

7) COMMEMORAZIONE DI RAFFAELE PICCININI

ATTI I CONVEGNO  
Pergola 25-28 ottobre 1984

# Fossili Evoluzione Ambiente

ESTRATTO

*a cura di Giovanni Pallini*

EDITORE  
COMITATO CENTENARIO RAFFAELE PICCININI  
1986

# Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'ammonites téthysien *Haploceras* Zittel, 1868

par  
RAYMOND ENAY & FABRIZIO CECCA

Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard,  
Lyon I et Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléocologie,  
associé au C.N.R.S. (LA 11), 27-43, boulevard du 11 novembre  
1918 - F-69622 VILLEURBANNE CEDEX.

## RÉSUMÉ

Les populations du genre *Haploceras* étudiées proviennent de collectes bien repérées dans le Tithonique de régions différentes par les environnements et leur situation dans la paléogéographie de la Téthys jurassique: les chaînes bétiques en Espagne méridionale et l'Ardèche dans le SE de la France.

Les différentes «espèces» d'*Haploceras* sont interprétées. Le dimorphisme sexuel est analysé et précisé. Ainsi, le dimorphe macroconque de *H. verruciferum* est identifié pour la première fois. L'étude de populations abondantes et bien repérées met en évidence la variabilité des populations successives et leur évolution, surtout marquées chez les microconques.

Les *Haploceras* st. s. du groupe *carachtheis-staszycii* constitue une seule espèce très variable, présentant un véritable polymorphisme (autre que sexuel) dans la zone à Ponti. Le groupe de *H. verruciferum* issu de *Haploceras* st. s. constitue le sous-genre phylétique *Volanites* subgen. nov.

## ABSTRACT

[Structure and evolution of the Tithonian populations of the tethyan ammonites genus *Haploceras*, Zittel, 1868.]

Populations of the genus *Haploceras* stratigraphically well located are studied. Material comes from areas different by environmental conditions and emplacements in the paleogeography of the Jurassic Tethys: the Betic ranges in Southern Spain and the Ardèche Department in South-Eastern France.

The different so called «species» of the genus *Haploceras* are interpreted on the basis of the sexual dimorphism which is stated precisely. Thus, the macroconch dimorph of *H. verruciferum* is identified for the first time. The study of numerous and well dated collections shows the variability of the successive populations and their evolution, chiefly well indicated for the microconchs.

The *Haploceras* st. s. of the *carachtheis-staszycii* group form a single species very variable, which realize a true polymorphic structure (different of sexual) in the Ponti Zone. The *H. verruciferum* group is a phyletic subgenus *Volanites* subg. nov. arisen from *Haploceras* st. s.

## KEY WORDS

Ammonitina, *Haploceras*, *Volanites*, Jurassic, Tithonian, Paleontology, Evolution, Southern Spain, Ardèche (France), Biostratigraphy.

## RIASSUNTO

[Struttura ed evoluzione delle popolazioni titoniche di *Haploceras* Zittel, 1868, genere di ammoniti tetisiane.]

Nel presente lavoro sono discusse le popolazioni titoniche di *Haploceras* provenienti da due settori differenti, ma complementari, della Tetide giurassica: le catene betiche, in Spagna meridionale, occupanti a quest'epoca il margine sud-iberico bordante l'intervallo oceanico della Tetide occidentale e l'Ardèche orientale (Sud-Est della Francia), appartenente alla piattaforma europea sul margine occidentale del bacino della zona esterna delle Alpi occidentali.

Le varie specie di *Haploceras* sono innanzitutto reinterpretate prendendo in considerazione l'ipotesi del dimorfismo sessuale che, per questo gruppo, viene qui analizzato e precisato.

Il confronto tra faune abbondanti, rigorosamente raccolte stra-

to per strato e provenienti da due regioni differenti dal punto di vista ambientale e paleogeografico, ha permesso di chiarire alcuni problemi suscitati da una lettura critica del quadro nomenclaturale tradizionale. In particolare, è apparso evidente che le delimitazioni tra le diverse «specie» (intese in senso classico) divengono irrealizzabili quando si dispone di popolazioni costituite da un grande numero di individui, tra i quali possono essere riconosciuti tutti i tipi di transizione tra «specie» e «specie», almeno a certi livelli.

Emerge, dal presente studio, un quadro evolutivo generale che mostra come i vari morfotipi di *Haploceras*, i microconchi in particolare, si succedano progressivamente nel tempo, fornendo quindi delle utili indicazioni sul piano biostratigrafico.

La separazione morfologica, ben evidente nei microconchi in certi momenti del Titonico, è valutata ed interpretata seguendo gli sviluppi evolutivi che eventualmente ne derivano. In base a questo criterio il gruppo di *H. verruciferum* (Zittel) viene isolato a livello sottogenerico ed incluso nel sottogenere fletico *Volanites* subgen. nov. Sulle stesse basi, viene riconosciuta una sola specie nell'ambito di *Haploceras* s. str.: *H. carachtheis* (Zeuschner).

*Haploceras* est un des plus anciens genres distingués au sein du grand genre *Ammonites*, créé par Zittel dès 1870. Apparu dès le Kimméridgien supérieur, il est connu essentiellement du Tithonique des régions téthysiennes où il est souvent abondant jusque dans les régions de bordure de la Téthys. Il est un des éléments de «l'afflux téthysien» (=Tethydian faunal peak de K. W. Barthel) connu jusque dans les faunes du Tithonique de Franconie. A la même époque il est plus abondant encore sur la bordure ardéchoise (Le Pouzin, Broyon) où nous avons recueilli un important matériel bien repéré et d'excellente conservation. Parallèlement, nous disposons d'un matériel des chaînes bétiques, en Espagne, moins bien conservé dans l'ensemble, mais réparti sur une durée couvrant tout le Tithonique. Ce sont ces faunes, entre lesquelles nous avons pu faire des comparaisons intéressantes, qui sont à la base des considérations suivantes.

## 1. LES ESPÈCES CLASSIQUES DU GENRE *HAPLOCERAS*

A part quelques créations plus récentes, la plupart des espèces du genre sont également très anciennes et dues à Zeuschner (1846) et Opper (1865). Mais elles sont surtout connues par les deux monographies de K. von Zittel (1868 et 1870) sur les Couches de Stramberg l. s. et les gisements plus anciens dans le Tithonique. Une part importante du matériel étudié par Zittel provenait de nombreux gisements tithoniques d'Italie, tant dans les Alpes méridionales que dans les Apennins des Marches.

### 1.1. FRÉQUENCE DES DIFFÉRENTES «ESPÈCES» DANS LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ PAR ZITTEL

Zittel a étudié ainsi plus de 1.200 exemplaires des différentes espèces qu'il avait distinguées. L'examen de la répartition du matériel parmi ces espèces est déjà une source de réflexion qui rejoint les observations que nous avons pu faire sur le matériel étudié. La figure 1 rassemble les nombres d'exemplaires étudiés par K. von Zittel pour les différentes espèces d'*Haploceras* reconnues dans ses deux monographies sur les faunes tithoniques. «*H. tomephorum*» est conservé parmi les *Haploceras* malgré sa morphologie générale (enroulement, section du tour) et, surtout, sa ligne cloisonnaire plus proches de celles de *Pseudolissoceras*; la loge d'habitation des adul-

		HAPLOCERAS TITHONIQVES ETUDIÉS PAR K. VON ZITTEL										
	Die CEPHALODEN DER											
	<b>STRAMBERGER SCHICHTEN</b>											
	<b>-1868-</b>											
		<i>HAPLOCERAS STASZYCII</i> ZEUSCHN.										
		<i>HAPLOCERAS ELIMATUM</i> OPP.										
		<i>HAPLOCERAS TITHONIUM</i> OPP.										
		<i>HAPLOCERAS CARACHTHEIS</i> ZEUSCHN.										
		<i>HAPLOCERAS CARACHTHEIS</i> var. <i>SUBTILIOR</i> ZITT.										
		<i>HAPLOCERAS LEIOSOMA</i> OPP.										
		<i>HAPLOCERAS CRISTIFER</i> ZITT.										
		<i>HAPLOCERAS RHINOTONUM</i> ZITT.										
		<i>HAPLOCERAS WOHLERI</i> OPP.										
		<i>HAPLOCERAS VERRUCIFERUM</i> ZITT. (MENECH.)										
		"HAPLOCERAS" <i>TOMEPHORUM</i> ZITT.										
	FAUNA DER AELTERN											
	CEPHALOPODENFUEHRENDEN											
	<b>TITHONBILDUNGEN</b>											
	<b>-1870-</b>											
			<b>300</b>	<b>1</b>	<b>—</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>—</b>	<b>—</b>	<b>5</b>	<b>—</b>	<b>28</b>
												<b>38</b>

Fig. 1 - Distribution des nombres d'individus par «espèces» étudiés par K. von Zittel dans ses deux monographies sur les faunes tithoniques.

tes porte les crêtes transverses ventrales de certains *Haploceras*, toujours absentes chez *Pseudolissoceras*.

D'emblée apparaissent des formes largement représentées, au moins dans une partie de l'étage, telles *H. staszycii* pour les gisements du Tithonique «ancien», ou *H. elimatum* et *H. carachtheis* pour ceux groupés dans les Couches de Stramberg, approximativement le Tithonique supérieur. Quoique encore nombreux, *H. verruciferum* et «*H.*» *tomephorum* dans le Tithonique ancien et *H. tithonium* dans le Tithonique supérieur, sont nettement moins fréquents. Par contre toutes les autres espèces séparées par A. Opper et K. von Zittel, *H. carachtheis* var. *subtilior*, *H. leiosoma*, *H. cristifer*, *H. rhinotomum* et *H. wohleri* sont représentées par un petit nombre d'exemplaires et toujours dans l'une ou l'autre division du Tithonique seulement.

Compte tenu du nombre total d'individus (1.218) et de la diversité des gisements étudiés, ces nombres sont certainement significatifs de l'importance et de la fréquence des différents taxons dans les populations successives. Les observations que nous avons faites, à partir d'un matériel bien repéré en Espagne méridionale et dans le SE de la France, confirment ce sentiment.

## 1.2. L'INTERPRÉTATION DES ESPÈCES CLASSIQUES D'HAPLOCERAS

Si on met à part le groupe de *H. verruciferum*, examiné plus loin, les figures originales ou les refigurations des espèces données par Zittel en 1868 et 1870, permettent de séparer deux groupes.

— Un premier groupe rassemble des formes (*staszycii*, *elimatum*, *tithonium*) ayant en commun:

- la taille relativement grande;
- un enroulement rapide;
- péristome sinueux mais sans différenciation de véritables oreillettes ou apophyses (sauf quelques formes sur lesquelles nous reviendrons).

Sur les figures originales la séparation de ces trois formes paraît aisée. Les caractères distinctifs seraient:

- l'épaisseur du tour et la forme de la section, en particulier les flancs plus ou moins convergents vers la région ventrale;
- l'ouverture et la profondeur de l'ombilic.

Mais la littérature plus récente illustre assez bien la difficulté à les séparer en raison de l'existence de formes à caractères intermédiaires au sein des populations. L'hypothèse d'une variabilité intraspécifique est donc à retenir; cependant, elle peut être nuancée à partir des chiffres vus précédemment pour le matériel type: le type *elimatum* est dominant dans les Couches de Stramberg (associé à la forme *tithonium*, en nombre plus réduit), tandis que dans les gisements attribués au Tithonique ancien *staszycii* est pratiquement seul. Peut-être faut-il envisager aussi une transformation progressive de la morphologie de l'espèce dans le temps?

— Un deuxième groupe rassemble des formes (*carachtheis* et sa variété *subtilior*, *leiosoma*, *rhinotomum*, *cristifer*) ayant en commun:

- la taille relativement faible;
- un péristome différencié avec des apophyses (quand elles sont conservées) plus ou moins développées;
- développement sur la région ventrale de crêtes transverses, parfois en bourrelet (*rhinotomum*), le plus

souvent limitées à la partie précédant le péristome, mais parfois développées sur toute la loge d'habitation. *H. cristifer* présente une crête spirale médio-ventrale.

L'enroulement est variable non seulement entre les espèces distinguées par Zittel, mais également au sein d'une même forme, par exemple entre le type de *H. carachtheis* de Zeuschner et l'exemplaire de l'espèce figuré par Zittel.

D'ailleurs, comme pour le premier groupe, les nombres d'individus de chaque «espèce» étudiés par Zittel sont significatifs: 250 exemplaires de *H. carachtheis* dans les Couches de Stramberg, alors que les autres formes sont représentées par 15 individus au mieux (*leiosoma*). Cependant, l'hypothèse d'une variabilité intraspécifique paraît plus difficile à formuler, compte tenu des caractères distinctifs apparents d'après les seules figures originales. De même, le rôle éventuel des transformations évolutives ne peut être avancé sans une bonne stratigraphie du matériel.

## 1.3. LE DIMORPHISME CHEZ LES HAPLOCERAS (SAUF *H. VERRUCIFERUM*)

Indépendamment de la validité des «espèces» sur le plan taxonomique, la coexistence des deux groupes précédents peut être interprétée comme un dimorphisme, les formes de petite taille représentant les microconques (m), les grandes formes les macroconques (M).

Parmi les *Haploceras* et plus particulièrement les formes des deux groupes précédents, l'expression morphologique du dimorphisme est comparable à celle connue dans les autres groupes d'ammonites. Les caractères distinctifs du dimorphisme concernent:

- la taille;
- les différenciations péristoméales;
- les caractères de la loge d'habitation.

Mais leur utilisation nécessite de disposer d'individus complets et adultes c'est-à-dire présentant un ensemble de caractères acquis en fin de croissance ou avec la maturité

- approximation des dernières cloisons;
- différenciation péristoméale complète;
- crêtes transverses ou bourrelets ventraux;
- déroulement du dernier tour ou de la fin de la loge d'habitation, surtout observé chez les microconques.

À l'usage, des difficultés apparaissent dans l'utilisation de ces critères, d'abord pour la seule distinction des individus juvéniles ou adultes, ensuite et par voie de conséquence pour la séparation des dimorphes à des stades de croissance différents.

L'approximation des dernières cloisons est un caractère commun aux deux dimorphes. Quand les cloisons sont bien visibles, elles permettent ainsi une bonne appréciation de l'état de développement atteint par l'individu, surtout si l'approximation est associée à l'un des deux caractères suivants ou les deux ensembles.

Les oreillettes latérales, lorsqu'elles sont présentes, sont habituellement un bon caractère distinctif des microconques: Parmi les *Haploceras* étudiés elles présentent des formes très différentes, mais sur les quelques individus ayant conservé leurs deux oreillettes (pl. 2, fig. 1a-c), l'une d'elles est souvent plus simple que l'autre; il est facile de voir que les apophyses à morphologie simple sont toujours incomplètes. Dans la plupart des

exemplaires, la partie distale des oreillettes, lamellaire et fragile, n'est pas conservée et seule subsiste la partie basale plus résistante. En conséquence, la forme des oreillettes est un caractère à utiliser avec prudence et de valeur taxonomique douteuse.

Les macroconques bien caractérisés possèdent un péristome simple à bord sinueux pouvant présenter une inflexion latérale antérieure plus ou moins marquée. Et plusieurs exemplaires figurés par K. von Zittel posent nettement le problème de l'existence de véritables expansions latérales chez des formes, telles *H. elimatum* (1868, pl. 13, fig. 7) et *H. wohleri* (1868, pl. 14, fig. 4), qui offrent les caractères des macroconques. L'interprétation de ces formes comme des microconques de grande taille se heurte à l'absence de crêtes transverses ventrales. Celles-ci manquent aussi dans le petit exemplaire de *H. elimatum* (1868, pl. 13, fig. 4) muni d'une apophyse latérale. Nous avons rencontré le même problème avec des petites formes de la zone à Fallaux du Pouzin (pl. 2, fig. 2 et 5a-b) avec les oreillettes et l'approximation des dernières cloisons, mais sans les crêtes transverses ventrales. *H. staszycii* tel que le figure Fontannes (1879, pl. 2, fig. 4) est une autre de ces formes ambiguës.

Les crêtes transverses ventrales, quand elles sont présentes, sont développées sur la loge d'habitation adulte. Elles apparaissent plus ou moins tôt et occupent ainsi une place plus ou moins importante. Elles sont en relation avec les péristomes successifs développés au cours de la croissance individuelle. Barthel (1962), puis Cecca et alii (1983) ont observé que ces crêtes se relient sur les flancs à des «pseudocôtes» visibles seulement sur des exemplaires bien conservés, qui ne doivent pas être confondues avec les stries d'accroissement. Plusieurs exemplaires du Pouzin (dont celui figuré à la pl. 2, fig. 7) confirment ces observations.

En résumé, pour les microconques la présence conjointe des structures péristomiales et des crêtes transverses ventrales sur la loge d'habitation, sont un critère de l'acquisition de l'état adulte. Plus encore si ces caractères sont confirmés par l'approximation des dernières cloisons et le déroulement final. C'est sur ces critères que nous avons interprété des populations renfermant des adultes de tailles très différentes.

Par contre, l'état adulte est moins facile à caractériser pour les macroconques. Au Pouzin, où l'observation des dernières cloisons est souvent possible, nous avons admis comme *H. elimatum* juvéniles des individus de petite taille, complets avec leur loge d'habitation, mais sans structures péristomiales ni crêtes transverses ventrales. Pour le matériel d'Espagne, de conservation plus fruste, des formes comparables sont placées en indéterminées.

#### 1.4. UNE FORME À PART: *HAPLOCERAS VERRUCIFERUM*

Avec *H. verruciferum*, nous retrouvons les mêmes problèmes d'interprétation pour les deux formes illustrées par Zittel: elles diffèrent nettement par la taille, mais elles sont identiques par tous les autres caractères, en particulier la différenciation à l'approche du péristome du bourrelet ventral unique caractéristique de l'espèce.

Première hypothèse: s'agit-il des deux dimorphes de

la même espèce chez qui le macroconque comme le microconque présenteraient les mêmes structures adultes comme cela est déjà connu dans d'autres groupes? Dans cette espèce d'*Haploceras* le dimorphisme s'exprimerait essentiellement par la différence de taille.

Deuxième hypothèse: si on conserve la même logique que dans le groupe précédent, les deux individus figurés seraient des microconques de tailles différentes dans la même espèce dont la forme macroconque serait encore inconnue.

Ici aussi, sans une bonne stratigraphie il n'est pas possible de trancher entre une variabilité au sein d'une même population ou une transformation de l'espèce au cours de son biochron.

## 2. CADRE STRATIGRAPHIQUE DES POPULATIONS D'*HAPLOCERAS* ÉTUDIÉS

Les populations présentées ici proviennent de deux secteurs différents mais complémentaires par leur situation au sein de la Téthys jurassique:

– les chaînes bétiques d'Espagne méridionale qui occupaient alors la marge sud-ibérique en bordure du hiatus océanique de la Téthys occidentale;

– la bordure ardéchoise (SE de la France) qui appartient à la plateforme européenne sur la bordure occidentale du bassin subalpin de la zone externe des Alpes occidentales.

### 2.1 LES SÉRIES TITHONIQUES D'ESPAGNE MÉRIDIONALE (fig. 2-3)

Contrairement au matériel de la bordure ardéchoise, à répartition plus limitée au sein du Tithonique, les *Haploceras* d'Espagne méridionale proviennent de tous les niveaux du Tithonique. Les populations étudiées se succèdent ainsi sur environ 5 MA si on se réfère aux dernières estimations de la durée des étages du Jurassique de Odin & Kennedy (1982). Nous utilisons la zonation du Tithonique proposée en 1973 par Enay & Geysant (1975) sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Le Tithonique d'Espagne méridionale est d'abord connu par l'étude du Tithonique de Cabra par Kilian (1889) et les travaux plus synthétiques de Fallot (1934). Mais c'est très récemment qu'ont réellement commencé des recherches stratigraphiques et paléontologiques précises. En 1973, Enay & Geysant (1975) présentent la première zonation détaillée du Tithonique téthysien à laquelle répond la monographie sur le Kimméridgien-Tithonique inférieur d'Oloriz (1978). Sa conception typologique de la paléontologie conduit à la multiplication excessive des genres, espèces et variétés. L'étude présentée ici s'inspire d'un travail récent sur l'évolution des populations successives du genre *Semiformiceras* (Enay, 1983).

Les types de sédimentation les plus fréquemment rencontrés dans les séries qui ont livré l'essentiel du matériel étudié sont relativement constants.

Le faciès noduleux, calcaire ou marno-calcaire, rouge, rose, blanc ou gris verdâtre, de type Knollen-Kalk ou Rosso ammonitico, est surtout développé dans la partie inférieure. L'aspect noduleux est le plus net dans les séries les moins épaisses, où les teintes rouges sont aussi les plus fréquentes. Parmi les caractères habituels de ces séries (cf. Aubouin, 1964 - Farinacci & Elmi ed.,

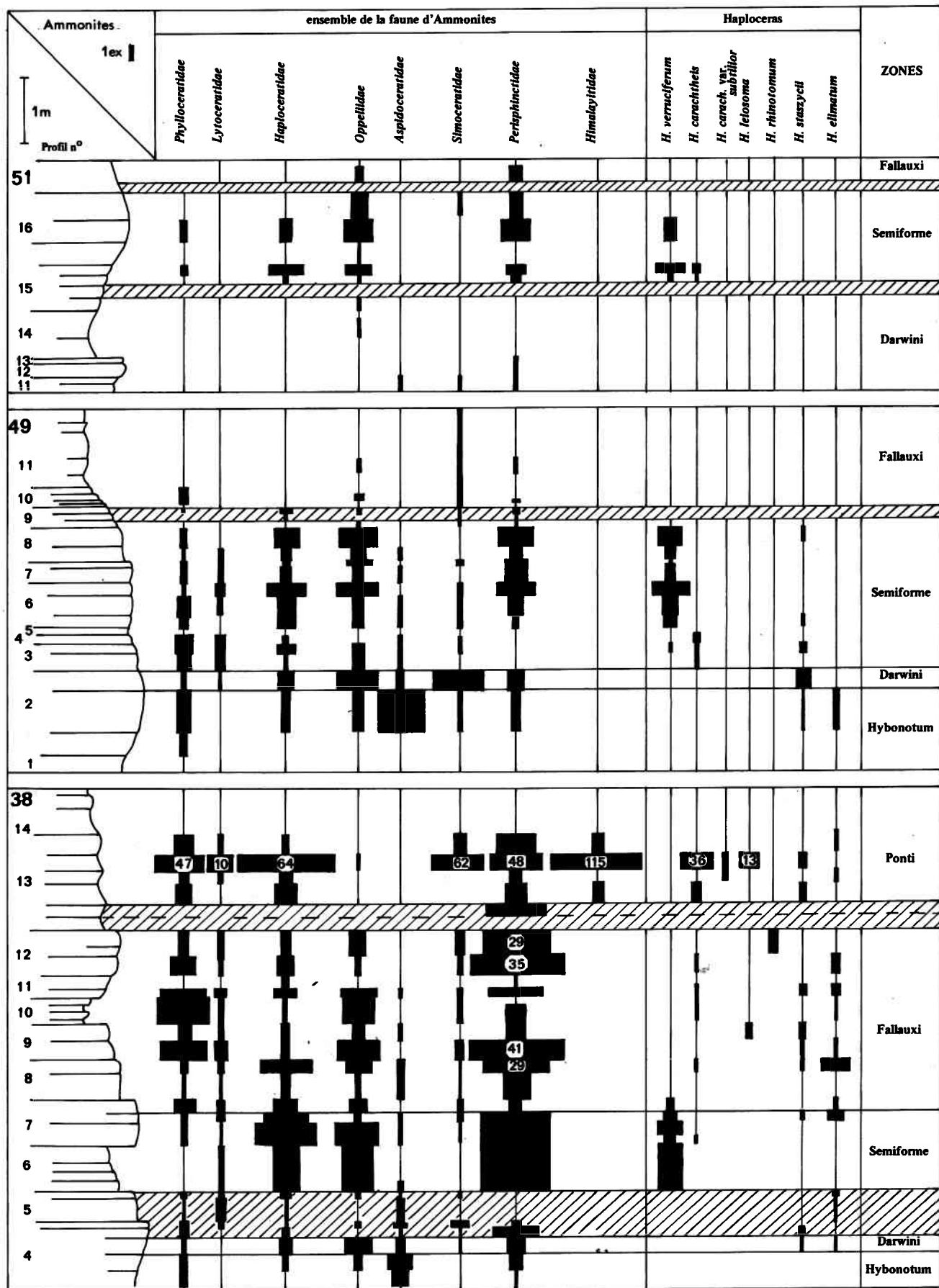


Fig. 2 - Tableau de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles et des espèces d'*Haploceras* dans trois profils du Tithonique inférieur de la région de Cabra (province de Cordoba, Espagne). Les zones hachurées indiquent l'incertitude sur la limite entre les faunes et les zones correspondantes. Les nombres d'individus sont donnés en clair chaque fois où l'abondance des faunes interdit la représentation graphique. Dans le profil 38, les faunes des niveaux 6 et 10 sont données globalement.

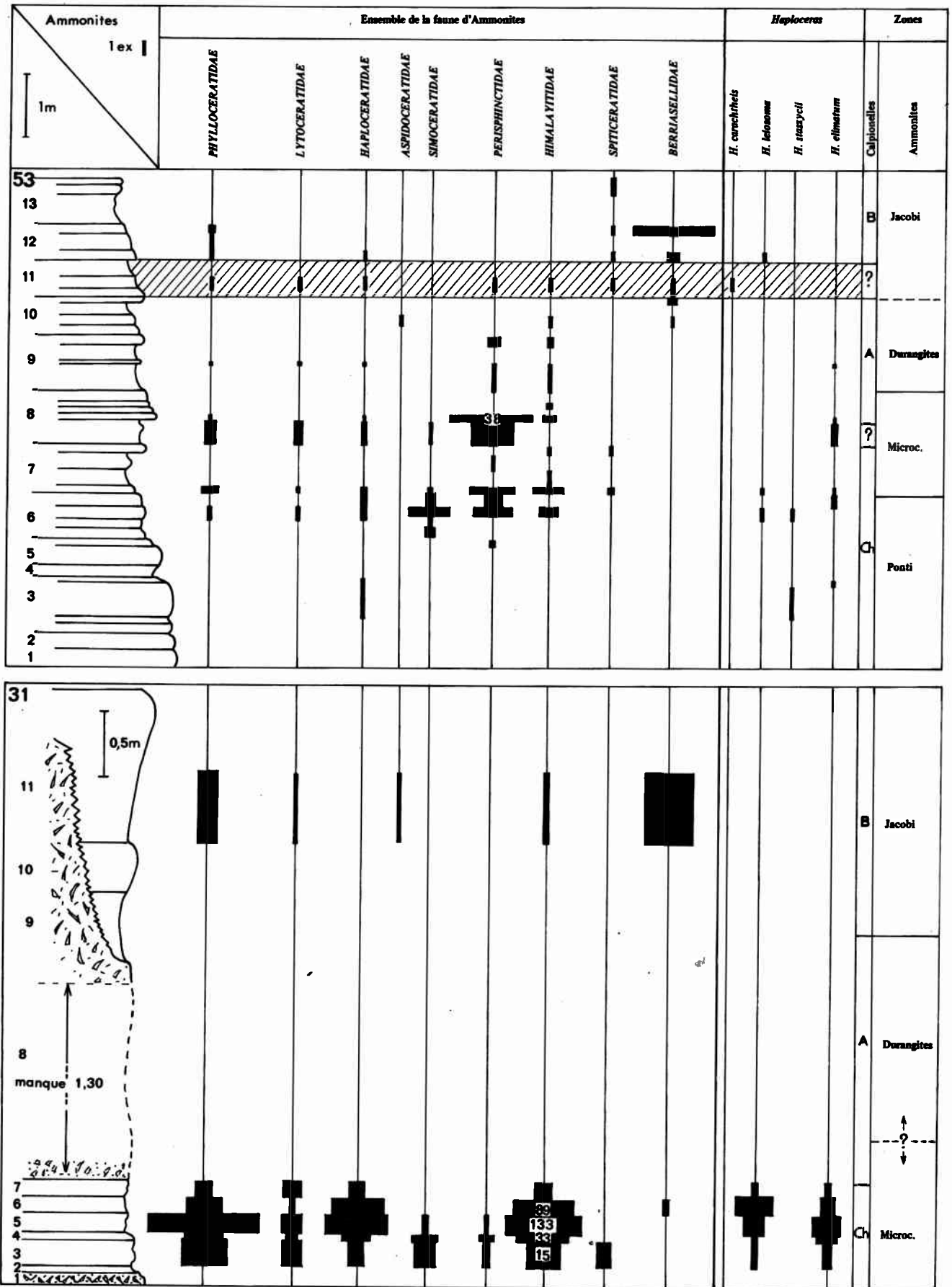


Fig. 3 - Tableau de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles et des espèces d'*Haploceras* dans deux profils du Tithonique supérieur des régions de Cabra (31) et de Carcabueys (53) (province de Cordoba, Espagne). Les zones hachurées indiquent l'incertitude sur la limite entre les faunes et les zones correspondantes. Les nombres d'individus sont donnés en clair chaque fois où l'abondance des faunes interdit la représentation graphique.

1981), le plus remarquable en regard des séries des régions extra-alpines est l'extrême réduction du dépôt, résultat d'une sédimentation lente et discontinue. Si l'existence de discontinuités sédimentaires n'est pas douteuse, il a déjà été souligné qu'elles sont peu importantes et n'introduisent pas de lacunes dans la succession des faunes. Dans tous les profils étudiés a été reconnue la même succession de faunes avec les mêmes associations caractéristiques.

Dans la partie supérieure s'intercalent des faisceaux contournés correspondant à des glissements synsédimentaires ou des brèches de résédimentation. L'épaisseur de ces niveaux déplacés, ainsi que leur nombre, varient rapidement d'un profil à l'autre et le faciès bréchi-que peut former l'essentiel de la série. Même dans ce cas, existent des dépôts stratifiés, souvent peu épais (cf. profil 31, fig. 3), intercalés entre des masses bréchiques ou passant latéralement à des brèches. En d'autres sec-teurs, la partie supérieure du Tithonique présente un faciès régulièrement stratifié, légèrement noduleux, assez peu épais et dépourvu de brèches. Dans ces séries, les Calpionelles sont irremplaçables, non seulement pour dater les brèches ou apprécier l'importance des remanie-ments, mais aussi pour corrélérer les profils ou replacer des gisements isolés. La succession des faunes d'ammo-nites a été établie parallèlement à celle des Calpionelles et avec leur contrôle.

Les faunes d'ammonites sont largement dominantes. Les autres groupes sont limités à quelques bélemnites, de très rares bivalves et des échinides, plus abondants à certains niveaux du Tithonique supérieur, parmi lesquels plusieurs espèces en faveur d'une profondeur supérieure à 200 m selon B. Clavel.

Deux figures rassemblent les tableaux de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles ou grands groupes pour trois profils du Tithonique inférieur (fig. 2) et deux profils du Tithonique supérieur (fig. 3). Les variations d'effectif des peuplements successifs sont fortement influencés par les aléas de la fossilisation et de la collecte, tandis que leur composition traduit un éven-tuel contrôle écologique. Les changements importants, par exemple entre la zone à Fallauxi et la zone à Ponti (cf. profil 38: quasi disparition des Oppeliidés et appari-tion des Himalayitidés) s'expliquent par l'histoire générale du groupe et l'évoution propre de chaque famille. Mais les nouvelles associations ne sont plus directe-ment comparables avec celles qui ont servi aux inter-prétations paléoécologiques et bathymétriques de B. Ziegler (1967). Les équilibres des nouveaux peuplemen-ts des zones à Ponti (profils 38 et 53) et à Microcan-thum (profils 31 et 53) justifient de considérer les Hima-layitidés comme des formes de milieu plus profond que les Périssphinctidés, ce qui s'accorde avec leur répartition biogéographique. Compte tenu de ces éléments pour le Tithonique supérieur, il n'apparaît pas de différences es-sentielles entre les peuplements successifs; les associa-tions sont celles de milieux relativement profonds, 200 m ou au-delà (Ziegler, 1967).

Concernant les *Haploceras*, plus de 400 individus, répartis entre les différentes formes illustrées par K. von Zittel, ont été réunis à partir de collectes *in situ*. Leur distribution par zones dans le Tithonique est donnée par la figure 4. Plus de la moitié (58%) provient des deux zones à *Semiformiceras* et à Ponti. La zone à *Microcan-thum* a livré aussi un important matériel, mais les autres

niveaux-surtout les zones à *Hybonotum* et à *Durangites* - sont moins riches ou même pauvres en *Haploceras* (fig. 4).

La richesse en *Haploceras* varie dans un même profil et d'un profil à l'autre. Les figures 2 et 3 illustrent ces différences pour les profils les plus riches ou/et les plus activement exploités. Ces cinq profils représentent ensemble plus de 60% du matériel étudié, dont presque 15% pour la seule couche 13 e du profil 38.

Pour les formes autres que *H. verruciferum*, les mor-phes macroconques (*staszycii*, *elimatum*, *tithonium*) et microconques (*carachtheis*, *leiosoma*, *rhinotomum*) sont très inégalement représentés. Ces variations ne sont qu'en partie corrélées avec les conditions de gisement et de fossilisation. Dans les gisements des zones à *Duran-gites* et à *Jacobi/Grandis* le morphe *elimatum* domine parmi une faune de taille relativement grande. Dans la zone à Ponti, dans un esemble dont la taille moyenne est à peine inférieure, les morphes macroconques ne représentent que 16% du total (sans compter les indéter-minés).

Mais, les macroconques et les microconques sont en nombre, à peu près égaux, alors que l'ensemble de la faune est de petite taille, dans la série stratifiée (niveaux 3 à 7) intercalée entre deux niveaux de brèche du profil 31.

## 2.2 LA SÉRIE TITHONIQUE DE LA BORDURE ARDÉCHOISE (fig. 5-6)

Connu par la monographie paléontologique sur la Montagne de Crussol de Fontannes (1879) pour la partie basale et le travail d'ensemble de Toucas (1888, 1889, 1890), le Tithonique ardéchois n'a plus fait l'objet de recherches jusqu'à la période récente et, encore, celles-ci sont limitées aux niveaux inférieurs de la Mon-tagne de Crussol par Hölder & Ziegler (1959) et aux ter-mes les plus élevés au mur du Berriasien étudiés par Le Hégarat (1973).

Le matériel étudié ici provient essentiellement de deux localités. Quatre profils ont été étudiés près du Pouzin, localité-type de l'Ardescien, terme créé par Toucas (1890) pour désigner la partie supérieure du Tithoni-que dont la stratigraphie et les faunes sont en cours de révision. Trois d'entre eux offrent la même succession et leurs faunes sont réunies dans le profil appelé «Le Pou-zin 1» (fig. 5). Un quatrième profil, le Pouzin 2 (fig. 6) correspond aux niveaux visibles près de la Maison Chautard. La corrélation avec les précédents est réalisée par le niveau 8 qui correspond au banc 1 du profil Le Pouzin 1. La deuxième localité, Broyon, est connue de-puis les travaux de Le Hégarat & Remane (1968) et de Le Hégarat (1973). Un nouveau levé a été réalisé (fig. 6).

La série tithonique de cette partie de la bordure ar-déchoise comprend trois unités lithologiques; de bas en haut:

- a) calcaires massifs avec rognons et nodules de si-lex;
- b) calcaires pseudonoduleux et noduleux;
- c) calcaires blancs micritiques.

Des niveaux de brèches apportées par des courants turbides sont intercalés au toit du terme a) et au sein des unités b) et c).

Depuis Toucas (1890) les calcaires massifs sont at-tribués à la zone à *Hybonotum* du Tithonique basal. Les



ZONES	ESPECES										TOTAUX PAR ZONE
	<i>H. verruciferum</i>	<i>H. elimatum</i>	<i>H. staszyci</i>	<i>H. tithonium</i>	<i>H. carachtheis</i>	<i>H. carachtheis</i> var. <i>subtilior</i>	<i>H. lelosoma</i>	<i>H. rhinotomum</i>	" <i>H.</i> " <i>tomephorum</i>	<i>H.</i> indéterminables	
GRANDIS/JACOBI	—	13	—	—	3	—	1	—	—	—	17
DURANGITES	—	6	—	—	1	—	—	—	—	—	7
MICROCANTHUM	—	43	—	—	1	—	31	—	—	6	81
PONTI	—	7	10	1	54	4	24	—	—	26	126
FALLAUXI	3	22	6	—	4	—	1	3	1	8	48
SEMIFORME	Transiens Fallauxi	12	6	1	—	—	—	—	—	—	19
	----- Semiforme st. s.	108	9	4	—	8	—	—	—	10	139
DARWINI	5	1	9	—	1	—	—	—	—	3	19
HYBONOTUM	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	4
TOTAUX PAR ESPECE	128	110	31	1	72	4	57	3	1	53	460

Fig. 4 - Distribution par zones et au sein des «espèces» classiques de l'ensemble des *Haploceras* du Tithonique récoltés en Espagne méridionale.

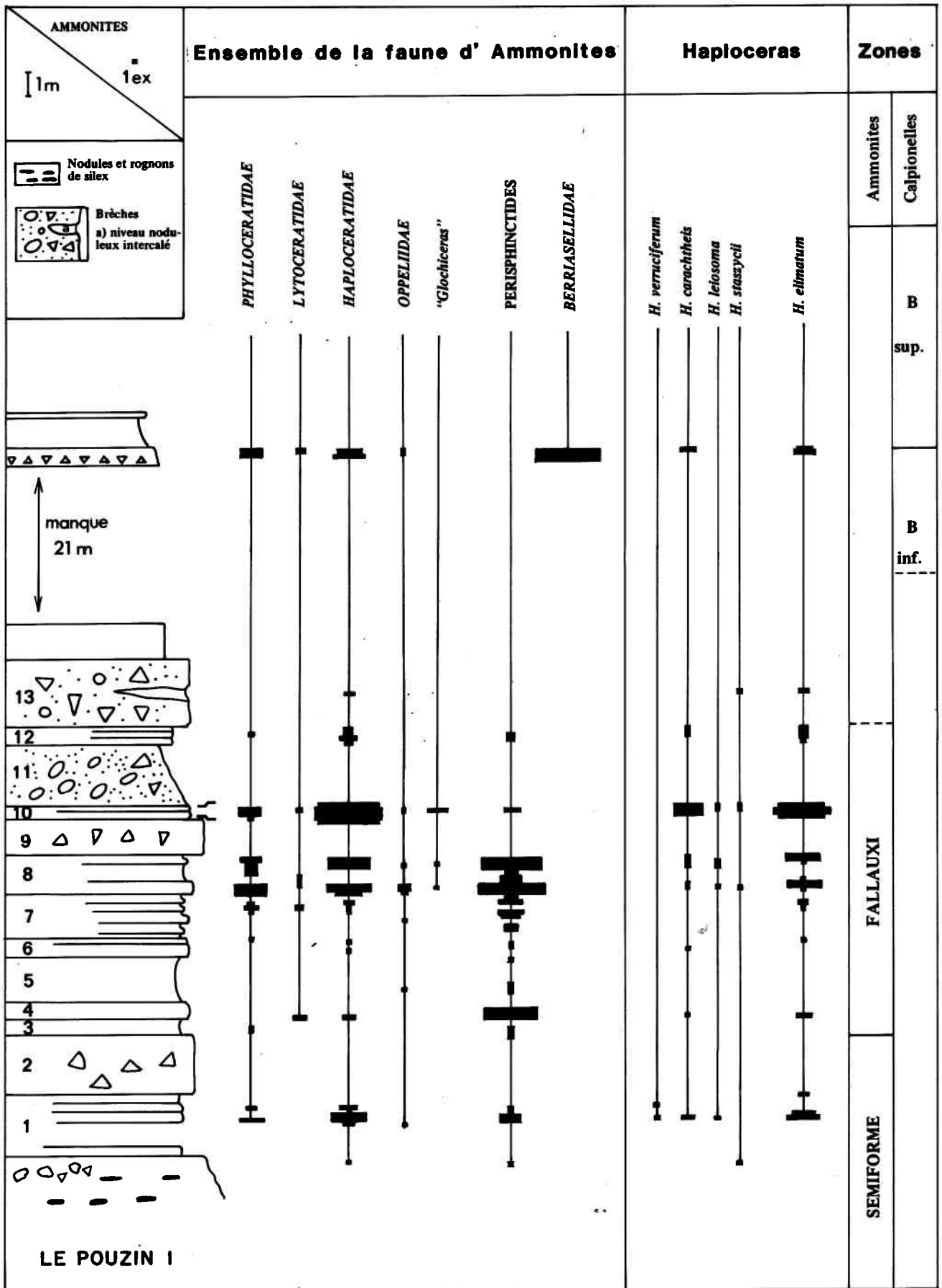


Fig. 5 - Tableau de répartition de l'ensemble de la faune d'ammonites par familles et des espèces d'*Haploceras* dans le profil du Pouzin 1, Ardèche.

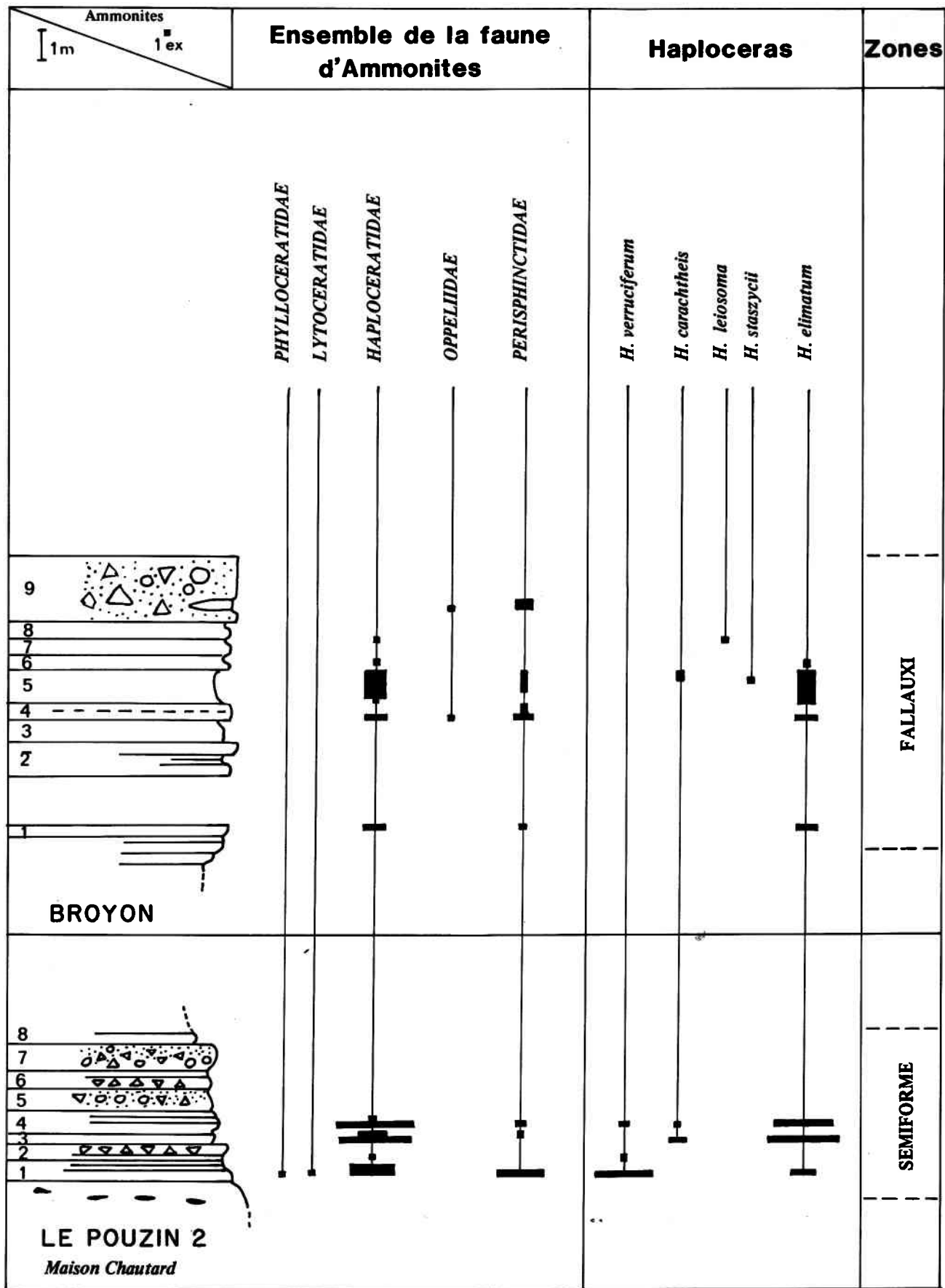


Fig. 6 - Tableau de répartition de l'ensemble de la faune d'ammonites par familles et des espèces d'*Haploceras* dans les profils du Pouzin 2 et de Broyon, Ardèche.

faunes récoltées, en particulier la présence de *H. verruciferum* Zitt. nous autorisent à affirmer qu'ils s'étendent jusque dans la zone à Semiforme qui inclut aussi la base des Calcaires noduleux (Le Pouzin 1, niveau 1) où *H. verruciferum* est encore présent. La plus grande partie des Calcaires noduleux appartient à la zone à Fallauxi dont la limite supérieure ne peut actuellement être tracée dans ce secteur: les ammonites manquent dans les Calcaires blancs qui, avec la brèche du sommet (= Le Pouzin 1, niveau 13 et, peut-être, Broyon, niveau 9) représentent l'Ardeskien selon Toucas. C'est au milieu des Calcaires blancs que se place la limite entre les zones Aet B des Calpionelles, une des limites entre Tithonique et Berriasien proposées en 1973 au Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé de Lyon-Neuchâtel et recommandée pour les régions téthysiennes par le Working Group sur la limite Jurassique-Crétacé. Le seul niveau renfermant des ammonites déterminables est à l'extrême sommet des Calcaires blancs et serait donc déjà dans le Berriasien.

Les faunes d'ammonites étendent l'intérêt de la région du Pouzin bien au-delà du problème de l'Ardeskien. Toucas, dès 1890, avait figuré des formes téthysiennes strictes ou méditerranéennes telles *Haploceras verruciferum* (Zitt.), *Semiformiceras fallauxi* (Opp.) et *Richterella richteri* (Opp.) du Pouzin.

Ces espèces ne sont jamais présentes dans une succession continue de bancs, mais seulement à certains niveaux précis. Leur présence discontinue traduit des influences téthysiennes épisodiques. A partir des marges de la Téthys ces formes s'étendent plus ou moins largement sur le domaine épicontinental à plusieurs reprises au cours des zones à Semiforme et Fallauxi.

*Haploceras* n'a pas un caractère téthysien aussi affirmé que les formes citées plus haut, bien que considéré par Barthel (1962) comme un élément de «l'afflux téthysien» connu jusqu'en Franconie. Dans les profils étudiés en Ardèche il n'est pas aussi strictement limité à certains niveaux. Avec les Périssphinctidés et les Phyllocératidés il constitue l'élément constant de la faune, mais sa fréquence varie selon les niveaux et le nombre d'individus d'*Haploceras* augmente à chaque arrivée de formes méditerranéennes.

En relation avec ces épisodes de plus grande abondance on constate une grande variété des morphotypes représentés dans les populations d'*Haploceras*, plus accentuée chez les microconques (cf. niveaux 1, 8 et 10 du profil Pouzin 1). Dans quelques niveaux (niveaux 10 et 12 du Pouzin 1 et niveau 5 de Broyon) les *Haploceras* dominent les peuplements d'ammonites (jusqu'à 70% de l'ensemble) alors que les éléments téthysiens sont rarissimes; on note alors une variété de formes encore plus grande.

Ce matériel de la zone à Semiforme et, surtout, à Fallauxi sera complété par quelques exemplaires de la zone à Hybonotum de Crussol (Calcaires du Château) et de la zone B des Calpionelles. Néanmoins, contrairement au matériel d'Espagne méridionale, il ne permet pas une vision aussi complète de l'évolution du groupe pendant tout le Tithonique. Mais, en contrepartie, l'abondance et la bonne conservation du matériel ardéchois permet d'analyser plus complètement la composition des populations étudiées (fig. 7).

En outre les populations ardéchoises et espagnoles correspondent à des situations paléogéographiques et à

Zones	Espèces						Totaux par zone
	<i>H. verruciferum</i>	<i>H. elimatum</i>	<i>H. stansyell</i>	<i>H. caracrhéla</i>	<i>H. letosoma</i>	<i>H. indéterminables</i>	
Semiforme	16	43	1	7	1	7	75
Fallauxi	—	116	5	34	6	30	191
B Calpionelles	—	13	—	4	—	1	18
Totaux par espèce	16	172	6	45	7	38	284

Fig. 7 - Distribution par zones et au sein des «espèces» classiques des *Haploceras* du Tithonique récoltés dans les trois profils de Broyon et du Pouzin 1 et 2.

des conditions de milieu différentes qui donnent un intérêt supplémentaire à leur comparaison pour interpréter la structure et l'évolution du groupe.

### 2.3. LE CADRE BIOCHRONOLOGIQUE DE RÉFÉRENCE

Nous utiliserons la zonation établie en 1973 pour le Tithonique téthysien par Enay & Geysant (1975) qui satisfait à trois critères essentiels:

— après émendation et/ou redéfinition de la zone, si nécessaire, respect de la priorité en faveur des index déjà utilisés sauf désaccord incontestable avec les nouvelles données de terrain réunies. C'est ainsi qu'a été conservée la zone à Semiforme de Neumayr, 1873;

— de préférence, utilisation d'index correspondant aux espèces successives d'une lignée ou choisies dans un même groupe (= zonation homophylétique). Ainsi les index des zones à Darwini/Semiforme/Fallauxi appartiennent à la lignée des *Semiformiceras* qui évolue par spéciation phylétique (Enay, 1983) au cours du Tithonique inférieur. De même les index retenus pour le Tithonique supérieur (sauf la zone à Jacobi) sont pris parmi les Himalayitidés.

Ces critères de choix des indices visent à assurer au mieux la stabilité de la nomenclature stratigraphique conçue comme un langage conventionnel commun.

— le dernier élément du choix, qui s'ajoute aux précédents ou les complète, est la fréquence au sein des populations et/ou l'étendue de l'aire de répartition. Ainsi, parallèlement aux index retenus, les autres possibilités ont été envisagées et, même, des index alternatifs ou de remplacements sont donnés dès 1973.

La zonation proposée plus récemment par Oloriz (1978) n'est pas très différente et démarque, à l'éviden-

ce, celle de Enay & Geysant: les index des zones à Darwini et Semiforme sont remplacés respectivement par Albertinum et Verruciferum déjà présentés comme tels par Enay & Geysant; pour la zone à Ponti, le nouvel index «*Burckhardticer*» correspond aux microconques des formes du groupe «*ponti*». La seule vraie nouveauté est l'introduction de deux zones à Richteri et à Admirandum/Biruncinatum qui correspondent pratiquement (avec peut-être une légère différence pour la limite supérieure) à la zone à Fallauxi. Depuis 1973, l'extension de *S. fallauxi* est mieux connue (cf. Enay, 1983, fig. 4, profil 38) avec un abondant matériel (52 exemplaires). Cependant, cette faune à Fallauxi reste moins bien caractérisée que les autres et dans un nombre plus limité de profils. Et malgré que les divisions proposées par Oloriz semblent correspondre à des différences réelles, il serait préférable de les utiliser seulement comme des sous-zones de la zone à Fallauxi.

### 3. LE GROUPE DE *H. VERRUCIFERUM*: STRUCTURE DES POPULATIONS ET ÉVOLUTION

*H. verruciferum* est connu depuis la monographie de Zittel (1870) qui figure deux exemplaires provenant du Tithonique inférieur d'Italie, un des Alpes méridionales (le plus grand), l'autre des Apennins (le plus petit). L'espèce était connue de Meneghini qui l'avait nommée dans sa collection (Musée de Pise) sans la publier, d'où l'indication de son nom comme auteur par Zittel. Cependant, l'application stricte des règles de nomenclature zoologique (articles 9 et 16b) conduit à reconnaître comme auteur de l'espèce K. von Zittel, le premier à l'avoir décrite et figurée.

Les figurations ultérieures de l'espèce en Ardèche (Toucas, 1980), dans les Alpes méridionales (Del Campana, 1905), dans les Apennins des Marches-Ombrie (Ramaccioni, 1939 - Cecca et alii, 1983), en Espagne méridionale (Oloriz, 1978) concernent la grande forme. A notre connaissance aucun type n'a été choisi et nous proposons comme lectotype l'exemplaire figuré par Zittel, 1870, pl. 3, fig. 8.

#### 3.1. LES POPULATIONS SUCCESSIVES DE *H. VERRUCIFERUM* EN ESPAGNE MÉRIDIONALE

L'espèce est très abondante et caractéristique de la zone à Semiforme; elle avait d'ailleurs été présentée en 1973 comme indice de remplacement pour la zone, et plus récemment, F. Oloriz (1978) a utilisé *H. verruciferum* comme indice de la zone en place de *S. semiforme*. Cependant, depuis 1973, il est apparu que des formes pouvant être rattachées à l'espèce sont présentes dès la zone à Darwini sous-jacente; en outre, de vrais *H. verruciferum* existent encore à l'extrême base de la zone à Fallauxi, plus récente.

a) Les premiers individus connus de la zone à Darwini ont été cités comme *H. cf. verruciferum* par Enay & Geysant (1975). Ils se distinguent par une involution plus marquée que celle des types avec un ombilic relativement étroit et un tour élevé (pl. 2, fig. 14 et 15), et le bourrelet ventral proverse, en visière (Oloriz, 1978). Malgré cette différence, ces formes ne peuvent être séparées de l'espèce: elles s'inscrivent dans une tendance évolutive bien marquée dans les populations successives

plus récentes.

Ces formes correspondent à une partie de celles distinguées comme *Haploceras* sp. 1 par Oloriz (1978, p. 30, pl. 1, fig. 10 seulement) qui les sépare de *H. verruciferum*. Nous n'avons observé les bourrelets proverses en visière que chez les formes de la zone à Darwini. Par la suite, coexistent seulement des formes à bourrelet radial ou rétroverse, sans corrélation avec l'involution. Par contre, Oloriz a observé à la partie inférieure de la zone à Semiforme (zone à Verruciferum) l'association de *H. sp. 1* et *H. verruciferum*.

Pour nous, ces populations dans lesquelles coexistent les divers aspects du bourrelet ventral font la transition entre les populations primitives de la zone à Darwini et les formes plus évoluées de la partie supérieure de la zone à Semiforme.

b) A partir de la zone à Semiforme (ou Verruciferum), l'espèce est bien représentée:

— dans les populations les plus anciennes on trouve associés différents morphotypes: les uns encore relativement involutes, les autres plus proches pour ce caractère de la forme-type de grande taille qui paraît dominante; mais déjà sont présentes les formes de taille plus faible comparable au deuxième exemplaire type;

— dans les populations plus récentes, les formes involutes disparaissent; par contre les petites formes deviennent de plus en plus nombreuses, avec des formes intermédiaires qui semblent en faveur de l'hypothèse exprimée au début d'une variabilité et non d'un dimorphisme.

c) Les dernières formes, connues maintenant à la base de la zone à Fallauxi, sont bien conformes à cette évolution: les trois exemplaires sont tous de petite taille.

En conclusion, ces formes représentent une seule espèce, *H. verruciferum* (Zitt.) qui montre une évolution morphologique progressive affectant un ensemble de caractères; en particulier la diminution de la taille adulte se traduit par la plus grande fréquence des petites formes dans les populations successives. Une telle structure des populations s'accorde avec l'hypothèse que ces formes sont toutes des microconques. Mais alors quel est le macroconque correspondant?

d) Le macroconque de *H. verruciferum* nous est connu par des exemplaires encore peu nombreux (5 au total) qui réunissent un ensemble de caractères satisfaisants pour en faire le dimorphe recherché: grande taille (relativement à son microconque), enroulement plus rapide, section du tour plus épaisse.

Mais, comme le microconque, ils possèdent un bourrelet ventral précédant le péristome, ce qui les distingue du groupe de *H. elimatum-carachtheis* étudié ensuite. Ce bourrelet est toujours moins marqué et proverse.

D'après son texte, cette forme a été attribuée par Oloriz (1978, p. 32) à *H. staszycii*, espèce avec laquelle la confusion est facile en l'absence du bourrelet ventral. Mais son *Haploceras* sp. 1 renferme également le macroconque (ibidem, pl. 1, fig. 9).

La seule objection qu'on pourrait opposer à cette interprétation est d'abord le petit nombre d'exemplaires étudiés. De plus, trois viennent des niveaux au voisinage de la limite entre les zones à Darwini et à Semiforme où les caractères distinctifs entre les dimorphes sont les moins nets. Heureusement, deux exemplaires ont été trouvés dans la partie supérieure de la zone à Semiforme, avant les niveaux avec les formes de transition vers

*S. fallauxi*. Ainsi, malgré le petit nombre d'individus connus (sélection du matériel au sein du faciès Rosso Ammonitico?), l'extension du macroconque correspond assez bien à celle de son microconque probable.

### 3.2. LA PRÉSENCE DE *H. VERRUCIFERUM* EN ARDÈCHE

En Ardèche, *H. verruciferum* est rare: deux exemplaires sont connus de la partie basale des Calcaires noduleux (Le Pouzin 1, niveau 1, fig. 5); par contre, dans les niveaux les plus anciens étudiés, une seule couche (Le Pouzin 2, niveau 1, fig. 6) a livré 11 individus de taille comparable à celle du lectotype, mais assez variable pour l'ouverture de l'ombilic (de 0,28 à 0,34). Ni la forme de petite taille, ni le macroconque n'ont encore été rencontrés en Ardèche.

L'exemplaire figuré par Toucas (1890, pl. 13, fig. 7) correspond bien à ces formes, mais proviendrait de niveaux plus élevés qui livrent aussi *S. fallauxi*. On ne peut donc pas exclure a priori que ces formes montent plus haut comme en Espagne, mais jusqu'ici nous n'avons jamais rencontré les deux espèces associées au Pouzin.

Les figures 5 et 6 montrent la répartition discontinue de *H. verruciferum*, assez différente de celle observée dans les profils espagnols. La présence de l'espèce en Ardèche est liée à des expansions épisodiques de son aire géographique et son extension verticale est nécessairement différente de celle qu'elle a en Espagne.

Pour terminer, on notera que dans le niveau le plus riche en *H. verruciferum* (11 exemplaires), les autres Haploceratidae sont moins nombreux: trois individus de *H. elimatum* et un seul *Pseudolissoceras*. Bien que moins accusée, cette situation est comparable à celle connue en Espagne où *H. verruciferum* est toujours plus abondant que *H. elimatum* et *carachtheis*; très souvent il est le seul *Haploceras* présent. Ceci pourrait traduire les effets d'une possible compétition écologique ou des exigences écologiques différentes.

### 3.3. LA POSITION DE L'ESPÈCE *VERRUCIFERUM* PARMIS LES *HAPLOCERAS*

Déjà à part lorsque seuls les microconques figurés par Zittel et les auteurs plus récents étaient connus, l'originalité de l'espèce est plus accusée encore maintenant que les deux dimorphes sont identifiés. Elle se sépare de tous les autres *Haploceras* par l'existence de structures ventrales adultes à la fois chez le microconque et le macroconque. Cependant, en l'absence du bourrelet ventral, le macroconque de *H. verruciferum* est difficile à séparer de *H. staszycii* (cf. Oloriz, 1978). L'ombilic paraît plus ouvert, mais nous verrons que ce caractère est très variable dans le complexe de formes qui réunit *H. staszycii*, *elimatum*, *tithonium*.

Chez les microconques, le bourrelet ventral unique diffère nettement des crêtes ou encoches ventrales plus ou moins nombreuses des autres microconques. Cependant, une structure comparable apparaît brièvement au cours de la zone à Fallauxi chez *H. rhinotomum* sauf que les bourrelets sont ici plus nombreux (de 3 à 6). Il est possible de concevoir la réalisation itérative des structures ventrales en bourrelets à partir de la structure crénelée fondamentale. L'acquisition d'un bourrelet unique chez les deux dimorphes est propre à

*H. verruciferum*.

Cette espèce représenterait un rameau détaché du tronc principal des *Haploceras* st.s. (= phylum *staszycii-carachtheis*) au cours de la zone à Darwini. Alors que ces derniers se poursuivent jusqu'à la base du Berriasien (l'origine de *Neolissoceras* n'est pas établie avec certitude), *H. verruciferum* ne paraît pas avoir de descendant lorsqu'il disparaît à l'extrême base de la zone à Fallauxi.

L'origine de ce rameau est à rechercher dans le couple *H. staszycii* (M)-*carachtheis* (m) connu depuis le Kimméridgien supérieur et bien représenté dans la zone à Hybonotum. Nous avons déjà signalé la difficulté à séparer *H. verruciferum* (M) et *H. staszycii*. Avec *H. carachtheis*, sauf la taille plus grande, les différences sont justement les moins marquées pour les *H. verruciferum* involutes de la zone à Darwini (= *Haploceras* sp. 1, pars, Oloriz).

En conclusion, il nous paraît justifié de proposer pour ce rameau un sous-genre nouveau, *Volanites* d'après la localité (Volano dans les Alpes méridionales) d'où provient le lectotype (in Zittel, 1870, pl. 3, fig. 8).

## 4. STRUCTURE ET ÉVOLUTION DES POPULATIONS DU PHYLUM *CARACHTHEIS-STASZYCII*

Le deuxième groupe d'*Haploceras* renferme un plus grand nombre d'espèces, les unes assez fréquentes, les autres plus rares. Les relations entre ces espèces ne sont pas clairement établies; le dimorphisme lui-même n'a été pris en considération que très rarement. Barthel (1962) envisage un dimorphisme basé sur la forme de la section du tour entre *H. staszycii* et *H. elimatum*. Plus récemment, Patruilus & Avram (1976) ont proposé le sous-genre *Neoglochiceras* (espèce-type: *H. carachtheis*) pour les formes microconques.

Ce nom est invalidé par deux fois: Collignon a déjà proposé (1960) *Neoglochiceras* et Breistroffer (1947) a créé avec la même espèce-type (*H. carachtheis*) le sous-genre *Hypolissoceras* qui reste donc seul valide pour désigner les microconques d'*Haploceras*, si on désire utiliser une nomenclature différente pour les deux dimorphes.

Indépendamment du problème du dimorphisme, *H. carachtheis* a été exclu du genre *Haploceras* par plusieurs auteurs. Les caractères qui ont conduit Barthel (1962) à placer cette espèce parmi les *Glochiceras* soulignent les probables relations phylétiques entre *Haploceras* et les *Glochiceras* kimméridgiens. Mais celles-ci ne sont pas encore établies de façon claire et il nous paraît plus cohérent de conserver *carachtheis* parmi les *Haploceras* avec le macroconque correspondant. Avec une autre interprétation du dimorphisme chez *Haploceras*, Barthel n'aurait sans doute pas abouti à cette conclusion.

D'ailleurs, Oloriz (1978) revient sur l'attribution à *Lingulaticeras* (sous-genre de *Glochiceras*) en faveur de la proposition de Patruilus & Avram. Par contre, Hoedemaeker (1982) ne précise pas ses raisons pour placer *carachtheis* dans le genre *Neolissoceras*.

Les relations entre ces espèces ne peuvent être élucidées qu'à partir d'une bonne stratigraphie et de populations nombreuses, bien repérées. Les séries étudiées,

d'une part sur la bordure ardéchoise, d'autre part dans les chaînes bétiques, permettent d'aborder ces problèmes dans une perspective nouvelle par rapport aux travaux antérieurs.

Moins utilisés que les autres groupes, les *Haploceras* ont une valeur stratigraphique meilleure que celle admise traditionnellement, en particulier pour les faunes microconques (Enay & Geysant, 1975). L'évolution morphologique étudiée en détail sur du matériel d'Espagne et d'Ardèche nous permet de préciser les observations faites en 1975.

Si on met à part le groupe de *H. verruciferum*, dont l'évolution et les relations avec le phylum *carachtheis-staszycii* ont été discutées précédemment, chez *Haploceras* s.s. les microconques montrent une évolution plus contrastée, celle des macroconques paraissant plus progressive.

Ainsi l'utilisation des noms classiques pour désigner les nombreux morphotypes macroconques est presque impossible. *H. staszycii* est bien individualisable lorsque aux flancs peu convergents correspondent un ombilic relativement étroit et une forte épaisseur du tour. Or, il est très rare de trouver de tels morphotypes et tous les intermédiaires avec *H. elimatum* peuvent se rencontrer au moins à certains niveaux. De plus au cours de la croissance individuelle l'épaisseur et la section du tour peuvent changer et plusieurs individus étudiés passent ainsi du type *staszycii* au type *elimatum* ou inversement.

#### 4.1. LES PREMIÈRES POPULATIONS DES ZONES À HYBONOTUM, DARWINI ET SEMIFORME

En Espagne, les populations de ces niveaux sont peu nombreuses. Il semble même que dans certains gisements des régions marginales de la Téthys comme la Montagne de Crussol, *Haploceras* soit plus fréquent.

— De la zone à Hybonotum (Calcaires du Château) de la Montagne de Crussol, Fontannes (1879) a figuré trois formes d'*Haploceras* dont deux sont figurées à nouveau ici :

- le microconque, *H. carachtheis* (pl. 2, fig. 3 = Fontannes, 1879, pl. 2, fig. 3) très conforme au type de Zeuschner; nous figurons aussi un exemplaire (pl. 2, fig. 10) récolté *in situ* par l'un de nous (E.R.);

- une espèce nouvelle, *H. subelimatum* Font. (1879, pl. 2, fig. 5-6; refigurée pl. 4, fig. 3) pour les formes à section comprimée dont la séparation de *H. elimatum* ne paraît pas s'imposer;

- une forme à tour épais attribuée à *H. staszycii* (Fontannes, 1879, pl. 2, fig. 4), mais qui fait partie de ces formes qu'il est difficile d'attribuer à l'un ou à l'autre des dimorphes.

— Dans la zone à Darwini d'Espagne méridionale on trouve aussi l'association de trois formes. La plupart des macroconques sont attribués à *H. staszycii*, malgré l'aspect convergent des flancs de type *elimatum*. Comme déjà signalé (Enay & Geysant, 1975; Oloriz, 1978), *H. carachtheis* est très mal représenté dans ces niveaux.

— Toujours en Espagne, dans la zone à Semiforme, *H. carachtheis* est mieux représenté, malheureusement mal conservé. Les macroconques sont attribués aux types *staszycii* et *elimatum*, mais on retrouve les mêmes difficultés pour les séparer que dans la zone à Darwini.

Par contre, en Ardèche, dans les niveaux de même

âge, bien caractérisés par la présence de *H. verruciferum* on rencontre des macroconques tout à fait conformes au type *elimatum* (pl. 4, fig. 5) nettement plus nombreux (43 exemplaires) que la forme *staszycii* (1 exemplaire). *H. carachtheis*, moins bien conservé, est représenté par 7 individus incluant une forme naine (pl. 3, fig. 16) comparable à celle déjà connue depuis Zittel (1868, pl. 15, fig. 2).

Les crêtes transverses de ces formes sont peu allongées transversalement et légèrement arquées, avec leur concavité vers l'avant, ce qui donne aux encoches qui les séparent l'aspect de dépressions punctiformes. De plus ces structures ventrales sont limitées à la partie terminale de la loge alors qu'elles sont développées au moins sur toute la longueur de la loge chez les formes primitives, comme le type (Zeuschner, 1846, pl. IV, fig. 1b et c) ou l'exemplaire figuré par Fontannes (1879, pl. 2, fig. 3b).

Déjà à ce niveau existe (1 exemplaire) une forme qui, par certains caractères, annonce *H. leiosoma* qui sera mieux caractérisée dans les niveaux suivants (pl. 3, fig. 9). Les crêtes ventrales sont également plus serrées et limitées à la partie antérieure de la loge mais étirées transversalement comme chez les formes primitives de *carachtheis*.

#### 4.2. LES POPULATIONS DE LA ZONE À FALLAUXI

Les formes de ce niveau sont abondantes et d'une excellente conservation dans les gisements de la bordure ardéchoise (Le Pouzin, Broyon) où ces formes, ainsi que les éléments téthysiens associés (*S. fallauxi*, *R. richteri*) ont déjà été figurés par Toucas (1890). La position par rapport aux séries plus complètes d'Espagne est maintenant mieux connue ce qui permet des comparaisons entre des faunes occupant des milieux différents.

— Dans ces faunes ardéchoises, l'élément remarquable est la présence de microconques de grande taille ( $\varnothing$  : 58-65 mm) qui, sauf pour ce caractère et pour le dessin des cloisons plus complexes (ce qui va sans doute avec la taille), sont tout à fait identiques à *H. carachtheis*. Les structures ventrales sont rectilignes, avec des crêtes transverses assez fortes séparées par des encoches bien marquées (pl. 3, fig. 1-2).

Mais, avec ces formes nous trouvons aussi :

- des formes de taille moyenne ( $\varnothing$  : 40-45 mm) avec une certaine variabilité dans la forme de la section, qui coexistent avec les précédentes (niveau 12, Le Pouzin 1, fig. 5). Les crêtes sont semblables à celles des individus de la zone à Semiforme mais sur d'autres exemplaires elle sont plus fortes et ressemblent à celles du grand morphotype ou de la forme suivante (pl. 3, fig. 14);

- des formes de petite taille ( $\varnothing$  : 30-35 mm), légèrement plus involutes, associées seulement avec des formes moyennes dans le niveau 10. Les crêtes sont fortes et les espaces qui les séparent bien définis (pl. 2, fig. 7 et pl. 3, fig. 10);

- des formes naines tout à fait semblables à celles déjà reconnues dans la zone à Semiforme (pl. 3, fig. 16).

De ceci, nous concluons qu'il s'agit bien d'une seule

espèce présentant une assez grande variabilité de la taille, dans un même niveau et d'un niveau à l'autre d'une même succession. Les causes de cette variabilité ne seront pas abordées ici.

Autre forme nouvelle, *H. leiosoma*, jusqu'ici inconnue au Pouzin, les exemplaires signalés par Toucas provenant de la Brèche de Chomérac, niveau résédimenté qui renferme des faunes d'âges variés. Ces formes, à enroulement rapide et involute (pl. 2, fig. 1; pl. 3, fig. 6), sont associées en nombre limité (6 exemplaires) aux *H. carachtheis* de taille moyenne et petite.

Les petites formes de *H. carachtheis*, plus involutes, assurent le passage vers *H. leiosoma* qui porte des crêtes transverses généralement plus rapprochées et moins fortes. Ces individus attribués à *H. leiosoma* ne sont pas tout à fait conformes à l'individu complet figuré par Zittel (1868, pl. 14, fig. 5) que nous choisissons comme lectotype. Les flancs sont parallèles au lieu de diverger légèrement et l'ombilic est un peu plus ouvert.

Les macroconques montrent moins de variabilité: le type *staszycii* est toujours présent mais en très petit nombre (5 exemplaires sur un total de 121 macroconques déterminés, incluant des formes juvéniles); parmi la forme dominante de type *elimatum*, on note une variation de la taille adulte, qui paraît corrélée avec une plus ou moins grande ouverture de l'ombilic.

— En Espagne méridionale on retrouve les mêmes structures que sur la bordure ardéchoise, en particulier:

- les *H. carachtheis* de grande taille;
- les *H. leiosoma* en nombre limité;

associés aux formes de taille moyenne ou «normales» de *H. carachtheis*.

En outre, à la partie supérieure de la zone, apparaît brièvement et en petit nombre (3 exemplaires), une de ces formes décrites par Zittel à partir d'un matériel déjà très peu abondant: *H. rhinotomum*. A part les crêtes ventrales transverses en bourrelets saillants, cette forme est très proche de *H. leiosoma* par l'enroulement, la croissance en hauteur et l'ouverture de l'ombilic (pl. 2, fig. 6).

Cette forme n'a été que rarement signalée et toujours par un petit nombre d'exemplaires: en Ardèche (1 exemplaire) par Toucas (1890), dans les Alpes (Briançonnais, 4 exemplaires) par Blanchet (1927, cf. Enay et alii, 1979), en Espagne méridionale (2 exemplaires) par Oloriz (1978).

En conclusion:

— Cette variabilité des *H. carachtheis* dans la zone à Fallauxi ne paraît pas liée au milieu dans lequel vivaient les populations étudiées. Malgré l'éloignement et leur situation différente dans la Téthys, les faunes de l'Ardèche et des chaînes bétiques montrent un étroit parallélisme dans la variabilité des populations du même âge.

— La variabilité des populations d'*Haploceras* de la zone à Fallauxi nous paraît inclure des formes apparemment aussi distinctes de *H. carachtheis* que *H. leiosoma* et *H. rhinotomum*, formes toujours peu nombreuses et en situation marginale par rapport à la forme centrale et ses morphotypes avec lesquels il existe des formes de transition, au moins pour *H. leiosoma*. L'interprétation de *H. rhinotomum* (14 exemplaires connus à ce jour) est plus difficile: sa stricte localisation stratigraphique et l'absence de formes de transition plaident pour une variation brusque, peut-être à caractère tératologique (?).

#### 4.3. LES POPULATIONS DE LA ZONE À PONTI

Parmi les riches faunes de la zone à Ponti d'Espagne les *Haploceras* sont nombreux, mais la représentation des macroconques et des microconques y est inégale: plus de 80 microconques pour seulement 18 macroconques.

Les microconques comptent deux formes bien séparées:

— d'une part, *H. carachtheis*, le plus nombreux, est représenté par des formes évolutées ( $O/D = 0,27-0,28$ ). Les plus fréquentes sont de taille moyenne ( $\varnothing : 40-45$  mm) et bien séparées des morphotypes plus anciens par leur section étroite et arrondie. Les crêtes transverses sont également très caractéristiques, peu marquées et parfois même réduites à de simples ondulations de la région ventrale (pl. 3, fig. 12, 13). Plus rares sont les formes de taille plus petite ( $\varnothing : 35$  mm), toujours évolutées, à section moins nettement arrondie et crêtes ventrales plus fortes (pl. 3, fig. 11), plus proches ainsi des morphotypes de *H. carachtheis* de la zone à Fallauxi.

On notera que les formes naines de la variété *subtilior* Zitt. sont connues en Espagne seulement à ce niveau (pl. 3, fig. 17);

— d'autre part, *H. leiosoma*, bien séparé maintenant de *H. carachtheis*, est représenté par les formes les plus proches du type. La taille adulte moyenne atteint 35 mm, l'ombilic étroit ( $O/D : 0,12-0,14$ ) s'ouvre avec le déroulement du dernier tour ( $O : 0,17-0,18$ ); les flancs jusque là parallèles, deviennent alors légèrement divergents et bordés par une aire ombilicale plane oblique. Les crêtes transverses restent semblables à celles des premiers morphotypes *leiosoma* apparus dans la zone à Fallauxi (pl. 2, fig. 9; pl. 3, fig. 3-5).

Les macroconques sont trop peu nombreuses pour permettre des observations aussi détaillées que pour les microconques. Il faut sans doute invoquer un tri du matériel responsable de la petite taille de toute la faune. Les exemplaires possèdent des caractères des formes *staszycii* ou *elimatum* mais on ne peut séparer nettement ces morphotypes. Un seul exemplaire est attribué à la forme *tithonium*.

#### 4.4. LES POPULATIONS DE LA ZONE À MICROCANTHUM

Les fréquences des dimorphes sont mieux équilibrées que dans la zone précédente: 43 macroconques pour un peu plus de 30 microconques pour les seuls exemplaires déterminables.

Parmi les microconques, le morphotype *leiosoma* est le mieux représenté, le plus souvent par des formes un peu différentes de celles connues dans la zone à Ponti et plus difficiles à séparer de *H. carachtheis*. La taille de l'adulte est plus petite ( $\varnothing : 30$  mm en moyenne), l'ombilic plus ouvert ( $O/D : 0,17-0,18; 0,21$  à la fin du déroulement adulte), les crêtes transverses sont peu marquées et assez serrées (pl. 2, fig. 8; pl. 3, fig. 8). A côté de ces formes existent encore, plus rares, des formes semblables à celles de la zone à Ponti.

Le morphotype *carachtheis* est représenté par un seul exemplaire conforme à ceux connus dans la zone à Ponti.

Parmi les macroconques, le type *elimatum* est pratiquement seul. Trois exemplaires montrent encore une



forte épaisseur du tour et un ombilic moins ouvert, mais peuvent difficilement être attribués à la forme *staszycii*.

#### 4.5 LES POPULATIONS DES ZONES À DURANGITES ET JACOBI/GRANDIS

Dans les niveaux de cet âge *Haploceras* devient assez rare en Espagne, un peu plus de vingt exemplaires en tout, en majorité de la zone à Jacobi/Grandis. En Ardèche, au Pouzin, dix-huit exemplaires proviennent aussi de la seule zone à Jacobi dont treize d'un seul niveau.

Les microconques sont mal représentés, mais avec les deux morphotypes *leiosoma* et *carachtheis* à nouveau difficiles à séparer. Un individu d'Espagne, de taille moyenne, est assez voisin du type de *carachtheis* (pl. 3, fig. 18). En Ardèche, existent des formes involutes encore attribuées à *carachtheis* qui rappellent la forme de petite taille du niveau 10 du Pouzin I (zone à Fallauxi); elles s'en séparent par les crêtes transverses de type *leiosoma* (rapprochées et peu marquées) et un ombilic plus fermé (pl. 3, fig. 15).

Au sein des macroconques, les formes avec des tours épais et les flancs peu ou pas convergents ont totalement disparues. Le type *elimatum* est maintenant seul représenté avec des formes souvent de grande taille (pl. 4, fig. 4) cloisonnées jusque vers 60-75 mm.

#### 4.6. INTERPRÉTATION DU GROUPE DE *H. STASZYCII-CARACHTHEIS*

L'examen de populations successives bien repérées montre qu'il n'est pas possible, dans la majorité des cas, de séparer nettement les formes ou «espèces» classiquement admises depuis Zeuschner, Oppel et Zittel.

Chez les macroconques, dans une même population, existe une variation continue entre les différentes formes correspondant aux types *staszycii*, *elimatum* et *tithonium* qui sont de simples variants au sein de ces populations. Il n'apparaît pas de morphotypes bien tranchés correspondant à ces formes.

Par contre, au cours du Tithonique, on assiste à une diminution de cette variabilité intraspécifique, avec raréfaction puis disparition des formes épaisses (type *staszycii*); après la zone à *Microcanthum* ne subsiste plus que le type *elimatum* à section comprimée.

Chez les microconques la structure et l'évolution des populations est plus complexe. La variabilité à chaque niveau est toujours plus grande que pour les macroconques. Cependant, son ampleur varie au cours du temps. C'est seulement dans la zone à Ponti que s'individualisent de véritables morphotypes, *carachtheis* et *leiosoma*, séparés par une discontinuité dans la variabilité de plusieurs caractères (enroulement, section du tour, crêtes ventrales).

Les populations plus anciennes ne sont suffisamment nombreuses que pour la zone à Fallauxi où la variabilité (surtout connue en Ardèche) est importante. Les formes *leiosoma* et *carachtheis* entre lesquelles il existe un passage continu ne constituent pas à ce niveau de véritables morphotypes. Par contre, les formes *carachtheis* ont des tailles adultes différentes bien séparées qui pourraient traduire un polymorphisme de taille. Cette hypothèse devra être vérifiée par une étude plus complète. Enfin, il semble exister une corrélation entre la présence des formes involutes à tendance *leiosoma* et celle des formes «naines» de *H. carachtheis*.

A partir de la zone à *Microcanthum*, la variabilité est à nouveau continue entre les formes *leiosoma* et *carachtheis* qui ne constituent plus des morphotypes distincts comme ils l'étaient dans la zone à Ponti.

*H. rhinotomum*, de la zone à Fallauxi, représente un cas particulier. On ne connaît pas de formes intermédiaires avec *H. carachtheis*, ni sa forme *leiosoma* déjà bien individualisée dans la zone à Fallauxi. Peut-on envisager qu'il s'agisse d'un «type rare» au sens donné à ce terme par les zoologistes (Lamotte, 1974).

En résumé, toutes ces formes, microconques et macroconques, représentent les différents aspects d'une seule et même espèce qui évolue au cours du Tithonique.

Le dimorphe macroconque ne différencie jamais de véritables morphotypes et présente uniquement une variabilité continue, surtout importante dans le Tithonique inférieur.

Le dimorphe microconque, à partir de la zone à Fallauxi, amorce une différenciation qui atteint son maximum dans la zone à Ponti, au cours de laquelle sont individualisés de véritables morphotypes.

A la fin du Tithonique, l'espèce se stabilise autour de deux formes, correspondant au couple dimorphe *H. carachtheis* (m)-*elimatum* (M).

#### CONCLUSIONS

1) *H. verruciferum* constitue un premier groupe, bien séparé des autres *Haploceras*, qui évolue depuis le sommet de la zone à Darwini jusqu'au tout début de la zone à Fallauxi avec une diminution progressive de la taille. Le dimorphe macroconque est une forme encore jamais décrite qui possède comme le microconque, un bourrelet ventral.

Cette espèce a sa place dans le genre *Haploceras* mais représente un phylum détaché du tronc principal, sans doute dans la zone à Darwini, qui mérite d'être distingué comme sous-genre: *Volanites* subg. nov.

2) Le phylum *carachtheis-staszycii* représente les vrais *Haploceras*: *H. carachtheis* (Zeuschner, 1846), *H. staszycii* (Zeuschner, 1846), *H. elimatum* (Oppel, 1865), *H. tithonium* (Oppel, 1865), *H. leiosoma* (Oppel, 1865), *H. carachtheis* var. *subtilior* Zittel (1870), *H. rhinotomum* Zittel (1870) et *H. subelimatum* Fontannes (1879). Ces formes décrites comme espèces (ou variété) n'en forment qu'une seule. Le nom spécifique utilisable est l'un des deux créés par Zeuschner en 1846, parmi lesquels, la priorité de position dans l'ouvrage tranche en faveur de *H. carachtheis*. Tous les autres noms tombent en synonymie, mais il peut être utile de les conserver pour désigner les morphes au sein de l'espèce: Exemples: *H. carachtheis* morphe *carachtheis* (Zeuschner)

*H. carachtheis* morphe *elimatum* (Oppel).

La mise en synonymie des différentes espèces conduit à remplacer *H. elimatum* par *H. carachtheis* comme espèce-type du genre. D'autre part, l'utilité d'un nom particulier (sous-genre *Hypolissoceras*) pour désigner les dimorphes microconques ne s'impose pas si toutes ces formes constituent une seule et même espèce.

3) Ce regroupement des différentes «espèces» ne diminue pas l'intérêt du genre *Haploceras*, bien au contraire.

Le rameau de *H. (V.) verruciferum* est toujours bien caractéristique de la zone à Semiforme (ou *Verruciferum* selon Oloriz), les formes anciennes de la zone à

Darwini et les derniers représentants de la base de la zone à Fallauxi étant bien différents des formes réalisées pendant l'acmé de l'espèce.

Chez *Haploceras* st.s. (phylum *carachtheis-staszycii*) les macroconques restent toujours moins significatifs que les microconques. La stabilisation vers la forme *elimatum* est réalisée progressivement au cours du Tithonique. D'ailleurs en Ardèche cette forme est dominante dès la zone à Semiforme. En revanche, l'évolution des microconques présente un réel intérêt stratigraphique déjà souligné en 1973 par Enay & Geysant (1975). Les différents aspects morphologiques décrits dans le paragraphe 4 offrent des possibilités d'utilisation stratigraphique de *Haploceras*:

– morphotypes de grande taille de *H. carachtheis*, connus en Ardèche et en Espagne, dans la zone à Fallauxi où apparaissent aussi les premières formes à tendance *leiosoma* et le «type rare» *rhinotomum*

– différenciation dans la zone à Ponti, du véritable morphotype *leiosoma* et d'un morphotype particulier de *H. carachtheis*; ces formes persistent dans la zone à Microcanthum où leur séparation est moins marquée au sein de populations à variabilité continue;

– à la fin du Tithonique, retour à des formes de type *carachtheis*, plus ou moins involutes (cf. tendance *leiosoma*), mais différentes des formes primitives par les crêtes ventrales plus serrées et limitées à la partie terminale de la loge d'habitation.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBOUIN, J., 1964, Réflexions sur les faciès «Ammonitico Rosso»: Bull. Soc. géol. France, sér. 7, vol. VI, pp. 475-501, fig. 1-10, Paris.
- BARTHEL, K.W., 1962, Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke: Abh. Bayer. Akad. Wissensch., Math.-Naturw. Kl., N.S., vol. 105, pp. 30, 5 pl., 4 fig., München.
- BLANCHET, F., 1927, Etude paléontologique d'un nouveau gisement fossilifère dans le Tithonique intra-alpin entre Briançon et Château-Queyras: Ann. Univ. Grenoble, N. S., t. IV, n° 2, pp. 259-295, 1 pl., Grenoble.
- BREISTROFFER, M., 1947, Notes de Nomenclature paléozoologique: Proc. verb. mens. Soc. scient. Dauphiné, 26ème année, n° 195, Grenoble.
- CECCA, F., CRESTA, S. & SANTANTONIO, M., 1983, Ammoniti del Malm dell'Appennino marchigiano conservate nel Museo del Servizio Geologico d'Italia: Boll. Serv. Geol. Italia, vol. CII (1981), pp. 109-132, 1 fig., pl. 1-5, Roma.
- COLLIGNON, M., 1960, Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. VI (Tithonique): Rep. malgache Serv. géol., pl. CXXXIV-CLXXV, Tananarive.
- DEL CAMPANA, D., 1905, Fossili del Giura superiore dei Sette Comuni in provincia di Vicenza: Public. R. Inst. Studi Sup. Firenze, n° 28, pp. 1-140, 7 pl., Firenze.
- ENAY, R., 1983, Spéciation phylétique dans le genre d'ammonite téthysien *Semiformiceras* Spath, du Tithonique inférieur des chaînes bétiques (Andalousie, Espagne). In Colloques internationaux C.N.R.S. n° 330: Modalités, rythmes, mécanismes de l'évolution biologique. Gradualisme phylétique ou équilibres ponctués? Dijon, 1982. Edit. CNRS, pp. 115-123, 4 fig., Paris.
- ENAY, R., BOURBON, M. & GRACIANSKY P. de, 1979, Diachronisme des faciès Ammonitico rosso dans la zone briançonnaise (région de Briançon). In: La sédimentation du Jurassique Européen. Assoc. Sédiment. fr., Publ. spéc. n° 1, pp. 135-143, Paris.
- ENAY, R. & GEYSSANT, J.R., 1975, Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973: Mém. B.R.G.M., n° 86, pp. 39-55, 4 fig., Paris.
- FALLOT, P., 1934, Essais sur la répartition des terrains secondaires et tertiaires dans le domaine des Alpides espagnoles. Cinquième livraison: IV. Le Jurassique supérieur. In: Géologie des chaînes bétique et subbétique. Assoc. Etude géol. Méditerranée occid., vol. IV, n° 1, part. II, pp. 75-118, 12 fig., 1 tabl., pl. IV-V.
- FARINACCI, A. & ELMI, S. (Edit.), 1981, Rosso Ammonitico Symposium Proceedings: Edit. Tecnoscienza, pp. 1-604, Roma.
- FONTANNES, F., 1879, Description des ammonites des calcaires du Château de Crussol, Ardèche (zones à *Oppelia tenuilobata* et *Waagenia beckeri*): Georg édit., pp. I-XI, 1-123, pl. I-XXIII, Lyon.
- HOEDEMAEKER, P.J., 1982, Ammonite biostratigraphy of the uppermost Tithonian, Berriasian, and lower Valanginian along the Rio Argos (Caravaca, SE Spain): Scripta Geol., vol. 65, pp. 1-81, 2 fig., pl. 1-6, Leiden.
- HÖLDER, H. & ZIEGLER, B., 1959, Stratigraphische und faunistische Beziehungen im Weissen Jura (Kimeridgien) zwischen Süddeutschland und Ardèche: Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., vol. 108, fasc. 2, pp. 150-214, 8 fig., pl. 17-22, Stuttgart.
- KILLIAN, W., 1889, Mission d'Andalousie. II - Etudes paléontologiques sur les terrains secondaires et tertiaires de l'Andalousie: Acad. Sc. Paris, Imprim. Nat., t. XXX, pp. 601-750, pl. XXIV-XXXVIII, Paris.
- LAMOTTE, M. (Edit.), 1974, Le Polymorphisme dans le règne animal: Mém. Soc. zool. France, n° 37, pp. 1-561, Paris.
- LE HÉGARAT, G., 1973, Le Berriasien du Sud-Est de la France: Thèse Univ. Claude Bernard, n° 149, Docum. Lab. Géol. Lyon, n° 43 (1971), 2 fasc., pp. 1-576, 70 fig., 55 pl., Lyon.
- LE HÉGARAT, G. & REMANE, J., 1968, Tithonique supérieur et Berriasien de la bordure cévenole - Corrélation des Ammonites et des Calpionelles: Geobios, vol. 1, pp. 7-70, 16 tabl., pl. 1-10, Lyon.
- NEUMAYR, M., 1873, Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*: Abh. k.k. geol. Reichsanst., vol., V, fasc. 6, pp. 141-257, pl. XXXI-XLIII, Wien.
- ODIN, G.S. & KENNEDY, W.J., 1982, Mise à jour de l'échelle des temps mésozoïques: C. R. Acad. Sc. Paris, t. 294, sér. II, pp. 383-386, Paris.
- OLORIZ, F., 1978, Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el Sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). Paleontologia. Biostratigrafia: Tesis Doctorales Univ. Granada, n° 184, t. I, pp. 1-758, 29 fig.; t. II, pl. 1-57, Granada.
- OPPEL, A., 1865, Die Tithonische Etage: Zeitsch. deutsch. geol. Ges., vol. XVII, fasc. 3, pp. 535-558, Berlin.
- PATRULIUS, D. & AVRAM, E., 1976, Les Céphalopodes des couches de Carhaga (Tithonique supérieur-Barrémien inférieur). In: Contributions à la paléontologie du Jurassique terminal et Crétacé des Carpates. Mém. Inst. Géol. Géophys., vol. XXIV, pp. 153-201, 9 fig., pl. I-X, Bucarest.
- RAMACCIONI, G., 1939, Fauna giuraliassica e cretacea di Monte Cucco e dintorni (Appennino Centrale): Palaeontographia Italica, N. S., vol. IX (XXXIX), pp. 143-214, pl. X-XIV, Pisa.
- TOUCAS, A., 1888, Note sur le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur de la vallée du Rhône: Bull. Soc. géol. France, sér. 3, t. XVI, pp. 903-927, 4 fig., 1 tabl.
- TOUCAS, A., 1889, Nouvelles observations sur le Jurassique supérieur de l'Ardèche: Bull. Soc. géol. France, sér. 3, t. XVII, pp. 729-742, 2 fig., Paris.
- TOUCAS, A., 1890, Etude de la faune des couches tithoniques de l'Ardèche: Bull. Soc. géol. France, sér. 3, t. XVIII, pp. 560-629, pl. 13-18, 1 tabl. h. t., Paris.
- ZEJSZNER, L., 1846, Nowe lub niedokadnie opisane gatunki skamienianpsco Tatrowych: pp. 1-32, pl. I-IV, Warszawa.
- ZIEGLER, B., 1967, Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura: Geol. Rundschau, vol. 56, pp. 439-464, 20 fig., Stuttgart.
- ZITTEL, K.A., 1868, Palaeontologische studien über die Grenzschichten der Jura und Kreide-Formation im Gebiete der Karpathen, Alpen und Apenninen. I. Die Cephalopoden der Stramberger Schichten: Palaeont. Mitt. Mus. Bayer. Staat., vol. 2, pp. I-VIII, 1-118, 24 pl. + Atlas, München.
- ZITTEL, K.A., 1870, Die Fauna der älteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen: Palaeontographica, Suppl., pp. 1-192, pl. I-XV + Atlas, Kassel.

Fig. 1-9 - *Haploceras (Volanites) verruciferum* (ZITTEL).

1a-b (M). Vues latérale et ventrale d'un adulte complet de la zone à Semiforme - F.S.L. n° 141 615.

2a-b (m). Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 38. 7b<sup>2</sup>, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 141 616.

3-4 (m). Deux individus adultes et complets du niveau 38. 7b<sup>1</sup>, zone à Semiforme: 3 - vue latérale - F.S.M. 141 617; 4a-b - vues latérale et ventrale - F.S.L. n° 141 618.

5a-b (m). Vues latérale et ventrale d'un adulte complet de la zone à Semiforme - F.S.L. n° 141 619.

6-7 (m). Deux individus adultes et complets à ombilic relativement étroit du niveau 38. 7a<sup>1</sup>, zone à Semiforme: 6 - F.S.L. n° 141 620; 7 - F.S.L. 141 621.

8a-b (m). Comme pour la fig. 2 - F.S.L. n° 141 622.

9a-b (M) Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 49. 3b, zone à Semiforme - F.S.L. n° 141 623.

(M) = forme macroconque; (m) = forme microconque

Tous les exemplaires sont figurés en vraie grandeur.

Tous proviennent des environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - Coll. ENAY, F.S.L. Lyon.

Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation.

Les photographies ont été réalisées par Noël Podevigne du Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.



- Fig. 1a-c - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER).  
a-c. Vues latérales d'un adulte complet à tendance *leiosoma* du niveau Le Pouzin 1-8, zone à Fallauxi, montrant une oreillette incomplète sur une face - b. Vue ventrale F.S.L. n° 162 006, Coll. Cecca.
- Fig. 2 - *Haploceras (Haploceras) cf. carachtheis* (? m) (ZEUSCHNER).  
Vue latérale d'un adulte complet du Pouzin avec les oreillettes mais sans les crêtes ventrales - F.S.L. n° 162 131, Coll. Sayn.
- Fig. 3a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
Vue latérale et ventrale de l'individu figuré par Fontannes (1879, pl. 2, fig. 3) de Crussol - F.S.L. n° 11 350, Coll. Fontannes.
- Fig. 4a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
Vues latérale et ventrale d'un adulte de la zone à Semiforme. Crevillente, province d'Alicante, Espagne - F.S.L. n° 141 624, Coll. Enay.
- Fig. 5a-b - *Haploceras (Haploceras) cf. carachtheis* (? m) (ZEUSCHNER).  
Vues latérale et ventrale d'un individu complet du niveau Le Pouzin 1-8, zone à Fallauxi, sans crêtes ventrales mais avec une oreillette - F.S.L. n° 162 009, Coll. Cecca.
- Fig. 6a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *rhinotomum*.  
Vues latérale et ventrale d'un adulte du niveau 38. 12b, zone à Fallauxi. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 625, Coll. Enay.
- Fig. 7 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
Vue latérale oblique d'un adulte de petite taille du niveau Le Pouzin 1-10, zone à Fallauxi, montrant le lien entre les crêtes ventrales et les pseudocôtes sur les flancs - F.S.L. n° 162 016, Coll. Cecca.
- Fig. 8a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER).  
Vues latérale et ventrale d'un adulte complet à tendance *leiosoma* du niveau 31. 5, zone à Microcanthum. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 626, Coll. Enay.
- Fig. 9a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *leiosoma*.  
Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 38. 13e, zone à Ponti. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne. F.S.L. n° 141 627, Coll. Enay.
- Fig. 10a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
Vues latérale et ventrale d'un adulte complet de la zone à Hybonotum de Crussol. F.S.L. n° 141 628, Coll. Enay.
- Fig. 11-15 - *Haploceras (Volanites) verruciferum* (ZITTEL).  
11a-b (m). Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 38. 6a, zone à Semiforme. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 629, Coll. Enay.  
12 (m). Vue latérale d'un adulte complet de la zone à Semiforme. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 630, Coll. Enay.  
13 (m). Vue latérale d'un adulte complet du niveau 38. 6, zone à Semiforme, Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 631, Coll. Enay.  
14a-b (m). Vues latérale et ventrale d'un adulte de la zone à Darwini. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 632, Coll. Enay.  
15a-b (m). Vues latérale et ventrale d'un adulte complet de la zone à Darwini. Crevillente, province d'Alicante, Espagne - F.S.L. n° 141 633, Coll. Enay.

(m) = forme microconque.

Tous les exemplaires sont figurés en vraie grandeur.

Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation.

Les photographies ont été réalisées par Noël Podevigne du Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.



- Fig. 1-2 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
1. Vue latérale d'un individu de grande taille, adulte et complet du Pouzin - F.S.L. n° 162 128, Coll. de Riaz. 2a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte de grande taille du niveau Broyon 5, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 156, Coll. Enay.
- Fig. 3-5 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *leiosoma*.  
Vues latérale et ventrales d'individus adultes et complets, tous provenant du niveau 38. 13e, zone à Ponti. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne. 3. F.S.L. n° 141 634; 4. F.S.L. n° 141 635; 5. F.S.L. n° 141 636, Coll. Enay.
- Fig. 6-9 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER).  
6a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte à tendance *leiosoma* du niveau Le Pouzin 1-10, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 028, Coll. Enay & Cecca.  
7a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte du niveau 31. 5, zone à Microcanthum. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 637, Coll. Enay.  
8a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 31. 6, zone à Microcanthum. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 638, Coll. Enay.  
9a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte du niveau le Pouzin 1-1, zone à Semiforme - F.S.L. n° 162 040, Coll. Cecca.
- Fig. 10 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
10a-b. Vues latérale et ventrale d'un individu de petite taille, adulte et complet du niveau Le Pouzin 1-10, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 019, Coll. Cecca.
- Fig. 11-13 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
Vues latérales et ventrales d'individus adultes, tous provenant du niveau 38. 13e, zone à Ponti, Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne. 11. F.S.L. n° 141 639; 12. F.S.L. n° 141 640; 13. F.S.L. n° 141 641, Coll. Enay.
- Fig. 14-16 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
14a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte de taille normale du niveau Le Pouzin 1-10, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 090, Coll. Cecca.  
15a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte du dernier niveau de la coupe Le Pouzin 1, zone B des Calpionelles, très proche du morphe *leiosoma* - F.S.L. n° 162 126, Coll. Cecca.  
16a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte de taille naine du niveau Le Pouzin 1-1, zone à Semiforme - F.S.L. n° 162 155, Coll. Cecca (x 2).
- Fig. 17 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *subtilior*.  
17a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte complet du niveau 38. 13e, zone à Ponti. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 642, Coll. Enay.
- Fig. 18-19 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (m) (ZEUSCHNER) morphe *carachtheis*.  
18a-b. Vues latérale et ventrale d'un fragment d'un adulte de la zone à Jacobi/Grandis. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne. F.S.L. n° 141 643, Coll. Enay.  
19a-b. Vues latérale et ventrale d'un adulte du niveau 38. 12 a<sup>2</sup>, zone à Fallauxi. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. n° 141 644, Coll. Enay.

(m) = forme microconque.

Tous les exemplaires sont figurés en vraie grandeur sauf celui de la figure 16 (x 2).

Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation.

Les photographies ont été réalisées par Noël Podevigne du Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.





- Fig. 1a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (M) (ZEUSCHNER) morphe *elimatum*.  
Vues latérale et ventrale d'un individu à ombilic étroit du niveau Le Pouzin 1-10, zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 013, Coll. Cecca.
- Fig. 2a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (M) (ZEUSCHNER) morphe *staszycii*.  
Vues latérale et de face d'un individu du niveau 38. 4b<sup>4</sup>, zone à Semiforme. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne. F.S.L. n° 141 645, Coll. Enay.
- Fig. 3 - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (M) (ZEUSCHNER) morphe *elimatum*.  
Vue latérale. Original figuré par Fontannes (1879, pl. 2, fig. 5) comme *H. subelimatum* n. sp., Crussol - F.S.L. n° 11 355, Coll. Fontannes.
- Fig. 4a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (M) (ZEUSCHNER) morphe *elimatum*.  
Vues latérale et ventrale d'un individu à section très comprimée de la zone à Jacobi/Grandis. Environs de Cabra, province de Cordoba, Espagne - F.S.L. 141 646, Coll. Enay.
- Fig. 5a-b - *Haploceras (Haploceras) carachtheis* (M) (ZEUSCHNER) morphe *elimatum*.  
Vues latérale et ventrale d'un individu du niveau Le Pouzin 2-4, zone à Sémiforme - F.S.L. n° 162 002, Coll. Enay & Cecca.

(M) = forme macroconque.

Tous les exemplaires sont figurés en vraie grandeur.

Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation.

Les photographies ont été réalisées par Noël Podevigne du Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.

