergente entre les deux formes. Par ces observations, habituelles dans le cadre du dimorphisme (Makowski, 1962 ; Callomon, 1963), « *Creniceras dentatum* » et *Streblites weinlandi* sont considérés ici comme les deux antidimorphes d'une unique espèce paléobiologique.
A la suite de Ziegler (1974), qui a remarqué la répartition stratigraphique identique entre le genre *Streblites* dans son ensemble et « *Creniceras dentatum* », il apparaît comme hautement probable que les représentants de ce dernier taxon correspondent en fait aux dimorphes microconques de plusieurs espèces successives de *Streblites*. En effet, les microconques d'Oppeliidae offrent bien moins de possibilités morphologiques (et donc évolutives) que les macroconques correspondants, essentiellement en raison de leur quasi-absence d'ornementation et de leur morphologie très stable. En dehors d'un contexte stratigraphique précis, il peut être par conséquent très difficile, voire impossible, de les différencier. Un phénomène identique se rencontre pour les Strigoceratidae du Callovien, où le taxon

Oecoptychius refractus (Reinecke, 1818) pourrait correspondre aux microconques de plusieurs espèces successives de *Phlycticeras* Hyatt, 1893 (Schweigert & Dietze, 1998). Ainsi, même si « *Creniceras dentatum* » devrait être prioritaire sur *Streblites weinlandi* sur le plan taxinomique (synonymie par principe d'antériorité), cette option n'est pas souhaitable en raison des confusions possibles. L'usage de *Streblites weinlandi*, qui est basée sur un spécimen macroconque avec des caractères spécifiques aisément reconnaissables, est nettement préférable afin de conserver une bonne définition de cette espèce.

6. Les *Ochetoceras*

6.1. Systématique et paléontologie

Sous-famille *Ochetoceratinae* Spath, 1928
Genre *Ochetoceras* Haug, 1855
Espèce-type : *Ammonites canaliculatus* Von Buch, 1831

Ochetoceras canaliferum (Oppel, 1863)
(Pl. 93, Fig. 2 ; Pl. 102, Fig. 1-3)

Synonymie
* 1863. *Ammonites canaliferum* nov. sp. ; Oppel, p. 195, pl. 52, fig. 4.
? 1876. *Ammonites canaliferus* Oppel, 1863 ; Loriol, p. 48, pl. 3, fig. 5.
1959. *Ochetoceras canaliferum* (Oppel, 1863) ; Berckhemer & Hölder, p. 102, pl. 25, fig. 129, 133.
1964. *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *canaliferum* (Oppel, 1863) ; Höroldt, p. 68, pl. 4, fig. 4-6.
1972. *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *canaliferum* (Oppel, 1863) ; Schairer, p.53, pl. 2, fig. 3.
1984. *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *canaliferum* (Oppel, 1863) ; Schairer, p. 34, pl. 2, fig. 1-3.
1992. *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *canaliferum* (Oppel, 1863) ; Finkel, p. 231, fig. 71.
1994. *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *canaliferum* (Oppel, 1863) ; Schlegelmilch, p. 48, pl. 15, fig. 1.
2009. *Ochetoceras canaliferum* (Oppel, 1863) ; Moor, pl. 8, fig. 3, pl. 9, fig. 4.
v 2011. *Ochetoceras canaliferum* (Oppel, 1863) ; Baudouin et al., pl. 1, fig. 2 ; pl. 11, fig. 1-3.

Type : figuration originale par Oppel (1863, pl. 52, fig. 4a, b) ; holotype conservé à Munich sous le n°As VIII 87. A noter que la description donnée par Oppel (1863, p. 195) est partiellement basée sur d'autres spécimens (Höroldt, 1964).
Localité type : probablement la région de Bad Boll (Würtemberg) en Allemagne.
Strate type : « Zone à *Ammonites tenuilobatus* ».
Répartition stratigraphique : *Ochetoceras canaliferum* semble très peu fréquent. Les trois spécimens étudiés dans ce travail proviennent du banc n°193 daté de la Zone à Acanthicum de la Montagne de Crussol. Toutefois, selon Berckhemer & Hölder (1959), l'espèce serait présente dans tout le Kimméridgien inférieur.
Répartition géographique : *Ochetoceras canaliferum* est surtout connue en Allemagne (Oppel, 1863 ; Berckhemer & Hölder, 1955 ; Schairer, 1972 ; Moor, 2009), mais aussi en Espagne (Finkel, 1992) et dans le Sud-Est de la France.

Matériel et dimensions (*N*=3) : voir Tableau 49.

N°	α	*D*	*H*	*E*	*O*	*H/D*	*O/D*	*O/H*	*Npr/2*	*Nsr/2*	Banc n°
crl001	0	67	35	-	10	0,522	0,149	0,286	7	-	193
	90	54	29	-	8	0,537	0,148	0,276	5	-	
	180	42	22	-	5	0,524	0,119	0,227	2	-	
cru033	0	63	35	-	8	0,556	0,127	0,229	7	38	193 ?
	53	53	29	-	7	0,547	0,132	0,241	5	35	
	95	47	26	-	6	0,553	0,128	0,231	7	31	
cru089	0	50	28	-	7	0,560	0,140	0,250	-	30	193
	65	41	23	-	6	0,561	0,146	0,261	2	29	
	142	35	19	-	4	0,543	0,114	0,211	0	-	
	235	c28	14	-	3	0,500	0,107	0,214	0	-	
Moyenne						*0,54*	*0,13*	*0,24*			

Tableau 49. Tableau de mesures pour *O. canaliferum*.

Description

Sur les trois spécimens étudiés, seul un comporte sa loge d'habitation (n°cru089, Pl. 102, Fig. 3). Ils montrent une section étroite, lancéolée (Fig. 187), avec des flancs arrondis qui convergent vers la région ventrale. Cette dernière est tout d'abord légèrement arrondie, puis progressivement de plus en plus tranchante avec la croissance. Le ventre porte une carène continue, haute et aiguë. Le mur ombilical est relativement élevé, peu incliné, légèrement arrondi, et son rebord est anguleux. L'enroulement général de la coquille est très involute, avec un rapport *O/D*=0,13 en moyenne.

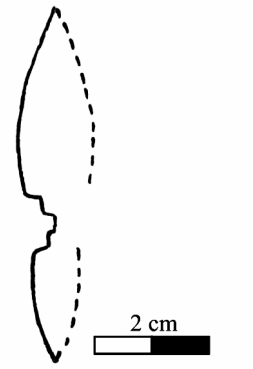


Figure 187. *Ochetoceras canaliferum*, section, ×1. Spécimen n°crl001, coll. Baudouin.

L'ornementation est constituée de côtes principales falciformes larges et mousses, à partir d'environ *D*=40 mm (spécimen n°cru089, Pl. 102, Fig. 3). Elles apparaissent à proximité du rebord ombilical, sont proverses dans la moitié inférieure des flancs puis s'infléchissement brutalement en arrière à mi-flanc. Les côtes principales sont ensuite concaves dans la partie supérieure des flancs avant de s'effacer à l'approche de la région ventrale. Dans le tiers supérieur des flancs on note la présence de nombreuses côtes secondaires fortement proverses et légèrement concaves. Elles sont d'aspect variable : quasi imperceptibles sur le spécimen n°crl001 (Pl. 102, Fig. 1), elles sont nettement plus marquées sur les spécimens n°cru033 (Pl. 102, Fig. 2) et cru089 (Pl. 102, Fig. 3). Il ne semble pas y avoir de modification notable de l'ornementation sur la loge d'habitation. Le péristome n'est conservé sur aucun des spécimens étudiés.

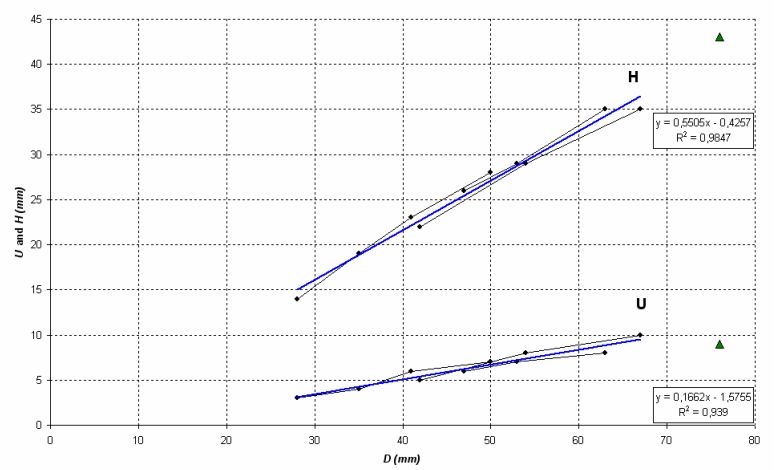


Figure 188. Diagrammes bivariés de *O* et *H* en fonction de *D* pour *Ochetoceras canaliferum*. Le triangle vert indique l'holotype.

Rapports et différences

Ochetoceras canaliferum est une espèce assez aisément reconnaissable par son ornementation très atténuée, particulièrement dans la moitié inférieure des flancs. *O. hispidiforme* (Fontannes, 1879), espèce de l'Oxfordien supérieur encore présente à la base du Kimméridgien, en diffère par ses nombreuses côtes bien marquées, notamment dans la partie inférieure des flancs, et par la présence d'un sillon spiral beaucoup plus fortement exprimé que chez *O. canaliferum*.

Ochetoceras irregulare Berckhemer & Hölder, 1959 est très proche de *O. canaliferum*, mais il s'en distingue par une ornementation plus marquée avec un net sillon spiral à mi-flanc et une carène moins développée. *O. irregulare* est présent au Tithonien inférieur, mais Oloriz (1978) le positionne dans le même groupe que *O. canaliferum* en se basant sur l'existence de spécimens d'ornementation et de position stratigraphique intermédiaire. A noter que Berckhemer & Hölder (1959) considèrent *O. palissyanum* (Fontannes, 1879), espèce également tithonienne, comme un possible synonyme de *O. irregulare*.

Ochetoceras zio (Oppel, 1863) et *Ochetoceras ornatum* Berckhemer & Hölder 1959 sont différents de *O. canaliferum* par leurs côtes primaires très fortes, en particulier dans la moitié inférieure des flancs. *O. zio* apparaît au Kimméridgien supérieur (Zone à Acanthicum) et perdure jusque dans le Tithonien inférieur (Berckhemer & Hölder, 1959), et *O. ornatum* est présent à la base du Tithonien.

6.2. Remarque

Les trois spécimens étudiés dans ce travail montrent des paramètres dimensionnels homogènes (Fig. 188) et des caractères ornementaux très proches qui ne diffèrent entre eux que par la force variable des côtes secondaires. En l'attente de nouvelles données sur la variabilité de ce groupe, ils sont considérés ici comme l'expression possible des différents pôles morphologiques d'une même espèce.

D. APTIEN

Ontogenèse, variabilité et évolution des Deshayesitidae du Lower Greensand (Ammonoidea, Crétacé inférieur, Sud de l'Angleterre) : réinterprétation des données de la littérature, implications taxinomiques et biostratigraphiques

D. APTIEN

Ontogenèse, variabilité et évolution des Deshayesitidae du Lower Greensand (Ammonoidea, Crétacé inférieur, Sud de l'Angleterre) : réinterprétation des données de la littérature, implications taxinomiques et biostratigraphiques

1. Introduction

Par leur abondance, leur diversité morphologique, et leur large distribution géographique, les Deshayesitidae représentent une « famille-clé » pour la biostratigraphie de l'Aptien inférieur des domaines Téthysien et Boréal (Fig. 189, Fig. 190 – Baraboshkin, 2004 ; Hoedemaeker & Reboulet, 2003 ; Reboulet & Hoedemaeker, 2006 ; Reboulet et al., 2009 ; Reboulet et al., 2011). Leur extension stratigraphique concerne la totalité de l'Aptien inférieur (Fig. 189). Tous les taxons inclus dans les Deshayesitidae sont construits autour du même schéma morphologique : une coquille planispiralée avec une section des tours ovale ou subtrapézoïdale, et une alternance plus ou moins régulière de côtes primaires généralement flexueuses qui démarrent à la base des flancs, avec des côtes secondaires plus ou moins nombreuses qui démarrent à une position variable sur les flancs. Tous ces caractères sont susceptibles de varier fortement d'un spécimen à l'autre au sein d'une même population, mais aussi au cours du temps.
Il est habituellement admis que les Deshayesitidae dérivent des Heteroceratidae, qui montrent une nette tendance au réenroulement au cours du Barrémien supérieur. Ainsi, à partir de la morphologie tripartite de type *Heteroceras*, la coquille évolue vers la morphologie *Rouchadzeites*/*Egoianites*, puis vers la morphologie *Martelites*. Les ultimes « *Colchidites* » gr. *securiformis* Tovbina, 1963 donnent le genre *Turkmeniceras* Tovbina, 1963, qui est le premier représentant de la famille des Deshayesitidae (Bogdanova & Mikhailova, 1999, 2004 ; Delanoy, 1997 ; Delanoy & Bert, 2006). Pour la suite de ce chapitre, il faut noter que les Heteroceratidae ont une grande variabilité morphologique comme celle des Deshayesitidae : la dernière révision du genre *Heteroceras* (Delanoy, 1997) a montré la conspécificité de nombreux taxons auparavant utilisés par les auteurs.
Sur le plan paléogéographique, la distribution des Deshayesitidae s'étend au cours du temps. Au départ (Zone à Turkmenicum), toute cette famille ne semble occuper qu'une zone très limitée restreinte au Turkmenistan. La Zone à Turkmenicum n'est reconnue jusqu'à présent avec certitude qu'au Turkmenistan (cf. Bogdanova & Mikhailova, 2004 pour une discussion), aussi le signalement de *Tukmeniceras* en Italie et dans le Sud-Est de la France est douteux. Ensuite, la distribution des Deshayesitidae s'étend à tout le Domaine Téthysien, de Domaine Boréal, et la Plateforme Russe de la Zone à Oglanlensis à la Zone à Deshayesi. Finalement, cette famille atteint sa distribution maximale au cours de la Zone à Furcata (Bogdanova & Mikhailova, 1999, 2004 ; Canerot et al., 1986 ; Collignon, 1962 ; Kelly & Whithman, 1999 ; Lehman et al., 2009 ; Raisossadat, 2004 ; Sasonova, 1958), avant sa disparition brutale (Fig. 189, Fig. 190).

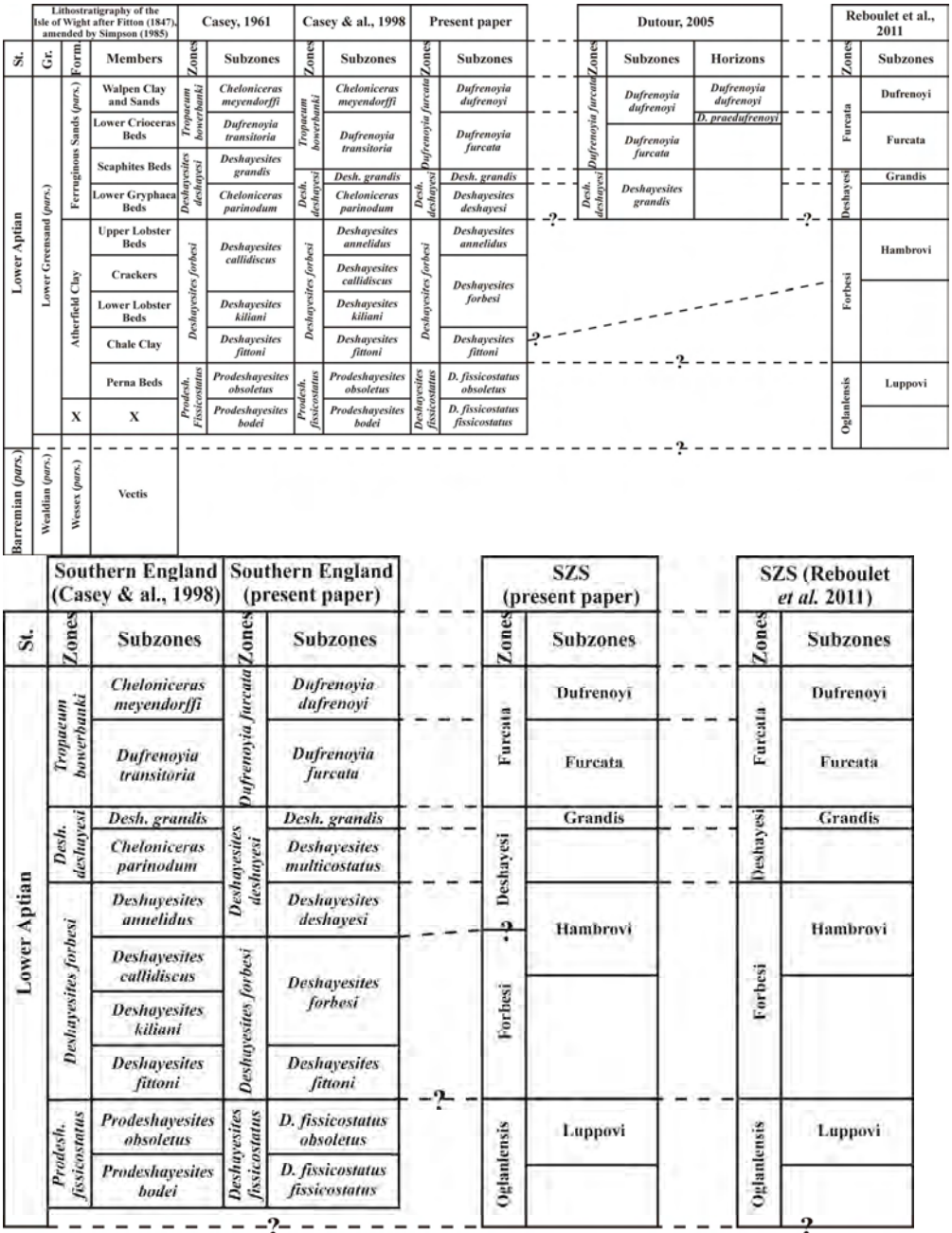


Figure 189. a. Litho- et biostratigraphie de l'Aptien inférieur de l'île de Wight (Sud de l'Angleterre), avec un essai de corrélation avec l'échelle biostratigraphique proposée par Dutour (2005) pour le Sud Est de la France et avec l'échelle « standard » (Reboulet et al., 2011). Form.=formation, Gr.=groupe, St.=étage, X=formation absente dans l'île de Wight. **b.** Version corrigée de l'échelle biostratigraphique proposée en tenant compte de la synonymie entre *D. deshayesi* s. str. et *D. annelidus* de Casey (1963) – cf. Chapitre D.7.4.3.

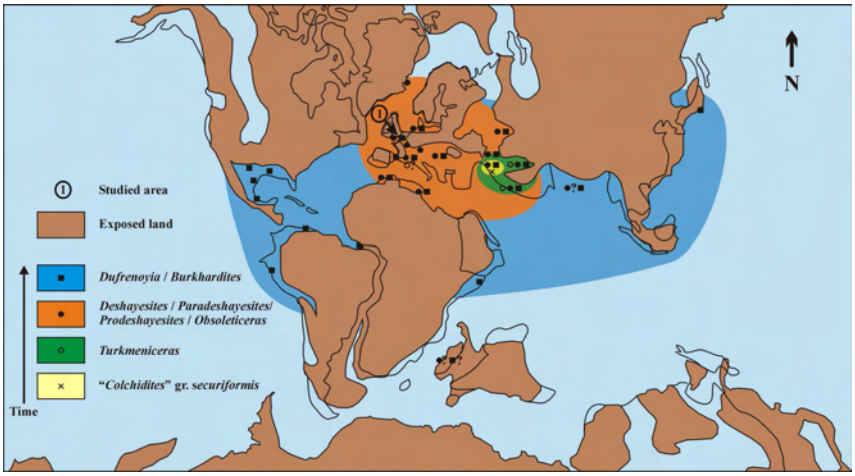


Figure 190. Aires de distribution des principaux genres de la famille des Deshayesitidae et de leur groupe souche (« *Colchidites* » gr. *securiformis*), illustrant leur extension paléogéographique centrifuge durant le Barrémien terminal et l'Aptien inférieur. Lorsque la localisation d'un genre est incertaine, celle ci n'est pas incluse dans l'aire de distribution du genre correspondant. Carte d'après Baron et al. (1981), et Masse et al. (2000), modifié. Localisations des taxons d'après Bogdanova & Mikhailova (1999 ; 2004), Canerot et al. (1986), Collignon (1962), Kelly et al. (1999), Lehman et al. (2009), Sasonova (1958) et Raisossadat (2004).

2. Buts et méthodes

2.1. Exposé du problème : l'approche typologique des Deshayesitidae

Une revue critique de la littérature met en évidence que la grande diversité morphologique des Deshayesitdae a été trop souvent associée à une conception typologique de l'espèce depuis l'introduction de l'*Ammonites fissicostatus* Philips, 1829 il y a environ deux siècles. Dans une conception extrême, ce point de vue typologiste attribue à chaque spécimen jugé un peu original un nom d'espèce sans tenir compte de la variabilité intraspécifique. Cette approche a souvent conduit les auteurs à pulvériser cette famille en une multitude de taxons (certains étant vraiment très proches morphologiquement les uns des autres, à tel point qu'on se demande quelles sont réellement leurs différences), reliés par de nombreux intermédiaires : ainsi, Bogdanova & Michailova (2004) ont identifié plus d'une centaine « d'espèces » dans les Deshayesitidae, classées en 6 ou 7 « genres ». Afin de reconnaître ces taxons, il est nécessaire d'utiliser un maximum de critères : aspect de la section des tours, hauteur des tours, taille adulte, densité costale, régularité de l'alternance côtes primaires/secondaires, forme des côtes, hauteur d'apparition des côtes secondaires sur les flancs, aspect du ventre, aspect de la zone péri-ombilicale, aspect de la ligne de suture, etc., mais chacun d'entre eux toujours pris séparément les uns des autres. L'utilisation du critère du nombre de côtes par tour conduit même quelque fois à l'utilisation de tableaux (e.g. Ropolo & Gonnet, 2003, tab. 13), où un individu peut se voir attribuer un nom d'espèce différent pour seulement quelques côtes d'écart. Cette approche typologique a plusieurs conséquences problématiques : (1) dans la littérature, l'identification spécifique de nombreux spécimens est basée sur d'infimes différences, qui ne sont jamais très claires, ni réellement (ou sérieusement), quantifiables du genre *« slightly more or less low rib density »*, *« a more ore less closed umbilicus »*, ou *« slightly more or less proverses ribs »*, etc. (e.g. Bogdanova & Michailova, 2004 ; Casey, 1963 ; Glazunova, 1973 ; Raisossadat, 2004). (2) Des spécimens manifestement trop fragmentaires pour être identifiables sont pourtant nommés sur le plan spécifique (e.g. Garcia-Mondejar et al., 2008 ; Moreno-Bedmar et al., 2009). (3) Les auteurs ont souvent considéré la variabilité intraspécifique des Deshayesitidae comme faible voire absente (e.g. Ropolo & Gonnet, 2003), parce qu'accepter ce fait reviendrait à faire empiéter les espaces de variabilité des « espèces » reconnues les uns sur les autres. Toutefois, certaines espèces sont quelquefois

considérées comme très variables par de rares auteurs (Busnardo in Gauthier, 2006 ; Dutour, 2005 ; Martin, 2006). Et bien entendu (4) la fiabilité des corrélations biostratigraphiques effectuées à partir de telles déterminations peut être remise en question (e.g. Garcia-Mondejar et al., 2008 ; Moreno-Bedmar et al., 2010 ; Ropolo et al., 2006 ; Sasonova, 1958), sans parler des conséquences sur les interprétations évolutives ou écologiques.
Ainsi, cette approche typologique a pour conséquences une importante instabilité des multiples taxons de Deshayesitidae suivant l'interprétation des auteurs, qui apporte une importante confusion autour de ce groupe, et en particulier pour le Lower Greensand (e.g. Bogdanova, 1979 ; Bogdanova & Michailova, 1999 ; Busnardo *in* Gauthier, 2006 ; Casey, 1963 ; Delanoy, 1995 ; Reboulet & Hoedemaeker, 2006 ; Ropolo et al., 2009a ; Sasonova, 1958).
Persévérer dans l'approche typologiste de ce groupe qui a prévalu jusqu'à aujourd'hui ne ferait que maintenir toutes ces interprétations différentes, et sa faible fiabilité en tant qu'outil biostratigraphique. C'est ce qui a conduit, tout comme pour les autres groupes étudiés dans ce mémoire, à utiliser une « approche paléobiologique » (cf. introduction du mémoire).

2.2. Secteur d'étude

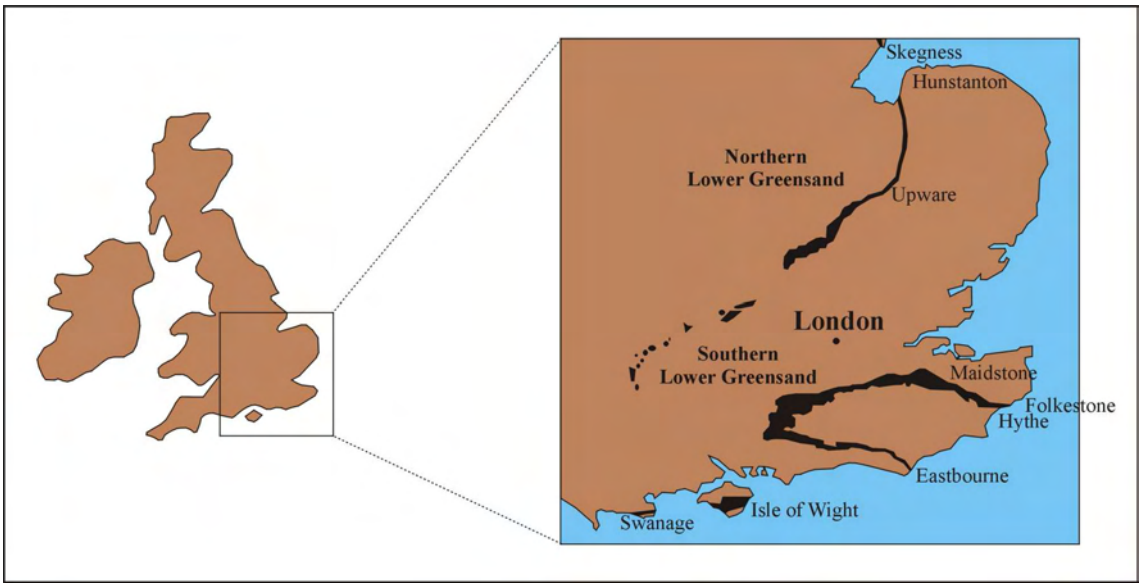


Figure 191. Carte du secteur d'étude (Sud de l'Angleterre) montrant la distribution des affleurements de Lower Greensand (figurés en noir). Carte d'après Casey (1961a) et Ruffell & Wach (1991), modifiés.

Les Deshayesitidae ont été le sujet de nombreux travaux en raison de leur abondance et leur large répartition stratigraphique/géographique. Mais à l'heure actuelle, il n'existe qu'un seul secteur géographique limité, où des échantillons suffisamment grands et bien conservés de Deshayesitidae ont été récoltés, dans une colonne stratigraphique suffisamment complète (c'est-à-dire qui concerne presque la totalité de l'histoire de la famille) : le Sud de l'Angleterre, et en particulier l'Ile de Wight (Fig. 191). Les Deshayesitidae de ce secteur proviennent de la partie inférieure d'une formation géologique locale, le Lower Greensand, et ils ont été étudiés par les auteurs depuis presque deux siècles avec des descriptions minutieuses et des figurations abondantes. De plus, le Lower Greensand a fourni d'autres ammonites comme les *Roloboceras* Casey, 1954 et *Megatyloceras* Humphrey, 1949 (Casey, 1961b) qui sont l'un des marqueurs stratigraphiques les plus fiables pour l'Aptien inférieur (Moreno-Bedmar et al., 2009 ; Moreno-Bedmar et al., 2010 ; Reboulet et al., 2011). Le Lower Greensand a aussi été le sujet d'études chimio- et lithostratigraphiques (Ruffel & Wach, 1991 ; Ruffel & Worden, 2000). Pour toutes ces raisons, c'est l'étude des Deshayesitidae de

ce secteur qui a été choisie, sur la base des données de la littérature qui permettent de se baser sur de nombreuses données de terrain et les descriptions rigoureuses disponibles.

2.3. Echelle biostratigraphique

Dans le présent travail, la biostratigraphie de l'Aptien inférieur utilisée est celle, locale, de Casey et al. (1998) (Fig. 189). Cette dernière a été préférée à l'échelle chronostratigraphique « standard » (Reboulet et al., 2011) (Fig. 189) pour les raisons suivantes : (1) l'échelle biostratigraphique de Casey et al. (1998) a été spécialement établie pour le Lower Greensand, et les types de ses espèces indices proviennent majoritairement du Lower Greensand ; (2) seulement quelques espèces indices de l'échelle biostratigraphique de référence (Reboulet et al., 2011) sont actuellement reconnues dans le Lower Greensand ; (3) l'échelle de référence est difficilement corrélable au niveau de la sous-zone avec celle de Casey et al. (1998). Néanmoins, lorsque cela s'est avéré nécessaire, les deux échelles ont été mises en parallèles pour une meilleure compréhension (avec la nomenclature suivante : lettres minuscules et italiques pour les biozones, et lettres majuscules et romaines pour les chronozones – cf. Chapitre A.4.4.).

Les objectifs de ce chapitre sont (1) de réviser les Deshayesitidae du Lower Greensand dans un sens aussi « paléobiologique que possible », à partir des données de la littérature, en tenant compte de la variabilité de chaque échantillon, (2) d'étudier leur évolution au cours du temps, (3) de redéfinir la taxinomie des espèces reconnues, et (4) de produire un outil biostratigraphique homophylétique pour l'Aptien inférieur aussi fiable que possible sur la base de ce groupe. Ces résultats ont déjà fait l'objet d'une publication par Bersac & Bert (2012), et de communications (Bersac & Bert, 2012a-b), et ils sont repris ici de manière à étudier les facteurs de la variation intraspécifique de ce groupe, pour les comparer ensuite aux autres groupes examinés et en tirer des principes généraux (cf. infra les conclusions).

3. Le Lower Greensand du Sud de l'Angleterre

Le Lower Greensand (daté de l'Aptien à l'Albien) est une formation géologique constituée d'argiles glauconieuses et gréseuses qui est présente dans le Bassin Mésozoïque du Wessex (Whittaker, 1985). Il est localisé entre le Wealdien à sa base, et le Gault à son sommet. Le Lower Greensand affleure dans de nombreux secteurs du Sud de l'Angleterre (Fig. 191), mais l'Ile de Wight, où il atteint son épaisseur maximale (environ 250 m), est le meilleur endroit pour effectuer des observations (Casey et al., 1998 ; Simpson, 1985). L'Aptien inférieur est inclus dans la partie basale du Lower Greensand qui est divisé en une série de formations, elles-mêmes divisées en Membres (Fig. 189). La lithologie et le nom de ses Membres varie d'un secteur à l'autre (cf. Casey, 1961a, table 1, p. 497 pour une synthèse). Concernant l'Ile de Wight, la nomenclature utilisée dans ce chapitre est celle de Fitton (1847 – émendée par Simpson, 1985), et le cadre biostratigraphique est celui de Casey (1961a – émendé par Casey, et al. 1998) (Fig. 189). Chaque sous-zone reconnue correspond à un Membre particulier, à l'exception des sous-zones à *Deshayesites grandis* et *Dufrenoyia transitoria* (Casey et al. 1998 – Fig. 189).
Dans différents secteurs du Bassin du Wessex Basin, à l'exception de l'Ile de Wight (Casey, 1961a, table 1, p. 497), on observe une formation géologique supplémentaire à l'extrême base du Lower Greensand, dont le nom varie d'un endroit à l'autre, et qui contient généralement des fossiles remaniés. Cette formation représente la Sous-zone à *Prodeshayesites bodei* (base de la Zone à *Prodeshayesites fisscostatus*) juste au dessous de la Sous-zone à *Prodeshayesites*

obsoletus (Casey, 1961a), qui est plus ancienne que le Membre des Perna Beds de l'Ile de Wight.
Concernant les limites des étages/sous étages dans le Sud de l'Angleterre, la limite Barrémien-Aptien est probablement incluse au sommet du Wealdien (Formation de Wessex) [Ruffel & Wach, 1991, p. 343], et ainsi, l'extrême base de l'Aptien est probablement absente du Lower Greensand.

4. La monographie de Casey

La plupart des données concernant les Deshayesitidae du Lower Greensand peuvent être trouvées dans la « *Monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand* » de Raymond Casey (ci-après nommée « la Monographie »). Il s'agit d'un gros travail de 660 pages et 112 planches, divisé en 9 volumes (« parts ») publiés entre 1959 et 1980. Les Deshayesitidae sont étudiés dans les parts V et IX (Casey, 1963, 1980). Les spécimens étudiés proviennent de collections récoltées il y a environ deux siècles (cf. Casey, 1959 pour un historique), et ainsi la position stratigraphique de la plupart d'entre eux n'est pas connue plus précisément qu'à la sous-zone. Ceci est dû aux techniques de prospections utilisées dans le passé (pas de collecte au banc-par-banc), et aux conditions d'affleurements (falaises au bord de mer) qui ne permettent la plupart du temps que la collectes dans des blocs éboulés. Heureusement, les caractéristiques de la matrice des fossiles rend possible leur replacement dans leur Membres d'origine, et ainsi permet de les dater.
Casey a décrit et figuré de nombreuses espèces et variétés nouvelles de Deshayesitidae, mais il a aussi révisé les espèces déjà décrites dans le Lower Greensand, et refiguré leurs types. Au final, pas moins de 66 espèces et variétés de ce groupe ont été décrites ou citées (dont 42 considérées comme nouvelles), séparées en trois genres différents (Casey, 1963, 1980 ; Casey, et al., 1998) (Fig. 192). Cette pulvérisation taxinomique est basée sur une approche essentiellement typologique du concept de l'espèce. Mais par la suite, Casey et al. (1998) ont recommandé d'abandonner la plupart des variétés décrites précédemment, et seul *Deshayesites callidiscus* var. *annelidus* Casey, 1963 a été érigé au rang d'espèce.
Si le travail de Casey est remarquable par l'abondance des spécimens figurés, la précision des détails dans les descriptions, le travail de recherche bibliographique et muséale considérable, et par les patterns évolutifs innovants proposés pour ce groupe d'ammonites, il est aussi caractérisé par sa présentation désordonnée qui entrave sa compréhension aisée. Ce désordre est présent à plusieurs niveaux :

- (1) Les descriptions et figurations de nombreux taxons de Deshayesitidae sont regroupées par genres, mais au sein de chaque chapitre relatif à un genre donné, et dans les planches et figures de texte, les espèces sont décrites sans ordre particulier : ni alphabétique, ni stratigraphique, ni morphologique, et ni en fonction de leur abondance ou de la grande similarité qui peut exister entre certaines d'entres elles. De plus, les différents fragments, ou vues d'un spécimen donné, peuvent être représentés sur des planches ou figures de texte différentes. L'exemple des trois fragments de l'holotype de *Prodeshayesites obsoletus* Casey, 1961 est très démonstratif : ils sont respectivement figurés planche LVII, fig. 6, planche LXI fig. 2a-b, et text-fig. n°132 !

- (2) La description d'une espèce ou variété peut démarrer dans le paragraphe « description » du taxon en question, puis se poursuivre dans le paragraphe « remarques », et se terminer plusieurs pages plus loin dans le chapitre d'une autre espèce ou variété avec laquelle elle est comparée.

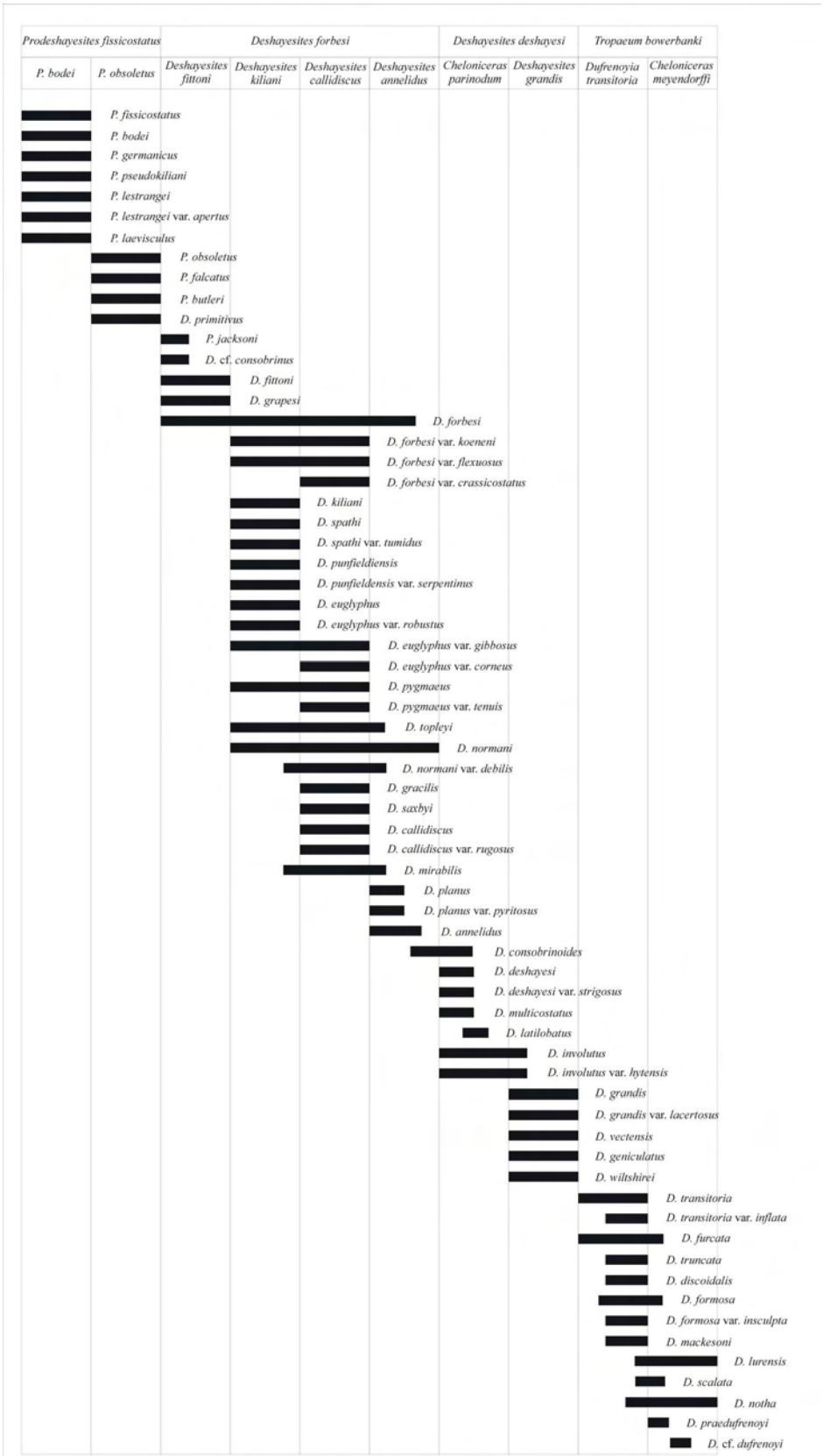


Figure 192. Répartition stratigraphique des 66 taxa (espèces et variétés) de Deshayesitidae reconnues dans le Lower Greensand par Casey (1961b, 1963, 1980) et/ou Casey et al. (1998). L'échelle biostratigraphique est celle de Casey et al. (1998).

- (3) Si une grande variabilité intraspécifique est admise chez certaines espèces ou variétés, d'autres ne sont pas considérées de la même manière sans aucune explication, bien

que ces taxons puissent être contemporains et reliés entre eux par de nombreux intermédiaires.

- (4) Si les patterns évolutifs basés sur les caractères morphologiques sont quelquefois considérés pour un genre donné, ces patterns et caractères ne sont plus évoqués par la suite dans les descriptions des différentes espèces du même genre (exemple : le chapitre sur le genre *Dufrenoyia* Kilian & Reboul, 1915 *in* Casey, 1963).

Cette présentation confuse et désorganisée est probablement l'une des causes principales qui rendent difficile la compréhension de la variabilité intraspécifique et les patterns évolutifs chez les Deshayesitidae du Lower Greensand. Pour contourner ces difficultés, il a été nécessaire en premier lieu d'organiser les comparaisons entre les différents taxons que Casey a étudiés, en fonction de leur répartition stratigraphique (du plus ancien au plus récent) et de leur morphologie. C'est la première étape de ce travail.

5. Les Deshayesitidae du Lower Greensand : synthèse et réinterprétation des données de la littérature

Le matériel cité est déposé dans plusieurs institutions publiques : le British Museum (BM) de Londres, le Geological Survey Museum (GSM) à Londres/Nottingham, le Natural History Museum (NHM) à Londres, et le Sedgwick Museum (SM) à Cambridge (Angleterre).

5.1. Etude qualitative

Les données qualitatives de la Monographie (i.e. les descriptions des taxons et les figurations) [Casey, 1963, 1980] et celles de Casey et al. (1998) sont réinterprétées ici sous une approche « paléobiologique » (cf. introduction du mémoire). Pour les raisons déjà évoquées, la limite de précision stratigraphique est la sous-zone, ainsi par exemple, lorsque Casey écrit dans son travail qu'il existe une transition continue entre les différents taxons d'un Membre, ces taxons sont considérés ici comme un seul échantillon paléobiologique. Lorsque le même mécanisme de variation morphologique est présent dans différentes sous-zones, mais est décrit sous différents noms et détermine différentes coupures taxinomiques, il est réinterprété ici en tant que phénomène unique, etc. Cette « méthode qualitative » aide à mettre en évidence les nombreuses contradictions qui existent dans la Monographie entre les coupures taxinomiques et les observations de Casey et Casey et al.

5.1.1. La zone à *Prodeshayesites fissicostatus*

5.1.1.1. La sous-zone à *Prodeshayesites bodei*

Les Deshayesitidae de la sous-zone à *Prodeshayesites bodei* du Lower Greensand sont tous attribués au genre *Prodeshayesites* Casey, 1961 par Casey. Les spécimens étudiés sont soit des fragments, soit des nuclei, et dans la Monographie le stade adulte est extrapolé à partir de spécimens subcomplets qui proviennent d'autres secteurs géographiques (Allemagne du Nord) qui n'entrent pas dans le cadre de ce travail (Casey, 1961a, 1963, 1980).

Prodeshayesites bodei (von Koenen, 1902) [*in* Casey, 1963, p. 358] : la coquille est évolute avec une section des tours relativement large. L'ornementation des tours les plus internes est gracile avec des côtes proverses et flexueuses fines, et de nombreuses côtes intercalaires (=stade à côtes fines). Ensuite, l'ornementation devient très rapidement moins dense au cours de la croissance : les côtes sont moins proverses, moins flexueuses, plus robustes et généralement plus espacées (=stade à grosses côtes). En parallèle, les côtes intercalaires se

raréfient : il n'y a plus qu'une côte intercalaire pour une côte principale en moyenne. La région ventrale arrondie est traversée par des côtes sans atténuation.

Prodeshayesites fissicostatus (Phillips, 1829) [*in* Casey, 1963, p. 355] : ce taxon est différent de *P. bodei* par la persistance plus tardive du stade à côtes fines, et l'apparition plus tardive du stade à grosses côtes. La coquille est plus involute (*H/D*=0,34 à *D*=52 mm), mais l'état fragmentaire des spécimens attribués à *P. bodei* rendent la comparaison difficile. Le stade ontogénique post-embryonnaire (« stade népionique » *in* Casey, 1963) est lisse et comparable à celui *« with trace of lateral sculpture »* de *D. deshayesi* (d'Orbigny, 1841) [Casey, 1963, p. 292 et 355]. A la suite de ce stade, la zone ventrale arrondie est traversée par des côtes non atténuées. Casey a observé l'existence de nombreux spécimens intermédiaires entre *P. fissicostatus* et *P. bodei*, mais il a préféré maintenir ces deux taxons indépendants, parce que les accepter en tant que représentants d'une seule espèce variable aurait impliqué de renommer la sous-zone à *P. bodei* en sous-zone à *P. fissicostatus* par principe de priorité, ce que ne voulait pas Casey (Casey, 1963, p. 359).

Prodeshayesites germanicus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 360) : la coquille est légèrement plus involute (*H/D*=0,44 à *D*=55 mm) et le stade à grosses côtes apparaît plus tardivement que chez *P. fissicostatus*. La région ventrale montre les mêmes caractéristiques que chez les taxons précédents. Le spécimen n°SM B27498 de *P. germanicus* (*in* Casey, 1963, pl. LIX fig. 4ab) montre un relief costal légèrement plus marqué au niveau du point de naissance des côtes de la région péri-ombilicale, en particulier dans les tours internes. Bien que Spath signale l'existence de nombreuses formes de passages entre *P. germanicus* (=*Deshayesites* sp. n. indet. *in* Spath, 1930, p. 433) et *P. fissicostatus*, Casey justifie l'introduction de *P. germanicus* par le seul fait que pour lui ces formes de passage semblent être *« plutôt rares »* (!) (Casey, 1963, p. 360).

Prodeshayesites lestrangei Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 362) : ce taxon est comparée à *P. laevisculus* (von Koenen, 1902) par Casey essentiellement sur la base de spécimens allemands. Le spécimen-type de *P. lestrangei* (n°BM C29614 pl. LX, fig. 3a, b *in* Casey, 1963) présente une croissance en hauteur de tour comparable mais une section plus étroite que chez *P. germanicus*. Il en est de même pour l'ornementation (densité, orientation et flexuosité des côtes) qui s'en différencie toutefois par l'atténuation de plus en plus importante des côtes dès les tours internes, en particulier sur la région ventrale.

Prodeshayesites lestrangei var. *apertus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 365) : Casey regroupe sous cette variété *« qui pourrait être une nouvelle espèce »* (Casey, 1963, p. 365), plusieurs spécimens avec des caractéristiques différentes. Bien que fragmentaires, le spécimen type (n°BM C36163, pl. LIX, fig. 1 et text-fig. 129c *in* Casey, 1963) et le spécimen n°BM C32330 (pl. LX, fig. 6a, b *in* Casey, 1963) montrent une croissance en hauteur de tour légèrement plus grande et une section plus étroite que celles des spécimens attribués à *P. germanicus*. De même, l'ornementation (densité, orientation et flexuosité des côtes) entre ces deux formes est proche, mais chez la variété *apertus* le relief des côtes est atténué dès les tours internes. Cette atténuation de l'ornementation s'intensifie au cours de l'ontogenèse, en particulier sur la région ventrale. Le spécimen n°GSM Zm2235 (Casey, 1963, pl. LIX, fig. 6a, b) présente quant à lui une croissance en hauteur de tour, une densité costale et un aspect des côtes très proches de ceux de *P. pseudokiliani* Casey, 1963 (cf. infra).

Prodeshayesites pseudokiliani Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 360) : ce taxon est proche de *P. germanicus* dont il se distingue par sa coquille plus involute (*H/D*=0,48 pour *D*=55 mm), le

stade à côtes fines qui persiste plus tardivement au cours de l'ontogenèse, et une tendance à l'atténuation de l'ornementation dans les tours externes. La présence d'un épaississement péri-ombilical du relief costal semble être plus tardive chez *P. pseudokiliani* que chez *P. germanicus* (ce caractère est bien visible sur le spécimen n°BM C29615 pl. LVIII, fig. 3a *in* Casey, 1963).

Prodeshayesites laevisculus (von Koenen, 1902) [in Casey, 1963, p. 367] : la plupart des observations de Casey à propos de ce taxon proviennent de spécimens Allemands. Les données anglaises sont trop rares étant donné que Casey ne cite qu'un seul spécimen du Lower Greensand de 39 mm de diamètre (n°BM C35480). Il est comparable à diamètre égal à *P. germanicus* ou *P. pseudokiliani*, mais suivant Casey, *P. laevisculus* ne se différencierait de *P. germanicus* que par une ornementation plus atténuée dans les tours internes. Pour Spath (1930, p. 433), *P. germanicus* (=*Deshayesites* sp. n. indet. *in* Spath, 1930, p. 433) serait un intermédiaire entre *P. fissicostatus* (forme plutôt robuste) et *P. laevisculus* (forme plutôt gracile). Casey réfute ce point de vue en raison de l'absence de forme de passage entre *P. germanicus* et *P. laevisculus « unless the species described below as* P. pseudokiliani *be regarded as such »* (Casey, 1963, p. 360).

5.1.1.2. Synthèse pour la sous-zone à *Prodeshaysites bodei*

Si l'on considère la grande homogénéité de la séquence ontogénique, les diamètres d'apparition des différents stades de la coquille, la grande variation morphologique avec la présence d'intermédiaires entre tous les taxons de la sous-zone à *P. bodei* du Lower Greensand, la totalité des spécimens étudiés par Casey peuvent être regroupés dans un seul et même échantillon. Sur le plan de l'ontogenèse, les spécimens de cet échantillon passent par trois stades successifs : (1) un stade initial « globuleux à structures latérales». En raison des conditions de préservation des tours très internes, ce stade n'est pour l'instant connu que chez quelques exemplaires de *P. fissicostatus* (Casey, 1963, p. 355) ; (2) un stade à côtes fines caractérisé par une coquille involute à section de tour étroite et une ornementation assez irrégulière plutôt dense, flexueuse et proverse. On note la présence de nombreuses côtes intercalaires naissant à des hauteurs variables sur les flancs. Le relief costal est parfois assez marqué en région péri-ombilicale à partir d'un certain diamètre ; (3) un stade à grosses côtes (=stade « *bodei* » *in* Casey, 1963, p. 359) qui est caractérisé par une coquille plus évolute, une section des tours plus épaisse, et une ornementation plus robuste, moins dense et flexueuse. L'alternance des côtes principales/intermédiaires est plus régulière, et le relief costal n'est pas renforcé dans la zone péri-ombilicale.
La durée du stade à costulation fine, qui varie de manière considérable d'un spécimen à l'autre, détermine l'aspect général de la coquille : plus ce stade est bref, plus la coquille est évolute, épaisse et à ornementation robuste. A l'inverse, plus ce stade est long, plus la coquille est involute, à section de tour étroite et avec une ornementation gracile (Fig. 193). La transition entre les stades à costulation fine et à costulation épaisse semble brutale (elle n'est visible que sur le néotype de *P. fissicostatus*, sp. n°BM C24718, pl. LVIII fig. 2a, b *in* Casey, 1963). Indépendamment de leur morphologie, il existe chez certains individus une tendance générale à l'atténuation de l'ornementation qui peut s'exprimer à tout moment au cours de la croissance. Cette atténuation peut concerner les flancs aussi bien que la totalité de la zone ventrale. Le ventre est arrondi et lorsqu'il n'est pas affecté par l'atténuation globale de l'ornementation, la zone siphonale est traversée par des côtes non atténuées.
En résumé, l'échantillon de la sous-zone à *P. bodei* est très variable dans le détail, mais il reste globalement homogène. Il est ainsi possible de hiérarchiser les différents taxons reconnus par Casey en fonction de leur robustesse. Du plus robuste au plus gracile, on a : *P.*

bodei (stade à costulation fine court sans atténuation de l'ornementation), *P. fissicostatus* (stade à costulation fine intermédiaire sans atténuation de l'ornementation), *P. germanicus* (stade à costulation fine intermédiaire avec atténuation tardive de l'ornementation), *P. lestrangei* (stade à costulation fine intermédiaire avec atténuation précoce de l'ornementation), *P. lestrangei* var. *apertus* (pour parti comparable à *P. lestrangei*, ou à *P. pseudokiliani*), *P. pseudokiliani* (stade à costulation fine long avec atténuation tardive de l'ornementation) et *P. laevisculus*.

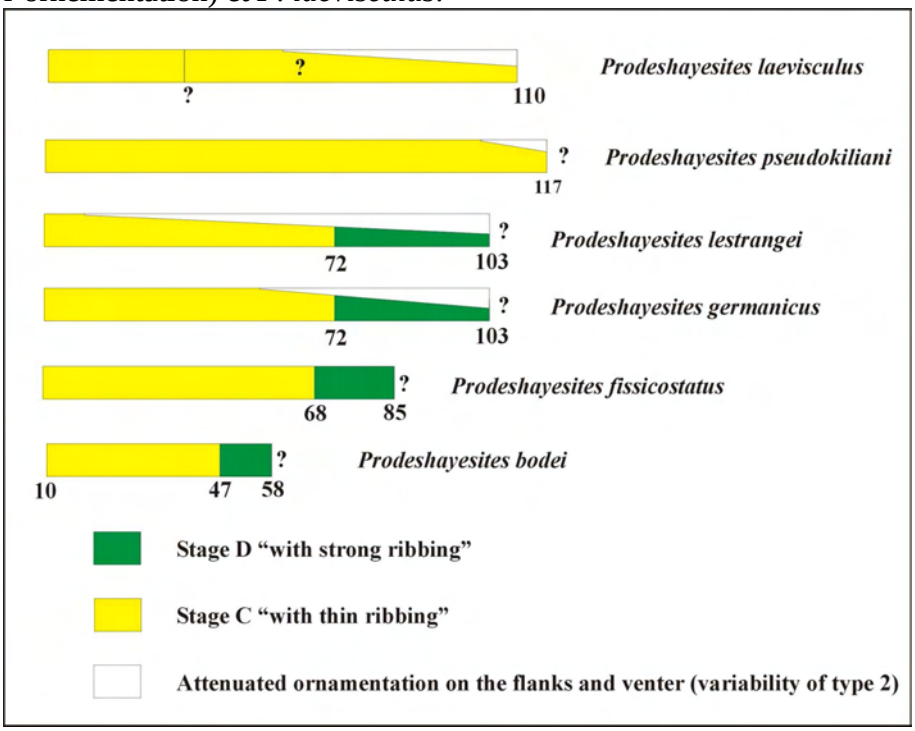


Figure 193. Variabilité de la durée du stade « à côtes fines » (stade C) et de l'atténuation de l'ornementation chez différentes espèces typologiques de Deshayesitidae de la sous-zone à *Prodeshayesites bodei* (=Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus, ce travail). Les chiffres attachés aux cartouches représentent les diamètres d'apparition ou de première observation des stades (en millimètres). Chaque cartouche ontogénique commence pour un diamètre de 10 mm. Le stade adulte et son diamètre d'apparition ne sont connus chez aucun Deshayesitidae de cette sous-zone dans le Lower Greensand.

5.1.1.3. La sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus*

Selon Casey (1963), le genre *Deshayesites* Kasansky, 1914 apparaît dans la sous-zone à *P. obsoletus* avec l'espèce *Deshayesites primitivus* Casey, 1963. *Prodeshayesites* se distinguerait de *Deshayesites* par un enroulement généralement plus évolute, une section des tours plus comprimée, un ventre plus bombé et une ligne de suture moins découpée. Toujours selon Casey (1963), chez *Deshayesites*, le stade ontogénique *« globuleux à structures latérales»* est plus court que chez *Prodeshayesites* (1,5 *versus* 3 tours de spire), et un nouveau stade ontogénique apparaît à la suite : le stade « Kosmatella » avec *« blunt, radially-elongated nodes* (...) *on lower half of flank, terminating ventrally at line of involution at mid-flank »* (Casey, 1963, p. 297-298). Néanmoins, ce dernier stade n'a pu être observé chez les spécimens attribués à *Deshayesites* dans cette sous-zone, et n'est présent avec certitude qu'à partir de la zone suivante à *Deshayesites forbesi*.

Deshayesites primitivus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 335 ; 1980, p. 655) : ce taxon peut atteindre une grande taille (*Dmax*>250 mm ?) ; il est relativement involute (*H/D*=0,42-0,45 pour *D*=140 mm) et présente un stade à costulation épaisse dès les tours internes. Les côtes restent larges et espacées par la suite, mais leur relief s'atténue rapidement en particulier sur

la région ventrale. Casey n'a pas décrit les tours post embryonnaires et n'a donc pas mentionné la présence du stade « Kossmatella » chez *Deshayesites primitivus* (Casey, 1963, p. 335). Sans avancer d'arguments, Casey considère cette forme très proche des autres taxons de *Prodeshayesites* comme un représentant « primitif » de *Deshayesites* plutôt que comme un *Prodeshayesites* (Casey, 1963, p. 335).

Prodeshayesites butleri CAsey, 1980 (=*Prodeshayesites* sp. nov. aff. *laevisculus in* Casey, 1963, p. 369, LX, fig. 1) (*in* Casey, 1980, p. 657) : cette forme de grande taille (*Dmax*=196 mm) est très proche des *P. laevisculus* et *P. lestrangei* de la sous-zone à *P. bodei*, mais elle est plus évolute et présente une costulation plus espacée sur le phragmocône. A diamètre égal sa croissance en hauteur de tour est comparable, mais la section est ici plus étroite et l'ornementation est plus dense et s'atténue plus rapidement. Sur la fin du dernier tour de *P. butleri*, le relief ornemental augmente de nouveau et les côtes deviennent rapidement très fortes, droites et espacées sur la chambre d'habitation adulte.

Prodeshayesites obsoletus Casey, 1961 (*in* Casey, 1963, p. 369) : ce taxon de grande taille (*Dmax*=250 mm ?) est plus involute (*H/D*=0,49 pour *D*=128 mm) que *P. butleri* mais sa section est comparable. L'ornementation est très atténuée et les côtes sont à peine visibles sur les flancs dans les tours internes ; leur relief est maximal dans la région péri-ombilicale. L'ornementation disparaît presque totalement au cours de l'ontogenèse et ne réapparaît que sur la chambre d'habitation adulte sous la forme de côtes fortes, droites et espacées.

Prodeshayesites falcatus Casey, 1963 (Casey, 1963, p. 372) : cette forme n'est connue que par un unique spécimen de petite taille (*D*=40 mm) à enroulement scaphitoïde. Son ornementation est atténuée, en particulier sur la région ventrale.

5.1.1.4. Synthèse pour la sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus*

Les Deshayesitidae de cette sous-zone sont remarquables par l'atténuation précoce et importante de leur ornementation qui peut aboutir à des formes « sub-lisses » telles que *P. obsoletus*. Cette tendance était déjà présente dans la sous-zone à *P. bodei* mais de manière moins marquée. Bien que la variation des caractéristiques ornementales soit plus difficile à observer que dans la sous-zone à *P. bodei*, on peut reconnaître des spécimens évolutes dans la sous-zone à *P. obsoletus* avec des côtes larges, espacées et peu marquées (*D. primitivus* et *P. butleri*), et des spécimens involutes à costulation quasiment inexistante dès les tours internes (*P. obsoletus*). Chez ces formes involutes et sub-lisses, le relief ornemental est maximal en région péri-ombilicale comme on peut parfois l'observer au cours du stade à costulation fine chez les spécimens de la sous-zone à *P. bodei*. Ces formes involutes et sub-lisses pourraient avoir un stade à costulation fine plus long au cours de l'ontogenèse.
L'ornementation des grands spécimens se termine par un stade à côtes larges, simples et droites : ce stade est interprété comme une variation adulte étant donné que la même morphologie est largement présente chez les Ancyloceratina adultes (e.g. Casey, 1959 ; Delanoy, 1997 ; d'Orbigny, 1841).
Un spécimen de petite taille semble avoir atteint sa maturité (*P. falcatus*) avec l'acquisition d'un enroulement scaphitoïde.

5.1.2. La zone à *Deshayesites forbesi*

5.1.2.1. La sous-zone à *Deshayesites fittoni*

Dans la sous-zone à *Deshayesites fittoni*, le genre *Deshayesites* devient prédominant comparé à *Prodeshayesites* (uniquement présent dans la partie inférieure de la sous-zone avec *P. jacksoni* Casey, 1963 in Casey, 1963, p. 354). Les spécimens décrits et figurés par Casey sont là encore souvent fragmentaires. Comparée aux spécimens de la zone à *Prodeshayesites fissicostatus*, la ligne de suture est plus découpée, et un nouveau stade ontogénique apparaît probablement dans les tours post-embryonnaires (stade « Kossmatella » *in* Casey, 1963, p. 297, 354, 355).

Deshayesites cf. *consobrinus* (d'Orbigny, 1841) [*in* Casey, 1963, p. 353] : quelques fragments de coquilles évolutes et à costulation épaisse ont été considérés comme proches de *D. consobrinus* par Casey.

Deshayesites grapesi Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 320) : Casey n'a figuré que l'holotype de ce taxon, qu'il considère comme rare. Ce spécimen (Casey, 1963, pl. LIII, fig. 5a-c) est plutôt involute et son ornementation présente des caractères intermédiaires entre les extrêmes robuste et gracile : les côtes sont relativement fortes, irrégulières et flexueuses sans présenter d'épaississement péri-ombilical. Les côtes intercalaires sont assez nombreuses et l'ornementation présente une tendance générale à l'atténuation dans les tours externes.

Prodeshayesites jacksoni Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 365 ; 1980, p. 657) : il s'agit d'une forme involute (*H/D*=0,41 pour *D*=77 mm) à costulation fine dans les tours internes. L'épaisseur de la section est inconnue du fait de l'écrasement du seul spécimen figuré dont les tours internes soient observables (spécimen n°GSM 108176 [holotype], figuré pl. LXI, fig. 10a, b *in* Casey, 1963). Un autre spécimen de grande taille attribué à cette espèce typologique (n°GSM 114139, figuré pl. CXII, fig. 1a,b *in* Casey, 1963) montre une croissance plus lente, et, à la fin du stade à stade à costulation épaisse, les côtes deviennent progressivement fortes, simples et droites. Selon Casey (1980, p. 657), ces caractéristiques sont proches de celles du genre *Deshayesites*, mais l'appartenance de *P. jacksoni* au genre *Prodeshayesites* n'a pas été argumentée.

Deshayesites fittoni Casey, 1961 (*in* Casey, 1961, p. 593 ; 1963, p. 321) : seuls des fragments de tours internes, le plus souvent écrasés, ont été décrits et figurés par Casey. Cette forme présente une coquille plus involute que *P. jacksoni* (*H/D*=0,45 pour *D*=50 mm), et une ornementation plus gracile. La croissance et la densité costale varient d'un spécimen à l'autre, mais les individus à ornementation plus robuste semblent plus évolutes.

Deshayesites forbesi Casey, 1961 (*in* Casey, 1961, p. 593 ; 1963, p. 314) : Casey considérait ce taxon comme très rare dans la sous-zone à *Deshayesites fittoni* et il n'a décrit ou figuré aucun spécimen de cette sous-zone.

5.1.2.2. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites fittoni*

Comme pour la zone à *Prodeshayesites fissicostatus*, les Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites fittoni* ne semblent former qu'un seul échantillon homogène, où tous les intermédiaires sont présents entre les formes évolutes à ornementation robuste (*D.* cf. *consobrinus*) et les formes involutes à ornementation gracile (*D. fittoni*). La région ventrale est arrondie, et lorsqu'il n'y a aucune atténuation secondaire de l'ornementation, les côtes traversent le ventre sans s'atténuer. Selon Casey, *Deshayesites* est différent de *Prodeshayesites* par une ligne de suture plus découpée. La prédominance des spécimens attribués à *Deshayesites* par Casey dans cette sous-zone, est cohérente avec la

complexification suturale dès la zone à *Deshayesites forbesi*. Cependant, les quelques spécimens figurés par Casey (1963) sont souvent trop fragmentaires et écrasés et ne permettent que des observations limitées.

5.1.2.3. La sous-zone à *Deshayesites kiliani*

A partir de cette sous-zone, *Deshayesites forbesi* Casey, 1961 (forme gracile de petite taille adulte) et les formes robustes du groupe de *D. spathi* Casey, 1963 et *D. normani* Casey, 1963 deviennent abondantes.

Deshayesites normani Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 344) : selon Casey, cette forme de grande taille (*Dmax*=263 mm) apparaît au sommet de la sous-zone à *Deshayesites kiliani* et perdure jusque dans la sous-zone à *Deshayesites annelidus*. Il s'agit d'une forme involute (*H/D*=0,43-0,47 pour *D*<120 mm) à section épaisse (*E/D*=0,31-0,36 pour *D*<120 mm). La costulation est plutôt fine dans les tours internes, mais elle passe très rapidement à une costulation plus épaisse (autour de 30<*D*<40 mm suivant les spécimens). La croissance en hauteur de tour est plus lente sur le dernier tour adulte, et à l'approche du péristome les côtes deviennent fortes, simples et droites. La ligne de suture est très découpée et montre un premier lobe latéral trifide et asymétrique, ainsi qu'une selle externe bifide et profonde (Casey, 1963, p. 326).

Deshayesites normani var. *debilis* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 347) : cette variété se distingue de la forme typique par une atténuation de l'ornementation sur le phragmocône. Un spécimen considéré comme aberrant par Casey (1963, p. 348) présente des tours internes à ornementation très atténuée.

Deshayesites spathi Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 332) : il s'agit d'un taxon morphologiquement très proche de *D. normani* ; il est involute (*H/D*=0,43-0,47 pour *D*<120 mm) et à section épaisse (*E/D*=0,30-0,33 pour *D*<120 mm). Sa costulation est d'emblée épaisse, et peut parfois être atténuée dans les tours internes (vers *D*=40-60 mm). *D. spathi* semble pouvoir atteindre une taille adulte comparable à celle de *D. normani* [*Dmax* observé =162 mm chez le spécimen n°GSM 57702 qui n'exprime pas encore le stade adulte (*in* Casey, 1963, text-fig. 117, p. 334)]. La ligne de suture est comparable à celle de *D. normani*.

Deshayesites spathi var. *tumidus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 334) : cette variété se distingue de la forme type par une atténuation de l'ornementation qui s'étend à la majeure partie du phragmocône, tout comme chez *D. normani* var. *debilis*.

Deshayesites punfieldiensis Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 338) : ce rare taxon n'est connu que par quelques individus de petite taille (*Dmax* observé =51 mm) qui sont morphologiquement proches de *D. spathi* et *D. normani*, mais avec un ombilic plus ouvert. Son enroulement est plutôt évolute avec une ornementation à côtes épaisses non atténuées.

Deshayesites punfieldiensis var. *serpentinus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 341 ; 1980, p. 656) : cette variété est très proche de la forme type avec laquelle elle est reliée par tous les intermédiaires. Elle s'en distingue par une densité costale légèrement plus grande, et un enroulement parfois légèrement plus évolute.

Deshayesites euglyphus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 336) : ce taxon présente un stade à costulation fine jusqu'à *D*=30-50 mm, qui passe progressivement au stade à costulation

épaisse. L'ornementation n'est pas atténuée. La croissance en hauteur de tour est comparable à celle des taxons décrit précédemment, mais la section de tour est un peu plus étroite (*E/D*=0,27-0,30 pour *D*<120 mm) et le stade à costulation épaisse est généralement un peu plus gracile. L'examen de la région ventrale du spécimen BM 30667 (in Casey, 1963, pl. II, fig. 4, et photos fournies par le Natural History Museum de Londres) montre que ce spécimen présente un émoussement de la costulation sur l'aire siphonale jusqu'à *D*=13 mm. La variabilité morphologique de *D. euglyphus* est importante et on observe des intermédiaires avec les espèces typologiques plus robustes (*D. spathi*) et plus graciles (*D. kiliani*).

Deshayesites euglyphus var. *robustus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 337) : cette variété se distingue de la forme type par une ornementation plus robuste. Elle constitue selon Casey une forme intermédiaire entre *D. euglyphus* et *D. spathi*.

Deshayesites euglyphus var. *gibbosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 337) : cette autre variété se distingue de la forme type par une atténuation de l'ornementation sur le phragmocône. Un spécimen avec une ornementation plus gracile (n°SM. B85831 *in* Casey, 1963, p. 338) est considéré par Casey comme une forme intermédiaire avec *D. kiliani*.

Deshayesites topleyi Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 342) : cette forme présente un enroulement proche des taxons déjà décrits. Elle se caractérise par une très forte atténuation de l'ornementation sur le phragmocône avec des tours internes en général quasiment lisses, mais ce caractère est variable suivant les individus. Casey (1963, p. 342) a souligné la tendance remarquable qu'ont plusieurs autres espèces et variétés à développer de temps en temps une morphologie de type « topleyi » (atténuation plus ou moins marquée de l'ornementation sur une partie plus ou moins importante du phragmocône), comme par exemple *D. spathi*, *D. spathi* var. *tumidus*, *D. normani* var. *debilis* ou *D. euglyphus* var. *gibbosus*.

Deshayesites mirabilis Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 350 ; 1980, p. 656) : forme légèrement plus gracile que *D. euglyphus* mais dont le taux de croissance est comparable ; la section de tour est par ailleurs plus étroite, et la costulation est plus dense et flexueuse.

Deshayesites kiliani Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 325) : l'enroulement de cette espèce typologique est relativement involute (*H/D*=0,47-0,50 pour *D*<120 mm) avec une section des tours comparable à celle de *D. euglyphus*. La costulation de *D. kiliani* est toutefois plus dense et flexueuse, avec un plus grand nombre de côtes intercalaires et une tendance à l'atténuation de l'ornementation sur les flancs. Il existe des formes intermédiaires entre cette forme et d'autres taxons à morphologie plus robuste comme *D. euglyphus*. La ligne de suture est comparable à celle de *D. normani*, et reste toujours plus découpée que celle de *D. euglyphus* (Casey, 1963, p. 337).

Deshayesites forbesi Casey, 1961 (*in* Casey, 1961, p. 593 ; 1963, p. 314) : ce taxon est abondant à partir de la sous-zone à *Deshayesites kiliani* et il est uniquement représenté par des spécimens de petite taille (*Dmax*=80 mm environ), de telle façon que Casey a considéré *D. forbesi* comme une forme adulte de petite taille, mais il n'a donné aucun autre argument. Les tours les plus internes montrent une costulation fine, atténuée sur les flancs, mais qui tend à devenir plus robuste à partir de *D*=20 mm. Au delà de ce diamètre, l'ornementation est intermédiaire entre les stades à costulation fine et à costulation épaisse. Il faut remarquer que l'ornementation n'est pas atténuée sur la région siphonale (bande siphonale non atténuée) jusqu'à *D*=14 mm, comme chez le spécimen n°BM 30667 attribué à *Deshayesites euglyphus*

(cf. supra). La variabilité de *D. forbesi* est très grande et il existe des intermédiaires entre les nuclei de *D. forbesi* et ceux de *D. normani* (Casey, 1963, p. 316, et pl. LV, fig. 3).

Deshayesites forbesi var. *koeneni* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 317) : cette variété se distingue de la forme type par le stade à costulation fine qui disparaît plus précocement.

Deshayesites forbesi var. *flexuosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 317) : cette variété rare se distingue de la forme type par son enroulement plus involute et son ornementation plus gracile.

Deshayesites pigmaeus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 319) : cette forme rare et de petite taille est proche de *D. forbesi*. Elle est aussi présente dans la sous-zone à *Deshayesites callidiscus* sus-jacente, et des intermédiaires existent avec *D. forbesi* var. *crassicostatus*.

5.1.2.4. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites kiliani*

Les Deshayesitidae de cette sous-zone montrent une variabilité morphologique qui suit les mêmes modalités que celles observées dans les sous-zones précédentes (Fig. 194) :

- (1) Variabilité polymorphique entre un pôle involute à section étroite et à ornementation gracile, et un pôle plus évolute à section épaisse et ornementation robuste, avec la présence de tous les intermédiaires. Ce polymorphisme est conditionné par les variations de la séquence ontogénique, c'est à dire par la durée du stade à costulation fine.
- (2) Polymorphisme entre un pôle à ornementation très atténuée sur le phragmocône, et un pôle à ornementation non atténuée, là encore avec la présence de tous les intermédiaires.
- Et (3) dimorphisme probable entre les formes adultes de petite taille (*D. forbesi* et *D. pigmaeus*), et les formes adultes de grande taille dont les tours internes sont les mêmes. Microconques et macroconques probables sont également concernés par les polymorphismes gracile/robuste et à ornementation atténuée/non atténuée.

Figure 194. Exemple de variabilité intraspécifique de type 1 et 2 chez quelques Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites kiliani* (=partie inférieure de la Sous-zone à Forbesi, ce travail). Toutes les figures proviennent de Casey, 1963. **A.** GSM Zn2973 (identifié sous *D. normani* in pl. LV, fig. 4) représentant une forme robuste avec un stade C « à côtes fines » inobservable et une ornementation non atténuée. **B.** BM. C32352 (topotype de *D. euglyphus* in pl. LII, fig. 1) représentant une forme intermédiaire à stade C de durée intermédiaire et ornementation non atténuée. **C.** Le n°GSM 30922 (holotype de *D. kiliani* in pl. XLIX, fig. 2) représente une forme gracile à stade C long et ornementation partiellement atténuée. Barre d'échelle=1 cm.

Par rapport aux échantillons plus anciens, celui de la sous-zone à *Deshayesites kiliani* présente plusieurs particularités originales : les individus à morphologie robustes sont prédominants et ils sont nettement plus involutes à diamètre équivalent.

Lorsqu'il est possible de l'observer, la région ventrale des tours internes montre une atténuation de l'ornementation (bande siphonale atténuée). Bien entendu cette zone ne peut pas être observée chez les spécimens de grande taille dont les tours internes sont cachés, et c'est probablement la raison pour laquelle ce caractère discret n'a été décrit que chez les petits spécimens.

5.1.2.5. La sous-zone à *Deshayesites callidiscus*

Pas moins de 16 espèces et variétés typologiques ont été reconnues par Casey (1963) et Casey et al. (1998) dans cette sous-zone. Neuf d'entres elles ont déjà été décrites pour la sous-zone à *Deshayesites kiliani* : *Deshayesites normani*, *D. normani* var. *debilis*, *D. topleyi*, *D. mirabilis*, *D. euglyphus* var. *gibbosus*, *D. forbesi*, *D. forbesi* var. *koeneni*, *D. forbesi* var. *flexuosus*, et *D. pigmaeus*.

Deshayesites saxbyi Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 349) : ce taxon à ornementation robuste est très proche de *D. normani*. Il n'est connu que par deux spécimens, dont le type qui présente une blessure sur le dernier tour observable.

Deshayesites euglyphus var. *corneus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 338) : cette variété se distingue de la forme type par un stade à costulation fine plus long (=stade « *kiliani* » in Casey, 1963, p. 338) qui se prolonge jusqu'à *D*=85 mm (*versus* seulement *D*=30-40 mm pour la forme type). Le stade à costulation épaisse présente ici une ornementation plus dense.

Deshayesites callidiscus Casey, 1961 (*in* Casey, 1961, p. 594 ; 1963, p. 327) : cette forme relativement variable présente une morphologie gracile avec un enroulement involute (*H/D*=0,48-0,51 pour *D*<120 mm) et une section des tours étroite. Le stade à costulation fine laisse place au stade à costulation épaisse à partir de *D*=140 mm. *D. callidiscus* est très proche de *D. kiliani* dont il se différencie principalement par une atténuation plus marquée de l'ornementation sur les flancs. La région ventrale du spécimen BM 27023 (in Casey, 1963, p. 328, pl. XLIX, fig. 4, et photos fournies par Matt Riley du Sedgwick Museum de Cambridge) montre que ce spécimen présente une costulation siphonale émoussée jusqu'à *D*=13 mm environ. Les lignes de sutures de *D. callidiscus* et *D. kiliani* sont comparables.

Deshayesites callidiscus var. *rugosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 329) : cette variété se distingue de la forme type par un enroulement légèrement plus évolute (*H/D*=0,47-0,49 pour *D*<120 mm) et une ornementation légèrement plus robuste. Le spécimen n°GSM 108184 a été considéré par Casey comme un intermédiaire avec *D. topleyi* (Casey, 1963, p. 329).

Deshayesites forbesi var. *crassicostatus* Casey, 1963 (in Casey, 1963, p. 318) est relié à *D. forbesi* et *D. pigmaeus* par des formes de transition (Casey, 1963, p. 319, 320). Cette variété diffère de l'espèce par un relief costal moins atténué et un stade à costulation fine disparaissant plus tôt au cours de l'ontogenèse (cf. description de *D. forbesi*).

Deshayesites gracilis Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 324) : ce taxon n'est représenté que par un seul spécimen de petite taille, peut-être adulte (*Dmax*=41 mm). Il est morphologiquement très proche de *D. forbesi* var. *koeneni*.

Deshayesites pigmaeus var. *tenuis* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 320) : cette variété se distingue seulement de la forme type par une ornementation plus gracile.

5.1.2.6. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites callidiscus*

Les Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites callidiscus* sont très proches de ceux de la sous-zone à *Deshayesites kiliani* : leurs morphologies sont très semblables, et ils montrent la même variabilité (polymorphisme) et probablement le même dimorphisme. Cette proximité morphologique est en partie liée à l'existence de taxons communs à ces deux sous-zones. De nombreux spécimens (adultes ou pas, dont la plupart sont attribués à *D. forbesi* et ses variétés, *D. gracilis*, *D. pigmaeus* et *D. pigmaeus* var. *tenuis*) montrent une atténuation de l'ornementation sur la bande siphonale dans les tours internes. Dans cette sous-zone, tout comme dans la sous-zone à *Deshayesites kiliani*, les individus à morphologie robuste prédominent.

5.1.2.7. La sous-zone à *Deshayesites annelidus*

Cette sous-zone correspond au Upper Gryphaea Beds Member qui était initialement inclus dans la sous-zone à *Deshayesites callidiscus* (Casey, 1961a, 1963). Son assemblage faunique diffère de celui des niveaux inférieurs et se rapproche déjà de celui de la zone à *D. deshayesi* sus-jacente. C'est pour cette raison que Casey et al. (1998, p. 517) ont proposé d'individualiser le Upper Gryphaea Beds Member sur le plan biostratigraphique par l'introduction de la sous-zone à *D. annelidus*. Plusieurs des taxons reconnus par Casey dans cette sous-zone ont déjà été décrits pour la sous-zone à *D. callidiscus* : *Deshayesites normani*, *D. normani* var. *debilis*, *D. topleyi*, *D. mirabilis*, *D. forbesi*, *D. forbesi* var. *koeneni*, *D. forbesi* var. *flexuosus*, et *D. forbesi* var. *crassicostatus*.

Deshayesites annelidus Casey, 1963 (*in* Casey et al. 1998, p. 532 ; =*Deshayesites callidiscus* var. *annelidus in* Casey, 1963, p. 330) : cette forme de grande taille (*Dmax* observé =200 mm) présente une morphologie plutôt gracile avec un stade à costulation fine qui disparaît tardivement. Un spécimen probablement conspécifique (n°GSM. 108170 *in* Casey, 1963, text-fig. 115, p. 331) développe un stade adulte orné de côtes fortes, droites et simples vers 250-300 mm. Bien que très proche de *D. callidiscus*, *D. annelidus* s'en distingue par une atténuation moins marquée des côtes sur les flancs, et surtout par des tours internes proches de *D. planus* Casey, 1963 (cf. infra) qui sont caractérisés par l'interruption de l'ornementation sur la bande siphonale (bande siphonale lisse) jusqu'à *D*=14 mm. C'est d'ailleurs cette similitude ontogénique avec *D. planus* qui a incité Casey et al. à ériger *D. annelidus* au rang d'espèce à part entière.

Deshayesites consobrinoides (Sinzow, 1909) [*in* Casey, 1963, p. 302] : cette forme est surtout présente dans la zone sus-jacente à *Deshayesites deshayesi*, mais elle a été signalée par Casey et al. (1998, p. 516) dès le sommet de la sous-zone à *D. annelidus*. Elle est représentée dans le Lower Greensand par des spécimens de petite taille adulte (*Dmax* observé =31 mm) qui montrent une morphologie plutôt robuste (enroulement évolute et costulation épaisse non atténuée). A noter que les côtes son interrompues sur la bande siphonale qui est lisse jusqu'à *D*=15 mm (Casey, 1963, p. 345).

Deshayesites planus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 323) : ce taxon est représenté par des individus de petite taille (*Dmax* observée =33 mm) à morphologie gracile et bande siphonale lisse jusqu'à *D*=14 mm. Casey a signalé l'existence d'intermédiaires avec *D. forbesi*.

Deshayesites planus var. *pyritosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 324) : cette variété est reliée à la forme type par tous les intermédiaires, et elle s'en distingue seulement par une ornementation légèrement plus robuste.

Deshayesites forbesi Casey, 1961 (*in* Casey, 1963, p. 314) : deux spécimens (n°GSM. Zm1886 et GSM. 108160) provenant des Upper Lobser Beds Member (sous-zone à *Deshayesites annelidus*) ont été attribuées à ce taxon par Casey (1963, p. 314). Aucun d'entre eux n'est décrit ni figuré. La conservation du spécimen n°GSM. Zm1886 (dont les des photographies nous ont été gracieusement envoyées par Dr. P. J. Shepherd - British Geological Survey, Nottingham) ne permet pas d'observer les caractères de sa région ventrale en deçà d'un diamètre de 15 mm. Le spécimen n°GSM. 108160 n'a pu être retrouvé (P. J. Shepherd, communication personnelle).

5.1.2.8. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites annelidus*

La variabilité morphologique de l'échantillon de Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites annelidus* est ici encore tout à fait comparable à ce que l'on observe dans les niveaux plus anciens, avec la présence de :

- (1) Un polymorphisme déterminé par la durée du stade à costulation fine, entre un pôle involute à section plutôt étroite et à ornementation gracile (*D. annelidus*), et un pôle plus évolute à section épaisse et ornementation robuste (*D. normani*).
- (2) Un polymorphisme entre un pôle à ornementation très atténuée sur le phragmocône (*D. topleyi*), et un pôle à ornementation non atténuée (e.g. *D. normani*).
- Et (3) un dimorphisme probable entre des individus microconques (*D*<80 mm – *D. forbesi*, *D. planus*) et des individus macroconques (*D*>250 mm), mais dont les tours internes sont identiques.

Les individus dont les tours internes sont observables montrent la présence d'une bande siphonale totalement lisse jusqu'à *D*=14-15 mm.

5.1.3. La zone à *Deshayesites deshayesi*

5.1.3.1. La sous-zone à *Cheloniceras parinodum*

Seul un taxon de la sous-zone à *Cheloniceras parinodum* a déjà été décrit dans la zone précédente : *Deshayesites consobrinoides*.

Deshayesites involutus Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 310 ; =*Deshayesites consobrinus* var. *involuta in* Spath, 1930, p. 432) : la position stratigraphique de cette forme de grande taille n'est pas connue avec précision au sein de la sous-zone à *Cheloniceras parinodum*. Son enroulement est assez involute (*H/D*=0,40 pour *D*=122 mm), et son ornementation est plutôt gracile avec un stade à costulation fine relativement long. Tout comme pour les Deshayesitidae plus anciens, le stade adulte présente une costulation forte, simple et radiale. La région ventrale est subtabulée dans les tours internes (aplatie mais sans limite abrupte avec les flancs), et les autres caractères initiaux *« ressemblent à ceux de* D. grandis [cf. infra] *»* (cf. Casey, 1963, p. 310).

Deshayesites involutus var. *hytensis* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 312) : cette variété se distingue de la forme type par un stade à costulation épaisse qui apparaît plus tardivement au cours de l'ontogenèse. Son enroulement est aussi plus involute (*H/D*=0,48 pour *D*=120 mm). La zone ventrale des tours internes n'est pas décrite par Casey.

Deshayesites latilobatus (Sinzow, 1909) (*in* Casey, 1980, p. 654) : cette forme présente une croissance comparable à celle de *D. involutus* var. *hytensis*, une costulation légèrement plus dense que celle de *D. involutus*, mais plus relâchée que celle de *D. involutus* var. *hytensis*. Les tours internes ne sont là non plus pas décrits par Casey.

Deshayesites deshayesi (d'Orbigny, 1841) (in Casey, 1963, p. 295) : Casey a décrit sous ce nom quelques spécimens de petite taille (*Dmax*=40 mm) qu'il a considéré comme adultes à partir de *D*=20 mm (sic). La morphologie de cette espèce est légèrement plus gracile que *D. consobrinoides* : sa coquille est plus involute (*H/D*=0,43-0,47 à *D*<40 mm), et sa costulation est un peu plus dense et flexueuse. La région ventrale présente une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=15-18 mm. Casey a considéré *D. deshayesi* comme étant une espèce très variable et a inclus *D. consobrinoides* dans la même variabilité, bien qu'il ait traité ce dernier comme une espèce valide (Casey, 1963, p. 303). Selon Casey (1963, p. 316), certains spécimens de *D. forbesi* sont très proches de *D. deshayesi*, et ils ne sont séparés que par la bande siphonale atténuée (mais pas lisse) jusqu'à *D*=14 mm.

Deshayesites deshayesi var. *strigosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 301) : cette variété n'est connue que par des spécimens de petite taille (*Dmax* observé =43 mm), et se distingue de la forme type par un enroulement légèrement plus involute et une costulation plus dense et flexueuse.

Deshayesites multicostatus Swinnerton, 1935 (*in* Casey, 1963, p. 304) : ce taxon est légèrement plus gracile que *D. deshayesi* var. *strigosus*, avec un enroulement légèrement plus involute, une section légèrement moins épaisse et une ornementation un peu plus dense (Casey, 1963, p. 302). La région ventrale montre une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=15 mm.

5.1.3.2. Synthèse pour la sous-zone à *Cheloniceras parinodum*

Tous les Deshayesitidae de cette sous-zone, dont les tours internes ont pu être observés et décrits, portent en commun une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=15-18 mm. *D. involutus* présente comme autre caractère remarquable une région ventrale subtabulée dans les tours internes (sans atténuation des côtes dans la région siphonale), juste à la suite du stade à bande siphonale lisse.
Les autres paramètres morphologiques et ornementaux varient selon les mêmes modalités que pour les échantillons précédents : variabilité polymorphique entre des formes robustes plutôt évolutes et épaisses (*D. involutus*) et des formes involutes à section de tour étroite et ornementation gracile (*D. multicostatus*). Le dimorphisme est probable entre des spécimens adultes de petite taille (microconques) et les adultes de grande taille (macroconques). A noter que par rapport aux échantillons précédents, il semble exister un décalage de l'occupation de l'espace morphologique vers des formes plutôt graciles et à ornementation moins atténuée sur les flancs.

5.1.3.3. La sous-zone à *Deshayesites grandis*

Deshayesites geniculatus Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 307) : cette forme n'est connue que par des individus de petite taille (*Dmax* observé =48 mm). La coquille est évolute (*H/D*=0,32 pour *D*=48 mm) et l'ornementation est robuste. La région ventrale n'a pas été décrite par Casey, mais il souligne la forte ressemblance de *D. geniculatus* avec *Dufrenoyia furcata*

(Sowerby, 1836) [cf. infra], qui est une forme plus récente de la zone à *Tropaeum bowerbanki*.

Deshayesites vectensis Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 307 ; Casey et al., 1998, p. 533 ; =*Deshayesites wilthshirei* Casey, 1963, *in* Casey, 1963, p. 305) : ce taxon présente une morphologie légèrement plus gracile que *D. geniculatus* avec un enroulement plus involute (*H/D*=0,44 pour *D*=48 mm) et une ornementation moins puissante. La bande siphonale de *D. vectensis* est lisse jusqu'à *D*=25 mm, et sa région ventrale est subtabulée sur le phragmocône.

Deshayesites grandis Spath, 1930 (in Casey, 1963, p. 308) : ce taxon de grande taille (*Dmax*=400 mm) est légèrement plus gracile que *D. vectensis* à diamètre équivalent. Sa coquille est plus involute (*H/D*=0,50 at *D*=50 mm), et son ornementation est plus fine. Le stade à côtes fines, qui présente une atténuation de l'ornementation sur les flancs entre *D*=25 et *D*=60 mm, se prolonge jusqu'à environ *D*=130 mm. A partir de ce diamètre, le stade à côtes fortes apparaît plus ou moins progressivement. Le stade adulte démarre entre *D*=300 et *D*=400 mm. *D. grandis* montre une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=25 mm, et sa zone ventrale est subtabulée jusqu'à environ *D*=100 mm (Casey, 1963, pl. XLIV, fig. 1a, b), puis elle devient arrondie. Selon Casey (1963, p. 309), la durée des stades à côtes fines et fortes, et le diamètre d'apparition du stade adulte, sont particulièrement variables chez *D. grandis*. La ligne de suture est finement découpée. Spath a observé les mêmes caractères, et pour lui *« if a narrow interpretation were attempted every individual could be made the type of a new species »* (Spath, 1930, p. 428), alors que Casey exprimait habituellement cette très forte variabilité des Deshayesitidae par l'utilisation d'un grand nombre de taxons différents. *D. grandis* se distingue de *D. involutus* (sous-zone à *Cheloniceras parinodum*), par une région ventrale subtabulée qui disparaît plus tardivement au cours de l'ontogenèse.

Deshayesites grandis var. *lacertosus* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 309) : cette variété présente une morphologie légèrement plus robuste que la forme type : sa croissance est comparable, sa section plus épaisse dans les tours internes, et son ornementation est plus robuste et plus émoussée sur les flancs. Il semble exister des formes de passage entre *D. grandis* var. *lacertosus* et *D. vectensis* (=*D. wilthshirei in* Casey, 1963, p. 310).

5.1.3.4. Synthèse pour la sous-zone à *Deshayesites grandis*

Tous les spécimens de cette sous-zone dont les tours internes sont connus, présentent une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=25 mm (Casey et al., 1998, p. 533). Les individus de grande taille (représentés par *D. grandis*) ont une région ventrale subtabulée sur le phragmocône, qui devient bombée plus tardivement au cours de l'ontogenèse que chez *D. involutus* (cf. supra). La variabilité des Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites grandis* présente exactement les mêmes caractéristiques que pour les niveaux plus anciens, avec un polymorphisme entre formes robustes (*D. geniculatus*) et graciles (*D. grandis*), et un dimorphisme probable. Certains individus ont une tendance à l'atténuation de l'ornementation sur les flancs du phragmocône (e.g. certains spécimens attribués à *D. grandis in* Casey, 1963).

5.1.4. La zone à *Tropaeum bowerbanki*

Dans cette zone, le genre *Deshayesites* cède la place au genre *Dufrenoyia* Kilian & Reboul, 1915 dont Casey souligne le grand intérêt biostratigraphique (1963, p. 377). Il observe que les *Dufrenoyia* ont quatre stades ontogéniques successifs qui s'expriment uniquement au niveau de la région ventrale : (1) le stade à bande siphonale lisse seule (c'est-à-dire sans clavis latéro-

ventraux) ; (2) le stade à clavis latéro-ventraux qui bordent la bande siphonale ; (3) le stade où ces clavis se réunissent en formant une costulation transversale sur la région ventrale (i.e. sans bande siphonale lisse) ; et (4) le stade à côtes transversales mais sans clavi. La disparition des clavis latéro-ventraux est progressive, ainsi, la région ventrale est d'abord aplatie et nettement délimité par rapport aux flancs, et ensuite elle devient progressivement subtabulée, puis arrondie au cours de l'ontogenèse.
Malgré le la variabilité du diamètre d'apparition de ces différents stades d'un individu à l'autre, Casey (1963, p. 376) a noté l'apparition de plus en plus tardive dans l'ontogenèse du stade à clavi latéro-ventraux unis en travers du ventre au cours de la zone à *Tropaeum bowerbanki*. Bien que ce critère possède un intérêt évolutif et biostratigraphique évident, d'ailleurs reconnus par Casey (1963, p. 377), cet auteur n'en fait aucune mention lors de la description des nombreux taxons spécifiques qu'il reconnaît.
Pour la première fois, Casey (1963, p. 377) a reconnu des macroconques (200<*D*<400 mm) et des microconques (35<*D*<70 mm) au sein des différents taxons de *Dufrenoyia*, alors que pour les Deshayesitidae plus anciens, il séparait sur un plan taxonomique les adultes de grande taille et de petite taille. Il attribue ce dimorphisme à une origine sexuelle probable.

5.1.4.1. La sous-zone à *Dufrenoyia transitoria*

Dufrenoyia lurensis (Kilian, 1888) [in Casey, 1963, p. 382] : les spécimens anglais que Casey a attribué à ce taxon apparaissent dans la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* mais ils ne deviennent plus fréquents que dans la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* sus-jacente. Leur morphologie est robuste avec un enroulement évolute, une section large, une costulation très épaisse et des tubercules latéro-ventraux nettement exprimés. Le stade à clavis réunis sur la région ventrale disparaît vers *D*=130 mm. Les macroconques de *D. lurensis* peuvent potentiellement atteindre des tailles très grandes (*Dmax* observé =400 mm).

Dufrenoyia notha Casey, 1963 (in Casey, 1963, p. 386 ; 1980, p. 657) : ce taxon est représenté dans toute la zone à *Tropaeum bowerbanki* seulement par quelques spécimens de petite taille. Sa morphologie est légèrement plus gracile que *D. lurensis*, avec un enroulement légèrement plus involute, une section de tour légèrement plus étroite, et une ornementation un peu plus fine.

Dufrenoyia furcata (Sowerby, 1836) [in Casey, 1963, p. 378] : la morphologie est légèrement plus gracile que chez *D. notha* avec un enroulement légèrement plus involute et une ornementation un peu plus fine. Sa section de tours est comparable à celle de *D. lurensis*. Le stade à clavis réunis sur la région ventrale disparaît vers *D*=70 mm. Les tubercules latéro-ventraux sont moins robustes que chez *D. lurensis* et *D. notha*. Un individu, considéré comme macroconque par Casey, présente une région ventrale subtabulée jusqu'à *D*=200 mm environ (Casey, 1963, text-fig. 135). Selon Casey, *D. furcata* laisse progressivement place à *D. lurensis* au cours de la sous-zone à *Dufrenoya transitoria* et à la base de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*. Ils sont tous deux reliés par de nombreux intermédiaires. La ligne de suture est très découpée.

Dufrenoyia scalata Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 386) : la morphologie de ce taxon est comparable à celle de *D. furcata*. La bande siphonale lisse disparaît vers *D*=30 mm. Un spécimen du sommet de la sous-zone à *D. transitoria* (n°GSM. 108190 *in* Casey, 1963, p. 388) est interprété par Casey comme un intermédiaire avec *D. truncata* Spath, 1930 qui est légèrement plus gracile.

Dufrenoyia formosa Casey, 1963 (in Casey, 1963, p. 395) : selon Casey, cette forme serait présente de la sous-zone à *D. transitoria* jusqu'à la base de la sous-zone à *C. meyendorffi*. Sa morphologie est légèrement plus gracile que celle de *D. furcata* avec un enroulement un peu plus involute, une section légèrement plus étroite, une ornementation un peu plus fine.

Dufrenoyia formosa var. *insculpta* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 396) : cette variété possède une morphologie générale légèrement plus gracile que celle de la forme type.

Dufrenoyia mackesoni Casey, 1963 (in Casey, 1963, p. 397) est de morphologie intermédiaire entre *Dufrenoyia formosa* et *D. formosa* var. *insculpta*.

Dufrenoyia truncata Spath, 1930 (*in* Casey, 1963, p. 392) : sa morphologie est comparable à celle de *D. mackesoni*, mais le stade à clavis réunis sur le ventre survient plus tôt au cours de l'ontogenèse (Casey, 1963, p. 398). Un individu macroconque présente une région ventrale subtabulée jusqu'à *D*=200 mm environ (Casey, 1963, pl. LXII, fig. 1a, b).

Dufrenoyia transitoria Casey, 1961 (*in* Casey, 1961, p. 594 ; 1963, p. 388 ; 1980, p. 659) : les macroconques sont de grande taille (*Dmax* observé =420 mm). La morphologie générale est légèrement plus gracile que chez *D. formosa* var. *insculpta*. Les tubercules latéro-ventraux sont très peu exprimés. Le stade à costulation épaisse apparaît vers *D*=150-170 mm, et les côtes ont tendance à l'atténuation sur les flancs du phragmocône. Comme chez *D. grandis*, le diamètre d'apparition des différents stades ornementaux (stade à costulation épaisse et stade adulte) est très variable. Les clavis latéro-ventraux se réunissent sur la région ventrale vers *D*=35 mm et la région ventrale devient arrondie vers *D*=100 mm. La ligne de suture est plus découpée que celle de *D. formosa* (Casey, 1963, p. 395).

Dufrenoyia transitoria var. *inflata* Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 391) : par rapport à la forme type, cette variété présente une section plus large, un stade à costulation épaisse plus précoce, et une ornementation plus atténuée sur les flancs.

Dufrenoyia discoidalis Casey, 1963 (in Casey, 1963, p. 393) : ce *Dufrenoyia* est le plus gracile de la zone à *D. transitoria*, légèrement plus que *D. transitoria* avec un enroulement légèrement plus involute, une section légèrement plus étroite, et une ornementation un peu plus fine. Les tubercules latéro-ventraux sont très peu exprimés. Les clavis latéro-ventraux se réunissent sur la région ventrale vers *D*=50-60 mm. La ligne de suture est comparable à celle de *D. transitoria*. Casey a considéré le spécimen n°GSM WKr64 (Casey, 1963, p. 393-394) comme intermédiaire avec *D. truncata*.

5.1.4.2. Synthèse pour la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria*

Les *Dufrenoyia* de la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* présentent la même variabilité que celle observée chez les autres Deshayesitidae : (1) polymorphisme entre des formes robustes (*Dufrenoyia lurensis*) et des formes graciles (*D. transitoria*, *D. discoidalis*) ; (2) polymorphisme entre des formes à ornementation atténuée sur le phragmocône (*D. transitoria*, *D. discoidalis*) et des formes à ornementation non atténuée (*D. furcata*) ; et (3) dimorphisme entre des formes adultes de petite taille (microconques) et des formes adultes de grande taille (macroconques). Les formes graciles présentent une ligne de suture plus découpée que les formes robustes, alors que ce phénomène n'apparaît pas de manière flagrante pour les Deshayesitidae plus anciens décrits et figurés dans la Monographie. La bande siphonale lisse semble s'étendre jusqu'à *D*=30-35 mm (*D. furcata*, *D. scalata*). La zone

ventrale subtabulée semble en revanche s'accroître nettement au cours de l'ontogenèse : elle disparaît à *D*=100 mm environ dans la sous-zone à *Deshayesites grandis*, et au delà perdure jusqu'à *D*=200 mm dans la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria*.

5.1.4.5. Sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*

Plusieurs taxons de la sous-zone à *D. transitoria* sont aussi présents dans cette sous-zone : *D. notha*, *D. formosa*, *D. furcata* et *D. scalata*.

Dufrenoyia praedufrenoyi Casey, 1963 (*in* Casey, 1963, p. 394) : cette forme rare est présente à la base de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*. Sa morphologie est légèrement plus gracile que celle de *D. scalata* (enroulement à peine plus involute, une section de tour un peu plus étroite, une ornementation légèrement plus fine), et sa bande siphonale lisse disparaît plus tôt que chez *D. dufrenoyi*.

Dufrenoyia cf. *dufrenoyi* (d'Orbigny, 1841) [in Casey et al., 1998, p. 521] : des spécimens attribués à ce taxon ont été récoltés au sommet de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*. Aucun spécimen n'est cité, décrit ni figuré, et Casey note simplement que *D.* cf. *dufrenoyi* présente une morphologie légèrement plus gracile et une bande siphonale lisse plus tardive que chez *D. praedufrenoyi* (Casey, 1963, p. 394).

5.1.4.6. Synthèse pour la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*

La variabilité des *Dufrenoyia* de cette sous-zone suit les mêmes règles que celles observées chez les Deshayesitidae plus anciens. Le diamètre de disparition de la bande siphonale lisse, et le diamètre de d'apparition des clavis latéro-ventraux, semblent augmenter au cours de l'ontogenèse sur la totalité de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*. Le diamètre de disparition du stade à région ventrale subtabulée est inconnu du fait de l'état trop incomplet des spécimens décrits par Casey.

6. Etude quantitative

Ce chapitre consiste dans l'analyse et l'interprétation des données quantitatives fournies dans la Monographie (Casey, 1963, 1980).

6.1. Méthode

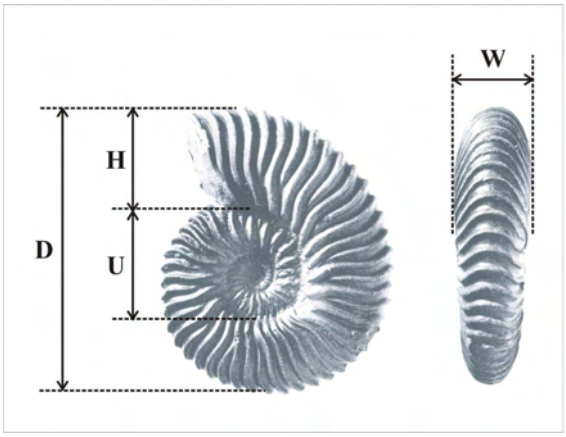


Figure 195. Paramètres « classiques » de la coquille utilisés pour l'analyse quantitative. *D* : diamètre, *H* : hauteur de tour, *O (=U)* : diamètre ombilical, *E (=W)* : épaisseur maximum du tour.

Tous les spécimens de Deshayesitidae figurés ou mesurés dans la Monographie, et dont la position stratigraphique est connue au moins à la sous-zone, ont été inclus à l'étude. Les variables utilisées pour l'analyse quantitative sont les classique *D*, *H*, *E*, *O*, *R1*, *R1*/*R2*, *E/H*, *H/D* et *O/H* avec *D*=diamètre de la coquille, *H*=hauteur du tour, *E*=épaisseur du tour, *O*=diamètre ombilical, *R1*=nombre de côtes sur le dernier demi-tour, *R2*=nombre de côtes primaires sur le denier demi-tour (Fig. 195). *Dmax* est le diamètre maximal observé pour un échantillon donné. Les mesures ont été prises à partir des données de Casey (1963, 1980), ou directement à partir des figures de la Monographie, ou à partir des photos des spécimens fournies par les muséums ou les institutions. L'intensité de l'atténuation secondaire de l'ornementation n'a pas pu être quantifiée en raison de l'impossibilité de mesurer le relief costal à partir des données utilisées ici. Les paramètres évolutifs discrets ont pu être quantifiés sur la base des documents étudiés, uniquement dans de très rares cas, et donc insuffisants pour une analyse quantitative.
Les modalités d'étude statistique sont les mêmes que celles déjà exposées dans le Chapitre A.6.2.

6.2. Résultats

6.2.1. Caractéristiques des données quantitatives

Le Tableau 50 présente quelques caractères pour chaque échantillon. La qualité de la base de donnée, compilée d'après les données de la littérature et à partir de photos du matériel, et très limité par plusieurs facteurs :

- Les spécimens de la Monographie ont été initialement sélectionnés par Casey pour illustrer des divisions essentiellement typologiques, et ainsi elles n'ont pas été rassemblées dans l'optique d'en réaliser une étude de population.
- Le nombre de spécimens récoltés et très variable d'un échantillon à l'autre (cf. Tableau 50).
- Le nombre de spécimens par échantillon et faible à très faible : aucun échantillon ne dépasse la limite de 30-40 individus, qui est la valeur approximative à partir de laquelle un échantillon d'ammonites peut-être considéré comme représentatif (Tintant, 1963). En particulier, certains échantillons sont représentés par moins de 10 spécimens (cf. Tableau 50).
- Dans l'échantillon de la sous-zone à *P. bodei*, aucun représentant robuste de *Prodeshayesites bodei* n'a pu être inclus dans l'étude quantitative (spécimens trop fragmentaires pour être quantifiés).
- Pour plusieurs spécimens, seules des vues partielles sont visibles, et ainsi une partie des mesures n'a pas pu être effectuée (vue ventrale absente dans la plupart des cas). En particulier, l'épaisseur de la section *E* n'a pu être mesurée pour aucun spécimen de la sous-zone à *D. fittoni*.
- L'ornementation de nombreux spécimens n'a pas pu être quantifiée : spécimens non figurés mais dont les valeurs dimensionnelles sont données, spécimens dont l'ornementation très atténuée (ou très gracile) n'a pas pu être observée sur la base des photographies, etc. Cette situation particulière concerne l'échantillon de la sous-zone à *P. obsoletus* dont l'ornementation réduite n'a pu être quantifiée pour aucun spécimen.

Subzone		D	H	W	U	R1	R1/R2
P. bodei	Sample size	23	23	15	20	9	8
	Min	18	7.92	8.74	4.86	21	1.833
	Max	85	30	15.4	31.4	30	2.777
	Mean	50.07	20.35	12.1	15.32	24.33	2.24
	Variance	263.24	35.01	4.49	46.75	7.5	0.09
	Median	52	20	11.96	13.4	25	2.24
P. obsoletus	Sample size	12	12	9	11	0	0
	Min	32	15	7.4	9	-	-
	Max	196	75.2	39.2	86.2	-	-
	Mean	112.92	50.76	30.52	32.98	-	-
	Variance	2388.27	370.63	113.67	442.19	-	-
	Median	128	58.43	32	32	-	-
D. fittoni	Sample size	6	6	0	6	3	3
	Min	45	19.3	-	12.1	19	1.19
	Max	245	87	-	97.4	30	2.73
	Mean	94.33	38.65	-	31.24	25.67	2.15
	Variance	5649.47	611.82	-	1078.39	34.33	0.71
	Median	73	32.03	-	20	28	2.54
D. kiliani	Sample size	29	29	26	29	22	22
	Min	25	12.5	7.5	6	16	1.4
	Max	260	93.6	62.4	88.4	29	3.6
	Mean	78.15	33.89	22.31	22.66	21.59	2.3
	Variance	2107.24	284.44	121.79	263.89	10.82	0.31
	Median	66	32	20.2	18.5	21	2.32
D. callidiscus	Sample size	42	42	33	41	34	33
	Min	15	6.3	4.9	4.5	17	1.43
	Max	260	96.2	62.4	88.4	39	3.62
	Mean	77.75	33.4	24.95	22.31	23.88	2.24
	Variance	2463.48	375.92	182.61	279.1	22.35	0.25
	Median	64	29.2	21	17.3	23	2.11
D. annelidus	Sample size	10	10	8	10	3	3
	Min	14	6	4.2	4.9	26	2.21
	Max	200	77.3	44	60	31	2.36
	Mean	78.9	34.34	23.06	22.05	28.67	2.27
	Variance	4633.21	855.71	297.31	336.79	6.33	0.006
	Median	41.5	18	20.2	12.2	29	2.23
C. parinodum	Sample size	18	18	9	17	14	13
	Min	21	9.5	8.5	6	18	1.37
	Max	300	108	76	96	33	2.75
	Mean	86.17	37.07	23.71	24.16	25.93	2.05
	Variance	6895.32	1034.43	456.62	662.46	20.99	0.13
	Median	44	20.3	13.5	12	25	2
D. grandis	Sample size	17	17	11	16	13	13
	Min	23.5	11	6.5	10.4	17	1.18
	Max	400	136	72	156	35	3.5
	Mean	115.73	45.48	30.01	37.01	24.31	2.21
	Variance	12712.2	1491.64	502.06	1774.03	36.4	0.46
	Median	64	28	22.8	16.5	26	2
D. transitoria	Sample size	23	23	17	19	12	10
	Min	28	13	9.5	7	14	1.19
	Max	420	155.4	100.8	133	25	2.27
	Mean	114.39	47.95	29.72	35.3	19.58	1.81
	Variance	11398.2	1493.59	810.67	1489.08	16.27	0.09
	Median	67	29.5	17.9	17.9	19	1.87
C. meyendorffi	Sample size	8	8	6	8	6	6
	Min	39	17.1	10.9	11.7	16	1.64
	Max	165	77	29.8	41.5	26	2.1
	Mean	70.62	30.94	17.32	20.78	19.83	1.92
	Variance	1833.41	425.03	42.36	105.13	11.77	0.02
	Median	53	22.3	16.07	16.78	19	1.95
All subzones	Sample size	188	188	134	177	116	111
	Min	14	6	4.2	4.5	14	1.18
	Max	420	155.4	100.8	156	39	3.62
	Mean	85.68	36.32	23.86	25.36	23.29	2.17
	Variance	4949.84	695.28	282.97	595.67	22.52	0.24
	Median	60	26.5	18	17	23	2.09

Tableau 50. Quelques valeurs des variables analysées pour chaque échantillon, et l'ensemble du groupe d'étude. *N*=nombre de spécimens étudiés. Les mesures sont données en mm.

Figure 196. Légende des diagrammes bivariés (Fig. 197 et 198) et du diagramme de l'analyse en composante principale (Fig. 199). Chaque spécimen d'un échantillon donné est représenté par le même symbole.

Néanmoins, une analyse statistique a été effectuée sur la base de ces données imparfaites parce qu'elle a donné des résultats qui augmentent et complètent l'intérêt de l'étude qualitative.

6.2.2. Relations entre les paramètres morphologiques de la coquille

Pour chaque échantillon, les courbes de régression des diagrammes *H=f(D)*, *E=f(D)*, et *O=f(D)* sont linéaires en grande majorité ($Y=bD^a$ avec *a* significativement proche de 1 [à *p(a=1)*>0,05], et ainsi de type *y=bD*) avec un coefficient de détermination élevé (R^2>0,9) (Fig. 196, 197, 198, Tableau 51). L'échantillon de la sous-zone à *P. bodei* a un R^2 plus faible pour toutes ses variables (cf. Tableau 51) : c'est probablement le fait de la taille relativement plus faible des spécimens comparés aux autres échantillons (*Dmax*<85 mm). En effet, les échantillons avec *D*<170 mm présentent une grande variabilité des paramètres dimensionnels *H*, *E* et *O* dans la plupart des cas (R^2 plus faible et coefficient de variation plus élevé – lorsqu'il est possible de le calculer – pour les spécimens avec *D*<170 mm comparé à tous les spécimens, cf. Tableau 51, 52). Les très rares exceptions (e.g. *E=f(D)* pour l'échantillon de la sous-zone à *D. callidiscus*, et *H*, *E* et *O=f(D)* pour celui de la sous-zone à *D. annelidus*, cf. Tableau 51, 52) sont probablement le résultat de la pauvre qualité des données (petite taille des échantillons). Dans de très rares cas, les courbes de régression des nuages de points dans les diagrammes *H=f(D)* et *O=f(D)* sont de type $Y=bD^a$ avec *a* significativement différent de 1 [*H=f(D)* pour *D*<170 mm dans l'échantillon de la sous-zone à *D. annelidus*, *O=f(D)* pour *D*<170 mm dans l'échantillon de la sous-zone à *C. parinodum*, et pour tous les spécimens de la sous-zone à *D. fittoni*, cf. Tableau 51]. Dans ces cas, le facteur *a* de la fonction allométrique reste quand même relativement proche de 1 (0,8 à 1,3), et les fonctions isométriques et allométriques ont un R^2 similaire >0,9. Pour ces raisons, ces exceptions sont aussi considérées comme le résultat de la faible qualité des données (petite taille des échantillons).
A noter que l'échantillon de la sous-zone à *D. grandis* montre une décroissance de la hauteur de tour à partir de *D*=220 mm (Fig. 196, 197) comparé aux autres échantillons, qui est peut être dû aux conditions de fossilisation (compression *post mortem*).
Pour chaque échantillon – lorsque le nombre de spécimen est suffisant –, la dispersion des points pour *E/H=f(D)* et *H/D=f(D)* est large pour *D*<170 mm (cf. Fig. 196, 197, Tableau 52).
La morphologie des nuages de points de *O/H=f(D)* varie d'un échantillon à l'autre : ceux des échantillons des sous-zones à *D. kiliani*, *D. annelidus*, *C. parinodum*, *D. grandis*, *D. furcata* et *C. meyendorffi* ont une forme en « V », avec une grande dispersion des points à partir de *D*<70 mm, puis une augmentation progressive de *O/H* au-delà de *D*=70 mm (Fig. 196, 197). Les autres échantillons ne montrent pas le même type de nuage de points : la dispersion globale est élevée jusqu'à *D*=170mm, et plus faible ensuite, lorsque *Dmax* est faible (e.g. échantillon de la sous-zone à *P. bodei*) (Fig. 196, 197).
Concernant les paramètres ornementaux, les nuages de points de *R1=f(D)* et *R1/R2=f(D)* présentent une importante dispersion pour chaque échantillon à *D*<170 mm (cf. Fig. 196, 198, Tableau 52), et à l'inverse une plus faible dispersion au-delà de ce diamètre. Comparés à la totalité du groupe étudié, certains échantillons montrent une faible dispersion pour les paramètres ornementaux, en rapport avec plusieurs facteurs :

- Le *Dmax* des spécimens de la sous-zone à *P. bodei* est trop petit pour permettre d'appréhender la variabilité des paramètres ornementaux. De plus, aucun des spécimens les plus robustes (*P. bodei*) n'ont pu être inclus à l'étude.

- Les spécimens les plus graciles de l'échantillon de la sous-zone à *D. transitoria* (*D. discoidalis*) n'ont pas pu être intégré à l'étude.

Subzone	*H=f(D)*	*W=f(D)*	*U=f(D)*	*H/D=f(W/H)*	*H/D=f(R1)*	*H/D=f(R1/R2)*
P. bodei	Y=0.3647x+2.0877 R^2=0.798 N=23	y=0.17709x+2.6645 R^2=0.784 N=15	y=0.40769x+5.0334 R^2=0.836 N=20	Y=10E-0.57974 xE-0.84463 R^2=0.37163; N=15	Y=49.466x + 3.662 R^2=0.16209 N=9	Y=5.368x-0.02696 R^2=0.048365 N=8
P. obsoletus D<170mm	y=0.44127x+2.4636 R^2=0.96958 N=11	y=0.27017x-1.6372 R^2=0.96156 N=8	y=0.31859x-8.255 R^2=0.6953 N=10	NC	-	-
P. obsoletus all D	y=0.39394x+6.2753 R^2=0.92207 N=12	y=0.23041x+1.9466 R^2=0.87702 N=9	y=0.48081x-24.851 R^2=0.72704 N=11	y=10E-65633 xE-1.1182 R^2=0.43197, N=9	-	-
D. fittoni D<170mm	y=0.5025x-3.2767 R^2 = 0.92006 N=5	-	y=0.37274x - 5.9179 R^2 = 0.88967 N=5	NC	NC	NC
D. fittoni all D	y=32909x + 7.6096 R^2=0.98512 N=6	-	y=10E-1.0459 xE1.2705 R^2=0.98796; N=6	-	y=10E2.0085 xE1.6221 R^2=0.9999; N=3	y=13.615x-3.6378 R^2= 0.99612 N=3
D. kiliani D<170mm	y=0.41541x+1.9891 R^2=0.9457 N=28	y=0.29386x+0.3201 R^2=0.91198 N=25	y=0.34308x-4.2678 R^2=0.87762 N=28	NC	NC	NC
D.kiliani all D	y=03674x+5.1759 R^2=0.96056 N=29	y=0.24472x+3.5392 R^2=0.94654 N=26	y=0.35388x-4.9924 R^2=0.94862 N=29	y=10E-0.58305 xE-1.1562 R^2=0.44398; N=26	y=10E1.935 xE1.6351 R^2=0.37997; N=22	y=10E1.3148 xE2.6066 R^2=0.68209; N=22
D. callidiscus D<170mm	y=0.43425x+0.32432 R^2=0.93954 N=40	y=0.30011x+0.18588 R^2=0.96481 N=31	y=0.29883-1.3906 R^2=0.86344 N=39	NC	NC	NC
D. callidiscus all D	y=0.39064x+3.031 R^2=0.95561 N=42	y=0.25902x+2.9377 R^2=0.95902 N=33	y=0.33247x-3.5157 R^2=0.93256 N=41	y=10E-0.59657 xE-1.1868 R^2=0.30374; N=33	y=10E2.0716 xE1.8759 R^2=3222; N=34	y=10E1.1281 xE2.1005 R^2=0.58935; N=33
D. annelidus D<170mm	y=10E-0.44761 xE1.0531 R^2=0.99835; N=9	y=0.25826x+1.3304 R^2=0.98946 N=7	y=0.23733x+2.3022 R^2=0.99727 N=9	NC	NC	NC
D. annelidus all D	y=0.42976x+0.43713 R^2=0.97639 N=10	y=0.23433x+2.3253 R^2=0.9716 N=8	y=0.26961x+0.77869 R^2=0.97961 N=10	y=10E-0.74055 xE-1.498 R^2=0.0466; N=7	-	-
C. parinodum D<170mm	y=0.46579x-0.37885 R^2=0.97997 N=15	y=0.22209x+2.6861 R^2=0.9951 N=8	y=10E-0.24647 xE0.79843 R^2=0.95127; N=14	NC	NC	NC
C. parinodum all D	y=0.38732x+3.6963 R^2=0.97078 N=18	y=0.24534x+1.3057 R^2=0.9962 N=9	y=0.30574x-3.2664 R^2=0.96306 N=17	y=10E-0.81098 xE-1.7117 R^2=0.3608; N=9	y=10E2.1504 xE2.0682 R^2=0.099104; N=14	y=10E1.0499 xE2.0542 R^2=0.49106; N=13
D. grandis D<170mm	y=0.51512x-3.8759 R^2=0.97182 N=13	y=0.27348+1.8951 R^2=0.93613 N=8	y=0.15893x+5.9322 R^2=0.82589 N=12	NC	NC	NC
D. grandis D>170mm	y=0.30758+14.294 R^2=0.99735 N=4	NC	y=0.51586x-53.296 R^2=0.98794 N=4	NC	NC	NC
D. grandis all D	y=0.34255x+5.8316 R^2=0.98132 N=17	y=0.17297x+7.6397 R^2=0.96618 N=11	y=0.37002x-7.9539 R^2=0.96191 N=16	y=10E-0.53647 xE-0.87256 R^2=0.0986; N=11	y=10E2.0227 xE1.7524 R^2=0.15985; N=13	y=10E1.1159 xE2.129 R^2=0.70341; N=13
D. transitoria D<170mm	y=0.51661x-3.7251 R^2=0.99133 N=19	y=0.26158x+2.1309 R^2=0.98258 N=14	y=0.15735x+6.1956 R^2= 0.89994 N=15	NC	NC	NC
D. transitoria D>170mm	y=0.33458x+10.493 R^2=0.97995 N=4	NC	y=0.31359x+4.653 R^2=0.93255 N=4	NC	NC	NC
D. transitoria all D	y=0.36199x+6.5419 R^2=0.97246 N=23	y=0.2339x+3.7845 R^2=0.99752 N=17	y=0.33411x-5.3686 R^2=0.9578 N=19	y=10E-0.57268 xE-1.111 R^2=0.19488; N=17	y=10E0.47872 xE-2.0981 R^2=0.30293; N=12	y=10E0.98177 xE1.8728 R^2=0.27967; N=10
C. meyendorffi all D	y=0.48148x-3.062 R^2=0.99628 N=8	y=0.28307x+0.99941 R^2=0.98098 N=6	y=0.2398x+3.8443 R^2=0.95834 N=8	y=10E-0.85102 xE-1.8732 R^2=0.46023; N=6	y=10E2.2753 xE2.7293 R^2=0.5805; N=6	y=10E-0.23288 xE-1.4313 R^2=0.006; N=6
All subzones D<170mm	y=0.4528x-0.66605 R^2=0.95105 N=169	y=0.27779x+0.51035 R^2=0.93129 N=122	y=0.26642x+0.35961 R^2=0.82567 N=160	NC	NC	NC
All subzones D>170mm	y=0.2915x+22.621 R^2=0.93551 N=19	y=0.22813x-0.0083 R^2=0.79008 N=12	y=0.38791x-14.405 R^2=0.85143 N=17	NC	NC	NC
All subzones all D	y=0.37479x+4.2121 R^2=0.96384 N=188	y=0.22709x+3.6941 R^2=0.94808 N=134	y=0.34027x-4.3977 R^2=0.9369 N=177	y=10E-0.66522 xE-1.3005 R^2=0.15824; N=133	y=10E2.0858 xE1.9577 R^2=0.13671; N=116	y=10E1.1384 xE2.1839 R^2=0.48; N=111

Tableau 51. Equations des courbes de régression, coefficients de détermination (R^2), nombre de spécimens étudiés (*N*) pour chaque échantillon et pour l'ensemble du groupe d'étude, et pour les individus de plus et moins de 170 mm de diamètre (pour chaque échantillon et pour l'ensemble du groupe d'étude). Lorsque le nombre de spécimens était inférieur à 3, la courbe de régression n'a pas été calculée (NC). « - » : données manquantes.

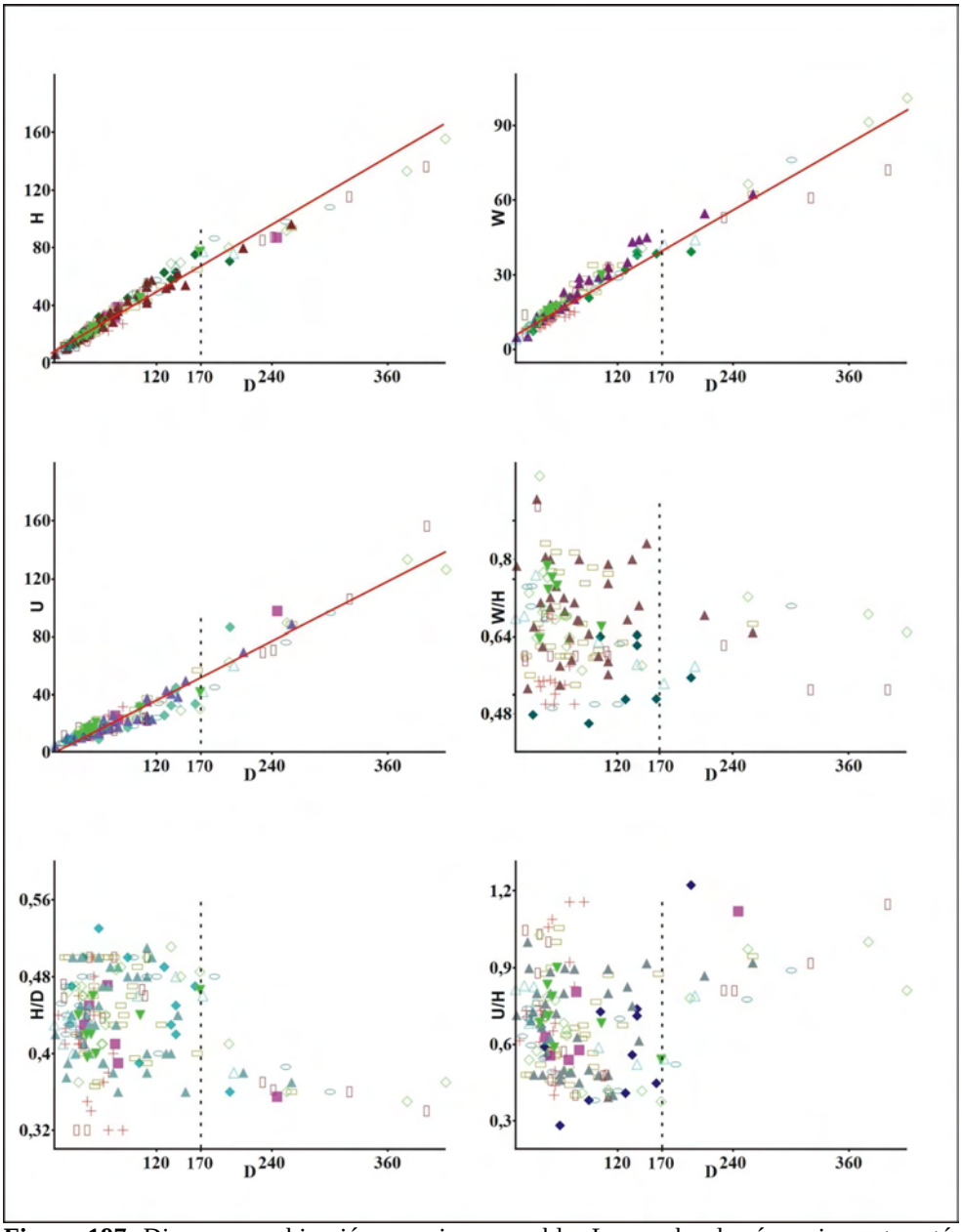


Figure 197. Diagrammes bivariés, premier ensemble. La courbe de régression est matérialisée en rouge. Les dimensions sont en mm. Cf. Fig. 196 pour les légendes des figurés.

- Les échantillons des sous-zones à *D. fittoni*, *C. parinodum* et *D. meyendorffi* sont trop petits pour appréhender la variabilité des paramètres ornementaux.

La valeur du coefficient de variation pour *R1* montre aussi la grande variabilité de cette variable pour *D*<170 mm (Tableau 52). Cependant, ce n'est pas le cas pour *R1/R2* puisque le coefficient de variation est toujours petit pour *D*<170 mm (Tableau 52), en raison de la manière dont est calculé ce coefficient qui représente un pourcentage de variation comparé à la moyenne (écart type divisé par la moyenne). Au delà de *D*=170 mm, la moyenne de *R1/R2* décroît plus fortement que son écart type, ce qui est responsable de ce résultat *a priori* paradoxal (cf. Fig. 196, 198).

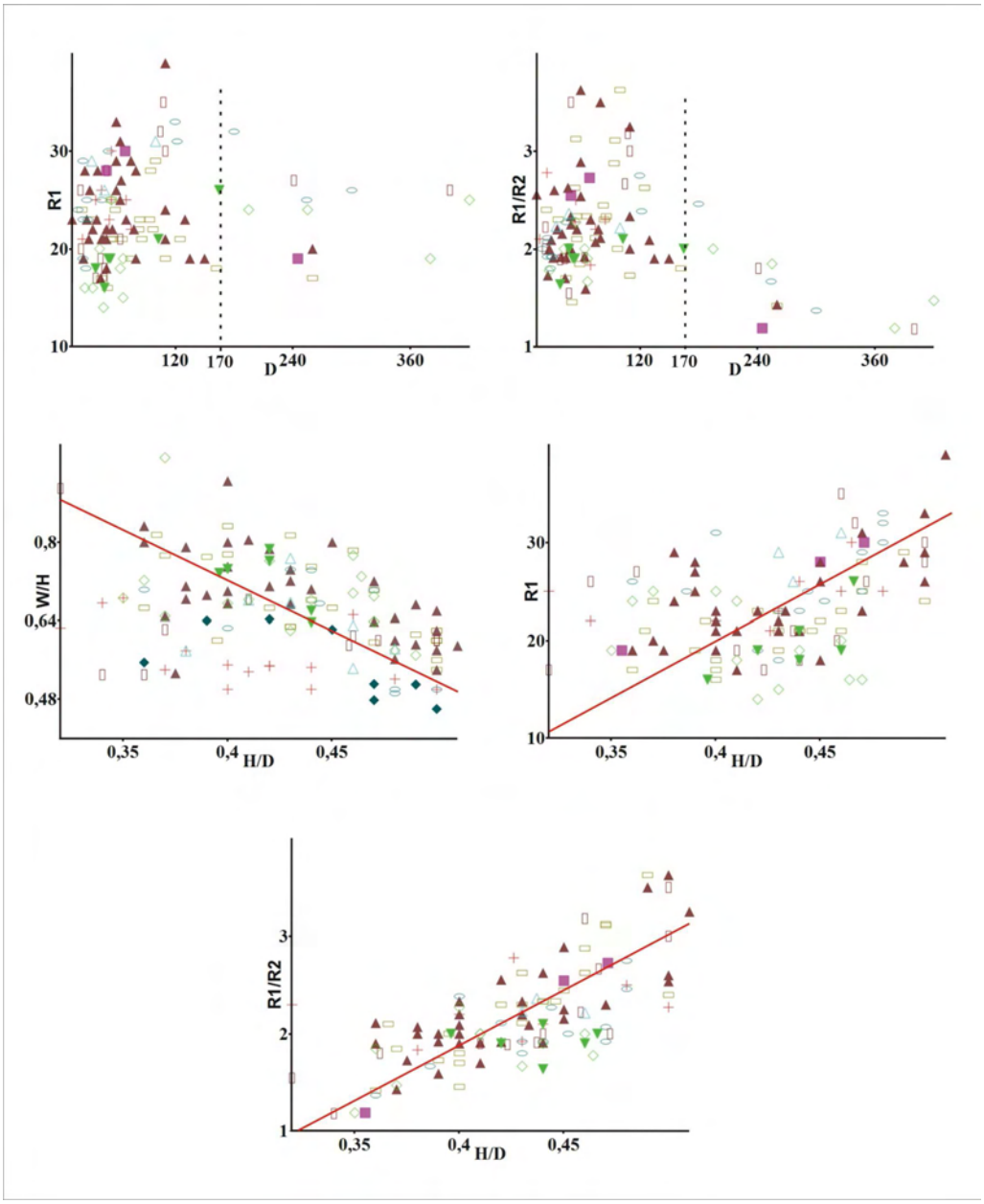


Figure 198. Diagrammes bivariés, second ensemble. La courbe de régression est matérialisée en rouge. Les dimensions sont en mm. Cf. Fig. 196 pour les légendes des figurés.

En résumé, Les Deshayesitidae du Lower Greensand ont une croissance continue en hauteur de tour, en épaisseur de tour et pour le diamètre ombilical, tout au long de leur ontogenèse. Ce pattern est le même d'un échantillon à l'autre. En d'autres termes, il existe une relation d'isométrie entre les variables *D*, *H*, *E* et *O*, qui sont donc des variables dépendantes. *E/H*, *H/D*, *R1* et *R1/R2* montrent une grande variabilité pour *D*=170 mm. Au-delà de ce diamètre, ces caractères sont plus stables. Ce phénomène est interprété comme l'expression de la variation de la durée du stade à côtes fines observé dans l'étude qualitative. En dessous de *D*=170 mm, les paramètres morpho-dimentionnels de la coquille déterminent la durée du stade à côtes fines. Au-delà de ce diamètre, ces paramètres sont plus stables parce que seul le stade à côtes fortes est présent (avant le stade adulte).

Subzone	*H = f(D)*	*W = f(D)*	*U = f(D)*	*H/D = f(D)*	*U/H=f(D)*	*W/H = f(D)*	*R1 = f(D)*	*R1/R2 = f(D)*
P. bodei	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC
P. obsoletus	NC	NC	NC	NC	NC	NC	-	-
D. fittoni	NC	-	NC	NC	NC	NC	NC	NC
D.kiliani	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC
D. callidiscus	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC
D. annelidus	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC
C. parinodum D<170mm	69.47 N=15	NC	57.571 N=14	6.1189 N=15	21.097 N=14	NC	18.952 N=11	13.461 N=10
C. parinodum D>170mm	11.091 N=3	NC	35.526 N=3	15.448 N=3	25.877 N=3	NC	13.684 N=3	30.814 N=3
D. grandis D<170mm	58.889 N=13	53.009 N=8	30.008 N=12	13.675 N=13	37.985 N=12	16.875 N=8	NC	NC
D. grandis D>170mm	22.973 N=4	15.0505 N=3	40.672 N=4	3.5626 N=4	17.243 N=4	9.4738 N=3	NC	NC
D. transitoria D<170mm	59.696 N=19	43.265 N=14	63.516 N=16	8.3863 N=19	29.046 N=15	14.461 N=14	19.708 N=8	10.861 N=6
D. transitoria D>170mm	30.605 N=4	20.681 N=3	20.272 N=3	7.0603 N=4	12.493 N=4	5.3235 N=3	11.774 N=4	22.59 N=4
Subzone	*H = f(D)*	*W = f(D)*	*U = f(D)*	*H/D = f(D)*	*U/H=f(D)*	*W/H = f(D)*	*R1 = f(D)*	*R1/R2 = f(D)*
P. bodei	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC	NC
P. obsoletus	NC	NC	NC	NC	NC	NC	-	-

Tableau 52. Coefficient de variation et nombre de spécimens étudiés (*N*) pour chaque échantillon et pour l'ensemble du groupe d'étude, et pour les individus de plus et moins de 170 mm de diamètre (pour chaque échantillon et pour l'ensemble du groupe d'étude). Lorsque les échantillons contenaient moins de 3 spécimens, le coefficient de variation n'a pas été calculé (NC).

Le pattern de la variabilité de *O/H=f(D)* est différent. De nombreux échantillons montrent une importante dispersion de cette variable à *D*=70 mm, et l'accroissement progressif et quasi linéaire au delà de ce diamètre (avec une variabilité bien moindre), à relier avec l'expression possible d'un dimorphisme de type sexuel probable. En effet, les formes microconques repérées dans l'analyse qualitative n'excèdent pas *D*=70 mm, et semblent avoir un ombilic plus ouvert sans modification nette de leur ornementation sur le dernier demi-tour de spire. Les autres échantillons ne montrent pas cette caractéristique. Si l'on peut attribuer cette absence à la faible qualité des données pour quelques échantillons (petite taille des échantillons ou faible *Dmax*), cet argument ne peut pas être accepté pour les échantillons plus vastes, comme par exemple celui de la sous-zone à *D. callidiscus*. Ainsi, alors que les données qualitatives vont dans le sens de l'existence du dimorphisme, les données quantitatives sont moins concluantes. L'analyse de données de meilleure qualité (grands échantillons, examen direct des spécimens, étude d'individus adultes uniquement), et une caractérisation plus claire du stade adulte des microconques (e.g. approximation des dernières cloisons, comptage du nombre de tours de spire) sont nécessaires pour valider – ou invalider – l'hypothèse d'un tel dimorphisme.

6.2.3. Covariation des paramètres de la coquille

Pour chaque échantillon, la dispersion des points du diagramme *H/D=f(E/H)* montre une relation inverse entre ces deux variables. A l'opposé, les diagrammes *H/D=f(R1)* et *H/D=f(R1/R2)* montrent une relation positive entre *H/D* et *R1*, et entre *H/D* et *R1/R2* pour une grande majorité des échantillons (cf. Fig. 196, 198, Tableau 51). Seuls quelques échantillons diffèrent sur ce point : il n'y a pas de données ornementales pour l'échantillon de la sous-zone à *P. obsoletus* ; ceux des sous-zones à *D. annelidus* et *C. meyendorffi* montrent une relation uniquement entre *R1/R2* et *H/D* ; et l'échantillon de la sous-zone à *D. transitoria* montre une

relation inverse entre *R1* et *H/D*. Dans chacun de ces cas, il y a une importante dispersion des points sur le diagramme. Ces différences sont peut-être dues à la faible taille des échantillons (en particulier pour celui de la sous-zone à *D. annelidus* qui est seulement représenté par 3 spécimens dont les données ornementales sont connues).

	P. bodei	*P. obsol.*	*D. fittoni*	*D. kiliani*	*D. callid.*	*D. annel.*	*C. parin.*	*D. grand.*	*D. transit.*	*C. meyen.*	All samples
PC1	42.75	66.352	90.942	59.699	52.743	44.304	52.134	46.748	41.514	52.654	45.235
PC2	22.497	18.144	4.7367	17.324	17.397	33.649	25.383	27.482	28.141	28.25	20.519
PC3	15.703	13.453	3.4185	15.119	13.007	17.78	11.117	16.117	19.373	9.6612	15.719
PC4	12.169	2.0511	0.8717	6.4163	10.979	3.7358	6.5316	5.0733	6.4227	7.5937	10.648
PC5	6.128	-	0.0312	1.1675	4.7801	0.451	4.2252	3.5891	2.4917	1.8163	6.1493
PC6	0.7539	-	-	0.2745	1.0937	0.0799	0.6092	0.9899	2.0579	0.02482	1.7295

Tableau 53. Pourcentage de la variance totale portée par chaque composante principale (CP) de l'analyse en composantes principales (ACP), pour chaque échantillon et pour l'ensemble du groupe d'étude. Les trois premières PC retiennent à chaque fois une grande partie (>75%) de la variance totale.

Pour chaque échantillon, les résultats de l'Analyse en Composante Principale (ACP) sont considérés comme pertinents puisque les trois premières Composantes Principales (CP) contribuent pour plus de 75% de la variance totale (cf. Tableau 53). D'après les deux CP les plus informatives (CP1 et CP2), l'orientation des vecteurs des variables montre des relations entre elles similaires à celles mises en évidence dans les analyses bivariées : CP1 supporte dans la plupart des échantillons une large part de la variance totale des variables *E/H*, *H/D*, *O/H*, *R1* et *R1/R2* avec une orientation des vecteurs de *E/H* et *O/H* opposée à ceux de *H/D*, *R1* et *R1/R2*. La variable *D* est surtout portée par CP1 dans la plupart des échantillons. La Fig. 199 montre l'orientation des vecteurs et leur poids sur les deux CP pour l'ensemble du groupe étudié. Les quelques disparités d'un échantillon à l'autre sont considérées comme le résultat de la faible qualité des données (échantillons réduits, absence de données concernant certaines variables pour e.g. les sous-zones à *P. obsoletus*, *D. fittoni*).
Les résultats de l'analyse quantitative montrent une relation positive entre la croissance en hauteur de tour, la densité générale des côtes primaires, et une relation inverse entre la croissance en hauteur de tour et en épaisseur de tour. Ces résultats sont les mêmes que ceux obtenus au cours de l'analyse qualitative.

6.2.4. Homogénéité des échantillons

Plusieurs méthodes peuvent être combinées pour tester l'hypothèse nulle de l'homogénéité des échantillons. Sur les analyses bivariées, les points sont regroupés très près de leur courbes de régression, avec un coefficient de détermination élevé pour chaque échantillon (R^2>0,9, pour *H*, *E* et *O* en fonction de *D*), et la dispersion de chaque variable semble similaire pour chaque échantillons (à diamètre égal). Ces caractéristiques ne permettent pas de rejeter l'hypothèse nulle de l'homogénéité de chaque échantillon (Fig. 196 à 198, Tableau 51).
Les histogrammes de fréquence des valeurs de la projection des points sur les deux CP de l'ACP effectués pour chaque échantillon montrent une distribution hétérogène dans la plupart des cas. A la fois pour CP1 et CP2, la distribution des points peut être uni ou bimodale d'un échantillon à l'autre (Fig. 200). Les distributions unimodales sont aussi variables : sub-normales, aplaties, décalées, etc. Cependant, les tests de normalité (Shapiro-Wilk) sont significatifs pour la majorité des échantillons (Fig. 200). Il est très probable que ces résultats hétérogènes ne peuvent pas être considérés comme contributoires, même si ils ne remettent pas expressément en cause l'homogénéité des échantillons. Leur hétérogénéité serait reliée à

la petite taille des échantillons. Ainsi, une ACP effectuée avec la totalité du groupe étudié montre une distribution normale sur CP1 (celle qui supporte principalement *D*, cf. Fig. 200), mais une distribution légèrement décalée vers les petites valeurs sur CP2 (qui supporte principalement toutes les autres variables).

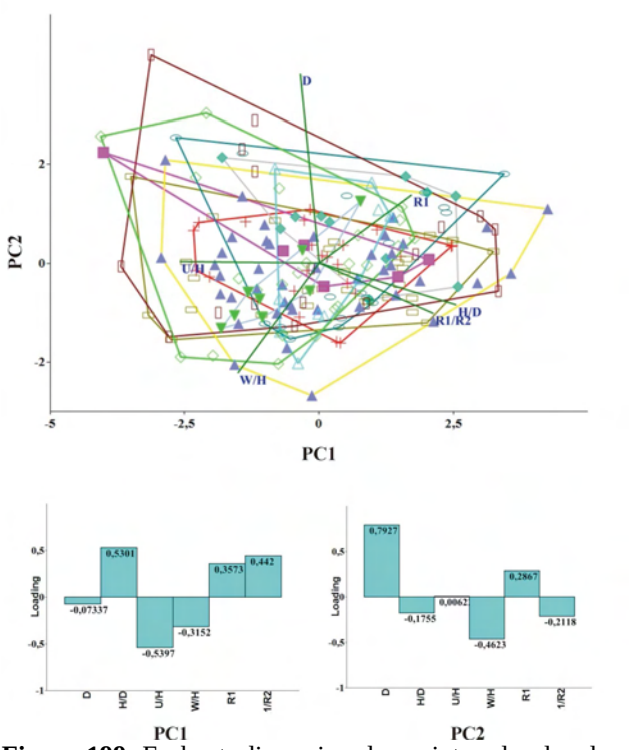


Figure 199. En haut, dispersion des points selon les deux premières composantes principales (CP1 et CP2) de l'analyse en composantes principales. Les polygones de différentes couleurs représentent les limites des nuages de points de chaque échantillon. Les vecteurs des variables (en vert foncé) sont ceux de l'ensemble du groupe d'étude. En bas, « loading » des variables sur les deux premières CP. Cf. Fig. 196 pour les légendes des figurés.

6.2.5. Absence de différence significative entre les échantillons pour les variables étudiées

Dans les analyses bivariées, les courbes de régressions linéaires de tous les échantillons (i.e. tout le groupe étudié) pour *H*, *E* et *O* en fonction de *D* ont des coefficients de déterminations toujours très élevés (R^2>0.9) (Fig. 196, 197, Tableau 51). La dispersion des points pour ces variables ne montre pas de différence significative d'un échantillon à l'autre, sauf pour celui de la sous-zone à *P. bodei*, dont les individus sont plus petits.
La dispersion des points pour *E/H*, *H/D* et *O/H*, et pour *R1* et *R1/R2* montre au contraire quelques différences relatives d'un échantillon à l'autre (Fig. 196 à 198, Tableau 51). Néanmoins, lorsque le nombre de spécimens par échantillon s'accroît, des différences s'effacent. Ainsi, les « grands » échantillons (ici >20 spécimens pour les sous-zone à *D. kiliani*, *D. callidiscus*, *C. parinodum* et *D. transitoria*) ont des nuages de points similaires, alors que les « petits » échantillons (10 spécimens maximum : échantillons des sous-zones à *D. fittoni*, *D. annelidus* et *C. meyendorffi*) ont une dispersion des points assez différente (Fig. 196 à 198).

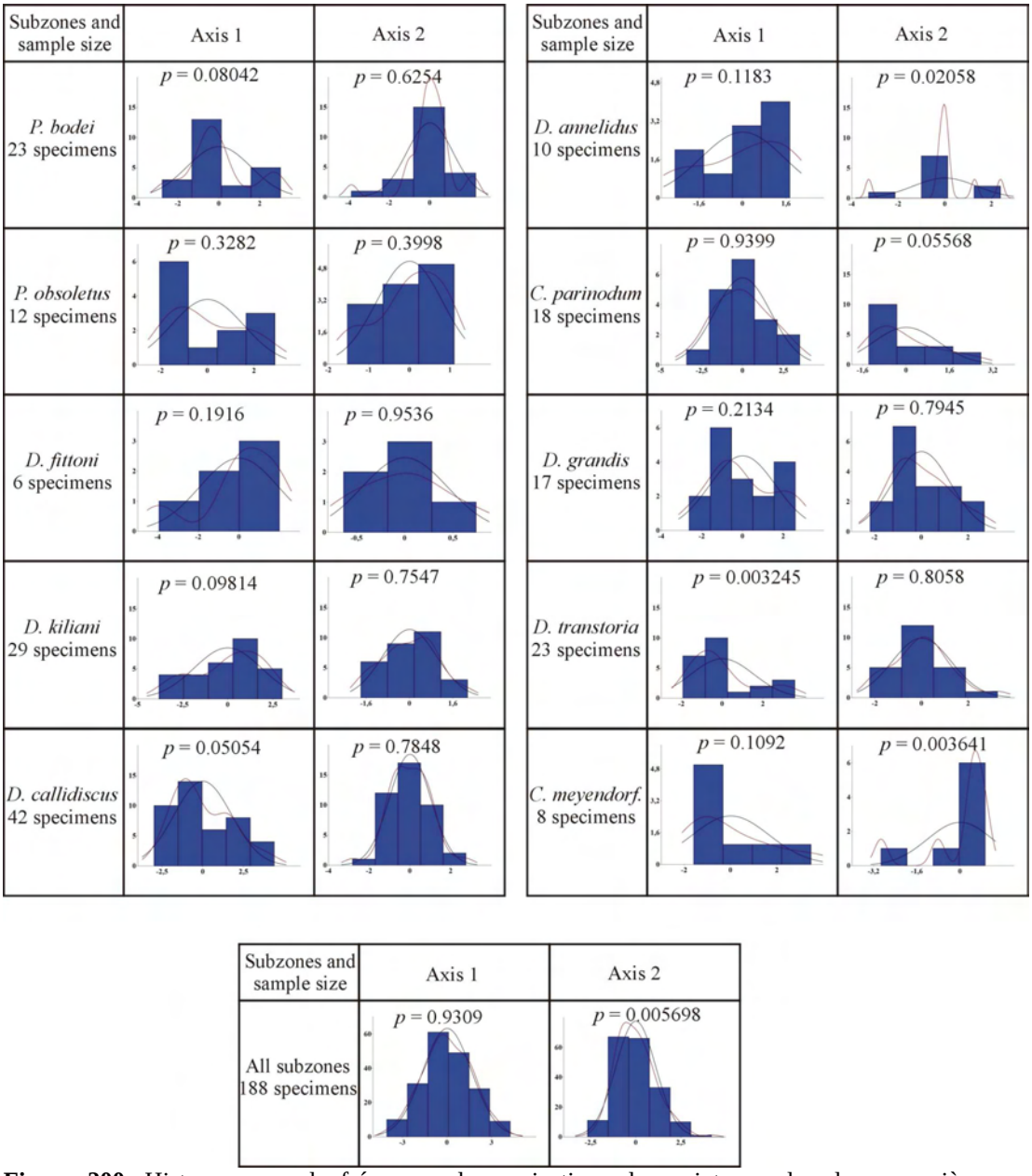


Figure 200. Histogrammes de fréquence des projections des points sur les deux premières composantes principales (CP) de l'analyse en composante principale (ACP), et résultats du test de normalité de Shapiro-Wilk (*p*) pour chaque ensemble de valeur. Courbe de normalité en noir, et courbe de densité de Kernel en rouge.

Sur le diagramme de double projection (biplot) des deux premières CP de l'ACP, les espaces morphologiques (=convex hulls) occupés par chaque échantillon sont aussi généralement plus larges et similaires entre eux lorsque les échantillons sont grands. A l'opposé, les petits échantillons ont des espaces morphologiques petits et variables (Fig. 196, 199). Les centroïdes de chaque espaces morphologiques sont cependant relativement proches les uns des autres.
Il est évidemment plus pertinent de comparer les « grands » échantillons plutôt que les petits (e.g. Hammer & Harper, 2006, p. 17) étant donné qu'ils sont plus représentatifs des populations desquelles ils sont issus. Ainsi, la plus grande hétérogénéité des « petits » échantillons est probablement due à leur taille, et ainsi leur faible représentativité, et ne sont pas caractéristiques des populations desquelles ils sont issus. Sur la base de ces résultats, il n'est donc pas possible de rejeter l'hypothèse nulle de l'absence de différence entre les échantillons.

Table a, *p*(same) = 0.001

Subzone	*P. obsol.*	*D. fittoni*	*D.kiliani*	*D. callid.*	*D. annel.*	*C. parin.*	*D. grandis*	*D. transit.*	*C. meyend.*
P. bodei	0.00108	0.2421	0.00108	0.06667	0.1024	0.00337	0.00155	0	0.01585
P. obsol.		0.2633	0.1216	0.05132	0.03055	0.2662	0.9899	0.1879	0.01464
D. fittoni			0.5009	0.7863	0.3733	0.4529	0.9943	0.4502	0.04881
D.kiliani				0.4367	0.4581	0.1068	0.01111	0.2365	0.5831
D. callid.					0.8926	0.3847	0.00238	0.1765	0.9263
D. annel.						0.5508	0.9989	0.4318	0.105
C. parin.							0.07421	0.2009	0.2119
D. grandis								0.1319	0.9489
D. transit.									0.8423

Table b, *p*(same) = 0.00731

Subzone	*P. obsol.*	*D.kiliani*	*D. callid.*	*D. annel.*	*C. parin.*	*D. grandis*	*D. transit.*	*C. meyend.*
P. bodei	0.03541	0.02883	0.04191	0.1001	0.05491	0.01748	0.01002	0.02453
P. obsol.		0.1172	0.1034	0.1652	0.492	0.9482	0.1674	0.01145
D.kiliani			0.5686	0.3314	0.1358	0.00743	0.09415	0.5816
D. callid.				0.6616	0.2652	0.00279	0.1089	0.9039
D. annel.					0.6194	0.943	0.369	0.04136
C. parin.						0.368	0.1416	0.03706
D. grandis							0.04738	0.3214
D. transit.								0.8367

Tableau 54. a. ANOSIM (analyse de similarité) avec comparaison par paire et méthode de correction de Bonferroni effectuée avec la totalité des données. **b.** ANOSIM (analyse de similarité) avec comparaison par paire et méthode de correction de Bonferroni effectuée en supprimant les spécimens dont au moins une variable dimensionnelle était inconnue. Ce procédé a impliqué l'exclusion de tous les spécimens de la sous-zone à *D. fittoni*. La probabilité de similitude globale *p*(same) est donnée pour les deux analyses. Dans les tableaux, la présence d'une différence significative entre échantillons est signalée en grisé.

Cependant, une One Way ANOSIM effectuée avec *R1/R2*, *R1*, *E/H*, *H/D* et *O/H* montre des différences significatives entre les échantillons (p=0,01).

La comparaison par paires avec la séquence de Bonferroni montre des différences significatives entre l'échantillon de la sous-zone à *P. bodei* et ceux des sous-zones suivantes : *P. obsoletus*, *D. kiliani* et *D. transitoria* (Tableau 54a). Ce résultat est difficile à interpréter parce que ces différences n'apparaissent pas clairement dans les autres analyses statistiques.

La matrice utilisée dans ce travail comprend beaucoup de données manquantes, ce qui peut biaiser les résultats d'une analyse multivariée étant donné que dans la routine ANOSIM de PAST, les données manquantes sont soutenues par suppressions par paires. Dans le but d'améliorer les résultats de l'ANOSIM, tous les spécimens avec au moins une donnée manquante ont été supprimés dans un premier temps. Cette suppression réduit drastiquement le nombre de spécimens étudiés (de 188 à 72) et exclut entièrement de l'étude les échantillons des sous-zones à *P. obsoletus* et *D. fittoni*. L'ANOSIM avec ces données modifiées ne retrouve plus de différences entre les échantillons restants (p=0,0986). Pour limiter la réduction excessive de la taille du groupe étudié, un « compromis » a été fait par la sélection des spécimens sur la base de leurs plus fréquentes valeurs manquantes, qui sont dans le cas présent les valeurs ornementales (*R1* et *R1/R2*). Ainsi seuls les spécimens ayant au moins une données ornementale manquante ont été supprimés de l'analyse (*R1* ou *R1/R2*). Ce « compromis » ramène le groupe étudié à 105 spécimens. L'ANOSIM effectuée avec cette nouvelle matrice n'a pas non plus permis de trouver de différences signifiantes entre les échantillons (p=0,1). La même méthode a été appliquée aux données dimensionnelles de l'ANOSIM : *E/H*, *H/D* et *O/H*. Le groupe étudié est alors composé de seulement 126

spécimens, et la totalité de l'échantillon de la sous-zone à *D. fittoni* a été exclu *de facto* (parce que *E/H* est manquant pour tous ses individus). L'ANOSIM effectuée avec cette matrice a retrouvé une différence significative entre les échantillons (p=0,00731), mais elle sont totalement effacées par la correction séquentielle de Bonferroni (Tableau 54b).
Ainsi, alors que l'ANOSIM avec la matrice non modifiée met en évidence des différences entre certains échantillons, le même test effectué avec une matrice qui exclut les spécimens les moins complets (données manquantes) ne permet pas de retrouver ces différences.
Les analyses bi- et multivariées ont mis en évidence quelques différences entre certains échantillons avec la matrice non modifiée. Mais, lorsqu'on considère seulement les échantillons les plus grands, ou si on supprime les individus les moins complets – en d'autres termes si on augmente la qualité des données – ces différences disparaissent. Il est cependant probable que l'ANOSIM soit tout simplement incapable de mettre en évidence l'absence de différence significative entre les échantillons en raison de la mauvaise qualité des données.

6.3. Conclusion à l'étude quantitative

Aucun des caractères évolutifs mis en évidence lors de l'analyse qualitative n'a pu être intégré à l'analyse quantitative, parce qu'ils ne sont pas suffisamment quantifiables à partir des descriptions et figurations de Casey (1963, 1980). Sur la base de ces données, et malgré la mauvaise qualité des données, les résultats de l'analyse quantitative tendent à confirmer ceux de l'analyse qualitative :

- En tenant compte des variables *D*, *H*, *E*, *O*, *H/D*, *E/H*, *O/H*, *R1* et *R1/R2*, il n'existe aucun argument pour écarter l'hypothèse nulle de l'homogénéité de chaque échantillon. Leurs caractéristiques sont très variables, en particulier en dessous de *D*=170 mm, suivant les règles suivantes : lorsque *H/D* (hauteur de tour) augmente, *E/H* (section relative) décroît, et *R1* et *R1/R2* (densité costale) augmentent.
- *H/D*, *E/H*, *O/H*, *R1* et *R1/R2* semblent avoir les mêmes caractéristiques pour chaque échantillon.
- La présence d'un dimorphisme sexuel n'est pas clairement démontrée par l'analyse quantitative.

7. Ontogenèse, dimorphisme, variabilité et patterns évolutifs des Deshayesitidae du Lower Grennsand

7.1. Ontogenèse

7.1.1. Ontogenèse des tours post-embryonnaires et des flancs

Plusieurs stades ontogéniques ont été reconnus chez les Deshayesitidae du Lower Greensand ; certains d'entre eux apparaissent seulement à partir d'un certain moment de leur évolution (cf. infra). Plusieurs stades successifs sont constamment représentés quel que soit l'âge des échantillons, et leur longueur peut varier potentiellement au cours de l'ontogenèse d'un spécimen à l'autre. Ces stades sont les suivants :

- Le stade A « avec traces d'ornementation latérale » (= »*with trace of lateral sculpture* » *in* Casey, 1963) apparaît juste après l'ammonitelle. Il est restreint aux premiers tours de la coquille.
- Le stade B de morphologie « Kossmatella » montre des « *radialy-elongated nodes […] on lower half of the flank, terminating ventrally at line of involution at mid-flanks* » (Casey, 1963, p. 298). Les stades A et B sont restreints aux tours post-embryonnaires.

- Le stade C « à côtes fines » : l'ornementation est plutôt gracile avec des côtes fines et denses, inclinées vers l'avant, et avec quelquefois un renforcement péri-ombilical. Les côtes intercalaires sont souvent nombreuses. La croissance en hauteur de tour est élevée, et la section est étroite.

- Stade D « à côtes fortes » : l'ornementation est robuste et épaisse, et moins dense que pour le stade précédent. Les côtes sont aussi moins inclinées vers l'avent, moins flexueuses, et sans renforcement péri-ombilical. Les côtes intercalaires sont moins nombreuses (une intercalaire entre deux côtes principales en moyenne). La croissance en hauteur de tour est plus faible, et la section est plus épaisse que pour le stade précédent.

- Stade adulte E : l'ornementation est composée de côtes fortes, simples et droites qui sont seulement présentes sur la loge d'habitation des macroconques (cf. infra). Ce stade est considéré comme une « variation adulte » (Delsol, 1977) sans implication évolutive.

7.1.2. Ontogenèse de la zone ventrale (Fig. 201)

La séquence ontogénique de la zone ventrale varie au cours du temps (facteur évolutif), et est traitée dans le chapitre « évolution ». La zone ventrale peut-être arrondie ou subtabulée, avec ou sans tubercules latéro-ventraux, et les côtes sur la zone siphonale peuvent être atténuées ou pas, voire être totalement lisse.

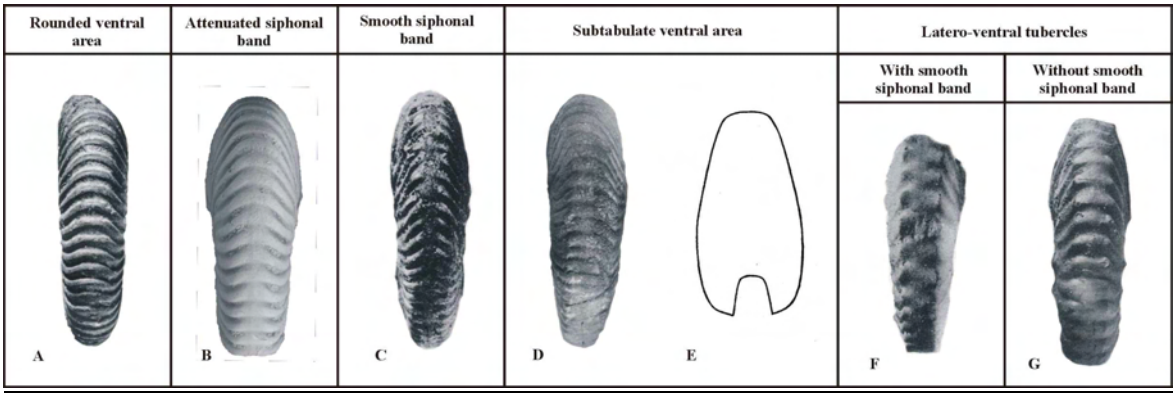


Figure 201. Caractères de la région ventrale des Deshayesitidae du Lower Greensand. Toutes les figures proviennent de Casey (1963), sauf la figure B, qui provient de © The Natural History Museum, Londres. Identification des spécimens figurés : **A.** GSM 30918 (*Deshayesites forbesi*, holotype, *in* Casey, 1963, pl. XLVII, fig. 1b) [x 0,53], **B.** BM 30667 (*D. forbesi* identifié sous *D. euglyphus in* Casey, 1963, pl. LII, fig. 4) [x 2,06], **C.** GSM 108185 (*D. grandis in* Casey, 1963, pl. XLIV fig. 3c) [x 1,77], **D.** GSM Geol. Soc. Col. 2300 (*D. grandis*, holotype, *in* Casey, 1963, pl. XLIV fig. 1b) [x 0,36]), **E.** GSM Zm1917 (*D. grandis in* Casey, 1963, text. fig. 110c) [x 0,42], **F.** GSM 108186 (*Dufrenoyia furcata* identifié sous *Dufrenoyia* cf. *mackesoni in* Casey, 1963, pl. LXII fig. 4b) [x 1,17], **G.** GSM 108195 (*Dufrenoyia dufrenoyi* identifié sous *Dufrenoyia scalata in* Casey, 1963, pl. LXVI fig. 1b) [x 0,71].

7.2. Dimorphisme (Fig. 202)

Chez les Deshayesitidae, l'existence d'un hypothétique dimorphisme sexuel a déjà été évoquée par de nombreux auteurs (e.g. Dutour, 2005 ; Garcia & Moreno-Bedmar, 2010 ; Kelly & Whithman, 1999 ; Moreno & Company, 2007 ; Moreno-Bedmar et al., 2009 ; Wright et al., 1996) mais seul Casey (1963) l'a clairement argumenté (genre *Dufrenoyia*).

Chez les Deshayesitidae du Lower Greensand, l'existence du dimorphisme est largement suggérée par la présence de deux groupes distincts d'individus contemporains dans presque tous les niveaux : les individus microconques adultes de petite taille (*D*<70 mm) qui présentent parfois d'un changement ornemental sur la loge d'habitation (*D. forbesi*) ou un enroulement scaphitoïde (*P. falcatus*), et les individus macroconques adultes de grande taille

(*D*>250 mm). Les deux dimorphes supposés ont des tours jeunes identiques, présentent la même variabilité, et ont une évolution parfaitement parallèle. Ce dimorphisme est observable à tous les niveaux d'occurrence des Deshayesitidae dans le Lower Greensand, à l'exception de la sous-zone à *Prodeshayesites bodei* qui est essentiellement représentée par des niveaux remaniés et où les ammonites ne sont préservées qu'à l'état de fragments ou de tours internes (Casey, 1963, p. 358), ce qui en empêche la reconnaissance. Il faut rappeler que l'étude quantitative, basée sur des données partielles, n'a pas permis de mettre en évidence un tel dimorphisme.
Chez les dimorphes macroconques, la taille adulte peut varier assez fortement d'un individu à l'autre, mais elle reste dans tous les cas tributaire de l'apparition du stade adulte E (cf. infra). Ce dernier est typique des Ancyloceratina (cf. par exemple le stade adulte tardif chez les *Gassendiceras* évoqué au Chapitre A.6.3.), et il apparaît entre *D*=250 mm et *D*=420 mm sans qu'il soit possible de corréler ce paramètre avec le facteur temps. Les données de la littérature ne permettent de comparer la taille adulte maximale atteinte entre individus graciles et robustes (au sein d'un même échantillon) que dans la zone à *Tropaeum bowerbanki* : un spécimen très robuste (*D. lurensis* macroconque avec un *Dmax* de 400 mm *in* Casey, 1963, text-fig. 139, p. 385), atteint une taille adulte comparable à celle d'un spécimen gracile (*D. transitoria* macroconque avec un *Dmax* de 420 mm *in* Casey, 1980, text. fig. 254, p. 658). Dans les autres sous-zones, les données sont moins complètes : les seuls macroconques adultes connus sont soit des formes graciles de très grande taille (e.g. *D. involutus* ou *D. grandis*, ce dernier avec *Dmax*=420 mm), soit des formes robustes de plus petite taille (e.g. *D. spathi* ou *D. normani* avec *Dmax*=260 mm). Concernant les microconques, il est plus difficile de se faire une opinion seulement à partir des données de la littérature, d'autant que les variations de taille y sont moins spectaculaires.

7.3. Variabilité des paramètres morphologiques

Dans le Lower Greensand, au sein de chaque échantillon isochrone de Deshayesitidae, la variabilité morphologique est considérable en ce qui concerne la croissance en hauteur de tour, l'aspect de la section, et les caractéristiques de l'ornementation sur les flancs. Cette variabilité s'effectue toujours selon les mêmes modalités à tous les niveaux stratigraphiques et peut être classée en deux catégories :

7.3.1. Variabilité morphologique « de type 1 » (Fig. 202)

Les études qualitative et quantitative ont montré, au sein d'un même échantillon, un lien entre la croissance en hauteur de tour de la coquille, l'épaisseur de sa section et l'aspect de l'ornementation. En général, une croissance en hauteur de tour plutôt faible est associée une section plus large et à une ornementation plus forte. Inversement, une croissance plus grande est associée à une section de tour plus étroite et une ornementation plus fine, ainsi qu'à un plus grand découpage potentiel de la ligne de suture. Les deux pôles extrêmes « robuste » et « gracile » de ce polymorphisme sont abondamment reliés entres eux par tous les intermédiaires possibles. A noter que chez les formes avec tubercules latéro-ventraux, ceux-ci sont d'autant plus exprimés que la morphologie est robuste. Cette variabilité polymorphique est contrôlée par plusieurs paramètres :

- (1) L'aspect de chaque stade ontogénique : les stades C (à costulation fine) et D (à costulation épaisse) peuvent présenter une variabilité importante entre la croissance en hauteur et en épaisseur de tour, l'aspect de la section et l'aspect de l'ornementation, tout en s'intégrant dans le cadre de la variabilité entre les deux pôles extrêmes robuste et gracile.

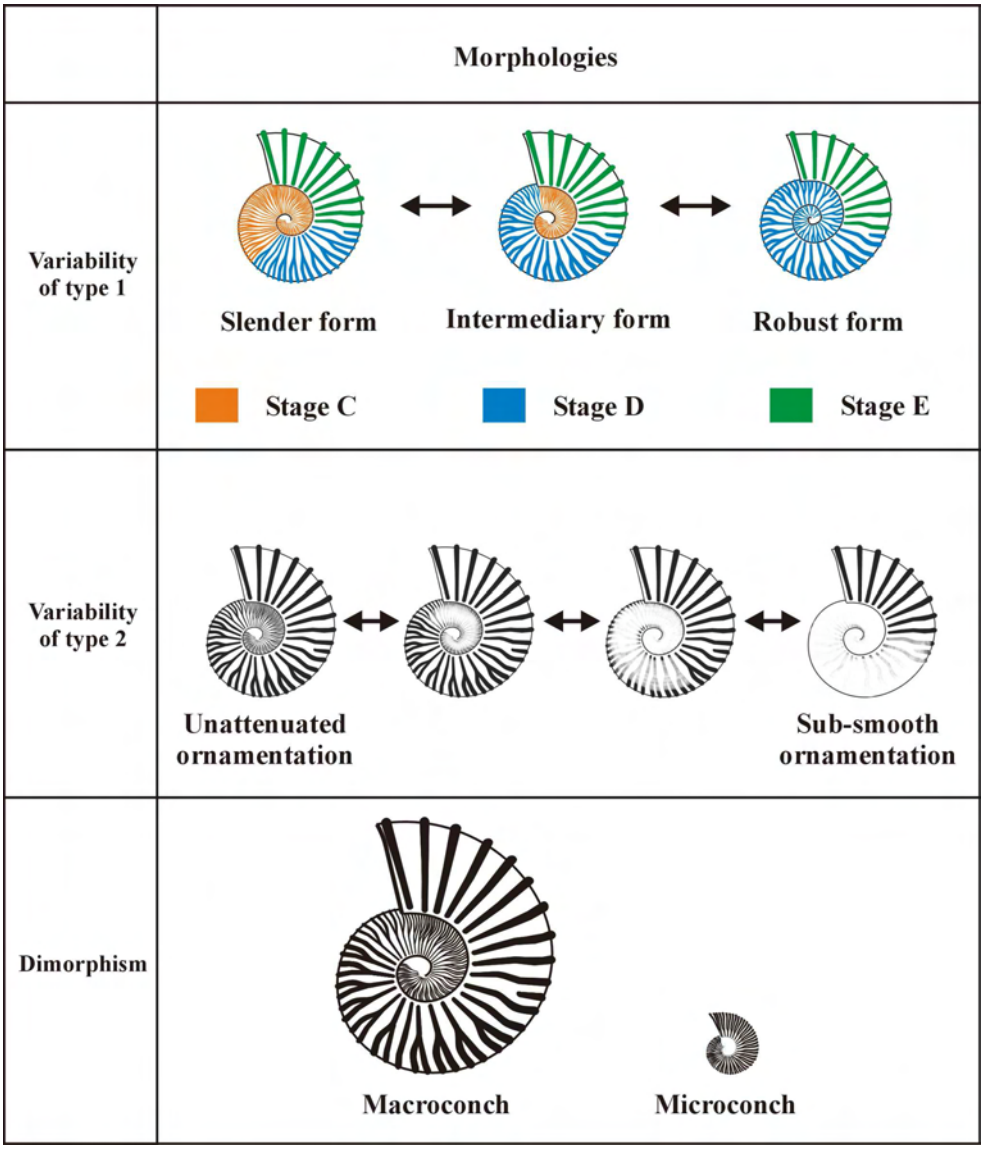


Figure 202. Variabilité intraspécifique et dimorphisme chez les Deshayesitidae du Lower Greensand (voir le texte pour plus de détails).

- (2) La longueur du stade ontogénique C à costulation fine peut varier de manière considérable d'un individu à l'autre, ce qui détermine directement l'aspect général de la coquille. En effet, au plus ce stade sera long, au plus il retardera l'apparition du stade D à costulation épaisse, et au plus la coquille conservera un aspect général gracile. La longueur du stade D à costulation épaisse varie aussi de manière importante, et détermine le diamètre d'apparition du stade adulte E chez les individus macroconques.

- (3) La longueur de la transition entre chaque stade ontogénique est elle aussi très variable : elle peut être brutale ou plus progressive. Cette transition présente généralement des caractéristiques intermédiaires entre les stades contigus (C et D, ou D et E).

7.3.2. Variabilité morphologique « de type 2 » (Fig. 202)

Ce deuxième type de variabilité polymorphique concerne uniquement le relief costal. Il s'effectue entre deux pôles morphologiques extrêmes : un pôle à ornementation non atténuée, et un pôle à ornementation sub-lisse. Lorsqu'elle est présente, cette atténuation secondaire de l'ornementation peut concerner la totalité du phragmocône ou seulement une petite partie. Elle est susceptible d'affecter soit la totalité de la région ventrale, soit les flancs, soit les deux

à la fois. La variabilité de type 2 peut concerner aussi bien des individus graciles à stade C long que les individus robustes à stade C inexprimé. Cette variabilité ornementale ne concerne que les stades C et D, et en aucun cas le stade adulte E dont l'ornementation n'est jamais atténuée, même chez les formes sub-lisses. D'autre part, chez les individus avec une forte atténuation, et quelle que soit leur position stratigraphique, la région ventrale du phragmocône peut perdre son relief costal en totalité, ce qui rend indétectable les caractères évolutifs sur cette partie de la coquille (cf. infra).
Ainsi, les paramètres morphologies et l'ornementation des flancs sont les mêmes pour chaque échantillon étudié, et des spécimens de niveaux différents peuvent souvent développer une morphologie similaire sur tout ou partie de leur ontogenèse. Casey compare d'ailleurs tout au long de son travail des taxons à la morphologie homologue et qui appartiennent à des échantillons non isochrones (1963, p. 305- 306, 310, 312, 316, 321, 326, 335, 340-341, 344, 347-349, 366). Sans l'étude d'autres caractères, malheureusement plus discrets (aspect de la région ventrale dans les tours internes, complexité de la ligne de suture), il est rigoureusement impossible de différentier ces spécimens de morphologie identique.

7.3.3. Comparaison des variations de type 1 et de type 2 pour d'autres secteurs géographiques

Une variabilité morphologique comparable à celle des types 1 et 2 décrite pour les Deshayesitidae du Lower Greensand a été observée chez d'autres échantillons d'autres secteurs paléogéographiques :

- Dans le bassin de Paris (France), les Argiles à Plicatules sont une formation polyzonale de l'Aptien inférieur dont la biostratigraphie exacte n'est pas encore connue avec précision (Amedro & Matrion, 2004a ; Matrion, communication personnelle). Elles ont livré de nombreux Deshayesitidae pyriteux et de petite taille (Amedro & Matrion, 2004a, b), dont en particulier la série-type de *D. deshayesi* [Busnardo *in* Gauthier, 2006]. Dutour (2005), à partir d'un autre échantillon de Deshayesitidae des Argiles à Plicatules qu'il attribue à *D. deshayesi*, observe que sa très importante variabilité s'organise entre un pôle morphologique évolute à ornementation robuste et un pôle morphologique involute à ornementation gracile, et que son ornementation est plus ou moins atténuée sur les flancs conformément à ce qu'on observe dans le Lower Greensand. Pour Dutour, les Deshayesitidae des Argiles à Plicatules et les Deshayesitidae de la partie inférieure de la zone à *D. deshayesi* du Lower Greensand varient selon les mêmes modalités, et ils appartiennent probablement à la même espèce : *D. deshayesi* [Dutour, 2005, p. 188].

- Martin (2003), puis Dutour (2005) ont observé les mêmes variations morphologiques pour les échantillons de Deshayesitidae de la zone à *Dufrenoyia furcata* du Sud-Est de la France en domaine Téthysien (=zone à *Tropaeum bowerbanki* du Lower Greensand). Ces auteurs considèrent ainsi que les échantillons récoltés dans cette zone sont intraspécifiques. A la suite de ses observations, Dutour émet l'hypothèse que la forte variabilité des *Dufrenoyia* du Lower Greensand est aussi l'expression d'un polymorphisme intraspécifique (Dutour, 2005, p. 194).

- Garcia & Moreno-Bedmar (2010) ont étudié un vaste échantillon de 1222 *D. furcata* du Nord-Est de l'Espagne, et ils ont observé une variabilité intraspécifique similaire à celle de type 1 des Deshayesitidae du Lower Greensand. Cependant, ces auteurs ont mal interprété cette variabilité en tant que l'expression d'un dimorphisme sexuel (p. 136), malgré la présence de tous les intermédiaires entre les deux morphologies extrêmes, et malgré le fait que ces auteurs ont cité ou figuré uniquement des spécimens de petite taille (*Dmax*=38 mm pour le spécimen PUAB 87102 *in* Garcia & Moreno-Bedmar, 2010, pl. 1, fig. A) sans mentionner d'individus plus grands. La plupart des spécimens étudiés par Garcia & Moreno-Bedmar sont

trop petits pour pouvoir être déterminés au niveau spécifique en fonction des critères définis dans le présent travail, mais certains spécimens plus grand montrent des caractères connus chez les *D. furcata* du Sud de l'Angleterre (spécimens PUAB 87102, pl. 1, fig. A, et PUAB 87022, pl. 1, fig. B).

7.3.4. Interprétations

La variabilité de type 1 reconnue chez les Deshayesitidae du Lower Greensand (ce travail) correspond parfaitement à la première loi de Covariation de Westermann (1966, p. 303). Des variations de la ligne de suture dépendantes des paramètres morphologiques de la coquille (« deuxième loi de Westermann » – « Buckman's Second Law of Covariation » *in* Westermann, 1966, p. 307) semblent plus difficile à mettre en évidence de manière formelle dans le cas des Deshayesitidae du Lower Greensand, même si on constate que les formes plus graciles ont parfois un découpage sutural plus complexe que les formes robustes.
Les variations de durée dans la séquence ontogénique des Deshayesitidae du Lower Greensand (i.e. duré des stades C et D), peuvent être interprétées à la lumière des altérations des processus ontogéniques en termes d'hétérochronies du développement. Pour les Deshayesitidae du Lower Greensand, le pôle morphologique robuste peut être interprété comme plutôt péramorphique avec un stade C (ornementation atténuée) très court voire absent et donc un stade D à costulation épaisse précoce. A l'inverse, le pôle morphologique gracile avec un stade C plus long (sans dépasser 170 mm de diamètre environ), est plutôt pédomorphique.

En résumé, chaque échantillon synchrone de Deshayesitidae du Lower Greensand présente la même diversité morphologique exprimée : (1) par l'existence d'un dimorphisme macroconque/microconque ([M]/[m]), (2) par la présence d'une forte variabilité polymorphique (ici variabilité de type 1) selon les lois de covariation de Westermann, qui peut être aussi déterminée (3) par une altération de la séquence ontogénique de type hétérochronie du développement, et enfin (4) par l'existence d'une variation ornementale secondaire (ici variabilité de type 2) (Fig. 202).
Tous ces caractères impliquent fortement que chaque échantillon isochrone est monospécifique.

7.4. Patterns et proccess évolutifs (Fig. 201, 203, 204)

7.4.1. Patterns évolutifs des Deshayesitidae du Lower Greensand

Les Deshayesitidae du Lower Greensand sont caractérisés par le changement de leur variabilité morphologique au cours du temps (i.e. changement de la morphologie prédominante en fonction des variabilités de types 1 et 2), mais aussi par l'évolution de leur ligne de suture, de leur région ventrale, et de leur séquence ontogénique dans leur développement post-embryonnaire au cours du temps :

- Zone à *Prodeshayesites fissicostatus* : le stade A est long (3 tours), et le stade B est totalement absent. La région ventrale est arrondie à tous les stades ontogéniques, et lorsqu'elle n'est pas affectée par l'atténuation secondaire (variabilité de type 2), elle est traversée par des côtes non atténuées sur la région siphonale. Les lignes de sutures sont relativement peu découpées. Dans le Sud de l'Angleterre, au sommet de la zone à *P. fissicostatus* (sous-zone à *P. obsoletus*), les formes sub-lisses (variabilité de type 2) sont fortement dominantes.
- Zone à *Deshayesites forbesi*, sous-zone à *D. fittoni* : le stade A est réduit (1,5 tours) et le stade B apparaît. La séquence post-embryonnaire ne semble pas se modifier par la suite

chez les Deshayesitidae plus récents. La zone ventrale est arrondie à tous les stades ontogéniques, et lorsqu'elle n'est pas affectée par l'atténuation secondaire du relief costal, elle est traversée par des côtes non atténuées. A partir de cette sous-zone, la ligne de suture devient plus découpée.

- Zone à *D. forbesi*, sous-zones à *D. kiliani* et *D. callidiscus* : un nouveau caractère fait son apparition dans la sous-zone à *D. kiliani* et serait présent chez tous les individus, l'atténuation des côtes sur la zone siphonale, sans leur disparition, jusqu'à environ 12 mm de diamètre (=bande siphonale atténuée). Au-delà de ce diamètre, la zone ventrale est arrondie et traversée par des côtes non atténuées. A partir de la sous-zone à *D. kiliani* jusqu'au sommet de la zone à *D. forbesi*, les formes robustes à ornementation bien exprimée deviennent abondantes.

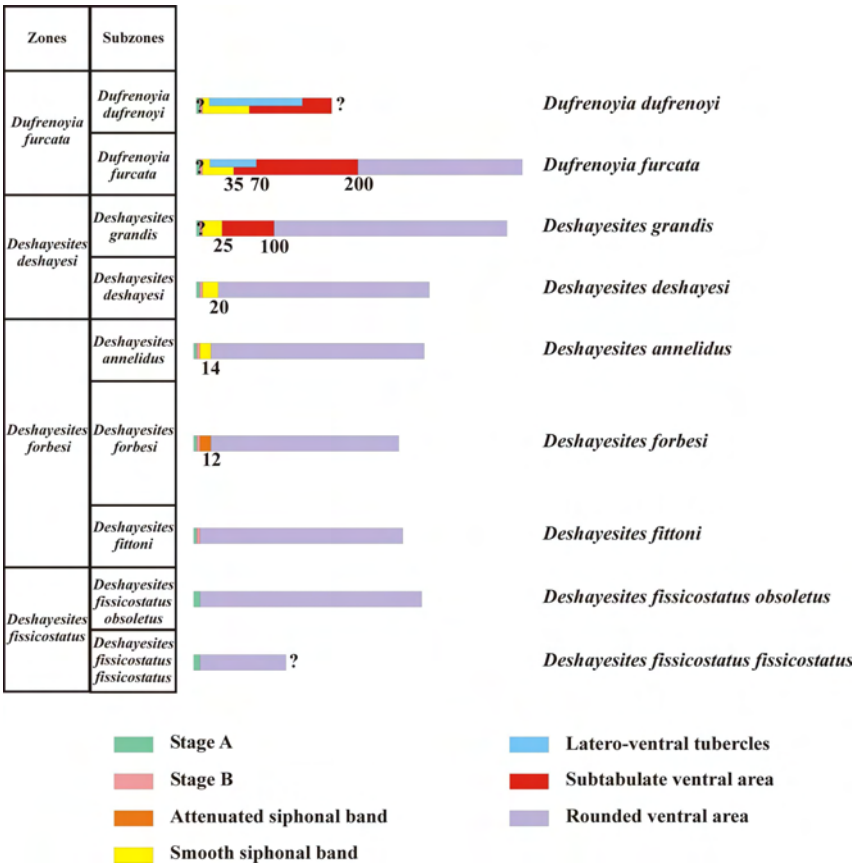


Figure 203. Schéma évolutif des Deshayesitidae du Lower Greensand, avec échelle biostratigraphique révisée (ce travail).

- Zone à *D. forbesi*, sous-zone à *D. annelidus* : le relief des côtes disparaît totalement sur la zone siphonale (=bande siphonale lisse) jusqu'à environ 14 mm de diamètre. Au-delà, la zone ventrale est arrondie et traversée par des côtes non atténuées.

- Zone à *D. deshayesi*, sous-zone à *Cheloniceras parinodum* : la bande siphonale lisse s'étant jusqu'à 18 mm de diamètre en moyenne. Au-delà, la zone ventrale est arrondie et traversée par des côtes non atténuées. Au sommet de la sous-zone à *Cheloniceras parinodum*, un nouveau caractère apparaît à la suite du stade à bande siphonale lisse : une zone ventrale sub-tabulée sans atténuation des côtes.

- Zone à *D. deshayesi*, sous-zone à *D. grandis* : la bande siphonale lisse poursuit son extension centrifuge au cours de l'ontogenèse et atteint une moyenne de *D*=25 mm. Le stade à région ventrale sub-tabulée suit le même processus et atteint environ *D*=100 mm.

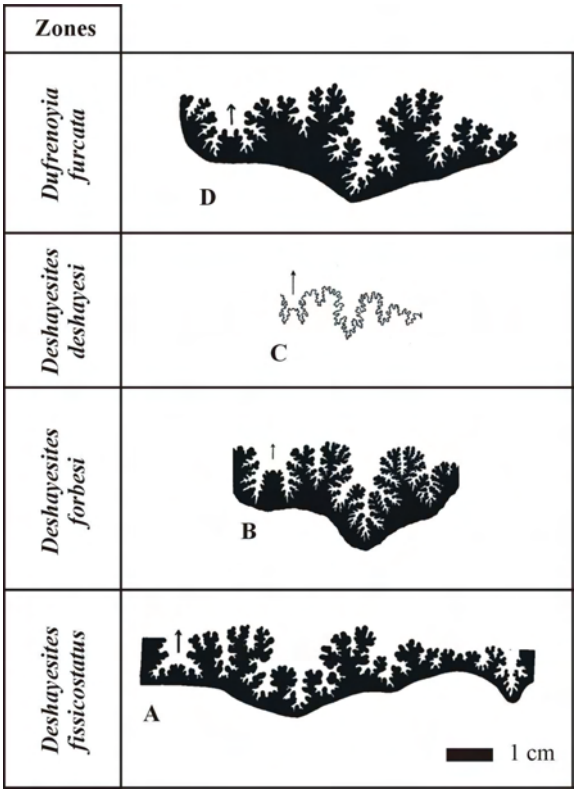


Figure 204. Lignes de suture de quelques Deshayesitidae du Lower Greensand, montrant la complexification de leur ligne de suture à partir de la zone à *Deshayesites forbesi*. Echelle biostratigraphique révisée (ce travail). Toutes les figures proviennent de Casey, 1963. **A.** BM C36944 (holotype de *Prodeshayesites obsoletus* in text-fig. 132c). **B.** SM B27002 (identifié sous *Deshayesites topleyi* in text-fig. 120e). **C.** BM C36366 (holotype de *D. multicostatus* in text-fig. 116b – figure inversée). **D.** spécimen non numéroté du Folkestone Museum (*Dufrenoyia furcata* in text-fig. 136c). Barre d'échelle =1 cm.

- Zone à *Tropaeum bowerbanki* : la bande siphonale s'étend encore, jusqu'à *D*=35 mm dans la sous-zone à *D. transitoria*, et jusqu'à plus de 35 mm de diamètre en moyenne dans la sous-zone à *C. meyendorffi*. Le stade à ventre sub-tabulé fait de même et atteint *D*=200 mm dans la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria*. A la base de la zone, des tubercules latéro-ventraux apparaissent dans les tours internes et suivent le même processus en envahissant de plus en plus le développement de la coquille tout au long de la zone à *T. bowerbanki* (moins de 70 mm de diamètre dans la sous-zone à *D. transitoria* ; plus de 70 mm de diamètre en moyenne dans la sous-zone à *C. meyendorffi*).

L'utilisation biostratigraphique de la complexification de la ligne de suture à partir de la zone *D. forbesi* à est potentiellement pertinente, et a été utilisée comme telle par Casey (1963, p. 317). Cependant, les données de la littérature sont trop rares pour quantifier la variabilité de la ligne de suture dans un échantillon donné et au cours du temps, et ainsi ce paramètre doit être utilisé avec prudence en particulier parce qu'il est potentiellement sujet à variation suivant la seconde loi de covariation (Westermann, 1966).

7.4.2. Process évolutifs des Deshayesitidae du Lower Greensand

L'apparition successive des différents caractères qui concernent l'évolution de la séquence ontogénique des Deshayesitidae du Lower Greensand (bande siphonale à ornementation émoussée puis lisse, région ventrale subtabulée, tubercules latéro-ventraux), ainsi que leur modification au cours du temps (extension au cours de la croissance), impliquent la présence de processus complexes d'hétérochronies du développement associées à des innovations (*sensu* Gould, 1977). Les stades à bande siphonale émoussée puis lisse, ainsi que les stades à

région ventrale subtabulée et à tubercules latéraux-ventraux, apparaissent successivement et assez brusquement dans les tours internes par divergence juvénile restreinte (innovation précoce). A noter que le stade à bande siphonale lisse peut-être interprété comme la continuation de l'atténuation de l'ornementation de la zone siphonale dans les tours internes initiés dès la sous-zone à *D. kiliani*, et ainsi, les stades à bande siphonale atténuée puis lisse peuvent être acceptés comme l'expression d'une seule innovation. L'extension centrifuge de ces différents stades au cours de la croissance résulte d'un décalage de plus en plus retardé de la séquence ontogénique. Ainsi les populations successives présentent une morphologie de plus en plus juvénile, ce qui correspond à l'expression d'un processus néoténique. Cette association innovation précoce/néoténie (protérogenèse) tend à provoquer l'extension des caractères nouvellement acquis qui envahissent de plus en plus la séquence ontogénique et tend à rendre les espèces filles de plus en plus innovatrices et originales par rapport aux formes ancestrales. Casey (1963, p. 301, 376, 377) avait déjà partagé des conclusions similaires avec ses propres mots.

Le lien possible entre l'occupation préférentielle de l'espace morphologique par une espèce donnée et les facteurs extrinsèques a déjà été discuté. Si un tel lien semble improbable pour certains auteurs (Kennedy & Cobban, 1976 ; Chandler & Callomon, 2009), il est cependant pris en compte par d'autres auteurs (Bert, 2009b ; Jacobs et al., 1994 ; Yacobucci ,2004b, 2008). Cette hypothèse semble à première vu confrontée à des exemples contradictoires, et si elle est applicable à certains cas, elle n'est peut-être pas généralisable à tous les groupes d'ammonites.

En supposant que cette hypothèse puisse être acceptable pour les Deshayesitidae du Lower Greensand, la prédominance des formes graciles ou robustes avec une plus ou moins grande atténuation de l'ornementation pourrait être le résultat d'une réponse adaptative à des condition environnementales locales. Lorsqu'une morphologie particulière domine, ce phénomène est concomitant d'une variation significative du niveau marin : la prédominance des formes sub-lisses plus hydrodynamiques au sommet de la zone à *P. fissicostatus* a cours durant un épisode transgressif, alors que la prédominance des formes robustes de la zone à *D. forbesi* est contemporaine d'une phase régressive (Ruffel & Wach, 1991, fig. 3). Au cours de cette séquence régressive, il est aussi significatif de noter l'apparition d'un autre groupe d'ammonites à morphologie particulièrement robuste : les Rolloboceratinae (*Roloboceras* et *Megatyloceras*) [Casey, 1961b, 1963] (Fig. 205).

7.4.3. Comparaison avec les autres secteurs paléogéographiques et intérêt stratigraphique potentiel

Tout comme dans le Sud de l'Angleterre, les mêmes processus évolutifs on été observés chez les Deshayesitidae d'autres domaines paléogéographiques. Si les échantillons correspondant s'avèrent réellement synchrones, comme le supposait Casey (1963), ces paramètres auraient alors un intérêt biostratigraphique majeur. Quelques exemples du Bassin de Paris et du Sud-Est de la France suivent :

- La série-type des *D. deshayesi* des Argiles à Plicatules est caractérisée par la présence d'une bande siphonale lisse dans les tours internes. Celle-ci atteint *« souvent »* jusqu'à *D*=20 mm pour d'Orbigny (1841, p. 287bis), *D*=13 mm pour Dutour (2005, p. 188), et *D*=10-12 mm pour Busnardo (*in* Gauthier, 2006, p. 105). Un échantillon d'environ 40 *Deshayesites* des *Argiles à Plicatules* de plusieurs localités du Sud-est du bassin de Paris (Bailly-aux-Forges, Evry-le-Châtel, Louvemont, Petit-Mesnil, Saint Dizier, la Villeuneuve-au-Chêne) a pu être étudié (Bersac & Bert, 2012). Ces spécimens sont conservés dans diverses institutions (collection de l'Ecole des Mines, Paris, actuellement déposée à Lyon, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris et Université Pierre et Marie Curie, Paris). Il

s'agit d'un échantillon historique récolté durant le XIXème siècle, non précisément repéré au sein des Argiles à Plicatules, et provenant d'affleurements aujourd'hui pour la plupart inaccessibles depuis des dizaines d'années (Amedro & Matrion, 2004 ; Corroy, 1925).

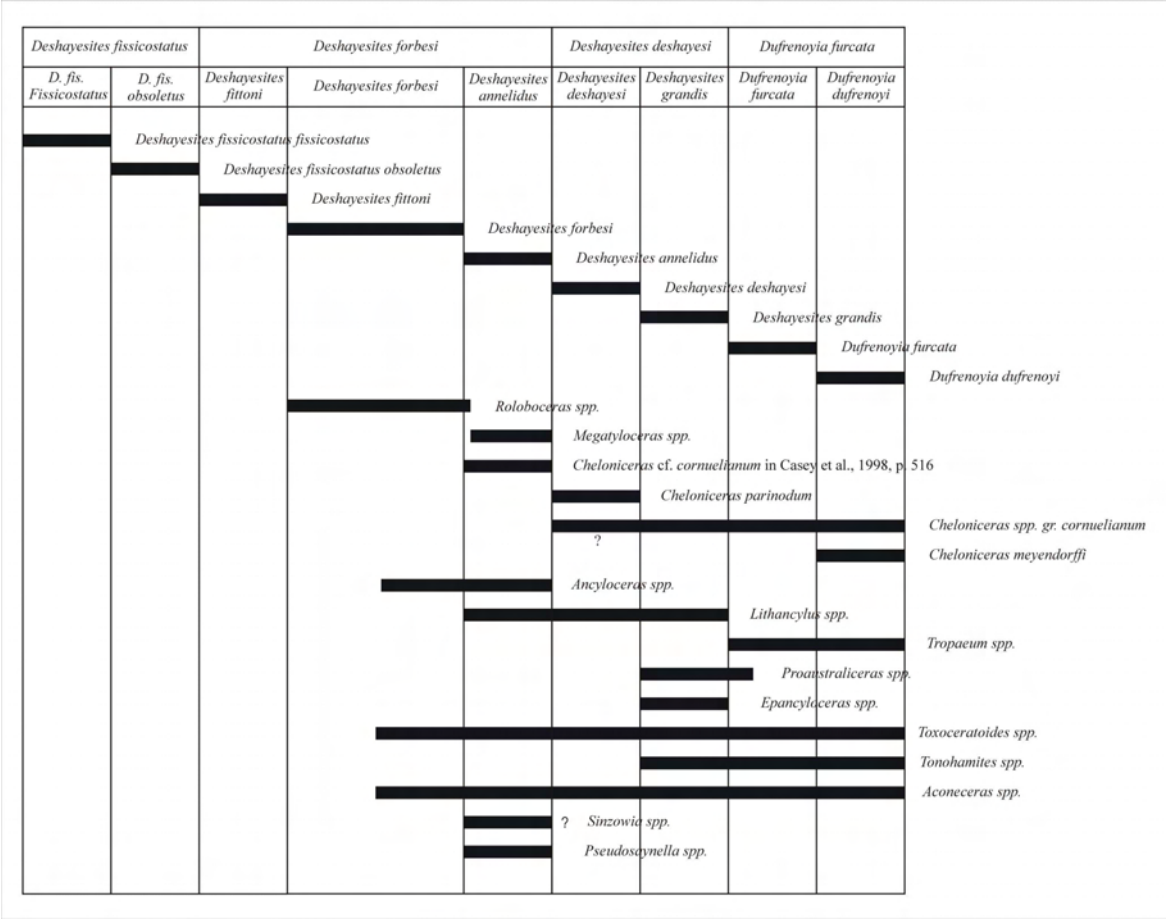


Figure 205. Répartition stratigraphique de divers taxa dans le Lower Greensand d'après Casey (1959, 1960, 1961a, 1961b, 1962, 1963), Casey et al. (1998) et Simpson (1985).

A ces spécimens, s'ajoutent environ une centaine d'exemplaires en cours d'étude (Bersac & Bert, en cours) en provenance du Musée Municipal de St Dizier. Au sein de cet échantillon, la bande siphonale est lisse en moyenne jusqu'à *D*=12 mm environ. Lorsqu'elle est présente, la bande siphonale lisse s'interrompt rapidement ou progressivement au cours de l'ontogenèse selon les spécimens, ce qui a probablement été responsable des divergences des auteurs quant à l'exactitude de l'observation de son diamètre maximal de disparition. La région ventrale est bombée au delà du stade à bande siphonale lisse. Par comparaison, les *D. deshayesi* identifiés par Casey (1963) dans le Lower Greensand montrent une interruption de la bande siphonale lisse plus importante à *D*=15-18 mm, et les *D. deshayesi* du Bassin de Paris correspondent en fait aux *D. annelidus* de Casey, ce qui rend la première synonyme majeure de la seconde, et qui nécessite des modifications dans le schémas zonal (Fig. 189b). De part la grande proximité paléogéographique de ces deux secteurs (Fig. 190), on peut considérer que l'évolution de ces caractères est synchrone entre les Deshayesitidae du Bassin de Paris et ceux du Bassin du Wessex. Ainsi, l'âge des niveaux des Argiles à Plicatules contenant des *Deshayesites* correspond à la sous-zone à *D. anelidus* au sommet de la zone à *Deshayesites forbesi* de Casey, mais renommée ici Sous-zone à Deshayesi (et replacée à la base de la Zone à Deshayesi). La présence du genre *Megatyloceras* dans les Argiles à Plicatules (Amedro & Matrion, 2004b, pl. 1, fig. 8 ; Casey, 1961, text-fig. 56 ; d'Orbigny, 1850, pl. 8, fig. 5-8) vient renforcer cette hypothèse puisque ce genre est caractéristique du sommet de la zone à

Deshayesites forbesi sensu Casey dans le Lower Greensand (Fig. 205). Casey et al. (1998, p. 517) avaient d'ailleurs noté la similitude entre les faunes des Argiles à Plicatules et celle des Upper Lobster Beds (sous-zone à *Deshayesites annelidus*) / base des Lower Gryphaea Beds (sous-zone à *Cheloniceras parinodum*).

- La même séquence ontogénique que celles des Deshayesitidae du Lower Greensand a été décrite par Dutour (2005) pour des échantillons de Deshayesitidae du Bassin du Sud-Est de la France. Leur évolution au cours du temps suit des modalités comparables en faisant aussi intervenir une protérogenèse. Les échantillons étudiés par Dutour sont échelonnés de la sous-zone à *Deshayesites grandis* jusqu'au sommet de la zone à *Dufrenoyia furcata* (=zone à *Tropaeum bowerbanki* du Lower Greensand, cf. Fig. 189a). La bande siphonale lisse s'étend de plus en plus au cours de l'ontogenèse et des tubercules latéro-ventraux apparaissent à la base de la zone à *Dufrenoyia furcata* (Dutour 2005, p. 193). La petite taille des spécimens pyriteux étudiés par Dutour ne permet pas d'observer le diamètre de disparition des tubercules latéraux-ventraux ou de la région ventrale subtabulée. Elle permet en revanche d'observer que les tubercules latéraux-ventraux apparaissent de plus en plus précocement au cours de l'ontogenèse durant la zone à *Dufrenoyia furcata*, caractère qui est inobservable dans le Sud de l'Angleterre à cause de l'état de conservation des spécimens. Dutour note aussi qu'au cours de leur évolution, les *Dufrenoyia* présentent des tubercules de plus en plus marqués et claviformes (Dutour 2005, p. 193). Ici aussi, les données de la littérature ne permettent pas de mettre ce caractère en évidence dans le Sud de l'Angleterre. Dutour interprète ses échantillons de Deshayesitidae du Sud-est de la France comme appartenant à une seule chronoespèce, qu'il divise en quatre paléoespèces (par ordre chronologique) : *Deshayesites grandis*, *Dufrenoyia furcata*, *Dufrenoyia praedufrenoyi* et *Dufrenoyia dufrenoyi*. Il propose d'utiliser l'évolution de leurs caractères en tant que marqueurs biostratigraphiques (Fig. 189a). La paléoespèce attribuée à *D. grandis* par Dutour (2005, p. 190) montre une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=15-17 mm au maximum. Or chez les formes de la sous-zone à *Deshayesites grandis* du Lower Greensand, ce caractère est plus tardif et ne disparaît que vers *D*=25 mm. Le Sud-Est de la France et le Sud de l'Angleterre sont des secteurs paléogéographiques suffisamment proches (Fig. 190) pour que l'on puisse considérer l'évolution des Deshayesitidae comme synchrone. Autrement dit, les Deshayesitidae de ces deux secteurs forment probablement un même ensemble qui évolue selon les mêmes modalités. Les « *D. grandis* » du Sud-est de la France sont donc probablement légèrement antérieures aux *D. grandis* du Lower Greensand, et devraient dans ce cas plutôt être attribués à *D. deshayesi* (Bersac & Bert, 2012). Les spécimens français que Dutour (2005, p. 194) attribue à *D. furcata* sont caractérisés par l'apparition de tubercules latéro-ventraux arrondis vers *D*=10-14 mm et d'une bande siphonale lisse qui disparaît vers *D*=17-20 mm. Chez les spécimens français attribués à *D. praedufrenoyi*, les tubercules sont plus claviformes et apparaissent vers *D*=7 mm et la bande siphonale lisse disparaît avant *D*=35-40 mm (Dutour, 2005, pl. 31, fig. 14, 15). Si l'on considère que les *Dufrenoyia* du Sud de l'Angleterre et du Sud-est de la France comme les représentants d'une seule et même « population », alors il faut admettre que les caractères évolutifs (apparition des tubercules péri-ventraux et claviformes) mis en évidence dans le Sud-est de la France par Dutour devraient être aussi présents dans le Sud de l'Angleterre. Malheureusement, le mode de conservation des spécimens anglais n'a pas permis de les observer à ce jour.

- Martin (2003) a étudié trois échantillons successifs de *Dufrenoyia* du Sud-Est de la France, et il a aussi observé l'évolution de la variabilité morphologique au cours du temps qu'il a attribué à une réaction adaptative à un faciès marin peu profond progradant (p. 122).

- Des spécimens qui montrent une bande siphonale lisse dans les tours internes ont été figurés dans la littérature en provenance de nombreuses localités dans le monde, et ils ont été attribués à divers taxons (e.g. Bogdanova, 1977, pl. I, fig. 4 ; Bogdanova & Prozorovsky,

1999, pl. 4, fig. e ; Glazunova, 1953, pl. 1, fig. 4a, b, c ; ?Glazunova 1973, pl. LXXIX, fig. 2a, b, c ; Neumayr & Uhlig, 1881, pl. XLVI, fig. 2, 2a ; Sasonova, 1958, pl. VII, fig. 4). Bogdanova & Michailova (2004, p. 210) signalent aussi une interruption de l'ornementation sur le ventre chez les formes tardives du genre *Paradeshayesites* Kemper, 1967.

8. Conséquences taxinomiques (Fig. 206)

<table>
<tr><th>Species / Subspecies</th><th>Post-embryon. whorls</th><th>Septal suture</th><th>Ventral area</th><th>Predominant morphology</th></tr>
<tr><td>Dufrenoyia dufrenoyi</td><td rowspan="3">Unknown</td><td rowspan="6">More incised</td><td>Smooth siphonal band up to D = 35 mm, latero-ventral tubercles up to D = 70 mm</td><td rowspan="3">None?</td></tr>
<tr><td>Dufrenoyia furcata</td><td>Smooth siphonal band at 25 mm< D≤ 35 mm, latero-ventral tubercles until D = 70 mm</td></tr>
<tr><td>Deshayesites grandis</td><td>Smooth siphonal band at 20 mm< D≤ 25 mm, subtabulate ventral area until D about 100 mm</td></tr>
<tr><td>Deshayesites deshayesi</td><td rowspan="4">Stage A short
Stage B present</td><td>Smooth siphonal band at 15 mm< D≤ 20 mm</td><td></td></tr>
<tr><td>Deshayesites annelidus</td><td>Smooth siphonal band until D = 14 mm</td><td rowspan="2">Robust (variability of type 1)</td></tr>
<tr><td>Deshayesites forbesi</td><td>Attenuated siphonal band until D = 12 mm</td></tr>
<tr><td>Deshayesites fittoni</td><td></td><td>None?</td></tr>
<tr><td>Species / Subspecies</td><td>Post-embryon. whorls</td><td>Septal suture</td><td>Ventral area</td><td>Predominant morphology</td></tr>
<tr><td>Dufrenoyia dufrenoyi</td><td></td><td></td><td>Smooth siphonal band up to D = 35 mm, latero-ventral tubercles up to D = 70 mm</td><td></td></tr>
</table>

Figure 206. Caractères spécifiques des huit paléoespèces et deux sous-espèces de Deshayesitidae reconnues dans le présent travail pour le Lower Greensand. Selon les nouvelles découvertes effectuées sur le matériel du Bassin de Paris, il faut renommer dans ce schéma *D. annelidus* en *D. deshayesi*, et *D. deshayesi* en *D. multicostatus*.

La reconnaissance de la variabilité intraspécifique et des patterns évolutifs des Deshayesitidae implique une forte restructuration taxinomique de cette famille d'ammonites. Les Deshayesitidae du Lower Greensand forment une lignée anagénétique caractérisée par une protérogenèse (innovations précoces combinées avec une néoténie). Mais l'évolution entre les différentes successions temporelles des populations est souvent continue pour ce type d'évolution, aussi les transitions sont induites par de petits changements quelquefois progressifs (e.g. la durée des différents stages ventraux successifs). Cette continuité apparente pose évidemment le problème des coupures taxinomiques. Globalement, tout se passe comme s'il n'existait qu'une seule espèce polymorphe évoluant au cours du temps : une chronoespèce. Pour en rendre compte sur le plan taxinomique, un découpage de ce groupe en paléoespèces successives est proposé. Cette démarche est justifiée par la rapidité de l'évolution, et le stade atteint par certains caractères morphologiques (aspect de la zone ventrale), des Deshayesitidae du Lower Greensand. En fonction de ces données, huit paléoespèces de Deshayesitidae, dont deux sous-espèces, réparties en deux genres peuvent être définies au cours de l'Aptien inférieur. A quelques exceptions justifiées près, elles ont été nommées en fonction du principe d'antériorité (ICZN, Art. 23). Bien que ce travail concerne les Deshayesitidae du Sud de l'Angleterre, ses conclusions sont extensibles aux secteurs paléogéographiques proches (domaine méditerranéen, Nord de l'Allemagne). Il serait certainement un peu prématuré, dans l'état actuel des connaissances, de l'étendre aux autres secteurs plus éloignés. Pour ces raisons, les spécimens mentionnés dans les listes synonymiques proviennent essentiellement du Sud de l'Angleterre et des secteurs voisins. Le découpage taxinomique proposé repose essentiellement sur les diamètres de disparition des caractères de la région ventrale (région siphonale à ornementation atténuée, bande siphonale

lisse, région ventrale subtabulée, tubercules latéro-ventraux). A noter que les valeurs quantitatives indiquées pour ces diamètres de disparition représentent une moyenne au sein de chaque échantillon, étant bien entendu que d'un individu à l'autre on peu observer de légères variations. De fait, l'identification spécifique d'un échantillon est d'autant plus fiable que le nombre de spécimens étudié est grand.

La révision taxinomique des Deshayesitidae du Lower Greensand implique de renommer ou de modifier les limites de certaines unités de l'échelle biostratigraphique de Casey et al. (1998) : le nouveau schéma zonal proposé ici est détaillé dans les « conséquences stratigraphiques », et les différentes échelles sont mises en relations dans la Figure 189.

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884
Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889
Super-famille Ancyloceratoidea Gill, 1871
Famille Deshayesitidae, Stoyanow, 1949
Genre *Deshayesites* Kasansky, 1914

Espèce-type : *Ammonites deshayesi* d'Orbigny, 1841, in d'Orbigny (1841), p. 288, pl. 85, fig. 1-4.

Synonymie

1914. *Deshayesites* subgen. nov. ; Kasansky, p. 99.
1961. *Prodeshayesites* gen. nov. ; Casey, p. 592.
? 1963. *Turkmeniceras* gen. nov. ; Tovbina, p. 100.
1967. *Paradeshayesites* gen. nov. ; Kemper, p. 124.
1999. *Obsoleticeras* gen. nov. ; Bogdanova & Michailova, p. 527.

Diagnose émendée : genre dimorphe avec une variabilité intraspécifique considérable. Coquille discoïde, de taille adulte petite à grande (diamètre des microconques de 50 à 80 mm ; diamètre des macroconques de 250 à 400 mm environ), croissance en hauteur de tour modérée à élevée, section de tour ovalaire à subrectangulaire. Selon la position stratigraphique des individus, les tours post embryonnaires montrent un stade A long « avec traces d'ornementation latérale » (3 tours) sans stade B (« stade Kossmatella »), ou bien un stade A court (1,5 tours) suivi d'un stade B. Au delà des tours post embryonnaires, l'ontogenèse passe par deux à trois stades dont la transition peut être plus ou moins brutale : (1) stade C « à costulation fine » à côtes flexueuses, denses, fines, avec une alternance plus ou moins régulière des côtes secondaires et primaires ; côtes secondaires en général plus nombreuses et naissant à des hauteurs variables sur les flancs ; présence éventuelle d'épaississements costaux tuberculiformes péri-ombilicaux. (2) Stade D « à costulation épaisse » à côtes moins flexueuses, plus épaisses et moins denses ; alternance assez régulière entre côtes secondaires et côtes primaires, absence d'épaississements costaux tuberculiformes péri-ombilicaux. Et (3) stade adulte E à côtes droites, simples, épaisses, présent uniquement chez les macroconques. Région ventrale variable selon le stade ontogénique et la position stratigraphique des individus : elle peut être soit (1) bombée et traversée par des côtes qui ne perdent par leur relief ; soit (2) subtabulée, soit (3) montrer un émoussement sans atténuation de l'ornementation sur l'aire siphonale, ou (4) porter une bande siphonale lisse. Ralentissement de la croissance en hauteur de tour au niveau de la chambre d'habitation adulte des macroconques et des microconques. Ligne de suture de formule $E_2L_3U_3I_2$ avec L>E>I>U.
Le pattern évolutif est caractérisé dans le Sud de l'Angleterre et les régions voisines par une complexification de la ligne de suture, des changements dans les tours post-embryonnaires et

l'apparition de deux innovations précoces : une bande siphonale atténuée puis lisse, et une zone ventrale subtabulée.

Variabilité : la variabilité morphologique intraspécifique est déterminée pour chaque paléoespèce par deux types distincts et indépendants :

- (1) Covariation entre les paramètres morphologiques et l'ornementation de la coquille (variabilité de type 1) qui répond aux critères de la Première Loi de Covariation de Westermann, et qui est encadrée par deux morphologies extrêmes : la première à coquille involute, section des tours étroite et ornementation gracile ; la seconde à coquille plus évolute, section plus épaisse et ornementation plus robuste. Cette variabilité morphologique peut aussi être induite indirectement par la durée respective (hétérochronies) des stades C « à costulation fine » et D « à costulation épaisse ».

- (2) Ornementation plus ou moins atténuée sur le phragmocône de certains individus (variabilité de type 2), avec une forte variabilité entre les formes à ornementation non atténuée, et les formes sub-lisses. La zone ventrale du phragmocône peut-être affectée par cette atténuation de l'ornementation, ce qui peut dans certains cas masquer les caractères ornementaux évolutifs de la région siphonale.

La ligne de suture est moins découpée chez les formes plus anciennes, et sa variabilité pourrait être liée à l'expression de la Deuxième Loi de Covariation de Westermann.

Discussion : Kasansky (1914, p. 99) a introduit le taxon *Deshayesites* en tant que sous-genre d'*Hoplites* Neumayr, 1875, et Renngarten (1926, p. 30) a été le premier auteur à lui attribuer un statut de rang générique (voir Casey, 1963, p. 292, pour un historique détaillé). Le taxon du groupe-genre *Prodeshayesites* a été introduit par Casey (1961a) pour des formes à stade A long (3 tours), stade B absent, ligne de suture moins découpée, et croissance en hauteur de tour à priori moins élevée en moyenne que pour les formes plus tardives généralement attribuées à *Deshayesites*. Dans le Lower Greensand, *Prodeshayesites* regroupe les formes anciennes de Deshayesitidae qui évoluent de manière anagénétique avec l'acquisition progressive de certains caractères (apparition probable du stade B, complexification de la ligne de suture). Cette évolution s'intègre dans la continuité de celle observée pour les *Deshayesites* plus récents, et ne justifie pas une séparation de rang générique. De plus, le taxon *Prodeshayesites* a été relativement peu utilisé jusqu'à présent par les auteurs. Pour ces raisons, il est souhaitable de considérer *Prodeshayesites* en tant que synonyme mineur de *Deshayesites*, comme l'avaient déjà proposé Kemper (1995) et Garcia-Mondejar et al. (2009).

Bogdanova & Michailova (1999, 2004) ont proposé de subdiviser les Deshayesitidae (plus anciens que la Zone à Furcata du schéma zonale « standard » - Reboulet et al., 2009, 2011) en trois genres distincts : *Deshayesites*, *Paradeshayesites* Kemper, 1967 et *Obsoleticeras* Bogdanova & Michailova, 1999. Selon ces auteurs, le taxon *Deshayesites* regrouperait les « espèces » à enroulement évolute ou plutôt évolute, à densité costale variable, à ligne de suture peu découpée (Bogdanova & Michailova, 1999, p. 524 ; 2004, p. 202) ; *Paradeshayesites* regrouperait les « espèces » à enroulement involute, à section étroite, à costulation dense et fine parfois atténuée sur les flancs, à épaississement costal péri-ombilical, et à ligne de suture plus découpée (Bogdanova & Michailova, 1999, p. 526 ; 2004, p. 210) ; enfin, *Obsoleticeras* regrouperait les « espèces » à enroulement involute, ornementation très atténuée sur les flancs, et à ligne de suture très découpée (Bogdanova & Michailova, 1999, p. 527 ; 2004, p. 217). Ce découpage en trois genres parallèles qui ont globalement la même extension stratigraphique (Bogdanova & Michailova, 1999, fig. 3) est une matérialisation taxinomique artificielle de la variabilité polymorphique de type 1 et 2 (ce travail) qui n'a pas lieu d'être. Pour ces raisons, à la suite de Garcia-Mondejar et al. (2009, p. 452), il est souhaitable de considérer *Paradeshayesites* et *Obsoleticeras* en tant que synonymes mineurs de *Deshayesites*.

Le genre *Turkmeniceras* Tovbina, 1963 semble lui aussi être soumis aux mêmes mécanismes de variabilité de type 1 et 2 (Bogdanova & Prozorovsky, 1999 ; Bogdanova & Michailova, 2004). Ce genre ne semble se distinguer de *Deshayesites* que par la présence d'un ombilic perforé et de discrètes différences au niveau de la ligne de suture (Bogdanova & Mikhailova, 2004, p. 198, 200). La révision souhaitable des nombreuses espèces typologiques de *Turkmeniceras* pourrait aboutir, comme pour les *Deshayesites*, à une simplification de la taxinomie de ce genre, et conduirait probablement à le considérer en tant que synonyme mineur de *Deshayesites*.
Le sous-genre *Kuntziella* Collignon, 1962, attribué au genre *Deshayesites* par Collignon (1962), est une forme plutôt robuste présentant certaines affinités morphologiques avec les *Deshayesites*. Par d'autres caractères, il se rapproche plutôt des Parahoplitoidea (Collignon, 1962, p. 64). Ces caractères conduisent à considérer sa classification au sein de Deshayesitidae avec réserve, d'autant que sa position stratigraphique exacte est inconnue.
Répartition stratigraphique : dans le Lower Greensand, le genre *Deshayesites*, tel que reconnu dans ce travail, est présent de la zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (=Zone à Fissicostatus, ce travail) à la zone à *Deshayesites deshayesi* (=Zone à Deshayesi, ce travail).

Deshayesites fissicostatus fissicostatus (Phillips, 1829)

Synonymie

? 1829. *Ammonites fissicostatus* sp. nov. ; Phillips, pl. II, fig. 49.
1902 .*Hoplitides bodei* sp. nov. ; Von Koenen, pl. IX, fig. 1a-c.
1902. *Hoplitides bodei* var. *tenuicostata* var. nov. ; Von Koenen, pl. IX, fig. 2a-c.
1902 .*Hoplitides laevisculus* sp. nov. ; Von Koenen, pl. XXXIX, fig. 3a,b, 4a,b, 5a,b.
1963 .*Prodeshayesites fissicostatus* (Phillips, 1829) ; Casey, pl. LVIII, fig. 1a, b, 2a, b ; pl. LXI, fig. 5; text-fig. 125 ; 127e,f.
1963. *Prodeshayesites bodei* (von Koenen, 1902) ; Casey, pl. LVIII, fig. 4a, b, 5a, b ; pl. LIX, fig. 3.
1963. *Prodeshayesites germanicus* sp. nov. ; Casey, pl. LIX, fig. 4a, b, 5; pl. LXI, fig. 7a, b : text. fig. 127g-k.
1963. *Prodeshayesites pseudokiliani* sp. nov. ; Casey, pl. LVIII, fig. 3a, b; pl. LIX, fig. 2 ; pl. LXI, fig. 3a, b, 4a, b ; text. fig. 129 a, b.
1963. *Prodeshayesites lestrangei* sp. nov. ; Casey, pl. LIX, fig. 7a, b ; pl. LX, fig. 3-5 ; pl. LXI, fig. 8 ; text. fig. 129d.
1963. *Prodeshayesites lestangei* var. *apertus* var. nov. ; Casey, pl. LIX, fig. 1, 6a, b ; pl. LX, fig. 6a, b ; text. fig. 129c.
1963. *Prodeshayesites laevisculus* (von Koenen, 1902) ; Casey, pl. LXI, fig. 6a, b.
1980. *Prodeshayesites bodei* (von Koenen, 1902) ; Casey, pl. CXI, fig. 2.

Néotype : spécimen n°NHM C24718 (anciennement numéroté BM C24718), collection W. Bean, provenant de Speeton Clay (Speeton, Yorkshire, Angleterre), et conservé dans les collections du Natural History Museum (London, Angleterre) ; désigné et figuré par Casey (1963, p. 356, pl. LVIII, fig. 2a, b).
Diagnose émendée : sous-espèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A long (3 tours) et une ligne de suture relativement moins découpée que celle des paléoespèces postérieures à la zone à *Prodeshayesites fissicostatus*. La zone ventrale est arrondie et les côtes traversent la région siphonale sans atténuation quel que soit le stade ontogénique. Ces patterns peuvent être masqués sur les spécimens sub-lisses (variabilité de type 2). Dans le Sud-Est de l'Angleterre, les morphologies sub-lisses sont minoritaires.

Discussion : dans les deux sous-zones à *Prodeshayesites bodei* et *P. obsoletus* de Casey et al. (1998) [=sous-zones à Fissicostatus Fissicostatus et Fissicostatus Obsoletus, ce travail], les Deshayesitidae présentent des caractères (tours post embryonnaires et ligne de suture) qui, lorsqu'ils sont observables, paraissent constants tout au long de la zone à *P. fissicostatus* (=zone à Fissicostatus, ce travail). Toutefois, la proportion de coquilles à morphologies sub-lisses semble varier entre les deux sous-zones dans le Sud-Est de l'Angleterre (Casey, 1963, p. 371). Dans ce cas précis, si cette occupation préférentielle de l'espace de variation à certains niveaux stratigraphiques peut présenter un intérêt stratigraphique local, elle est certainement insuffisante pour effectuer un découpage de ces deux échantillons successifs en terme de paléoespèces. En conséquence, il est préférable ici d'opter pour une césure en deux « sous-espèces stratigraphiques » : *D. fissicostatus fissicostatus* et *D. fissicostatus obsoletus*.
Par principe de priorité (Art. 23 du ICZN), *Deshayesites fissicostatus* devient synonyme majeur de tous les autres taxons décrits dans cette zone. A noter que le type de *D. fissicostatus* est considéré comme perdu (Howarth, 1962, p. 132), que sa figuration type (*in* Phillips, 1829, pl. II, fig. 49) est ininterprétable (Casey, 1963, p. 357), mais qu'un néotype a été désigné par Casey (1963, p. 356, pl. LVIII, fig. 2a, b) et que lui seul doit servir à présent à définir l'espèce. Dans la sous-zone inférieure à *Prodeshayesites bodei*, c'est le niveau d'occurrence de *D. fissicostatus fissicostatus* qui ne se distingue de *D. fissicostatus obsoletus* que par la proportion moindre des formes à coquille sub-lisse dans les échantillons. Dans le Northern Lower Greensand (Fig. 191), ce découpage taxinomique en sous-espèces n'est pas possible dans l'état actuel des connaissances, puisque les formes sub-lisses ne semblent pas y prédominer au sommet de la zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (Casey, 1963, p. 371).
Les Deshayesitidae de la zone à *Deshayesites* (*Prodeshayesites*) *tenuicostatus* / *Prodeshayesites bodei* du Nord de l'Allemagne (Von Koenen, 1902 ; Casey, 1963 ; Kemper, 1963, 1976) présentent les mêmes caractéristiques morphologiques, la même ligne de suture et la même variabilité que celles de la sous-zone à *Prodeshayesites bodei* du Lower Greensand (=Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus, ce travail). Ainsi, les échantillons de cet âge de ces deux secteurs paléogéographiques proches (Fig. 190) sont considérés ici comme conspécifiques (voir synonymie).
Répartition stratigraphique : zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (Zone à Fissicostatus, ce travail), sous-zone à *Prodeshayesites bodei* (=Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus, ce travail) du Lower Greensand.

Deshayesites fissicostatus obsoletus (Casey, 1961)

Synonymie

1961. *Prodeshayesites obsoletus* sp. nov. ; Casey, pl. 82, fig. 2, 3 ; text. fig. 13.

1963. *Prodeshayesites obsoletus* Casey, 1961 ; Casey, pl. LVIII, fig. 6 , pl. LX, fig. 2 ; pl. LXI, fig. 1, 2a,b ; text. fig. 132, 133.

1963. *Prodeshayesites falcatus* sp. nov. ; Casey, pl. LXI, fig. 9a,b.

1963. *Prodeshayesites* sp. nov. aff. *laevisculus* ; Casey, pl. LX, fig. 1.

1963. *Deshayesites primitivus* sp. nov. ; Casey, pl. LIII, fig. 4 ; pl. LVI, fig. 2a,b ; text. fig. 118.

1980. *Prodeshayesites butleri* sp. nov. ; Casey, pl. CXI, fig. 1a,b.

Holotype : spécimen n°NHM C36944 (anciennement numéroté BM C36944), collection Casey, provenant de la base of Atherfield Clay Formation (Woodhatch near Reigate, Surrey, Angleterre), conservé dans les collections du Natural History Museum (Londres, Angleterre) ; figuré par Casey (1961a, pl. 82, fig. 2,3, text. fig. 13 ; 1963, pl. LVIII, fig. 6, pl. LXI, fig. 2a, b, text. fig. 132).
Diagnose émendée : sous-espèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A long (3 tours) et une ligne de suture relativement moins découpée que celle des paléoespèces postérieures à la zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (=Zone à Fissicostatus Fissicostatus, ce travail). Le ventre est arrondi et les côtes traversent la région siphonale sans atténuation quel que soit le stade ontogénique. Ces patterns sont habituellement masqués étant donné que dans le Sud-Est de l'Angleterre les morphologies sub-lisses (variabilité de type 2) représentent la majorité des échantillons. Microconques à enroulement scaphitoïde.
Discussion : par principe l'application de l'Art. 23 du ICZN, *Deshayesites fissicostatus obsoletus* a priorité sur tous les taxons utilisés par Casey dans la sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus* du Sud de l'Angleterre. Ainsi, *Deshayesites primitivus* en représente la forme macroconque robuste, *Prodeshayesites obsoletus* la forme macroconque gracile, *Prodeshayesites butleri* la forme macroconque intermédiaire et *Prodeshayesites falcatus* une forme microconque. Les affinités et différences de *Deshayesites fissicostatus obsoletus* ont été discutées avec l'espèce précédente.
Répartition stratigraphique : zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (=Zone à Fissicostatus, ce travail), sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus* (=Sous-zone à Fissicostatus Obsoletus, ce travail) du Lower Greensand.

Deshayesites fittoni Casey, 1961

Synonymie

1961. *Deshayesites fittoni* sp. nov. ; Casey, pl. 84, fig. 4a,b.
1963. *Deshayesites fittoni* Casey, 1961 ; Casey, pl. XLVIII, fig. 3 ; pl. LI, fig. 4 ; pl. LV, 2a,b.
1963. *Deshayesites grapesi* sp. nov. ; Casey, pl. LIII, fig. 5a-c.
1963. *Deshayesites* cf. *consobrinus* (d'Orbigny, 1841) ; Casey, text. fig. 123d-f.
1963. *Prodeshayesites jacksoni* sp. nov. ; Casey, pl. LXI, fig. 10a,b ; text. fig. 130.
1980. *Prodeshayesites jacksoni* Casey, 1963 ; Casey, pl. CXII, fig. 1a,b.

Holotype : spécimen n°GSM Zm1843 collection Casey, provenant de la Atherfield Clay Formation, 25-30 feet above Perna Beds Member (Chale Clay Member), Atherfield Point, Isle of Wight, conservé dans les collections du British Geological Survey (Nottingham, Angleterre) ; figuré par Casey (1961a, pl. 84, fig. 4a, b ; 1963, pl. LV, fig. 2a, b).
Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A court (1,5 tours) et une ligne de suture relativement plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Le ventre est arrondi et les côtes traversent la région siphonale sans perdre de relief, quel que soit le stade de l'ontogenèse. Ces caractères peuvent être masqués chez les spécimens sub-lisses (variabilité de type 2).
Discussion : selon le principe de priorité, *Deshayesites consobrinus*, taxon auquel ont été rapportés quelques fragments de tours par Casey (1963, text-fig. 123d-f), devrait être utilisé pour nommer la paléoespèce de la sous-zone à *Deshayesites fittoni*. Cependant, cette option n'est pas acceptable en raison des caractéristiques de son lectotype (un fragment de chambre d'habitation adulte de macroconque désigné par Casey, 1963, p. 350) qui ne permet

d'observer aucun des caractères spécifiques reconnus ici, et qui provient d'un niveau indéterminé (Busnardo *in* Gauthier, 2006, p. 52). *D. consobrinus* doit être considéré comme un *nomen dubium*, et il est souhaitable de ne pas l'utiliser au détriment de *D. fittoni*. Dans l'état actuel des connaissances, *D. fittoni* occupe la totalité de sa sous-zone éponyme. A noter que les caractéristiques de la région siphonale des tours internes de cette paléoespèce sont aussi bien visibles sur l'holotype du taxon *D. grapesi* (spécimen GSM. 108161 figuré par Casey, 1963, pl. LIII, fig. 5a-c).

Répartition stratigraphique : zone à *Deshayesites forbesi*, sous-zone à *Deshayesites fittoni* du Lower Greensand (=Zone à Forbesi, Sous-zone à Fittoni, ce travail).

Deshayesites forbesi Casey, 1961

Synonymie

? 1930. *Deshayesites punfieldiensis* sp. nov. ; Spath, pl. XVI, fig. 3a, b.

? 1930. *Deshayesites topleyi* sp. nov. ; Spath, pl. XV, fig. 5.

? 1930. *Deshayesites kiliani* sp. nov. ; Spath, pl. XV, fig. 1.

1961. *Deshayesites forbesi* sp. nov. ; Casey, pl. 81, fig. 2a, b.

1961. *Deshayesites callidiscus* sp. nov. ; Casey, pl. 80, fig. 10.

1963. *Deshayesites forbesi* CASEY, 1961 ; Casey, XLVII, fig. 1-7 ; text. fig. 104g, 106i, 110a.

1963. *Deshayesites forbesi* var. *koeneni* var. nov. ; Casey, pl. XLVII, fig. 8.

1963. *Deshayesites forbesi* var. *crassicostatus* var. nov. ; Casey, pl. L, fig. 4a, b.

1963. *Deshayesites forbesi* var. *flexuosus* var. nov. ; Casey, pl. LIII, fig. 6.

1963. *Deshayesites pygmaeus* sp. nov. ; Casey, pl. L, fig. 5a, b.

1963. *Deshayesites pygmaeus* var. *tenuis* var. nov. ; Casey, pl. L, fig. 6.

1963. *Deshayesites kiliani* Spath, 1930 ; Casey, pl. XLIX, fig. 1a,b, 2 ; pl. LI, fig. 5 ; text. fig. 113, 119b, 122c.

1963. *Deshayesites callidiscus* Casey, 1961 ; Casey, pl. XLIX, fig. 3a, b, 4a, b ; pl. LI, fig. 3 ; pl. LIII, fig. 2a, b ; text. fig. 114a.

1963. *Deshayesites callidiscus* var. *rugosus* var. nov. ; Casey, pl. LXIX, fig. 5a,b ; pl. LVI, fig. 5a, b.

1963. *Deshayesites spathi* sp. nov. ; Casey, pl. LI, fig. 2 ; pl. LII, fig. 5a, b, 6 ; text. fig. 116e, 117.

1963. *Deshayesites spathi* var. *tumidus* var. nov. ; Casey, pl. LIV, fig. 3a, b ; text. fig. 119a.

1963. *Deshayesites euglyphus* sp. nov. ; Casey, pl. LII, fig. 1-4 ; pl. LVI, fig. 1a, b ; text. fig. 199c,d, 122a, b.

1963. *Deshayesites euglyphus* var. *robustus* sp. nov. ; Casey, pl. LI, fig. 11.

1963. *Deshayesites euglyphus* var. *gibbosus* sp. nov. ; Casey, pl. L, fig. 2a, b, 3 ; text. fig. 119e.

1963. *Deshayesites euglyphus* var. *corneus* sp. nov. ; Casey, pl. L, fig. 1.

1963. *Deshayesites punfieldiensis* SPATH, 1930 ; Casey, pl. XLVI, fig. 1-3.

1963. *Deshayesites punfieldiensis* var. *serpentinus* var. nov. ; Casey, pl. XLVI, fig. 4a, b ; text. fig. 116a.

1963. *Deshayesites topleyi* Sapth, 1930 ; Casey, pl. LI, fig. 1a,b ; pl. LIV, fig. 4a, b ; pl. LV, fig. 1a-c ; text. fig. 120.

1963. *Deshayesites normani* sp. nov. ; Casey, pl. L, fig. 7 ; pl. LIV, fig. 1a, b ; pl. LV, fig. 3,4 ; pl. LVI, fig. 3a, b ; pl. LVII, fig. 7,8 ; text. fig. 121.

1963. *Deshayesites normani* var. *debilis* sp. nov. ; Casey, pl. LIV, fig. 2a, b ; pl. LV, fig. 5 ; pl. LVI, fig. 4 ; text. fig. 122d.

1963. *Deshayesites saxbyi* sp. nov. ; Casey, pl. LVII, fig. 6a, b.
1963. *Deshayesites mirabilis* sp. nov. ; Casey, pl. XLVIII, fig. 1a, b ; text. fig. 116d.
1963. *Deshayesites gracilis* sp. nov. ; Casey, pl. XLVII, fig. 10.
1980. *Deshayesites punfieldiensis* var. *serpentinus* Casey, 1963 ; Casey, pl. CXII, fig. 2a, b.
1980. *Deshayesites mirabilis* Casey, 1963 ; Casey, pl. CXII, fig. 3a, b.

Holotype : spécimen n°GSM 30918 collection Casey, provenant de la Atherfield Clay Formation, Crackers Member, locality of Atherfield, Isle of Wight, Angleterre, conservé dans les collections du British Geological Survey (Nottingham, Angleterre) ; figuré par Casey (1961a, pl. pl. 81, fig. 2a, b ; 1963, pl. XLVII, fig. 1a, b).
Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A court (1,5 tours) et une ligne de suture relativement plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Bande siphonale atténuée (sans la disparition totale de l'ornementation sur la région siphonale) jusqu'à *D*=14 mm, suivie au cours de l'ontogenèse par une zone ventrale arrondie avec des côtes qui traversent la région siphonale sans atténuation. Ces caractères peuvent être masqués chez les spécimens sub-lisses (variabilité de type 2). Prédominance des formes robustes chez les macroconques dans le Lower Greensand.
Discussion : la présence d'une bande siphonale atténuée mais non encore totalement lisse est le critère déterminant essentiel de cette paléoespèce. Il est souvent difficile d'observer ce caractère discret, ce qui est probablement en parti la cause de l'imprécision actuelle dans la connaissance du niveau stratigraphique exact d'apparition du stade à bande siphonale à ornementation atténuée. Les spécimens étudiés et attribués à *D. forbesi* par Casey provenant de la sous-zone à *Deshayesites annelidus* (Casey, 1963 ; Casey et al., 1998) ne permettent pas d'observer leurs tours internes (cf. supra). Dans le Lower Greensand, en ce qui concerne les variations dans la proportion relative de certaines morphologies (occupation de l'espace de morphologique – cf. supra), les formes robustes prédominent chez les macroconques indifféremment dans les deux sous-zones à *Deshayesites kiliani* et à *D. callidiscus* (=Sous-zone à Forbesi, ce travail). Il pourrait sembler que les formes à ornementation atténuée sur le phragmocône soient légèrement moins abondantes dans la sous-zone à *D. callidiscus*, mais ce caractère est ici trop discret pour servir à distinguer deux « sous-espèces stratigraphiques » comme dans le cas de la zone à *Prodeshayesites fissicostatus* (=Zone à Fissicostatus, ce travail) où ces différences de proportions sont flagrantes d'une sous-zone à l'autre. Pour ces raisons, une seule paléoespèce peut-être valablement reconnue dans les sous-zones à *D. kiliani* et à *D. callidiscus* : *Deshayesites forbesi*. Parmi les différentes espèces typologiques utilisées pas Casey, *D. kiliani* et *D. callidiscus* représentent la morphologie gracile macroconque, *D. spathi* et *D. normani* représentent la morphologie robuste macroconque, *D. topleyi* la morphologie robuste à ornementation atténuée et *D. forbesi* une forme microconque.
Le choix de l'utilisation du taxon *Deshayesites forbesi* au détriment des taxons de Spath (1930) *D. punfieldiensis*, *D. topleyi* et *D. kiliani* pour nommer les sous-espèces des deux sous-zones va à l'encontre du principe de priorité, mais il a été fait pour plusieurs raisons : (1) les tours internes d'aucun des spécimens-types des taxons de Spath ne sont visibles (individus non démontables), (2) l'espèce de Casey est prioritaire parmi celles où le caractère évolutif discriminant (bande siphonale à ornementation atténuée dans les tours internes) est connu avec certitude, (3) ce choix va dans le sens de la stabilité de la nomenclature taxinomique (ICZN, Art. 23.2) qui reconnaît une longue utilisation par les auteurs de *D. forbesi*, (4) ce choix s'est fait également dans le souci de la stabilité de la nomenclature stratigraphique, puisque *D. forbesi* est utilisée depuis longtemps pour définir sa zone éponyme.

Répartition stratigraphique : zone à *Deshayesites forbesi*, sous-zones à *Deshayesites kiliani* et *Deshayesites callidiscus* (=Zone et Sous-zone à Forbesi, ce travail) du Lower Greensand.

Deshayesites deshayesi (d'Obigny, 1841)

Synonymie

1841. *Ammonites deshayesi* Leymerie ; d'Orbigny, pl. 85, fig. 1-4.
non 1842. *Ammonites deshayesi* sp. nov. ; Leymerie, pl. 17, fig. 17a, b.
1963. *Deshayesites callidiscus* var. *annelidus* var. nov. ; Casey, pl. XLVIII, fig. 2a, b ; text. fig. 114b, 115.
1963. *Deshayesites planus* sp. nov. ; Casey, pl. LVII, fig. 5 ; text. fig. 112a, b, e.
1963. *Deshayesites planus* var. *pyritosus* var. nov. ; Casey, pl. LVII, fig. 6a, b ; text. fig. 112c, d.
1963. *Deshayesites mirabilis* sp. nov. ; Casey, pl. LVII, fig. 1.
? 1998. *Deshayesites consobrinoides* (Sinsow, 1898) ; Casey et al., p. 516
1996. *Deshayesites deshayesi* (D'ORBIGNY, 1841) ; Wright, Callomon & Howarth, fig. 211, 1a-c.
v 2006. *Deshayesites deshayesi* (D'ORBIGNY, 1841) ; Gauthier, pl. 30, fig. 4a-c, 5a, b, text. fig. 57.

Lectotype : spécimen n°LPMP-B46134 (collection d'Orbigny n°5579 C-1), provenant des Argiles à Plicatules de Bailly-aux-Forges (Haute-Marne, France), conservé dans les collections du Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), désigné par Casey (1961a, p. 593), figuré par Casey, 1963, text-fig. 106j-m, p. 300 ; Gauthier, 2006, pl. 30, fig. 4a-c.

Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A court (1,5 tours) et une ligne de suture relativement plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Bande siphonale lisse jusqu'à un diamètre moyen inférieur ou égal à 12 mm, suivie au cours de l'ontogenèse par une zone ventrale arrondie avec des côtes qui la traversent sans atténuation. Ces caractères peuvent être masqués chez les spécimens sub-lisses (variabilité de type 2).

Discussion : l'*Ammonites deshayesi* a été introduite par Leymerie (1842, p. 15), mais son travail est paru après celui de d'Orbigny qui lui en reconnaît pourtant la paternité (1841, p. 288). Cependant, les deux auteurs avaient une conception différente de cette espèce : contrairement à d'Orbigny, Leymerie n'a fait aucunement mention d'une bande siphonale lisse chez *Ammonites deshayesi* (Leymerie, 1842, p. 15, fig. 17a, b), et son spécimen pourrait être plus ancien que celui de d'Orbigny (et donc appartenir à une espèce différente). Dans ce contexte, c'est la conception de d'Orbigny (1841) qui a priorité pour définir *Deshayesites deshayesi*.

Dans le Lower Greensand, les Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites annelidus* appartiennent à une seule paléoespèce dont la caractéristique principale est la présence d'une bande siphonale totalement lisse jusqu'à un diamètre inférieur à 14 mm. Ce caractère discret n'a été initialement observé par Casey (1963) que chez le taxon *D. planus* (dont le type atteint *D*=33 mm), et ce n'est que bien plus tard que Casey et al. (1998) ont observé la même ontogenèse chez *D. callidiscus* var. *annelidus* des Upper Lobster Beds Member. C'est cette observation qui a incité ces auteurs à considérer *D. callidiscus* var. *annelidus* comme une espèce à part entière (*D. annelidus*), et à proposer la sous-zone à *Deshayesites annelidus* pour les Upper Lobster Beds Member. On a vu plus haut que ce caractère discriminant est aussi présent dans la série-type des *D. deshayesi* des Argiles à Plicatules. L'acceptation de cette

espèce (dont le lectotype provient des Argiles à Plicatules du Bassin de Paris) est très variable d'un auteur à l'autre. Selon les données de la littérature, le diamètre maximal de disparition de la bande siphonale lisse peut varier de 10-12 mm à 20 mm. Cela pose problème puisque une telle variation rend compte de la présence d'au moins deux paléoespèces différentes (ce travail). Ces importantes différences d'observation, d'un auteur à l'autre, sont probablement en partie dues au mode plus ou moins progressif de disparition de la bande siphonale lisse (cf. supra), mais ce problème a été résolu récemment par Bersac & Bert (2012) qui ont obtenu une valeure moyenne de *D*=12 mm pour la bande siphonale lisse des *Deshayesites* des Argiles à Plicatule. Or, les « *D. deshayesi* » identifiés par Casey (1963) dans le Lower Greensand (sous-zone à *Cheloniceras parinodum* de Casey) montrent une interruption de la bande siphonale lisse plus importante à *D*=15-18 mm et ne correspondent pas à la même espèce. Ainsi, *D. deshayesi* s. str. est un synonyme majeur de *D. annelidus*, et les « *D. deshayesi* » *sensu* Casey doivent être renommés (cf. infra – *D. multicostatus*).

Répartition stratigraphique : zone à *Deshayesites forbesi*, sous-zone à *Deshayesites annelidus* du Lower Greensand (=Zone à Deshayesi, Sous-zone à Deshayesi, ce travail).

Deshayesites multicostatus (Swinnerton, 1935)

Synonymie

1930. *Deshayesites consobrinus* var. *involuta* var. nov. ; Spath, p. 432.
1935. *Deshayesites multicostatus* sp. nov. ; Swinnerton, pl. I, fig. 1a-c.
1963. *Deshayesites deshayesi* (d'Orbigny, 1841) ; Casey, pl. XLIII, fig. 3 ; pl. XLVII, fig. 9a, b ; pl. LI, fig. 6 ; text. fig. 104a-e, 106c, e-g, 110b.
1963. *Deshayesites deshayesi* var. *strigosus* var. nov. ; Casey, pl. LI, fig. 8 ; text. fig. 104g, 106h.
1963. *Deshayesites consobrinoides* (Sinzow, 1898) ; Casey, pl. XLIV, fig. 5, 6 ; pl. LVII, fig. 2.
1963. *Deshayesites multicostatus* Swinnerton, 1935 ; Casey, pl. XLII, fig. 5a, b, 6 ; text. fig. 116b.
1963 .*Deshayesites involutus* Spath, 1930 ; Casey, pl. XLV, fig. 1a-c, 4a, b ; text. fig. 107.
1963. *Deshayesites involutus* var. *hytensis* var. nov. ; Casey, pl. XLV, fig. 2, 3a, b ; pl. LVII, fig. 3a, b ; text. fig. 116c.
1980. *Deshayesites latilobatus* (Sinzow, 1909) ; Casey, text. fig. 253.

Holotype : spécimen n°BM C36366 (collection Swinnerton), provenant Sutterby marls (phosphate band) (cf. Casey, 1963, p. 304), figuré par Casey, 1963, text. fig. 106j-m, p. 300 ; Gauthier, 2006, pl. 30, fig. 4a-c.

Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2), avec un stade A court (1,5 tours) et une ligne de suture relativement plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Bande siphonale lisse jusqu'à un diamètre moyen compris entre 15 et 20 mm, suivie au cours de l'ontogenèse par un ventre arrondi traversé par des côtes non atténuées. Ces caractères peuvent être masqués chez les individus sub-lisses (variabilité de type 2).

Discussion : plusieurs spécimens de la sous-zone à *Cheloniceras parinodum* (=Sous-zone à Multicostatus, ce travail) sont caractérisés par une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=15 mm. Casey (1963, p. 302) les a attribué à *D. consobrinoides*. Casey et al. (1998) signalent aussi la présence de ce taxon au sommet de la sous-zone à *Deshayesites annelidus*. Mais d'une part ces auteurs ne désignent, ne décrivent ou ne figurent aucun *D. consobrinoides* du Lower

Greensand, et d'autre part le lectotype de cette espèce désigné par Casey (1963, p. 302), et qui provient de Saratow (Russie), n'est pas interprétable selon les critères d'identification spécifique retenus ici en raison de l'absence de ses tours internes. Pour ces raisons, *D. consobrinoides* ne devrait pas être utilisé au détriment de *D. multicostatus*. Ce dernier taxon est en effet celui dont on connaît avec précision la longueur de la bande siphonale lisse dans le Lower Greensand le plus ancien décrit, devrait avoir priorité sur tous les autres spécimens de la sous-zone à *Cheloniceras parinodum* (=Sous-zone à Multicostatus, ce travail). La confusion de cet échantillon avec *D. deshayesi* (en réalité plus ancien) par Casey a été abordée pour l'espèce précédente.
Parmi les différents taxons utilisés par Casey pour décrire la diversité morphologique des Deshayesitidae de la sous-zone à *C. parinodum*, *D. consobrinoides* représente la morphologie robuste, *D. multicostatus* la morphologie gracile et « *D. deshayesi* » la morphologie intermédiaire. *D. latilobatus* et *D. involutus* sont des formes macroconques.
Répartition stratigraphique : zone à *Deshayesites deshayesi*, sous-zone à *Cheloniceras parinodum* (=Zone à Deshayesi, Sous-zone à Multicostatus, ce travail) du Lower Greensand.

Deshayesites grandis Spath, 1930

Synonymie

1930. *Deshayesites grandis* sp. nov. ; Spath, pl. XVII, fig. 2a, b.
1930. *Deshayesites vectensis* sp. nov. ; Spath, pl. XVI, fig. 5a, b.
1963. *Deshayesites geniculatus* sp. nov. ; Casey, pl. XLVI, fig. 5a, b ; pl. LI, fig. 9a, b.
1963. *Deshayesites vectensis* SPATH, 1930 ; Casey, pl. XLVI, fig. 6a, b, 7.
1963. *Deshayesites grandis* SPATH, 1930 ; Casey, pl. XLIII, fig. 1a, b ; pl. XLIV, fig. 1-3 ; pl. LI, fig. 7a, b, text. fig. 110c.
1963. *Deshayesites grandis* var. *lacertosus* var. nov. ; Casey, pl. XLII, fig. 2 ; pl. XLIV, fig. 4 ; pl. LVII, fig. 4.
1963. *Deshayesites wilthshirei* sp. nov. ; Casey, pl. XLIII, fig. 4a, b ; pl. XLVI, fig. 8a, b, 9a, b ; pl. LI, fig. 10.

Holotype : spécimen n°GSM Geol. Soc. Col. 2300, collection F. W. Simms, *« said to be from Lower Greensand of Hyte (Kent, England), but evidently from Scaphites Beds Member (Group V), Atherfield (Isle of Wight, England) »* [Casey, 1963, p. 308], conservé dans les collections du British Geological Survey (Nottingham, Angleterre), figuré par Spath, 1930, pl. XVII, fig. 2a, b ; Casey, 1963, p. 1a, b.
Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Deshayesites* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2). Ligne de suture relativement plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Bande siphonale lisse jusqu'à un diamètre moyen compris entre 20 mm et 25 mm suivie par une région ventrale du phragmocône subtabulée sans atténuation des côtes, jusqu'à un diamètre d'environ 100 mm. Au delà, la région ventrale est arrondie et traversée par des côtes non atténuées. Ces caractères peuvent être masqués chez les individus sub-lisses (variabilité de type 2).
Discussion : l'étude paléontologique a montré que tous les Deshayesitidae de la sous-zone à *Deshayesites grandis* du Lower Greensand appartiennent à une seule paléoespèce. *Deshayesites grandis* et *D. vectensis* sont deux taxons introduits dans le même travail par Spath (1930), et ils sont donc prioritaires sur tous les autres taxons et variétés synonymes de Casey (1963). Par souci de stabilité nomenclaturale, il est préférable d'utiliser le taxon *D. grandis*, qui a été beaucoup plus utilisé par les auteurs et qui sert d'indice biostratigraphique, plutôt que son synonyme *D. vectensis*.

D. vectensis et *D. geniculatus* sont des formes robustes microconques, *D. grandis* et *D. grandis* var. *lacertosus* représentent la morphologie macroconque gracile à intermédiaire et à ornementation plus ou moins atténuée selon les individus.
Répartition stratigraphique : zone à *Deshayesites deshayesi*, sous-zone à *Deshayesites grandis* du Lower Greensand (=Zone Deshayesi, Sous-zone à Grandis, ce travail).

Genre *Dufrenoyia* Kilian & Reboul, 1915
Espèce-type : *Ammonites furcatus* Sowerby, 1836 in Fitton, 1836, pl. XIV, fig. 17

Synonymie

1915. *Dufrenoyia* subgen. nov. ; Kilian & Reboul, 1915, p. 34.
1923. *Stenhoplites* gen. nov. ; Spath, p. 147.
? 1949. *Burckhardtites* gen. nov. ; Humphrey, p. 130.

Diagnose émendée : genre dimorphe, avec une variabilité intraspécifique considérable. Coquille discoïde, de taille adulte petite à grande (microconques : 35<*D*<70 mm environ ; macroconques : 200<*D*<420 mm environ), croissance en hauteur de tour modérée à élevée, section de tour ovalaire à subrectangulaire. Au-delà des tours post embryonnaires, l'ontogenèse passe par deux ou trois stades (suivant les dimorphes) dont la transition peut être plus ou moins brutale : (1) stade C « à costulation fine » à côtes flexueuses, denses, fines, avec une alternance plus ou moins régulière des côtes secondaires et primaires ; côtes secondaires en général plus nombreuses qui naissent à des hauteurs variables sur les flancs ; présence éventuelle d'épaississements costaux tuberculiformes péri-ombilicaux. (2) Stade D « à costulation épaisse » à côtes moins flexueuses, plus épaisses et moins denses ; alternance assez régulière entre côtes secondaires et côtes primaires, absence d'épaississements costaux tuberculiformes péri-ombilicaux. Et (3) stade adulte E à côtes droites, simples, épaisses, présent uniquement chez les macroconques. Ontogenèse de la région ventrale : (1) bande siphonale lisse seule, puis (2) bande siphonale lisse avec tubercules latéro-ombilicaux, (3) tubercules latéro-ombilicaux seuls, (4) région ventrale subtabulée, (5) région ventrale bombée et traversée par des côtes sans perte de relief. L'évolution du genre au cours du temps est caractérisée par une extension centrifuge de cette séquence, associée à une apparition de plus en plus précoce des tubercules latéro-ventraux. Ralentissement de la croissance en hauteur de tour sur la chambre d'habitation adulte des macroconques et des microconques. Ligne de suture de formule $E_2L_3U_3I_2$ avec L>E>I>U.
Variabilité : la variabilité morphologique intraspécifique est déterminée pour chaque paléoespèce par deux types distincts et indépendants et qui concernent :

- (1) Covariation entre les paramètres morphologiques et l'ornementation de la coquille (variabilité de type 1) qui correspond à la Première Loi de Westermann, et qui s'exprime entre deux morphologies extrêmes : une à coquille involute, section des tours étroite et ornementation gracile, et l'autre plus évolute, section plus épaisse et ornementation plus robuste. Cette variabilité morphologique peut aussi être induite indirectement par la durée respective (hétérochronies) des stades C « à costulation fine » et D « à costulation épaisse ».
- (2) L'ornementation qui apparaît plus ou moins atténuée sur le phragmocône de certains individus (variabilité de type 2, ce travail), et qui implique une forte variabilité entre les formes à ornementation non atténuée et les formes à ornementation atténuée sur le phragmocône. La zone ventrale sur le phragmocône peut être entièrement affectée par l'atténuation secondaire de l'ornementation, ce qui peut masquer dans certains cas les caractères ornementaux évolutifs de la bande siphonale.

La ligne de suture est moins découpée chez les formes plus anciennes et sa variabilité pourrait être liée à l'expression de la deuxième Loi de Covariation de Westermann.

Discussion : le genre *Dufrenoyia* a été introduit par Burckhardt, mais ses travaux ont été publiés tardivement (1925, p. 17). Kilian & Reboul sont les premiers à utiliser ce taxon, en tant que sous-genre de *Parahoplites* Anthula, 1899, dès 1915 (p. 34), et en sont par conséquent considérés comme les inventeurs. Spath (1923, p. 147) a attribué « *Neocomites* » *furcatus* (=*Dufrenoyia furcata*) au genre *Stenhoplites* Spath, 1923 pour bien différencier cette espèce de l'*Ammonites dufrenoyi* (=*Dufrenoyia dufrenoyi*). Toutefois, considérant leur identité, Spath (1929, p. 270), propose lui-même d'abandonner le taxon *Stenhoplites*. Burckhardt a été le premier auteur à utiliser *Dufrenoyia* en tant que genre à part entière (1925, p. 17).

Le taxon *Burckhardtites* est caractérisé par une croissance en hauteur de tour élevée, une section étroite, une ornementation dense et fine, une région ventrale nettement aplatie, et des tubercules latéro-ventraux très peu exprimés (Bogadanova & Michailova, 2004, p. 221). *Burckhardtites* a été signalé au Mexique et au Turkmenistan et il est toujours associé au genre *Dufrenoyia*. Dans le Lower Greensand, il apparaît que certains Deshayesitidae graciles de la zone à *Tropaeum bowerbanki* (*Dufrenoyia discoidalis* et *Dufrenoyia truncata*) présentent des caractères proches de ceux du genre *Burckhardtites*. La révision de *Burckhardtites* pourrait aboutir sur sa mise en synonymie avec le genre *Dufrenoyia*, dont il pourrait représenter la morphologie gracile (variabilité de type 1, ce travail), de la même manière que le genre typologique *Paradeshayesites* représente la morphologie gracile de *Deshayesites*.

Le genre Aptien-Albien inférieur *Neodeshayesites* Casey, 1963, a été tout d'abord classé dans la famille des Deshayesitidae (Casey, 1963 ; Bogdanova & Michailova, 2004 ; Bogdanova & Hoedemaeker, 2004). Il est à présent considéré comme un représentant des Acanthoplitinae (Robert & Bulot, 2005).

Dans le Lower Greensand, les tours post embryonnaires des *Dufrenoyia* sont inconnus. L'apparition de tubercules latéro-ventraux dans les tours internes des Deshayesitidae représente la dernière des trois innovations précoces du groupe, et elle évolue comme les précédentes de manière néoténique. Compte tenu des caractéristiques évolutives de cette famille d'ammonites, une séparation au niveau du groupe-genre pour marquer cette innovation apparaît au final aussi artificielle qui si elle avait été proposée pour l'apparition des deux premières innovations précoces du genre *Deshayesites* (bande siphonale lisse et région ventrale subtabulée). Ces innovations entrent dans la continuité évolutive du groupe, et la distinction entre *Deshayesites* et *Dufrenoyia* n'est pas nécessaire sur le plan paléontologique. Ainsi, le genre *Dufrenoyia* ne conserve sa légitimité que pour des raisons strictement d'usages et de stabilité nomenclaturale.

Répartition stratigraphique : dans le Lower Greensand, le genre *Dufrenoyia*, tel que conçu dans ce travail, est présent dans toute la zone à *Tropaeum bowerbanki* (=Zone à Furcata, ce travail).

Dufrenoyia furcata (Sowerby, 1836)

Synonymie

1836. *Ammonites furcatus* Sowerby ; Fitton, pl. XIV, fig. 17
1930. *Deshayesites* aff. *grandis* sp. nov. ; Spath, pl. XVII, fig. 1
1930. *Dufrenoyia truncata* sp. nov. ; Spath, pl. XVI, fig. 4b, c
1961. *Dufrenoyia transitoria* sp. nov. ; Casey, pl. 83, fig. 3a, b
1963. *Dufrenoyia furcata* (Sowerby, 1836) ; Casey, pl. LXII, fig. 2, 3 ; pl. LXIII, fig. 1 ; pl. LXV, fig. 1a, b ; text. fig. 135, 136

1963. *Dufrenoyia lurensis* (Kilian, 1888) ; Casey, pl. LXIV, fig. 3a, b ; text. fig. 138, 139, 140a

1963. *Dufrenoyia notha* sp. nov. ; Casey, pl. LXIV, fig. 5a, b ; text. fig. 140j

1963. *Dufrenoyia scalata* sp. nov. ; Casey, pl. LXIII, fig. 6a, b ; pl. LXVI, fig. 1a, b

1963. *Dufrenoyia transitoria* Casey, 1961 ; Casey, pl. LXV, fig. 6 ; pl. LXVI, fig. 2-3 ; text. fig. 140b, 141, 142

1963. *Dufrenoyia transitoria* var. *inflata* var. nov. ; Casey, pl. LXIV, fig. 6a, b ; text. fig. 140c, 143

1963. *Dufrenoyia truncata* Spath, 1930 ; Casey, pl. LXII, fig. 1a, b ; pl. LXII, fig. 4, 7a, b ; text. fig. 140f

1963. *Dufrenoyia discoidalis* sp. nov. ; Casey, pl. LXVI, fig. 7-8 ; text. fig. 140g

1963. *Dufrenoyia formosa* sp. nov. ; Casey, pl. LXIII, fig. 3 ; pl. LXV, fig. 3 ; pl. LXVI, fig. 4, 5a, b ; text. fig. 140h

1963. *Dufrenoyia formosa* var. *insculpta* var. nov. ; Casey, pl. LXV, fig. 2a, b ; pl. LXVI, fig. 9a, b ; text. fig. 140e

1963. *Dufrenoyia mackesoni* sp. nov. ; Casey, pl. LXII, fig. 4a, b ; pl. LXIII, fig. 5a, b ; pl. LXV, fig. 4a,b ; text. fig. 140d, 144

1980. *Dufrenoyia notha* Casey, 1963 ; Casey, pl. CXI, fig. 4a, b

1980. *Dufrenoyia transitoria* Casey, 1961 ; Casey, text. fig. 254

2005. *Dufrenoyia furcata* (Sowerby, 1836) ; Dutour, 2005, pl. 29, fig. 10-16

2005. *Dufrenoyia praedufrenoyi* Casey, 1963 ; Dutour, 2005, pl. 30, fig. 1-15

Holotype : spécimen n°GSM Geol. Soc. Col. 2290 collection W. H. Fitton, provenant des Hythe Beds, Hythe, Kent, Angleterre, conservé dans les collections du British Geological Survey (Nottingham, Angleterre), figuré par Fitton (1836, pl. XIV, fig. 17) et Casey (1963, pl. LXII, fig. 2a, b).

Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Dufrenoyia* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2). Ligne de suture plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Les tubercules latéro-ventraux apparaissent à *D*=7 mm ou plus et disparaissent avant *D*=70 mm. Bande siphonale lisse jusqu'à *D*=25-35 mm. Disparition des tubercules latéro-ventraux à un diamètre moyen inférieur à 70 mm.

Discussion : dans le Lower Greensand, tous les Deshayesitidae de la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* (=Sous-zone à Furcata, ce travail) appartiennent à une seule paléoespèce qui est caractérisée par l'acquisition de tubercules latéro-ventraux dans les tours internes. Le spécimen type de *Dufrenoyia furcata* provient du secteur paléogéographique étudié dans ce travail. Bien que sa position stratigraphique ne soit pas connue avec précision, il présente clairement les mêmes caractères morphologiques (diamètre de disparition de la bande siphonale lisse et des tubercules latéro-ventraux), ce qui, au vu de l'évolution du groupe, permet de supposer de manière assez fiable qu'il provient de la sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* (=Sous-zone à Furcata, ce travail). Ainsi, par principe d'antériorité, la paléoespèce de cette sous-zone devient *D. furcata*.

Dutour (2005) a étudié un échantillon de *Dufrenoyia* pyriteux du Sud-Est de la France qu'il a attribué à *Dufrenoyia furcata*. Les spécimens de cet échantillon montrent une bande siphonale lisse jusqu'à un diamètre bien inférieur à *D*=35 mm (Dutour, 2005, p. 194, pl. 30, fig. 2d, 3d, 5c, 5f, 7b, 14d, 15d), et leurs tubercules latéro-ventraux apparaissent à *D*=10-14 mm. La petite taille de ces spécimens ne permet pas de connaître leur diamètre de disparition. Avec une bande siphonale lisse inférieure à *D*=35 mm, ces échantillons sont bien conspécifiques avec les *Dufrenoyia furcata* anglaises. Dutour décrit aussi un échantillon qu'il attribue à *Dufrenoyia praedufrenoyi* (Dutour, 2005, p. 196, pl. 30, fig. 1-15) et qui succède à « ses »

Dufrenoyia furcata dans la stratigraphie. Ces spécimens montrent une bande siphonale lisse interrompue plus ou moins brusquement à un diamètre inférieur à 35 mm, et des tubercules qui apparaissent vers *D*=7 mm. *Dufrenoyia praedufrenoyi* est un taxon initialement décrit dans le Lower Greensand à la base de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* et qui présente une bande siphonale lisse jusqu'à *D*=40-50 mm (Casey, 1963, p. 394). Ainsi, il apparaît que les « *Dufrenoyia praedufrenoyi* » de Dutour ne sont pas conspécifiques des *Dufrenoyia praedufrenoyi* anglais [=*Dufrenoyia dufrenoyi*, ce travail], mais sont probablement des représentants tardifs de *Dufrenoyia furcata*. Dans le Sud-Est de la France, il est possible d'observer le diamètre d'apparition des tubercules latéro-ventraux au-delà de 7 mm chez les *D. furcata*, ce qui n'est pas possible dans Sud de l'Angleterre au vu de l'état de conservation des spécimens.
Répartition stratigraphique : zone à *Tropaeum bowerbanki* (=Zone à Furcata, ce travail), sous-zone à *Dufrenoyia transitoria* (=Sous-zone à Furcata, ce travail) du Lower Greensand.

Dufrenoyia dufrenoyi (d'Orbigny, 1841)

Synonymie

1841. *Ammonites dufrenoyi* sp. nov. ; d'Orbigny, pl. 33, fig. 4-6
1888. *Hoplites furcatus* var. *lurensis* var. nov. ; Kilian, 1888a, p. 269
1888. *Hoplites lurensis* Kilian, 1888 ; Kilian 1888b, pl. XX, fig. 2a, b
1930. *Dufrenoyia lurensis* (Kilian, 1888) ; Spath, pl. XV, fig. 4
1963. *Dufrenoyia lurensis* (Kilian, 1888) ; Casey, pl. LXIII, fig. 2 ; pl. LXIV, fig. 4, text. fig. 137
1963. *Dufrenoyia praedufrenoyi* sp. nov. ; Casey, pl. LXIV, fig. 1 ; pl. LXV, fig. 5 ; pl. LXVI, fig. 6a,b ; text. fig. 140i
1963. *Dufrenoyia notha* sp. nov. ; Casey, pl. LXIII, fig. 8a, b
1963. *Dufrenoyia scalata* sp. nov. ; Casey, pl. LXIII, fig. 6a, b ; pl. LXVI, fig. 1a, b
1980. *Dufrenoyia scalata* Casey, 1963 ; Casey, pl. CXII, fig. 6a, b
2005. *Dufrenoyia dufrenoyi* (d'Orbigny, 1841) ; Dutour, 2005, pl. 31, fig. 1-15

Néotype : spécimen n°FSL 584228, collection Dutour & Atrops, provenant de la Tuilière (TU XIV 1 sup), France, zone à *D. furcata*, sous-zone à *D. dufrenoyi*, horizon à *D. dufrenoyi*, conservé dans les collections du laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Lyon, France. Désigné et figuré par Dutour (2005, p. 202, pl. 31, fig. 1a-d).
Diagnose émendée : paléoespèce qui présente les caractères généraux du genre *Dufrenoyia* (forme de la coquille, ornementation, dimorphisme et variabilité intraspécifique de type 1 et 2). Ligne de suture plus découpée que celle de *Deshayesites fissicostatus*. Les tubercules latéro-ventraux apparaissent à partir d'environ *D*=7 mm de diamètre, et ils disparaissent à plus de *D*=70mm. Bande siphonale lisse jusqu'à *D*=35 mm.
Discussion : dans le Lower Greensand, tous les Deshayesitidae de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* (=Sous-zone à Dufrenoyi, ce travail) appartiennent à une seule paléoespèce, *Dufrenoyia dufrenoyi*, qui diffère de *Dufrenoyia furcata* par une disparition encore plus tardive de la bande siphonale lisse et des tubercules latéro-ventraux.
Dufrenoyia dufrenoyi est une espèce des « *marnes supérieures grises du terrain néocomien des environs de Gargas* » (Sud-Est de la France) [d'Orbigny, 1841, p. 200]. Bogdanova & Michailova (2004, p. 219) ont désigné la figuration originale de l'espèce comme lectotype, mais malheureusement, aucun spécimen de la collection d'Orbigny attribué à ce taxon n'a pu être retrouvé (Delanoy *in* Gauthier, 2006, p. 75). Sa description originale (d'Orbigny, 1841, p. 200, pl. 33, fig. 4-6) est basée sur un spécimen de seulement 44 mm de diamètre sur lequel il n'est pas possible de déterminer le diamètre de disparition de la bande siphonale lisse. La

figuration originale de *D. dufrenoyi* apparaît donc comme inutilisable selon les critères de détermination basés sur les modalités évolutives des Deshayesitidae proposés dans le présent travail. Mais, grâce aux autres caractères évolutifs du genre *Dufrenoyia* mis en évidence dans le Sud-Est de la France, et impossible à reconnaître dans le Lower Greensand pour des raisons de conservation (cf. supra, Chapitre D.7.4.3.), Dutour (2005, p. 201) reconnaît un âge au sommet de la zone à *Dufrenoya furcata* pour le type de *D. dufrenoyi*. L'utilisation de ces critères (apparition des tubercules péri-ventraux et claviformes) lui permet de désigner un néotype précisément daté, et d'émender la diagnose de *Dufrenoyia dufrenoyi*. Ce néotype pyriteux ne mesure que 32,8 mm de diamètre et montre une bande siphonale lisse sur la totalité de la partie préservée de sa coquille, ce qui ne permet toujours pas de connaître son diamètre de disparition (Dutour, 2005, p. 202, pl. 31, fig. 1a-d), mais Dutour figure également deux autres spécimens contemporains de plus grande taille (Dutour, 2005, p. 202, pl. 31, fig. 14,15). Ces derniers montrent clairement la disparition de la bande siphonale lisse vers 40 mm de diamètre environ, comme on l'observe chez les Deshayesitidae de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* du Lower Greensand (=Sous-zone à Dufrenoyi, ce travail) qui appartiennent donc à la même espèce : *Dufrenoyia dufrenoyi*.
L'holotype de *Dufrenoyia lurensis* montre lui aussi une bande siphonale lisse qui persiste au delà de 40 mm de diamètre (Casey, 1963, text-fig. 137). Suivant les critères de déterminations utilisés ici, ce taxon est par conséquent un synonyme plus récent de *Dufrenoyia dufrenoyi* dont il représente la morphologie robuste (comme l'avait déjà souligné Dutour, 2005, p. 201).
Dufrenoyia praedufrenoyi, dont la bande siphonale lisse se termine vers 40-50 mm de diamètre (Casey, 1963, p. 394), est lui aussi un synonyme mineur de *Dufrenoyia dufrenoyi*.
Répartition biostratigraphique : zone à *Tropaeum bowerbanki* (=Zone à Furcata, ce travail), sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi* (=Sous-zone à Dufrenoyi, ce travail) du Lower Greensand.

9. Conséquences biostratigraphiques (Fig. 189, 205)

Malgré les travaux de Casey (1963) et la large répartition géographique des individus avec une bande siphonale lisse dans les tours internes, la présence et la durée de ce caractère n'ont été que très rarement utilisées comme outil à valeur biostratigraphique. En revanche, la présence du stade à tubercules latéro-ventraux dans les tours internes, caractéristique des genres *Dufrenoyia* et *Burkhardtites*, est largement utilisée dans ce but. Ainsi le genre cosmopolite *Dufrenoyia* sert dans le cadre de corrélations biostratigraphiques parfois à très grande distance (e.g. Bogdanova & Hoedemaeker, 2004 ; Bogdanova & Michailova, 2004 ; Gibling et al., 1994), et son apparition marque très précisément la base de la zone à *Dufrenoyia furcata* / *Tropaeum bowerbanki*. Le diamètre de disparition du stade à tubercules latéro-ventraux n'a été en revanche utilisé sur le plan biostratigraphique que par Casey (1963) et surtout Dutour (2005). Enfin, le stade à ornementation émoussée sur la région ventrale a été observé chez certains spécimens de la zone à *Deshayesites forbesi* du Lower Greensand. Ce caractère semble précéder l'apparition du stade à bande siphonale lisse, mais malgré son intérêt biostratigraphique potentiel, ce caractère n'a été que rarement étudié dans la littérature (Mikhailova & Baraboshkin, 2009, p. 31).
La réinterprétation taxinomique des Deshayesitidae du Lower Greensand Deshayesitidae permet de proposer une bio(chrono)zonation de l'Aptien inférieur basée sur cette famille uniquement pour les raisons suivantes : (1) certains des taxons utilisés par Casey (1961a) et Casey et al. (1998) comme indices zonaux, sont soit des synonymes d'autres espèces, soit ininterprétables par rapport aux critères du présent travail, (2) chacune des paléoespèces de Deshayesitidae reconnues présente un intérêt biostratigraphique potentiel en fonction de l'évolution de leurs caractères au cours du temps, et (3) l'utilisation d'une biozonation

homophylétique simplifie et harmonise la biostratigraphique de l'Aptien inférieur. Les coupes de références sont toutes dans le Lower Greensand de l'Ile de Wight (cf. Casey et al., 1998).

9.1. Révision du schéma zonal par ammonites pour l'Aptien inférieur du Lower Greensand (Fig. 189)

9.1.1. Zone à Fissicostatus

Auteur : Casey (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites fissicostatus* tel que redéfini dans ce travail.
Statut : la Zone à Fissicostatus de Casey (1961a) est maintenue sans modification de ses limites et de son espèce indice. Cette zone est reconnue dans le Sud de l'Angleterre (Casey, 1961a, 1963 ; Casey et al., 1998) et le Nord de l'Allemagne (Casey, 1963). Dans le Lower Greensand, elle n'inclut pas l'extrême base de l'Aptien, qui semble présente dans la formation sous-jacente du Wealdien.

9.1.1.1. Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus

Auteur : utilisée pour la première fois par Bersac & Bert (2012), mais Casey (1961a) a proposé la zone du même nom pour le Sud de l'Angleterre.
Espèce indice : *Deshayesites fissicostatus fissicostatus* tel que redéfini dans ce travail.
Statut : cette sous-zone (avec les mêmes limites) correspond à la sous-zone à *Prodeshayesites bodei* de Casey (1961a) dont le taxon indice est considéré dans ce travail comme synonyme mineur de *Deshayesites fissicostatus fissicostatus*. La Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus est présente sous la forme de niveaux remaniés en de nombreux secteurs du Sud de l'Angleterre (Casey, 1963, p. 358). Un assemblage faunique du Northern Lower Greensand, morphologiquement comparable à celui de la Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus est présent à l'état non remanié à Skegness, Lincolnshire, Angleterre (Fig. 191 ; Casey, 1963, p. 371 ; 1980, p. 656).

9.1.1.2. Sous-zone à Fissicostatus Obsoletus

Auteur : Casey (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites fissicostatus obsoletus* tel que redéfini dans ce travail.
Statut : cette sous-zone correspond à la sous-zone à *Prodeshayesites obsoletus* (avec les mêmes limites) de Casey (1961a). Dans le Southern Lower Greensand (Fig. 191), la base de la Zone à Fissicostatus est caractérisée par la présence de *D. fissicostatus* à ornementation bien exprimée [=*D. fissicostatus fissicostatus* qui détermine la Sous-zone à Fissicostatus Fissicostatus], alors que le sommet de cette zone est caractérisée par la présence de *D. fissicostatus* à ornementation très atténuée, voire sub-lisse (=*D. fissicostatus obsoletus* qui détermine la Sous-zone à Fissicostatus Obsoletus). Dans le Northern Lower Greensand, les formes sub-lisses de *D. fissicostatus* sont absentes et la Sous-zone à Fissicostatus Obsoletus ne peut y être mise en évidence dans l'état actuel des connaissances.

9.1.2. Zone à Forbesi

Auteur : Casey (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites forbesi* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : les limites de la Zone à Forbesi sont maintenues telles que définies par Casey (1961a). Cette zone débute avec l'apparition de *Deshayesites fittoni* (tel que redéfinie dans ce

travail), et se termine avec l'apparition de *Deshayesites deshayesi* (tel que redéfinie dans ce travail).

9.1.2.1. Sous-zone à Fittoni

Auteur : Casey (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites fittoni* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : les limites de la Sous-zone à Fittoni sont maintenues sans changement telles que les a définies Casey (1961a).
Assemblage faunique : les Roloboceratinae pourraient apparaître dans cette sous-zone avec le genre *Roloboceras*, sous la forme de rares spécimens (Casey, 1961a, p. 506 ; 1961b, p. 183).

9.1.2.2. Sous-zone à Forbesi

Auteur : utilisée pour la première fois par Bersac & Bert (2012), mais utilisée par Casey en tant que zone (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites forbesi*, tel que redéfini dans ce travail.
Statut : les taxons indices *Deshayesites kiliani* et *Deshayesites callidiscus* sont indiscernables entres eux et sont tout deux des synonymes mineurs de *Deshayesites forbesi*. En conséquence, il n'est plus possible de maintenir séparées les sous-zones à *Deshayesites kiliani* et *Deshayesites callidiscus* qui sont réunies en la Sous-zone à Forbesi. Cette sous-zone débute avec l'apparition de son espèce indice, et se termine avec l'apparition de *Deshayesites annelidus*.
Assemblage faunique : les Roloboceratinae sont présents avec certitude dès la base de cette sous-zone avec le genre *Roloboceras* qui perdure jusqu'à la base de la Sous-zone à Deshayesi sus jacente (Casey, 1961b ; Casey et al., 1998) (Fig. 205). En l'absence de l'espèce indice, le genre *Roloboceras* est un assez bon marqueur de la Sous-zone à Forbesi. A noter que les Roloboceratinae ont une importance stratigraphique de premier ordre pour l'Aptien inférieur (Moreno-Bedmar et al., 2009 ; Moreno-Bedmar et al., 2010), même s'ils ne sont connus que sur les plates-formes du domaine téthysien (Casey, 1961b ; Moreno-Bedmar et al., 2010 ; Ropolo et al., 2009b ; Rouchadzé, 1933) où ils semblent supplanter les Cheloniceratinae Hyatt, 1903. Les Aconeceratidae, connus dès l'Hauterivien supérieur (Riccardi et al., 1988, p. 123), apparaissent dans le Lower Greensand seulement dans la partie supérieure de la Sous-zone à Forbesi avec le genre *Aconeceras* Hyatt, 1903 (Casey, 1961b) (Fig. 205).

9.1.3. Zone à Deshayesi

Auteur : Jacob (1907).
Espèce indice : *Deshayesites deshayesi* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : Jacob (1907, p. 285), a introduit une zone à « *Ancyloceras Matheroni* et *Hopl. Deshayesi* » dans l'étage Bédoulien du Sud-est de la France. Les limites de cette zone ont par la suite fortement varié en fonction de la divergence d'opinion des auteurs quant à la conception de son espèce indice. Dans le Sud de l'Angleterre, Casey (1961a, 1963) a redéfini les limites de cette zone, mais la révision de son espèce indice montre qu'elle avait été alors confondue avec *D. annelidus*, ce qui nécessite une nouvelle définition. La zone débute avec l'apparition de son espèce indice, et se termine par l'apparition des premiers *Dufrenoyia*.

9.1.3.1. Sous-zone à Deshayesi

Auteurs : mentionnée pour la première fois par Bersac & Bert (2012) au rang de sous-zone, mais nom introduit pour la première fois par Jacob (1907, p. 285) au rang de zone.
Espèce indice : *Deshayesites deshayesi* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : la Sous-zone à *Deshayesi* remplace la sous-zone à *Deshayesites annelidus* de Casey et al. (1998) et elle débute avec l'apparition de son espèce indice.
Assemblage faunique : dès la base de cette sous-zone, le genre *Roloboceras* fait place au genre *Megatyloceras* (Roloboceratinae) [Casey et al., 1998, p. 516, 531] (Fig. 205). Ainsi, la présence de *Megatyloceras* peut être considéré comme un assez bon marqueur parallèle pour la Sous-zone à Deshayesi. Les Cheloniceratinae, jusqu'alors totalement absents du Lower Greensand, apparaissent eux aussi dans cette sous-zone sous la forme de rares représentants du genre *Cheloniceras* Hyatt, 1903 (Casey, 1961b ; Casey et al., 1998) (Fig. 205). Dans le Lower Greensand, plusieurs autres groupes d'ammonites apparaissent discrètement dans la Sous-zone à Deshayesi : *Lythancylus* Casey, 1960, *Pseudosaynella* Spath, 1923 et *Sinzovia* Sasonova, 1958 (Casey et al., 1998, p. 516). Le genre *Toxoceratoides* Spath, 1924, par ailleurs connu dès le Barrémien supérieur (Bert, 2009, p. 152), apparaît dans le Lower Greensand dans la partie supérieure de la Zone à Forbesi – base de la Zone Deshayesi sans qu'il soit possible de le définir très précisément pour le moment (Casey, 1960, p. 84).

9.1.3.2. Sous-zone à Multicostatus

Auteur : Bersac & Bert (2012).
Espèce indice : *Deshayesites multicostatus*.
Statut : la Sous-zone à Multicostatus remplace la sous-zone à *Cheloniceras parinodum* de Casey (1961a), dont elle garde les mêmes limites dans le Lower Greensand de l'Ile de Wight.
Assemblage faunique : les Roloboceratinae disparaissent dans cette sous-zone et cèdent la place aux Cheloniceratinae qui deviennent abondants (Casey et al., 1998) (Fig. 205) avec les espèces typologiques *Cheloniceras parinodum* Casey, 1961 et *Cheloniceras cornuelianum* (d'Orbigny, 1841) [Casey, 1961a, 1961b].

9.1.3.3. Sous-zone à Grandis

Auteur : Casey (1961a).
Espèce indice : *Deshayesites grandis* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : les limites de la Sous-zone à Grandis sont celles définies par Casey et al. (1998).
Assemblage faunique : dans le Lower Greensand, les Ancyloceratidae de grande taille à enroulement tripartite (*Proaustraliceras* Kakabadze, 1977 et *Epancyloceras* Spath, 1930) apparaissent au sommet de cette sous-zone (Casey et al., 1998, p. 519), alors que le genre *Lythancylus* disparaît (Casey, 1960). Chez les Cheloniceratinae, la morphologie « parinodum » disparaît, et la morphologie « cornuelianum », pour laquelle une multitude d'espèces typologiques a été introduite, devient prédominante (Casey, 1961b, 1962 ; Casey et al., 1998) (Fig. 205).

9.1.4. Zone à Furcata

Auteur : Jacob (1904).
Espèce indice : *Dufrenoyia furcata* tel que redéfinie dans ce travail.
Statut : Jacob a introduit (1904, p. 518) la zone à « *Ammonites furcatus* » pour délimiter *« les couches inférieures à l'Albien classique des auteurs français »* du Sud-Est de la France. Son équivalent pour le Lower Greensand est la zone à *Tropaeum bowerbanki* (Casey, 1961a ; Casey et al., 1998). Le choix d'utiliser à présent la Zone à Furcata dans Lower Greensand

permet d'établir une zonation homophylétique et d'utiliser une espèce indice bien plus courante que *T. bowerbanki* Sowerby, 1837 (Casey, 1959, 1963), tout en conservant les mêmes limites de zones. En effet, Casey lui-même (1961a, p. 496) considérait *D. furcata* comme *« equally characteristic »* à *T. bowerbanki* sur le plan biostratigraphique. La limite supérieure de la zone à *Dufrenoyia furcata* est définie par l'apparition du genre *Epicheloniceras* Casey, 1954.

9.1.4.1. Sous-zone à Furcata

Auteur : Dutour (2005, p. 271), pour le Sud-Est de la France dans sa thèse inédite, mais nom introduit en premier par Jacob (1904) en tant que zone (première introduction dans un travail publié en tant que sous-zone : Moreno-Bedmar et al., 2010, fig. 10, p. 10 et p. 14).
Espèce indice : *Dufrenoyia furcata* telle que définie dans ce travail.
Statut : Les limites de la Sous-zone à Furcata définies dans ce travail sont les mêmes que celles de la zone à *Dufrenoyia transitoria* utilisée par Casey (1961a), puis Casey et al. (1998), étant donné que *Dufrenoyia transitoria* est à présent considéré comme synonyme mineur de *D. furcata* (ce travail).
Assemblage faunique : dans la Sous-zone à Furcata, les *Cheloniceras* à morphologie « cornuelianum » demeurent prédominants, et les Ancyloceratidae des genres *Ammonitoceras* et *Tropaeum* semblent évoluer vers des formes criocônes. Tout au long de cette sous-zone, *Toxoceratoides* est progressivement supplanté par *Tonohamites* Spath, 1924 (Casey, 1960).

9.1.4.2. Sous-zone à Dufrenoyi

Auteur : Dutour (2005, p. 271), pour le Sud-Est de la France dans sa thèse inédite (première introduction dans un travail publié en tant que sous-zone : Moreno-Bedmar et al., 2010, fig. 10, p. 10 et p. 14).
Espèce indice : *Dufrenoyia dufrenoyi* telle que redéfinie dans le présent travail.
Statut : Dans le Sud de l'Angleterre, cette sous-zone est proposée en remplacement de la sous-zone à *Cheloniceras meyendorffi*. Le choix de *Dufrenoyia dufrenoyi* en tant qu'espèce indice permet de rester dans le cadre d'une zonation homophylétique pour l'Aptien inférieur basée sur les Deshayesitidae.
Assemblage faunique : dans cette sous-zone apparaît l'espèce typologique *Cheloniceras meyendorffi* (d'Orbigny, 1845) qui devient prédominante au détriment des *Cheloniceras* à morphologie « cornuelianum » (Fig. 205) ; cette morphologie « meyendorffi » annonce le genre *Epicheloniceras*. *Tonohamites* devient largement prédominant par rapport à *Toxoceratoides* (Casey, 1960).

9.2. Propositions pour la corrélation avec la zonation de référence (Fig. 189)

La zonation de référence du Crétacé inférieur (Reboulet et al., 2011) a été développée à partir de celle du Domaine Méditerranéen (Hoedemaeker & Reboulet, 2003). Elle a pour objectif de faciliter les corrélations biostratigraphiques et il est recommandé de l'utiliser autant que possible (Reboulet et al., 2009, p. 497). L'Aptien inférieur est divisé en quatre zones (Fig. 189) et cinq sous-zones. Dans le présent chapitre, la zonation de l'Aptien inférieur du Lower Greensand a été tentativement corrélée à la zonation de référence.

9.2.1. Zone à Oglanlensis

La Zone à Oglanlensis de la zonation de référence est habituellement corrélée avec la Zone à Fissicostatus du Lower Greensand (Bogdanova & Michailova, 2004, p. 193 ; Garcia-Mondejar et al., 2009). Or l'espèce indice *Deshayesites oglanlensis* Bogdanova, 1983 présente une ligne de suture a priori très découpée et une région ventrale dont la bande siphonale est lisse jusqu'à *D*=15 mm (Bogdanova, 1983, p. 136). L'holotype de *Deshayesites oglanlensis* provient de Oglanly (Bolshoi Balkhan, Turkmenistan) dans une formation représentée par une alternance de siltstones et de niveaux témoignant d'une sédimentation à haute énergie : niveaux oolitiques et/ou glauconieux à fossiles brisés, stratifications entrecroisées ou obliques, surfaces durcies (Bogdanova, 1983, p. 128, 129 ; Cecca et al., 1999). Deux autres taxons ont été décrits dans les mêmes niveaux : *Deshayesites weissiformis* Bogdanova, 1983, qui est aussi une forme gracile à ligne de suture très découpée et bande siphonale lisse dans les tours internes (jusqu'à *D*=20 mm), et *Deshayesites tuarkyricus* Bogdanova, 1983, qui présente globalement les mêmes caractères mais dont les tours internes de son spécimen-type sont inobservables (Bogdanova, 1983, p. 132, 134, pl. 1, fig. 1). En dehors du Turkmenistan, les *Deshayesites* attribuées au groupe de *Deshayesites oglanlensis*/*weissiformis*/*tuarkyricus* ont été identifiées à l'aide de critères typologiques qui relèvent de la variabilité intraspécifique et qu'on retrouve chez les *Deshayesites* d'âge différents (enroulement et ornementation sur les flancs), sans tenir compte des caractères à polarité stratigraphique (e.g. Delanoy, 1995, p. 74 ; Raisossadat, 2004, p. 123, 124 ; Ropolo et al., 2006, p. 15, 17). Si l'évolution des Deshayesitidae turkmènes s'effectue bien selon les mêmes patterns que ceux reconnus dans le Sud de l'Angleterre et des régions voisines, la présence d'une bande siphonale lisse dans les tours internes des *Deshayesites* du groupe *oglanlensis*/*weissiformis* implique un âge bien plus récent que la base de l'Aptien proposé par les auteurs. Ainsi, le positionnement stratigraphique de *D. oglanlensis* à la base de l'Aptien dans sa région-type pourrait être dû à l'existence de lacunes ou de condensation locales, souvent observées dans des conditions de sédimentation à haute énergie. Ainsi, les corrélations entre les zones à Oglanlensis et à Fissicostatus sont douteuses voire impossibles dans une telle situation.

9.2.1.1. Sous-zone à Luppovi

Lors de sa dernière réunion (Reboulet et al., 2011), l'*IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group*, a adopté pour la zonation de référence une nouvelle sous-zone au sommet de la Zone à Oglanlensis : la Sous-zone à Luppovi. *Deshayesites luppovi* Bogdanova, 1983 est une forme évolute à ornementation plutôt robuste, ligne de suture relativement découpée et région ventrale des tours internes non décrite (Bogdanova, 1983, p. 139). Selon les critères d'identification utilisés dans le présent travail, les données de la littérature concernant l'échantillon type de ce taxon sont insuffisantes pour lui attribuer un âge précis (Bogdanova, 1983, pl. III, fig. 1-6). Dans la littérature, les spécimens attribués à ce taxon sont le plus souvent seulement cités, sans description ou figuration. Dans les rares cas où ils sont décrits et figurés, les critères d'identification retenus relèvent de la variabilité intraspécifique (croissance en hauteur de tour, section, ornementation sur les flancs), et sont potentiellement observables chez des Deshayesitidae d'âge différent (e.g. Aguado et al., 1997 ; Garcia-Mondejar et al., 2009 ; Moreno-Bedmar et al., 2010 ; Ropolo et al., 2006 ; 2009a). Pour ces raisons, et dans l'attente de nouvelles données, il n'est pas possible de corréler précisément la Sous-zone à Luppovi avec l'échelle du Lower Greensand.

9.2.2. Zone à Forbesi

La Zone à Weissi a été abandonnée dans la zonation de référence au profit de la Zone à Forbesi lors de la dernière réunion de l'IUGS *Lower Cretaceous Ammonite Working Group, The Kilian Group* (Reboulet et al., 2011). Si les espèces indices sont interprétées sur la base des critères proposés dans le présent travail, la Zone à Forbesi du schéma zonal de référence est l'équivalent de la Zone à Forbesi du Lower Greensand.

9.2.2.1. Sous-zone à Hambrovi

La Sous-zone à Hambrovi, récemment adoptée pour la zonation de référence (Reboulet et al., 2011), diffère quelque peu de l'intervalle de répartition des Rolobocératinae observé dans le Lower Greensand. Cette sous-zone repose essentiellement sur les observations effectuées dans le Sud-Est de la France et la péninsule ibérique (domaine téthysien), où le genre *Roloboceras* semble toujours y côtoyer le genre *Megatyloceras* (Garcia-Mondejar et al., 2009 ; Moreno-Bedmar et al., 2009, 2010 ; Ropolo et al., 2008). La position stratigraphique de cette sous-zone a finalement été considérée comme synchrone au sommet de la Zone à Forbesi (et l'ex-Zone à Weissi) [Garcia-Mondejar et al., 2009, 2010 ; Moreno-Bedmar et al., 2009]. Dans le Lower Greensand, les Rolobocératinae apparaissent probablement dès la partie inférieure de la Zone à Forbesi (Sous-zone à Fittoni) avec le genre *Roloboceras*, qui est présent avec certitude de la base de la Sous-zone à Forbesi jusqu'à la partie inférieure de la Sous-zone à Deshayesi (ce travail). *Roloboceras* laisse ensuite la place à *Megatyloceras*, qui disparaît à la base de la Zone à Deshayesi (sommet de la Sous-zone à Deshayesi) [Casey, 1961a ; 1961b ; Casey et al., 1998 ; Simpson, 1985]. Contrairement aux observations effectuées en domaine téthysien par les auteurs, *Roloboceras* et *Megatyloceras* ne sont donc pas contemporains dans le Lower Greensand, et les Rolobocératinae occupent la quasi totalité de la Zone à Forbesi et une partie de la Zone à Deshayesi.
Ces différences sont probablement dues aux conceptions différentes qu'ont les auteurs des limites de la Zone à Forbesi (et de l'ex-Zone à Weissi), et des difficultés à séparer les genres *Roloboceras* et *Megatyloceras* sur le plan morphologique. Cette distinction est en effet délicate car : (1) dans le Lower Greensand, les Rolobocératinae présentent une variabilité (probablement intraspécifique) considérable et un dimorphisme macroconque/microconque, et (2) *Megatyloceras* ne se distingue de *Roloboceras* que par un stade ontogénique supplémentaire dans les tours internes, dont la durée peut varier fortement au cours de l'ontogenèse d'un spécimen à l'autre. Au delà de ce stade ontogénique, *Megatyloceras* et *Roloboceras* sont indiscernables.
Les Rolobocératinae ont probablement une évolution synchrone entre le Sud de l'Angleterre et le Domaine Téthysien où ils ont les mêmes caractéristiques, et la position stratigraphique de ce groupe au sein des zones à Forbesi-Deshayesi est probablement comparable entre ces deux secteurs paléogéographiques. Une révision taxinomique des Rolobocératinae téthysiens serait néanmoins nécessaire pour confirmer ou infirmer cette hypothèse. Dans le cas où celle-ci serait confirmée, la Sous-zone à Hambrovi correspondrait aux sous-zones à Forbesi et Deshayesi et probablement à une partie de la Sous-zone à Fittoni du Lower Greensand (autrement dit à la quasi totalité de la Zone à Forbesi, et la base de la Zone à Deshayesi du Lower Greensand).

9.2.3. Zone à Deshayesi

La Zone à Deshayesi du schéma de référence n'est pas considérée ici comme strictement corrélable à la Zone à Deshayesi du Lower Greensand telle que redéfinie dans ce travail. Etant donné la révision de *Deshayesites deshayesi* dans le contexte des Argiles à Plicatules (Bersac

& Bert, en cours, et cf. supra), il est apparu que la partie basale de la zone avait été amputée et séparée sous un autre nom (sous-zone à *D. annelidus* de Casey).

9.2.3.1. Sous-zone à Grandis

Comme dans la zonation du Lower Greensand (Casey et al., 1998), la Sous-zone à Grandis de la zonation de référence est située à la partie supérieure du sommet de la Zone à Deshayesi (Reboulet et al., 2011). Cette sous-zone est considérée comme corrélable à la Sous-zone à Grandis du Lower Greensand (Casey et al., 1998) si son espèce indice est identifiée sur la base des critères évolutifs reconnus dans le présent travail. Contrairement à l'opinion de Moreno-Bedmar et al. (2009, 2010 et *in* Reboulet et al., 2011), il est légitime de maintenir cette sous-zone puisque *Deshayesites deshayesi* et *D. grandis* ne sont pas synonymes et ne présentent pas les mêmes caractères évolutifs ni la même répartition stratigraphique (ce travail).

9.2.4. Zone à Furcata

La Zone à Furcata et ses deux sous-zones (à Furcata et à Dufrenoyi) de la zonation de référence sont considérées comme respectivement corrélables aux sous-zone à Furcata et à Dufrenoyi du Lower Greensand, si leurs espèces indices sont identifiées sur la base des critères évolutifs reconnus dans le présent travail.

CONCLUSIONS

Conclusions

Il est certain que la taxinomie, qui a pour objet de décrire les organismes vivants, de les regrouper en taxons afin de les identifier, de les nommer et de les classer, est une étape importante qui a une influence primordiale sur tous les autres champs de recherches en aval, et en particulier sur les études évolutives. Mais devant l'arbitraire des procédés typologiques de détermination des ammonites encore en usage aujourd'hui, et ce malgré plusieurs travaux importants précurseurs d'une approche plus « moderne » de la paléontologie depuis la seconde moitié du 20^{e} siècle, l'objectif de ce travail était de tenter de tirer des principes généraux concernant la variabilité intraspécifique, l'évolution, et leurs conséquences sur la taxinomie des ammonites, en utilisant une approche dite paléobiologique. Pour y répondre, il était nécessaire que les différents groupes étudiés soient morphologiquement aussi différents que possible et n'aient pas de lien phylétique direct entre eux. C'est ainsi que le choix des exemples s'est fait sur une longue période entre le Jurassique et le Crétacé, et en particulier l'Oxfordien (Aspidoceratidae, Pachyceratidae, Perisphinctidae), le Kimméridgien (Oppeliidae), le Barrémien (Hemihoplitidae) et l'Aptien (Deshayesitidae).

1. Barrémien

L'échantillonnage banc-par-banc de nombreuses coupes du Barrémien supérieur, dans différents types d'environnements de dépôts (pélagique, hémipélagique et plate-forme distale) du Sud du Bassin du Sud-Est de la France et de ses bordures (principalement le secteur situé entre Digne et Nice), a permis de récolter un grand nombre d'ammonites de la famille des Hemihoplitidae (Gassendiceratinae) appartenant à plusieurs genres dont les espèces étaient très mal connues et nécessitaient une révision : *Gassendiceras*, *Pseudoshasticrioceras* et *Imerites*. Cette révision a été effectuée dans le cadre d'une bio(chrono)zonation haute résolution du Barrémien supérieur mise en place pour l'occasion, et qui contribue de manière significative à augmenter la précision stratigraphique du Barrémien.

L'étude du genre *Gassendiceras* a permis de reconnaître huit espèces successives, étalées sur les zones à Vandenheckei et à Sartousiana, dont certaines ont été replacées grâce à l'analyse cladistique : *G. multicostatum*, *G. alpinum*, *G. hoheneggeri*, *G. rebouleti*, *G. bosellii*, *G. quelquejeui*, *G. coulletae* et *G. enayi*. L'abondance de *G. alpinum* dans les coupes étudiées renforce son statut d'espèce indice pour l'Horizon à Alpinum et la Sous-zone à Alpinum dans la partie supérieure de la Zone à Vandenheckei.
L'approche paléobiologique avec l'analyse de l'ontogenèse et de la variabilité des espèces de *Gassendiceras* a mis en évidence certains caractères morphologiques strictement liés à la variabilité intraspécifique (c.à.d. qui varient de manière plus ou moins identique dans chacune des espèces analysées – force de l'ornementation, épaisseur de la section et ouverture de l'ombilic). A première vue cette variabilité est compatible avec les lois de covariation historiques de Westermann, même si elle laisse apparaître non pas deux mais trois variants (cf. infra), tous reliés par des intermédiaires, et qu'elle implique aussi des mécanismes hétérochroniques. Ainsi, ces caractères sont symplesiomorphiques et ne portent pas d'information phylétique, et ils ne doivent donc pas être utilisés pour différencier des espèces sur le plan taxinomique comme cela a pu être fait jusqu'à récemment. Mais ces caractères ont souvent été pris en compte par de nombreux auteurs dans le contexte des reconstructions phylétiques basées sur des approches taxonomiques typologistes, qui restent toujours fréquemment utilisées en ammonitologie, en particulier pour l'étage Barrémien. L'approche adoptée dans ce travail conduit à retenir préférentiellement les caractères qui ont prouvé être

une source importante d'informations phylétiques. Les résultats sont cohérents avec le fait que les altérations de l'ontogenèse sont souvent une composante importante dans l'évolution des ammonites (e.g. Dommergues et al., 1986 ; Landman & Geysant, 1993).

Sur le plan évolutif, l'évolution anagénétique du genre *Gassendiceras* est modulée par l'interaction d'hétérochronies du développement (accélération du développement ontogénique) associées à des innovations tardives qui correspondent à l'expression d'un process péramorphique de type palingenèse. Cette canalisation évolutive conduit à l'expression de morphologies de plus en plus innovantes et originales des formes dérivées par rapport à leurs formes ancestrales, mais qui sont aussi de plus en plus graciles. Cette évolution peut être interprétée comme le résultat d'une sélection constante au cours du temps des individus les plus péramorphiques (et donc les plus graciles), qui ont été favorisés au dépends des plus robustes. Il semble que les raisons de cette sélection répondent à une adaptation aux changements environnementaux dus à la séquence transgressive (augmentation de l'épaisseur de la colonne d'eau qui désavantage les morphologies les plus robustes) qui s'est produit au cours de la Zone à Vandenheckei et sur une partie de la Zone à Sartousiana de la marge Nord-Téthysienne.

La reconstruction phylétique des *Gassendiceras* a été effectuée à l'aide d'une analyse cladistique qui utilise les données continues telles quelles. Cette approche élimine la subjectivité associée avec leur discrétisation, mais elle soulève un autre problème : l'influence du « poids » des caractères déterminés par leur unité de mesure, et l'efficacité de l'implied weighting (pondération implicite) supposé remédier ce problème. Pour les *Gassendiceras*, cette influence n'a pas pu être évaluée correctement parce qu'elle est difficilement visible. Ceci est dû en partie à la faible proportion d'homoplasie des caractères utilisés (à la fois dans les caractères continus et les caractères discrets), qui est responsable du résultat de l'analyse (un seul arbre obtenu du premier coup). Cette faible influence est aussi responsable du fait que la topologie de l'arbre reste inchangée malgré le changement d'unité de mesure des caractères continus, et du changement de la valeur du poids de ces caractères (avec l'utilisation de l'implied weighting, qui pondère les caractères par leur *fit* qui varie en fonction de la constante de concavité *K*).

Finalement, le genre *Gassendiceras* n'est pas soutenu comme monophylétique dans cette analyse cladistique, et il apparaît comme un groupe paraphylétique. La solution de classification la plus efficace pour ces ammonites est d'accepter les *Gassendiceras* en tant que taxon paraphylétique. Contrairement à l'opinion de plusieurs auteurs cladisticiens « durs » dont les lignes de vue se sont généralement imposées, la paraphylie apparaît comme un phénomène taxinomique récurrent lors des études évolutives, et les taxons paraphylétiques devraient être acceptés comme valides parce qu'ils sont bien souvent les seuls à permettre d'aborder les process évolutifs induits.

Le genre *Pseudoshasticrioceras* est issu des *Gassendiceras*, et le lien *G. enayi*-*P. quereilhaci* est reconnu. Mais à l'inverse des *Gassendiceras*, la lignée *Pseudoshasticrioceras* est caractérisée par un process néoténique qui allonge le stade tritubercule (=stade barremense), jusqu'à *P. autrani* qui est caractérisé par une importante réduction de taille.

Concernant les *Imerites*, la présence d'un stade juvénile turriculé n'est pas un argument suffisant pour justifier un classement de ce genre dans la famille des Heteroceratidae. Ses particularités ornementales, et surtout la succession des stades ontogéniques de ses espèces, attestent d'une origine parmi les Gassendiceratinae. Plus précisément l'apparition du stade turriculé est à considérer comme une innovation précoce dans l'évolution de la lignée *Pseudoshasticrioceras-Imerites*. La succession des espèces reconnue est : (1) *P. autrani*, (2) *I. dichotomus* et (3) *I. giraudi*. Cette évolution est également caractérisée au cours du temps par une accélération dans l'apparition des différents stades ontogéniques reconnus, puis par

l'expression d'un point d'inflexion à partir duquel on observe au contraire une retardation de l'ornementation adulte.
La variabilité intraspécifique chez les *Imerites* concerne l'ornementation, certains paramètres dimensionnels de la coquille, et la taille et l'orientation du turricône : un turricône plus grand est généralement accompagné par un enroulement moins régulier ou triangulaire avant de retrouver une involution normale.
Toutes ces modifications/innovations qui conduisent à l'apparition du genre *Imerites* à partir des *Pseudoshasticrioceras*, sont peut-être à mettre en relation avec les variations eustatiques, et la modification du milieu marin, puisque l'Horizon à Dichotomus correspond au début d'une importante phase de transgression marine dans le Sud-Est de la France (Arnaud, 2005). Ce changement du milieu est également associé à un renouvellement faunique important (Bert, Delanoy & Bersac, 2008) avec la prédominance des Heteroceratidae, ce qui a certainement dû entraîner une compétition écologique accrue des *Imerites* avec des espèces concurrentes de morphologie voisine (turricône), conduisant finalement à leur extinction très rapide.

2. Oxfordien

Plusieurs genres ont été étudiés pour l'Oxfordien : les *Gregoryceras*, les *Euaspidoceras* et les *Paraspidoceras* (Aspidoceratidae), les *Tornquistes* et les *Protophites* (Pachyceratidae), et les *Perisphinctes* (Perisphinctidae). L'étude de ces groupes est le résultat de l'échantillonnage banc-par-banc de plusieurs coupes dans le Sud-Est de la France, en Poitou, en Espagne, en Algérie et en Tunisie, effectuées par moi-même (Sud-Est de la France) ou par d'autres équipes.

Le genre *Gregoryceras* a été entièrement révisé et dix espèces successives ont été reconnues sur une période allant de la Zone à Cordatum à la Zone à Bifurcatus, ce qui fait de ce genre un bon jalon biostratigraphique pour une grande partie de l'Oxfordien : *G. iteni*, *G. defayae*, *G. tenuisculptum*, *G. riazi*, *G. riaziformis*, *G. ferchaudi*, *G. devauxi*, *G. fouquei*, *G. pervinquieri* et *G. benosmanae*. L'approche paléobiologique a permis de montrer que la plupart des critères anciennement admis par les auteurs pour différencier les espèces (en particulier l'aspect de la section), sont tous relatif à la variabilité intraspécifique rencontrée normalement chez les *Gregoryceras*. Cette variabilité s'exprime autour de deux pôles morphologiques extrêmes reliés par tous les intermédiaires. Leurs caractéristiques sont parfaitement compatibles avec les lois de covariation historiques de Westermann où l'aspect de la section est corrélé avec l'ouverture de l'ombilic (ici par évasement du mur ombilical) et la vigueur de l'ornementation. Il a également été montré que ce polymorphisme évolue au cours du temps et atteint son expression maximum chez *G. transversarium* (Sous-zone à Luciaeformis).
De nouveaux critères taxinomiques ont été mis en évidence et ils concernent l'expression des caractères évolutifs du genre. Si l'on considère la tendance globale, l'évolution des *Gregoryceras* suit une péramorphocline associant hypermorphose, accélération et innovations tardives (dues à l'action combinée de ces deux hétérochronies), dans le cadre d'une anagenèse. Prise à l'échelle globale du genre, l'évolution semble donc graduelle et progressive. Toutefois, le pattern évolutif est plus complexe dans le détail : ni l'accélération, ni l'hypermorphose ne présentent un taux constant sur la totalité de l'histoire évolutive du genre, et certaines espèces montrent une stase pour certains stades ontogéniques. La tendance péramorphique peut même être temporairement renversée, et on observe alors une retardation (néoténie) ponctuelle. Dans les faits, il n'existe pas vraiment d'intermédiaire entre les espèces (par exemple entre *G. iteni* et *G. defayae* il n'existe pas de stade intermédiaire entre la

présence et l'absence du stade ornemental à bourrelets tuberculiformes péri-ventraux), et les sauts évolutifs constatés entre les espèces sont le reflet de l'expression d'événements ponctués au sens de Eldredge & Gould (1972). Finalement, tout se passe comme si l'évolution du genre *Gregoryceras* était le résultat d'un équilibre entre pédomorphose et péramorphose, la péramorphose ayant le dessus le plus souvent.
Concernant l'origine des *Gregoryceras*, elle serait à rechercher au sein du genre *Peltoceratoides*.

Les *Euaspidoceras* étudiés proviennent tous d'un seul gisement dans un niveau isochrone daté de l'Horizon à Arkelli. Les critères évolutifs mis en évidence chez les *Euaspidoceras* de l'Oxfordien moyen, et en particulier chez les formes peu tuberculées comme c'est le cas pour *E. davouxi*, concernent principalement la différence dans le diamètre d'apparition des tubercules internes et externes.
La variabilité intraspécifique de *E. davouxi* correspond en partie à la première loi de covariation de Westermann, et en particulier par le fait qu'il existe une relation très forte entre l'épaisseur de la section et l'ouverture de l'ombilic. Il existe également une relation entre section et vigueur de l'ornementation, et une section plus épaisse est associée ici à une ornementation plus robuste, mais paradoxalement elle est aussi plus dense. Ce paradoxe n'est qu'apparent étant donné l'espacement élevé des tubercules entre eux, mais il ne cadre pas entièrement avec ce qui est habituellement observé chez les ammonites où une ornementation plus robuste est le plus souvent associée à une plus faible densité. Une variabilité de type hétérochronique est aussi reconnue chez *E. davouxi*.

Le cas de *Paraspidoceras colloti* montre que la variabilité intraspécifique y est assez peu prononcée. Les différences principales sont d'ordre hétérochroniques avec l'apparition plus ou moins décalée des stades ontogéniques successifs. Contrairement à *E. davouxi*, la relation de Westermann est parfaitement respectée, même en ce qui concerne la densité de l'ornementation qui est corrélée ici à sa robustesse et à l'épaisseur de la section. A noter qu'ici les variations hétérochroniques sont totalement indépendantes de la variabilité morphologique de la coquille : aucune corrélation entre les diamètres d'apparition des différents stades avec l'aspect de la section, l'ouverture de l'ombilic ou la vigueur de l'ornementation n'ont pu être mis en évidence.
La compréhension de l'évolution du genre *Paraspidoceras* nécessite encore des révisions selon la méthode paléobiologique. Toutefois, il est certain que les processus hétérochroniques ont une part importante dans cette évolution étant donné qu'on observe une réduction du stade à tubercules en « pelles » au cours de l'Oxfordien moyen, qui tend à nouveau à s'allonger (point d'inflexion) à partir de la Zone à Luciaeformis. Il semble aussi que le diamètre d'apparition des tubercules internes soit retardé au cours du temps. Enfin, les côtes ventrales se renforcent considérablement chez les espèces plus récentes.

Le genre *Tornquistes* (qui doit désormais être classé parmi les Perisphinctaceae) fait parti de ces genres qui ont été étudiés de manière très typologique par les auteurs jusqu'à récemment, et dont la taxinomie résultante et les tentatives de phylogenèse se sont révélées insatisfaisantes sur un plan paléobiologique. Même des études biométriques (Thierry & Charpy, 1982) ont donné des résultats considérés par leurs propres auteurs comme insatisfaisants (*op. cit*. p. 645-646), et ce d'autant plus que les critères soumis à la variabilité intraspécifique n'ont pas été retraduits sur le plan taxinomique. Au contraire même, l'introduction du sous-genre *Pachytornquistes* pour des « espèces » à section épaisse (*versus* le sous-genre *Tornquistes* réservé aux « espèces » à section plus étroite malgré la reconnaissance de nombreux intermédiaires entre les deux), va totalement à l'encontre des principes édictés par

Westermann dans sa première loi historique de covariation. Les « espèces » reconnues dans le genre *Tornquistes* étaient, comme souvent dans les approches typologiques chez les ammonites, exclusivement différentiées par l'épaisseur de la section, la vigueur de l'ornementation et l'ouverture de l'ombilic avec tous les intermédiaires possibles entre les extrêmes. Chacune des morphologies reconnues, et même leurs intermédiaires, était individualisée sous un nom de taxon distinct dont les aires d'occupation de l'espace morphologique se recoupaient souvent. L'étude de ce groupe selon une méthode paléobiologique a permis de mettre en évidence ces facteurs comme le résultat de la variabilité intraspécifique. Les extrêmes ne sont pas au nombre de deux, comme c'est souvent le cas dans la stricte ligne de la première loi de Westermann, mais au nombre de trois dans le cas des *Tornquistes* : (1) une morphologie à section très épaisse et nombre de côtes élevé (habituellement mousses), (2) une morphologie à section comprimée et nombreuses côtes fines, et (3) une morphologie à section comprimée et peu de côtes (robustes). Toutefois, cette variabilité n'est pas uniforme d'une localité à l'autre, et des facteurs paléoécologiques (non encore clairement élucidés) pourraient être envisagés pour expliquer l'absence de certaines morphologies à certains endroits et à certains moments.
L'histoire évolutive du groupe est marquée par la modification de quelques caractères particuliers, sans lien avec ceux reconnus précédemment pour la variabilité intraspécifique, et qui modulent une succession anagénétique de quatre, voire cinq, chronoespèces : (1) la hauteur du point de bifurcation des côtes primaires qui s'abaisse au cours du temps, (2) l'ombilic qui se referme dans les tours internes dans le même temps, et (3) la disparition des structures paraboliques et des constrictions. Ces patterns évolutifs ne semblent pas basés sur des hétérochronies du développement.
L'origine du genre *Tornquistes* a longtemps été acceptée parmi les *Pachyceras*, mais de nouvelles données morphologiques sur les plus anciens *Tornquistes* connus (*T. dubiensis* de la Sous-zone à Praecordatum, mais aussi *T. leckenbyi*), montrent des caractères très Perisphictidae (parabolae, constrictions, ombilic très ouvert). De nouvelles données sont encore nécessaires pour statuer, mais il existe une possibilité non négligeable que les *Tornquistes* ne soient pas liés aux *Pachyceras* comme on le pensait, mais tirent plutôt directement leur origine au sein des Perisphinctidae. Si cette hypothèse se vérifiait (ce que viendrait d'ailleurs confirmer la nouvelle hypothèse sur le dimorphisme – cf. infra –, les microconques des *Pachyceras* étant très différents), il faudrait individualiser les *Tornquistes* dans une nouvelle famille indépendante des Pachyceratidae.

La variabilité intraspécifique chez *Protophites* s'exprime par la différence de taille entre les individus, et par la vigueur de l'ornementation plus ou moins fine. Il ne semble pas y avoir de corrélation entre ces deux facteurs, ni avec l'ouverture de l'ombilic qui semble constante chez les adultes après l'acquisition de la loge d'habitation, mais trop peu de spécimens ont été récoltés pour réaliser une étude statistique. Les critères évolutifs du genre concernent (1) le rabattement du dernier segment de tour sur les tours précédents de plus en plus important au cours du temps, qui entraîne (2) la fermeture de l'ombilic, (3) la modification de l'allure générale de la coquille qui de trigone devient ovoïde. Le dernier caractère évolutif concerne l'aspect du péristome, qui perd progressivement son rostre ventral, et dont l'échancrure constituée par la constriction pré-buccale devient moins profonde et anguleuse. L'ornementation reste stable d'une espèce à l'autre, et cette évolution, tout comme pour le genre *Tornquistes*, ne semble pas influencée par des processus hétérochroniques.
Il ne fait à présent plus aucun doute que le genre *Protophites* ne soit pas lié au genre *Oechoptychius*, et qu'il ne peut donc pas être classé parmi les Oechoptychiidae (=synonyme probable des Strigoceratidae). Le genre *Protophites* ne peut plus non plus être considéré comme le microconque de *Tornquistes* pour plusieurs raisons : (1) l'évolution des caractères

n’est pas la même entre les deux genres (hauteur du point de bifurcation des côtes en particulier qui est un critère discriminant), (2) un dimorphisme propre aux *Tornquistes* est déjà connu (ou en tout cas soumis à une nouvelle hypothèse – ce travail), (3) le tracé sutural est légèrement différent entre les deux genres (à diamètre équivalent). En revanche, il n’est pas exclu de considérer que *Protophites* et *Tornquistes* puissent avoir une origine commune en raison de la présence simultanée de certains caractères (nœuds paraboliques, ombilic ouvert et points de bifurcation des côtes élevés chez les formes anciennes). Dans l’attente de nouvelles données, un classement des *Protophites* parmi les Pachyceratidae, conjointement avec les *Tornquistes* est pour l’instant l’option la plus raisonnable.

Etant donné la complexité taxinomique des Perisphinctidae, seul un taxon déjà bien individualisé (et considéré comme une forme microconque) et abondant a été étudié ici afin d’en cerner la variabilité intraspécifique : *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*. Cette variabilité s’opère entre deux pôles morphologiques extrêmes, qui répondent en partie à la première loi historique de covariation de Westermann. Une relation très nette entre l’épaisseur de la section et la vigueur de l’ornementation a été mise en évidence. En revanche, la relation entre ces facteurs et l’ouverture de l’ombilic prédite par cette loi n’est pas respectée. Ici l’ouverture de l’ombilic est strictement liée à la hauteur de tour et à la taille adulte, ce qui apparaît comme une conséquence directe du fait que *P. (O.) arkelli* soit une forme microconque. Dernier facteur soumis à variabilité : le nombre de constrictions qui semble lié au diamètre et à la densité de l’ornementation.

3. Kimméridgien

Les niveaux fossilifères de la Zone à Acanthicum du Kimméridgien de la Montagne de Crussol apportent une contribution importante pour la compréhension des faunes d’Oppeliidae de cet âge, et surtout de leur variabilité en tenant compte des conceptions modernes de l’espèce en paléontologie. Les études ontogéniques montrent souvent un lien important entre variabilité morphologique et variabilité dans l’apparition et la durée des différents stades reconnus au cours de la croissance (altération de l’ontogenèse de type hétérochronie), en particulier dans le cas de *Taramelliceras compsum*. Ainsi, chez cette espèce les spécimens les plus graciles sont aussi ceux qui sont les plus péramorphiques. Le rapport est inverse chez *Streblites weinlandi* dont les spécimens les plus graciles sont ceux qui sont les plus pédomorphiques. Un autre facteur conditionne aussi la variabilité morphologique de manière importante : l’ouverture de l’enroulement et/ou l’épaisseur de la section *versus* l’aspect plus ou moins robuste de l’ornementation. Chez *S. weinlandi*, ce phénomène se manifeste par un renforcement de l’ornementation chez les spécimens à section plus large. Cette observation est en accord avec les lois classiques de covariation des caractères de Westermann. Chez *T. compsum* le phénomène existe aussi, mais il semble plus influencé par l’ouverture de l’ombilic : un ombilic plus ouvert correspond à des formes dont l’ornementation est plus vigoureuse.
De nouvelles recherches sont à présent nécessaire pour identifier, ou confirmer, l’existence d’une variabilité morphologique intraspécifique similaire chez d’autres Oppeliidae, en particulier dans le Kimméridgien inférieur chez les espèces *Taramelliceras trachinotum* et *Streblites tenuilobatus*. Une étude de l’ontogenèse et de la variabilité chez les espèces plus anciennes et plus récentes d’Oppeliidae (*Taramelliceras* et *Streblites*) devrait en outre permettre la distinction entre les facteurs qui relèvent de la variabilité intraspécifique et ceux qui évoluent au cours du temps, afin de permettre une meilleure compréhension de l’évolution de ce groupe.

4. Aptien

Si l'on considère l'aspect purement pratique de la détermination des spécimens, l'approche paléobiologique appliquée aux Deshayesitidae du Lower Greensand pourrait paraître plus contraignante qu'une approche purement typologique. En effet, l'identification taxinomique repose ici sur des critères qui sont souvent restreints aux stades juvéniles de la coquille et qui, à quelques exceptions près (e.g. la présence des tubercules latéro-ventraux qui apparaissent chez les *Dufrenoya*), présentent l'inconvénient de ne pas toujours être observables. De plus, la fiabilité des déterminations devient quelquefois dépendante du nombre de spécimens étudiés pour un échantillon donné. C'est d'ailleurs probablement l'une des raisons pour laquelle ces caractères discrets ont été relativement peu pris en compte par les auteurs : il est tentant, de prime abord, d'utiliser pour la détermination des espèces les caractères les plus visibles, plutôt que les caractères les plus discrets. Mais dans le cas des Deshayestidae, ces caractères évidents tombent le plus souvent dans la variabilité intraspécifique et sont potentiellement présents chez des individus de niveaux variés, alors que les caractères discrets mis en évidence ont une polarité stratigraphique. Bien entendu, ces caractères évolutifs sont aussi soumis à variation (e.g. les diamètres d'apparition des différents stades qui suivent une distribution gaussienne) sur laquelle s'appuie la sélection naturelle.
Néanmoins, cette approche paléobiologique présente de nombreux avantages puisqu'elle permet : (1) de proposer un modèle simple et cohérent pour expliquer la très grande diversité morphologique des Deshayesitidae, (2) de clarifier et de simplifier considérablement sa taxinomie et les critères d'identification des espèces, (3) de distinguer clairement les caractères spécifiques évolutifs de ceux qui relèvent de la variabilité intraspécifique et du dimorphisme, (4) de comprendre l'évolution des Deshayesitidae au cours du temps, et (5) de produire un outil biostratigraphique corrélable, reproductible et fiable.
Ainsi, à la lumière de l'approche paléobiologique, les Deshayesitidae du Lower Greensand et des secteurs paléogéographiques voisins sont interprétés comme appartenant à une seule chronoespèce, divisée en 8 paléoespèces successives (et deux sous-espèces) réparties en deux genres. Chacune de ces paléoespèces est caractérisée par un dimorphisme macroconque / microconque d'origine probablement sexuel et par une importante variabilité intraspécifique. Celle ci est modulée par deux mécanismes indépendants : une variabilité « de type 1 » selon la première loi de covariation de Westermann (et aussi probablement la deuxième loi de covariation de Westermann) associée à une altération de l'ontogenèse de type hétérochronie du développement, et une variabilité « de type 2 » qui concerne une variation secondaire de l'intensité ornementale. Les modalités évolutives du groupe s'opèrent au niveau des tours post embryonnaires, de la ligne de suture (complexification) et de la région ventrale.
Finalement, les Deshayesitidae sont un bon exemple de l'influence négative qu'une approche excessivement typologique et pulvérisatrice peut avoir sur la compréhension de l'évolution d'un groupe fossile et sur son utilisation en stratigraphie / biostratigraphie. En fait, la plupart des caractères évolutifs des Deshayesitidae du Lower Greensand avaient déjà été observés par Casey (1963) et Casey et al. (1998), mais ils n'ont pas été intégrés parce que ces patterns ont été noyés parmi des *« énumérations monotones de caractères non discriminants »* (*« monotonen und völlig undiagnostischen Artbeschreibungen »* in Kemper, 1964, p. 45) par l'utilisation d'une approche typologique. Cet exemple met aussi en évidence les difficultés qui existent en paléontologie lors de la révision d'un groupe dans une approche paléobiologique, à utiliser de manière stricte les règles du CINZ où un taxon nominal est au contraire introduit et utilisé à partir d'une approche essentiellement typologique.
Quoi qu'il en soit, les résultats obtenus sur l'évolution et la variabilité des Deshayesitidae ont été en parti basés sur des données qualitatives parfois partielles de la littérature. Ils doivent

être confirmés par des récoltes banc-par-banc avec des échantillons aussi grands que possible et par un examen direct des spécimens.

5. Facteurs de la variabilité intraspécifique

Dès 1989, Klinger & Kennedy considéraient plusieurs facteurs génériques comme potentiellement à l'origine des patterns de la variabilité intraspécifique chez les ammonites : (1) le dimorphisme, (2) les changements de stades ontogéniques, (3) une différence dans les taux de croissance affectant la durée des stades ontogéniques et la taille adulte, (4) la variation dans les proportions de la coquille et l'ornementation au sein d'un même stade ontogénique, (5) les changements phylogéniques, et (6) la variation géographique. On peut étendre ce dernier point à la variation environnementale (écophénotypisme). Le point (3) correspond à une altération de l'ontogenèse, en d'autres termes aux hétérochronies du développement. Les points (2) et (3) sont bien entendu fortement liés et dépendent l'un de l'autre, en effet, une altération de l'ontogenèse ne peut s'exprimer morphologiquement chez les ammonites que s'il existe plusieurs stades ontogéniques distincts. Les lois de covariation de Westermann trouvent leur place dans le point (4). Le point (5) concerne les variations de faible ampleur qui peuvent exister au sein d'une même espèce au cours du temps (microévolution) et ne fait pas l'objet du présent travail.

5.1. Dimorphisme

Un dimorphisme d'origine sexuelle est reconnu et a été démontré de façon convaincante chez les ammonites depuis longtemps (e.g. Makowski, 1962 ; Callomon, 1963 ; Tintant, 1963). La maturité sexuelle est habituellement associée à plusieurs traits morphologiques caractéristiques de l'état adulte. Ces modifications distinguent les antidimorphes (macroconques et microconques) par des différences de taille, d'enroulement (ouverture de l'ombilic ou déroulement de la coquille), des modifications du péristome, des modifications de l'ornementation, ou les quatre associées (e.g. Davis et al. 1996 ; Delanoy et al., 1995). Dans le présent travail plusieurs exemples de dimorphismes de types différents sont mis en évidence.

- Chez les *Gregoryceras*, le dimorphisme n'a été mis en évidence qu'en fin de lignée chez *G. pervinquieri* où il est de type dimensionnel (Fig. 207), non pas qu'il soit absent chez les autres espèces plus anciennes, mais que les différences entre les formes mâles et femelles ne sont tout simplement pas visibles sur le matériel fossile (critère morphologique), ou que les dimorphes microconques ne puissent pas être distingués des macroconques juvéniles (critère de taille). La différentiation entre les antidimorphes est relativement limitée et concerne essentiellement la taille adulte ([M]=175 mm *versus* [m]=100 mm de diamètre, soit un rapport situé entre un demi et un tiers), l'ornementation étant semblable quoique très légèrement néoténique chez le microconque. Le déroulement du denier tour chez le microconque est aussi un peu plus important, avec un rapport *O/H* plus élevé. Ce rapport de taille est plutôt faible par comparaison à ce qui est habituellement connu chez les ammonites du Jurassique (un facteur autour de généralement de 1 pour 5), mais il peut être expliqué par le fait que la distinction des dimorphes soit assez récente dans la lignée, ce qui explique aussi le peu de différences d'ordre morphologique et ornemental entre eux.

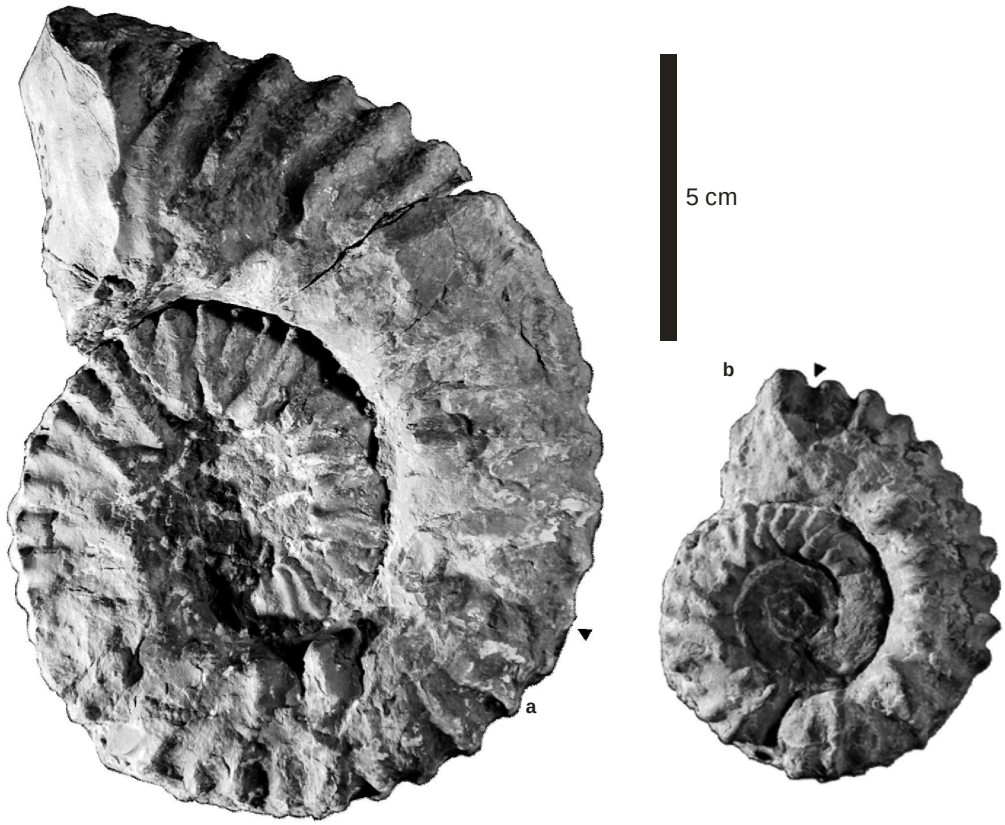


Figure 207. Le dimorphisme de type dimensionnel chez *Gregoryceras pervinquieri* (Oxfordien supérieur, Zone à Bifurcatus, Sous-zone à Stenocycloides). **a :** macroconque ; **b :** microconque. La flèche indique le début de la loge d'habitation adulte.

- Chez *Euaspidoceras davouxi*, le dimorphisme proposé par Bonnot (1995) entre *Euaspidoceras* et *Mirosphinctes* est reconnu pour l'échantillon étudié (Fig. 208). Ici le rapport de taille est très élevé ([M]=210 mm *versus* [m]=20 mm de diamètre, soit un facteur d'environ 1 pour 10), et les différences morphologiques et surtout ornementales sont importantes entre les antidimorphes. L'ornementation des microconques est très néoténique et ne montre jamais l'expression des tubercules.

- Dans le cas du dimorphisme chez *Tornquistes*, des observations récentes (et encore inédites) pourraient remettre en cause son acceptation dans le sens de Thierry & Charpy (1982) : des spécimens de très petite taille à péristome complexe et avec la même évolution que les *Tornquistes* s. str. ont été récoltés et pourraient être interprétés comme des microconques, tous les autres spécimens de grande taille connus actuellement étant les macroconques. Dans ce cas il serait de type dimensionnel avec un rapport de taille élevé entre les antidimorphes, mais sans réelles différentiations ornementales.

- L'étude des Oppeliidae de la Montagne de Crussol conforte les observations de Ziegler (1974) sur l'hypothèse de l'existence d'un dimorphisme d'origine sexuelle. Ce dernier a proposé de considérer certaines espèces du genre *Glochiceras* comme les représentants microconques d'espèces du genre *Taramelliceras* (Fig. 209), et il avait reconnu dans le taxon « *Creniceras dentatum* » les microconques de différentes espèces successives du genre *Streblites* (Fig. 210). Ainsi, il semble à première vue que dans le cas de ces Oppelliidae les microconques et les macroconques n'évoluent pas au même rythme. En réalité cette apparence est trompeuse, et elle est ici dû au fait que les *Glochiceras* portent très peu de

caractères ornementaux, ce qui n'est donc pas favorable, d'une part à la reconnaissance de leurs modifications morphologiques, et d'autre part à la reconnaissance des processus hétérochroniques potentiels. Sur le plan taxinomique la sous-famille des Glochiceratinae ne présente aucune valeur biologique réelle (et devait donc être abandonnée dans une optique paléobiologique), puisqu'elle ne sert actuellement qu'à rassembler sans distinction les microconques de divers Oppeliidae appartenant essentiellement aux Ochetoceratinae et aux Taramelliceratinae (famille polyphylétique).

Figure 208. Le dimorphisme chez *Euaspidoceras davouxi* (Oxfordien moyen, Zone à Plicatilis, Sous-zone à Vertebrale, Horizon à Arkelli). **a :** macroconque ; **b :** microconque. La flèche indique le début de la loge d'habitation adulte.

- L'étude des Deshayesitidae montre que la présence d'un dimorphisme sexuel est très probable pour ce groupe (Fig. 202), mais il n'a pas été clarifié par une description plus précise des caractères adultes des microconques. Il est en tout cas au moins de type dimensionnel, et probablement aussi de type morphologique étant donné que les dimorphes macroconques sont les seuls à exprimer le stade adulte tardif.

- Chez *Imerites*, l'apparition (au sein de la lignée *Gassendiceras-Pseudoshasticrioceras-Imerites* où il est auparavant non caractérisé – cf. infra) d'un dimorphisme morphodimensionnel est attestée par la présence conjointe de formes de petite taille à enroulement tripartite chez *I. dichotomus*, puis sub-elliptique chez *I. giraudi*, et de formes de grande taille planispiralée chez ces deux espèces (Fig. 57a).

Figure 209. Le dimorphisme chez *Taramelliceras compsum* (Kimméridgien supérieur, Zone à Acanthicum). **a :** macroconque ; **b :** microconque. La flèche indique le début de la loge d'habitation adulte.

Figure 210. Le dimorphisme dimensionnel chez *Streblites weinlandi* (Kimméridgien supérieur, Zone à Acanthicum). **a :** macroconque ; **b :** microconque. La flèche indique le début de la loge d'habitation adulte.

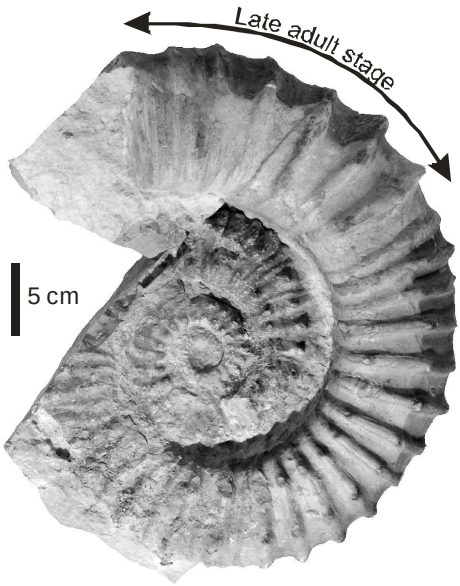


Figure 211. Morphologie adulte d'un *Gassendiceras alpinum* typique. Cette morphologie a été classée sous le nom typologique *Spinocrioceras sauvanae* par les auteurs.

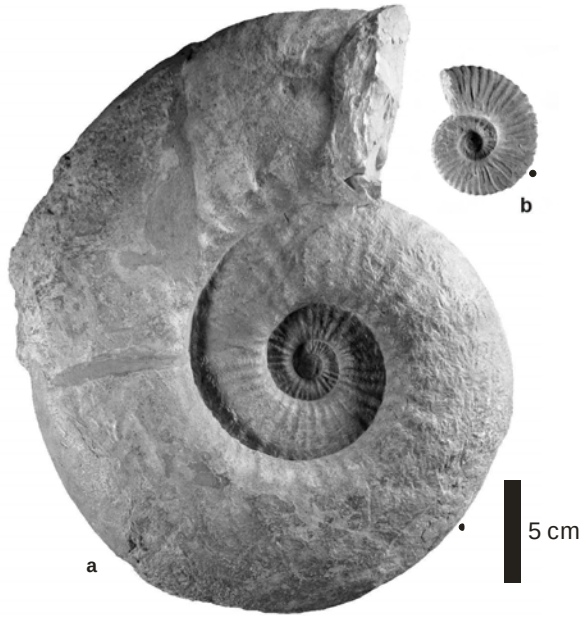


Figure 212. Illustration du dimorphisme chez *Hemihoplites feraudianus* (Hemihoplitinae). Le macroconque (**a**) mesure environ cinq fois la taille du microconque (**b**). La chambre d'habitation du microconque est plus étroite que le tour du macroconque au même diamètre. Le macroconque adulte tend à devenir lisse, à l'exception de la zone ventrale près de l'ouverture de la coquille. Les flèches indiquent le début des chambres d'habitation. Les spécimens proviennent du secteur d'Angles (S-E France).

- Bien souvent, la conservation des *Gassendiceras* du Sud-Est de la France ne permet pas d'utiliser les critères suturaux (approximation des dernières cloisons) pour reconnaître l'état adulte, et l'âge adulte est considéré lorsque le développement du stade adulte tardif apparaît (Fig. 211). Ce stade à grosses côtes renforcées est systématiquement présent avant le péristome chez toutes les espèces de *Gassendiceras* dont le développement complet est connu. En parallèle, l'ombilic tend à s'ouvrir au niveau de la loge d'habitation (simple ouverture ou franc déroulement tripartite de la coquille). Ainsi, seuls les spécimens les plus grands sont clairement adultes, et aucun autre individu plus petit ne présente de modification liée à la

maturité : ils sont donc considérés soit comme des nuclei d'individus plus grands, soit comme des juvéniles en cours de croissance. L'analyse statistique vient conforter cette position, étant donné qu'aucune bimodalité tranchée ou trajectoire ontogénique divergente n'apparaît dans les diagrammes, ni que différents lots morphologiques discrets n'aient pu être reconnus.

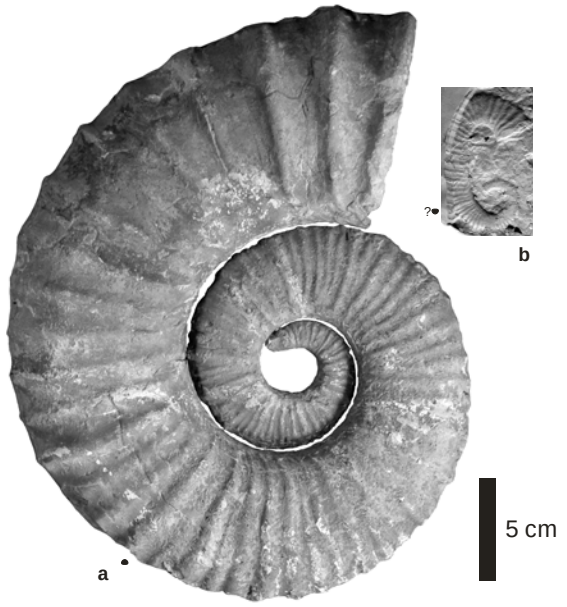


Figure 213. Illustration du dimorphisme chez *Camereiceras breistrofferi*. Le macroconque (**a**) mesure environ cinq fois la taille du microconque (**b**). La chambre d'habitation du microconque est totalement déroulée, ce qui en fait une forme tripartite de type « acrioceratique », mais les tours internes sont identiques entre les antidimorphes. Le macroconque adulte est légèrement déroulé. Les flèches indiquent le départ des chambres d'habitation. Le macroconque provient du Bassin d'Essaouira (Sud du Maroc, mais des spécimens équivalents existent dans le Bassin du S-E de la France – données inédites), et le microconque provient du secteur de Vergons (S-E France). A noter que tous les intermédiaires évolutifs, qui se réenroulent progressivement, existent entre le macroconque **a** et celui de la Fig. 212a, et entre le microconque **b** et celui de la Fig. 212b (données inédites).

Chez les Hemihoplitidae, le dimorphisme est souvent matérialisé par une importante différence de taille entre macroconques et microconques (Fig. 212 – cf. Bert, 2012 ; Delanoy et al., 1995). Il est aussi quelquefois associé à une différence d'enroulement (Bert, 2012), les dimorphes microconques pouvant être tripartites de petite taille pour des macroconques de grande taille adulte plus ou moins criocône ou évolutes (e.g. *Camereiceras breistrofferi* – Fig. 213). Deux raisons peuvent être invoquées pour cette absence apparente de dimorphisme chez *Gassendiceras alpinum* : (1) soit il n'est pas visible sur les coquilles seules (comme c'est le cas par exemple pour le genre oxfordien *Gregoryceras* pour la plus grande partie de son évolution), (2) soit les antidimorphes ne partagent pas les mêmes milieux de vie, et ne sont donc pas récoltés sur les mêmes sites. Les données actuelles ne permettent pas de trancher pour le moment, mais il faut noter qu'aucun spécimen récolté à ce jour sur les bordures de plate-forme ne semble correspondre au dimorphe microconque des grands *Gassendiceras* du Bassin Vocontien.

5.2. Covariation : la première loi de Westermann

C'est Westermann (1966) qui, à partir des travaux de Buckman sur les Sonninnidae du Bajocien inférieur (1892), a été le premier à théoriser des lois générales de la variabilité chez les ammonites. La première de ces lois a été reformulée récemment par Hammer & Bucher (2005, p. 67) : *« size of lateral and ventral ornamentation correlates with size of the aperture*

(in width and height respectively) ». Dans la pratique, cette variabilité s'exprime par l'existence de deux morphologies extrêmes toujours présentes ensemble au sein d'un même échantillon et reliées entre elles par tous les intermédiaires possibles (Fig. 214). On reconnaît ainsi un morphotype robuste à ornementation forte, section des tours épaisse mais peu élevée, associés à un ombilic ouvert, et à l'opposé une morphologie gracile à ornementation fine, section des tours étroite mais élevée, associés à un ombilic étroit. C'est par exemple le cas pour la famille des Deshayesitidae ou chez le genre *Paraspidoceras* qui respectent parfaitement ce modèle, voire des *Gregoryceras* qui lui sont également assez fidèles. Mais il semble qu'à côté de ce modèle directeur il existe de petites variantes où l'un ou l'autre paramètre n'est pas parfaitement ajusté à l'énoncé général de la loi, tout en en respectant les grandes lignes. C'est le cas par exemple ici pour *Euaspidoceras davouxi*, *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*, *Taramelliceras compsum* et *Streblites weinlandi* (cf. supra).

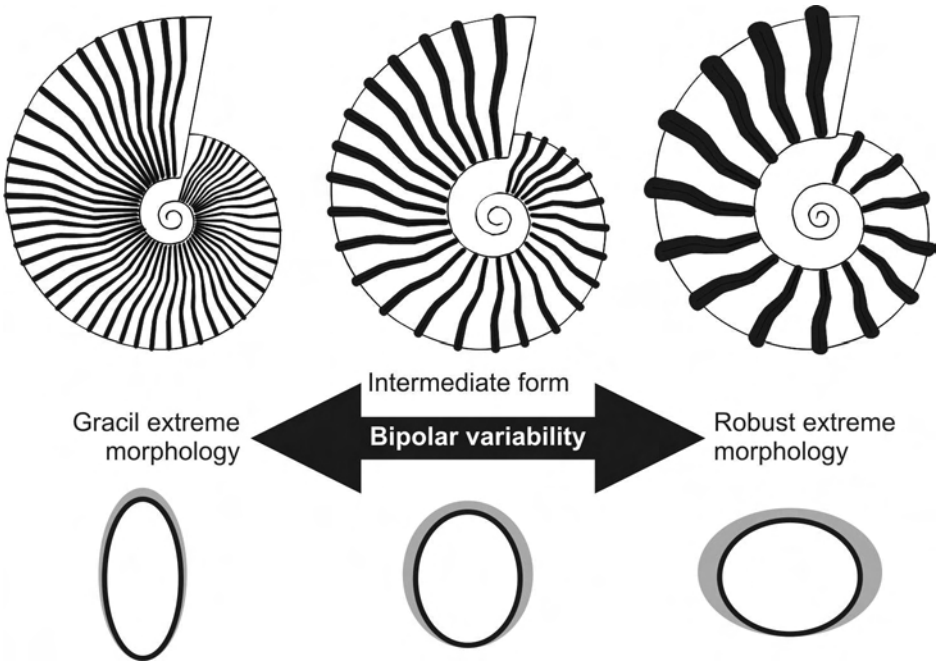


Figure 214. Explications de la première loi de covariation de Westermann : La variabilité chez les ammonites est habituellement caractérisée par deux morphologies extrêmes reliées par tous les intermédiaires. Le pôle gracile a une section de tours plus élevée et étroite, une ornementation plus fine, et un ombilic plus fermé. Et à l'opposé, le pôle robuste a une section de tours plus large et moins haute, une ornementation plus forte, et un ombilic plus ouvert.

En revanche, et contrairement aux prédictions de la première loi de Westermann, on n'observe pas à première vue de relation particulière entre la section relative (*E/H*) et les paramètres ornementaux chez *Gassendiceras alpinum*. Ce résultat est surprenant, mais d'après les résultats de l'ACP (Fig. 34), les vecteurs concernés ont une direction presque orthogonale (pour *Nt/2* : r_s=-0,1423, p=0,2773 ; pour *Ni/2* : r_s=-0,0538, p=0,6937). Dans ce cas, les vecteurs *E/H* et *Nt/2* auraient dû être proches (même direction) et évoluer dans le même sens (et de sens opposé à *Ni/2*). L'espace morphologique de l'échantillon a été modélisé sans les variables *D* et *h* (facteurs liés à la taille) afin de visualiser uniquement l'influence des paramètres de construction de la coquille et les paramètres ornementaux (Fig. 215). Le nuage de point est plus concentré en son centre et selon un axe *O/H* - *H/D*. Hormis cette concentration maximale, l'aspect du nuage est presque homogène et isotrope. Mais sans qu'il soit organisé en lots morphologiques distincts, il est quand même possible d'y reconnaître les pôles morphologiques classiques robuste/gracile. Autour de la concentration maximale au centre du nuage (qui représente les morphologies médianes), il existe en effet

clairement des spécimens répartis dans le quadrant situé entre les vecteurs *E/H* et *Nt/2* qui représentent la morphologie robuste (section épaisse et côtes tuberculées dominantes). D'autres spécimens sont répartis entre le vecteur *Ni/2* et *H/D* et représentent la morphologie gracile (section comprimée et côtes intercalaires inermes dominantes). Mis à part les spécimens de grande taille (un peu à l'écart dans le nuage aux maximum des valeurs de *O/H* – Fig. 215), les spécimens à forte domination des côtes principales trituberculées sont aussi ceux qui ont l'ombilic le plus ouvert. A l'opposé, les spécimens les plus graciles sont aussi ceux qui ont la hauteur relative (*H/D*) la plus élevée, ce qui cadre bien avec la première loi de Westermann (Fig. 214). Toutefois, à côté de ces spécimens on observe aussi des individus à section épaisse, à côtes inermes nombreuses et à hauteur de tour relative élevée (points du nuage situés dans le quadrant entre les vecteurs *E/H* et *H/D* sur la Fig. 215). A l'inverse, il existe aussi des individus à côtes principales trituberculées dominantes mais dont la section n'est pas spécialement épaisse ; ils sont toutefois plus rares (plus faible densité du nuage de points immédiatement en dessous du vecteur *O/H* en dehors de la concentration maximale du nuage). Ces derniers peuvent être discutés sous plusieurs aspects : le plus important est (1) la compression *post-mortem* des *Gassendiceras* du bassin (majoritairement représentés dans l'effectif) qui a tendance à brouiller la relation épaisseur de la section/aspect de l'ornementation. Une partie des spécimens peu épais avec des côtes principales dominantes peut donc être comprise comme des artefacts de la fossilisation. Une autre partie de ces spécimens peut aussi être expliquée par un artefact de mesures (2) : contrairement au cas classique reconnu dans de nombreux groupes d'ammonites (e.g. Bersac & Bert, 2012 ; Guex et al. 2003 ; Hammer & Bucher, 2005 ; Morard & Guex, 2003), pour les *Gassendiceras* la force de l'ornementation (le paramètre soumis à la première loi de Westermann) ne semble pas parfaitement corrélée à la densité costale (le paramètre qui a été effectivement mesuré ici). Ceci est en parti dû à l'espacement relativement élevé des côtes entres elles chez les *Gassendiceras*, ce qui laisse plus de place pour une éventuelle variation de vigueur (si elle reste faible), sans modifier leur nombre. Dans ce dernier cas, il faut signaler que les côtes inermes ont été comptabilisées même si elles ne sont exprimées que sur la zone péri-ventrale, et qu'elles manquent sur les flancs en raison de la réduction de l'espace nécessaire à leur expression par le renforcement des côtes principales.

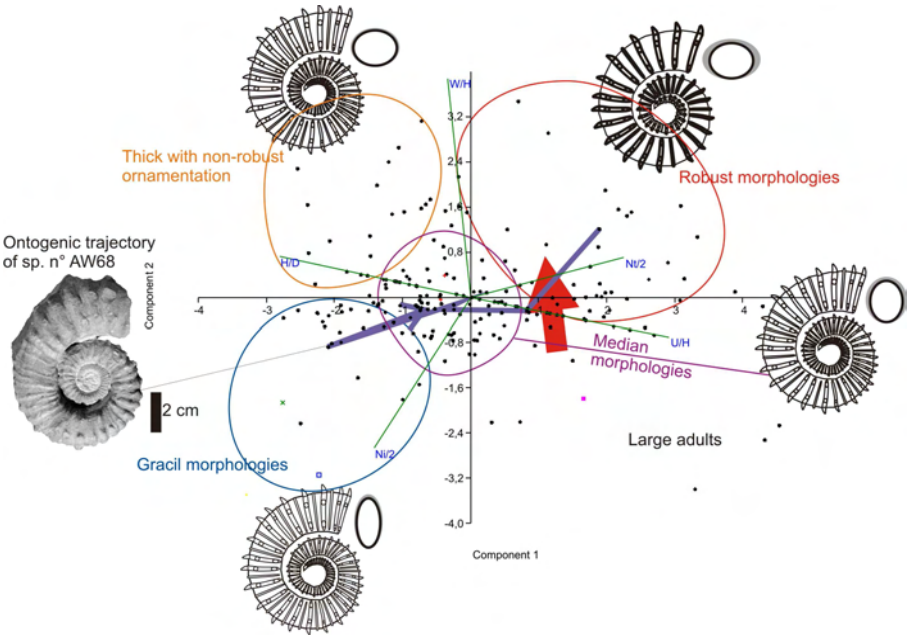


Figure 215. Espace morphologique des *Gassendiceras* de l'Horizon à Alpinum sans les facteurs de taille, pour montrer uniquement l'influence des paramètres structuraux et ornementaux de la coquille. La variabilité est de type tripolaire avec des variants graciles, robustes, et épais à ornementation normale ; ils sont tous reliés par des

intermédiaires (morphologie médiane). La base de la flèche rouge indique les rares spécimens robustes comprimés *post-mortem* qui doivent être replacés dans la bonne catégorie. La trajectoire ontogénique d'un spécimen (flèche violette), qui présente plusieurs morphologies au cours de sa croissance, est figurée : il possède en premier lieu une morphologie robuste, mais il devient de plus en plus gracile au cours de la croissance, pour finalement se terminer avec la morphologie médiane. Cela montre qu'il n'est pas possible de séparer des taxons en fonction de la seule robustesse des spécimens.

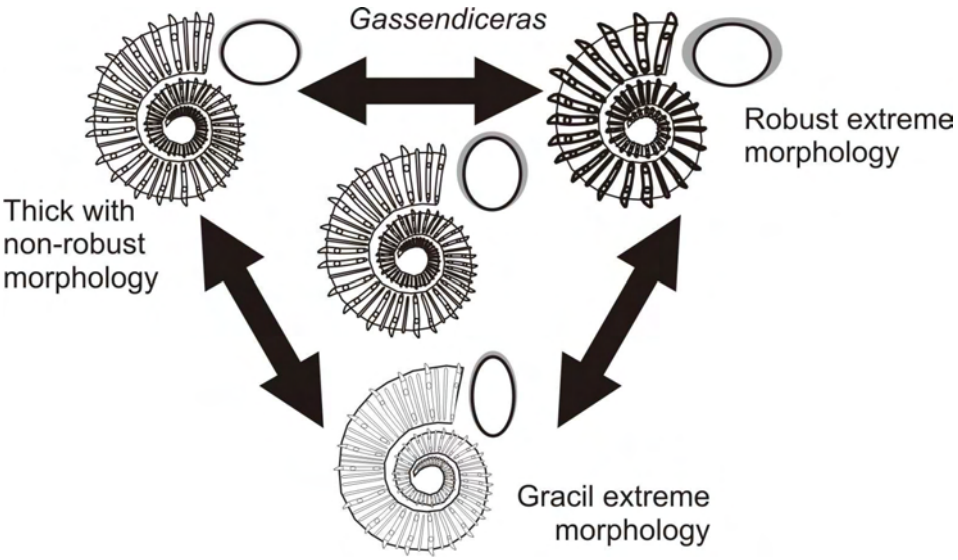


Figure 216. La variabilité tripolaire chez *Gassendiceras alpinum* (Barrémien supérieur, Zone à Vandenheckei, Sous-zone et Horizon à Alpinum).

Si les spécimens à ornementation robuste et section peu épaisse peuvent être assimilés à des artefacts de la fossilisation ou des mesures, et se rattachent en fait probablement à la morphologie robuste classique (à section épaisse et ornementation forte), il reste les spécimens à section épaisse et ornementation gracile en plus des variants habituels. Leur existence (et leur abondance) chez les *Gassendiceras* du Sud-Est de la France ne peut pas être imputée à un artefact quelconque. C'est plutôt la marque de l'existence d'un troisième pôle morphologique dans la variabilité de l'échantillon (Fig. 216).

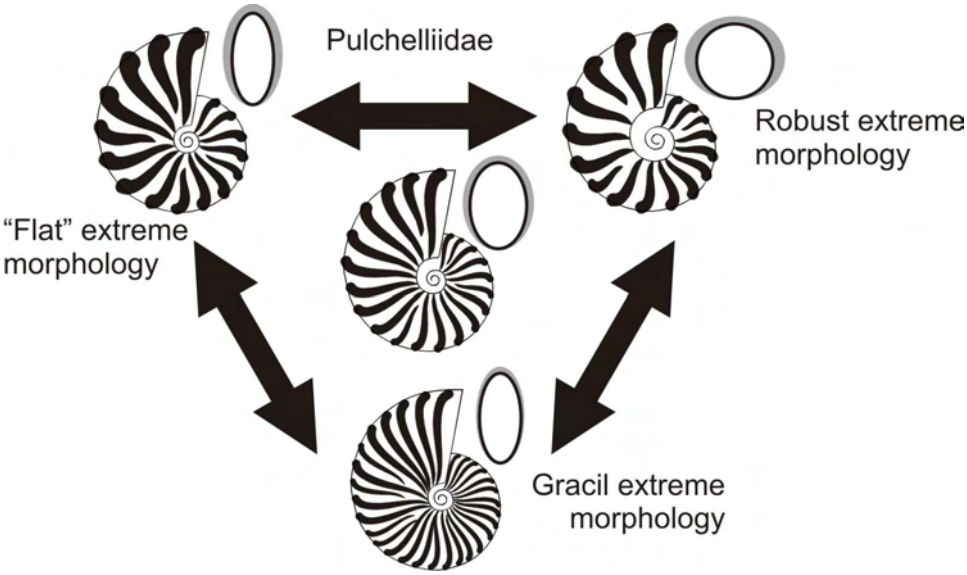


Figure 217. La variabilité tripolaire chez les Pulchelliidae (Barrémien inférieur).

Bien que peu traité dans la littérature, ce cas de variabilité tripolaire est connu. Il a par exemple déjà été décrit pour les Pulchelliidae du Barrémien (Fig. 217), ou aussi chez les *Kosmoceras* du Callovien, où la variabilité s'effectue autour de spécimens graciles (ornementation fine et section étroite), robustes (ornementation forte et section large) et plats (ornementation bien exprimée et section étroite), reliés entre eux par des spécimens intermédiaires (Vermeulen, 2002, p. 64, 72-73 ; fig. 20 ; pl. 2, fig. 1-12 ; Courville, 2011).

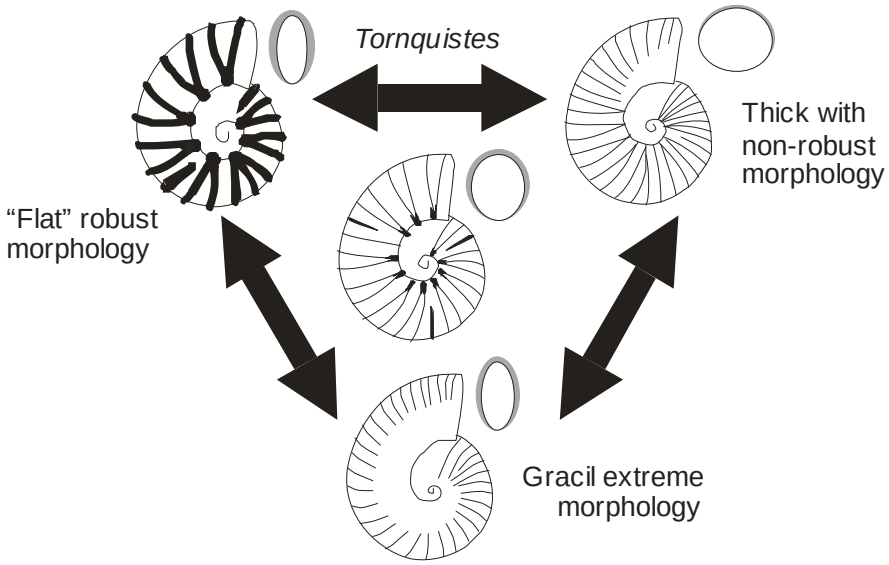


Figure 218. La variabilité tripolaire chez les *Tornquistes* (Oxfordien inférieur et moyen, *pars*).

La relation est inversée chez les *Tornquistes* oxfordiens (Fig. 218 – Bert, 2009, fig. 4 et p. 479) où l'on observe deux pôles morphologiques à section étroite et ornementation faible et robuste, et un pôle morphologique à section épaisse et ornementation faible. A noter que ces différents pôles semblent dominer différemment suivant l'environnement (écophénotypisme ?) : c'est le cas par exemple des *Tornquistes* épais à ornementation faible sur la plateforme distale du Sud-Est de la France (Alpes-Maritimes) au cours de l'Horizon à Arkelli, alors que sur la plate-forme du Centre-Est de la France les formes plus minces et ornées dominent. Dans le cas des *Tornquistes* les formes épaisses et peu ornées ne sont donc pas un simple variant marginal, même si ce type de morphologie est quelquefois considéré comme *« mécaniquement improbable »* pour d'autres groupes (e.g. les Kosmoceratidae du Callovien *in* Courville & Crônier, 2005).
L'existence d'une variabilité autour de trois pôles morphologiques dans des groupes aussi éloignés phylétiquement et stratigraphiquement que *Gassendiceras* (ammonite déroulée planispiralée du Barrémien supérieur), les Pulchelliidae (ammonites involutes de petite taille à tendance comprimée du Barrémien) et *Tornquistes* (ammonite involute à tendance globuleuse de l'Oxfordien inférieur et moyen), démontre bien que même si elle n'est pas la norme, elle n'est pas non plus un cas particulier isolé.

5.3. Autres facteurs de la covariation

Bien que manifestement liées entre elles, il a déjà été suggéré que la variation de l'ornementation soit plus contrainte (contraintes internes) que la variation de la forme de la coquille (contraintes environnementales), ce qui donne lieu à un beau paradoxe dans le cadre de la stricte application des lois de Westermann (Jacobs et al., 1994 ; Yacobucci, 2004). Chez les *Gassendiceras* ces influences semblent plus équilibrées que ce schéma général, étant donné que la trajectoire ontogénique avec la succession des stades au cours de la croissance

concerne autant l'aspect de l'ornementation que celui de la section de la coquille. L'occupation individuelle de l'espace morphologique semble relativement stable au cours de l'ontogenèse pour la plupart des spécimens. On peut citer *a contrario* le cas du spécimen n°AW68 (qui n'est pas unique – Fig. 215) dont la trajectoire dérive de la morphologie robuste dans les stades juvéniles, vers une morphologie de plus en plus gracile au cours de la croissance, pour dériver à nouveau vers une morphologie plus médiane. D'une manière très générale, une influence externe sur l'expression phénotypique est présente chez les Hemihoplitidae *s. l.* où elle semble liée à une forme d'écophénotypisme : les individus les plus robustes sont généralement plus présents sur les bordures de plate-forme, et plus rares en milieu pélagique (travaux en cours). Un contrôle environnemental a aussi été suggéré pour l'évolution des *Gassendiceras* avec une dérive de la variation phénotypique vers des morphologies de plus en plus graciles au cours du temps. Cette évolution se fait d'une part par des phénomènes hétérochroniques de type palingenèse (extension centripète des innovations), et d'autre part par la sélection des spécimens les plus graciles (les plus péramorphiques) dans un contexte transgressif. En fait ces phénomènes hétérochroniques sont aussi un facteur important de la variation intraspécifique chez les *Gassendiceras*, mais ils sont dépendants de la covariation morphologique (relation hétérochronique de type morphologique dépendante) : ici les individus les plus graciles sont aussi souvent les plus péramorphiques, et inversement.

Un autre exemple est celui illustré par les Deshayesitidae aptiens dont la variabilité est soumise à plusieurs facteurs : (1) les lois de Westermann dans leur application stricte (Fig. 214 – cf. supra), (2) l'influence des hétérochronies du développement qui module l'expression plus ou moins importante des stades ontogéniques graciles et robustes au sein d'un même échantillon (Fig. 202a – respectivement les stades C et D), et (3) un effacement secondaire plus ou moins marqué de l'ornementation totalement indépendant des deux autres facteurs (Fig. 202b). Dans le cas des Deshayesitidae, il a été montré que le facteur (2), les hétérochronies du développement, est le plus influant pour moduler la morphologie générale de la coquille. Comme pour les *Gassendiceras*, la relation hétérochronique est aussi de type morphologique dépendante, mais les individus les plus graciles sont ici les plus pédomorphiques.
Chez les Oppelliidae de la base du Kimméridgien supérieur (*Taramelliceras* et *Streblites*), les hétérochronies sont aussi un facteur important de la variabilité intraspécifique, et elles sont de type morphologique dépendant : chez le premier les individus les plus graciles sont les plus péramorphiques, alors que chez le second les individus les plus graciles sont pédomorphiques. Mais lorsqu'elles sont présentes, les hétérochronies ne sont pas toujours dépendantes de la covariation morphologique ; par exemple dans le cas du présent travail, *Euaspidoceras davouxi* et *Paraspidoceras colloti* montrent clairement des hétérochronies morphologiques indépendantes. Enfin, si elles sont souvent présentes dans le pattern morphovariant des ammonites, les hétérochronies ne sont pas une constante systématique, et plusieurs groupes ne montrent pas ce second facteur (en tout cas pas de manière évidente). C'est le cas ici des *Gregoryceras*, des *Tornquistes*, des *Protophites*, et de *Perisphinctes (Otosphinctes) arkelli*.
Le facteur hétérochronique a aussi été mis en évidence en tant que facteur dominant de la variabilité chez *Nigericeras gadeni* (Courville & Crônier, 2003) et pour les *Vascoceras* (Meister, 1989) du Cénomanien supérieur du Nigeria, alors que pour *Aegoceras capricornus* du Lias moyen elle est un facteur annexe (Dommergues et al., 1986, fig. 6). Chez les *Placenticeras* (Klinger & Kennedy, 1989), l'influence des hétérochronies du développement est telle qu'elles peuvent à l'extrême amener l'omission de certains stades ontogéniques.

Le facteur (3), l'effacement secondaire de l'ornementation, n'est pas exclusif des Deshayesitidae et il est aussi connu chez d'autres groupes. C'est le cas par exemple des

Douvilleiceratidae en général et du genre *Douvilleiceras* en particulier (Courville, 2010), ou du genre *Vascoceras* (Courville, 1993). Chez le premier, l'atténuation de l'ornementation peut se manifester dès les diamètres moyens quel que soit le type de morphologie (depuis les formes graciles à ornementation faible jusqu'aux formes robustes hyper-ornées).

Concernant la variation de l'enroulement chez les ammonites hétéromorphes, plusieurs exemples sont connus dans la littérature. Le cas de *Heteroceras emerici* (Barrémien supérieur) est intéressant : Delanoy (1997, p. 55) a montré que cette espèce varie entre les deux pôles à enroulement hétérocône (Fig. 219a – turricone important et pas de partie planispiralée de la coquille avant la hampe) et colchicône (Fig. 219d – turricone petit précédant une importante partie planispiralée avant la hampe), reliés entre eux par tous les intermédiaires (Fig. 219b-c). Ces deux pôles sont respectivement associés d'une part à une ornementation plutôt robuste (morphologie hétérocône – pôle *imericum*), et d'autre part à une ornementation plutôt gracile (morphologie colchicône – pôle *leenhardtii*). Une variation comparable est aussi connue chez *Imerites* (Hemihoplitidae – Barrémien supérieur – Fig. 57).

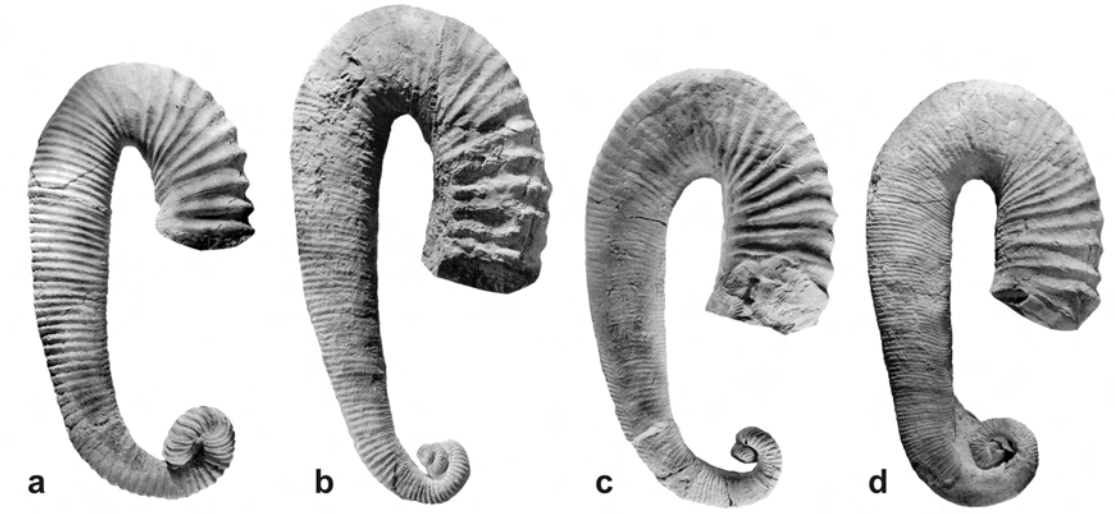


Figure 219. Variabilité intraspécifique de l'ammonite hétéromorphe *Heteroceras emerici* (cf. Delanoy, 1997). A gauche (**a**) est le pôle à enroulement hétérocône (morphologie *imericum* à turricône large et sans partie planispiralée de la coquille avant la hampe, associé à une ornementation robuste) ; et à droite (**d**), pôle colchicône (morphologie *leenhardtii* avec un petit turricône qui précède une portion planispiralée substantielle avant la hampe, associé à une ornementation gracile). Ils sont reliés entre eux par tous les intermédiaires : les morphologies *tardieui* (**b**) et *emerici* (**c**).

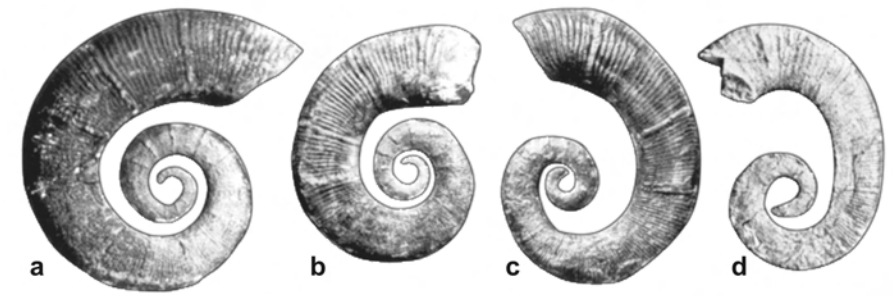


Figure 220. L'enroulement chez *Crioceratites shibaniae* (cf. Ropolo, 1995) est particulièrement variable et passe de manière continue de la morphologie criocône (**a**) à la morphologie tripartite (**d** – spire, hampe et crosse) avec tous les intermédiaires (**b-c**). Mais l'ornementation est très stable d'une morphologie à l'autre, et l'enroulement et l'ornementation semblent indépendantes l'une par rapport à l'autre.

En revanche, chez les Crioceratitidae (Hauterivien) les modalités d'enroulement semblent indépendantes des paramètres ornementaux. Par exemple, chez *Crioceratites shibaniae* (Fig. 220), *C. curnieri* ou *C. majoricensis* (Ropolo, 1995), l'enroulement est particulièrement variable et passe, de manière continue, de la morphologie criocône à la morphologie tripartite (spire, hampe et crosse), mais sans modification de l'ornementation qui reste très stable d'un morphotype à l'autre. A l'opposé, chez *C. loryi* (données inédites) la variation semble à première vue davantage suivre la première loi de Westermann, alors même que les modalités d'enroulement sont plus étroites autour d'une morphologie criocône ou très légèrement subaspinocératique dans de très rares cas (chez les microconques). Le cas des *Anetoceras* / *Erbenoceras* du Dévonien inférieur a été étudié en détail par De Baets et al. (2013). Il a été montré (p. 89) que les spécimens les plus grossièrement ornés sont aussi ceux qui ont la section de tour la plus épaisse, ce qui cadre plutôt en faveur de la première loi de Westermann. Toutefois, les modalités d'enroulement s'en départissent au contraire, puisque ces derniers spécimens sont aussi ceux qui présentent l'enroulement le plus resserré (et à l'inverse les spécimens les plus graciles sont les plus déroulés). Dans le cas de *Gassendiceras alpinum*, même si l'enroulement est variable d'un spécimen à l'autre, voire chez un même individu, il est plus contraint et limité que pour les exemples précédents. Ces exemples donnent l'impression que la variation dans l'ouverture de l'ombilic chez les ammonites monomorphes n'est pas systématiquement soumise aux mêmes facteurs que l'enroulement des coquilles hétéromorphes. Dans le premier cas l'aspect général de la coquille est aussi étroitement soumis aux autres paramètres de constructions (e.g. hauteur de la section), tandis que dans le second cas le déroulement semble souvent (mais pas toujours) plus indépendant des autres aspects.
En conclusion, il n'est pas possible dans l'état actuel des connaissances de généraliser une loi unique concernant les modalités d'enroulement (et de déroulement) des ammonites, qui semblent plutôt répondre à des facteurs différents suivant les cas. Elles peuvent suivre certaines des contraintes imposées par la première loi de Westermann (*H. emerici*, *C. loryi*, et au moins partiellement *G. alpinum*), s'en départir partiellement (*Anetoceras* / *Erbenoceras*), ou s'en détacher totalement (*C. shibaniae*, *C. curnieri*, *C. majoricensis*).

6. En conclusion

Les résultats de ce travail confortent l'importance des lois de Westermann pour expliquer la variabilité intraspécifique chez les ammonites. Elles semblent être la norme pour un grand nombre d'entre elles, ou au moins être prépondérantes, mais elles ne sont pas la seule source de covariation et leur influence doit être relativisée face à d'autres facteurs habituellement peu pris en compte. La covariation apparaît être soumises à plusieurs agents qui reflètent l'expression de mécanismes et de causes différentes, et dont l'action est imbriquée mais pas nécessairement interdépendante. Ici, plusieurs groupes présentent une très forte variabilité continue qui s'organise autour de trois pôles morphologiques qui viennent brouiller le signal émis par l'influence de la première loi de Westermann. Ce type de variabilité tripolaire est présent chez des groupes d'ammonites très différents, ce qui montre bien que même si il n'est pas la norme, il n'est pour autant pas un phénomène marginal isolé. A cette variabilité s'ajoute également des variations hétérochroniques du développement qui peuvent retarder ou accélérer la croissance. Les hétérochronies peuvent à l'extrême dans certains groupes d'ammonites devenir le facteur de covariation dominant et modifier la morphologie générale de la coquille dans des proportions importantes par le décalage, voir l'omission, de certains stades ontogéniques. D'autres facteurs de variabilité sont connus chez les ammonites, en particulier l'atténuation secondaire de l'ornementation, ou les modalités d'enroulement chez les ammonites hétéromorphes. Cette liste n'est pas exhaustive et de nouvelles recherches

prenant en compte le plus de groupes possibles sont nécessaires pour mettre en évidence leurs mécanismes, leurs contraintes, leurs rapports à l'environnement, et leurs interactions qui restent encore mal connues.

Les études paléobiologiques ont montré que la variabilité et le degré de sa prise en compte (ou pas) par les auteurs a une influence particulière sur les conceptions taxinomiques, la biostratigraphie et sur la compréhension des mécanismes évolutifs. De Beats et al. (2013, p. 91) ont défini l'oversplitting par l'érection de nouveaux taxons dont la justification systématique ne peut pas être testée. La production multinomiale qui en découle est la représentation d'une conception typologiste par défaut qui ne repose bien souvent que sur une vision très partielle et tronquée de la population d'origine : on est loin bien entendu dans ces conditions d'une approche paléobiologique. Or le présent travail a montré que la variabilité intraspécifique n'est pas toujours uniforme ou constante d'un groupe à l'autre, ou en tout cas ne répond pas nécessairement aux mêmes facteurs dans des proportions équivalentes. Dans ce cas, établir des unités taxinomiques en ignorant la covariation et ses facteurs dans un groupe donné est contre productif, en particulier lorsque de tels taxons prétendent à être inclus dans des tentatives de reconstructions évolutives qui sont censées servir de base à des classifications à fondement soi-disant phylogénétique dont on voit bien les limites.

REFERENCES

Références

A

Abdi H. & Williams L. J. (2010) Principal component analysis. Computational Statistics 2(4), 433-459.

Aguado R., Company M., Sandoval J. & Tavera J. M. (1997) Biostratigraphic events at the Barremian/Aptian boundary in the Betic Cordillera, southern Spain. *Cretaceous Reserarch*, 18 : 309-329.

Aguirre-Urreta M. B. (1998) The ammonites *Karakashiceras* and *Neoploceras* (Valanginian Neocomitidae) from the Neuquén Basin, West-Central Argentina. *Journal of Paleontology*, 72(1): 39-59.

Amedro F. & Matrion B. (2004a) L'Aptien-Albien du basin de Paris: un nouveau regard à l'aube du XXIieme Siècle. *Bulletin d'Information des Géologues du Basin de Paris*, 41(2) : 3-23.

Amédro F. & Matrion B. (2004b) Les ammonites aptiennes de la bordure orientale du bassin de Paris : un aperçu. *Bulletin de l'Association Géologique Auboise*, 24-25: 75-80.

Andelkovic M. Z. (1966) Amoniti iz Slojeva sa *Aspidoceras acanthicum* Stare Planine (Istocna Srbija). *Palaeontologia jugoslavica*, Zagreb, 6 : 5-135, 107 fig., 5 tab., 31 pl.

Anderson F. M. (1938) Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. *Special Paper of the Geological Society of America*, 16 : 1-339.

Anderson M. J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46.

Arkell W. J. (1927) The corallian rocks of Oxford, Berks and North Wilts. *Phil. trans. Ra. Soc.*, B(216): 67-181.

Arkell W. J. (1934-1948) A monograph of the English Corallian Beds. *Paleontological Society*, London: 420 pp.

Arkell W. J. (1950) A classification of the Jurassic ammonites. *Journal of Palaeontology*, London, 24(3): 354-364.

Arkell W. J. (1952) Jurassic ammonites from Jebel Tuwaiq, Central Arabia. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*, Series B, Biological Sciences, 236, B. 633: 231-313.

Arkell W. J., Kummel B. & Wright C. W. (1957) Mesozoic Ammonoidea. In: Moore R. C. (Ed.), Treatise of Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. *The Geological Society of America and the University Kansas Press*, New York and Lawrence: 80–290.

Arnaud H. (2005) The South-East France Basin (SFB) and its Mesozoic Evolution. *Géologie Alpine*, Grenoble, série « Colloques et excursions », 7 : 5-28.

Arpa C. d' & Meléndez G. (2002) Oxfordian biostratigraphy and ammonite associations from West Sicily: biostratigraphic succession of genus *Gregoryceras* and correlation with Tethyan Perisphinctes scale. *VI International Symposium on the Jurassic System*, Mondello, Sept. 2002. *Revue Italiana de Paleontologia e stratigrafia*.

Arpa C. d' & Meléndez, G. (2002) *Gregoryceras fouquei* (Kilian, 1989), *in* Pavia G., Cresta S. (eds), Revision of Jurassic ammonites of the Gemmellaro Collections. *Quaderni del Museo Geologico "G. G. Gemmellaro"*, 6: 317-319.

Arpa C. d' & Meléndez G. (2004) Oxfordian biostratigraphy and ammonite association from West Sicily: biostratigraphic succession of genus *Gregoryceras* and correlation with Tethyan perisphinctid scale. *Rivista Italiana di paleontologia e stratigrafia*, 110(1) : 255-267.

Ashlock P. D. (1971) Monophyly and associated terms. *Systematic Zoology*, 20: 63-69.

Astier J.-E. (1851) Catalogue déscriptif des *Ancyloceras* appartenant à l'étage Néocomien d'Escragnolles et des Basses-Alpes. *Annales des Sciences Physiques et Naturelles, d'Agriculture et d'Industrie*, Lyon, 3 : 435-456.

Atrops F. (1982) La sous-famille des Ataxioceratinae dans le Kimméridgien inférieur du sud-est de la France; systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. *Documents des Laboratoires de géologie de Lyon*, 83, 463 p., 64 fig., 54 tabl., 45 pl.

Atrops F. & Benest M. (1984) Les formations du Jurassique supérieur du Bou Rheddou au nord de Tiaret (bordure sud-tellienne, Algérie) : âge et milieux de dépôt. *Geobios*, 17 (2) : 207-216.

Atrops F. & Benest M. (1986) Stratigraphie du Jurassique supérieur du Djebel Bechtout au nord-ouest de Tiaret (bordure sud-tellienne, Algérie) ; comparaison avec le Bou Rheddou. *Geobios*, 19 (6) : 855-862.

Atrops F. & Benest M. (1994) Les formations à ammonites du Malm dans le bassin tellien, au nord de Tiaret : leur importance pour les corrélations avec les séries de l'avant-pays de l'Ouest algérien. *Geobios*, MS 17 : 79-91.

Atrops F., Benest M. & Benosman B. (1990) The ammonites zones of the Oxfordian in the Southern border of the Tellian area, near Tiaret (Algeria). 2nd Workshop on the Oxfordian, Basel. Guide Book and Abstracts, p. 4.

Atrops F., Bloos, Busnardo R., Cariou E., Dietl, Combemorel, Contini, Dommergues P., Elmi S., Gabilly J., Geyssant, Guerin-Franiatte, Hanzpergue P., Joly, Le Hegarat, Mangold, Marchand D., Mattei, Pavia, Rioult & Vincent (1994) Révision critique de la Paléontologie Française. Vol. 1 : Céphalopodes jurassiques, 340 p., 90 pl. *Masson édit.*.

Atrops F., Enay R. & Meléndez G. (1993) Joint meeting of the Oxfordian and Kimmeridgian Working Groups ; Warsaw, 7-12 September 1992. *Acta Geologica Polonica*, 43(3-4).

Autran G. & Delanoy G. (1987) Mise en évidence d'un niveau à ammonites aptiennes dans la basse vallée du Var (Alpes-Maritimes, France). Conséquences paléogéographiques. *Géobios*, 20 : 415-422.

Avram E. (1995) Lower Cretaceous (Valanginian-Early Aptian) ammonite succession in the Svinița region (SW Rumania). *Géologie Alpine*, H.S. 20 (1994) : 113-167.

Avram E. (1999) The ammonites of the familly Pulchellidae Hyatt, 1903 (Ammonitina) in Romania. *Acta Palaeont. Romaniae*, 2 : 15-26.

Azéma J. (1977) Etude géologique des zones externes des Cordillères bétiques aux confins des provinces d'Alicante et de Murcie (Espagne). *Thèse Doctorat ès Sciences, université P. et M. Curie*, Paris, 393 p.

B

Balusseau B. & Cariou E. (1982) Sur l'âge des séries du Jurassique moyen et supérieur du Djebel Zaress (Tunisie). *Geobios*, 16 (1): 117-123.

Bantz H. U. (1970) Der Fossilinhalt des Treuchtlinger Marmors (Mittleres Unter-Kimmeridge) der südlichen Frankenalb. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, Erlangen, 82, 86 p.

Baraboshkin E.J. (2004) The Lower Cretaceous ammonite zonal standard of the Boreal Realm. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*, 79(5): 44-68 [in Russian].

Baron E. J., Harrison C. G. A. Sloan, J. L. & Hay W. W. (1981) Paleogeography, 180 million years ago to the present. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 74 (2) : 443-470.

Barthel K. W., Cediel F., Geyer O. F. & Remane, J. (1966) Der subbetische Jura von Cehegin (Provinz Murcia, Spanien). *Mittheilungen Bayerische Staatssammlung Paläontologische und historische Geologie*, 6: 167-211.

Baudouin C., Bert D. & Boselli P. (2012) Preview on the ontogeny, variability and dimorphism of the genera Tarameliceras and Streblites (Ammonoidea) of the Acanthicum Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France). in Bert D. & Bersac S. (Eds.).- *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia* : 82, 19-21.

Baudouin C., Boselli P. & Bert D. (2011) The Oppeliidae of the Acanthicus Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France): ontogeny, variability and dimorphisme of the genera *Taramelliceras* and *Streblites* (Ammonoidea). *Revue de Paléobiologie*, 30(2) : 619-684.

Baudrimont A. F. & Dubois P. (1977) Un bassin Mésogéen du domaine péri-alpin : le Sud-Est de la France. *Bulletin du Centre de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, 1 : 261-208.

Beaudoin J. (1851) Description de quelques espèces fossiles particulières du sous-groupe inférieur du « groupe Kelloway-Oxfordien du Chatillonais ». *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 2, t. 8, p. 582-601, pl. X.

Benetti A. (1977) Note biostratigrafiche sul Giurassico del « Covolo di Camposilvano » nei Monti Lessini Veronesi. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta geologica*, 54 : 227-245.

Benosman B. (1990) Le Jurassique supérieur de la région de Tiaret (Algérie) : Stratigraphie et faune d'ammonites. *Thèse de Doctorat, université Cl. Bernard-Lyon 1*, 1-204 (inédit).

Berkemer F. & Hölder H. (1959) Ammoniten aus dem Oberen Weissen Jura Suddeutschland. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, Hannovre, 35, 135 p., 89 fig., 27 pl.

Bersac S. & Bert D. (2012) Ontogenesis, variability and evolution of the Lower Greensand Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Cretaceous, Southern England): reinterpretation of literature data; taxonomic and biostratigraphic implications. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 27 : 197-270.

Bersac S. & Bert D. (2012) Variability and evolution of the Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Aptian, Lower Cretaceous) from Southern England. in Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82: 7-10.

Bersac S., Bert D. & Delanoy G. (2010) Description, biostratigraphie et interprétation des séries condensées du Crétacé inférieur de la Montagne de Ruth, à l'extrémité sud orientale de l'Arc de Castellane (Alpes-Maritimes, S-E. de la France). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 25 : 1-17.

Bersac S., Bert D. & Matrion B. (2012) Revision of Deshayesites deshayesi: taxonomic and biostratigraphic consequences. in Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82: 11-12.

Bert D. (2003) Étude de *Protophites vannii* sp. nov. (Ammonoidea), sous-zone à Cardioceras vertebrale, Oxfordien moyen et évolution du genre *Protophites* Ebray, 1860. *Riviera Scientifique*, 87 : 69-84.

Bert D. (2004a) Les Ammonitina de l'Oxfordien moyen (zone à *Perisphinctes plicatilis*, sous-zone à *Cardioceras vertebrale*) de Bézaudun-les-Alpes et révision du genre *Gregoryceras* Spath. *DSER*, Dijon (inédit) : 231 p.

Bert D. (2004b) Révision, étude systématique et évolution du genre *Gregoryceras* Spath, 1924 (Ammonoidea, Oxfordien). *Annales du Muséum Histoire Naturelle de Nice*, 19 : 1-183.

Bert D. (2006) Sur quelques Céphalopodes de la collection Sipp. *Minéraux et Fossiles, Cedim*, Paris, 350: 24-39.

Bert D. (2008) Etude de *Paraspidoceras colloti* Zeiss, 1962 (Aspidoceratidae Zittel, 1895, Ammonitina) au sommet de la sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) du Sud-Est de la France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 27(2) : 335-356.

Bert D. (2009) Description de *Artareites landii* nov. (Ammonoidea) du Barrémien supérieur de Majastre (Sud-Est de la France) et discussion sur les Helicancylidae Hyatt, 1894. *Annales de Paléontologie*, 95(3): 139-163.

Bert D. (2009) Discussion, evolution and new interpretation of the *Tornquistes* Lemoine, 1910 (Pachyceratidae, Ammonitina) with the example of the Vertebrale Subzone sample (Middle Oxfordian) of southeastern France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 28(2): 471-489.

Bert D. (2012) Les ammonites du niveau Paquier (Albien basal, Crétacé inférieur) du Sud-Est de la France. *Fossiles*, 12: 4-25.

Bert D. (2012) Phylogenetic relationships among the Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea, Upper Barremian).- in Bert D. & Bersac S. (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82: 17-18.

Bert D. (2012) The Upper Barremian pro parte of the Angles stratotype (SE France). in Bert (D.) & Bersac (S.) (Eds.). *Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia*, 82: 3-6.

Bert D. & Bersac S. (2013) Evolutionary patterns – tested with cladistics – and processes in relation to palaeoenvironments of the Upper Barremian genus *Gassendiceras* (Ammonitina, Lower Cretaceous).- *Palaeontology*, 56(3): 631-646.

Bert D. & Bonnot A. (2004) Etude paléobiologique d'une population d'*Euaspidoceras davouxi* sp. nov. (Apidoceratidae Zittel, 1895, Ammonitina) du sommet de la sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) dans le sud-est de la France. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(1) : 81-98.

Bert D. & Delanoy G. (2000) Considérations nouvelles sur quelques représentants barrémiens de Pulchelliidae Douville, 1890 et des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 15 : 63-89.

Bert D. & Delanoy G. (2009) *Pseudoshasticrioceras bersaci* nov. sp. (Ammonoidea, Gassendiceratinae), and new ammonite biohorizon for the Upper Barremian of southeastern France. *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest : Article 2009/02 (CG2009_A02).

Bert D. & Enay R. (2004) Les Gregoryceras (Ammonitina, Oxfordien moyen) de la Cluse de Chabrières (sud-est de la France) : étude paléobiologique et nouvelles interprétations. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(2) : 441-461.

Bert D., Bersac S., Delanoy G. & Canut L. (2013) Paleontology, taxonomic revision and variability of some species of the genus *Gassendiceras* Bert et al., 2006 (Ammonitina, Upper Barremian) from southeastern France.- *Acta Geologica Polonica*, 63(3): 355-397.

Bert D., Busnardo R., Delanoy G. & Bersac S. (2010) Problems in the identity of *"Crioceras" barremense* Kilian, 1895, (Ancyloceratida, Upper Barremian), and their proposed resolution.- *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest, Article 2010/01 (CG2010_A01).

Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2006) Descriptions de représentants nouveaux ou peu connus de la famille des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Barrémien supérieur, Sud-Est de la France) : conséquences taxinomiques et phylétiques. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 21 : 179-253.

Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2008) Nouveaux biohorizons et propositions pour le découpage biozonal ammonitique du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Article 2008/03 (CG2008_A03).

Bert D., Delanoy G. & Bersac S. (2011) The Dichotomus Horizon: a new biochronologic unit of the Giraudi Zone of the Upper Barremian of southeastern France, and considerations regarding the genus *Imerites* Rouchadze (Ammonoidea, Gassendiceratinae).- *Carnets de Géologie - Notebooks on Geology*, Brest : Article 2011/01 (CG2011_A01).

Bert D., Delanoy G. & Canut L. (2009) L'origine des *Imerites* Rouchadze, 1933 : résultat d'une innovation chez les Gassendiceratinae Bert, Delanoy & Bersac, 2006 (Ammonoidea, Ancyloceratina).- *Annales de Paléontologie* : 95, 21-35.

Bert D., Enay R. & Atrops F. (2009) Les *Gregoryceras* (Ammonitina) de l'Oxfordien moyen terminal et supérieur téthysien : révision systématique, biostratigraphie et évolution.- *Géobios* : 42, 451-493.

Bert D., Marchand D., Gygi R. A. & Delanoy G. (2003) *Gregoryceras defayi* sp. nov. et *Gregoryceras tenuisculptum* Gygi 1977 : deux espèces successives de la sous-famille des Peltoceratinae Spath, 1924 (Ammonitinae, Aspidoceratidae Zittel, 1895) de l'Oxfordien moyen. -*Eclogae Geologicae Helveticae* : 96, 475-493.

Besnosov N. V. & Michailova I.A. (1983) The evolution of the Jurassic-Cretaceous ammonoids. *Dokl. akad. Nauk. SSSR*, 269: 733-737 [in russian].

Besnosov N. V. & Michailova I.A. (1991) The higher taxa of Jurassic and Cretaceous Ammonitida. *Paleontological Journal*, 25: 1-19.

Bodin S., Fiet N., Godet A., Matera V., Westermann S., Clément A., Janssen N. M. M., Stille P. & Föllmi K. B. (2009) Early Cretaceous (late Berriasian to early Aptian) palaeoceanographic change along the northwestern Tethyan margin (Vocontian Trough, southeastern France): $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and Sr-isotope belemnite and whole-rock records. *Cretaceous Research*, 30, 1247-1262.

Bodin S., Godet A., Adatte Th. & Föllmi K.B. (2005) Paleoceanographic and paleoclimatic changes of the northern tethyan realm during the Hauterivian-Barremian: New insight from the Angles section (SE Fance). *Géologie Alpine*, Grenoble, série « Colloques et excursions », 7, 138-146.

Bogdanova T. N. (1977) About some Deshayesites from Western Turkmenia. Ezhegondik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva. Volume 19, 46-69 [in Russian].

Bogdanova T. N. (1979) Ammonites from the Deshayesitidae Family in Turkmenistan. Transactions of the XIX Session of Paleontological Society. Plankton and Pelagic Organic Life in the Earth's Evolution. Nauka, Leningrad, 152–169 [in Russian].

Bogdanova T. N. (1983) *Deshayesites tuarkyricus* Zone - the lower zone of the Aptian in Turkmenia. Ezhegondik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva. Volume 26, 128-147 [in Russian].

Bogdanova T. N. & Hoedemaeker P. J. (2004) Barremian-Early Albian Deshayesitidae, Oppeliidae, Desmoceratidae and Silesitidae of Colombia. Scripta Geologica, Leiden. Volume 128, 183-313.

Bogdanova T. N. & Mikhailova I. A. (1999) Origin and evolution of the family Deshayesitidae (Ammonoidea). Paleontological Journal, Moscow. Volume 33, n°5, 522-529.

Bogdanova T. N. & Mikhailova I. A. (2004) Origin, evolution and stratigraphic significance of the superfamily Deshayesitaceae Stoyanow, 1949. *Bulletin de I'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 74: 189-243.

Bogdanova T. N. & Prozovsky V. A. (1999) Substantiation of the Barremian/Aptian boundary. Scripta Geologica, Leiden. Special Issue numero 3, 45-81.

Bonnot A. & Gygi R. A. (2001) Les Euaspidoceratinae (Ammonitina, Aspidoceratidae) de la zone à Transversarium (Oxfordien moyen) de Suisse septentrionale (cantons d'Argovie et de Schaffhouse). *Eclogae geol. Helv*. 94 (2001), p. 427-445.

Bonnot A. (1995) Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. *Thèse 3ème cycle*, Dijon (unpublished), 537 p., 15 pl.

Bonnot A., Boursicot P.-Y., Ferchaud P. & Marchand D. (2008) Les Pseudoperisphinctinae (Ammonitina, Perisphinctidae) de l'horizon à Leckenbyi (Callovien supérieur, zone à Athleta) de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire, France) et description d'une nouvelle espèce, *Choffatia isabellae*. Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest. Article 2008/05 (CG2008_A05), 27 p.

Bonnot A., Marchand D. & Garcia J.-P. (1992) Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France). II. La coupe type de Saulx-le-Duc. Interprétation biostratigraphiquc. *Bull . .l'ci. Bourg* .. 45: 49-60.

Bouillin J.-P. (1986) Le bassin maghrébin : une ancienne limite entre l'Europe et l'Afrique à l'ouest des Alpes. Bulletin de la Société géologique de France, (8), 2/4: 547-558.

Bourseau J.-P. (1977) L'Oxfordien moyen à nodules des "Terres Noires" de Beauvoisin (Drôme) (Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie ; milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 15: 116 p.

Bourseau J.-P., Charvet J. & Enay R. (1979) Faune oxfordienne dans les Dinarides internes au nord de Sarajevo (Bosnie orientale, Yougoslavie). *Géobios*, Villeurbanne, 12(1): 123-131.

Branger P., Nicolleau Ph. & Vadet A. (1995) Les ammonites et les oursins de l'Oxfordien du Poitou (faciès à spongiaires de l'Oxfordien moyen et supérieur). *Musées de la Ville de Niort*, A.P.G.P. Poitou-Charante Vendée, 149 p., 33 pl..

Bréhéret J. G. (1997) L'Aptien et l'Albien de la Fosse vocontienne (des bordures au bassin): évolution de la sédimentation et enseignement sur les évènements anoxiques. *Publications de la Société Géologique du Nord*, Lille, 25, 634 p.

Bremer K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.

Brinkmann R. (1929) Monographie der Gattung *Kosmoceras*. Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Mathematisch-Physikalische Klasse, Neue Folge. Volume 13, 249 p.

Brochwicz-Lewinski W. (1976) Oxfordian of the Czestochowa area. I, Biostratigraphy. Bulletin of Academy of polish Sciences, Warsaw, 24 (1) : 37-46.

Brochwicz-Lewinski W. (1981) Early Oxfordian Perisphinctids of the Czestochowa area; their stratigraphic value. Bulletin of Academy of polish Sciences, 28 (4), 233-242.

Brummitt R. K. (2006) Am I a bony fish? *Taxon*, 55, 268-269.

Buckman S. S. (1887-1907) A monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series. *Palaeontographical Society*, London, 262, 1−456.

Buckman S. S. (1909-1930) Yorkshire Type Ammonites. *Wheldon et Wesley édit*., London, vol. 1-7, texte et 790 pl., 300 p.

Bulot L. G. (1990) Evolution des Olcostephaninae (Ammonitina, Cephalopoda) dans le contexte paleo-biogéographique du Crétacé inférieur (Valanginien-Hauterivien) du Sud-Est de la France. *D.S.E.R. Univ. Bourgogne, inédit*.

Burckardt C. (1925) Faunas del Aptiano de Nazas (Durango). Boletin del Instituto Geologico de Mexico. Tome 45, 1-71.

Busnardo R. & Cotillon P. (1964) Stratigraphie du Crétacé inférieur dans la région des gorges du Verdon (Basse-Alpes et Var).- *Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, fascicule 8, p. 321-322.

Busnardo R. (1965) Le stratotype du Barrémien. Lithologie et macrofaune. In : Colloque sur le Crétacé inférieur (Septembre 1963, Lyon). *Mémoires du Bureau des Recherches Géologiques et Minières*, Orléans, 34, 101−116.

Busnardo R. (1965) Rapport sur l'étage Barrémien *in* Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre 1963). *Mémoire du Bureau des Recherches Géologiques et Minières*, Orléans, 34, pp. 161-169.

Busnardo R. (1984) Ammonites *in* Chapitre Crétacé inférieur. Synthèse géologique du Sud-Est de la France *Mémoire du Bureau des Recherches Géologiques et Minières*, Orléans, 125 : 292-294.

C

Callomon J. H. (1960) New sections in the Corallian Beds around Oxford, and the subzones of the P1icati1is zone. *Proc. Geol. Assoc.*, London, 71 (2): 177-208.

Callomon J. H. (1963) Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Transaction Leicester Literature Philosophical Society*, n° 57, p. 21-56, 1 pl.

Callomon J. H. (1981) Dimorphism in ammonoids. *In*: House M. R. & Senior J. R. (Eds.). The Ammonoidea. *The Systematics Association*, Academic Press, Spec. Publ., 18: 257-273.

Callomon J. H. (1985) A brief introduction to bio- and chronostratigraphy. *UCL.*, 13 p.

Campana A. Del (1905) Fossili del Giura superiore di Sette Communi in Provincia di Vicenza. *Instituto di studi superiori, sezione: scienze fisiche e naturali*, Firenze, n° 23, 137 p., 19 fig., 7 pl.

Canavari M. (1896) La fauna degli strati con *Aspidoceras acanthicum* di M. Serra presso Camerino. *Palaeontographia Italica*, Pisa, vol. 2, 28 p., 14 fig., 6 pl.

Canerot J., Cugny P., Peybernès B., Rahhali I., Rey J. & Thieuloy J.-P. (1986) Comparative study of the Lower and Mid-Cretaceous sequences on different Maghrebian shelves and basins - Their place in the evolution of the North African Atlantic and Neotethysian margins. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Amsterdam. Volume 55, 213-232.

Caracuel J. E., Olóriz F., Tovar-Rodríguez F. J. (2000) Oxfordian Biostratigraphy from the Lugar Section (External Subbetic, Southern Spain). Georesearch Forum, 6, 55-64.

Cariou E. (1966) Les faunes d'ammonites et la sédimentation rythmique dans l'Oxfordien supérieur du seuil du Poitou. *Travaux de l'Institut de Géologie et d'Anthropologie Préhistorique*, Faculté des Sciences de Poitiers, 7, 47-67.

Cariou E. & Hantzpergue P. Coord. (1997) Biostratigraphie du jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Mémoire 17, 421 p., LXXIX tab., 6 text-fig., 42 pl., *Elf édit*..

Cariou E. & Meléndez G. (1990) A modified perisphinctid zonation for the Middle Oxfordian of Southern Europe, Submediterranean Province. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 2, 129-151.

Cariou E., Enay R., Atrops F., Hantzpergue P., Marchand D., Rioult M. (1997) 9. Oxfordien. In : Groupe Français d'Etude du Jurassique : Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. E. Cariou et P. Hantzpergue (coord.). Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production, mémoire n°17, 79-86, tab. 9-10, pl. 21-22.

Cariou E., Meléndez G., Branger P. (1991) Définition d'une échelle biochronologique fine pour une zone d'ammonites de l'Oxfordien moyen : zone à Transversarium (province subméditerranéenne). Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 313 (2), 703-708.

Caron M., Rioult M. & Royant G. (1971) Position stratigraphique de la « croûte phosphatée » et des « calcschistes planctoniques » dans le versant méridional de l'Armetta (Alpes ligures). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 272D, p. 704-706.

Casey R. (1959) A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand - Part I. Palaeontographical Society : 1-44.

Casey R. (1960) A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand - Part II. Palaeontographical Society : 45-118.

Casey R. (1961a) The stratigraphical palaeontology of the Lower Greensand. Palaeontology, London. Volume 3, 487-621.

Casey R. (1961b) A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, part III. Palaeontographical Society, London. 119-216.
Casey R. (1962) A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, part IV. Palaeontographical Society, London. 217-288.
Casey R. (1963) A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, part V. *Palaeontographical Society*: 289-398.
Casey R. (1980) A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, part IX. *Palaeontographical Society*: 633-660.
Casey R., Bayliss H. M. & Simpson M. I. (1998) Observations on the lithostratigraphy and ammonite succession of the Aptian (Lower Cretaceous) Lower Greensand of Chale Bay, Isle of Wight, UK. *Cretaceous Research*, 19: 511-535.
Cecca F. & Landra G. (1994) Late Barremian-Early Aptian ammonites from the Maiolica Formation near Cesana Brianza (Lombardy Basin, Northern Italy). Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 100, 3 : 395-422.
Cecca F. & Savary B. (2007) Palaeontological study of Middle Oxfordian-Early Kimmeridgian (Late Jurassic) ammonites from the Rosso Ammonitico of Monte Inici (north-western Sicily, Italy). Geodiversitas, 29 (4), 507-548.
Cecca F., Dhondt A. V. & Bogdanova T. N. (1999) The Aptian stratigraphy in Southern Tuarkyr (NW Turkmenistan, Central Asia). Rivista Italiana de Paleontologia et Stratigrafia. Volume 105, n°3, 377-396.
Chaline J. & Marchand D. (2002) Les merveilles de l'évolution. *Editions Universitaires de Dijon*, collection Sciences, 268 p.
Chandler R. & Callomon J. H. (2009) The Inferior Oolite at Coombe Quarry, near Mapperton, Dorset, and a new Middle Jurassic ammonite faunal horizon, Aa-3b, *Leioceras comptocostosum* n. biosp. in the Scissum Zone of the Lower Aalenian. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society* 130, 99-132.
Charpy N. (1976) Le genre *Pachyceras* (Ammonitina, Pachyceratidae, Callovien supérieur à Oxfordien moyen) – Systématique, phylogénie, paléobiologie, stratigraphie. *Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne* (unpublished), Dijon: 160 p.
Charpy N. & Thierry J. (1977) Dimorphisme et polymorphisme chez *Pachyceras* Bayle (Ammonitina, Stephanocerataceae) du Callovien supérieur (Jurassique moyen). *Haliotis*, 6: 185-218.
Checa A. & Sequeiros L. (1990) New data on the Lower Oxfordian from the Subbetic zone (Betic Range, SE Spain). Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ), 2, 153-160.
Choffat P. (1893) Description de la faune jurassique du Portugal - classe des céphalopodes. Première série - ammonites du Lusitanien de la contrée de Torres-Vedras. *Direction des Travaux Géologiques du Portugal*, Lisbonne, 82 p., 19 pl.
Colin P.-Y., Courville Ph., Loreau J.-P., Marchand D. & Thierry J. (1999) Séries condensées et indice de préservation d'unité biostratigraphique : exemple de l'ennoiement de la plate-forme nord-bourguignonne (France) au Callovo-Oxfordien. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, Sciences de la Terre et des planètes, 328: 105-111.
Collignon M. (1959) Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. *Fasc. IV, Argovien-Rauracien. Serv. Géol. Madagascar*, Tananarive, 95 pl..
Collignon M. (1962) Atlas des fossiles caractèristiques de Madagascar. Fascicule IX: Aptien. Editions du Service Géologique, Tananarive. 64 p.
Collot L. (1917) Les Aspidoceras des couches à minerai de fer de la Côte d'Or. *Bulletin de la Société géologique de France*, (4) 17 : 3-9.
Colmenero J. R., Lillo J. & Manera C. (1974) Contribución al conocimiento geológico de la sierra de Crevillente y sus alrededores (Alicante). Estudios Geológicos, 30, 253-269.
Company M., Sandoval J. & Tavera J. M. (1995) Lower Barremian ammonite biostratigraphy in the Subbetic Domain (Betic Cordillera, southern Spain).- *Cretaceous Research*, 16, p. 243-256.
Company M., Sandoval J. & Tavera J. M. (2004) El Barremiense de Foncalent y l'Alcoraia (Alicante). *Geotemas*, Madrid, 7, pp. 217-221.

Company M., Sandoval J., Tavera J. M., Aoutem M. & Ettachfini M. (2008) Barremian ammonite faunas from the western High Atlas, Morocco - biostratigraphy and palaeobiogeography.- *Cretaceous Research*, 29, p. 9-26.

Conte G. (1989) Fossiles du plateau d'Albion.- *Alpes de Lumière*, 99, p. 1-72.

Coquand H. (1862) Sur la convenance d'établir dans le groupe inférieur de la formation crétacée un nouvel étage entre le néocomien proporement dit (couches à *Toxaster complanatus* et à *Ostrea couloni*) et le néocomien supérieur (étage urgonien d'Alc. d'Orbigny). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 19(2) : 531-544.

Corroy G. (1925) Le Néocomien de la bordure orientale du Bassin de Paris. *Ph. D. thesis*, Imprimerie J. Coubé & Fils, 334 p.

Cotillon P. (1971) Le Crétacé inférieur de l'Arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var, stratigraphie et sédimentologie.- *Mémoires du B.R.G.M.* , n°68, p. 1-313.

Cotillon P. (1985) Hauts-fonds de la marge Nord Est provençale au Crétacé inférieur. Un exemple de contrôle tectonique et bathymétrique. *Bulletin de la Section des Sciences*, IX, p. 25-38.

Cotillon P. (2010) Sea bottom current activity recorded on the southern margin of the Vocontian basin (southearn France) during the lower Aptian. Evidence for a climatic signal. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 181 (1) : 3-18.

Cotillon P., Banvillet M., Gaillard Ch., Grosheny D. & Olivero D. (2000) Les surfaces à Rhizocorallium de l'Aptien inférieur sur la bordure méridionale du Bassin vocontien (France, SE), marqueurs de dynamiques locales ; leurs relations avec un évènement anoxique global. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 171(2), p. 229-238.

Cottreau J. (1927) Types du prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny - II. *Annales de Paléontologie*, Paris, 16(2-3): 101-132.

Cottreau J. (1937) Types du Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny.- *Annales de Paléontologie*, tome 26, fascicule 1-2, p. 17-48.

Courville Ph. (1993) Les formations marines et les faunes d'ammonites cénomaniennes et turoniennes (Crétacé supérieur) dans le Fossé de la Bénoué (Nigéria). Impacts des facteurs locaux et globaux sur les échanges fauniques à l'interface Téthys / Atlantique Sud. Inedited PhD., Université de Dijon, pp. 360.

Courville Ph. (2011) Caractères ornementaux, disparité et diversité chez les Ammonitina : exemple des Kosmoceratinae (Stephanoceratoidea), Callovien moyen et supérieur (Jurassique moyen, Bassin parisien). Comptes Rendus Palevol 10, 155-170.

Courville Ph. & Bonnot A. (1998) Faunes ammonitiques et biochronologique de la zone à Athleta et de la base de la zone à Lamberti (Callovien supérieur) de la Côte de Meuse (France) - Intérêts des faunes nouvelles d'Aspidoceratidae. *Revue Paleobiol.*, Genève 17 (2): 307-346.

Courville Ph. & Colin P.-Y. (1997) La série du Callovien et de l'Oxfordien de Veuxhaulles (Châtillonais, Côte d'Or) : problèmes de datation, de géométrie et de paléoenvironnements dans une série condensée. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, Dijon, 49: 29-43.

Courville Ph. & Crônier C. (2003) Les hétérochronies du développement: un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de *Nigericeras*, Ammonitina du Crétacé supérieur africain. *Comptes Rendus Palevol*, Paris. Volume 2, 535-546.

Courville Ph. & Crônier C. (2003) Les hétérochronies du développement : un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de *Nigericeras*, Ammonitina du Crétacé supérieur africain. *Comptes Rendus Palevol* 2, 535–546.

Courville Ph. & Crônier C. (2005) Diversity or disparity in the Jurassic (Upper Callovian) genus *Kosmoceras* (Ammonitina): a morphometric approach. *Journal of Paleontology*, 79, 5, p. 944-953, 8 fig.

Courville Ph. & Lebrun P. (2010) L'Albien (Crétacé) de la region de Troyes (Aube) et ses ammonites : Hoplitidae et Douvilleiceratidae. Fossiles 4, 4-30.

Courville Ph., Thierry J. & Cariou E. (1998) Modalités évolutives du genre *Bullatimorphites* (Ammonitina) au Bathonien-Callovien (Jurassique moyen) en Europe occidentale. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, Sciences de la Terre et des planètes, 328 : 59-65.

D

Dacqué E. (1934) Wirbellose des Jura. *In* Gürich, G. (Ed.), *Leitfossilien*, Berlin, 522 p., 48 pl.

Dagys A. S. & Weitschat W. (1993) Extensive intraspecific variation in a Triassic ammonoid from Siberia. Lethaia 26, 113-121.

Dardeau G. (1983) Le Jurassique des Alpes-Maritimes (France). Stratigraphie, paléogéographie, évolution du contexte structural à la jonction des dispositifs dauphinois, briançonnais et provençal. *Thèse Doct. Sci. Univ. Nice*, 391 p.

Dardeau G. (1987) Inversion du style tectonique et permanence des unités structurales dans l'histoire mésozoïque et alpine du basin des Alpes-Maritimes, partie de l'ancienne marge passive de la Téthys. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t.305 II, p. 483-486.

Dardeau G. & Graciansky P. de (1990) Halocinèse et rifting dans les Alpes-Maritimes (France). *Bulletin du Centre de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, 14(2) : 443-464.

Dardeau G. & Marchand D. (1979) Les influences mésogéennes et boréales dans le Dogger et le Malm (Oxfordien) des Alpes-Maritimes. *Septième Réunion Annuelle des Sciences de la Terre*, Lyon, Avril, 1979.

Dardeau G. & Marchand D. (1982) L'Oxfordien dans les Alpes-Maritimes : faciès, faunes et contrôle structural. *Géologie Méditerranéenne*, t. IX, p. 43-50.

Dardeau G., Gauthier H., Marchand D. & Montenat C. (1980) Le Dogger et la base du Malm dans la partie Est de l'Arc de Castellane (Région d'Aiglun—Alpes-Maritimes). Précisions stratigraphiques, paléogéographiques et paléobiologiques. *Géologie Méditerranéenne*, t. VII, n° 3, p. 217-222.

Davis R. A., Landman N. H., Dommergues J.-L., Marchand D. & Bucher H. (1996) Mature modification and dimorphism in Ammonoid Cephalopods. In: Landman, N. H., Tanabe, K., Davis, R. A. (Eds.), Ammonoid paleobiology. Plenum Press, Topics in Geobiology 13, 464-539.

Dayrat B. (2005) Ancestor-descendant relationships in the reconstruction of the Tree of Life. *Paleobiology*, 31, 347-353.

De Baets K., Klug Ch., Monnet C. (2013) Intraspecific variability through ontogeny in early ammonoids. Paleobiology 39(1), 75-94.

Debrand-Passard S. (1982) Le Jurassique supérieur du Berry. *Mém. Bur. Rech. géol. min. 119*, p. 1-225.

Delamette M. (1988) Relation between the condensed Albian deposits of the Helvetic domain and the oceanic current-influenced continental margin of the N Tethys. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 8 IV 5, p. 739-745.

Delamette M. (1990) Aptian, Albian and Cenomanian microbialites from the condensed phosphatic deposits of the Helvetic shelf, Western Alps. *Eclogae Geologicae Hevetiae*, Basel, 83(1), p. 99-121.

Delance J.-H., Marchand D & Menot J.-C. (1982) Stratigraphie et Paléogéographie de l'Oxfordien du Nivernais. 1) La coupe type de Pont-St-Ours. *Bull. sci. Bourg*., t. 35, fasc. 2, p. 87-100, 2 pl..

Delanoy G. (1990) *Camereiceras gen. nov*. (Ammonoidea, Ancyloceratina) du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Géobios*, 23 (1) : 71-93.

Delanoy G. (1990) Données nouvelles sur l'espèce-index *Hemihoplites feraudianus* (d'Orb., 1841) (Ammonoidea, Ancyloceratina). Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 310, série II : 661-666.

Delanoy G. (1990) Précisions nouvelles sur *« Emericiceras » collignoni* Thomel (Ammonoidea) et proposition d'un nouveau schéma zonal dans le Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 311, II, pp. 259-264.

Delanoy G. (1992) Les ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent de l'Escarène (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, 9 : 1-148.

Delanoy G. (1995) About some significant ammonites from the Lower Aptian (Bedoulian) of the Angles-Barrême-Castellane area (SE France) *in* Cecca F. (ed.) Proceeding of 3rd Workshop on Early Cretaceous Cephalopods. Memorie descriptive della Carta Geologica d'Italia. Volume LI, 65-101.

Delanoy G. (1995) Les zones à Feraudianus, Giraudi et Sarasini du Barrémien supérieur de la région stratotypique d'Angles-Barrême-Castellane (Sud-Est de la France). *Géologie Alpine*, Grenoble, Mém. HS, 20 (1994), pp. 279-319.

Delanoy G. (1997a) Biostratigraphie des faunes d'Ammonites à la limite Barrémien-Aptien dans la région d'Angles-Barrême-Castellane. Etude particulière de la Famille des Heteroceratidae (Ancyloceratina, Ammonoidea). *Annales Muséum Histoire Naturelle de Nice*, 12, pp. 1-270

Delanoy G. (1997b) Biostratigraphie haute résolution du Barrémien supérieur du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 325, pp. 689-694.

Delanoy G. (1998) *Pseudoshasticrioceras* gen. nov. : un nouveau genre d'ammonite hétéromorphes du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France.- *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, tome 13, p. 431-439.

Delanoy G. & Bert D. (2006) Nouvelles unités taxinomiques de la famille des Heteroceratidae Spath, 1924. *Annales Muséum Histoire Naturelle de Nice*, 21, pp. 255-295.

Delanoy G. & Bulot L. G. (1990) Révision des types et figures des collections Matheron et Reynes. 3. genres *Acrioceras*, *Heteroceras*, *Kutatissites* et *Pseudocrioceras* (Ancyloceratina, Cephalopoda).- *Mésogée*, 50, p. 15-21.

Delanoy G. & Busnardo R. (2007) *Anglesites gen. nov*. (Ammonoidea, Ancyloceratina), un nouveau genre d'ammonites hétéromorphes du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France, *Geobios*, Lyon, 40 (6) pp. 801-807.

Delanoy G. & Ebbo L. (2000) Une nouvelle espèce d'*Heteroceras*: *H. mascarelli* sp. nov. (Ancyloceratina, Ammonoidea) dans le Barrémien supérieur du S-E de la France. *Annales Muséum Histoire Naturelle de Nice*, 15, pp. 1-17.

Delanoy G. & Féraud P. (1995) On the genus *Spinocrioceras* Kemper, 1973 (Ammonoidea, Ancyloceratina). *Geol. Jb*., 141 : 201-223.

Delanoy G. & Magnin A. (1994) Evolution de l'enroulement des ammonites hétéromorphes avec les événements marins. *Comptes Rendu à l'Académie des Sciences*, Paris, 318, Série II, 843-848.

Delanoy G., Baudouin C., Gonnet R. & Bert D. (2008) Sur les faunes d'ammonites (Crétacé inférieur) du niveau glauconieux de la carrière des Trois-Vernes, près de Crest (Drôme, Sud-est de la France). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 23, 11−65.

Delanoy G., Madou E., Penagé E., Baraterro X. & Lhaumet G. (2009) *Taxyites* nov. un nouveau genre d'ammonite hétéromorphe de l'Aptien inférieur du Sud-Est de la France (Ammonoidea, Ancyloceratina). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice, 23 : 1-9.

Delanoy G., Ropolo P., Magnin A., Autran G., Poupon A. & Gonnet R. (1995) Sur le dimorphisme chez les Ancyloceratina (Ammonoidea) du Crétacé Inférieur. Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris, 321, IIa : 537-543.

Delsol M. (1977) Embryogenesis, Morphogenesis, Genetics and Evolution. *In* Hecht, M.K., Goody, P.C. and Hecht, B.M. (eds). *Advensed Study Institutes Series*, 14, 120-138.

Dimitrova N. (1967) Les fossiles du Bulgarie - IV Crétacé inférieur, Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). *Académie Bulgare des Sciences*, 1−428.

Disler C. (1941) Stratigraphischer führer durch die geologischen formationen im gebiet zwischen Aare, Birs und Rhein, *B. Wepf & Co.* Edit., Basel, 37 p., 17 pl.

Dommergues E., Dommergues J.-L. & Dommergues C. H. (2006) Deux espèces sous un même masque. Le point de vue paléontologique piégé par les coquilles de deux espèces européennes de *Trivia* (Mollusca, Gastropoda). Revue de Paléobiologie, Genève. Volume 25 (2), 775-790.

Dommergues J.-L., Cariou E., Contini D., Hantzpergue P., Marchand D., Meister Ch. & Thierry J. (1989) Homéomorphies et canalisations évolutives : le rôle de l'ontogenèse. Quelques exemples pris chez les Ammonites du Jurassique. *Géobios*, n°22, fasc. 1, p. 5-48, 13 fig..

Dommergues J.-L., David B., Marchand D. (1986) Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques. *Géobios*, n°19, fasc. 3, p. 335-356, 9 fig., 2 tab., Lyon.

Donovan D. T., Callomon J. H. & Howarth M. K. (1981) Classification of the Jurassic Ammonitina. *In*: House M. R. & J. R. Senior (Eds.). The Ammonoidea. *The Systematics Association*, Academic Press, Spec. Publ. 18: 101-155.

Doornik J. A. & Hansen H. (1994) An omnibus test for univariate and multivariate normality. Working Papers, Nuffield College, Oxford, 16 p.

Douvillé H. (1916) Les terrains secondaires dans le massif du Moghara à l'Est de l'Isthme de Suez d'après les explorations de M. Couyat-Barthoux. Paléontologie. *Mémoire de l'Académie des Sciences de l'Institut de France*, 54, 1−184.

Douvillé R. (1912) Etudes sur les Cardiocératidés de Dive, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. *Mémoires de la Société Géologique de France*, Paris, 45: 89 pp.

Dumortier E. & Fontannes F. (1876) Description des Ammonites de la zone à *Ammonites tenuilobatus* de Crussol (Ardèche) et de quelques autres fossiles jurassiques nouveaux ou peu connus. *Mémoires de l' Académie de Lyon*, classe des Sciences, t. 21, 159 p., 19 pl.

Duong D. M. (1974) L'Oxfordien moyen et supérieur à faciès grumeleux de la cluse de Chabrière (Basses-Alpes) : milieu de sédimentation, biostratigraphie, paléontologie. *Thèse 3e Cycle Univ. Claude-Bernard*, Lyon, n° 384, 140 p., 4 text-fig., pl. A-E, pl. 1-14 (inédit).

Dutour Y. (2005) Biostratigraphie, évolution et renouvellements des ammonites de l'Aptien supérieur (Gargasien) du bassin vocontien (Sud-Est de la France). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard - Lyon 1. 280 p.

Dzik J. (1985) Typologic versus population concepts of chronospecies: implications for ammonite biostratigraphy. *Acta Palaeontologica Polonica* 30(1-2), 71-92.

E

Ebach M. C., Williams D. M. & Morrone J. J. (2006) Paraphyly is bad taxonomy. *Taxon*, 55(4), 831-832.

Ebbo L., Poupon A., Delanoy G. (2000) Nouvelles données paléontologiques sur le genre *Dissimilites* Sarkar, 1955. Annales de Paléontologie, Paris, 86, 2 : 91-99.

Egoian V. L. (1974) Une nouvelle famille d'ammonites déroulée des dépôts aptiens du Caucase Occidental. Doklady Akademy Nauk SSR, 217 : 939-942.

Eldredge N. & Cracraft J. (1980) Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology. *Columbia University Press*, New York, 1-349.

Enay R. (1962) Contribution à l'étude paléontologique de l'Oxfordien supérieur de Trept (Isère). I - Stratigraphie et Ammonites. Travaux des Laboratoires de géologie de Lyon, N.S., 8, 7-81.

Enay R. (1962) Les faunes d'ammonites et la zonation de l'Oxfordien supérieur du Jura méridional. *C. R. & Mém. Inst. grd-duc. Luxembourg*, Sect. Sci. nat. phys. math., p. 487-501, 2 text-fig., 2 pl..

Enay R. (1966) L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français - Etude stratigraphique. Nouvelles Archives du Muséum d' Histoire Naturelle de Lyon, fasc. VIII, t. I (Stratigraphie), 1-324, t. II (Paléontologie), 1-300.

Enay R. (1976) A propos du dimorphisme chez les Ammonites Jurassiques. *Haliotis*, vol. 6, 1976 (1977), p. 97-118.

Enay R. (1977) A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. Colloque sur le Polymorphisme chez les Invertébrés, Dijon, 1975. *Haliotis* 6 (1976), 96-118.

Enay R. (1993) Les apports sud-téthysiens parmi les faunes jurassiques nord-ouest européennes : interprétation paléobiogéographique. *C. R. Acad. Sci*. Paris, t. 317, Série II, p. 115-121.

Enay R. (2009) Les faunes d'ammonites de l'Oxfordien au Tithonien et la biostratigraphie des Spiti-shales (Callovien supérieur-Tithonien) de Thakkhola, Népal central. *Documents des Laboratoires de géologie de Lyon*, n°166, 351 p., 33 fig., 150 tabl., 52 pl.

Enay R. & Gygi R. A. (2001) Les ammonites de la zone à Bifurcatus (Jurassique supérieur, Oxfordien) de Hinterstein, près de Oberehrendigen (canton d'Argovie, Suisse). *Eclogae geologicae Helvetiae*, 94 : p. 447-487.

Enay R., Fisher J.-C., Gautier H., Mouterde R., Thierry J. & Tintant H. (1994) Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. Vol. I : *Céphalopodes jurassiques*. Masson éd., Paris : 340 p.

Enay R., Hantzpergue P., Soussi M. & Mangold C. (2005) La limite Kimméridgien-Tithonien et l'âge des formations du Jurassique supérieur de la Dorsale tunisienne, comparaisons avec l'Algérie et la Sicile. *Geobios*, 38 (4), 437-450.

Enay R., Tintant H. & Cariou E. (1974) Les faunes oxfordiennes d'Europe méridionale. Essai de zonation. *Mém B.R.G.M*., Paris, n° 75 (1971), p. 635-664, 3 text-fig., 1 tab..

Eristavi M. S. (1955) Nizhnemelovaja fauna Gruzii (Lower Cretaceous fauna of Georgia).- *Institut Geologii i Mineralogii Akademii Nauk G.S.S.R., Monografii*, Tbilisi, 6, p. 1-224 [en russe].

F

Fallot E. (1884) Sur un gisement crétacé fossilifère des environs de la gare d'Eze (Alpes-Maritimes).- *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, tome 12, fasc. 3, p. 289-300.

Fallot P. & Termier H. (1923) Ammonites nouvelles des Iles Baléares. *Trb. Mus. Nac. Cienc. Nat.*, Série Géologique, 32 : 1-84.

Farris J. S. (1969) A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18, 374–385

Farris, J. S. (1970) Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19, 83–92.

Favre E. (1875) Description des fossiles du terrain Jurassique de la Montagne des Voirons. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, Genève, t. 2, 79 p., 8 pl.

Favre E. (1876) Description des fossiles du terrain oxfordien des Alpes fribourgeoises. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, Genève, t. 3, 75 p., 7 pl.

Favre E. (1877) La zone à *Ammonites acanthicus* dans les Alpes de la Suisse et de la Savoie. *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Genève, vol. IV, 112 p., 9 pl.

Fernandez-Lopez S. R. (1995) Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. *Géobios*, Lyon, MS 18, p. 137-154.

Fernandez-Lopez S. R. & Gomez J. J. (1991) Condensacion : significados y aplicaciones al analisis de cuancas. *Estudios Geologicos*, Madrid, 47, p. 169-181.

Finkel R. (1992) Eine ammoniten-fauna aus dem Kimmeridgium des nordöstlichen keltiberikums (Spanien). *Institut für Geologie und Paläontologie*, University of Stuttgart (IGPS). Profil, vol. 3, 262 p., 84 fig.

Fitton W. H. (1836) Observations on some of the strata between the Chalk and the Oxford Oolithe in the South-east England. Including: appendix A, descriptive notes respecting the shells figured in pls. XI-XXIII by J. de C. Sowerby. Transactions of the Geological Society, London. Volume IV (2). 103-390.

Fitton W. H. (1847) A stratigraphical account of the section from Atherfield to Rocken End, on the south-west coast of the Isle of Wight. Quaternary Journal of the Geological Society of London. Volume 3, 289-328.

Fontannes F. (1879) Description des ammonites des calcaires du Château de Crussol, Ardèche (zones à *Oppelia tenuilobata* et *Waagenia beckeri*). Georg, Lyon et Savy F., Paris, Edit., 123 p., 13 pl.

Fortwengler D. & Marchand D. (1994) Nouvelles unités biochronologiques de la zone à Mariae (Oxfordien inférieur). Geobios, MS 17, 203-209.

Foucault A. (1971) Etude géologique des environs des sources du Guadalquivir (provinces de Jaen et de Grenade, Espagne méridionale). Thèse Doctorat ès Sciences, Université P. et M. Curie, Paris, A.O. 6343, 1-633.

Fox D. L., Fischer D. C. & Leighton L. R. (1999) Reconstructing phylogeny with and without temporal data. *Science*, 248, 1816-1819.

G

Gabb W. N. (1864) Palaeontology of California - Volume I Cretaceous and Tertiary fossils. Geological Survey of California : 1-243.

Gabb W. N. (1869) Palaeontology of California - Volume II Cretaceous and Tertiary fossils. Geological Survey of California : 1-396.

Gabilly J. (1976) Le Toarcien à Thouars et dans le Centre-Ouest de la France. Biostratigraphie, évolution de la faune. Comité Français de Stratigraphie, *C.N.R.S.* (ed.) : Les stratotypes français, 3, 217 pp.

Gaillard C., Atrops F., Marchand D, Hanzo M., Lathuilière B., Bodeur Y., Ruget C., Nicollin J.-P. & Werner W. (1994) Description stratigraphique préliminaire des faisceaux alternants de l'Oxfordien moyen dans le bassin dauphinois (Sud-Est de la France). *Géologie de la France*, n° 1, 1996, p. 17-24, 6 fig..

Ganeval J. (1973) Paléogéographie et tectonique dans la zone de décrochement de Creissot - Le Poil (branche NW de l'arc de Castellane, Alpes-de-Haute-Provence). Thèse 3e cycle, Université des Sciences et Médecine de Grenoble, inédit, 62 p., 29 fig.

Garcia R. & Moreno-Bedmar J. A. (2010) *Dufrenoyia furcata* (SOWERBY, 1836), ammonite del Aptiense inferior (Cretacico inferior) del Perello (Tarragona). In Moreno-Azanza, M., Diaz-Martinez, I, Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. & Sauqué, V. (coords.). VIII Encuentro de Jovenes Investigadores en Paleontologia, volumen de actas. Cidaris. Volume 30, 129-137.

Garcia-Hernandez M., Lopez-Garrido A. C., Rivas P. & Vera J.A. (1979) El Jurasico de las zonas externas de las Cordilleras béticas. II Dominios paleogeograficos en las zonas externas de las Cordilleras béticas. II Coloquio de Estratigrafia y Paleogeografia del Jurasico de España. Cuaderno de Geologia, Granada, 10: 359-365.

Garcia-Mondejar J., Owen H.G., Raisossadat N., Millan M.I. & Fernandez-Mendiola P.A. (2009) The Early Aptian of Aralar (northern Spain): stratigraphy, sedimentology, ammonite biozonation, and OAE1. Cretaceous Research. Volume 30, 434-464.

Gauthier H. avec la collaboration de Busnardo R., Combémorel R., Delanoy G., Fischer J.-C., Guérin-Franiatte F., Joly B., Kennedy W.J., Sornay J. & Tintant H. (Eds.) (2006) Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny, Vol. IV, Céphalopodes Crétacés, sous la direction de J.C. Fischer. *Backhuys Publisher*, Leiden, pp. 1-292.

Gebhard G. (1982) Glauconite condensation through high-energy events in the Albian near Clars (Escragnolles, Var, S-E France) – *in* Eisele G. & Seilacher A. *eds*., Cyclic and event stratification, *Springer Verlag*, Berlin, p. 286-298.

Gemmellaro G. (1872-1882) Sopra alcune faune giuresi e liasiche di Sicili, *Studi Paleontologici. Texte et Atlas*, Palerme, 434 p., XXI pl..

Gemmellaro G. (1875) Sopra i fossili della zona con *Peltoceras transversarium* Quenst. sp. della provincia di Palermo et di Trapani. Atti Accademia delle Scienze e Lettere, 4, 113-124.

Gemmellaro G. (1877) Sopra alcuni fossili della zona con *Peltoceras tansversarium*, Quenst. sp. del Monte Erice a S. Giuliano, nella provincia di Trapani. Giornale Scienze naturali ed economiche, 12, 82-98.

Gérard C. (1936) Les ammonites argoviennes du Poitou. *Bull. Soc. géol. France*, sér. 5, t. VI, p. 180-218, pl. XI-XIV, 3 fig. in text.

Gerber S., Eble G. & Neige P. (2008) Allometric space and allometric disparity: a developmental perspective in the macroevolutionary analysis of morphological disparity. *Evolution*, 62(6), 1450-1457.

Gibling M. R., Gradstein F. M., Kristiansen I. L., Nagy J., Sarti M., & Wiedmann J. (1994) Early Cretaceous strata of the Nepal Himalayas: conjugate margins and rift volcanism during Gondwanan breakup. Journal of the Geological Society, London. Volume 151, 269-290.

Gil G. A., Thierry J. & Tintant H. (1985) Ammonites calloviennes du Sud d'Israël : systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie. *Géobios*, Villeurbanne, 18(6): 705-751.

Ginsburg L., Montenat Ch., Baubron J.-C. & Alziar G. (1980) Carte géologique de la France à 1/50 000. Feuille de Roquestéron. *Bureau des Recherches Géologiques et Minières*, Orléans : XXXVI-42.

Giton J.-L., Intes A., Marchand D. & Roux M. (1980) Mythe et réalité de l'importance géologique de la flotaison post-mortem des coquilles de Nautiles et d'Ammonites. Conséquences paléoécologiques. *3e Réunion annuelle des Sciences de la Terre, Marseill, Soc. Géol. Fr. édit., Paris*.

Glangeaud P. (1897) Sur la forme de l'ouverture de quelques ammonites. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris. 3e série, t. XXV, p. 99-106, pl. III.

Glazunova A. E. (1953) Ammonites of the Aptian and Albian of Kopet-Dagh, Lesser and Great Balkhan and Mangyshlak. Gosgeolizdat, Moscow. 5-156 [in Russian].

Glazunova A. E. (1973) Palaeontological foundation of the stratigraphy of the Cretaceous of the Volgian area. VSEGEI (A.P. Karpinsky All-Russian Geological Research Institute), Moscow, 324 p., 123 pl., 56 fig. [in Russian].

Głowniak E. (2000) The *Platysphinctes* immigration event in the Middle Oxfordian of the Polish Jura Chain (Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, vol. 50 (2000), n° 1, p. 143-160.

Głowniak E. (2002) The ammonites of the family Perisphinctidae from the Plicatilis Zone (lower Middle Oxfordian) of the Polish Jura Chain (Central Poland) ; their taxonomy, phylogeny and biostratigraphy. *Acta Geologica Polonica*, vol. 52, p. 307-364.

Goloboff P. A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83-91.

Goloboff P. A., Farris J. S. & Nixon K. C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.

Goloboff P. A., Farris J. S., Mari Källersjö M., Oxelman B, Ramirez M. J. & Szumik C. A. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19, 324-332.

Goloboff P. A., Mattoni C. I. & Quinteros A. S. (2006) Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22, 589–601.

Gould S. J. (1977) Ontogeny and phylogeny. pp. 1-501. *Belknap Press*, Cambridge, Massachusetts.

Gould S. J. (2002) the Structure of Evolutionary Theory, *Harvard University press*, Cambridge, Massachusetts, 1433 p.

Graciansky P. Ch. de, Bornardo R., Doublet R. & Martinod J. (1987) Tectogenèse distensive d'âge crétacé inférieur aux confins des Baronnies (chaînes subalpines méridionales) ; liaison avec le rifting atlantique ; conséquences sur la tectonique alpine. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3(6) : 1211-1214.

Graciansky P. Ch. de, Dardeau G., Bodeur Y., Elmi S., Fortwengler D., Jacquin T., Marchand D. & Thierry J. (1999) Les Terres-Noires du sud-est de la France (Jurassique moyen et supérieur). Interprétation en termes de stratigraphie séquentielle. *BCREDP 22 1998, Elf édit*., p. 35-66.

Graciansky P. Ch. de, Dardeau G., Lemoine M. & Tricart P. (1988) De la distension à la compression : l'inversion structurale dans les Alpes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4(5) : 779-785.

Graciansky P. Ch. de, Durozoy G. & Gigot P. (1982) Carte Géologique de la France à 1-50 000. Digne. BRGM éd. Feuille n° 944.

Gradstein F. M. & Ogg J. G. (2004) The chronostratigraphic scale. In Grasdstein F. M., Ogg J. G., Schmitz M. D. & Ogg. G. M. (eds) The geologic time scale 2012, 31-42.

Grossouvre A. de (1917) Etude sur le Groupe des *Peltoceras toucasi* et *transversarium. In* : Petitclerc P. Note sur des fossiles nouveaux rares ou peu connus de l'Est de la France. Vesoul, pp. 53-65.

Guex J. (2001) Environmental stress and atavism in ammonoid evolution. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 94, 321-328.

Guex J. (2006) Reinitialization of evolutionary clocks during sublethal environmental stress in some invertebrates. *Earth and Planetary Science Letters*, 242, 240–253.

Guex J., Koch A., O'Dogherty L. & Bucher H. (2003) A morphogenetic explanation of Buckman's law of covariation. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 174(6): 603-606.

Guiraud R. (1990) Evolution post-triasique de l'avant-pays de la chaîne alpine en Algérie d'après l'étude du bassin du Hodna et des régions voisines. Office National de la Géologie, Alger, Mémoire 3, 1-259.

Gygi R. A. (1977) Revision der Ammonitengattung *Gregoryceras* (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland. Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie. *Eclogae Geol. Helvetiae* 70/2, p. 435-542, 4 text-fig., 12 tab., 11 pl..

Gygi R. A. (1990) The ammonoid genus *Gregoryceras* (Oxfordian, Late Jurassic) in the Monti Lessini, Province of Verona, Italy. *Eclogae geol. Helv. 83/3* ; p. 799-812.

Gygi R. A. (1995) Datierung von Seichtwassersedimenten des Späten Jura in der Nordwestschweiz mit Ammoniten. *Eclogae geol. Helv. 88/1* ; p. 1-58.

Gygi R. A. (1998) Taxonomy of Perisphinctid ammonites of the Early Oxfordian (Late Jurassic) from near Herznach, Canton Aargau, Switzerland. *Palaeontographica* [A] 251, 37 p..

Gygi R. A. (2000) Integrated stratigraphy of the Oxfordian and Kimmeridgian (Late Jurassic) in northern Switzerland and adjacent southern Germany. *Mémoire de l'Académie des Sciences Naturelles*, Birkhäuser (ed.), vol. 104, 152 p..

Gygi R. A. (2000) Zone Boundaries and Subzones of the Transversarium Ammonite Zone (Oxfordian, Late Jurassic) in the Reference Section of the Zone, Northern Switzerland. *GeoResearch Forum*, Vol. 6, p. 77-84.

Gygi R. A. (2001) Perisphinctacean ammonites of the type Transversarium Zone (Middle Oxfordian, Late Jurassic) in northern Switzerland. *Mémoires suisses de Paléontologie*, vol. 122, 171 p..

Gygi R. A. & Hillebrandt A. von (1991) Ammonites (mainly *Gregoryceras*) of the Oxfordian (Late Jurassic) in northern Chile and time-correlation with Europe. Mémoires suisses de Paléontologie, 113, 135-185.

Gygi R. A. & Marchand D. (1982) Les faunes de Cardioceratinae du Callovien terminal et de l'Oxfordien inférieur et moyen de la Suisse septentrionale. *Géobios* (Lyon) n° 15 (4), p. 517-571, 13 pl..

Gygi R. A. & Persoz F. (1986) Mineralostratigraphy, litho– and biostratigraphy combined in correlation of the Oxfordian (Late Jurassic) formations of the Swiss Jura range. *Eclogae geol. Helv. 79*, p. 385-454.

Gygi R. A., Marchand D. & Thierry J. (1994) *Tornquistes helveticus* (Jeannet, 1951) (Ammonitina, Pachyceratidae) de l'Oxfordien inférieur du Jura Suisse ; Nom. nov. pro *« Herznachites » helveticus* Jeannet, 1951. *Géobios*, Villeurbanne, 27(4): 459-466.

Gygi R. A., Sadati S.-M. & Zeiss A. (1979) Neue funde von *Paraspidoceras* (Ammonoidea) aus dem Oberen Jura von Mitteleuropa—Taxonomie, Ökologie, Stratigraphie. *Eclogae geol. Helv*., vol. 72/3, p. 897-952, 14 text-fig., 12 pl.

H

Hahn W. (1971) Die Tulitidae S. Buckman, Sphaeroceratide S. Buckman und Clydoniceratidae S. Buckman (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner-Jura epsilon) im südwestdeutschen. *Jura. Jh. Geol.* Landesamt Baden-Würtemberg, 14: 55-122.

Hammer Ø. & Bucher H. (1999) Reaction-diffusion processes: application to the morphogenesis of ammonoid ornamentation. Géobios, Lyon. Volume 32, 841-852.

Hammer Ø. & Bucher H. (2005) Buckman's first law of covariation – a case of proportionality. *Lethaia* 38, 67-72.

Hammer Ø., Harper D. A. T. & Ryan P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Pelaeontologia Electronica* 4(1), 9 pp.

Hammer Ø., Harper D. A. T. (2006) Paleontological data analysis. Blackwell Publishing, 1-370.

Hantzpergue P. (1989) Les ammonites kimmeridgiennes du haut-fond d'Europe occidentale. Biochronologie, systématique, paléobiogéographie. *Cahiers de Paléontologie*, CNRS, Paris : 428 p.

Hantzperg P. & Cariou E. (1993) Spéciation, longévité et modalités d'évolution des lignées d'Ammonitinae en relation avec les environnements au Jurassique. *Geobios*, M.S. n°15, p. 191-202.

Hantzpergues P., Atrops F. & Enay R. (1997) Zonation du Jurassique français par les Ammonites, Kimméridgien. In: Cariou E. & P. Hantzpergues (coord.). Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin du Centre de Recherches Elf Exploration- Production*, Pau, 17: 87-96, 2 pl.

Hardenbol J., Thierry J., Farley M. B., Jacquin Th., Graciansky P. C. de & Vail P.R. (1998) Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European Basins. In: Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, *SEPM Special Publication*, 60, 39 p.

Haug E. (1889) Beitrag zur Kenntniss der oberneocomen Ammonitenfauna der Puezalpe bei Corvara (Südtirol). *Beiträge zur Palaeontologie Oesterreich-Ungarns und des Orients*, 7, 193−230.

Hendrixson B. E. & Bond J. E. (2009) Evaluating the efficacy of continuous quantitative characters for reconstructing the phylogeny of a morphologically homogeneous spider taxon (Araneae, Mygalomorphae, Antrodiaetidae, *Antrodiaetus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 300-313.

Herbich F. (1878) Das Szeklerland mit Berücksichtigung der angrenzenden Landesteile. *Mittheilungen aus dem Jahrbuche der kön ungar geologischen Anstaldt*, Budapest, p. 19-365, 18 fig., 20 pl.

Hoedemaeker P. J. (2004) On the Barremian-lower Aptian stratigraphy of Colombia. *Scripta Geologica*, Leiden, 128, pp. 3-15

Hoedemaeker P. & Leereveld H. (1995) Biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Berriasian-Lowest Aptain (Lower Creatceous) of the Rio Argos succession, Caravaca, SE Spain). *Cretaceous Research*, London, 16, pp. 169-230.

Hoedemaeker P. J. & Bulot L. G. (1990) Preliminary Ammonite zonation for the Lower Cretaceous of Mediterranean Region. *Géologie Alpine*, Grenoble, 66, pp. 123-127.

Hoedemaeker P. J. & Bulot L. G. (reporters), Avram E., Busnardo R., Company M., Delanoy G., Kakabadze M., Kotetishvili E., Krishna J., Kvantaliani I., Latil J. L., Memmi L., Rawson P.F., Sandoval J., Tavera J. M., Thieuloy J.-P., Thomel G., Vasicek Z. & Vermeulen J. (1990) Preliminary ammonite zonation for the lower Cretaceous of Mediterranean region (Lower Cretaceous Cephalopod team, Working Group of IGCP, Project 262).- *Géologie Alpine*, Grenoble, t. 66, p. 123-127.

Hoedemaeker P. J. & Cecca F. (reporters), Avram E., Company M., Delanoy G., Erba E., Ettachfini M., Faraoni P., Kakabadze M., Landra G., Marini A., Memmi L., Pallini G., Rawson P. F., Ropolo P., Sandoval J., Tavera J.M. & Vasícek Z. (1995) Report on the 3rd International Workshop on the standard Lower Cretaceous ammonite zonation of the Mediterranean region. - *Memorie Descrittive della Carta Geologica d'Italia*, 51: 213-215.

Hoedemaeker P. J. & Company M. (reporters), Aguirre Urreta M. B., Avram E., Bogdanova T. N., Butjor L., Bulot L., Cecca F., Delanoy G., Ettachfini M., Memmi L., Owen H., Rawson P. F., Sandoval J., Tavera J. M., Thieuloy J. P., Tovbina S. Z. & Vasicek Z. (1993) Ammonites zonation for the Lower Cretaceous of the Mediterranean region; basis for the stratigraphic corrlation within IGCP-Project 262. *Revista Espanola de Paleontologia*, Valencia 8 (1) , pp. 117-120.

Hoedemaeker P. J. & Rawson P. F. (2000) Report on the 5th International Workshop of the Lower Cretaceous Cephalopod team (Vienna, 5 September 2000). *Cretaceous Research*, London, 21 (6) , pp. 857-860.

Hoedemaeker P. J. & Reboulet S. (reporters), Aguirre-Urreta M. B., Alsen P., Aoutem M., Atrops F., Barragan R., Company M., Gonzalez Arreola C., Klein J., Lukeneder A., Ploch I., Raisossadat N., Rawson P. F., Ropolo P., Vasicek Z., Vermeulen J. & Wippich M. G. E. (2003) Report on the 1st International Workshop of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the " Kilian Group " Lyon, 11 July 2002). *Cretaceous Research*, 24, 1 : 89-94. *Erratum in Cretaceous Research 4*, 6 : pp. 805.

Hölder H. (1955) Die Ammoniten-Gartung *Taramelliceras* im Sudwestdeutschen Unter-und Mittel-malm. Morphologische und taxinomische Studien an *Ammonites flexuosus* Buch (Oppeliidae). *Palaeontographica*, Stuttgart, A, vol. 106, p. 37-153, 182 fig., pl. 16-19.

Hölder H. & Ziegler B. (1959) Stratigraphische und faunistische beziehungen im weißen Jura (Kimeridgien) zwischen Süddeutschland und Ardeche. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, Stuttgart, vol. 108, fasc. 2, p. 150-214, 8 fig., pl. 17-22.

Hörandl E. (2006) Paraphyletic versus monophyletic taxa – evolutionary *versus* cladistic classifications. *Taxon*, 55, 564-570.

Hörandl E. (2007) Neglecting evolution is bad taxonomy. *Taxon*, 56(1), 1-5.

Hörandl E. & Stuessy T. F. (2010) Paraphyletic groups as natural units of biological classification. *Taxon*, 59(6), 1641-1653.

Höroldt U. (1964) Morphologie und systematik der weissjurassischen ammoniten-gattungen *Streblites* und *Ochetoceras* unter besonderer berücksichtigung des Hohkiels. *Inaugural-dissertation, Universität zu Tübingen*, 105 p., 35 fig., 6 pl.

Howarth M. K. (1962) The Yorkshire type ammonites and nautiloids of Young and Bird, Phillips and Martin Simpson. Palaeontology, London. Volume 5, 93-136.

Huguenin F. (1874) Note sur la zone à *Ammonites tenuilobatus* de Crussol (Ardèche). *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, (3) 2, p. 519-527.

Humphrey W. E. (1949) Geology of the Sierra de Los Muertos area, Mexico (with descriptions of Aptian cephalopods from La Pena formation). Bulletin of the Geological Society of America. Volume 60, 89-176.

Huntley J. W. (2011) Exploratory multivariate techniques and their utility for understanding ancient ecosystems. In Laflamme M., Schiffbauer J.D. & Dornbos S.Q. (eds.), Quantifying the evolution

of early life. Numerical approaches to the evaluation of fossils and ancient ecosystems. Topics in Geobiology. Volume 36, 462 p.

Hyatt A. (1889) Genesis of the Arietidae. Harvard College Museum of Comparative Zoology, 16 (3), 1-238.

Hyatt A. (1894) Phylogeny of an acquired characteristic. Proceedings of the American Philosophical Society, 32 : 349-647.

I

I.C.Z.N. (International Commission on Zoological Nomenclature (1999) - International Code of Zoological Nomenclature, 4th ed. *International Trust for Zoological Nomenclature*, London, 29: 306 p.

Immel H. (1978) Die Crioceratiten (Ancyloceratina, Ammonoidea) des mediterranen und borealen Hauterive-Barreme (Unterkreide). *Palaeontographica*, A163, 1−85.

J

Jacob C. (1904) Sur l'âge des couches à phosphates de Clansayes, près St-Paul-Trois-Chateaux (Drôme). Bulletin de la Société Géologique de France, Paris. 4° série, tome IV, 517-518.

Jacob C. (1907) Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains crétacés dans les Alpes françaises et les régions voisines. Travaux du laboratoire de géologie de la Faculté des Sciences de Grenoble. Tome VIII, 280-590.

Jacobs D. K., Landman N. H. & Chamberlain J. A. (1994) Ammonite shell shape covaries with facies and hydrodynamics: Iterative evolution as a response to changes in basinal environment. *Geology* 22, 905-908.

Jeannet A. (1951) Stratigraphie und palaeontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. *Beiträge zur Geologie der Schweiz, Géotechnische serie*, Bern, 13(5): 354 p.

Jeletzky J. A. (1964) Illustration of Canadian fossils : Lower Cretaceous marine index fossils of the sedimentary basins of Western and Arctic Canada. Geological Survey of Canada, 64, 11 : 1-101.

Jolliffe I. T. (2002) Principal Component Analysis, Second Edition. Springer series in statistics, 519 pp.

K

Kakabadze M. V. (1971) The Colchidites and their stratigraphical signifiance. *Trudy. Géologicheskokgo Instituta Akademai Nauk Gruzinskoi SSR*, Tbilissi (NS), 26 : 1-118 [en russe].

Kakabadze M. V. (1975) Lower Cretaceous Heteroceratinae of Georgia and adjacents régions. *Trudy. Géologicheskokgo Instituta Akademai Nauk Gruzinskoi SSR*, Tbilissi Tbilissi (NS), 47 : 62-31 [en russe].

Kakabadze M. V. (1977) New and little-known Ancyloceratidae from the Caucasus. *Trudy Geologicheskog Instituta Akademiia Nauk Gruzinskoi SSR*, 58, 128−151. [In Russian]

Kakabadze M. V. (1981) The ancyloceratids of the South of the USSR and their stratigraphical significance. *Trudy Geologicheskog Instituta Akademiia Nauk Gruzinskoi SSR*, 71, 1−221.

Kakabadze M. V. (1983) On the Hauterivian-Barremian correlations between the South of the USSR and certain Southern regions of Europe. *Zitteliana*, Munchen, 10, pp. 501-508.

Kakabadze M. V. (1989) The Barremian biostratigraphical subdivisions of Georgia (USSR) and comparison with some western Mediterranean regions, *in* Wiedmann J. (ed.), Cretaceous of the Western Thetys. Proceedings 3rd International Cretaceous Symposium, Tubingen, 1987. *E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchandlung*, Stuttgart, pp. 551-560.

Kakabadze M. V. (2004) Intraspecific and intrageneric variabilities and their implications for the systematics of Cretaceous heteromorph ammonites; a review. *Scripta Geologica* 128, pp. 17-37.

Kakabadze M. V. & Hoedemaeker Ph. J. (2004) Heteromorphic ammonites from the Barremian and Aptian strata of Colombia. Scripta Geologica, 128 : 39-182.

Kakabadze M. V. & Kotetichvili E. (1995) New data on the Upper Barremian biostratigraphy of the georgian region (Caucasus). *in* Cecca F. ed., Proceeding of 3rd Workshop on Early Cretaceous Cephalopods. *Mem. desc. Carta Geol. Italia*, Milano, 51, pp. 103-109.

Kakabadze M. V. & Thieuloy J.-P. (1991) Ammonites hétéromorphes du Barrémien et de l'Aptien de Colombie (Amérique du Sud). Géologie Alpine, 67 : 81-113.

Karakash N. (1907) Le Crétacé inférieur de Crimée et sa faune. *Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St Petersbourg*, 32, 1−482.

Kelly S. R. A. & Whithman A. G. (1999) Deshayesitid ammonites from the lower Aptian (Lower Cretaceous) of North-East Greenland. Scripta Geologica, Leiden. Special Issue numero 3, 83-96.

Kemper E. (1963) Die Aufschlüsse der Unterkreide im Raum Rheine-Ahaus. Geologisches Jahrbuch, Hannover. Volume 80, 447-494.

Kemper E. (1964) Einige Cephalopoden aus dem Apt des westlichen Norddeutschland. Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, Krefeld. Volume 7, 31-66.

Kemper E. (1967) Die älteste Ammoniten fauna im Aptium Nordwest-Deutschlands. Paläontologische Zeitschrift. Volume 41, 119-131.

Kemper E. (1976) Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete mit einem AbriB der ernsländischen Unterkreide. Das Bentheimer Land nr. 64, Nordhorn–Bentheim. Verlag Heimatverein der Grafschaft Bentheim. 206 p.

Kemper E. (1995) Die Entfaltung der Ammoniten und die Meeresverbindungen im Borealen unter-und Mittel-Apt. Geologisches Jahrbuch, Hannover. Volume A 141, 171-199.

Kennedy W. J. & Cobban W.A. (1976) Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. *Special Papers in Paleontology*, 17, 1−94.

Kerchkove Cl. & Roux M. (1978) Carte Géologique de la France à 1-50 000. Moustier-Sainte-Marie. BRGM éd. Feuille n° 970.

Keupp H. & Riedel F. (2009) Remarks on the possible function of the apophyses of the Middle Jurassic microconch ammonite *Ebrayiceras sulcatum* (ZIETEN, 1830), with a discussion on the palaeobiology of Aptychophora in general. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, Stuttgart, DOI: 10.1127/0077-7749/2009/0026, 14 p., 8 fig., 1 tabl.

Kilian W. (1888) Description géologique de la Montagne de Lure. *Masson éd.*, 236p.

Kilian W. (1889a) Description géologique de la Montagne du Lure (Basses-Alpes). *Masson éditeur*, Paris, pp. 1-458.

Kilian W. (1889b) Sur quelques fossiles du Crétacé inférieur de la Provence. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3, 16, pp. 663-691.

Kilian W. (1889c) Mission d'Andalousie. II – Etudes paléontologiques sur les terrains secondaires et tertiaires de l'Andalousie. *Académie des Sciences de Paris*, 30, 601-750.

Kilian W. (1907-1913) Das Mezosoïcum Unterkreide (Palaeocretacium). *Lethaea Geognostica*, Teil. 3, Bd. 3, pp. 234-279.

Kilian W. & Guébhard A. (1905) Etude paléontologique et stratigraphique du Système Jurassique dans les Préalpes Maritimes. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 4, t. II : 737-828.

Kilian W. & Leenhardt F. (1895) Sur le Néocomien des environs de Moustiers Sainte-Marie (Basses-Alpes).- *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, tome 23, fasc. 3, p. 970-981.

Kilian W. & Reboul P. (1915) Contributions à l'étude des faunes paléocrétacées du Sud-Est de la France. 1. La faune de l'Aptien inférieur des environs de Montélimar (Drôme). *Mémoire Explicatif de la Carte Géologique de France*, pp. 1-221.

Klein J., Busnardo R., Company M., Delanoy G., Kakabadze M. V., Reboulet S., Ropolo P., Vasicek Z. & Vermeulen J. (2007) Fossilium catalogues, I: Animalia - Lower Cretaceous Ammonites III : Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. Backhuys Publishers, Leiden, 144 : 1-381.

Klingenberg C. P. (1996) Multivariate allometry. In Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P. & Slice, D.E. (eds.). Advances in morphometrics. Plenium Press, New York and London. 23-50.

Klinger H. Ch. & Kennedy W. J. (1977) Cretaceous fauna from Zululand South Africa and Southern Mozambique. The Aptian Ancyloceratidae (Ammonoidea). Annals of the South African Museum, Cap Town, 73, 9 : 215-359.

Klinger H. Ch. & Kennedy W. J. (1989) Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. The Ammonite family Placenticeratidae Hyatt, 1900; with comments on the systematic position

of the genus *Hypengonoceras* Spath, 1924. Annals of the South African Museum 98(9), 241-408.

Korn D. & Klug Ch. (2007) Conch form analysis, variability, morphological disparity, and mode of life of the Frasnian (Late Devonian) Ammonoid *Manticoceras* from Coumiac (Montagne Noire, France). In: Landman, N. H., Davis, R. A., Mapes, R. H. (Eds.), Cephalopods Present and Past, New insights and fresh perspectives. Springer, 57-85.

Kotetishvili E. (1970) Stratigraphy and fauna of the Colchiditic and adjacent horizons of Western Georgia. *Trudy. Géologicheskokgo Instituta Akademai Nauk Gruzinskoi SSR* Tbilissi, (N.S.), 25 : 1-115.

Kotetishvili E. V., Kvantaliani I. V., Kakabadze M. V. & Tsirekidze L. R. (2005) Atlas of Early Cretaceous Fauna of Georgia. *Georgian Proceedings of the Georgian Academy of Sciences*, A. Janelidze Geological Institute Tbilissi, (NS) 120, pp. 1–788.

Krishna J. (1990) Oxfordian of Kachchh, India reviewed. International Subcommission on Jurassic Stratigraphy, Oxfordian Working Group, 2nd Working Group Meeting, Basel, Abstracts vol.: 10 (unpublished).

Krishna J. (1992) Recent progress in the Oxfordian ammonoid stratigraphy of Kachchh, India. International Subcommission on Jurassic Stratigraphy, Oxfordian & Kimmeridgian joint Working Group Meeting, Warszawa, Guide book & Abstracts vol.: 13 (unpublished).

Krishna J. & Thierry J. (1987) Discovery of the genus *Erymnoceras* from the Middle Callovian of Kachchh, Western India: paleontological, stratigraphical and paleobiogeographical implications. *Newsl. Stratigr*., Berlin, Stuttgart, 17(2): 71-78.

Krishna J., Meléndez G., Pandey B & Pathak D. B. (1994) Middle Oxfordian Perisphinctinae and biostratigraphy from Kachchh (India). Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontologia, 106-108.

Krishna J., Meléndez G., Pandey B. & Pathak D. B. (1995) Characterization of the ammonite genus *Larcheria* (Middle Oxfordian) in Kachchh (India): biostratigraphy and paleobiogeographic evaluation in the context of Tethyan occurrences. Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 321, IIa, 1187-1193.

Krishna J., Pathak D. B. & Pandey B. (1998) Development of Oxfordian (Early Upper Jurassic) in the Most Proximally Exposed Part of the Kachchh Basin at Wagad Outside the Kachchh Mainland. Journal of the Geological Society of India, 52, 513-522.

Krishna J., Pathak D. B., Pandey B. & Ojha J. R. (2000). Transgressive Sediment Intervals in the Late Jurassic of Kacchh, India. Georesearch Forum, 6, 321-332.

L

Landman N. H. (1989) Iterative progenesis in upper Cretaceous ammonites. *Palaeobiology*, 15, 95-117.

Landman N. H. & Geyssant J.R. (1993) Heterochrony and ecology in Jurassic and Cretaceous Ammonites. *Géobios*, M.S. 15, 247-255.

Landman N. H., Dommergues J. L. & Marchand D. (1991) The complex nature of progenetic species: examples from Mesozoic ammonites, *Lethaia*, 24, 409–421.

Lanquine A. (1932) Sur l'extension, les faciès et les faunes de l'Argovien dans les Chaînes provençales. *C. R. Acad. Sc*., t. 194, p. 634.

Lanquine A. (1935) Le Lias et le Jurassique des chaînes provençales. *Bulletin du Service de la Carte géologique de la France*, 38, 191, 1-135.

Lebrun P. (1996) Ammonites : une histoire naturelle des ammonoïdes. *Minéraux & Fossiles éd*., H.S. n° 4, Part. I : p. 1-96.

Lebrun P. (1997) Ammonites : une histoire naturelle des ammonoïdes. *Minéraux & Fossiles éd*., H.S. n° 6, Part II : p. 97-209.

Lehmann J., Held M., Bachmann M. & Heidi Negra M. E. (2009) Aptian (Lower Cretaceous) biostratigraphy and cephalopods from north central Tunisia. Cretaceous Research. Volume 30, 895-910.

Lehmann U. (1976) Ammoniten : Ihr Leben und ihre Umwelt. *Ferdinand Enke Verlag*.

Lepinay P. & Vermeulen J. (2009) *Spinocrioceras sauvanae* sp. nov. et ses implications sur la compréhension phylogénétique du genre *Spinocrioceras* Kemper, 1973. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 24, 93−102.

Leymerie A. (1842) Suite du mémoire sur le terrain crétacé du département de l'Aube. Seconde partie. Mémoires de la Société Géologique de France, Paris. Tome 5, volume 1, 34 p.

Lillo Bevia J. (1976) Ammonites del Oxfordense Superior y Kimmeridgense de la Sierra de Crevillente (Alicante). Boletin Geologico y Minero, 87-5, 462-479.

Logan B. W., Rezak R. & Ginsburg R. N. (1964) Classification and environmental significance of algal stromatolites. *Journal of Geology*, Chicago, 72, p. 68-83.

Lominadzé T.A. (1982) Les Ammonitidae calloviennes du Caucase. *Académie des Sciences de Géorgie*, SSR, Tbilissi : 272 p. [in russian].

Lopardo L. (2005) Phylogenetic revision of the spider genus *Negayan* (Araneae, Anyphaenidae, Amaurobioidinae). *Zoologica Scripta*, 34, 245-277.

Loriol P. de (1876) Monographie paléontologique des couches à *Ammonites tenuilobatus* (Badener Schichten) de Baden (Argovie), première partie. *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Genève, vol. 3, 32 p., 4 pl.

Loriol P. de (1877) Monographie paléontologique des couches à *Ammonites tenuilobatus* (Badener Schichten) de Baden (Argovie), seconde partie. *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Genève, vol. 4, 76 p., 8 pl.

Loriol P. de (1878) Monographie paléontologique des couches de la zone à *Ammonites tenuilobatus* de Baden (Argovie). Part 3. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, Genève, 5 : 137 p.

Loriol P. de (1896) Etude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura Bernois. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, Genève, 23: 97 p.

Loriol P. de (1901) Étude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura bernois. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Genève, vol. XXVIII, 119 p., VII pl..

Loriol P. de (1902-1904) Étude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Genève, vol. XXIX, 298 p., XXVII pl..

Loriol P. de (1903) Etude sur les mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura Lédonien. Part. II. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, Genève., 30 : 77-160.

Lory Ch. (1860-1864) Description géologique du Dauphiné (Isère, Drôme, Hautes-Alpes), pour servir à l'explication de la carte géologique de cette province. Paragraphes 23 & 24. *Bulletin de la Société de statistique, des sciences naturelles et des arts industriels du département de l'Isère*, Grenoble, 2ème sér., t. VII, 748 p., 33 fig., 5 pl.

M

Maeda H. (1987) Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Jpn*. N. S., 148, p. 285-305.

Maeda H. & Seilacher (1996) Ammonoid taphonomy. *In* Landman N. H., Tanabe, K., & Davis, R. A., Ammonoid Paleobiology, *Plenum Press*, p. 543-678.

Mahé J. & Devillers Ch. (1983) La chrono-espèce, conception chronodynamique de l'espèce, conséquence d'une stratégie de rupture au niveau de la spéciation. In: Chaline, J. (Ed.), Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, Université de Dijon, 145−152.

Makowski (1962a) Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoïdés. *Ksi*ega Pamiatkowa Prof. J. Samsonowicza, 31-55.

Makowski (1962b) Problem of sexual dimorphism in ammonites. Polska Akademia Nauk. Palaeontologia polonica. 12, 1-143.

Malinowska L. (1976) Boreal faunal influences in the Lower and Middle Oxfordian of Poland. *Bul. Inst. geol*. (Warszawa) 291, p. 5-49.

Mangold Ch. (1988) Les *Pachyerymnoceras* (Pachyceratidae, Perisphictaceae, Ammonites) du Callovien moyen et supérieur de la région de Saida (Algérie occidentale). Origine phylétique et biogéographique des Pachyceratidae. *Géobios*, Villeurbanne, 21(5): 567-609.

Manolov J. R. (1962) New Ammonites from the Barremian of the North Bulgaria. Palaeontology, 5, 3 : 73-76.

Marchand D. (1977) Quelques précisions sur le polymorphisme dans la famille des Cardioceratidae Douvillé (Ammonoidea). *Haliotis*, Dijon, *6*: 119-140.

Marchand D. (1982) Gradualisme phylétique et macroévolution dans la famille des Cardioceratidae (Ammonoïdae). Réflexions sur l'origine des genres. *Colloques internationaux du C.N.R.S.*, n°330—Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution Biologique, p. 181-187.

Marchand D. (1984) Ammonites et paléoenvironnements ; une nouvelle approche. *Géobios M.S. n°8*, p. 101-107, 2 fig., Lyon.

Marchand D. (1986) L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiologique (Callovien supérieur-Oxfordien moyen). *Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne* (unpublished), Dijon, 603 p., 22 pl.

Marchand D. & Dommergues J.-L. (1985) Rythmes évolutifs et hétérochronies du développement : Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. *In : Wiedmann, J. & Kullman, J. (Eds.).* Cephalopods—Present and Past, pp. 67-78. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Marchand D. & Dommergues J.-L. (2008) L'approche paléontologique des concepts biologiques de l'espèce : défi pour l'étude de la paléobiodiversité. L'exemple des ammonites jurassiques. In Prat, D., Raynal-Roques, A., & Roguenant, A. (eds.). Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui. Editions Belin, Paris. 203-214.

Marchand D. & Pascal A. (1979) Précisions stratigraphiques et sédimentologiques sur la limite Dogger-Malm en Haute-Marne (région de Latrecey). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelle et d'Archéologie de la Haute-Marne*, 21(5): 101-112.

Marchand D. & Tarkowski R. A. (1992) Les Ammonites du niveau vert de Zalas (Oxfordien inférieur, Pologne du Sud). Condensation ou concentration de faunes. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences*, Warszawa, 40, 1, p. 55-65.

Marchand D. & Thierry J. (1982) Ammonites et coupures biostratigraphiques. Possibilités et limites : exemples pris dans le Callovien et l'Oxfordien d'Europe occidentale. *Neuvième réunion annuelle des Sciences de la Terre, Paris, Soc. Géol. France édit., Paris*.

Marchand D., Courville Ph., Bonnot A., Rossi J. & Scoufflaire Qu. (2002) Very small Ammonites (Micromorphs) from Lower Oxfordien Marls (Mariae Zone). *In*:

Martin E. (2003) Intraspecific variation of *Dufrenoyia furcata* SOWERBY (Ammonoidea, Ancyloceratacеae, Deshayesitidae) from the Gargasian in the Vaucluse (Southern France). Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. Volume 87, 115-124.

Masse J.-P. (2002) Les discontinuités stratigraphiques des séries carbonatées de la plate-forme à l'Aptien inférieur. Chronologie et paléoenvironnement. *STRATI 2002, 3ieme Congrès Français de Stratigraphie*, Lyon 8-10/07/2002 *in Documents du Laboratoire Géologique de Lyon*, 156, p. 160.

Masse J.-P. & Fenerci-Masse M. (2011) Drowning discontinuities and stratigraphic correlation in platform carbonates. The late Barremian-early Aptian record of southeast France. *Cretaceous Research*, 32, 659−684.

Masse J.-P. & Philip J. (1976) Paléogéographie et tectonique du Crétacé moyen en Provence : révision du concept d'Isthme Durancien. *Revue de géographie physique et géologie dynamique 2*, 18(1) : 49-66.

Masse J.-P., Bouaziz S., Amon E.O., Baraboshkin E.J., Tarkowski R., Bergerat F., Sandulescu M., Platel J.P., Canerot J., Guiraud R., Poisson A., Ziegler M. & Rimmele G. (2000) Map 13. Early Aptian. In Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B., Barrier E., Biju-Duval B., Brunet M. F., Cadet. J. P., Crasquin S. & Sandulescu M. (eds.). Peri-Tethys paleogeographical atlas. Commission de la Carte Géologique du Monde/Commission for the Geologic Map of the World, Paris.

Masse J.-P., Masse P. J. L. & Tronchetti G. (1990) Variations sédimentaires sous contrôle tectonique durant l'Aptien supérieur-Cénomanien moyen à l'articulation des blocs provençal et languedocien (Sud Est de la France) : cadre paléocéanographique et implications paléogéographiques. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, (8) VI 6, p. 963-971.

Matyja B. A. (1994) Developmental polymorphism in the Oxfordian ammonite subfamily Peltoceratinae. Palaepelagos, SP 1, 277-286.

Matyja B. A. & Tarkowski R. (1981) Lower and Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy at Zalas in the Cracow Upland. *Acta Geai. Pol* .. 31 (1-2): 1-14.

Mayr E. (1942) Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 334 p.

Mayr E. (1974) Populations, espèces et évolution. *Hermann*, Paris, 496 p.

Mayr E. (1982) The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 974 p.

Mayr E. & Bock W.J. (2002) Classifications and other ordering systems. *J. Zool. Syst. Evol. Res*., 40, 169-194.

McArthur J.M., Mutterlose J., Price G.D., Rawson P.F., Rufell A. & Thirlwall M.F. (2003) Belemnites of Valanginian, Hauterivian and Barremian age: Sr-isotope stratigraphy, composition ($^{87}Sr/^{86}Sr$, $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$, Na, Sr, Mg), and palaeo-oceanography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 3220, 1-20.

McNamara K. J. (1982) Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, 8 (2), 130-142.

McNamara K. J. (1986) A Guide to the Nomenclature of Heterochrony. *Journal of Paleontology*, 60 (1), 4-13.

Meek F. B. (1876) A report on the invertebrate Cretaceous and Tertiary fossils of the Upper Missouri Country *in* Meek F. B. & Hayden F. J. *U.S. Geological and Geographical Survey Territory Monography* 9, pp. 1-629.

Meister Ch. (1989) Les ammonites du Crétacé supérieur d'Ashaka, Nigéria. *Bulletin du Centre de Recherche-Exploration-Production elf-aquitaine*, 13, 1-84.

Melendez G. (1989) El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera iberica (provincias de Zaragoza y eruel). *Intituto Fernando el Catolico, Insituto de Estudios Turolense*, 1-418.

Mikhailova I. A. & Baraboshkin E. J. (2002) *Volgoceratoides* and *Koeneniceras* - new small-size Lower Aptian heteromorphs from the Ulijanovsk Region (Russian Platform). Abhandlungen der Geologischen Bundesandstalt, 57 : 539-553.

Mikhailova I. A. & Baraboshkin E. J. (2009) Ammonites from the *Deshayesites* genus from Aptian (Lower Cretaceous) sediments in the Mountainous Crimea. Moscow University Geology Bulletin. Volume 64, numero 1, 29-34.

Monks N. (1999) Cladistic analysis of Albian heteromorphy ammonites. *Palaeontology*, 42, 907-925.

Monks N. (2002) Cladistic analysis of a problematic ammonite group: the Hamitidae (Cretaceous, Albian-Turonian) and proposals for new cladistic terms. *Palaeontology*, 45, 689-707.

Monnet C. (2005) Anisian (Middle Triassic) and Cenomanian (mid-Cretaceous) Ammonoids : biochronology, biodiversity, and evolution trends. *Ph. D. Thesis, Univerity of Zürich*, Switzerland, 1-706.

Montenat C., Hibsch C., Perrier J. C., Pascaud F. & De Bretizel P. (1997) Tectonique cassante d'âge crétacé inférieur dans l'Arc de Nice (Alpes-Maritimes, France). *Géologie Alpine*, Grenoble, 73, p. 59-66.

Moor E. (2009) *Oxydiscites* und *Cymaceras* vom Schaffhauser Randen. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen*, 36 p., 11 pl.

Morard A. (2006) Covariation patterns in ammonoids: observations, models, and open questions. *4th Swiss Geoscience Meeting*, Bern 2006.

Morard A. & Guex J. (2003) Ontogeny and covariation in the Toarcian genus *Osperleioceras* (Ammonoidea).- *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, tome 174, fasc. 6, p. 607-615.

Moreno-Bedmar J. A. & Company M. (2007) Caracterizacion de dimorfismo morfodimensional en *Deshayesites deshayesi* (Leymerie in d'Orbigny) (Ancyloceratina, Ammonoidea). In Braga, J.C., Checa, A. & Company, M. (Eds.). XXIII Jornadas de la Sociedad Espanola de Paleontologia (Caravaca de la Cruz, 3-6 de Octubre de 2007), Libro de resumenes. Instituto Geologico y Minero de Espana y Universidad de Granada. 153-154.

Moreno-Bedmar J. A., Company M., Bover-Arnal T., Salas R., Delanoy G., Martinez R. & Grauges A. (2009) Biostratigraphic characterization by means of ammonoids of the lower Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a) in the eastern Iberian Chain (Maestrat Basin, eastern Spain). Cretaceous Research. Volume 30, 864-872.

Moreno-Bedmar J. A., Company M., Bover-Arnal T., Salas R., Delanoy G., Maurrassa F.J., Grauges R. & Martinez A. (2010) Lower Aptian ammonite biostratigraphy in the Maestrat Basin (Eastern

Iberian Chain, Eastern Spain). A Tethyan transgressive record enhanced by synrift subsidence. Geologica Acta , Barcelona. Volume 8, numero 3, 1-19.

Murphy M. A. (1975) Paleontology and stratigraphy of the lower Chickabally Mudstone (Barremian-Aptian) in the Ono Quadrangle, Northern California. University of California, Publications in Geological Sciences, 113 : 1-52.

N

Neige P, Chaline J., Chone T., Courant F., David B., Dommergues J.-L., Laurin B., Madon C., Magniez-Jannin F., Marchand D. & Thierry J. (1997) La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. Geobios M.S. 20, 415-422.

Neige P., Marchand D., Rossi J. & Lance J. (1997b) Apparition d'une morphologie scaphitomorphe par miniaturisation chez une ammonite oxfordienne: *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris. Series IIA - Earth and Planetary Science, Volume 325, Issue 4, 281-284.

Neige P., Rouget I. & Moyne S. (2007) Phylogenetic practices among scholars of fossil cephalopods, with special reference to cladistics. *In* Landman, N.H., Davis, R.A. and Mapes, R.H. (eds). *Cephalopods present and past: new insights and fresh perspectives*, Springer, New York, 3-14 3–14.

Nelson G. & Platnick N. I. (1981) Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York, 1-567.

Neumann J. (1907) Die Oxfordfauna von Cetechowitz. *Beitr. Paläont. Geol. Osterr.-Ungars, Vienne*, vol. XX, p. 1-67, 5 fig. VIII pl..

Neumayr M. (1873) Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. *Abhandlungen der kaiserliche und köeniglichen geologischen Reichsanstalt*, Wien, 5(6), p. 141-257, 13 pl.

Neumayr M. & Uhlig V. (1881) Ueber Ammonitiden aus der Hilsbildungen Nordeutsclands. Palaeontographica, Stuttgart. Volume 27, 129-203.

Nicolis E. & Parona C.F. (1885) Note stratigrafiche e paleontologiche sul Giura superiore della Provincia di Verona. *Bolletino della Società Geologica Italiana*, 4: 105 p.

Nikolov T. (1964) Barremian Ammonites from north-eastern Bulgaria. *Travaux Geologie Bulgarie (Serie Paléontologie)*, Sofia, 6 : 117-131.

Noël D. (1968) Nature et genèse des alternances de marnes et de calcaires du Barrémien supérieur d'Angles (Fosse vocontienne, Basses Alpes). *C.r. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 266, 1223-1225.

O

Odin (1994) Geological time scale, 1994. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Sciences de la Terre, (II), t. 318, p. 59-71.

Olóriz F. (1978) El Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el Sector Central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). Paleontología. Bioestratigrafía. Tesis doctorales de la Universidad de Granada, 758 p., 57 pl.

Olóriz F., Marques B. & Caracuel J. E. (1998) The Middle-Upper Oxfordian of Central Sierra Norte (Mallorca, Spain), and progressing ecostratigraphic approach in western Tethys. Geobios, (3), 319-336.

Olóriz F., Palmqvist P. & Perez-Claros P. C. (2002) Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites. Lethaia, Oslo. Volume 35, 158-168.

Ooster W. A. (1860) Catalogue des céphalopodes fossiles des Alpes suisses. Part. IV ; 100 p., 61 pl..

Oppel A. (1862-1863) Ueber jurassische Cephalopoden. *Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum Königlich bayerischen Staates*, Stuttgart, vol. 1, fasc. 2-3, p. 127-266, pl. 40-74.

Oppel A. (1865) Geognostische Studien in dem Ardèche Departement, V. *Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum Königlich bayerischen Staates*, Stuttgart, p. 305-322.

Orbigny A. d' (1840-1842) Paléontologie française. Terrains crétacés. Céphalopodes. *Masson éditeur*, 1-662.

Orbigny A. d' (1842-1851) Paleontologie française, Terrains jurassiques, I. Céphalopodes. *Masson éditeur*, 2 vol., texte et atlas, 642 p., 234 pl.

Orbigny A. d' (1850) Note sur quelques espèces remarquables des étages néocomiens et aptien de la France. Journal de Conchyliologie, Paris. 196-201.

Orbigny A. d' (1850-1852) Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle. *Masson édit.*, Paris, vol. I, 394 p. ; vol. II, 427 p. ; vol. III, 189 p..

Orbigny A. d' (1851) Notice sur le genre *Heteroceras,* de la classe des Céphalopodes. *Journal de Conchyliologie* 2, Paris, 217-222.

P

Page K. N. (1993) Mollusca: Cephalopoda (Ammonoidea, Ancyloceratina). *In*: Benton, J.M. (Ed.). Fossil Record 2. *Chapman & Hall*: 213-228.

Page K. N. (1996) Mesozoic ammonoids in space and time. *In*: Landman, N. H., K. Tanabe & R. A. Davis (Eds). Ammonoid Paleobiology. *Plenum Press*: 755-794.

Palframan D. F. B. (1966) Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richei* (de Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel) from Woodham, Buckinghamshire. *Palaeontology*, London, vol. 9, part 2, p. 290-311, 15 fig., pl. 48-52.

Paquier M.V. (1900) Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies orientales. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Grenoble*, 5, 149−556.

Pasquini C., Lualdi A. & Vercesi P. (2004) Depositional dynamics of glaucony-rich déposits in the Lower Cretaceous of the Nice arc, southeast France. *Cretaceous Research*, London, 25, p. 179-189.

Patrulius (1964) Contribution à l'étude géologique de Padurea Craiului. *C. R. Com. Geol*., XL-XLI, Bucaresti.

Paul C. R. C. (1985) The adequacy of the fossil record reconsidered. – In: Evolutionary case histories from the fossil record. *In* Cope J.C.W. and Skelton P.W. (eds). *Special Papers on Palaeontology*, 33, 7-16.

Pavia G., Cresta S. & Arpa C. d' (2002) Revision of the Jurassic Ammonites of the Gemmellaro collections. *Quaderni Del Museo Geologico "G.G. Gemmellaro"*, Palerma : 401p.

Pervinquière L. (1907) Etudes de paléontologie tunisiennes. I – Céphalopodes des terrains secondaires. Carte géologique de Tunisie, 1-438.

Pictet A. (2012) Evolution of the Cheloniceratinae: an alternative to Deshayesitidae for the Lower Aptian biozonation? Preliminary observations. In Bert D. & Bersac S. (Eds) First meeting of the Research Group for Paleobiology and biostratigraphy of the ammonites. *Boletín del Instituto de Fisiografía y Geología*, 82 : 14-16.

Prieser Th. (1937) Beitag zur Systematik und Stammesgeschichte der europaïschen Peltoceraten. *Palaeontographica*, Stuttgart, Bd. LXXXVI, p. 1-144, pl. 1-14, 12 fig.

Q

Queiroz K. de & Gauthier J. (1994) Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(1), 27-31.

Quenstedt F. A. (1845-1849) Die Cephalopoden, Petrefaktenkunde Deutschlands. *L. F. Fues* Edit., Tübingen, 580 p., 36 pl.

Quenstedt F. A. (1858) Der Jura. Laupp, Tübingen, 842 p., 100 pl.

Quenstedt F. A. (1887-1888) Die Ammoniten des schwäbischen Jura. Bd. III : Der Weiβe Jura. *E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung*, Stuttgart, 1 vol., p. 818-1140 ; 1 atlas, pl. 91-126.

Quereilhac Ph. (1999) A propos de quelques ammonites récoltées dans l'oxfordien du Poitou (Province subméditerranéenne, Ouest de la France). *Poitiers*.

Quereilhac Ph. (2000) A propos de quelques ammonites récoltées dans l'Oxfordien du Poitou. *Ph. Quereilhac Ed*., Poitier : 207 p.

Quereilhac Ph. (2009) La Sous-Famille des Taramelliceratinae (Ammonitina, Haploceratoidea, Oppeliidae) de l'Oxfordien moyen et supérieur (Zone à *Plicatilis*, Sous-Zone à *Vertebrale* - Zone à *Bimammatum*, Sous-Zone à *Berrense*) du Nord de la Vienne, France (Province subméditerranéenne). *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Mémoire 2009/02 (CG2009_M02), 46 p., 4 fig., 27 pl.

Quereilhac Ph., Marchand D., Jardat R., Bonnot A., Fortwengler D. & Courville Ph. (2009) La faune ammonitique des marnes à fossiles ferrugineux de la région de Niort, France (Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum, Sous-Zone à Cordatum). *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Article 2009/05 (CG2009_A05).

Quinn G. P. & Keough M. J. (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press. 537 p.

R

Raisossadat S. N. (2004) The ammonite family Deshayesitidae in the Kopet Dagh Basin, north-east Iran. Cretaceous Research. Volume 25, 115-136.

Ramírez M. J. (2003) The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 277, 1-262.

Raup D. M. (1966) Geometric analysis of shell coiling: general problems. Journal of Paleontology. Volume 40, numero 5, 1178-1190.

Raup D. M. (1967) Analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. Journal of Paleontology. Volume 41, numero 1, 43-65.

Raup D. M. (1973) Depth inferences from vertically embedded cephalopods. *Lethaia*, 6, p. 217-226.

Raup D. M. & Chamberlin J. A. (1967) Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells. *J. Paleont*., 41, p. 566-574.

Rawson P. F & Hoedemaeker P. J. (reporters), Aguirre-Urreta M. B, Avram E., Ettachfini M., Kelly S. R. A., Klein J., Kotetishvili E., Owen H. G., Ropolo P., Thomson M. R. A., Wippich M. & Vasicek Z. (1999) Report on the 4th International Workshop of the Lower Cretaceous Cephalopod team (IGPC-Project 362).

Reboulet S. (2007) Diversification des ammonoids hétéromorphes: l'exemple des *Himantoceras*. Evolution et changements paléoenvironnementaux au Vallanginien. *Bulletin de l'Association Géologique Auboise*, Troye, 28, 13-35.

Reboulet S. (2008) Origination of *Himantoceras* (heteromorphic ammonoids) related to palaeoceanographic and climatic changes during the Valanginian. *Berichte der Geologischen Bundesanstalt*, Wien, 74, 89-91.

Reboulet S. & Atrops F. (1999) Comments and proposals about the Valanginian-Lower Hauterivian ammonite zonation of south-east France. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 92 : 183-197.

Reboulet S. & Hoedemaeker P. J. (reporters), Aguirre Urreta M. B., Alsen P., Atrops F., Baraboshkin E. Y., Company M., Delanoy G., Dutour Y., Klein J., Latil J.L., Lukeneder A., Mitta V., Mourgues F.A., Ploch I., Raissossadat N., Ropolo P., Sandoval J., Tavera J.M., Vašíček Z., Vermeulen J., Arnaud H., Granier B. & Premoli-Silva I. (2006) Report on the 2nd international meeting of the IUGS lower Cretaceous ammonite working group, the « Kilian Group » (Neuchâtel, Switzerland, 8 September 2005).- *Cretaceous Research*, vol. 27, p. 712-715.

Reboulet S. & Klein J. (reporters) Barragán R., Company M., González-Arreola C., Lukeneder A., Raisossadat S.-N., Sandoval J., Szives O., Tavera J. M., Vašíček Z. & Vermeulen J. (2009) Report on the 3rd International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the ''Kilian Group'' (Vienna, Austria, 15th April 2008). *Cretaceous Research*, London, 30, pp. 496-502.

Reboulet S. (reporter), Atrops F., Bert D., Bulot L. G., Busnardo R., Delanoy G., & Vermeulen J. (2007) Compte rendu de la réunion des biostratigraphes français du Kilian Group IUGS Lower Cretaceous Ammonites Working Group, Digne-les-Bains (France), Mercredi 2 Mai 2007 (9H-17H). Parc St Benoît Réserve Géologique de Haute-Provence, France. Thème : zonation Hauterivien – Barrémien. pp. 1-14 (unpublished).

Reboulet S., Rawson P. F., Moreno-Bedmar J. A., Aguirre-Urreta M.B., Barragan R., Bogomolov Y., Company M., Gonzalez-Arreola C., Stoyanova V. I., Lukeneder A., Matrion B., Mitta V., Randrianaly H., Vasicek Z., Baraboshkin E. J., Bert D., Bersac S., Bogdanova T. N., Bulot L. G., Latil J.-L., Mikhailova I. A., Ropolo P. & Szives O. (2011) Report on the 4th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the "Kilian Group" (Dijon, France, 30th August 2010).- *Cretaceous Research* : 32, 786-793.

Reeside J. B. & Cobban W. A. (1960) Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. Geological Survey Professional Paper 355, 1-234.

Reinecke J. C. M. (1818) Maris Protogaei Nautilos et Argonautas vulgo Cornua Ammonis in agro corbugica et vicino reperiundos, simul observationes de Fossilium Protypis. *Coburgi, ex Officina et in Commissis L.C.A. Ahlii.*, 89 p., 13 pl.

Renngarten V. (1926) La faune des dépôts de la région d'Assa-Kambileevka, Caucase du Nord. Mémoires du Comité Géologique Russe (nouvelle série), Saint Petersbourg. Livre 147, 132 p.

Reyment R. A. (1991) Multidimensional Palaeobiology. Pergamon Press, Oxford, UK, 377 p.

Riaz A. de (1898) Description des ammonites des couches à *Peltoceras transversarium* (Oxfordien supérieur) de Trept (Isère). *Masson édit*., Paris, 69 p., 19 pl..

Riaz A. de (1911) Sur un gisement des couches à *Peltoceras transversarium* dans les Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. Géol. Fr*., (4), XI, p. 154-155.

Riccardi A. C. & Aguirre-Urreta M. B. (1989) Hemihoplitid ammonoids from the Lower Cretaceous of Southern Patagonia. *Paleontology*, 32, 447−462.

Riccardi A. C., Aguirre-Uretta M. B. & Medina F. A. (1987) Aconeceratidae (Ammonitina) from the Hauterivian-Albian of Southern Patagonia. Palaeontographica, Stuttgart. Abteilung A, Band 196, 105-185.

Riche A. & Roman F. (1921) La montagne de Crussol, étude stratigraphique et paléontologique. *Travaux du laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Lyon*, fasc. 1, 196 p., 8 pl.

Ricqlès A. de (2000) Taxons, caractères et homologie. *Biosystema*, 18, 21-32.

Rioult M. & Royant G. (1975) - La « croûte stromatholitique de Manara » : horizon-repère de l'Aptien-Albien dans la série briançonnaise du Monte Armette (Alpes ligures). *IXieme Congrès Internationnal de Sédimentologie*, Nice, 1975, thème 10, p. 123-129.

Robert E. & Bulot L. G. (2005) Albian ammonite faunas from Peru: the genus *Neodeshayesites* CASEY, 1964. Journal of Paleontology, London. Volume 79 (3), 611-618.

Rodighiero A. (1919) Il sistema Cretaceo del Veneto occidentale compreso fra d'Adige e il Piave, con speciale riguardo al Neocomiano dei Sette Comuni. *Palaeontografica Italica*, 25, 39−125.

Rollier L. (1909) Phyllogénie des principaux genres d'Ammonites des l'oolithique (Dogger) et de l'Oxfordien. *Arch. Sc. phys. et nat.* (4), t. XXVIII, p. 4, Genève.

Roman F. (1938)- Les ammonites Jurassiques et crétacées : essai de genera. *Masson & Cie édit*., Paris, 554 p., 496 text-fig., LIII pl..

Roman F. (1950) Géologie régionale de la France. VI. Le Bas-Vivarais. *Actualités scientifiques et industrielles*, Paris, n° 1090, 35 fig., 150 p.

Ropolo P. (1995) Implications of variation in coiling in some Hauterivian (Lower Cretaceous) heteromorph ammonites from the Vocontian Basin, France. Memorie descriptive della carta geologica d'Italia 51, 137-165.

Ropolo P. & Gonnet R. (2003) Les *Dufrenoyia* (Ammonoidea) de la zone à Furcata (Aptien inférieur) du Sud-Est de la France. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice. Volume XVIII, 21-55.

Ropolo P., Conte G., Moullade M. & Tronchetti G. (2009) The Douvilleiceratidae (Ammonoidea) of the Lower Aptian historical stratotype region at Cassis-La Bédoule (SE France). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice. Volume XXIV, fascicule I, 115-181.

Ropolo P., Gonnet R. & Conte G. (1998) Le genre *Pseudocrioceras* dans les couches de passage du Barrémien supérieur / Bédoulien inférieur de Cassis-La Bédoule (SE France). *Géologie Mediterranéenne*, Marseille, XXV(3/4) , pp. 85-123

Ropolo P., Moullade M., Conte G. & Tronchetti G. (2008) About the stratigraphic position of the Lower Aptian *Roloboceras hambrovi* (Ammonoidea) level. Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Letter 2008/03 (CG2008_L03), 7 p.

Ropolo P., Moullade M., Gonnet R., Conte G. & Tronchetti G. (2006) The Deshayesitidae STOYANOV, 1949 (Ammonoidea) of the Aptian historical stratotype region at Cassis-La Bédoule (SE France). Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Memoir 2006/01 (CG2006_M01), 46 p.

Ropolo P., Moullade M., Gonnet R., Conte G. & Tronchetti G. (2009a) The Deshayesitidae STOYANOV, 1949 (Ammonoidea) of the Aptian historical stratotype region at Cassis-La

Bédoule (SE France). Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice. Volume XXIV, fascicule I, 43-104.

Rouchadze J. (1933) Les Ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. *Bulletin de l'Institut Géologique de Géorgie* 1, 3, pp. 165-273.

Rouget I. (2002) Reconstruction phylogenétique chez les ammonites : confrontation des approches cladistiques et stratigraphique. Le cas des *Dayiceras* (Ammonoidea, Eodeoceratoidea). *Ph. D. Thesis (unpublished), Université de Bourgogne*, Dijon, 1-284.

Rouget I. & Neige P. (2001) Embryonic ammonoid shell features: intraspecific variation revisited. *Palaeontology*, 44(1), 53-64.

Rouget I., Neige P. & Dommergues J.-L. (2004) L'analyse phylogénétique chez les ammonites : état des lieux et perspectives. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 175 (5), 507-512.

Royant G., Rioult M. & Lanteaume M. (1970) Horizon stromatolithique à la base du Crétacé supérieur dans le Briançonnais ligure. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, (7) XII 2, p. 372-374.

Ruffel A. H. & Wach G. D. (1991) Sequence stratigraphic analysis of the Aptian-Albian Lower Greensand in southern England. *Marine and Petroleum Geology* 8: 341-353.

Ruffel A. H.. & Worden R. (2000) Palaeoclimate analysis using spectral gamma-ray data from the Aptian (Cretaceous) of southern England and southern France. Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology, Leiden. Volume 155, 265-283.

S

Salfeld H. (1906) Beitrag zur Kenntniss des *Peltoceras toucasi* d'Orb. und *Peltoceras transversarium* Qu. Neues Jahrburg für Mineralogie, 1, 81-90.

Salfeld H. (1914) Ueber einige stratigraphische wichtige und einige seltene Arten der Gattung *Perisphinctes* aus dem Oberen Jura Nordwestdeutschlands. *Jahr. Nieder. Geol. Vereins*, Hanovre, p. 231-251, pl. XI-XIII, text-fig. 4.

Salvador A. (ed.) (1994) Internationnal Stratigraphic Guide. A guide to stratigraphic classification, terminology and procedure (2nd ed.). Geological Society of America, Boulder. 214 p.

Sapunov I. G. (1973) Ammonites de l'Oxfordien de la partie occidentale des Hauts Plateaux (Algérie). Publication du Service géologique d'Algérie, NS 44, 101-137.

Sapunov I. G. (1976) Ammonite Stratigraphy of the Upper Jurassic in Bulgaria. II. Oxfordian: Substages, Zones and Subzones. Geologica balcanica, 6 (4), 19-36.

Sapunov I. G. (1979) Les Fossiles de Bulgarie. III - Jurassique supérieur. Ammonoidea. *Académie Bulgare des Sciences*, Sofia, 237 p., 59 pl.

Sarasin Ch. & Schöndelmayer Ch. (1902) Etude monographique des ammonites du Crétacique Inférieur de Chatel-Saint-Denis. Mémoires de la Société Paléontologique Suisse, 29 : 95-195.

Sarkar S. (1955) Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mémoires de la Société Géologique de France* (N.S.) 72, pp. 1-176.

Sarti C. (1986) Fauna e biostratigrafia del Rosso Ammonitico del Trentino centrale (Kimmeridgiano-Titoniano). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, Modena 23 (3), 1984, p. 473-514, 7 pl.

Sarti C. (1993) Il Kimmeridgiano delle Prealpi veneto - trentine, fauna e biostratigrafia. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, ser. 2, n°5, p. 5-203, 29 pl.

Sasanova I. G. (1958) Lower Cretaceous sediments of the Central Russian platform]. In Flyovora, O.V. (ed.), Mesozoic and Tertiary sediments of the Central Russian platform. Gostoptechizdat, Moscow. 31-184 [in Russian].

Sautier N. (1854) note géologique sur la montagne de Crussol (Ardèche). *Bulletin de la société géologique de France*, Paris, t. XI, 2ème série, p. 716-723.

Schairer G. (1972) *Taramelliceras*, *Glochiceras*, *Ochetoceras* (Haploceratacеae, Ammonoidea) aus der platynota-Zone (unterstes Unterkimmeridge) der Fränkischen Alb (Bayern). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, Munich, 12, p. 33-56, 11 fig., 2 pl.

Schairer G. (1984) Die Cephalopodenfauna der Schwammkalke von Bilburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Glochiceras*, *Ochetoceras* (Ammonoidea, Haploceratacea) *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, Munich, 24, p. 27-38, 3 fig., 2 pl.

Schairer G., Fürsish F. T., Wilmsen M., Seyed-Emami K. & Majidifard M. R. (2003) Stratigraphy and ammonite fauna of Upper Jurassic basinal sediments at the eastern margin of the Tabas Block (East-Central Iran). Geobios, 36 (3), 195-222.

Schindewolf O. (1923) Über die Augestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea. *Centralbl. Miner. Geol. Paläont*.: 337-370.

Schindewolf O. (1954) On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. *Bull. Mus. Comp. Zool*., 112 : 217-237.

Schindewolf O. (1963) Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. III. *Abhandlungen der Matematish-Naturwissenschaftlichen Klasse Jahrgang*, Wiesbaden, 6: 147 pp.

Schlanger S. O. & Jenkyns H. C. (1976) Cretaceous oceanic anoxic events : causes and consequences. *Netherlands Journal of Geosciences*, Utrecht, 55, 3-4, p. 179-184.

Schlegelmilch R. (1994) Die Ammoniten des süddeutschen Malms. Gustav Fischer Ed., Stuttgart, Jena & New York, 297 p., 73 pl.

Schmelz R.M. & Timm T. (2007) Advocating paraphyletic taxa in systematics of Clitellata. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 31, 99-108.

Schweigert G. & Dietze V. (1998) Revision der dimorphen Ammonitengattung *Phlycticeras* Hyatt - *Oechoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, MittelJura). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Serie B, 269: 60 p.

Schweigert G. & Ebel K. (1999) Der stratigraphisch Nachweis der Ammonitengattung *Gregoryceras* (Ober Jura, Bimammatum-Zone). Neues Jharburg Geologie und Paläontologie Mitteilhungen, 2, 95-100.

Scouflaire Q., Marchand D., Bonnot A., Courville Ph., Raffray M. & Huault V. (1997) Le contact Callovien-Oxfordien dans les environs de Chaignay : nouvelles données stratigraphiques et paléontologiques. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, Dijon, 49 : 45-63.

Sequeiros L. (1974-1975) Paleogeografia del Calloviense y Oxfordiense en el sector central de la zona subbetica. *Tesis doctorales Univ. Granada*, n° 65 (1974), 1er part. : 275 p., 122 text-fig. ; 2e part. : 361 p., 140 text-fig., XXXII pl.

Sequeiros L. (1975) Revision de *Gregoryceras fouquei* (Kilian) 1889 (Peltoceratinae, Ammonoidea, Cordilleras Beticas). Cuadernos de Geologia, 6, 165-176.

Shapiro S. S. & Wilk M. B. (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). Biometrika. Volume 52, 591-611.

Simionescu I. (1899) Note sur quelques ammonites du Néocomien français. *Annales de l'Université de Grenoble*, vol. 11, fasc. 3, p. 1-16.

Simonovitch S. E., Batsevich L. F. & Sorokin A. (1875) Geological description of parts of the Kutais, Lechkhum, Senaks and Zughdid districts of the Kutais government. Materialy dlya Geologii Kavkaza (1874), 1−191. [in Russian]

Simpson G. G. (1961) Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York. 247 p.

Simpson M. I., 1985, The stratigraphy of the Atherfield Clay Formation (Lower Aptian; Lower Cretaceous) at the type and other localities in southern England. Procceding of the Geologists' Association, London. Volume 96, numero 1, 23-45.

Soussi M., Enay R., Boughdiri M., Mangold Ch. & Zaghbib-Turki D. (1999) L'Ammonitico Rosso (formation Zaress) de la dorsale tunisienne. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 329, 279-286.

Spath F. L. (1925) Ammonites and Aptychi. I. The Collection of fossils and rocks from Somaliland. *Monogr. Hunt. Mus*., 1, p. 111-164.

Spath F. L. (1927-1933) Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India., Palaeontologia Indica*, N. S., IX, 2 parts I-VI, 945 p., 130 pl..

Spath L. F. (1913) On Jurassic Ammonites from Jebel Zaghuan (Tunisia). Quarterly Journal Geological Society. 69 (4), 276, 540-580.

Spath L. F. (1923) On ammonite horizons of the Gault and contiguous deposits. Appendix II. Summary Programme of the Geology Survey, London for 1922, 139-149.

Spath L. F. (1924) On the ammonites of the Speeton Clay and the subdivisions of the Neocomian. *Geological Magazine*, vol. 61, n° 716, p. 73-89.

Spath L. F. (1924) On the Blake collect ion of ammonites from Kachh, India. *Palaeontologica Indica*, new serie, v. 9, mem. 1, 1-29.

Spath L. F. (1929) Correction of cephalopod nomenclature. Naturalist, London. Volume 871, 269-271.

Spath L. F. (1930) On some Ammonoidea from the Lower Greensand. Annals and Magazine of Natural History, London. Serie 10, numero 5, 417-464.

Steinmann G. & Döderlein L. (1890) Elemente der Paläontologie, Engelmann, Leipzig, 8, 1-848.

Stephanov J. (1962) Oxfordian ammonites from the family Aspidoceratidae in Bulgaria. Travaux du Laboratoire de Géologie de Bulgarie, 4, 95-125.

Sturani C. (1967) Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-eastern France, dept. Basses-Alpes). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*. 5(1): 3-57.

Summesberger H., Histon K. & Daurer A. (Eds) (1996) Cephalopods - Present and Past. *Abhandlungen der Geologischen Bundesandstalt*, Wien, 57: 467-478.

Swinnerton H. (1935) The rocks below the Red Chalk of Lincolnshire and their cephalopod fauna. Quaternary Journal of the Geological Society, London. Volume XCI, 46 p.

Swofford D. L. & Maddison W. P. (1987) Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences*, 87, 199–229.

Swofford D. L. & Maddison W. P. (1992) Parsimony, character-state reconstructions, and evolutionary inferences. *In* Mayden, R.L. (ed). *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA, 186–223.

T

Tapoul J. F. (1977) Etude géologique de la bordure sud-orientale de l'arc de Castellane entre le Loup et la Cagne. *Thèse Universitaire (inédit)*, Nice, 189 p.

Tarkowski R. (1983) Biostratigraphie ammonitique de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie. *Geologia* tom 9, zes. 2, p. 5-80.

Tarkowski R. (1990) Les *Taramelliceras* (Ammonitina) de l'Oxfordien inférieur du Jurassique cracovien, valeur stratigraphique. First Oxfordian Meeting, Zaragoza. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ), 2, 205-221.

Thierry J. (1966) Analyse stratigraphique de la série Bathonien-Oxfordien du Châtillonnais. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, (7), 8: 642-651.

Thierry J. (1997) La biostratigraphie, du taxon à la biobiozone et aux échelles biozonales. *in* : Stratigraphie, terminologie française, Comité Français de Stratigraphie, Jacques Rey coord. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*, Pau, Mém. 19, pp. 63-89.

Thierry J. (1997) La biostratigraphie, du taxon à la biozone et aux échelles biozonales. in: Stratigraphie, terminologie française, Comité Français de Stratigraphie, Jacques Rey coord. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*, Pau, Mém. 19, pp. 63-89.

Thierry J. & Charpy N. (1982) Le genre *Tornquistes* (Ammonitina, Pachyceratidae) à l'Oxfordien inférieur et moyen en Europe occidentale. *Geobios*, n° 15 (5), p. 619-677, 5 fig., 13 tabl., 13 pl..

Thierry J. (coord.) et al. (42 co-auteurs) (2000) Early Kimmeridgian (146-144 Ma). *In*: Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B., Barrier E., Biju-Duval B., Brunet M. F., Cadet J. P., Crasquin S. & Sandulescu M. (eds), Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps, CCGM/CGMW, Paris, map 10.

Thieuloy J.-P. (1979) *Maheronites limentinus sp. n.* (Ammonoidea) espèce-type d'un horizon-repère barrémien supérieur du Vercors méridional (massif subalpin français). *Géobios*, Mémoire spécial n°3, pp. 305-317.

Thomel G. (1963) Le Crétacé des environs de Chabrières (Basses-Alpes). Bulletin de la Société Géologique de France, 5 : 333-344.

Thomel G. (1964) Contribution à la connaissance des céphalopodes crétacés du sud-est de la France. Note sur les ammonites déroulées du Crétacé inférieur vocontien.- *Mémoires de la Société Géologique de France*, Paris, mémoire n° 101, 80 p.

Thomel G., Coulet P., Davoux J. Delanoy G., Führ F., Führ M., Gazel L., Giverso J., Jullian H., Jullian V., Levan G., Mascarelli E., Maurel L., Poupon A. & Salomon M. (1990) Le genre *Acrioceras* Hyatt, 1900 dans le Barrémien du Sud-Est de la France. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice, 7 : 20-151.

Tintant H. (1952) Principes de la systématique. *In:* PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, Masson Ed., Paris, 1, p. 41-64.

Tintant H. (1956) Observations sur l 'Oxfordien aux environs de Villecomte (Côte-d'Or). *Bull. Sei. BoUIX* .. Dijon, 12: 55-57.

Tintant H. (1961) Etudes sur les ammonites de l'Oxfordien supérieur de Bourgogne. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, Dijon, 19 : 109-145.

Tintant H. (1961) Un genre nouveau d'Ammonite de l'Argovien du Jura *Beauvesia nov. gen. Bull. Scient. Acad. Sc*., Paris, t. 246, p. 2504-2507.

Tintant H. (1963) Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Thèse, *Presse Universitaire de France*, Paris, 500 p.

Tintant H. (1965) La notion d'espèce en paléontologie. *Mises à jour scientifique* 1, Paris, p. 273-294.

Tintant H. (1966) Principes et méthodes d'une paléontologie moderne. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 7, 9−19.

Tintant H. (1976) Le polymorphisme intraspécifique en paléontologie (exemples pris chez les Ammonites). *Haliotis*, 6, 49−69.

Tintant H. (1980) Problématique de l'espèce en paléontologie. *In* Les problèmes de l'espèce dans le monde animal. *Mémoire de la Société Géologique de France* 40, Paris, p. 321-372

Tintant H., Gygi R. A. & Marchand D. (2002) Les nautilidés du Jurassique supérieur de Suisse septentrionale. *Eclog. geol. Helv*., vol.95, p. 429-450.

Tintant, H. 1969. L'espèce et le temps. Point de vue du paléontologiste. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 94, 559−576.

Tornquist A. (1894) Ueber Macrocephaliten im Terrain-à-Chailles. *Abhandlungen der Schweizerischen paläontologischen Gesellshaft*, Zürich, 21: 31 p.

Trauth F. (1938) die Lamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 88, p. 115-229, pl. 9-14.

Tzankov V. (1946) Etudes biostratigraphiques et paléoécologiques sur les formations géologiques en Bulgarie. In: Cohen, E.R., Dimitrov, S. and Kamenov, B.G. (Eds), Géologie de la Bulgarie, 1−390.

U

Ubukata T., Tanabe K., Shigeta Y., Maeda H., & Mapes R. H. (2008) Piggyback whorls: A new theoretical morphologic model reveals constructional linkages among morphological characters in ammonoids. Acta Geologica Polonica. Volume 53 (1), 113-128.

Uhlig V. (1883) Die Cephalopoden der Wensdorferschichten. Denkschriften der Kaiserlichen akademie der Wissenschaften, Wien, 46 : 127-290.

Uhlig V. (1887) Ueber neocom Fossilien vom Gardenazza in Südtirol nebst einen Anhang über das Neocom von Ischl.- *Jahrbuchder Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, band. 37, heft. 1, p. 69-108.

V

Vašíček Z. (1979) Zwei neue faunistische Fundorte der Unterkreide in der Silesischen Einheit und Zusammenfassung der Revision d von V. Uhlig (1883) beschriebenen Ammoniten. *Sbornik vědeckých prací Vysoké školy báňské v Ostravě, řada hornicko- geologická*, 25, 119−134.

Vašíček Z. (2008) Barremian and Early Aptian ammonites from the Godula Facies of the Silesian Unit in the Outer Western Carpathians, Czech Republic. *Acta Geologica Polonica*, 58, 407−423.

Vašíček Z. & Skupien P. (2002) Note on some rare Barremian/Aptian ancyloceratids from the Silesian Unit (Outer Western Carpathian, Czech Republic). Journal of the Czech Geological Society, 47, 1-2 : 65-74.

Vermeulen J. (1995) Nouvelle biozonation du Barrémien basée sur la famille des Pulchellidae (Ammonoidea). *Géologie Alpine*, 71 : 199-211.

Vermeulen J. (1996a) Le Barrémien de Saint-Martin, Escragnolles (Alpes-Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, : 53-76.

Vermeulen J. (1996b) Origine, classification et évolution des Pulchelliinae (Douvillé), 1911 *emend*. Vermeulen 1995. *Géologie Alpine*, 72 : 101-115.

Vermeulen J. (1996c) Variabilité morphologique et statut taxinomique de *Nicklesia didayana* (d'Orbigny, 1841) (Pulchellidae, Ammonoidea). *Ann. Soc. Sc. Nat. Arch. De Toulon et du Var*, t. 48, fasc. 2 : 141-146.

Vermeulen J. (1997) Biohorizons ammonitiques dans le Barrémien du Sud-Est de la France (de la zone à Hugii à la zone à Sartousiana). *Géologie Alpine*, 73 : 99-117.

Vermeulen J. (1998) Nouvelle biostratigraphie ammonitique du Barrémien (*pro parte*) du Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 327 : 619-624.

Vermeulen J. (1999) Nouvelles données sur les répartitions stratigraphiques, les évolutions et les classifications de trois familles d'ammonites du Crétacé inférieur. *Géologie Alpine*, 75 : 123-132.

Vermeulen J. (2002) Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des Pulchellidae (Ammonoidea, Ammonitina, Endemoceratidae. *Géologie Alpine*, Grenoble, Mémoire HS n°42, pp. 1-332.

Vermeulen J. (2004) Vers une nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur méditerranéen. Le cas des Crioceratitidae Gill, 1871 *nom. correct.* Wright, 1952, des Emericiceratidae fam. nov. et des Acrioceratidae fam. nov. (Ancyloceratacеae Gill, 1871).- *Riviéra Scientifique*, vol. 88, p. 69-92.

Vermeulen J. (2005) Boundaries, ammonite fauna and main subdivisions of the stratotype of the Barremian. *Géologie Alpine*, Grenoble, série spéciale "colloques et excursions" 7, pp. 147-173.

Vermeulen J. (2005b) Sur quatre espèces particulières d'ammonites du Barrémien du sud-est de la France. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, 20, 1−24.

Vermeulen J. (2006) Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur.- *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, vol. 21, p. 137-178.

Vermeulen J. (2011) Discussion of: Problems in the identity of *"Crioceras" barremense* Kilian, 1895 (Ancyloceratida, Late Barremian), and their proposed resolution, by D. Bert *et alii* (CG2010_A01) [Alternative title: The nomenclatural status and the acceptation of the genus *Barrancyloceras* Vermeulen, 2000, and of its type species]. *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Article 2010/01_Reply (CG2010_A01R).

Vermeulen J. & Bert D. (1998) Sur l'ammonitofaune du Barrémien de la Saurée près de Tourettes-Levens (Alpes-Maritimes, France). *Riviera Scientifique* : 77-88.

Vermeulen J. & Lepinay P. (2010) Nouvelles données sur le genre *Imerites* Rouchadze, 1933 (Ammonidita, Ancyloceratina) ; réponses et précisions apportées au travail de Bert, Delanoy et Canut, 2009. *Annales de Paléontologie*, Paris, 96, pp.13-23.

Vermeulen J., Lazarin P., Lepiney P., Leroy L. & Mascarelli E. (2013) Taxa d'ammonites nouveaux ou peu connus de l'Hauterivien et du Barrémien du Sud-Est de la France. Strata, 48, 61pp.

Villasenor A. B., Olóriz F. & López-Palomino I. (2004) Inner whorls of *Gregoryceras* (Ammonitina, Peltoceratinae) as the first occurrence of the genus in Mexico. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 110 (1), 249-254.

Von Koenen A. (1902) Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom (Valanginien, Hauterivien, Barremien und Aptien). Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie, Neue Folge, Berlin. Heft 24. 451 p.

W

Wedekind R. (1916) Über Lobos, Suturallobus und Inzision. *Centralbl. Miner. Geol. Paläont*., 8 : 185-195.

Wegele L. (1929) - Stratigraphische und faunistische untersuchungen im oberoxford und unterkimmeridge mittelfrankens. *Palaeontographica*, Stuttgart, 71-72, 11 pl., 118 p.

Westermann G. E. G. (1956) Philogenie der Stephanoceratacеae und Perisphinctaceae des Dogger. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, Stuttgart, 103: 233-279.

Westermann G. E. G. (1966) Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Soninia adicra* (Waagen).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, band. 124, heft. 3, p. 289-312.

Westermann G. E. G. (1996) Ammonoid life and habitat. *In* Landman, N. *et al*. (eds). *Ammonoid Paleobiology, Vol. 13 of Topics in Geobiology*, Plenum press, New-York, 16, 608-707.

Whittacker A. (1985) Atlas of onshore sedimentary basins in England and Wales. Blackie Edition, Glasgow. 71 p.

Wiedmann J. (1970) Probleme der Lobenterminologie. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 63 : 909-922.

Wiedmann J. & Kulmann J. (1981) Ammonoid suture in ontogeny and phylogeny. *In* House, M.R. and Senoir, J.R. (eds). *The Ammonoidea. Systematic association special volume,* Academic Press, London and New-York, 18, 215-255.

Wilmsen M. & Mosavinia A. (2010) Phenotypic plasticity and taxonomy of *Schloenbachia varians* (J. Sowerby, 1817) (Cretaceous Ammonoidea). *Paläontologische Zeitschrift* 85(2), 169-184.

Wissler L., Weissert H., Masse J-P. & Bulot L. G. (2002) Chemostratigraphic correlation of Barremian and lower Aptian ammonite zones and magnetic reversals. *Internationnal Journal of Earth Science (Geologische Rundschau)*, 91, 272–279.

Wright C. W., Callomon J. H. & Howarth M. K. (1996) Cretaceous Ammonoidea *in* Treatise of Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4 (revised). *Geological Society of America and University Kansas Press*, Boulder & Lawrence : 1-362.

Wright J. K. (1971) The stratigraphy of the Yorkshire Corallian. *Proc. Yorks. Geol. Soc*., vol. 39, pl.12.

Y

Yacobucci M. M. (1999) Plasticity of developmental timing as the underlying cause of high speciation rates in ammonoids. An example from the Cenomanian Western Interior Seaway of North America. *In* Olóriz F. and Rodriguez-Tovar F.J. (eds). *Advancing research on living and fossil cephalopods*. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York, 59-76.

Yacobucci M. M. (2004) Buckman's paradox: variability and constraints on ammonoid ornament and shell shape. *Lethaia*, 37, 57-69.

Yacobucci M. M. (2004b) *Neogastroplites* meets *Metengonoceras*: morphological response of an endemic hoplitid ammonite to a new invader in the mid-Cretaceous Mowry Sea of North America. Cretaceous Research. Volume 25, 927-944.

Yacobucci M. M. (2008) Controls on Shell Shape in Acanthoceratid Ammonites from the Cenomanian-Turonian Western Interior Seaway. In P.J. Harries (ed.). High-resolution approaches in stratigraphic paleontology. Topics in Geobiology. Volume 21, 195-226.

Yans J., Dupuis Ch., Dejax J., Barbier F., Spagna P. & Quesnel F. (2008) La kaolinite comme marqueur climatique au Crétacé inférieur ? L'exemple des sédiments à faciès wealdien du Bassin du Wessex (Royaume-Uni), du Bassin de Mons (Belgique) et du Boulonnais (France). *In* Deconinck, J.-F. and Pucéat, E. (eds). *Réunion thématique du GFC, Les climats du Crétacé*, Paris, 47-48.

Young K. & Oloriz F. (1993). Ammonites from the Smackover limestone, Cotton Valley field, Webster Parish, Louisina, U. S. A. Geobios, MS 15, 401-409.

Z

Zander R. H. (2007) Paraphyly and the species concept, a reply to Ebach & al. *Taxon*, 56(3), 642-644.

Zeiss A. (1962) Die Ammonitengattung *Paraspidoceras* L. F. Spath. *Erlanger geologische Abhandlungen*, 41 : 40 p.

Zeiss A. (1962) Die Ammonitengattung *Paraspidoceras* Spath. *Erlanger geol. Abhandl*., 41, 40 p..

Ziegler B. (1956) *Creniceras dentatum* [Ammonitacea] im Mittel-Malm Südwestdeutschlands. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, Stuttgart, p. 553-575, 13 fig.

Ziegler B. (1958) Monographie der Ammonitengattung Glochiceras im epikontinentalen Weissjura Mitteleuropas. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 110, 4-6, p. 93-164, 66 fig, pl. 10-16.

Ziegler B. (1974) Ober Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei "Oppelien" des oberen Juras (Ammonoidea: Haploceratacеae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, Stuttgart, n°11, 39 p., 19 fig., 2 pl.

Zittel K. A. von (1884) Handbuch der Paläontologie, I Teil, Abtheilung-Palaeozoologie. II Band. Molluska und Arthropoda. Munich and Leipzig : R. Oldenbourg, 1-893.

Zittel K. A. von (1895). Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Munich and Leipzig : R. Oldenbourg, 1-971.