

BIODIVERSITÉ DES SPECTRES FAUNIQUES D' AMMONITES DANS LE CALLOVIEN SUPÉRIEUR DE MONTREUIL-BELLAY (MAINE-ET - LOIRE)

par Pierre - Alain BALOGÉ

* Laboratoire de Géologie , U.F.R Sciences de l'Environnement;
Faculté des Sciences, Université d' Angers, Belle Beille, Boulevard
Lavoisier, 49045 Angers Cedex

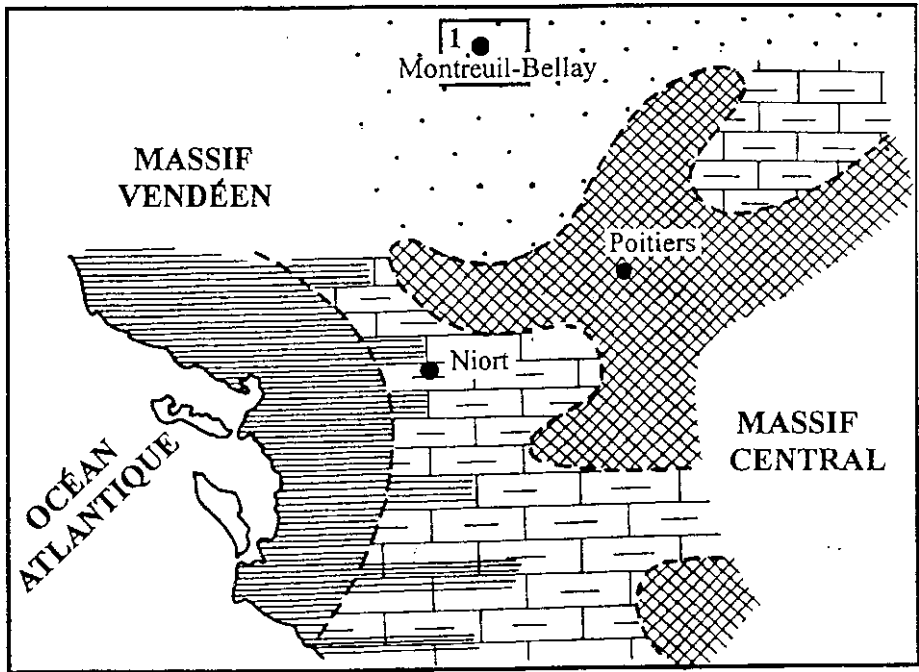
Résumé : Des fouilles paléontologiques (Ammonites) entreprises depuis plusieurs années dans le secteur de Montreuil-Bellay ont permis de suivre l'évolution des faunes successives du Callovien supérieur et de mesurer la biodiversité des faunes ammonitiques qui sont liées, en premier abord, aux variations relatives du niveau marin. L'importance du matériel étudié (plusieurs milliers de spécimens) rend fiable les différents spectres fauniques par rapport à des études plus ponctuelles qui ne peuvent donner qu'une vue globale des variations fauniques. On a aussi tester l'évolution de groupes d'ammonites dits "accessoires" qui représentent des populations à très faible effectif, qui peuvent être parfois à l'origine des grandes familles d'ammonites.





Abstract: Paleontological investigations held since long in the vicinity of Montreuil-Bellay led to evidence the evolution of the successive ammonitic faunas during the Late Callovian and therefore to quantify their biodiversity. This latter is, at first sight, related to the relative sea level changes. The intensive collection of a huge specimen number (over several thousands) make us confident about the data quality of the different faunal spectra, with regard to previous more confined studies that can only give a restrictive insight of faunal fluctuations. The evolutions of so called accessory ammonite groups have been tested. These groups represent below strength populations that may eventually be the origination for key ammonites families/ subfamilies.

Remerciements: Je remercie MM. Aupiais David, Bureau Antony, Perpoil Samuel, Reibaldi Stéphane et Rottier Stéphane, étudiants de l'Université d' Angers sans qui le travail d'extraction des fossiles et l'exploitation des données n'auraient pas été possible. De la même façon mon collègue Bruno Ferré pour son aide sur le terrain et pour l'amélioration du texte en anglais.

Fig. 1: PLAN DE SITUATION
(environnement sédimentaire au Callovien supérieur)

Horizon XV



-  Oolites ferrugineuses
-  Calcaires argileux
-  Marnes
-  Lacune d'érosion

1, Montreuil-Bellay,
Secteur d'étude

MONTREUIL - BELLAY

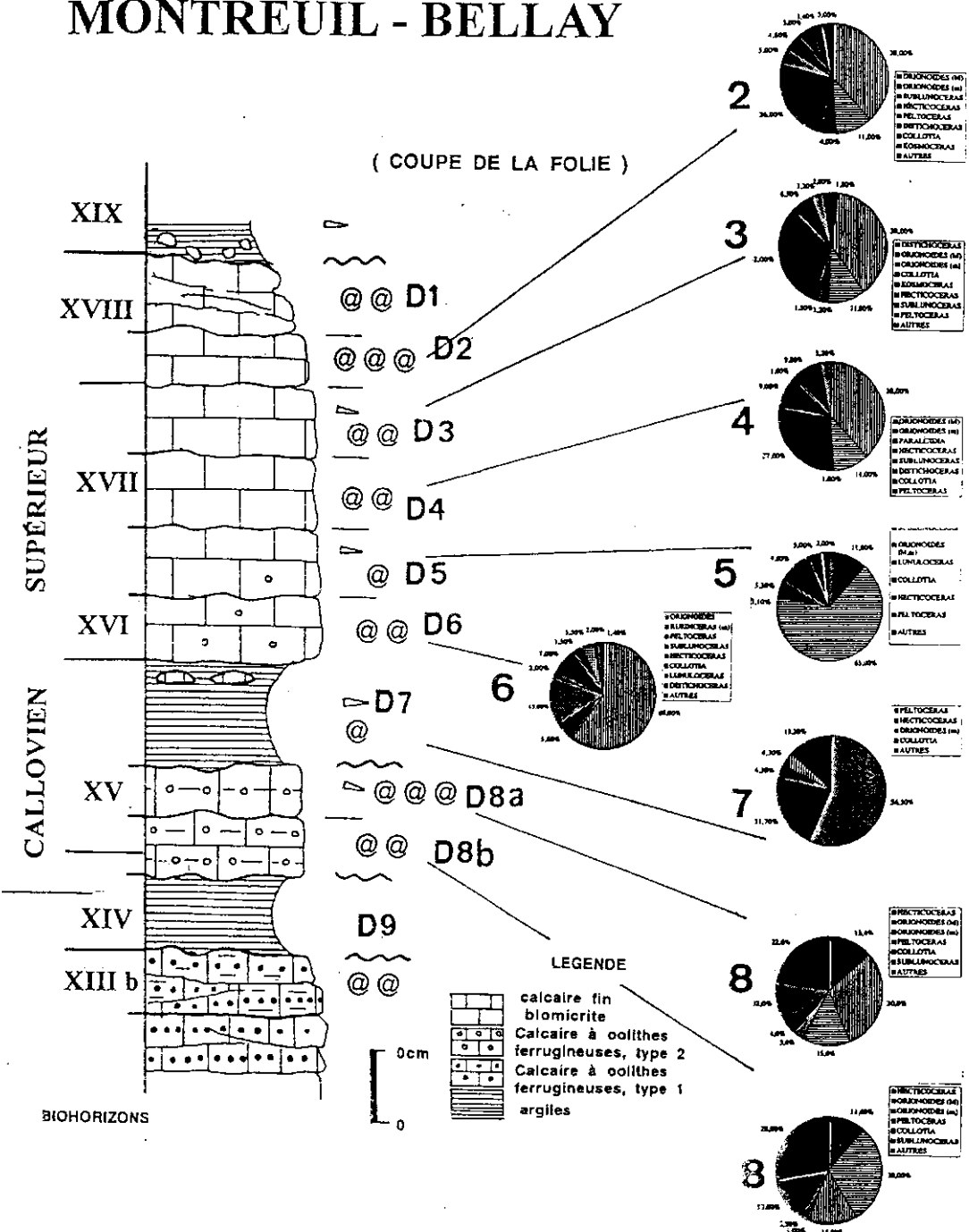


Fig. 2

Introduction: fig. 1 (plan de situation du secteur étudié)

La région de Montreuil-Bellay a été rendue célèbre par la richesse en ammonites du Callovien supérieur à la suite des travaux déjà anciens de d'Orbigny (1842-1851), Hébert (1860), Fournier (1887) et Couffon (1919, 1934). La monographie de Gérard & Contaut (1936) a détaillé le contenu paléontologique des faunes de Montreuil-Bellay. Les études récentes (Cariou, 1980 et Baloge et Cariou, 1993) ont précisé soit la biostratigraphie du Centre-Ouest de la France, soit la connaissance de groupes d'ammonites minoritaires (Distichoceratinae).

1) Biostratigraphie du Callovien supérieur:

La biostratigraphie du Callovien supérieur a été définie par Cariou (1969, 1980) qui a découpé les assises du Callovien supérieur en différents assemblages fauniques qui correspondent à des biohorizons. La richesse en faune du Callovien de Montreuil-Bellay a servi de référence pour la limite Callovien moyen-supérieur et surtout pour le Callovien supérieur. On reconnaît, de bas en haut, les biohorizons suivants dans la coupe de la Folie (RA, RY):

Callovien moyen:	<u>zone à Coronatum</u> Horizon XIIIb à Waageni Horizon XIV à Rota

Callovien supérieur:	<u>Zone à Athleta, sous-zone à Trezeense</u> Horizon XVa à Leckenbyi Horizon XVb à Athleta <u>Zone à Athleta, sous-zone à Collotiformis</u> Horizon XVI à Piveteaui Horizon XVII à Collotiformis <u>Zone à Lamberti, sous-zone à Poculum</u> Horizon XVIII à Nodulosum

On voit que la coupe étudiée n'intéresse que le Callovien supérieur, principalement la zone à Athleta et la base de la zone à Lamberti, sous-zone à Poculum. Ces assises sont en effet très fossilifères et permettent assez facilement une étude statistique fine des peuplements d'ammonites.

2) Description de la coupe de Montreuil-Bellay:

coupe de la Folie (localité-type citée par Gérard & Contaut, 1936)

A la base de la coupe (fig. 2) on observe 0,08-0,10m de calcaires brun-jaunâtres à fines oolithes ferrugineuses (type 1) qui ont fourni *Choffatia waageni* (Teiss.), espèce-index de l'horizon XIIIb , de nombreux Hecticoceratidae, des Distichoceratinae et des Reineckeidae. La surface supérieure est fortement usée et bosselée. Au dessus on a des argiles verdâtres (0,10m d'épaisseur, "argiles vertes inférieures") très peu fossilifères , mais qui ont livré un peu plus loin des faunes de l'horizon XIV (*Distichoceras zeissi* Théo.)

La coupe se continue avec des bancs fossilifères qui ont servi à l'analyse statistique.

- banc D8b: 0,10m environ d'un calcaire marneux, assez compact à grosses oolithes ferrugineuses (type 2) abondantes et dispersées irrégulièrement dans le sédiment. La base de ce niveau pourrait encore être de l'horizon XIV. La masse du banc a fourni *Pseudopeltoceras leckenbyi* (Bean), des *Orionoides*, des Hecticoceratidae dont *Orbiglyceras trezeense* Gér. & Cont. c'est à dire l'horizon XVa.

On a cherché à isoler la partie médiane de l'ensemble D8 qui correspond dans sa totalité à la sous-zone à Trezeense. Il n'a pas été possible matériellement d'extraire un nombre suffisant de fossiles et les pourcentages fournis plus loin le sont à titre uniquement indicatifs.

- banc D8a: 0,08m d'un calcaire identique au précédent mais plus argileux, plus tendre parfois moins riches en oolithes ferrugineuses (type 2). Ce niveau a fourni *Peltoceras athleta* (Phil.), *Orbiglyceras trezeense* Gér. & Cont. et de très nombreux fossiles (horizon XVb).

- banc D7: il s'agit d'un niveau argileux verdâtre de 0,15m d'épaisseur assez pauvre en fossiles mais qui peut localement se présenter sous forme de calcaires blanchâtres un peu crayeux extrêmement fossilifères avec la faune du banc D8a. Il s'agit toujours de l'horizon XVb.

- banc D6: petit banc calcaire blanc, compact (c'est le "marbre" des anciens carriers de la région), de 0,07m d'épaisseur avec de rares oolithes ferrugineuses. On trouve de nombreux *Orionoides* dont *Orionoides piveteaui* Gér. & Cont., espèce indice de l'horizon XVI.

- banc D5: 0,08m de calcaire gris beige clair avec quelques oolithes ferrugineuses (ce faciès se termine ici), faune identique au banc précédent (horizon XVI).

- banc D4: 0,07m de calcaire gris, fin à débit en dalles ("platins") avec une riche fauna d'ammonites dont de nombreuses *Collotia collotiformis* (Jean.), des Hecticoceratidae, etc.,(horizon XVII).

- banc D3: 0,07m d'un calcaire gris, fins à taches ferrugineuses avec la faune du banc 4, même faune, horizon XVII.

- banc D2: 0,08m de calcaire gris fin identique à D3; la faune est un peu différente, elle comporte de nombreux *Distichoceras nodulosum* (Quens.) qui caractérisent l'horizon XVIII.

- banc D1: 0,07 d'un calcaire identique au précédent mais altéré et assez souvent ferrugineux ou mélangé à la terre végétale. (horizon XVIII). Un niveau supérieur est parfois visible dans certaines coupes (banc D0) mais n'a pu être caractérisé dans la coupe de la Folie.

Pour résumer on a une série transgressive (D8 à D1) qui se superpose à un cortège de bas niveau marin au dessus d' une limite de séquence bien marquée au sommet de l'horizon XIIIb à Waageni. La caractère transgressif s'affirme au fur et à mesure avec disparition des faciès à oolithes ferrugineuses et apparition des calcaires fins à éléments necto-pélagiques dominants (Ammonites, Bélemnites et foraminifères pélagiques, Globigerinidae). Les paléomilieus sont variés; on peut distinguer trois types de dépôt. Au Callovien moyen élevé (horizon à Waageni) le milieu est marin subtidal et circalittoral avec des nombreuses oolithes ferrugineuses bien typiques (type 1). A la base du Callovien supérieur le milieu change radicalement: milieu marin subtidal à bathymétrie modérée mais nettement tourné vers le domaine externe. On note encore un influence indirecte du continent avec la

persistance des oolithes ferrugineuses d'un type particulier (ce type 2 montre une diagénèse importante). Enfin le troisième type de milieu correspond à des biomicrites à microfilaments du domaine franchement externe contenant entre autres des globigerinidae.

3) Analyse statistique des populations d'ammonites:

Les spectres fauniques se répartissent en cinq grands groupes d'ammonites et en un certain nombre de genres accessoires qui sont regroupés dans la catégorie " Autres". Une valeur inférieure à 5% est considéré comme élément accessoire; on notera que dans cette catégorie il existe aussi des variations de pourcentage significatives. Comme groupe type dans les populations à effectif très réduit, on a sélectionné la sous-famille des Distichoceratinae dont les valeurs s'échelonnent de 0,7 à 4,8% et qui fait actuellement l'objet d'une révision. Les principales familles (sous-familles) et genres d'ammonites retenus dans l'étude statistique sont:

Kosmoceratidae: genre *Kosmoceras* , groupe minoritaire à Montreuil-Bellay, d'origine boréale.

Oppeliidae:

sous famille Hectioceratinae: genres *Hectioceras*,

Sublunuloceras, *Orbignyceras*, *Lunuloceras*, *Brightia*,

sous-famille Distichoceratinae: genres *Distichoceras*,
Horioceras .

Perisphinctidae: sous-famille Pseudoperisphinctinae: genre
Orionoides (M, m)

Aspidoceratidae:

sous-famille Peltoceratinae: genres *Peltoceras* (M) et
Rursiceras (m).

sous-famille Euaspidoceratinae: genre *Euaspidoceras* .

Reineckeidae:

sous-famille Reineckeinae: genres *Reineckeia*, *Collotia*

Autres: genres divers: *Taramelliceras*, *Phylloceras*, *Phlycticeras*,
Lytoceras; *Binatisphinctes*, *Pachyerymnoceras*, *Paralcidia*,

L'analyse statistique porte sur le pourcentage de ces différents constituants et des interprétations possibles avec les variations du milieu de dépôt. Une comparaison sera également effectuée avec deux analyses statistiques déjà effectuées à Montreuil-Bellay.

Les récoltes retenues concernent la campagne de fouilles paléontologiques 1995. Les niveaux étudiés sont les suivants:

D8b, D8m, D8a, D7, D6, D5, D4, D3 et D2 . Le nombre d'individus correspondant est indiqué sur la figure 4.

L'indice de paléodiversité concerne les formes réunies dans le pourcentage "Autres" ; on peut l'estimer en première approche au nombre de genres représentés dans cet ensemble. On peut isoler toutefois dans ce paragraphe des éléments relativement plus importants dépassant 1%, (*Paralcidia*, *Taramelliceras* , , etc...). Pour les *Kosmoceras* qui constituent un très faible pourcentage des faunes étudiées il a été nécessaire de les représenter avec les grandes familles d'ammonites en raison de leur origine boréale qui est importante à considérer dans la dynamique des populations et des phénomènes migratoires.

Analyse des spectres fauniques bancs par bancs: (fig.2)

- D8b: les *Orionoides* sont dominants (45% de la faune) avec les Hecticoceratidae (25%); *Hecticoceras* et *Sublunuloceras* sont représentés avec respectivement 13% et 12% du total. En composants accessoires on trouve *Peltoceras* dont c'est le début de l'expansion (2%) et les Reineckeidae (*Collotia*) qui diminuent fortement (3%) après avoir dominé les niveaux précédents. La catégorie "Autres" est de 25% ce qui correspond à une paléodiversité maximale. Dans ce groupe sont représentés des *Distichoceras* (0,7%) et des *Kosmoceras* (0,7%) ainsi que des genres assez rares (*Taramelliceras*, *Phylloceras*, *Phlycticeras*, *Oecoptychius* , *Securisites* , etc...) soit un indice de 7.

- D8m: ce niveau n'est pas individualisable en raison du faible nombre d'individus récoltés exactement au milieu du banc D8. Les *Orionoides* sont les éléments dominants (45%) suivis par les Hecticoceratidae (37%).

- D8a: dans ce niveau le spectre ammonitique est très voisin des précédents mais certaines évolutions dans la composition des faunes sont perceptibles. *Orionoides* domine (48%) avec les Hecticoceratinae (*Sublunuloceras* 11% et *Hecticoceras* 13%). Puis on trouve les *Peltoceras* (2,5%) et les Reineckeidae (*Collotia* , 3,5%). Le chapitre " Autres" représente 22% ce qui est comparable à D8b. *Distichoceras* (1,5 %) et *Kosmoceras* (1%) sont présents, associés au mêmes genres que précédemment. L'indice de paléodiversité est encore élevé d'ordre 6.

- D7: ce niveau est un peu particulier car il peut être soit argileux ou passer latéralement à des calcaires marneux très fossilifères. On note une arrivée massive de nombreux *Peltoceras* (56,5%), (et son équivalent microconque *Rursiceras*) suivi des Hecticoceratinae (21,7%). *Orionoides* (4,3%) et *Collotia* (4,3%) complète l'association. La paléodiversité est beaucoup plus faible que pour D8 de l'ordre de 4. Il convient de relativiser ces résultats en raison de la nature du milieu de dépôt; ces derniers ne peuvent être utilisés qu'à titre indicatif.

- D6: on retrouve un spectre faunique comparable aux précédents mais la composition change avec apparition d'éléments nouveaux. *Orionoides* dominants (60%) suivis des Peltoceratinae (20,6%, dont *Rursiceras* microconque 5,6%) Hecticoceratinae (12,5%); parmi ces derniers (*Hecticoceras* (7%), *Sublunuloceras* (2%) et *Lunuloceras* (3,5%). *Collotia* fait 3,5% et *Distichoceras* atteint 2%. L'expansion maximale (acmé) des Peltoceratinae se fait dans ce banc. La paléodiversité est de 5.

- D5: *Orionoides* est largement dominant avec 62% suivi par les Hecticoceratinae: *Sublunuloceras* (11%), *Lunuloceras* (3%) et *Hecticoceras* (9%). *Peltoceras* (6%) et *Collotia* (5,3%) sont présents. *Distichoceras* (0,8%) et *Kosmoceras* (moins de 1%) existent associés aux autres genres du chapitre " Autres " (moins de 4%), avec une paléodiversité plus réduite de l'ordre de 4.

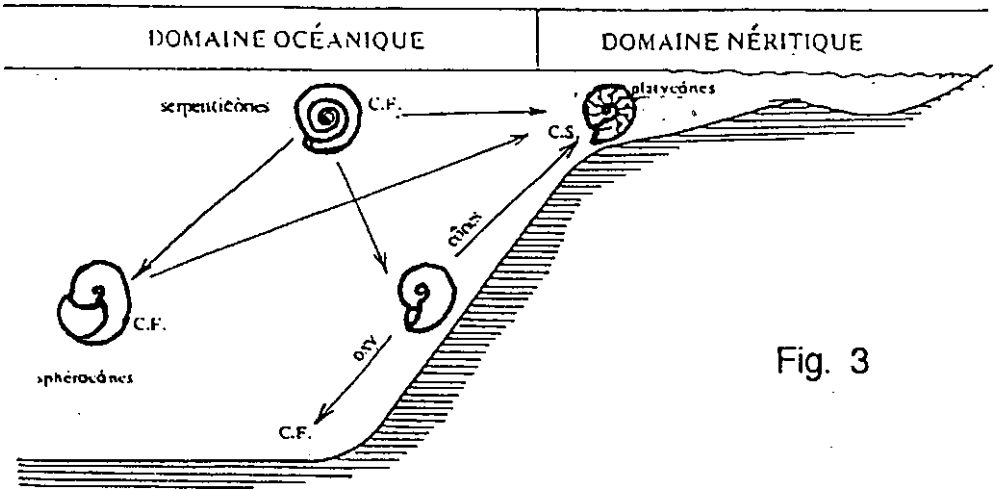


Fig. 3

- D4: dans cet horizon et dans les suivants la composition globale de la faune varie sensiblement. *Orionoides* est toujours important (49%) suivi des Hecticoceratinae (*Hecticoceras* 26%, *Sublunuloceras* 9%). Les Reineckeidae sont mieux représentées avec les grandes *Collotia* du groupe *collotiformis* (9%). Les *Peltoceras* déclinent (3,4%) et deviennent minoritaires. *Distichoceras* (1%) et *Kosmoceras* sont présents. La paléodiversité est faible (4) avec un faible pourcentage des autres genres (4,6%).

- D3: le spectre faunique est voisin de D4. *Orionoides* majoritaire (51%) suivi de près des Hecticoceratinae (37,5%, dont *Hecticoceras* 31%, *Sublunuloceras* 6,5%). *Collotia* et *Peltoceras* sont également présents (3,2%). Les *Distichoceras* (1,8%) et *Kosmoceras* (1,5%) sont associés aux autres genres (1,7% environ) avec une paléodiversité de 4.

- D2: c'est le dernier banc analysé; *Orionoides* 49%, Hecticoceratinae (31,%, dont *Hecticoceras* 27%, *Sublunuloceras* 4%). On note ensuite *Collotia* et *Peltoceras* (5% chacun). Les groupes minoritaires trouvent un nouvel essor: *Distichoceras* 4,6% et *Kosmoceras* 3,4%. Le chapitre " Autres " représente 2% et la paléodiversité est aussi de l'ordre de 4.

En conclusion on peut constater que la paléodiversité maximale se met en place à la base des séquences transgressives où les changements importants du milieu marin se produisent. Par la suite l'installation de la phase transgressive a pour conséquence de sélectionner les genres d'ammonites performants et de diminuer corrélativement la paléodiversité (on passe ainsi de 7 à 4, quelque soit la composition faunique). D'autre part lors de l'évolution des groupes on peut mettre en évidence l'acmé d'un genre d'ammonites. Certains peuvent évoluer de concert ou non. Les Peltoceratinae possède une expansion maximale très localisée en D6 (horizon à Piveteau). Dans les groupes accessoires les Distichoceratinae vont voir leur importance numérique augmenter jusqu'à l'horizon D2 (on passe ainsi de 0,5% à 4,6%, ce qui est considérable). Les Kosmoceratinae ont une évolution similaire. A l'inverse certains groupes sont quasi permanents comme les *Orionoides* qui fournissent la moitié de la faune suivis des Hecticoceratinae (environ un tiers de celle-ci). On peut ainsi différencier des groupes très évolutifs comme les Peltoceratinae et les Distichoceratinae (respectivement essentiels ou minoritaires) et des groupes stables permanents à évolution plus lente (Pseudoperisphinctinae (*Orionoides*) et Hecticoceratinae). Les spectres fauniques traduisent non seulement les variations du milieu marin mais aussi les phénomènes évolutifs ou migratoires (colonisation) chez les ammonites.

2) Dynamique des populations ammonitiques:

Nous exposerons brièvement la signification morpho-fonctionnelle des coquilles d'ammonites et ses rapports avec les spectres fauniques. Il est communément admis que la forme des coquilles (et de leur cloisons) est généralement en liaison avec leur mode de vie. On peut différencier quatre types principaux de coquilles (fig.3, schéma de Ward & Westermann, *in* Moore, 1957):

Fig. 4 Composition modale de la faune ammonitique par famille

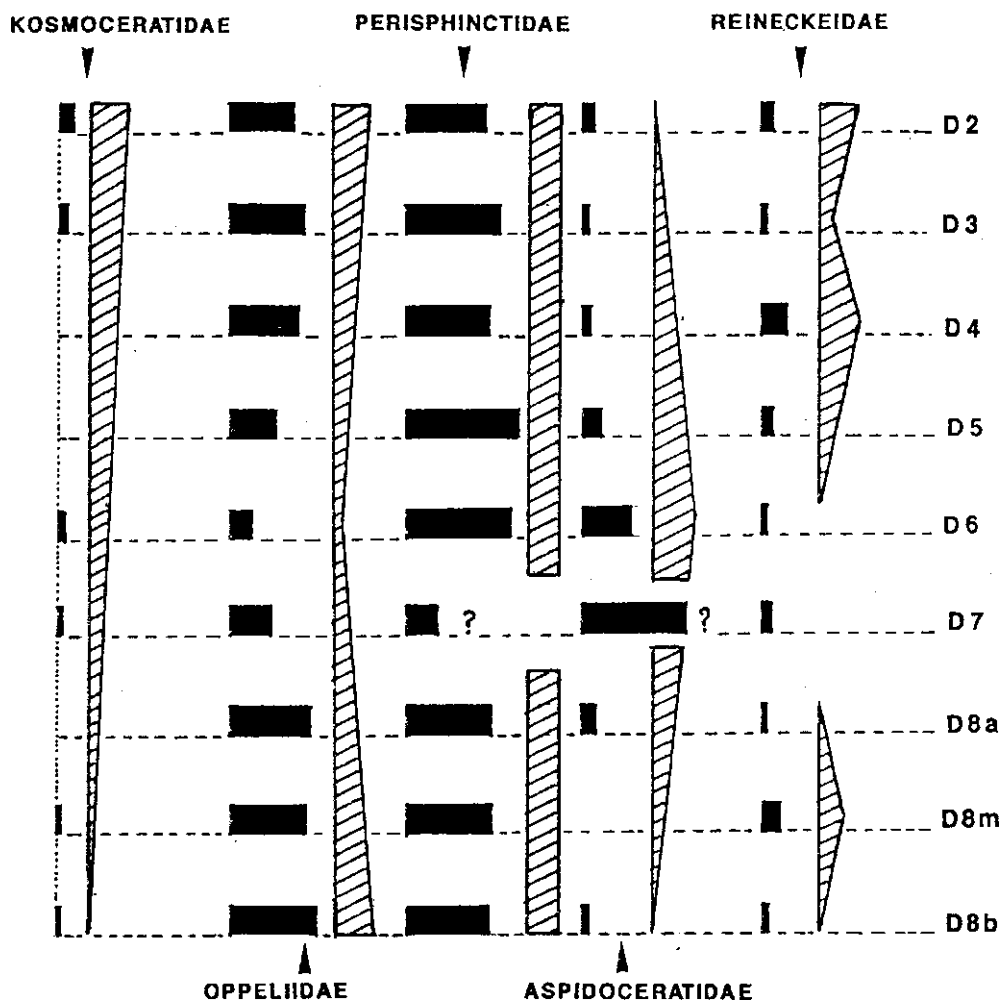
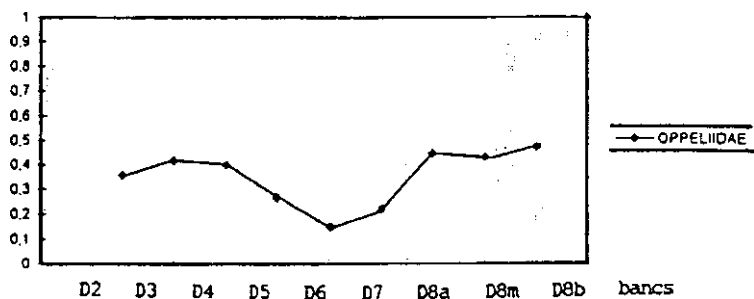


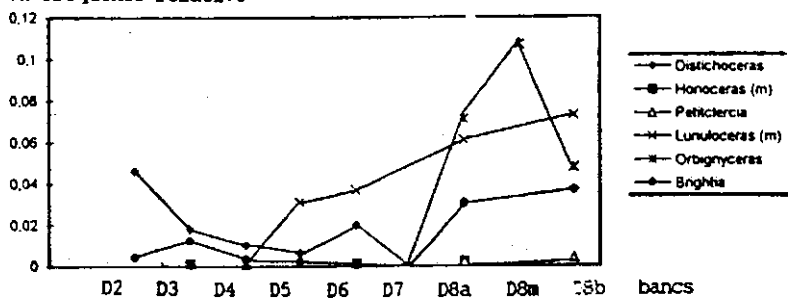
Fig. 5

Oppeliidae

en fréquence relative



en fréquence relative



en fréquence relative

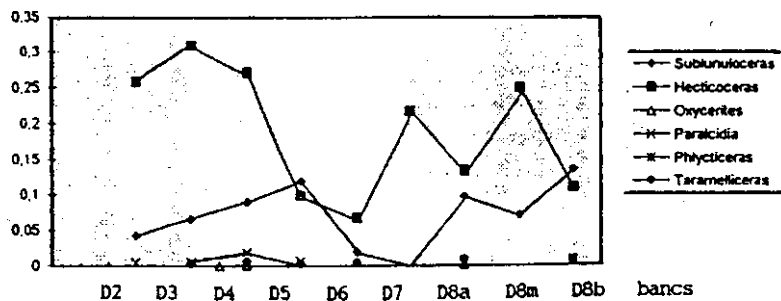
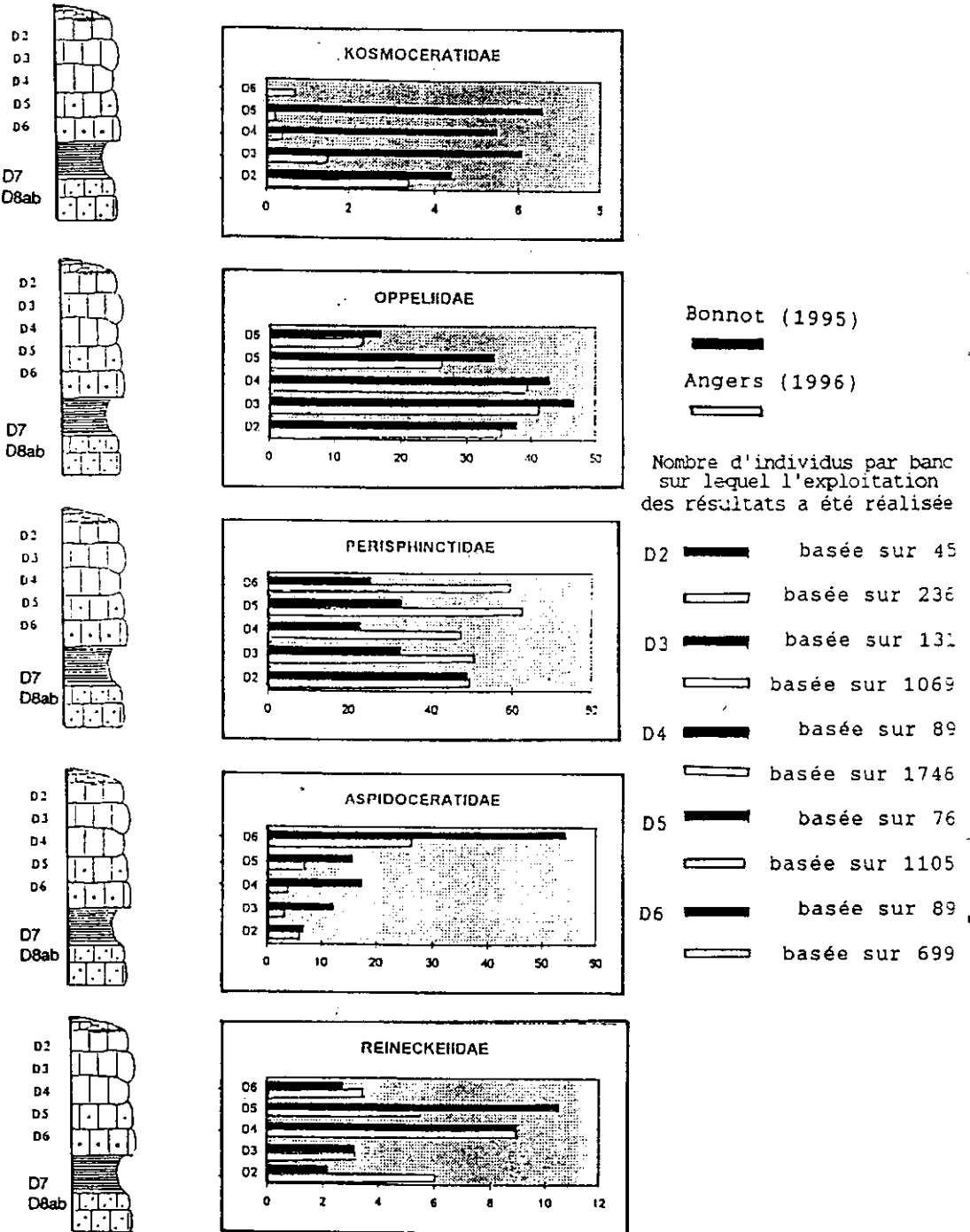


Fig. 6 : Fréquence générique relative chez les Oppeliidae



- (A) coquille sphaerocône à cloisonnement fort, forme necto-pélagique de profondeur élevée
- (B) coquille oxycône à cloisonnement fort, forme de talus ou de rampe de profondeur élevée à modérée
- (C) coquille serpenticône à cloisonnement fort ou modéré, forme necto-pélagique de surface
- (D) coquille platycône à cloisonnement faible, forme nectonique du domaine néritique à profondeur faible ou modérée (colonisant les plateformes par excellence)

Les ammonites étudiées à Montreuil-Bellay se répartissent ainsi:

Les Kosmoceratidae, Hecticoceratinae (pour partie), Distichoceratinae sont des formes platycônes (groupe D). Les Peltoceratinae, Reineckeidae et les Pseudoperisphinctinae (Orioinoides) sont des serpenticônes (ou bien des subserpenticônes, groupe C). Il y a présence de formes oxycônes et quasi absence de sphaerocônes. Le paléomilieu indiqué par la morphologie des coquilles rencontrées dans les taphocoenoses de Montreuil-Bellay correspond à une plateforme du domaine marin externe, subtidal avec une faible pente située près d'un talus ou du moins d'une zone plus profonde. Les serpenticônes (subserpenticônes) forment en effet plus des deux tiers en moyenne des assemblages fauniques.

3) Limites de validité des spectres fauniques:

Les spectres fauniques, si on reste au niveau de la famille/ sous-famille d'ammonites donnent rapidement une bonne idée des faunes ammonitiques et de leurs rapports avec le milieu.

Il serait cependant possible avec des assemblages numériquement importants de détailler à l'intérieur d'une famille ou d'une sous-famille les différents genres rencontrés dans les spectres fauniques . Une approche de ce genre a été tentée (fig 5). Elle demanderait un nombre élevé (plusieurs milliers de spécimens) pour mettre en évidence les groupes d'ammonites minoritaires; par exemple pour une dizaine d'individus qui représenteraient 1% de la faune globale il faudrait statistiquement pouvoir disposer d'un millier de spécimens récoltés. On conçoit facilement qu'il est difficile de mettre en évidence des groupes ultra minoritaires ou accidentellement présents.

4) Comparaison avec des études antérieures:

On peut comparer brièvement nos résultats avec deux études partielles qui portent sur les mêmes niveaux. Le spectre faunique de Cariou (1993) et celui de Bonnot (1995), chacune de ces études ayant leur spécificité. (Fig. 6).

Pour l'étude de Bonnot les résultats sont globalement comparables pour les Oppeliidae (Hecticoceratinae, Distichoceratinae), les Aspidoceratidae (Peltoceratinae) et, avec restriction, les Reineckeidae. Les différences essentielles concernent la grande famille des *Orioinoides* que nous trouvons beaucoup plus abondants dans les bancs D6 à D4 puis légèrement décroissants. D'autre part pour le genre *Kosmoceras* nous trouvons une croissance progressive de ces formes au fur et à mesure que la phase transgressive s'accélère depuis la sous-zone à

Trezeense jusqu'à la base de la zone à Lamberti, ce qui pourrait justifier un phénomène migratoire (ou une reprise de ce phénomène puisque la famille est connue depuis le Callovien moyen dans la région).

Les raisons de ce différences sont difficiles à expliquer; l'importance numérique entre les deux spectres fauniques proposés (quelques centaines de formes pour l'étude Bonnot et plusieurs milliers pour notre étude) doit être considérée en premier.

On a essayé de comparer en première approche les trois études sur le plan des familles d'ammonites en particulier pour certains bancs (D4 + D5 et D7 + D8a). Ceci permet de disposer d'un nombre plus grand d'individus. Les résultats consignés sur la figure 5 montrent bien la difficulté d'interpréter les différentes études. Dans les différents cartouches on se rend compte que l'importance du nombre d'individus récoltés doit être fondamentale pour lisser l'aspect aléatoire des découvertes. Ainsi on peut avoir sur le terrain, des "zones à *Peltoceras*", des "zones à *Distichoceras*" et à fortiori cela est encore plus valable pour les *Kosmoceras* qui sont numériquement les moins nombreux (genre boréal dans une faune à cachet téthysien bien marqué).

Conclusion:

Les fouilles paléontologiques entreprises depuis plusieurs années dans le cadre de l'Université d'Angers, permettent de préciser la composition globale des faunes d'ammonites du Callovien supérieur. Les résultats concernent l'évolution des groupes d'ammonites et la dynamique des populations. Il est particulièrement intéressant de mettre en valeur, pour le secteur de Montreuil-Bellay, l'arrivée de groupes d'ammonites très minoritaires soit du domaine boréal comme les Kosmoceratidae ou du domaine téthysien comme les Phylloceratidae, les Lytoceratidae ou les *Pachyerymoceras*. La région de Montreuil-Bellay, outre sa richesse déjà reconnue en fossiles présente un intérêt incontestable, celui d'être au carrefour de deux domaines paléogéographiques distincts.

Bibliographie:

- BALOGÉ, P.A. & CARIOU 1993 Origine, phylogénèse et biostratigraphie Distichoceratinae (Ammonitina) du Callovien. Paléovox, 2, pp.59-60
- BONNOT, A. 1995 Les Aspidoceratinae d (Ammonitina) en Europe occidentale. au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. Thèse Doc. Univ. Bourgogne, 413pp.
- CARIOU, E. 1969 Caractères de la faune et subdivisions du Callovien supérieur en Poitou (France), Ann.Inst.Geol.Pub. Hungarici, IV, 2, 451-463.
- CARIOU, E. 1980 L'étage Callovien dans le Centre-Ouest de la France. Fsc.1 Stratigraphie, Paléogéographie. Fsc.2-3 Les Reineckeidae, Systématique, dimorphisme et évolution. Thèse Doc.Univ. Poitiers, n°325, 828pp., 276 fig., 71pl.
- COUFFON, O. 1919 Le Callovien du Chalet, commune de Montreuil-Bellay (Maine et Loire) 97pp., 18pl., Grassin Ed., Angers.
- COUFFON, O. 1934 Le Callovien et l'Oxfordien en Maine et Loire. Bull.Soc.Et.Sci. Angers, LXIII, 30pp. Éditions de l'Ouest, Angers.
- HANTZPERGUE, P. 1991, Biogéographie des Ammonites et variations du niveau marin: apport de la stratigraphie séquentielle dans l'analyse des peuplements du Kimméridgien nord-aquitain. Géobios, 2, 4, . 59-64
- MARCHAND, D. 1984 Ammonites et paléoenvironnements: une nouvelle approche. Géobios M.S. 8, 101-107
- MOORE, R.C. 1957 Treatise of Invertebrate Paleontology, Prt. L, Mollusca, 4, Cephalopoda. Geol.Soc. of America, Univ. Kansas Press, Moore R.C Ed.