

Sur la classification des *Dactylioceratidae* (*Ammonoidea*) du Toarcien

par JEAN GUEX

Musée de Géologie, Lausanne

RÉSUMÉ

Le modèle taxonomique proposé ici diffère, dans son principe, des autres classifications qui ont été utilisées pour les *Dactylioceratidae*. Il tient compte des principaux stades morphologiques se manifestant au cours de l'ontogenèse des espèces, et autorise de ce fait des discussions sur la phylogénèse et le dimorphisme sexuel. Un nouveau genre macroconche (*Rakusites*) et un nouveau genre microconche (*Gabillytes*) sont définis ici.

I. MORPHOLOGIE ET CRITÈRES DE CLASSIFICATION

Introduction

Lorsqu'on passe en revue la littérature traitant de la classification des *Dactylioceratidae*, on constate que les critères génériques et spécifiques utilisés par les auteurs sont très divers. On peut dire qu'il y a deux types de définitions de genre: 1. Celles qui sont explicitement formulées. 2. Celles qui découlent implicitement de l'attribution d'espèces diverses à un genre donné et des mises en synonymie des divers genres existants. Les définitions de genre ne sont jamais concordantes d'un auteur à l'autre, et sont souvent contradictoires chez un même auteur. J'ai cherché ici à mettre en évidence des critères de classification qui permettent de discuter: 1. Les relations phylogénétiques entre les différents genres. 2. Les particularités morphologiques importantes de chaque groupe.

1. Sur les épines et les tubercules

Lorsqu'on a affaire à des moules internes de *Dactylioceratidae*, on emploie souvent indifféremment les termes de «tubercule» ou d'épine. En effet, la présence d'un tubercule sur le moule implique généralement celle d'une épine sur la coquille. En revanche, on constate que les coquilles ornées d'épines ne montrent pas forcément de tuberculation sur leur moule interne. Pour cette raison, il semble préférable d'utiliser le terme morphologique général de «spination» pour discuter des formes ornées d'épines. On réservera le terme de «tuberculation» pour les formes dont les moules internes sont ornés de tubercules. En effet, les épines ne sont pas préservées dans la zone du moule interne où l'ornementation est atténuée par la couche préseptale

(GUEX 1970a). Par exemple, les tubercules qui trahissent la présence des épines chez les *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.) sont si faibles qu'on peut les considérer comme inexistantes. De même ceux de la plupart des *Catacoeloceras* du Toarcien moyen. En revanche, les tubercules des *Peronoceras* et des *Porpoceras* sont puissants et bien distincts. Ainsi, bien que ces quatre genres groupent des espèces ornées d'épines, la nature de leur tuberculation permet de les distinguer, indépendamment des différences qui existent dans la forme de leur coquille. Le type de spination est donc un critère que l'on doit utiliser dans les divisions génériques, mais ce critère est bien évidemment subordonné au critère majeur: la présence ou l'absence des épines. Dans les groupes intégralement ornés d'épines, chez lesquels les moules internes sont pratiquement non tuberculés (ex.: *Zugodactylites*), on constate qu'à chaque côte correspond une épine. Ce critère est donc important. En revanche, la densité de la tuberculation *sensu stricto* est un critère spécifique: dans les groupes ornés de tubercules, on trouve des espèces montrant une épine toutes les 1, 2, 3, 4... côtes. Dans les définitions de genre, on parlera donc de groupe «intégralement tuberculé» même si le nombre de côtes par tubercule varie d'une espèce à l'autre.

2. Sur la fibulation

Les formes tuberculées montrent souvent une nette tendance à la fibulation des côtes latérales. Cela paraît normal pour des raisons purement géométriques. Ce type d'ornementation dépend en effet de l'espacement des côtes et de la taille relative de la cavité formée par l'épine creuse. Si la base de cette cavité est plus large que l'espace séparant les côtes latérales, le tubercule coiffera forcément un certain nombre de ces côtes; elles seront de ce fait fibulées. Si le diamètre de base est identique à la largeur d'une côte et si l'épine est posée sur cette côte, il n'y aura pas de fibulation possible. Le critère morphologique important réside donc davantage dans la dimension des tubercules que dans le groupement des côtes par ces tubercules.

En d'autres termes, la fibulation ou l'absence de fibulation sont des critères subordonnés à la taille relative des tubercules par rapport à la densité de la costulation. De ce fait, ces critères n'ont qu'une valeur spécifique et non générique. On trouve par exemple des *Porpoceras* qui ont des côtes fibulées alors que d'autres n'en ont pas.

3. Choix des critères

Je commencerai par chercher le caractère majeur qui permet de diviser la famille des *Dactylioceratidae* de la manière la plus logique. Dans cette famille, on constate que certaines espèces ont des épines et que d'autres n'en ont pas. Ce premier pas nous amène donc à la diviser en deux. Un deuxième pas nous permet de constater, dans le groupe des *Dactylioceratidae* qui ont des épines, l'existence de trois ensembles qui s'individualisent par la nature de leur costulation (= épines + côtes). Cela nous amène donc à faire 4 subdivisions:

A. Espèces intégralement dépourvues d'épines.

B. Espèces intégralement ornées d'épines. Dans ce groupe, on peut faire deux subdivisions: B¹ formes dont le moule interne est faiblement tuberculé ou non tuberculé, ornées d'une épine par côte.

B² formes dont le moule interne est nettement tuberculé (nombre variable de côtes latérales par tubercules).

C. Espèces montrant un stade morphologique non tuberculé plus ou moins long, suivi d'un stade morphologique adulte tuberculé.

D. Espèces montrant un stade morphologique juvénile tuberculé, suivi d'un stade morphologique adulte non tuberculé.

Bien entendu, la costulation ne suffit pas à elle seule à établir des groupements définitifs. Il faut également tenir compte de la forme des coquilles. Dans la famille qui nous intéresse, on constate l'existence de quatre groupes principaux:

a) Espèces à tours cadicônes (fig. 1, $a^1 = a^2 = a$). Cadicône est pris ici dans un sens assez large. La figure schématique donnée ci-dessous (fig. 1, a^1) illustre une section cadicône typique (très déprimée, à bordure ventro-latérale anguleuse), mais dans leurs 3-4 premiers tours, les espèces à tours de section cadicône montrent une bordure ventro-latérale qui n'est pas anguleuse. On pourrait donc hésiter entre «cadicône» et «ovoïde» pour qualifier certaines sections de tours d'individus très jeunes. En réalité, les tours cadicônes à bordure ventro-latérale non anguleuse se confondent difficilement avec les tours ovoïdes déprimés parce qu'ils sont beaucoup plus larges et surbaissés (fig. 1, a^2).

b) Espèces à tours ovoïdes, plus ou moins comprimés. Il convient ici de préciser qu'au sein d'une même espèce, la largeur des tours est très variable. On n'utilisera donc pas la forme plus ou moins comprimée des tours dans les divisions génériques (fig. 1, $b^1 = b^2 = b^3 = b$).

c) Espèces à tours quadratiques.

d) Espèces développant sur leur loge d'habitation adulte une sorte de crête médiane.

En principe, on pourrait maintenant s'attendre à trouver dans chacun des groupes A à D, des espèces montrant l'un des quatre types de coquille a à d. Pour simplifier la discussion qui va suivre, je vais donner une représentation schématique de ces groupes.

Si l'on passe maintenant en revue les espèces qui ont été figurées dans la littérature ou que l'on trouve communément, on constate qu'il est aisé de les classer génériquement de la manière suivante (tab. I).

Commentaires du tableau I

1. Dans le groupe B², on constate que la zone aperturale de la loge d'habitation adulte perd parfois sa tuberculation (chez certains *Porpoceras* par exemple). Dans

Tableau 1

	Genres	Type de costulation	Forme de la coquille Juvénile	Adulte
Macroconches	<i>Dactylioceras</i>	A	b	b
	<i>Peronoceras</i>	C	b	b ou c
	<i>Porpoceras</i>	B ²	a	b ou c
	<i>Catacoeloceras</i>	B ¹	a	a, b ou c
	<i>Zugodactylites</i>	B ¹	b	b
	<i>Nodicoeloceras</i>	D	a	b ou c
	<i>Transicoeloceras</i>	D	a	a
	<i>Rakusites</i>	D	b	b
Microconches	<i>Microdactylites</i>	A	b	b ou d
	<i>Collina</i>	B ²	a	b, c ou d
	<i>Mucrodactylites</i>	B ¹	a	b, c ou d
	<i>Gabillytes</i>	B ¹	b	b ou d

de tels cas, on n'attribuera naturellement pas ces exceptions au groupe D, puisque ce phénomène est lié au «vieillessement» de l'ornementation. On observe ce phénomène dans la plupart des groupes chez les individus adultes.

2. Dans cette note, les définitions de genres sont basées sur des successions de stades morphologiques distincts et importants. Si on laisse intervenir la durée relative de ces stades (en nombre de tours ou en mm de diamètre), on risque rapidement de tomber dans des impasses. Voici un exemple: *Porpoceras polare* (FREBOLD) est un *Porpoceras* typique: intégralement tuberculée, cette espèce montre un stade cadicône assez prolongé, suivi d'un stade quadratique. *Porpoceras verticosum* BUCKMAN est également un *Porpoceras* typique; mais, chez cette espèce, le stade cadicône est bref (environ 5 mm), rapidement suivi du stade morphologique adulte quadratique. Entre les *Porpoceras* à stade cadicône bref et les *Porpoceras* à stade cadicône prolongé, on peut trouver tous les intermédiaires. La distinction générique des extrêmes ne se justifie donc pas.

3. On pourrait certes envisager l'existence d'espèces du groupe D chez lesquelles le stade tuberculé serait particulièrement long et rendrait difficile un classement. C'est malheureusement toujours le cas lorsqu'on a affaire à des individus jeunes, appartenant à un groupe montrant deux stades morphologiques importants. Toutefois on ne peut pas baser la classification des ammonites sur les stades jeunes uniquement (CALLOMON 1968) et il faut au départ établir les taxons sur les formes qui montrent le plus d'éléments morphologiques lorsqu'elles sont adultes, c'est-à-dire les formes macroconches. En fait, il est possible que l'on rencontre des espèces difficiles à attribuer à un groupe ou à un autre. Lorsque les critères objectifs et simples proposés ici ne seront pas applicables, il faudra faire appel à des critères plus subjectifs relevant du bon sens paléontologique.

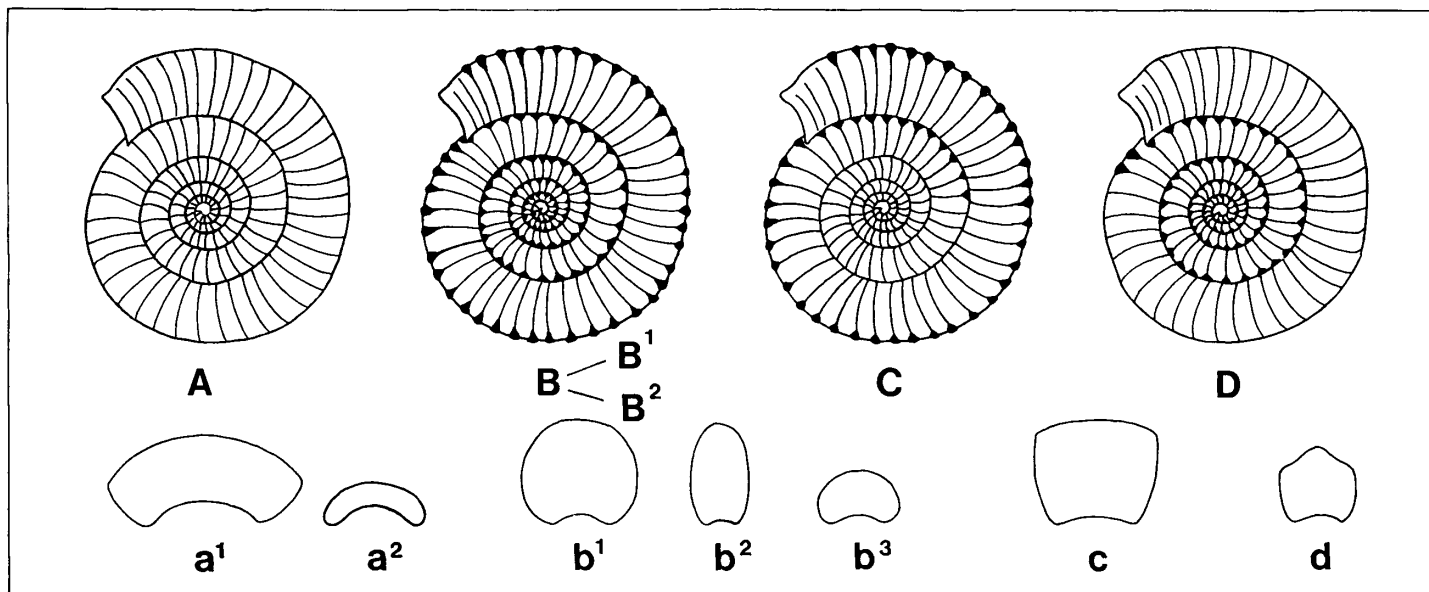


Fig. 1. Schéma morphologique.

A: Formes intégralement dépourvues d'épines.

B: Formes intégralement ornées d'épines. B¹ = formes dont le moule interne est faiblement tuberculé ou non tuberculé, ornées d'une épine par côte latérale.

B² = formes dont le moule interne est nettement tuberculé (nombre variable de côtes latérales par tubercule).

C: Formes dépourvues de tubercules dans un premier stade, tuberculées dans la morphologie adulte.

D: Formes tuberculées dans un premier stade, dépourvues de tubercules dans la morphologie adulte.

a: Tours cadicônes, à bordure ventro-latérale anguleuse (a¹), ou arrondie (a²).

b: Tours ovoïdes, larges (b¹), comprimés (b²), déprimés (b³) ou arrondis (cas particulier de la forme ovoïde).

c: Tours quadratiques.

d: Loge d'habitation adulte ornée d'une crête médiane.

Dans les groupes C et D, on ne connaît que des espèces dont le moule interne est tuberculé.

4. «Stade adulte» est pris ici dans un sens morphologique. En effet, l'ornementation adulte apparaît généralement avant le moment où l'individu est adulte au sens paléobiologique du terme (cf. CALLOMON 1963).

5. Il est peut-être utile de rappeler ici que la définition du genre est la synthèse des caractéristiques communes aux espèces groupées dans ledit genre.

II. DÉFINITION DES GENRES MACROCONCHES

Dactylioceras HYATT 1867

Espèce-type: *D. commune* (Sow.)

Synonymes: *Anguidactylites*, *Kryptodactylites*, *Xeinodactylites*, *Tenuidactylites*, *Orthodactylites* BUCKMAN 1926, *Athlodactylites*, *Koinodactylites*, *Nomodactylites* BUCKMAN 1927.

Définition

Coquille évolutive, plus ou moins comprimée, intégralement dépourvue d'épines. Tours de section ovoïde. Côtes latérales droites ou légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement bifurquées, parfois simples. Côtes secondaires incurvées ou non vers l'ouverture.

Remarques

a) D'après les figures de BUCKMAN (1926), il est difficile de s'assurer que les genres *Peridactylites*, *Arcidactylites* et *Toxodactylites* sont réellement dépourvus d'épines. S'ils le sont, il s'agit de synonymes de *Dactylioceras*, sinon de *Zugodactylites*.

b) BUCKMAN (1927) a désigné comme «figuration type» de *Xeinodactylites*, les fig. 4-6, pl. IV, de YOKOYAMA (1904), qui illustrent de vrais *Dactylioceras*. *Xeinodactylites* est donc bien un synonyme de ce dernier genre. Cette remarque triviale me paraît utile, car la forme figurée par BUCKMAN (1927, fig. 669) comme *X. helianthoides* paraît comporter des tubercules dans ses tours internes, et semble de ce fait ne pas être un *Dactylioceras*.

c) A propos des «tubercules» de BUCKMAN: Cet auteur (1927, p. 45, «generic analysis») parlait de «faibles tubercules» en définissant les *Dactylioceras*. Il entendait certainement décrire ainsi le léger étalement du point de bifurcation des côtes latérales observable parfois chez certaines espèces de ce genre. Toutefois, ce point n'est nullement saillant et, pour cette raison, il me semble que l'utilisation du mot «tubercule» dans un tel cas, donne à ce terme une acception beaucoup trop large et lui fait perdre sa signification précise.

Peronoceras HYATT 1867

Espèce-type *P. fibulatum* (Sow.).

Définition

Coquille évolutive, plus ou moins comprimée, dépourvue d'épines dans ses tours jeunes (identiques à *Dactylioceras*), développant une nette tuberculation dans sa morphologie adulte. Section des tours juvéniles de type ovoïde, devenant ovoïde à

quadratique au stade adulte. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, parfois fibulées au stade adulte, généralement bifurquées au stade juvénile, polyfurquées au stade adulte. Côtes ventrales incurvées ou non vers l'ouverture.

Remarque

Les espèces *Ammonites subarmatus* YOUNG & BIRD et *A. semiarmatus* SIMPSON (Holotypes figurés par HOWARTH, 1962a, Pl.17, fig.5-6) sont fréquemment rattachées au genre *Peronoceras*. En fait, il s'agit d'espèces intégralement tuberculées, montrant un stade juvénile cadicône. Or, la caractéristique majeure des *Peronoceras* (au sens où ils ont été définis ici) réside dans leur stade juvénile identique aux *Dactylioceras*. Donc, si l'on estime que les *A. subarmatus* et *semiarmatus* sont des *Peronoceras*, il faut également considérer le genre *Porpoceras* comme un synonyme de *Peronoceras*. Cela a été fait par de nombreux auteurs. DAGIS (1968) a déjà insisté sur le fait que les espèces citées ci-dessus n'étaient pas des *Peronoceras*.

Porpoceras BUCKMAN 1911

Espèce-type *P. vortex* BUCK.

Synonyme: *Kedonoceras* DAGIS 1968.

Définition

Coquille évolutive, plus ou moins comprimée, intégralement ornée d'épines. Moule interne tuberculé. Section des tours cadicône au stade juvénile, devenant quadratique dans la morphologie adulte. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, parfois fibulées, bifurquées ou polyfurquées, parfois intercalées de côtes simples. Côtes ventrales incurvées ou non vers l'ouverture.

Catacoeloceras BUCKMAN 1923

Espèce-type *C. confectum* BUCK.

Synonyme: ?*Omolonoceras* DAGIS 1968.

Définition

Coquille évolutive, intégralement ornée d'épines. Moule interne faiblement à non tuberculé. Tours de section cadicône dans le stade juvénile, ovoïde, quadratique ou cadicône dans la morphologie adulte. Côtes latérales droites ou légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement polyfurquées, parfois bifurquées et intercalées de côtes simples. Côtes ventrales incurvées ou non vers l'ouverture.

Zugodactylites BUCKMAN 1926

Espèce-type *Z. braunianus* (D'ORB.)

Synonymes: *Parvidactylites* et très probablement *Vermidactylites* BUCKMAN 1927.

Définition

Coquille évolutive, plus ou moins comprimée, intégralement ornée d'épines. Moule interne pratiquement non tuberculé. Tours de section ovoïde tout au long de l'ontogénèse. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement bifurquées, parfois intercalées de côtes simples. Côtes ventrales peu ou pas incurvées vers l'ouverture.

Nodicoeloceras BUCKMAN 1926

Espèce-type *N. crassoides* (SIMPS.)

Synonymes: *Crassicoeloceras?*, *Multicoeloceras?*, *Spinicoeloceras*, *Lobodactylites?*, BUCKMAN 1926.

Définition

Coquille évolutive, tuberculée dans son stade morphologique juvénile, non tuberculée au stade adulte. Tours internes cadicônes, devenant quadratiques à ovoïdes au stade adulte. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, parfois fibulées au stade juvénile, bifurquées ou polyfurquées. Côtes ventrales incurvées ou non vers l'ouverture.

Transicoeloceras PINNA 1966

Espèce-type *T. angustum* PINNA.

Définition

Coquille cadicône, globuleuse, tuberculée dans son stade juvénile, non tuberculée au stade morphologique adulte. Ombilic profond et étroit. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, bifurquées ou polyfurquées, parfois fibulées au stade juvénile.

Rakusites n. gen.

Espèce-type *R. pruddeni* n. sp. (cf. chapitre V, p. 238).

Définition

Coquille évolutive, plus ou moins comprimée, tuberculée dans le stade juvénile, dépourvue d'épines au stade adulte. Tours ovoïdes tout au long de l'ontogénèse. Côtes latérales droites à légèrement arquées, d'inclinaison variable, bifurquées ou polyfurquées, parfois fibulées au stade juvénile, généralement bifurquées au stade adulte. Côtes ventrales peu incurvées vers l'ouverture.

Remarque complémentaire

Subcollina SPATH 1925

Espèce-type *S. yeovilensis* SPATH.

Ce genre fût créé par SPATH (1925) d'après une espèce du Lias moyen décrite par WRIGHT (1876–1886, pl. XXXVIII, fig. 5–6). SPATH considère cette forme comme un précurseur des *Dactyloceratidae* (p. 171). ARKELL (1957) classe le genre de SPATH dans cette famille en lui attribuant un âge Toarcien. L'examen de la figure de WRIGHT ne laisse aucun doute sur le fait que *S. yeovilensis* n'est ni une forme toarcienne, ni un *Dactyloceratidae*. Il s'agit d'une espèce voisine de l'un des *Crucilobicerases* figuré par ARKELL (1957, p. 246, fig. 273–7d). La *Subcollina* décrite par FISCHER (1966, pl. V, fig. 10) dans le Kammerker est selon toute probabilité un *Mucrodactylites* de la zone à Variabilis.

III. DÉFINITION DES GENRES MICROCONCHES

Microdactylites BUCKMAN 1926

Espèce-type *M. attenuatus* BUCK.

Définition

Coquille comprimée, évolutive, intégralement dépourvue d'épines. Tours de section ovoïde tout au long de l'ontogenèse. Loge d'habitation adulte montrant parfois une région ventrale anguleuse. Côtes latérales droites ou légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement bifurquées, parfois intercalées de côtes simples. Côtes secondaires incurvées ou non vers l'ouverture. «Symétrie-miroir» généralement respectée.

Remarque

C'est LEHMANN (1968) qui a le premier montré que *Microdactylites* était un genre microconche valide, homologue de *Dactylioceras*. Cet auteur a figuré un magnifique individu adulte, montrant l'étranglement apertural caractéristique des *Dactyloceratidae* adultes (pl. 17, fig. 8). Toutefois, HOWARTH (1962 b, p. 410) affirme que *M. attenuatus* BUCK. est un individu juvénile de *Dactylioceras praepositum*. Si tel était le cas, ce serait fort dommage, car on ne saurait trouver de meilleur nom que *Microdactylites* pour classer les *Dactylioceras* microconches! Le meilleur générotype pour les *Dactylioceras* microconches serait alors évidemment la forme figurée par LEHMANN (1968, p. 17, fig. 8). N'ayant pas la possibilité de trancher la question, je pencherai pour la solution de LEHMANN jusqu'à plus ample informé.

Collina BONARELLI 1893

Espèce-type *C. gemma* BON;

Définition

Coquille évolutive, comprimée, intégralement ornée d'épines. Moule interne tuberculé. Tours de section cadicône dans le stade juvénile, devenant quadratique dans la

morphologie adulte. Loge d'habitation adulte développant fréquemment une crête médiane sur sa partie ventrale. Côtes latérales droites, parfois légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement polyfurquées, parfois simples. Côtes secondaires généralement incurvées vers l'ouverture. «Symétrie-miroir» tendant toujours à être respectée au stade adulte.

Mucrodactylites (BUCKMAN 1927), émendé ici

Espèce-type *M. mucronatus* (D'ORB.)

Définition

Coquille comprimée, évolutive, intégralement ornée d'épines. Moule interne faiblement ou non tuberculé. Tours de section cadicône dans le stade juvénile, devenant quadratique ou ovoïde dans la morphologie adulte. Loge d'habitation développant parfois une légère surélévation médiane de la partie ventrale. Côtes latérales droites ou légèrement arquées, d'inclinaison variable, généralement bifurquées, parfois intercalées de côtes simples. Côtes secondaires peu incurvées vers l'ouverture. «Symétrie-miroir» généralement respectée au stade adulte.

Remarque

La définition originale de *Mucrodactylites* doit être modifiée, car BUCKMAN (1927, p. 45) faisait intervenir dans sa diagnose la présence de l'interruption médiane des côtes ventrales que l'on observe parfois sur les moules internes (cf. à ce sujet GUEX 1970a), caractère qui n'a même pas une valeur spécifique, puisqu'au sein d'une même espèce il n'est nullement constant.

Gabillytes n. gen.

Espèce-type: *G. larbusseleensis* n. sp. (cf. chapitre V)

Définition

Coquille comprimée, évolutive, intégralement ornée d'épines. Moule interne pratiquement non tuberculé. Tours de section ovoïde tout au long de l'ontogenèse. Loge d'habitation adulte développant souvent une crête médiane dans la région ventrale. Côtes latérales droites à légèrement arquées, généralement bifurquées, parfois simples. Côte secondaires peu ou pas incurvées vers l'ouverture. «Symétrie-miroir» généralement respectée.

IV. DIMORPHISME

Les groupements morphologiques ayant été établis sur la base du modèle proposé au début de cette note, il convient maintenant de voir quelles sont les relations entre genres macroconches et microconches.

Catacoeloceras

Pour ce groupe, il n'y a aucun problème quant au dimorphisme: les formes microconches doivent être rangées dans le genre *Microdactylites*. Elles se distinguent aisément des *Collina* par la nature de leur spination qui est de type B¹ et non B².

Transicoeloceras

Je ne connais pas les homologues microconches des *Transicoeloceras*. Il me semble pourtant très probable qu'ils soient de même type que *Collina*.

Rakusites

Des homologues microconches de ce genre n'ont jamais été décrits. Il faudra probablement les classer dans un taxon nouveau, car ils montreront selon toute probabilité la même forme de coquille que *Microdactylites*, mais seront intégralement tuberculés.

Zugodactylites

Les homologues microconches de *Zugodactylites* n'ont jamais été décrits. Leur particularité réside dans la présence fréquente d'une crête médiane ornant la loge d'habitation adulte. Ils sont classés ici dans le genre *Gabillytes* n. gen. (cf. chapitre V).

Dactylioceras

LEHMANN (1968) a montré que les microconches de ce genre devaient être classés dans le genre *Microdactylites* (cf. ci-dessus: remarque sur *Microdactylites*).

Peronoceras

Il est très probable que les *Peronoceras* microconches soient de même type morphologique que les *Microdactylites*. En effet, chez les *Peronoceras*, la tuberculation apparaît à un diamètre égal ou plus grand que le diamètre adulte des microconches que l'on trouve communément. On sait en outre que les microconches montrent souvent une certaine tendance à conserver jusqu'au stade adulte l'ornementation juvénile de leurs homologues macroconches (TINTANT 1963, p. 465). C'est pourquoi, si les homologues microconches des *Peronoceras* ne montrent pas de tuberculation, ils seront confondus avec ceux des *Dactylioceras*, et placés dans le même taxon: *Microdactylites*.

Nodicoeloceras et *Porpoceras*

Les homologues microconches de ces deux genres sont les *Collina*. En effet, dans l'un et l'autre groupe, les microconches sont intégralement tuberculés et montrent deux stades importants dans la forme de leur coquille: un stade cadicône plus ou moins long (cf. tableau 1, Commentaire n° 2), suivi d'un deuxième stade, quadratique ou ovoïde, donnant à la coquille une forme comprimée.

Je parle ici des espèces du Toarcien moyen, car j'attends évidemment l'objection suivante: «On n'a jamais décrit de *Collina*, au sens où vous l'avez défini, dans le Toarcien inférieur. Cela signifie que votre théorie est hautement spéculative. Si les relations que vous prétendez exister entre *Collina*, *Nodicoeloceras* et *Porpoceras* sont exactes, cela implique que l'hypothèse de l'origine sexuelle du dimorphisme des ammonites est mal fondée.»

A quoi je répondrai:

1. Si l'on en croit la littérature, le genre *Nodicoeloceras* n'existe qu'au Toarcien inférieur. Or, la forme décrite plus loin est un *Nodicoeloceras*, mais elle provient du sommet de la zone à *Bifrons*. Si l'on en croit encore la littérature, les *Porpoceras* ne devraient exister qu'au Toarcien moyen. Or, DAGIS (1968) a décrit une faune d'ammonites sibériennes du Toarcien inférieur (*Kedonoceras compactum* et *asperum* DAGIS) qui est en fait une faune de *Porpoceras* (cf. tableau 1, commentaire n° 2, et chapitre I, 1 et 2). Il est donc bien évident que, si un genre n'a pas été décrit à une époque donnée, cela n'implique pas forcément son absence à cette époque (dans des limites de temps raisonnables, bien entendu).

2. Le seul argument puissant contre l'hypothèse de l'origine sexuelle du dimorphisme est d'ordre phylogénétique: micro- et macroconches auraient des répartitions verticales différentes. On se trouverait donc dans une telle situation (mais cela n'est nullement démontré) dans le cas de l'ensemble *Collina-Nodicoeloceras-Porpoceras*. Si l'on pouvait démontrer cet argument d'une manière générale, cela constituerait une preuve irréfutable contre «notre» hypothèse. Il est cependant extrêmement malaisé d'apporter une telle preuve. On sait en effet que les «sex-ratio» sont infiniment variables d'un endroit à l'autre, d'un groupe à l'autre, à un moment donné (CALLOMON 1963, 1968; TINTANT 1963). Certains domaines de certains bassins sont favorables à la vie des formes écologiquement les plus exigeantes (jeunes et microconches de petite taille) (STURANI 1967 - GUEX 1969). D'autres ne sont pas propices à la vie de tels organismes et, dès lors, seules les formes adultes de certaines espèces peuvent y vivre. On sait en outre que, d'une manière générale, les céphalopodes sont des migrants. De ce fait, il ne faut pas s'étonner de trouver des régions où seul un sexe est présent en abondance: on trouve des gisements où il n'y a que des macroconches, mais à ma connaissance, jamais l'inverse. Les gisements livrant des microconches en grande abondance fournissent également des macroconches jeunes (ou des débris de macroconches adultes lorsqu'il y a eu tri mécanique).

On peut en outre faire la constatation suivante: L'aire de répartition d'une forme macroconche est toujours plus grande que celle de son homologue microconche. L'aire de répartition de l'homologue microconche est plus petite que celle du macroconche, et elle est incluse dans cette dernière.

Pour pouvoir amener l'argument phylogénétique envisagé plus haut, il faudrait donc connaître tous les domaines écologiques dans lesquels une espèce d'ammonite a vécu, non seulement à un moment donné, mais encore aux divers moments de son histoire. Cela pose un problème insoluble, car il est bien évidemment impossible de connaître les faunes de tous les bassins (pas trop éloignés, bien entendu) dans leurs trois dimensions. Cela d'autant plus que la documentation géologique et paléontologique ne peut jamais être complète, car une grande partie des dépôts a été détruite par l'érosion. L'argument phylogénétique envisagé plus haut est donc difficilement soutenable.

V. DESCRIPTION DES ESPÈCES FIGURÉES DANS CETTE NOTE

Nodicoeloceras dayi (REYNÈS)

Pl. II, fig. 1 a-c

1868 *A. Dayi* n. sp. REYNÈS, Essais de Géologie et Paléontologie aveyronaise. Pl. V, fig. 7 a-d.

1874 *A. acanthopsis* (D'ORBIGNY). DUMORTIER, Bassin du Rhône. Pl. LVI, fig. 3-4.

1931 *Caeloceras (Peronoceras) millavense* n. sp. var. *crateriformis* n. n. MONESTIER, Ammonites rares..., pl. I, fig. 7 et 13.

1931 *Caeloceras (Peronoceras) millavense* n. sp. var. *acanthopsis* D'ORB., MONESTIER, Ammonites rares..., pl. I, fig. 27, 29, 30.

Description

Coquille évolutive. Tours internes cadicônes, ornés de côtes proverses polyfurquées, alternativement fortes et tuberculées, parfois fibulées, puis intercalées de côtes fines non tuberculées. Tours adultes devenant ovoïdes, ornés de côtes fortes, serrées, bifurquées, droites, non tuberculées, intercalées de côtes simples.

Rapports et différences

Cette espèce diffère de *Nodicoeloceras crateriformis* (MONESTIER) (lectotype désigné par GALLITELLI 1970: MONESTIER 1931, pl. I, fig. 26) par son ombilic plus profond et ses tours adultes plus arrondis. Elle diffère également de *N. spicatum* BUCK. par sa taille adulte plus réduite et sa costulation sensiblement plus proverse.

Position stratigraphique et provenance

L'individu figuré provient de Le Clapier (Aveyron, France), sommet de la zone à Bifrons.

Dimensions

Diamètre = 31 mm. Ombilic = 16,8 mm. Hauteur = 9 mm environ. Epaisseur indéterminée.

Déposé au Musée de Géologie de Lausanne, n° 45159, coll. Guex.

Collina nicklesi n. sp.

Pl. I, fig. 3 a–d: Holotype

1931 *Caeloceras* (*Peronoceras*) *millavense* n. sp. var. *crateriformis* n. n., MONESTIER, Ammonites rares..., pl. I, fig. 17.

Description

Coquille évolutive, comprimée. Tours internes cadicônes, devenant quadratiques dans la morphologie adulte. Côtes latérales proverses, polyfurquées, alternativement fortes et tuberculées, puis intercalées de côtes plus fines, non tuberculées. 1 tubercule pour 3–4 côtes latérales.

Rapports et différences

Cette espèce diffère de *Collina zitteli* (OPPEL) par sa costulation plus dense et sa forme moins comprimée.

Position stratigraphique et provenance

Même gisement et même niveau que le *N. dayi* décrit ci-dessus.

Remarque:

Il s'agit de l'homologue microconche de *N. dayi*.

Dimensions

Diamètre = 11,3 mm. Ombilic = 6,3 mm. Epaisseur = 4,1 mm. Hauteur = 3 mm. Déposé au Musée de Géologie de Lausanne, n° 45160, coll. Guex.

Rakusites pruddeni n. sp.

Pl. I, fig. 1 a–c: Holotype. Pl. III, fig. 5: Paratype

Description

Coquille comprimée à tours ovoïdes tout au long de l'ontogénèse (section identique à celle d'un *Dactylioceras*). Dans un premier stade, cette espèce montre de forts tubercules et des côtes latérales fibulées. Dans sa morphologie adulte, cette espèce est rigoureusement identique à un *Dactylioceras* typique: côtes latérales droites, assez serrées, radiales, bifurquées, rarement intercalées de côtes simples.

Rapports et différences

Cette espèce se distingue aisément des *Nodicoeloceras*, par le fait que ses tours sont ovoïdes tout au long de l'ontogénèse.

Position stratigraphique et provenance

L'holotype a été récolté par M. HUGH PRUDDEN (Montacute, Somerset). Gisement: Stocklinch (près de Illminster, Somerset). Partie inférieure de la zone à Bifrons.

Dimensions

Diamètre = 51 mm. Omphalique = 27,5 mm. Hauteur = 12 mm. Épaisseur = 10,6 mm. Déposé au Musée de Géologie de Lausanne, n° 45161, coll. Guex.

Gabillytes larbusseleensis n. sp.

Pl. II, fig. 2a–d: Holotype

Description

Coquille évolutive, comprimée. Côtes latérales légèrement flexueuses, bifurquées, intercalées de rares côtes simples. Forme intégralement ornée d'épines. Tours ovoïdes tout au long de l'ontogénèse. Loge d'habitation adulte montrant une crête arrondie.

Rapports et différences

Cette espèce diffère des *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.) (= *mutatus* BUCK.), *moratus* DAGIS, *monestieri* DAGIS, *rotundiventer* BUCK., par la présence de sa crête bien nette sur sa loge d'habitation adulte. Elle diffère également de *Zugodactylites pseudobraunianus* (MON.) par sa costulation sensiblement plus forte.

Position stratigraphique et provenance

L'holotype provient de Larbussele (près de Le Clavier, Aveyron, France). Horizon à *braunianus*.

Dimensions

Diamètre = 10,7 mm. Omphalique = 4,8 mm. Hauteur = 3,9 mm. Épaisseur = 3,4 mm. Déposé au Musée de Géologie de Lausanne, n° 45162, coll. Guex.

VI CONCLUSIONS

I.

On peut se demander si une classification d'un tel type présente un intérêt phylogénétique quelconque. Pour deux raisons, je pense que c'est le cas:

1. Elle permet de saisir aisément les relations morphologiques existant entre les formes micro- et macroconches. Au premier abord, il pourra paraître choquant de constater qu'aux 8 genres macroconches ne devraient correspondre que 5 genres microconches (en comptant le genre encore inconnu qui devrait grouper les *Rakusites* microconches). Ce paradoxe n'est qu'apparent. Il est lié au fait que la seule manière d'opérer une classification des ammonites est basée sur l'observation de la morphologie de la coquille. Cela est évident si l'on ne tient pas compte du dimorphisme, mais ça l'est moins lorsqu'on aborde les implications taxonomiques de ce problème (cf. CALLOMON 1968, p. 115 et suiv.). Or, la classification proposée ici est essentiellement basée sur les stades morphologiques qui se succèdent au cours de l'ontogénèse des macroconches. Mais on sait que les formes microconches, pour des

raisons biologiques inconnues, montrent généralement une morphologie adulte qui ne comporte pas tous les stades observables chez leurs homologues macroconches. C'est pourquoi on ne saurait s'étonner de constater que certains microconches, dont les homologues du sexe opposé montrent deux stades ornementaux essentiels, n'en présentent eux-mêmes qu'un seul. Dans de tels cas, le stade ornemental fixé par le microconche correspond naturellement au stade juvénile de son homologue macroconche. Or, deux ou trois genres macroconches différents peuvent montrer des stades juvéniles similaires. Si l'on ajoute à cela le fait que la forme de la coquille, au stade adulte, est très semblable chez tous les *Dactylioceratidae* microconches (section des tours montrant toujours un rapport Epaisseur/Hauteur voisin de 1), il est naturel qu'un genre microconche unique puisse correspondre à plusieurs genres macroconches différents. CALLOMON (1968, p. 118-119) a discuté un problème identique concernant la nomenclature spécifique. Il a montré comment deux espèces macroconches de niveaux différents pouvaient n'avoir qu'une seule espèce (morphologique bien entendu) comme correspondant microconche. Dans le cas présent, on se trouve devant un paradoxe analogue, résultant de l'obligation dans laquelle on se trouve de s'en tenir uniquement aux critères morphologiques pour définir les taxons.

2. Cette classification tient compte des principaux stades morphologiques se manifestant au cours de l'ontogenèse. Or, on sait que souvent l'ontogenèse est un reflet de la phylogenèse («loi» de Haeckel). La classification proposée ici autorise donc des spéculations phylogénétiques. Par exemple:

Les premiers représentants du genre *Dactylioceras* apparaissent au Domérien (CANTALUPPI et SAVI 1968). Ils descendent très probablement des *Reynesoceras*. Vers la limite Toarcien inférieur-Toarcien moyen, trois groupes prennent naissance à partir du genre *Dactylioceras*: 1) les *Zugodactylites* par développement d'une légère, mais nette spination; 2) les *Peronoceras* par développement d'une forte tuberculation dans la morphologie adulte; 3) les *Rakusites* par développement d'une forte tuberculation au stade juvénile, suivie d'une morphologie adulte parfaitement homéomorphe de celle des *Dactylioceras* typiques, la section des tours étant identique, tout au long de l'ontogenèse, à celle des *Dactylioceras*.

Une autre branche importante a existé très tôt au Toarcien: c'est celle des *Catacoeloceras-Porpoceas* (qui pourrait descendre des *Coeloceras*). Ces deux genres sont certainement liés phylogénétiquement et descendent l'un de l'autre par modification du caractère de la spination. Toutefois, il est encore trop tôt pour dire lequel est l'ancêtre de l'autre, car on connaît fort peu de choses sur les dates d'apparition relative des deux groupes. DAGIS (1968) a décrit une faune très ancienne de *Porpoceas* (*Kedonoceras compactum* et *asperum* DAGIS). D'autre part, J. GABILLY a fait une découverte d'un grand intérêt dans la coupe qu'il a étudiée à St-Nicolas, sur le littoral vendéen. Il a trouvé dans le premier banc toarcien de sa coupe une ammonite qu'il m'a amicalement confiée (je l'en remercie cordialement ici): il s'agit d'un *Catacoeloceras* typique, et cette forme est associée à des *Paltarpites*!

Au sujet de l'origine des *Nodicoeloceras*: je pense que ce genre devrait descendre des *Porpoceas* par perte de la tuberculation dans la morphologie adulte. On m'objectera que cela n'est guère possible puisque les plus anciens *Porpoceas* sont censés être postérieurs aux premiers *Nodicoeloceras* (HOWARTH 1962, p. 408, a montré que

dans le Yorkshire, ce genre apparaît dans la sous-zone à *Exaratum*). En réalité, la faune de DAGIS paraît bien antérieure: située plusieurs mètres sous les premiers *Harpoceras*, elle est immédiatement sus-jacente aux derniers *Amaltheus*, dans une série qui paraît continue (DAGIS 1968, p. 77). Malheureusement, les corrélations exactes entre la Sibérie et l'Europe sont encore imprécises et, de ce fait, on ne peut guère pousser plus loin la discussion.

II

Suivis par de nombreux auteurs, CALLOMON (1963) et TINTANT (1963) ont préconisé l'emploi du sous-genre pour classer les ensembles microconches. Dans le cas des *Dactylioceratidae*, on voit qu'un tel traitement taxonomique ne peut être appliqué. Il est en effet difficile d'admettre qu'un sous-genre unique puisse être subordonné simultanément à deux genres distincts, bien que le Code International de Nomenclature Zoologique ne spécifie pas ce problème particulier. Chez les *Dactylioceratidae*, le genre microconche (en particulier *Collina* et *Microdactylites*) fait figure de «super-genre», puisqu'il groupe un ensemble d'unités biologiques plus grand que le genre macroconche. En fait, si les homologues microconches des *Nodicoeloceras* pouvaient être distingués de ceux des *Porpoceras* (au Toarcien moyen) à un niveau supraspécifique, il conviendrait naturellement d'en faire une unité taxonomique distincte que l'on traiterait comme un sous-genre. Toutefois, cela paraît difficile et c'est la raison pour laquelle les ensembles microconches ont été considérés ici comme des genres à part entière.

III

BUCKMAN (1927, vol. VI, p. 44) écrit: "For instance, 'Costate' obviously includes two phases, (1) pre-tuberculate, (2) post-tuberculate. Some forms entered as costate may, therefore, rightly belong to tuberculate, for they might show tuberculation in inner whorls..."

Ainsi, bien que BUCKMAN n'ait pas mis en pratique ses conclusions de manière très stricte, on voit que le principe de la classification proposée ici est plus proche de celui de cet auteur que de celui des autres paléontologistes qui ont étudié les *Dactylioceratidae*.

IV

Quelques traits essentiels peuvent être retenus comme caractéristiques des *Dactylioceratidae* microconches:

1. Développement fréquent d'une crête médio-ventrale sur leur loge d'habitation adulte.
2. Coquille toujours beaucoup plus comprimée que chez leurs homologues macroconches, comme dans beaucoup de groupes d'ailleurs.
3. Tours adultes toujours quadratiques ou ovoïdes, mais jamais cadicônes, même dans les groupes où leurs homologues macroconches adultes montrent des tours cadicônes.

4. Dans tous les cas que j'ai pu observer, les ouvertures des microconches sont du même type que celles de leurs homologues du sexe opposé, c'est-à-dire simples, précédées d'un étranglement apertural.

V

Plusieurs auteurs considèrent les *Dactylioceratidae* comme les ancêtres des *Hammatoceratinae* ou des *Stephanocerataceae*. En fait, les *Stephanocerataceae* n'ont qu'un ascendant possible: c'est le groupe des *Hammatoceratinae*. En effet, il n'existe pas de *Dactylioceratidae* au-dessus de l'extrême base du Toarcien supérieur.

Pour voir si une relation phylogénétique entre *Hammatoceratinae* et *Dactylioceratidae* est possible, il suffit de considérer le type de dimorphisme dans chaque groupe. Les plus anciens *Hammatoceras* microconches sont les *Onychoceras planum* RENZ, provenant de la base du Toarcien supérieur (= homologues microconches de *Hammatoceras primitifs*). Ces formes ne montrent pas la moindre affinité morphologique avec les derniers représentants de la famille des *Dactylioceratidae* (qui sont les *Porpoceras-Collina*). En revanche, les plus anciens *Phymatoceras* microconches que j'ai trouvés (dans la sous-zone à Bifrons, *sensu* GABILLY et al. 1967, cf. GUEX 1970 b) sont rigoureusement du même type que *Onychoceras planum* RENZ (plus évolutés)!

On constate un parallélisme étonnant entre l'évolution du genre *Hammatoceras* et celle du genre *Phymatoceras*, parallélisme qui réside dans la diminution du dimorphisme morphologique au cours du temps. En outre, ces deux genres se succèdent dans le temps sans lacune; il est donc naturel de chercher chez les *Phymatoceratinae* les ancêtres des *Hammatoceratinae* (cf. ARKELL 1957, p. 267). On trouve bien chez les *Stephanocerataceae* des espèces montrant une morphologie voisine des *Dactylioceratidae*, mais de là à en déduire une relation phylogénétique directe entre ces deux groupes, il y a un pas qu'il vaut mieux ne pas franchir.

On pourrait certes envisager une relation phylogénétique précoce entre *Phymatoceratinae* et *Dactylioceratidae*. Là encore, on peut s'en référer au type de dimorphisme. Les *Haugia* sont des *Phymatoceratinae*, et leurs homologues microconches sont pourvus d'apophyses jugales (cf. LEHMANN 1969). Les *Dactylioceratidae* microconches, eux, ne montrent pas la moindre tendance à développer des apophyses. Cela sépare les deux groupes d'une manière qui me paraît fondamentale.

REMERCIEMENTS

Messieurs les Prof. H. Badoux et R. Trümpy et mes amis H. Masson et M. Weidmann ont bien voulu critiquer ce texte. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

- ARKELL, W. J. (1957): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4*. Ed. Moore, New York.
- BONARELLI, G. (1893): *Osservazioni sul toarciano e l'aleniano dell'Appennino centrale*. Boll. Soc. Geol. Ital. 12.
- BUCKMAN, S. S. (1909-1930): *Yorkshire Type Ammonites*. Wheldon & Wesley. I-VII. Londres.
- CALLOMON, J. H. (1963): *Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites*. Trans. Leist. Lit. Phil. Soc. LVII.
- (1968): *Dimorphism in Jurassic Ammonites*. Sexual dimorphism in fossil Metazoa. Schweitzerbart, Stuttgart.

- DAGIS, A. A. (1968) (en russe): *Toarcian Ammonites (Dactylioceratidae) of Northern Siberia*. Bull. Inst. Geol. Geoph. 40, Moscou.
- DUMORTIER, E. (1874): *Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône 4*, Lias sup. Ed. Savy, Paris.
- FISCHER, R. (1966): *Die Dactylioceratidae (Ammonoidea) der Kammerker*. Abh. Bay. Akad. d. Wiss. Ht. 126.
- GABILLY, J. (1964): *Le Jurassique inférieur et moyen sur le littoral vendéen*. Trav. Inst. Geol. Anthropol. Fac. Sc. Poitiers V.
- GALLITELLI-WENDT, M. F. (1970): *Ammoniti e stratigrafia del Toarciano Umbro-Marchigiano*. Boll. Soc. Pal. Ital. 8/1 (1969).
- GUÉX, J. (1969): *Sur le sexe des ammonites*. Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. 70/6 et Bull. Lab. Géol. Uni. Lausanne 178.
- (1970a): *Sur les moules internes des Dactylioceratidae*. Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. 70/7 et Bull. Lab. Géol. Uni. Lausanne 182.
 - (1970b): *Un problème concernant la sous-zone à Braunianus (Toarcien moyen)*. Eclogae geol. Helv. 63/2.
- HOWARTH, M. K. (1962a): *The Yorkshire Type Ammonites and Nautiloids of Young & Bird, Philips and Martin Simpson*. Paleontology 5.
- (1962b): *The Jet Rock Series and the Alum Shale Series of the Yorkshire Coast*. Proc. York. geol. Soc. 33.
- HYATT, A. (1967): *The Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoölogy*. Bull. Mus. Comp. Zoöl. 1.
- LEHMANN, U. (1968): *Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glazial-Geschiebe*. Mitt. Geol. Staatsinst. 37.
- (1969): *Dimorphismus und Apophysenausbildung bei Grammoceras doerntense (DENCK.)*. Pal. Zt. 43/3, 4.
- MONESTIER, J. (1931): *Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de l'Aveyron*. Mem. Soc. Geol. Fr. N. S. 7.
- PINNA, G. (1966): *Ammoniti del Lias superiore dell'Alpe Turati (Dactylioceratidae)*. Mem. Soc. Ital. Sc. nat. XIV/II.
- RENZ, O. (1966): *Über die Gattung Onychoceras (Ammonoidea) im Oberen Toarcien des Département de l'Aveyron in Frankreich*. Eclogae geol. Helv. 59/1.
- REYNES, P. (1868): *Essais de Géologie et de Paléontologie aveyronnaise*. Baillière Ed. Marseille.
- SPATH, L. F. (1925): *Notes on Yorkshire Ammonites*. The Naturalist.
- STURANI, C. (1967): *Réflexions sur les faciès lumachelliques du Dogger mésogéen*. Boll. Soc. Geol. It. 86/126.
- TINTANT, H. (1963): *Les Kosmocerotidés du Callovien*. Ed. P.U.F., Lyon.
- WRIGHT, T. (1878-1886): *Monograph of the Lias Ammonites of the British Island*. Mon. Pal. Soc. London.
- YOKOYAMA, M. (1904): *Jurassic Ammonites from Echizen and Nagato*. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo 19.

Planche I

Fig. 1.

Rakusites pruddeni n. gen. n. sp. Holotype, n° 45161. Provenance: Stocklinch (près de Illminster, Somerset), partie inférieure de la zone à Bifrons.

Diamètre = 51 mm

a) vue latérale

b) vue ventrale

c) détail de la morphologie juvénile ($\times 2,2$).



1a



1b



1c

Planche II

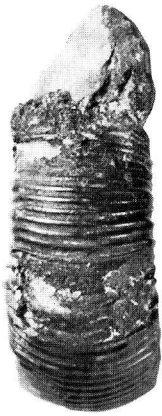
- Fig. 1. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES), n° 45159. Provenance: Le Clapier (Aveyron, France), sommet de la zone à Bifrons.
Diamètre = 31 mm
a, b) vues latérales
c) vue ventrale face
x) dernière cloison du phragmocône adulte.
- Fig. 2. *Gabillytes larbusselensis* n. gen. n. sp. Holotype, n° 45162.
Provenance: Larbussel (près de Le Clapier, Aveyron, France), horizon à Braunianus.
Diamètre = 10,7 mm
a) vue ventrale
b) vue latérale
c) vue ventrale face
d) vue latérale
x) dernière cloison du phragmocône adulte.
- Fig. 3. *Collina nicklesi* n. sp. Holotype. n° 45160. Provenance: même gisement, même niveau que le N. (N.) dayi de la pl. II, fig. 1.
Diamètre = 11,3 mm
a, b) vues latérales
c) vue ventrale face
d) vue ventrale
x) dernière cloison du phragmocône adulte.



1 a



1 b



1 c



2 a



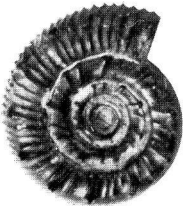
2 b



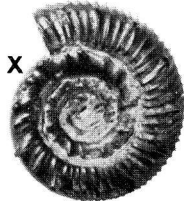
2 c



2 d



3 a



3 b



3 c



3 d

Planche III

Sections

- Fig. 1. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES), n° 45163. Provenance: Le Clapier (Aveyron, France), sommet de la zone à *Bifrons* (un peu plus ancien que l'individu figuré pl. II, fig. 1 et 3).
Diamètre: 6,9 mm (individu juvénile).
- Fig. 2. *Collina nicklesi* n. sp. n° 45164. Provenance: Même gisement, même niveau que le *N. (N.) dayi* de la pl. III, fig. 1.
Diamètre: 6,9 mm (individu juvénile).
- Fig. 3. *Gabillytes larbusseleensis* n. sp. n° 45165. Provenance: Larbussele (près de Le Clapier, Aveyron, France), horizon à *Braunianus*.
Diamètre: 12,8 mm (section passant par la loge d'habitation d'un individu adulte).
- Fig. 4. *Collina* groupe de *gemma* (BON.), n° 45166. Provenance: Le Tournadous (Aveyron, France), sous-zone à *Bifrons*.
Diamètre: 4,0 mm (individu très jeune).
- Fig. 5. *Rakusites pruddeni* n. sp. Paratype, n° 45167. Provenance: Stocklinch (près de Ilminster, Somerset), partie inférieure de la zone à *Bifrons*.
Diamètre: 33 mm (individu juvénile montrant déjà la morphologie adulte).

1. La situation géographique des gisements cités se trouve sur la feuille 220 de la Carte Géologique de France, exceptée celle de l'individu provenant d'Angleterre (Somerset).

2. Les sections ont été dessinées à la chambre claire d'après des moules internes polis. Pour cette raison, l'épaisseur des côtes et le type de spination ne sont pas visibles sur ces dessins.

