N° d' ordre:

THESE

pour l'obtention du Grade de
Docteur de l' **Université de Poitiers**
Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées
Diplôme national - Arrêté du 30 Mars 1992

Spécialité: **PALEONTOLOGIE**

présentée par **Pierre-Alain BALOGE**

BIOCHRONOLOGIE ET DYNAMIQUE EVOLUTIVE DES DISTICHOCERATINAE, (AMMONITINA, CALLOVIEN)

Soutenue à Poitiers, le 3 Décembre 1999

Jury:

Professeur **Louis de BONIS**	Université de POITIERS	Président
Professeur **Fabrizio CECCA**	Université de PROVENCE	Rapporteur
Professeur **Jacques THIERRY**	Université de BOURGOGNE	Rapporteur
Professeur honoraire **Elie CARIOU**	Université de POITIERS	Directeur de Thèse
Professeur honoraire **John H. CALLOMON**	University College LONDON	Examinateur
Professeur **Jean-Pierre DEBENAY**	Université d' ANGERS	Examinateur

AVANT-PROPOS

Le présent travail doit sa spécificité non pas seulement au sujet traité, l'étude paléontologique d'un groupe d'ammonites à effectif réduit , mais encore au long cheminement nécessaire à son accomplissement. Cela me permettra d'évoquer, dans une brève digression, les aides diverses et de toute nature qui ont facilité sa réalisation. Soutenir une thèse de Paléontologie sur les Ammonites longtemps après avoir passé une première thèse sur les Foraminifères, paraîtra surprenant. On m'objectera que dans les deux cas il s'agit d'une même démarche de naturaliste, de paléontologiste, enfin de biostratigraphe du Jurassique; cette démarche s'est avérée fructueuse puisque j'ai pu juger des différences et de l'intérêt respectif des groupes précités, ne serait-ce que pour la conception de l'espèce!

Un long séjour de dix sept ans en Coopération (Algérie, Madagascar) m'a apporté une connaissance plus vaste que celle acquise lors de mes seuls sujets de thèse; c'est pourquoi, en dépit de nombreux préjugés, je voudrais faire ressortir ici l'aspect positif de cette dernière sur l'ensemble de mon activité scientifique.

Mes plus vifs remerciements vont à mon directeur de thèse, le Professeur CARIOU qui m'a accueilli au Laboratoire de Poitiers. Il a su me faire partager le goût de la Paléontologie des Ammonoidés, de la Biostratigraphie et me montrer les potentialités du groupe sur le plan de la Biogéographie. Enfin il a su également me convaincre que je possédais un matériel de valeur, accumulé depuis plusieurs dizaines d'années, au cours de mes séjours en métropole. Lors de conversations animées, j'ai toujours trouvé chez lui, clarté dans l'exposé et rigueur dans l'approche des problèmes; j'y ajouterais aussi beaucoup de compréhension pour une carrière atypique. Je puis l'assurer de toute ma reconnaissance.

M. le Professeur de BONIS a accepté de faire partie de mon jury; je l'en remercie ainsi que pour l'aide qu'il m'a apporté dans l'analyse cladistique et pour diverses discussions intéressantes sur ce sujet.

Mes rapporteurs, MM. les professeurs CECCA et THIERRY, ammonitologues de notoriété internationale, ont bien voulu participer à mon jury. J'ai pu profiter utilement de leurs remarques et de leur expérience ; je les en remercie très vivement.

Monsieur le Professeur CALLOMON, a bien voulu faire un déplacement de Londres pour participer à mon jury de thèse; j'ai bénéficié de sa part de remarques fort utiles et judicieuses. Lors de quelques courses géologiques communes sur le site de Montreuil-Bellay et dans le nord du bassin d'Aquitaine, j'ai apprécié sa rigueur et sa connaissance approfondie des ammonites; je le remercie sincèrement.

Monsieur le Professeur DEBENAY, directeur du Département de Géologie de mon université de rattachement a accepté de faire partie de ce jury ; il m'a donné la possibilité de progresser dans l'avancement de cette thèse par une répartition avantageuse de mon temps d'enseignement et, de ce fait, en a facilité l'achèvement. Je l'en remercie vivement.

J'ai été accueilli aimablement par M. le Professeur BRUNET, directeur du laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie Humaine de l'Université de Poitiers.

En Algérie j'ai fait connaissance de M. le Professeur ELMI et de collègues lyonnais; je les remercie de m'avoir toujours encouragé à poursuivre ma recherche sur les assises jurassiques dans mes différentes affectations.

A Madagascar, j'évoquerais le souvenir de feu le Dr. RATSIMBA, ainsi que le professeur RAHANDRA, présidents de l'Ecole d'Enseignement Supérieur Polytechnique qui, par leur compréhension de ma recherche scientifique aussi bien en France qu'à Madagascar, m'ont permis de nombreux séjours métropolitains, sans lesquels mes collectes d'ammonites dans le Poitou n'auraient pu avoir lieu. Je leur dois beaucoup dans un contexte de travail malgache semé d'embûches.

Lors de mon retour en France, une période nouvelle commençait par mon affectation à Angers. Cela me permettait d'étendre, vers le Nord, les connaissances que j'avais acquises dans ma première thèse sur le Jurassique du Poitou. Je dois à mon confrère, M. BROSSE, Président de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Anjou, de m'avoir fait apprécier, lors de nombreuses courses communes, un jurassique angevin fort méconnu et pourtant très intéressant; je le remercie très chaleureusement.

Grâçe à divers collègues angevins, j'ai bénéficié au laboratoire, d'une ambiance conviviale avec discussions fructueuses et encouragements nombreux lors de la phase finale de rédaction. Merçi à vous MM. ANDRE, BARRAT et BUFFARD pour votre aide morale. Je ne saurais oublier les autres collègues angevins qui, à un moment ou un autre, m'ont apporté une aide.

Des collègues dijonnais rencontrés, MM. MARCHAND, BONNOT et COURVILLE, j'ai apprécié leurs sens du contact et leurs encouragements à persévérer dans la rédaction de ce travail. Diverses courses effectuées ensemble seront certainement le prélude à une collaboration future et à des travaux communs.

Au cours d'une visite au Staatliches Museum fur Naturkunde de Stuttgart, j'ai pu avoir accès aux riches collections de Distichoceratinae de Souabe-Franconie; j'ai aussi apprécié l'aide et la courtoisie des Drs. DIETL et SCHWEIGERT avec lesquels j'ai eu de fructueuses discussions. Merci aussi à M. ILK, amateur éclairé, pour le prêt du matériel de Normandie.

Je dois être reconnaissant à de nombreux amateurs qui ont participé, par le prêt de matériel ou par leurs dons, à la réalisation de ce travail; merci à MM. CHARREAU et QUEREILHAC ainsi qu'à d'autres qui m'ont aidé, de près ou de loin, dans ce domaine. Mes remerciements s'adressent aussi à MM. BALUSSEAU et BIZIEN qui m'ont confié d'excellents spécimens de Distichoceratinae.

A diverses occasions j'ai rencontré le meilleur accueil auprès de Monsieur le Député-maire de Montreuil-Bellay et de son équipe municipale que je remercie vivement.

Au laboratoire de Poitiers j'ai rencontré divers collègues que je remercie de leur accueil. Sur le plan technique, M. MOUCHELIN m'a effectué de nombreux et d'excellents moulages d'Ammonoidés et Mme. BELLEFET mes planches photos; je dois faire mention particulière aux excellents dessins ou maquettes de Mlle. RIFFAULT que j'ai sollicitée souvent en fin de thèse.

Enfin une mention particulière doit être faite pour ma famille: Brigitte, Anne-Sophie et Michel se reconnaîtront. Je leur dois un soutien moral constant, généreusement donné depuis de nombreuses années, qui m'a permis de trouver la motivation nécessaire pour aller de l'avant dans un travail effectué dans des conditions parfois contraignantes.

Chapitre I RESUME

Une riche faune d'ammonites du Callovien supérieur provenant de l' Ouest de la France (Anjou et Poitou), collectée *in situ* , a fourni de nombreux exemplaires de Distichoceratinae qui ont permis une restructuration complète de la sous-famille. La présente étude traite de la systématique et de la dynamique évolutive d'une population à effectif réduit, (1-5% des populations successives); vingt et une morphoespèces définies selon une conception populationnelle ont été détaillées: sept sont nouvelles. Des sous-espèces chronologiques ont été distinguées pour deux lignées spécifiques à évolution graduelle: onze ont été décrites dont six nouvelles. L'étude phylétique des Distichoceratinae conduit à distinguer seulement deux sous-genres *Distichoceras s.s.* et *Geminites nov. subgen.*. La classification purement typologique et largement artificielle (Moore, 1957) est abandonnée. Le schéma phylétique montre nettement l'origine monophylétique de la sous-famille et plusieurs phases de réorganisation importante; une fois individualisées, les morphoespèces évoluent plus ou moins graduellement. La distribution stratigraphique des *Distichoceras s.l.* est établie; les espèces pourraient être raisonnablement utilisées comme biomarqueurs dans le cadre d'une zonation parallèle pour le Callovien moyen et le Callovien supérieur de l'Europe occidentale. L'apparition de la sous-famille est beaucoup plus précoce que précédemment supposé, (sommet du Callovien moyen) ; elle se produit dès la limite Callovien inférieur-moyen . *Distichoceras* s.s. apparait à la base de la zone à Coronatum et n'est plus cantonné au Callovien supérieur comme communément admis. Leur disparition au sommet du Callovien supérieur s'effectue très rapidement. Les Distichoceratinae montrent une grande extension paléogéographique au cours du temps. D'abord confinés, semble-t-il, au domaine téthysien (province subméditerranéenne) durant le Callovien moyen, ils atteignent une répartition semi-cosmopolite avec l'espèce *bicostatum* au cours Callovien supérieur (de la province andine du domaine pacifique jusqu'aux provinces indo-malgache et himalayenne *i.e.* à travers toute la Téthys) .

Mots clés: Ammonites, Distichoceratinae, Callovien, Centre-Ouest France, Origine, Evolution

ABSTRACT

A wealthy ammonitic fauna of Upper Callovian age, from Western France (Anjou and Poitou), collected *in situ* , gave many Distichoceratinae specimens that allowed to improve the Subfamily knowledge. The present study deals with Systematics and Evolutionary Dynamics of an ammonitic below strength population (1-5% of the whole population). Among the studied fauna, twenty one Distichoceratinae species defined according to a conception including the complete ammonitic populations, have been detailed: seven of them are new. Chronological subspecies have been distinguished for both specific lineages with low evolution rate; eleven are described and six are new. Distichoceratinae phylogeny led to individualize only two subgenera: *Distichoceras s.s.* and *Geminites nov. subgen.*. The typological and mainly artificial classification of Moore, (1957) is abandoned. The phyletic scheme displays undoubtedly the Subfamily monophyletic origin and several restructuring

stages. After an indivadualization stage the different species are gradually evolving; in addition an major restructuring stage can be noticed at the Lower/Middle Callovian boundary. Stratigraphical distribution of the Distichoceratinae is established; several species could be usefully used as biomarkers for Middle and Upper Callovian within a parallel stratigraphical scale for Western Europe. The Subfamily originates at the Lower/Middle Callovian boundary instead of Late Middle Callovian as it was precedently supposed. *Distichoceras s.s.* is appearing in the Early Coronatum Zone, and not only in Upper Callovian *s.l.* referring to the authors. A sudden extinction of the Distichoceratinae is recorded at the Late Upper Callovian (Lamberti Subzone). The Distichoceratinae display a widest paleogeographical extent during the time. Initially restricted to the Submediterranean Province (Tethysian Realm) during the Middle Callovian, their representatives will be reaching a worldwide extent in the Upper Callovian from the Andean Province (Pacific Realm) to the Indo-malagasy and Himalayan Provinces (*i.e.* the whole Tethys).

Key words: Ammonites, Distichoceratinae, Callovian, Mid-Western France, Origin, Evolution

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 1

I RESUME (ABSTRACT) 3

I SOMMAIRE 5

II INTRODUCTION
- 1- But et objet de l'étude 6
- 2- Historique critique et classification 8
- 3- Matériel (origine et spécificité) 13
- 4- Méthodes d' études 19
- 5- Biozonation 35

III STRATIGRAPHIE GENERALE
- 1- Cadre général des gisements calloviens du Centre-ouest de la France 42
- 2- Coupes géologiques 50

IV ETUDE PALEONTOLOGIQUE
- 1- Systématique 88
  - - *Geminites* 89
  - - *Distichoceras* gr. I (*D. pasdejeuensis*) 106
  - - *Distichoceras* gr. II (*D. complanatoides* et *bicostatum*) 128
  - - *Distichoceras* gr. III (*D. zeissi* et *theobaldi*) 163
- 2- Evolution des sections 191
- 3- Evolution des sutures 193
- 4- La gémination 199

V DYNAMIQUE EVOLUTIVE.
- 1- L'ontogénèse chez les Distichoceratinae 205
- 2- La phylogénèse chez les Distichoceratinae 220

VI BIOSTRATIGRAPHIE des DISTICHOCERATINAE 250

VII PALEOBIOGEOGRAPHIE ET PALEOENVIRONNEMENT DU CALLOVIEN DE L'EUROPE DE L'OUEST
- 1- Situation paléogéographique générale 257
- 2- Fluctuations des peuplements au cours du temps 258
- 3- Signification des populations à effectifs réduits 272
- 4- Répartition paléobiogéographique des Distichoceratinae 275
- 5- Approche morphofonctionnelle 283

VIII CONCLUSIONS GENERALES 301

IX BIBLIOGRAPHIE 303

X ANNEXES
- 1- Liste des figures 319
- 2- Liste des tableaux 323

XI ILLUSTRATION (PLANCHES)

Chapitre II INTRODUCTION

II-1 OBJET DE L' ETUDE

La connaissance des faunes d'ammonites dans les assises jurassiques (Toarcien à Kimméridgien) de l'Ouest de la France (particulièrement dans le Centre-Ouest) est actuellement bien avancée à la suite de travaux récents (Gabilly, 1976, Cariou, 1980 et Hantzpergue, 1987). Une synthèse biostratigraphique a été effectuée récemment lors du Colloque international du Jurassique de Poitiers (1991) suivi de la Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen (1997). Les séries de l' Anjou quoique un peu moins connues sur le plan biostratigraphique (Baloge, 1992) sont tout à fait comparables aux précédentes. Elles prolongent vers le Nord-Ouest l'environnement sédimentaire et les grandes structures du seuil du Poitou. Le site fossilifère de Montreuil-Bellay, situé entre les deux régions (fig. 1-2 et 3) est connu par sa richesse remarquable en ammonites du Callovien supérieur depuis les travaux de Gérard & Contaut, (1936) et demeure une excellente référence biostratigraphique pour l'Europe de l'Ouest. Un inventaire détaillé de la faune a déjà été donné (Cariou, 1969): il est actuellement entièrement repris dans le cadre de fouilles paléontologiques effectuées depuis plusieurs années par l'Université d' Angers et dans le cadre de ce travail. Les paléontologistes ont généralement privilégié l'étude biostratigraphique des grands groupes d'ammonites; les études phylétiques sont moins nombreuses (Cariou, 1980; Marchand, 1986; Mangold, 1970 et Tintant, 1963). Peu d'études ont été consacrées aux Oppeliidae (Elmi, 1967) et en particulier aux populations ammonitiques accessoires.

Les assises du Callovien du Centre-Ouest de la France ont fourni un nombre considérable d'ammonites de la province subméditerranéenne (Cariou *et al.* , 1985) parmi lesquelles les Reineckeiinae, les Pseudoperisphinctinae, les Aspidoceratidae et les Oppeliidae sont les éléments dominants. Il existe toutefois des populations accessoires toujours présentes (1 à 5% des effectifs) mais d'un grand intérêt: les Kosmoceratinae d'origine subboréale, (Tintant, 1963; Callomon, 1989) et les Distichoceratinae d'origine téthysienne. Cette dernière sous-famille correspond à une population à effectif réduit mais suffisamment représentée pour permettre une révision paléontologique et une restructuration complète sur le plan phylétique. Les Distichoceratinae montrent en plus une répartition paléobiogéographique semi-cosmopolite (principalement dans le domaine téthysien) .

Les représentants de la sous-famille des Distichoceratinae sont présents depuis le sommet du Callovien inférieur (zone à Gracilis) jusqu'au Callovien supérieur (zone à Lamberti). Les objectifs sont de déterminer l'âge de l'émergence des Distichoceratinae et d'en préciser les modalités d'évolution par une étude paléontologique la plus globale possible à partir des données déjà acquises et par celles fournies par un matériel inédit récolté depuis plusieurs années. Des études comparatives biométriques seront également effectuées pour l'espèce semi-cosmopolite *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) avec du matériel allemand de Souabe-Franconie ou d'autres régions (Bourgogne, Normandie et Dijonnais). Parmi les formes morphologiquement et phylétiquement proches du groupe étudié on note que le Callovien du Centre-Ouest de la France renferme de nombreux Hecticoceratinae (jusqu'à 30% de l'effectif étudié). Les Distichoceratinae ne deviennent plus fréquents qu'au Callovien supérieur (zone à Athleta). L'important

matériel recueilli depuis une quinzaine d'années (plusieurs centaines d'individus) autorise une étude du groupe, ce qui n'aurait pas été possible avec leur représentation dans les divers gisements (1-5% des taphocoenoses rencontrées). Ce chiffre correspond environ à l'abondance relative de la sous-famille dans les spectres fauniques du Callovien supérieur. On peut ainsi mieux situer les Distichoceratinae dans les assemblages fauniques. L'ontogénèse d'un groupe si confidentiel était nécessairement mal connue. Malgré le peu d'individus complets ou suffisamment complets pour ce type d'étude, nous possédons néanmoins des données suffisantes. La plupart des figurations de Distichoceratinae utilisables à ce jour dans la littérature paléontologique ne représentent le plus souvent que des phragmocônes voire des fragments de phragmocônes. L'ontogénèse est mieux connue chez *Distichoceras* gr. *bicostatum* et *Horioceras* (forme correspondante microconque) à la suite des travaux de Palframan (1967); mais la distinction des dimorphes conspécifiques des autres espèces de la sous-famille reste encore mal connue.

L'intérêt d'une étude sur les Distichoceratinae est donc double: d'une part reconstituer les modalités évolutives d'une sous-famille, d'autre part montrer leur utilisation potentielle comme biomarqueurs sur le plan biostratigraphique (échelles parallèles) ou environnemental. Ce type d'études permet aussi d'apprécier les apports des groupes minoritaires par rapport aux grandes familles d'ammonites.

II-2 HISTORIQUE CRITIQUE ET CLASSIFICATION

II / 2 / 1 HISTORIQUE:

Les Distichoceratinae sont connus depuis très longtemps, l'espèce-type de la sous-famille (*Am. bicostatus*) ayant été décrite du Callovien supérieur de Souabe-Franconie (Allemagne du Sud) par Stahl en 1824 . Zieten (1830) créé, à partir d'un matériel de la même région, l'espèce *Am. bipartitus* qui est un synomyme plus récent de la même espèce mais dont la figuration, nettement meilleure que celle de Stahl, sera souvent préférée par les auteurs tant anciens que récents. Quenstedt (1849) figure la sous-espèce *D. bicostatum nodulosum* sous l'appellation *Am. bipartitus* et décrit une forme nouvelle microconque, *Am. bidentatus* . Entre temps d'Orbigny, (1843-1851) a déjà figuré dans son traité de Paléontologie un microconque, *A m. baugieri* en provenance, entre autres régions, du Centre-Ouest de la France et redonne une figuration d'*Am. bipartitus* . Quelques précisions supplémentaires sur ce matériel seront données par la suite dans la Révision critique de la Paléontologie française (Fischer *et al.* , 1994). Quenstedt, (1885-1887) ajoutera *Am. complanatoides* aux espèces figurées en 1849 et créera la sous-espèce *Am. bipartitus nodulosus* . En 1892 Munier-Chalmas créé les genres *Distichoceras* et *Horioceras* qui sont classés dans les Oppeliidae (Douvillé, 1890). Ces deux derniers genres seront utilisés par cet auteur comme exemples du dimorphisme sexuel chez les ammonites.

En 1897, Parona & Bonarelli décrivent une espèce particulièrement intéressante *Distichoceras zieteni* qui fait sans doute partie de formes de grande taille à bord ombilical très différencié. Si la figuration reste satisfaisante, la description de cette forme probablement juvénile ne permet pas d'établir avec certitude, les rapports et différences avec des formes complètes de grande taille appartenant aux espèces *D. pasdejeuensis* (Gérard & Contaut,1936) ou *D. albus* Baloge & Cariou, (sous presse). Hyatt, (1900), regroupe les *Distichoceras* et les *Horioceras* en une sous-famille d'Oppeliidae, les Distichoceratinae. Tsytovitch, (1911) signale dans le Callovien moyen du Jura *Hecticoceras bipartitum in* Quenst. *non* Ziet., forme géminée qui appartient aux Distichoceratinae et qui constitue la lignée-souche de la sous-famille. R. Douvillé, (1914) donne de bonnes figurations d'échantillons normands d'*Oppelia* (*Distichoceras*) *bipartita* et d'*Oppelia* (*Horioceras*) *baugieri* ; la sous-famille des Distichoceratinae n'est pas utilisée, d'autant que l'auteur, (*op.cit.* p. 24) trouve, de manière erronée, des similitudes avec la ligne cloisonnaire des *Oppelia s.s.*.

Plus tard, Spath restructure la sous-famille sous le nom de Bonarelliinae (1928) en y incluant divers genres d' Hecticoceratinae, (*Sindeites*, puis *Subbonarellia* et *Chanasia*). Il ressort que cette conception de la sous-famille n'est pas du tout homogène et demeure artificielle; elle regroupe des Hecticoceratinae à forte costulation ventrale rétroverse, de taille petite à moyenne et des formes à côtes externes géminées qui forment une entité morphologique (et *a fortiori* phylétique) bien individualisée. Ce caractère discriminant n'étant pas pris en compte et, en raison de la rareté relative des échantillons dans les populations ammonitiques du Callovien en général, la sous-famille est restée méconnue et peu utilisée en biostratigraphie. Des classifications artificielles concernant les *Distichoceras s.l.* ont perduré par la suite, (Arkell & *al. in* Moore, 1957). Dans l'étude de Lemoine (1932) sur les Hecticoceratinae du Jura méridional, les genres *Distichoceras* et *Horioceras* formeraient effectivement un seul genre. Curieusement le genre *Horioceras* qui porte pourtant le moins de caractères diagnosiques est choisi (*op.cit.*, p.488) comme génotype de la sous-famille malgré la priorité nomenclaturale du genre *Distichoceras* . Dans cet ouvrage *Horioceras* serait une forme dégénérée (? sutures simplifiées) dérivant d'*Hecticoceras* tuberculés (*id.* p.511). Plus intéressant est la distribution du genre *Horioceras*, car Lemoine indique qu'il a rencontré le

genre depuis " le milieu de la zone à *R. anceps* jusqu'à la partie haute de la zone à *P. athleta* " ce qui confirme l'extension stratigraphique du couple *Distichoceras / Horioceras* au Callovien moyen en conformité avec nos propres observations.

Gérard et Contaut (1936) dans leur étude fondamentale sur la zone à *Peltoceras athleta* du Centre-Ouest de la France utilisent la classification de Spath de 1928 avec la sous-famille des Bonarellinae (= famille des Bonarellidae, Spath (1925)). Les deux genres cités *Bonarellia* Cossmann, 1898 (préféré à *Distichoceras* Munier-Chalmas, 1892 malgré le critère de priorité) et *Subbonarellia* Spath, 1928 ne peuvent être valablement utilisés car ils ne correspondent, dans la conception de ces auteurs, qu'à des stades différents de croissance. Diverses espèces nouvelles (*peneaui*, *intermedia*) ne représentent en fait que la seule espèce *Distichoceras complanatoides* Quenstedt. Par contre une espèce particulièrement intéressante en biostratigraphie *Bonarellia pasdejeuensis* de la sous-zone à Trezeense est décrite. Ce travail a le mérite de faire connaître la très grande richesse en Distichoceratinae du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay (Maine et Loire) et du Nord des Deux-Sèvres. Jeannet, (1951) a trouvé dans la riche faune ammonitique du Callovien supérieur de Herznach (Suisse) d'assez nombreux Distichoceratinae; la classification adoptée est celle de Spath. Les formes rencontrées sont classiques: *Bonarellia bicostata*, *Bonarellia nodulosa* et des espèces nouvelles de *Subbonarellia* (*S. freii* et *S. knechti*) qui entrent probablement dans la variabilité intraspécifique de l'espèce *Distichoceras bicostatum* (Stahl). Le genre dimorphique *Horioceras* est également mentionné.

Dans l'ouvrage de référence sur les Ammonoidea de Moore (1957), la sous-famille des Distichoceratinae est de nouveau admise et considérée comme dérivée des Hecticoceratinae (Arkell *et al.*, *op. cit.*). Les critères discriminants sont l'allure aplatie et le renforcement distal de la costulation externe le plus souvent en clavi. Il s'agit d'une classification purement typologique qui regroupe artificiellement des formes appartenant à des sous-familles voire à des familles différentes. Ainsi y sont inclus les genres *Styracoceras* (Hyatt, 1903) et *Concavites* (Jeannet, 1951) qui restent des formes d'affinités incertaines; de même *Petitclercia* (Rollier, 1909) qui est un Oppeliinae. Les genres *Sindeites* (Spath, 1925), *Subbonarellia* (Spath, 1928) et *Chanasia* (Rollier, 1922), formes non géminées, sont également regroupées dans la sous-famille. Zeiss, (1956, 1959) replace *Chanasia* dans les Hecticoceratinae. En 1959 ce dernier auteur créé un *nomen novum*, *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *janus*, pour la forme *Hecticoceras bipartitum* Quenst. *in* Tsytovitch (1911). Elmi, (1967) traite de la systématique des Oppeliidae du Callovien inférieur et moyen de l' Ardèche. Il propose une classification des Hecticoceratinae plus globale (moins restrictive que celle de Spath) tenant compte à la fois de la morphologie, de la phylogénèse et de la stratigraphie. Le dimorphisme sexuel qui est très différencié dans la sous-famille est largement abordé. Un sous-genre nouveau, *Bonarellites* est créé par l'auteur pour des Hecticoceratinae à costulation externe renforcée par des " tubercules périmarginaux claviformes". *Chanasia* y est également considéré comme un sous-genre d' *Hecticoceras*.

Palframan, (1967) étudie le dimorphisme chez *Distichoceras bicostatum* et *Horioceras baugieri* sur la base d'échantillons de petite taille, réduits le plus souvent à des phragmocônes. L'ontogénèse de ces formes conduit l'auteur à envisager une identité spécifique complète entre les deux, attribuable à un dimorphisme sexuel déjà reconnu chez ces deux espèces. La position systématique proposée est la suivante: *Distichoceras bicostatum* (Stahl), forme (M) et *Distichoceras bicostatum* (Stahl), forme (m) ; cette dernière forme microconque correspond à *Horioceras baugieri* (d'Orb.). A la suite de nos travaux (Baloge & Cariou, 1997) nous avons montré que la morphologie "*baugieri*" est déjà réalisée dès le sommet du Callovien inférieur ce qui rend nécessaire de garder le genre *Horioceras* Munier-Chalmas, 1892. De manière plus générale chez les *Horioceras* la différenciation morphologique au cours du temps est faible de sorte qu'il est difficile d'établir des couples dimorphes avec les macroconques d'âges bien différents à

travers le Callovien moyen et supérieur.

Plus récemment, divers auteurs ont souvent utilisé la classification d' Arkell *et. al.* (1957) soit pour la création d'espèces nouvelles (Théobald, 1968), soit pour une citation de *Distichoceras* ou d' *Horioceras* dans une série locale (*cf.* bibliographie: l'espèce *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) est généralement moins citée que le synonyme plus récent *D. bipartitum* de Zieten . En outre Bourquin & Contini, (1973) ont classé, de manière erronée, le genre *Bonarellites* Elmi, 1967 dans les Distichoceratinae. Le genre *Bonarellites* est compris dans une acceptation trop large puisque ces auteurs y regroupent à la fois divers *Distichoceras s.s.* à côtes externes géminées (*D. zeissi* , *D. pasdejeuensis* et *D. theobaldi*) et les espèces de *Bonarellites* citées par Elmi. Les caractères pris en compte sont le développement des clavi latéro-ventraux et, de façon plus générale, une certaine convergence morphologique. L'argument phylétique d'une dérive des *Distichoceras* à partir des *Bonarellites* , (*op.cit.*, p. 140) ne semble pas convaincant principalement par le fait que *Bonarellites* n'est pas une forme géminée et qu'il existe des espèces de *Distichoceras s.s.* , au moins dès le milieu la zone à Coronatum, en tous cas antérieures aux espèces de *Bonarellites* qu'ils décrivent. Bourquin & Contini mentionnent toutefois la présence de côtes externes géminées chez une *Chanasia michalskii* Lew. ce qui pourrait éventuellement correspondre à un représentant du nouveau sous-genre *Geminites* Baloge & Cariou, 1997.

Les schémas de Zeiss, (1956, 1959) et d' Elmi, (1967) où le genre *Chanasia* est inclus dans la sous-famille des Hecticoceratinae et ceux où la sous-famille des Distichoceratinae est limitée au couple *Distichoceras s.s./ Horioceras* (à l'exception peut-être du genre *Subbonarellia*), sont les seuls retenus dans notre travail. Une origine des Distichoceratinae à partir des Hecticoceratinae n'est guère discutée depuis Arkell (1957). Par ailleurs la classification des Hecticoceratinae serait à reprendre globalement car il est possible de mettre en évidence un certain nombre apparemment réduit de lignées représentées par un trop grand nombre d'espèces qui ont des liens phylétiques bien précis. Une meilleure connaissance des niveaux stratigraphiques des différentes espèces est indispensable. Cette approche éviterait en particulier des conceptions soit trop restrictives du genre *Hecticoceras* ou bien une pulvérisation des genres ou bien des sous-genres.

La collecte des représentants d' *Horioceras* dans le secteur d'étude a montré leur relative rareté aussi bien dans nos propres récoltes que dans les collections régionales. Ce manque de matériel n'a pas permis de reconnaître morphologiquement les couples dimorphes au niveau spécifique. Les microconques seront donc artificiellement groupés dans le genre typologique *Horioceras* .

Telle qu'elle est présentée dans notre travail la structure de la sous-famille des Distichoceratinae est la suivante:

Ordre Ammonoidea Zittel, 1884

Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889

Super-famille Haploceratacea Zittel, 1884

Famille Oppeliidae Douvillé, 1890

Sous-famille Distichoceratinae Hyatt, 1900

Genre (M) *Distichoceras s.l.* Munier-Chalmas, 1892

Sous-genre *Geminites* Baloge & Cariou, 1997

Espèce-type *Geminites janus janus* (Zeiss, 1959)

Sous-genre *Distichoceras s.s.* (Munier-Chalmas, 1892)

Espèce-type *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824)

Genre (m) *Horioceras* Munier-Chalmas, 1892

Espèce-type *Horioceras baugieri* (d' Orbigny, 1843-1851)

II/2/2 Les Distichoceratinae de la " zone à Lamberti " dans le Centre-Ouest de la France

Historiquement un certain nombre de Distichoceratinae ont été cités dans notre secteur d'étude par les auteurs anciens. Cependant l'attribution stratigraphique doit être considérée comme peu précise comparativement aux travaux actuels, notamment au niveau de la sous-zone et de l'horizon. D'Orbigny (1842-1851) est le premier auteur à mentionner la présence de Distichoceratinae dans le Centre-Ouest de la France: il décrit, (*ibid.* p. 445), dans son prodrome " *Ammonites bipartitus* " (= *D. bicostatum* (Stahl, 1824)) en provenance de Oiron, Pas-de-Jeu et de la région de Niort. Il s'y ajoute également un exemplaire provenant de Montreuil-Bellay (Révision critique de la Paléontologie Française, 1994, p.145) qui ne peut provenir, à notre connaissance, que des carrières, actuellement comblées, du Chalet près du chateau de la Salle ou bien des anciens Moulins à vent de l'embranchement de la route de Saumur. Pour les deux premières localités et pour les exemplaires de Montreuil-Bellay, les observations récentes indiquent la partie supérieure de la zone à Athleta soit la sous-zone à Collotiformis probable, soit la sous-zone à Poculum (base de la zone à Lamberti, voir discussion plus loin). Dans la région de Niort la partie basale de la zone à Lamberti pourrait éventuellement être représentée (voir ci-dessous discussion à propos des coupes de Fournier, 1887); dans cette dernière localité d'Orbigny décrit aussi " *Ammonites baugieri* d'Orb., 1846 (= *Horioceras baugieri*).

Fournier (1887), mentionne en plusieurs occasions la présence de Distichoceratinae dans les séries calloviennes du versant aquitain du seuil. Selon cet auteur " *Ammo. baugieri* " d'Orb. et " *Ammo. bipartitus* " Ziet. (= *Distichoceras bicostatum* (Stahl)) seraient présents à Velluire dans des niveaux marno-calcaires, équivalents probables des zones à Athleta/Lamberti. A Niort (tranchée SNCF de la Tiffardière) et à Saint-Maixent dans le compartiment effondré du graben de cette même localité, des couches équivalentes, mais plus calcaires, auraient fourni (*ibid.*, p.157), " *Ammo. bipartitum* " Ziet. (= *D. bicostatum* (Stahl)). Ces niveaux ne sont plus guère visibles de nos jours en surface. Les Distichoceratinae signalés peuvent raisonnablement être replacés au sommet de la zone à Athleta (ou la base de la zone à Lamberti, sans qu'il soit possible de préciser plus), si on se réfère aux travaux de Cariou (1980) qui ne mentionne pas expressément la totalité de la zone à Lamberti dans ces différents secteurs. En outre, selon Fournier, les assises en question sont surmontées par des marnes et calcaires bleutés dont la partie supérieure, plus carbonatée, a fourni des ammonites de la partie basale de la zone à Lamberti (*Kosmoceras duncani* (Sow.) et *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), déterminations à confirmer). Sur le versant parisien (*ibid.* , p.160) " *Ammo. bipartitus* " (= *D. bicostatum*) associé à *Peltoceras athleta* (Phil.) est signalé dans des faciès que l'on peut rapporter à des niveaux post-Trezeense, " calcaires marneux ne contenant que fort peu d'oolithes". A Montreuil-Bellay, selon le même auteur, dans un affleurement situé autour des Moulins à vent de l'embranchement de la route de Saumur (mais non dans la carrière voisine du Liveau qui est entièrement bathonienne) on récolterait *Kosmoceras duncani* et *Quenstedtoceras lamberti* c'est à dire la base de la zone à Lamberti y compris la sous-zone du même nom.

De Grossouvre (1885, 1891) indique vers Niort, dans les niveaux de " marnes bleues à fossiles pyriteux " (sans doute à la base de ce niveau), la présence d' " *Ammo. bicostatus* ". Toucas (

1885) mentionne aussi un Distichoceratinae, "*Ammo. baugieri* " à Pamproux, associé à des fossiles du Callovien moyen; notons que des microconques *Horioceras* sont connus dans la carrière du Grand Breuil vers Rouillé et aux Maisons Blanches depuis la base du Callovien moyen.

En 1903 Welsch mentionne sur le versant aquitain, au Sud de Poitiers dans le " banc-limite du Callovien supérieur " (*i.e.* les niveaux conglomératiques de remaniement du sommet du Callovien moyen) *Horioceras baugieri* (d'Orb.). Des éléments remaniés de la zone à Lamberti existent à la carrière du Grand Breuil (*Alligaticeras alligatum* (Leck.), *Distichoceras bicostatum* , etc...) dans le niveau conglomératique qui regroupe des espèces des biohorizons XV à XIX, (Cariou, 1980). La présence même de la sous-zone à Lamberti non remaniée n'est pas prouvée dans le secteur. Dans les environs de Niort (Aiffres, La Tiffardière) il cite *Bonarellia bicostata* (=*D. bicostatum*) en compagnie de *Q. lamberti et K. duncani* association qui demanderait confirmation selon les travaux récents.

Couffon (1934) cite plusieurs Distichoceratinae en provenance des anciennes carrières des Moulins à vent de Montreuil-Bellay et du Chalet, comme mentionné ci-dessus, mais donne une coupe stratigraphique plus précise. Les espèces sont: *Distichoceras zieteni* (Par. & Bon.), *Distichoceras bicostatum* (Stahl) et *Horioceras baugieri* (d' Orb.); ils proviennent pour les deux dernières espèces de calcaires gris durs, en plaquettes, surmontés par des marnes grises (donc de niveaux post-Trezeense). La faune associée indique les biohorizons XVII à XX de Cariou, c'est à dire la sous-zone à Poculum. Pour résumer, nos observations (Cartographie géologique de la ville de Montreuil-Bellay et de ses environs en cours d'élaboration par l'Université d'Angers) et les associations fauniques citées par Cariou (1980) ne confirment pas, dans le secteur de Montreuil-Bellay, la présence des espèces précédentes dans des niveaux plus élevés que la sous-zone basale de la zone à Lamberti.

En conclusion dans l'Ouest de la France, la plupart des citations de *D. bicostatum* (= *D. bipartitum*) et de *H. baugieri* dans la zone à Lamberti ne sont pas toutes fondées. Une grand partie peut intéresser la partie supérieure de la zone à Athleta (sous-zone à Collotiformis *s.s.*) et d'autres citations la base de la zone à Lamberti (sous-zone à Poculum). Enfin il pourrait y avoir dans quelques cas à préciser, coexistence de *D. bicostatum* avec l'espèce-indice *Quenstedtoceras lamberti* dans l'horizon du même nom.

II-3 MATERIEL D' ETUDE: ORIGINE ET SPECIFICITE

Les Distichoceratinae représentent en règle générale une population ammonitique à effectifs réduits dans les spectres fauniques du Callovien de l'Ouest de la France. Les comptages au niveau générique le montrent bien par ailleurs durant toute leur distribution dans l'étage: Callovien moyen moins de 1% et pour le Callovien supérieur 1-5% des effectifs . Pour une partie d'entre eux, les *Geminites* , ils ont été confondus jusqu'à ce jour avec des Hecticoceratinae (*Chanasia* , *Bonarellites*). Les représentants microconques (*Horioceras*) de par leur très petite taille ont été peu recherchés dans les sédiments carbonatés. Leur collecte dans les marnes à ammonites pyriteuses de Normandie, de Grande-Bretagne et de Souabe-Franconie ont été bien évidemment beaucoup plus aisées. En conséquence les représentants de la sous-famille ont été considérés, à tort, comme très rares dans les calcaires. En réalité cette rareté est très relative. Plus de 800 exemplaires de Distichoceratinae recueillis dans une cinquantaine de coupes ont été utilisés pour cette étude. Ils proviennent pour la plupart de l'Ouest de la France (Anjou et Poitou); du matériel complémentaire (Souabe-Franconie, Dijonnais et Normandie) a également été étudié à cette occasion (fig. 1).

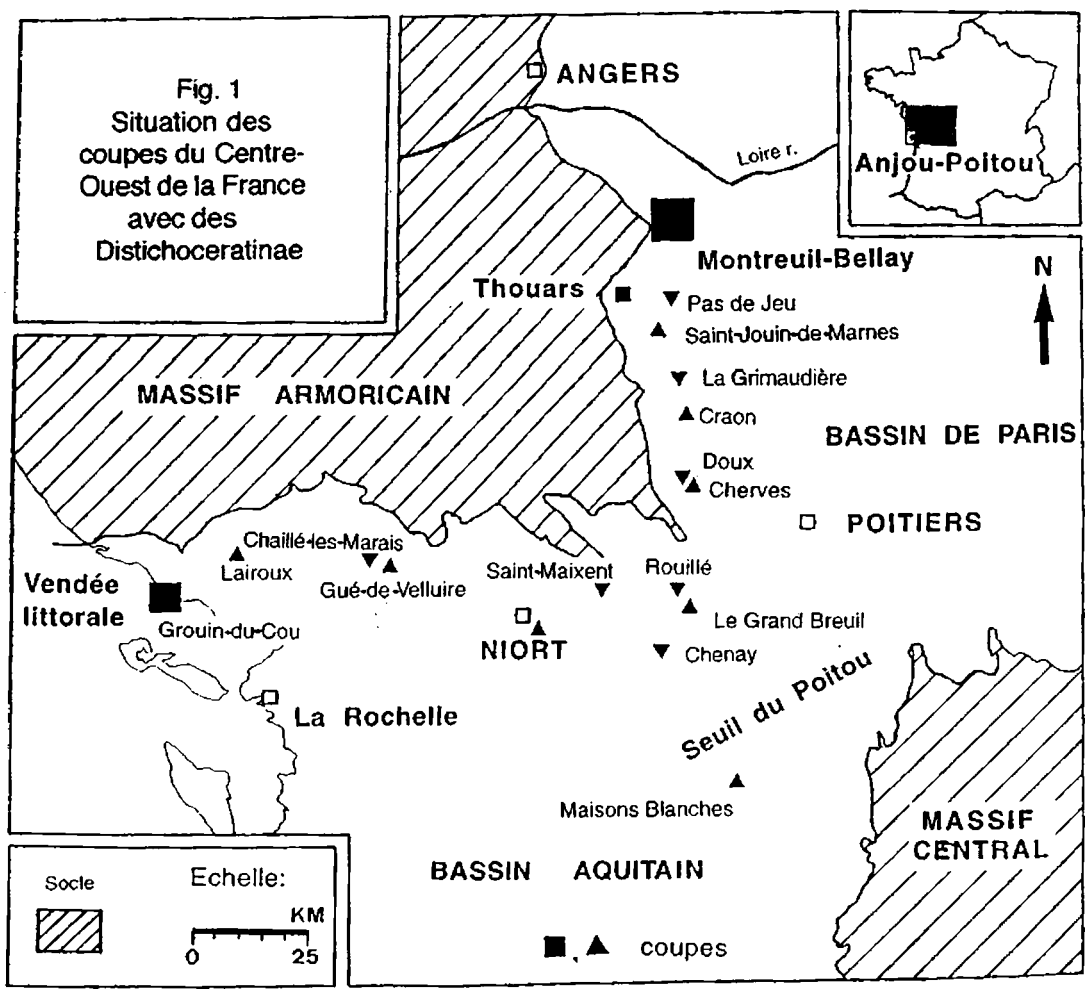
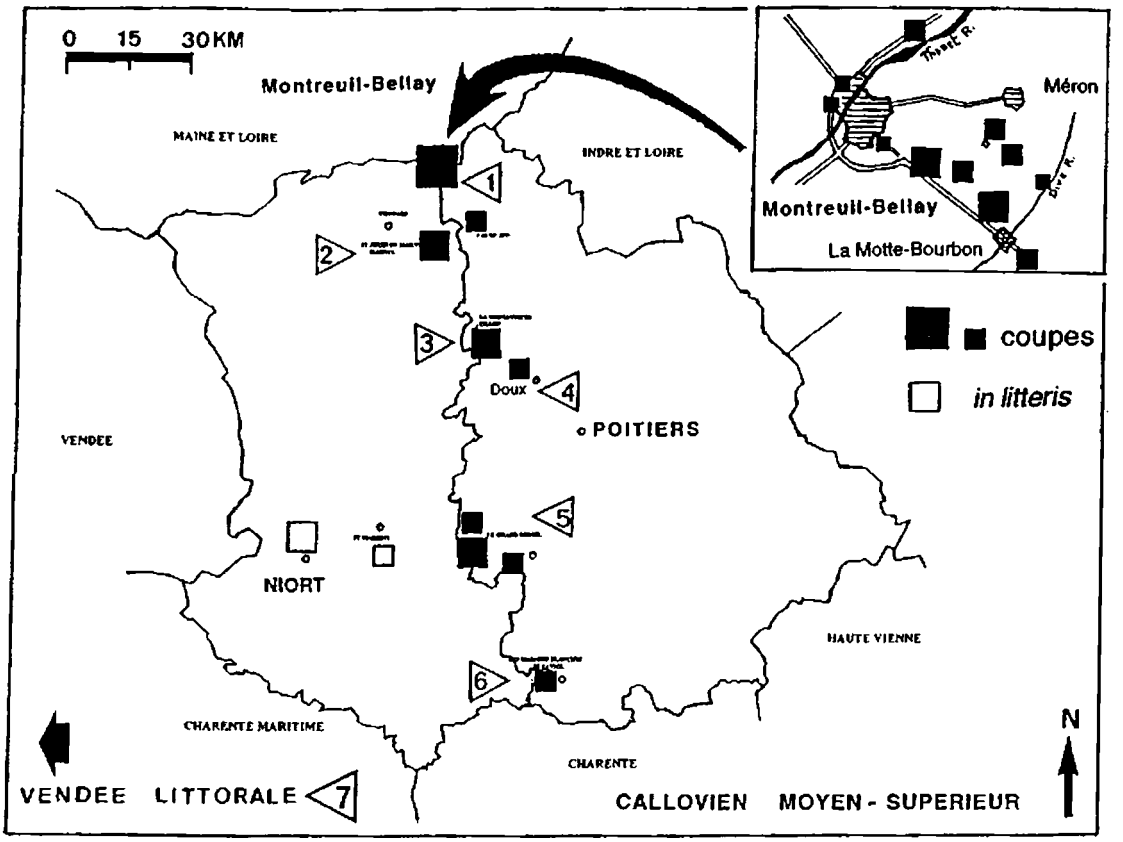


Fig. 1
Situation des coupes du Centre-Ouest de la France avec des Distichoceratinae



1 = Montreuil-Bellay 2 = Saint-Jouin-de-Marnes et Pas-de-Jeu
3 = La Grimaudière et Craon 4 = Doux et Cherves
5 = Rouillé et Grand Breuil 6 = Les Maisons Blanches

Fig. 2 Localisation des gisements de Distichoceratinae des départements de la Vienne, des Deux-Sèvres et du Maine et Loire

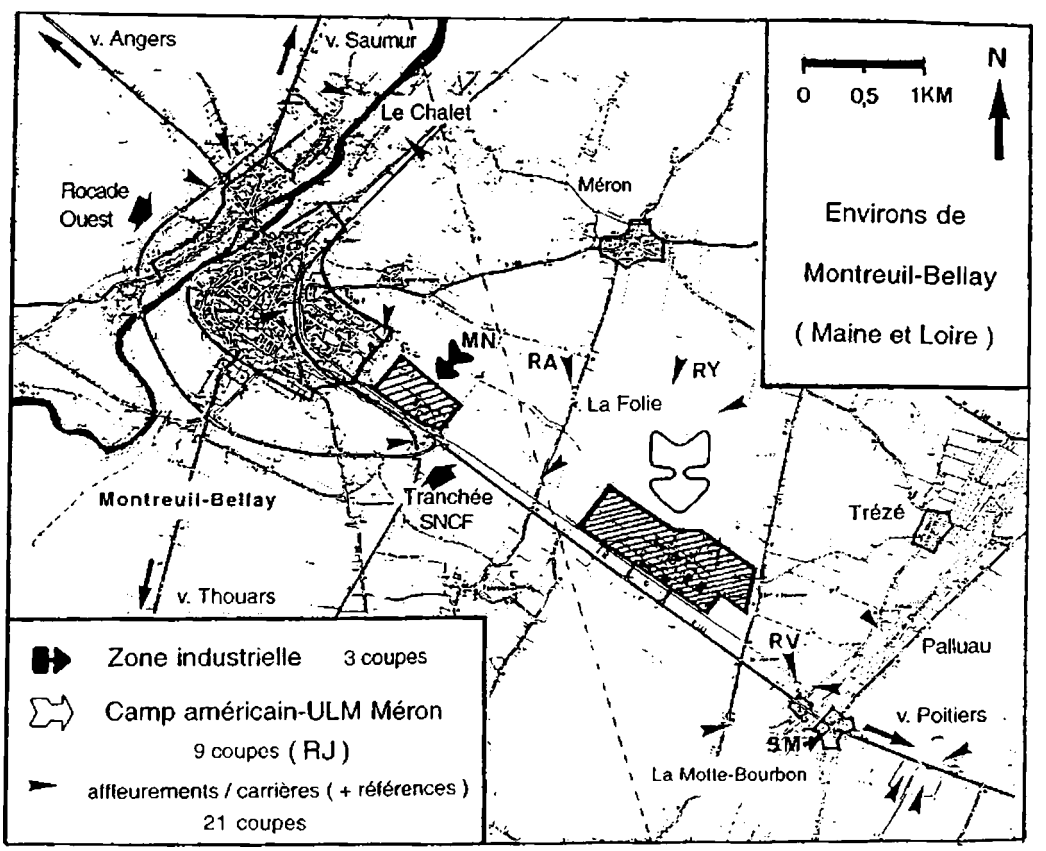


Fig. 3 Situation des coupes dans le secteur géographique de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire)

Méthodologie:

La récolte "*in situ* " banc par banc est la règle fondamentale pour toute étude paléontologique (Cariou, 1980). Pour pouvoir disposer de la meilleure précision stratigraphique des échantillons on a essayé, dans la mesure du possible, de resituer les Distichoceratinae du Centre-Ouest de la France (fig 1-2), par rapport aux biohorizons de la zonation subméditerranéenne d'ammonites. A l'échelle de l'affleurement, le banc reste pour de nombreux auteurs (Gabilly, 1971, p.5) l'unité stratigraphique pratique: il est limité par deux joints. A Montreuil-Bellay nous avons utilisé le terme de banc pour tout ensemble lithologique distinct séparé par des joints ou des discontinuités sédimentaires. Le banc lui-même est une unité lithologique qui matérialise un certain temps. L'enregistrement de celui-ci est nécessairement incomplet à cause des facteurs contrôlant le flux sédimentaire, même dans les conditions les plus favorables (séries apparemment continues de milieux distaux par rapport aux séries plus proximales). Le banc traduit une phase active de la sédimentation, les joints une phase négative. La récolte des fossiles au sein d'un banc bien individualisé permet un repérage stratigraphique et chronologique précis. Il y a possibilité d'un nombre variable de biohorizons et d'assemblages à l'intérieur du banc. Le Callovien du secteur de Montreuil-Bellay en Anjou (fig. 3), qui a fourni l'essentiel du matériel étudié se présente généralement sous un faciès de biomicrites à oolithes ferrugineuses. L'environnement sédimentaire indique un domaine marin ouvert de plate-forme externe, à sédimentation ralentie et discontinue avec des condensations de faunes et de nombreuses discontinuités dans l'enregistrement bio-sédimentaire. Ainsi le banc-repère 8 à Trezeense, (fig. 4) représente en fait plusieurs assemblages fauniques, donc un intervalle-temps relativement important. Une étude sédimentologique et paléontologique approfondie de ce banc a été effectuée. Une coupe de référence a été donnée par Cariou (1969, 1980), pour la zone industrielle de Montreuil-Bellay.

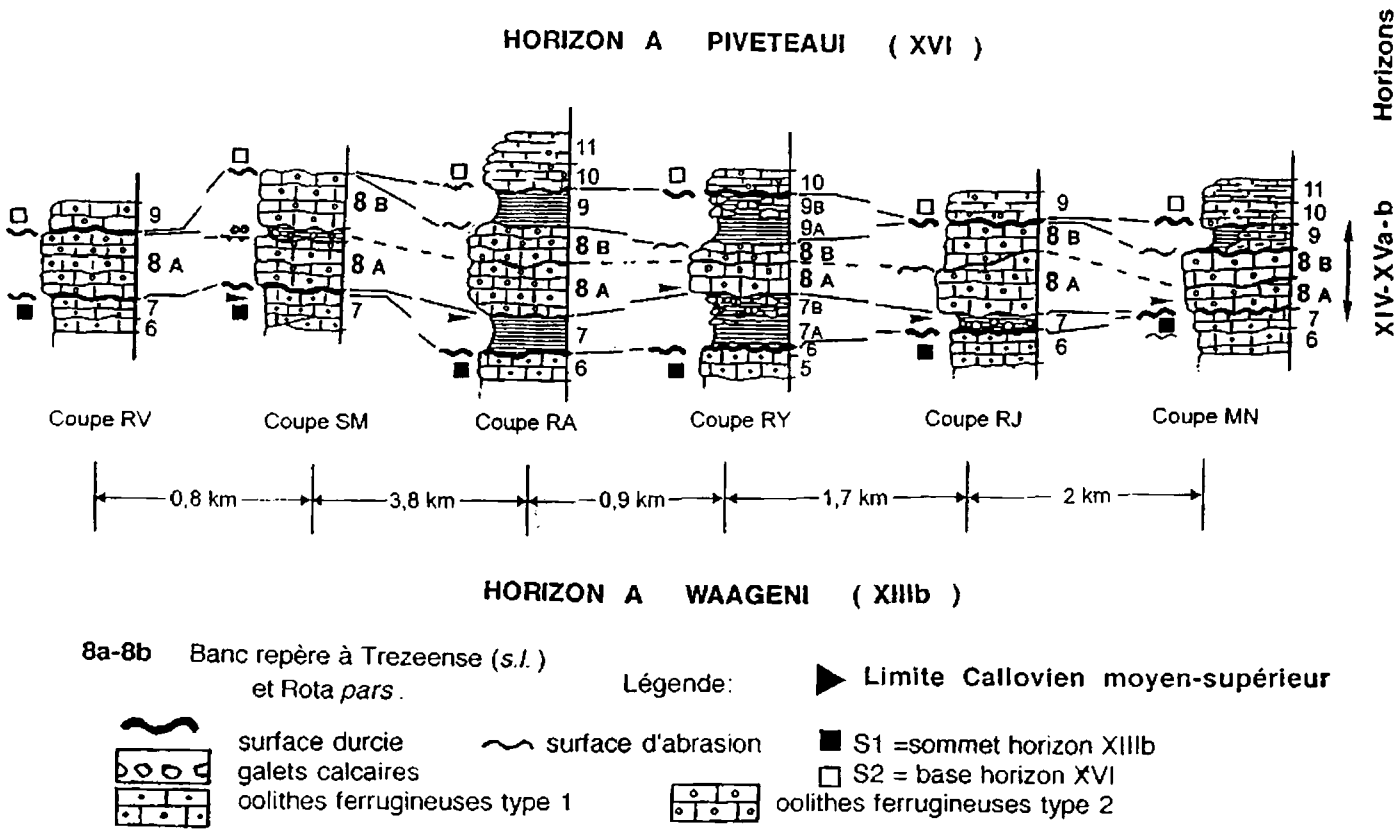


Fig. 4 Variations lithologiques du niveau repère 8 dans les sous-zones à Rota et Trezeense, secteur de Montreuil-Bellay (extraits de coupes)

Cette coupe précise la biostratigraphie du Callovien supérieur mais ne donne pas toutes les informations paléontologiques de la région en raison du caractère lacunaire et condensé de la sédimentation. En dehors des zones industrielles (12 coupes) nous avons multiplié les coupes stratigraphiques (21 au total) en vue d'avoir une idée plus synthétique de la limite du Callovien moyen-supérieur. Les diverses coupes sont le plus souvent différentes sur le plan lithologique et parfois incomplètes; chacune ne donne que rarement la succession stratigraphique totale et en particulier le passage Callovien moyen à supérieur. Tous les biohorizons sont toutefois présents dans le secteur de Montreuil-Bellay, (fig. 18): Callovien moyen terminal (sous-zone à Rota, biohorizon XIV) et Callovien supérieur basal, sous-zone à Trezeense (horizons à Leckenbyi (XVa) et Athleta (XVb) séparés par une discontinuité. La distribution des fossiles à l'intérieur des bancs reste très inégale (concentration ou au contraire dispersion, surtout pour les biohorizons XIV et XVb).

Six coupes ont été retenues pour illustrer les variations lithologiques de la sous-zone à Trezeense à Montreuil-Bellay (fig. 5). En particulier le banc-repère 8 épais d'une quinzaine de centimètres en moyenne et formé de calcaires argileux beige clair, assez tendres à grosses oolithes ferrugineuses (c'est le niveau "A" de Gérard & Contaut, 1936) a fourni l'essentiel du matériel ammonitique de la sous-zone. Des variations latérales de faciès sur de courtes distances (quelques centaines de mètres) avec passage à des marnes grisâtres à verdâtres y sont également connues.

La coupe la plus complète est la coupe RY (avec la coupe RA, très comparable mais beaucoup moins fossilifère au niveau du banc-repère), immédiatement à l'Est du lieu-dit La Folie (localité-type de plusieurs espèces décrites par Gérard & Contaut). Elle se caractérise par la richesse en fossiles du banc 8 qui est encadré par deux niveaux de marnes grises à verdâtres admettant des plaquettes de calcaires marneux de même faciès que le banc 8 à leurs parties supérieures. Elles sont nommées marnes vertes inférieures (7a/7b) et marnes vertes supérieures (9 a/9b). Le banc 8 peut être séparé par sa faune en deux parties par une discontinuité et par sa faune; partie inférieure (8a) biohorizon à Leckenbyi (XVa) et supérieure (8b), *pro parte* biohorizon à Athleta (XVb). Le passage Callovien moyen à supérieur est bien marqué. Les coupes varient beaucoup vers l'Est (secteur de La Motte-Bourbon, distant de 3-4km); la coupe SM montre une nette séparation entre les deux ensembles du banc 8. Ce dernier est séparé par un interlit argileux à nodules calcaires qui recouvre une surface bioturbée conservée au sommet de 8a ce qui est assez rare dans le secteur et qui traduit une phase d'abrasion et de remaniements en fin d'épisodes de sédimentation. Ce dernier phénomène est confirmé par des lacunes plus ou moins importantes soit lithologiques (les niveaux argileux disparaissent) soit biostratigraphiques (un biohorizon par exemple peut manquer, comme on peut le voir dans la coupe RV, distante de 800 mètres). Vers Montreuil-Bellay ville (coupe MN et coupe du secteur sud, *in* Cariou, 1980), le niveau argileux inférieur disparait et le niveau supérieur tout en subsistant montre un passage latéral à des marnes blanchâtres très calcaires et souvent fossilifères (horizon à Athleta). Dans la zone industrielle de Méron, d'autres coupes (RJ, QZ) peuvent se différencier de la même manière. Pour résumer nous pouvons envisager dans ce type de dépôt à la fois des passages latéraux de faciès et des lacunes partielles dues à l'abrasion sous-marine.

Il ressort de cette analyse que l'établissement d'une coupe-type complète qui engloberait la totalité de la succession stratigraphique n'est guère possible à Montreuil-Bellay et que seule l'analyse d'un ensemble de coupes peut permettre une meilleure connaissance de la biostratigraphie locale. (*cf.* chapitre III/3 Cadre biostratigraphique, p. 49). Malgré ces conditions lithologiques particulières, il est possible matériellement de séparer dans le banc 8 en trois niveaux dont le contenu paléontologique

correspond à trois assemblages distincts: Rota (XIV), Leckenbyi (XVa) et Athleta (XVb). La position stratigraphique des fossiles dans les faciès à oolithes ferrugineuses a été repérée par rapport à la base du banc 10 de la coupe de Montreuil-Bellay qui s'avère assez constant dans la région (calcaire à "platins", zone "B" de Gérard & Contaut , horizon XVI de Cariou, 1980).

MATERIEL COLLECTE *in situ* :

L'essentiel du matériel français étudié (environ 350 exemplaires) provient de récoltes effectuées dans l'Ouest de la France et de travaux personnels depuis une quinzaine d'années. Depuis 1994, dans le cadre de l'élaboration de cette thèse et de mémoires d'étudiants de Licence de l'Université d'Angers, une fouille paléontologique systématique a été entreprise dans le secteur de Montreuil-Bellay pour les assises du Callovien. La récolte banc par banc dans ces assises calloviennes sur une surface de 3-4m2, a mis en évidence une population significative de Distichoceratinae (jusqu'à 5% de l'effectif à certains niveaux). En outre ces représentants, très bien repérés stratigraphiquement, sont associés à des groupes d'ammonites assez rares dans la région: Kosmoceratinae, Oppellinae, Taramelliceratinae, Phylloceratinae et Lytoceratinae. Le reste de la faune de Distichoceratinae a été recueilli dans des coupes de terrain réparties de part et d'autre du seuil du Poitou (fig. 2-3) depuis Montreuil-Bellay jusqu'au littoral vendéen le long du massif armoricain.

Coupes ayant fourni des Distichoceratinae:

Zone 1 : région de Montreuil-Bellay: coupes HS, HU, HV, LS, ML, MN, MO, MR, MW, QY, QZ, RA, RG, RH, RI, RJ, RK, RV, RX,RY, SM.

Zone 2: région de Saint-Jouin-de-Marnes et de Pas-de-Jeu: coupes GX,GY,GZ, HO, RT, SD.

Zone 3: région de Craon : coupes GF, GS, LM, RB, RC, RD, RE, RM, RQ, SB, SI, SJ

Zone 4: région de Doux: coupes GH, HB.

Zone 5: région de Rouillé et de Lusignan: coupes CA, CR, LK, SA, RL.

Zone 6: région de Saint Saviol et Maisons Blanches: coupes IK, QB, QG, RF

Vendée et littoral atlantique: coupes SG, SH, MQ

Un choix limité de coupes représentatives a été figuré dans chaque zone d'étude.

A la Faculté des Sciences de Poitiers j'ai bénéficié de la collection E. Cariou qui renfermait un matériel bien situé sur le plan stratigraphique mais avec un nombre limité d'individus (une trentaine d'exemplaires), sauf pour le morphotype *nodulosum* localement bien représentée sur le littoral atlantique (Grouin-du-Cou). Du Dijonnais ou de régions limitrophes j'ai étudié une dizaine de spécimens bien situés dans la sous-zone à Lamberti et qui m'ont été confiés par Ph. Courville.

En Allemagne, lors d'un séjour au Staadt Museum de Stuttgart, G. Dietl a mis à ma disposition les riches collections de Distichoceratinae récemment recueillis au cours de travaux autoroutiers en Souabe-Franconie. Ce matériel également bien repéré stratigraphiquement provient de marnes à ammonites pyriteuses du Callovien supérieur (surtout de la zone à Lamberti *pro parte*) . Les individus étudiés,(97 exemplaires), sont doublement intéressants d'une part par la conservation des tours internes (étude ontogénique détaillée possible) et d'autre part parce qu'ils représentent des topotypes d'espèces créées par Stahl, Zieten et Quenstedt.

MATERIEL DE COLLECTIONS PRIVEES:

Le site de Montreuil-Bellay (fig. 4) est très fréquenté par les collectionneurs amateurs dont certains (MM. Charreau, Quereilhac, Rentien et Bizien) ont aimablement mis leur collection à ma disposition ou ont facilité, par leurs dons ou leurs prêts, cette étude. La succession lithologique très contrastée de ce secteur favorise le repérage des faunes de sorte qu'avec une très bonne connaissance des différents faciès du Callovien, il n'y a pas de difficulté majeure pour resituer stratigraphiquement les faunes. La sous-zone à Trezeense (horizons XVa et XVb, faciès à "grosses oolithes ferrugineuses") se différencie facilement par ses caractères pétrographiques des horizons sus-jacents (XVI et XVII, respectivement horizons à Piveteaui et Collotiformis) de la sous-zone à Collotiformis: faciès de calcaires grisâtres en plaquettes appelés localement "platins" (= zone "B" de Gérard & Contaut). L'horizon XVI à Piveteaui contient encore quelques oolithes dispersées dans la masse du banc. Les fossiles provenant des collections précédentes ont toujours pu être resitués stratigraphiquement au niveau de l'horizon. Cependant dans ce type de matériel une incertitude subsiste pour les faunes fournies par le niveau 8 à Trezeense et la distinction entre la base et le sommet du banc n'est pas retenue pour ces collections privées attribuées globalement à la sous-zone à Trezeense, (niveau "A" de Gérard & Contaut).

Néanmoins l'utilisation de fossiles de collections privées a constitué un apport substantiel sur le plan paléontologique, certaines formes de Distichoceratinae étant extrêmement rares (trois individus pour l'espèce *charreaui*), du moins dans l'état actuel des connaissances.

Un matériel inédit et abondant m'a été confié par Monsieur Ilk de Stuttgart en provenance de Normandie, estran de la coupe des Vaches Noires à Villers-sur-Mer. Il provient de la formation des Marnes de Dives, niveaux H3-H4 au sens de Hébert (1860). Ce matériel (51 spécimens) est constitué de fossiles pyriteux appartenant à l'espèce macroconque *D. bicostatum* représentée par ses deux dimorphes. Ces deux formes appartiennent à une population d'individus de petite taille qui ont permis une étude ontogénique fine.

DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES UTILISEES *pro parte* :

Les données précises sur les Distichoceratinae sont assez rares; j'ai situé les références anciennes par rapport au matériel dont je disposais (Souabe-Franconie, Normandie et Centre-Ouest de la France). Le travail important de Palframan (1967) traite du dimorphisme sexuel chez *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) et son dimorphe microconque *Horioceras baugieri* (d'Orb. 1851). Les exemplaires étudiés proviennent de Grande-Bretagne (Yorkshire, Oxfordshire) et d' Allemagne (Souabe-Franconie); ils ont permis des comparaisons intéressantes avec les autres populations de *D. bicostatum* étudiées.

II-4 METHODES d' ETUDES DE LA VARIABILITE MORPHOLOGIQUE

II-4/1 DONNEES QUALITATIVES:

Divers auteurs récents (Tintant, 1963; Elmi, 1967; Gabilly, 1976; Thierry, 1976; Cariou, 1980; Marchand, 1986) et de nombreux travaux ultérieurs sur les Ammonites ont montré la nécessité de codifier les éléments d'ornementation et les caractéristiques des coquilles (fig. 6 et 6a) et d'envisager la variabilité des populations fossiles au niveau spécifique. Il en résulte une approche plus biologique qui éloigne des conceptions purement typologiques qui prévalent encore largement dans les manuels de reférence (Arkell *et al. in* Moore, 1957). Au delà d'une conception purement stratigraphique de l'espèce, il convient donc d'aborder l'étude des populations fossiles d'ammonites sous plusieurs aspects: variabilité morphologique des espèces, paléoenvironnements et paléobiogéographie. Les deux derniers aspects seront successivement traités à part dans les chapitres suivants.

Il est certain que seule une infime partie des populations ammonitiques est conservée dans les sédiments et que les individus récoltés ne correspondent pas nécessairement à une biocoenose ni à une thanatocoenose mais plus sûrement à une symmigie par concentration mécanique (ou au contraire une dispersion) de populations voisines du lieu de dépôt. En effet la dispersion *post-mortem* des coquilles est une réalité (Tintant, 1983) mais ses effets sont limités comme le montrent les aires de chevauchement relativement restreintes entre les grandes bioprovinces d'ammonites.

Sur le plan de la variation intraspécifique on dispose de diverses méthodes qualitatives: description des critères morphologiques (Buckman, 1909-1912 , Arkell & *al. in* Moore, 1957), hiérarchisation des caractères, (cf. chapitre VII: analyse cladistique). Les sections ont été étudiées au conformateur et les lignes cloisonnaires à la chambre claire.

4/1/1 Caractères morphologiques étudiés:

Ils concernent l'appréciation de divers caractères morphologiques dont l'allure ou l'évolution est fondamentale chez les Distichoceratinae. Ces derniers seront détaillés dans l'étude systématique et phylétique. On peut les comparer à ceux utilisés chez les Hecticoceratinae qui sont très voisins (Elmi, 1967). Enumérons ces caractères, (fig. 5-6):

1- <u>aire ventrale</u>: aire tectiforme ou subaplatie, nombre et allure des carènes existantes (tricarénée, monocarénée ou fausses carènes). Le diamètre d'apparition de la carène a été noté avec précision pour l'étude ontogénique. Les Distichoceratinae possèdent soit une carène médiane, c.m. (*Distichoceras*) soit trois carènes (une carène médiane et deux carènes latérales, c.l., chez *Geminites*). Ces carènes peuvent être crénelées en fin de croissance. Chez les espèces *bicostatum* et *complanatoides* la fusion des clavi latéro-ventraux conduit à l'individualisation de deux bords ventraux, b.v., surélevés et continus qui jouent le rôle de fausses carènes. A ce stade de croissance l'aire ventrale montre une allure bicarénée.

- <u>clavi</u>: point de confluence de la gémination en disposition alterne. Les clavi (Arkell, 1957) sont allongés et de forme variable. Chez *Geminites* et chez *Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* ils sont

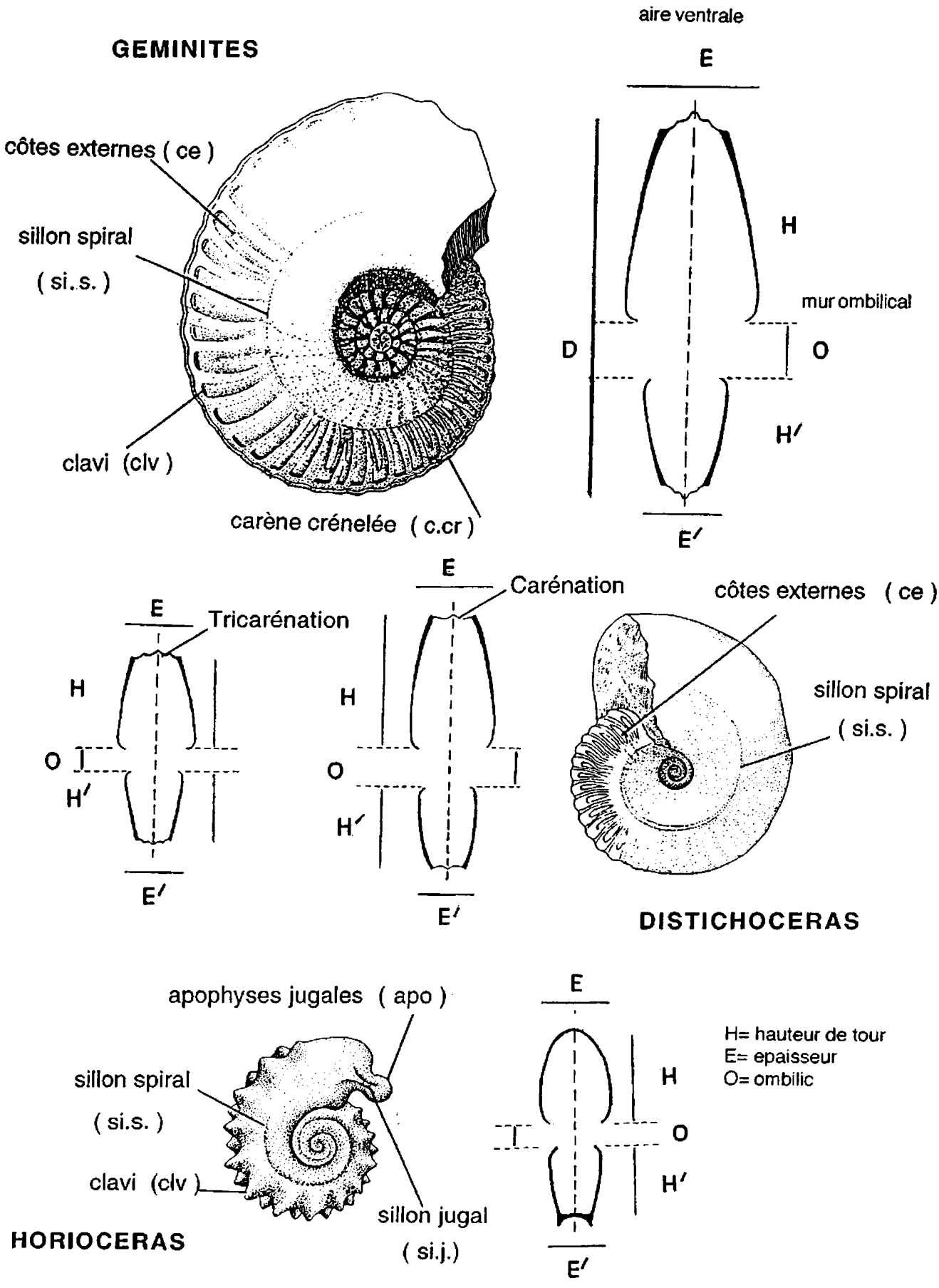
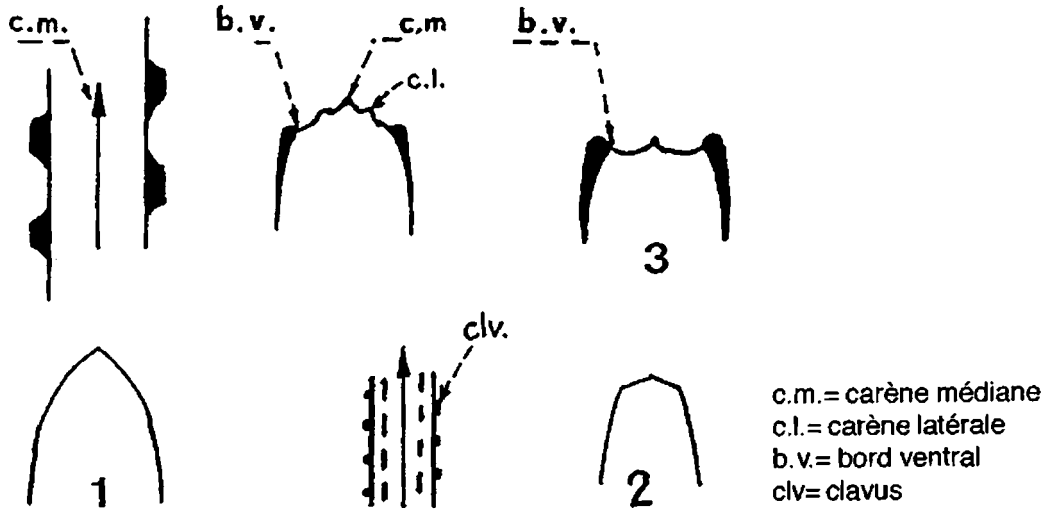
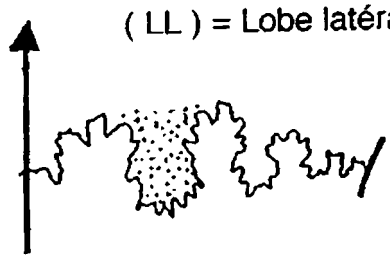
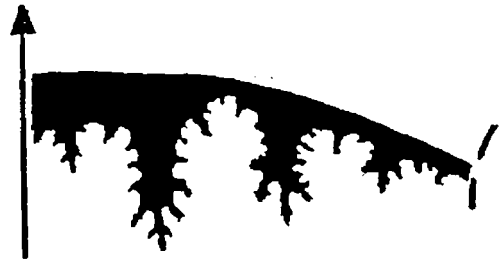


Fig. 5 Paramètres mesurés chez les Distichoceratinae

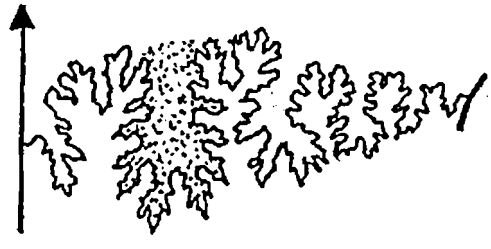




C= Suture de *D. bicostatum*
(Callovien supérieur s.l., X 4)



B= Suture de *D. pasdejeuensis*
(Callovien supérieur basal, X 2)



A= Suture de *G. janus janus*
(Callovien moyen, X2)

Fig. 6 Détail de l'aire ventrale et des sutures chez les Distichoceratinae

plus ou moins élevés; leur aspect est variable, massif ou tranchant. Les *Distichoceras* du groupe *bicostatum* montrent des clavi de petite taille et à certains stades de véritables petits tubercules punctiformes. Nombre de clavi et forme: punctiformes et allongés (dans le sens spiral ou oblique) chez les macroconques, pointus et épineux chez les microconques. Le diamètre d'apparition et la zone d'extension des clavi ont été systématiquement repérés.

- costulation primaire: chez *Geminites* souvent côtes fortes, saillantes proverses s'affaiblissant au cours de la croissance. Chez les *Distichoceras* grande variabilité morphologique, généralement très faiblement exprimée sauf chez l'espèce *pasdejeuensis* et formes associées.
- costulation externe: côtes aplaties, spatulées plus ou moins rétroverses ou costulation fine multi - divisée chez certaines espèces de *Distichoceras* ; parfois présente chez les *Horioceras*.
- point de division de la costulation latérale: plus ou moins souligné par un tubercule latéral mousse ou pointu (espèces *charreaui*, *praenodulosum* et *zeissi*) ou bien une nodosité (morphotype *nodulosum*). Localisation par rapport à H et au bord ombilical.
- sillon spiral: sillon vestigial par rapport à celui des *Chanasia* ; il borde parfois le point de division des côtes. Il peut être très marqué localement chez certaines espèces. L'apparition et l'extension du sillon spiral ont également été notées. Localisation par rapport à H et au bord ombilical.
- rebord ombilical: caractère important : il peut être arrondi ou bien abrupt, parfois souligné par de fines bullae (aspect perlé). A noter que l'évolution du rebord ombilical au cours de l'ontogénèse est importante sur le plan phylétique.
- mur ombilical: incliné vers l'ombilic ou vertical: l' appréciation de la hauteur de ce dernier a été notée.

II-4/2 DONNEES QUANTITATIVES:

Elles permettent une étude objective de la variabilité de l'espèce par la mesure de variables significatives et rendent possible des comparaisons statistiques entre des espèces différentes.

4/2/1 - Variables mesurables classiques :

Les paramètres mesurés habituellement sur les coquilles d'ammonites sont représentés sur la figure 6 . Les mesures sont effectuées au 1/10° de millimètre.

D: Diamètre de l'échantillon passant par le centre de la coquille, mesuré, en principe, entre les clavi. Il s'agit du diamètre conservé car chez les Distichoceratinae rencontrés dans les couches calcaires, le diamètre total au niveau du péristome est très rarement connu. Dans les faciès de marnes à ammonites pyriteuses la loge est très souvent absente, soit écrasée soit déformée. Chez les *Horioceras* microconques le diamètre englobe souvent l'intégralité des clavi (très rapprochés et souvent épineux) ce qui introduit malheureurement une approximation. Toutefois sur quelques échantillons on a mesuré le diamètre au niveau des embases cassées en fin de croissance pour apprécier la hauteur exclusive du clavus (elle peut atteindre plus de 20% de la hauteur du tour).

H: hauteur du tour à un diamètre donné . On a mesuré systématiquement la hauteur de tour conjuguée **H'** , en raison de l'état soit fragmentaire, soit de conservation médiocre des individus provenant des calcaires (tours internes notamment). La valeur **H'** permet parfois de préciser la valeur exacte de l'ombilic en cas de mauvaise conservation de ce dernier. On a utilisé les rapports relatifs au

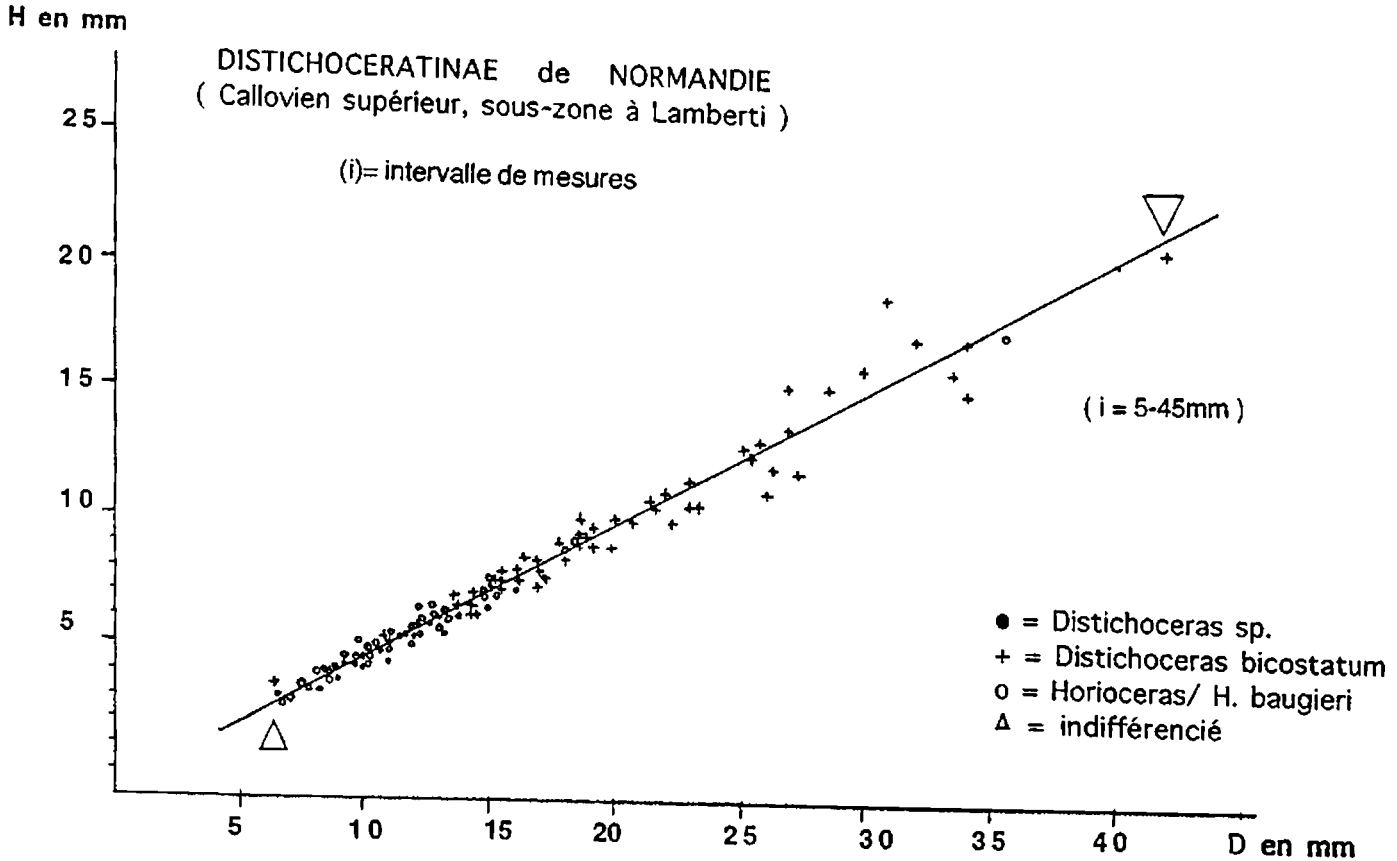


fig. 7: Droite de croissance d'une population isochrone de Normandie de *D. bicostatum / H. baugieri* , paramètre (H).

diamètre qui limitent l'influence de ce paramètre, pour les analyses univariées et les histogrammes. Ainsi le rapport **h = H/D** a été utilisé pour les descriptions morphologiques, l'étude ontogénique et aussi pour les histogrammes de distribution; les valeurs des rapports sont exprimées en décimales.

E : Epaisseur du tour à un diamètre donné. **E'** l'épaisseur conjuguée a été relevée pour les mêmes raisons que la valeur **H** . De même le rapport **e** = E/**D**. Le rapport **E/H** donne un bonne idée de l'allure plus ou moins comprimée ou déprimée de la section du tour à un diamètre donné (degré de compression).

O : Ombilic du tour à un diamètre donné. Le rapport relatif au diamètre **o** = **O/D** a été employé comme précédemment dans les analyses univariées. Les valeurs **H** et **O** étant trop étroitement autocorrélées (sauf sur la loge d'habitation), le rapport **O/H** n'a pas été utilisé.

Chez les Distichoceratinae des variables quantitatives plus adaptées sont nécessaires:

Nc: c'est le nombre de clavi par demi-tour différent du nombre de côtes externes. C'est une valeur intéressante qui permet d'apprécier le stade ontogénétique d'un échantillon. Dans le cas de spécimens mal préservés on a parfois mesuré cette valeur par quart de tour avec une extrapolation pour un demi-tour. Cet indice rend possible aussi la distinction entre microconques et macroconques pour des petits diamètres (inférieurs à 15mm) .

Nce: Nombre de côtes externes par demi-tour. Des mesures extrapolées à partir d'un quart de tour ont aussi été effectuées.

Ncp, (**p**): Nombre de côtes primaires. Chez les *Geminites* la costulation primaire est très bien marquée et peut être appréciée par demi-tour (p/2) comme les indices Nc et Nce. A noter que l'<u>indice de division</u> = **Nce/Ncp** n'est guère utilisable chez les Distichoceratinae. En effet en raison de la gémination plus ou moins régulière des côtes externes et surtout de l'affaiblissement progressif des côtes primaires chez *Distichoceras s.s.*, cet indice est peu significatif dans la sous-famille. Ainsi chez les *Distichoceras* à côtes externes nombreuses et marquées comme *D. complanatoides* (Quenst.), la costulation primaire est inexistante ou très affaiblie.

4/2/2 - Analyses univariées:

Les populations de Distichoceratinae montrent de faibles écarts-type ou coefficients de variabilité et sont considérés par les auteurs comme un groupe à variabilité morphologique faible. En conséquence les paramètres numériques présentent très peu d'écarts significatifs (spécifiquement discriminants). Les différences importantes, ou tout au moins appréciables, rencontrées dans l'étude systématique correspondent plus à des dérives morphologiques de populations au cours du temps qu'à des différences d'ordre purement morphologique dans une espèce. Elles concernent les variables autocorrélées h et o plus que les variations d'épaisseur des individus à l'inverse des groupes d'ammonites à forte dispersion des paramètres et à grande variabilité intraspécifique. La comparaison entre diverses populations de *Distichoceras bicostatum* (Stahl) provenant de Normandie, de l'Ouest de la France, du Dijonnais et de Souabe-Franconie est très significative à ce sujet.

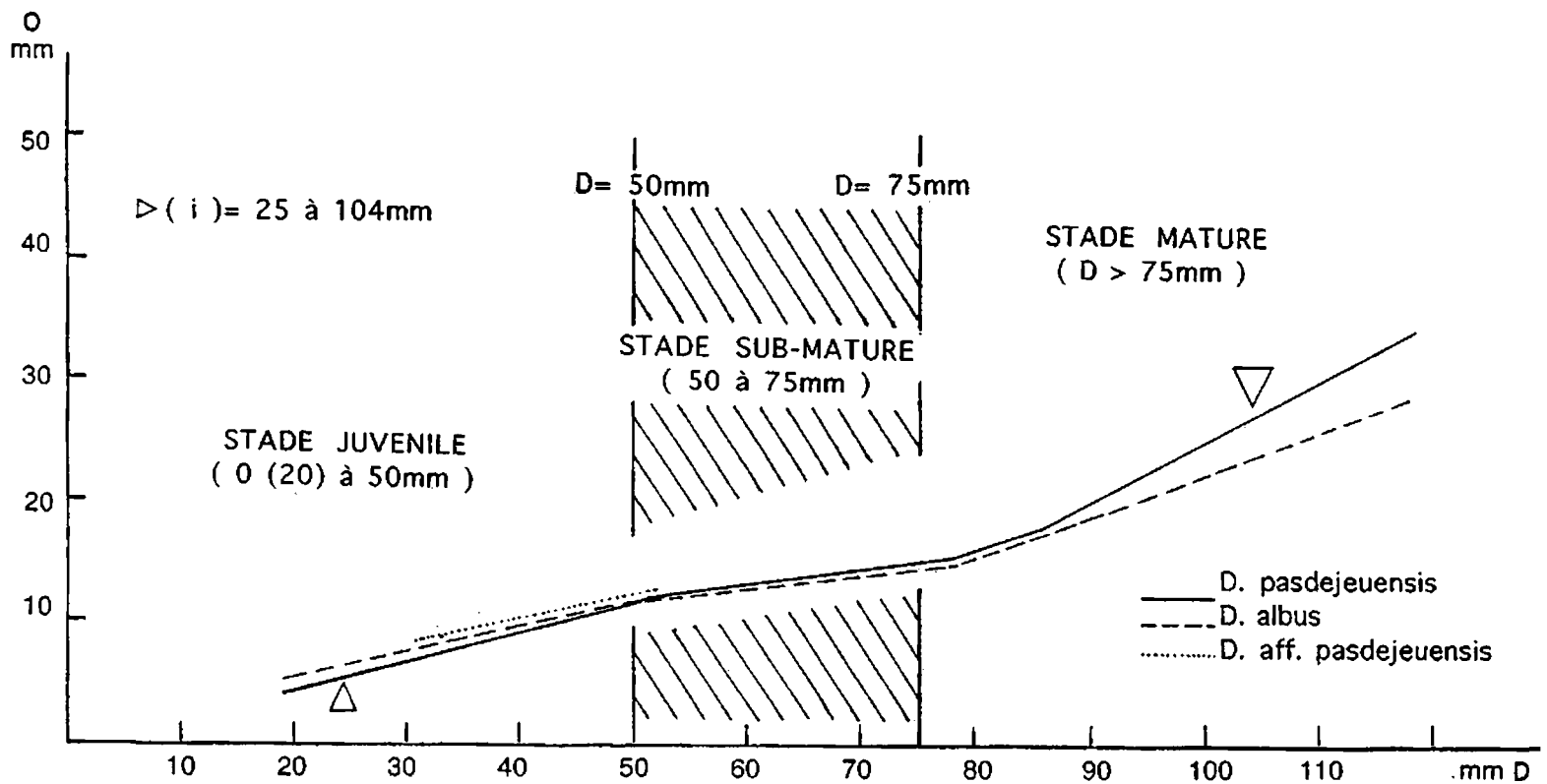


Fig. 8 Droite de croissance du paramètre O dans le groupe de *Distichoceras pasdejeuensis* (*D. pasdejeuensis* , *D. albus* , *D. aff.pasdejeuensis*)

4/2/3 - Analyses bivariées :

Les analyses bivariées permettent de suivre l'évolution de deux variables au cours de la croissance. Le coefficient de corrélation ($-1 < r < +1$) traduit respectivement soit une variation dans un même sens (corrélation positive) soit en sens opposé (corrélation négative). On peut apprécier la valeur de ce coefficient par rapport à O pour mettre en évidence la présence (r proche de +1) ou bien la force (r proche de -1) des corrélations entre les deux variables. En effet l'analyse des variables par rapport au diamètre D indique les différents changements morphologiques, c'est à dire les étapes de la croissance. Le diamètre peut être grossièrement assimilé à l'âge biologique de l'individu. On a privilégié ce type d'analyse en raison du caractère très homogène des populations de Distichoceratinae (très faible écart-type et coefficient de corrélation supérieur à 0,9). En général nous n'avons jamais constaté chez les Distichoceratinae une dispersion significative des valeurs, donc une grande variabilité morphologique au niveau de l'espèce, (sous-espèce). Ainsi dans la figure 7, (i = 5 à 45mm, *i.e.* la quasi totalité de la croissance), on observe la très grande homogénéité des mesures des valeurs de H par rapport au diamètre (croissance linéaire) chez une population normande isochrone de *Distichoceras bicostatum* (macroconque) et d'*Horioceras baugieri* (microconque), (N= 51 individus au total).

Chez les ammonoidés les courbes de croissance peuvent être variées:

- isométriques et harmoniques (de type y= ax, les variables sont liées par un coefficient constant).
- isométriques et disharmoniques (de type y= ax+b). La disharmonie est majorante si x/y augmente avec (a), ordonnée à l'origine, positif; elle est minorante si x/y diminue avec (a) négatif.
- allométriques si le rapport entre les variables varie beaucoup: il ne s'agit plus de droites, mais de courbes paraboliques. L'interprétation paléontologique reste délicate (succession de croissances isométriques ?)

Les droites de croissance de type bivarié ont été utilisées malgré des contraintes inhérentes à la nature du matériel étudié (individus fragmentaires, usés ou déformés). Une contrainte importante reste la taille; en effet les Distichoceratinae, formes de " taille petite à moyenne" sont rarement recueillis entiers, de sorte que jusqu'à une période encore récente (Palframan, 1967), les figurations existantes ne montraient le plus souvent que des phragmocônes plus ou moins complets (40-50mm de diamètre maximum) alors que les Distichoceratinae les plus grands dépassent 100mm de diamètre. Par conséquent la totalité de leur ontogénèse (et *a fortiori* les droites de croissance correspondantes) restait mal connue. Pour les *Horioceras* microconques, souvent de très petite taille avec D < à 20mm (sauf pour *Horioceras semseyi* (Loczy) qui dépasse 50mm de diamètre) les valeurs de certains paramètres numériques sont extrêment faibles rendant les mesures peu précises. Ainsi on a mesuré jusqu'à des valeurs de 1 à 3mm pour la valeur de O ce qui pose de réels problèmes opératoires. Nous avons également employé des mesures approchées pour des échantillons incomplets. Ainsi la marge d'erreurs dans les mesures n'est pas négligeable lors de la saisie globale des données. Pour ces diverses raisons les tests de confiance utilisés en biométrie ont été peu détaillés. Avec les droites de croissance (fig. 8) on met facilement en évidence les ruptures de pente. Ces variations brusques de la valeur de pente (a) ont une signification ontogénique, avec une précision suffisante du diamètre

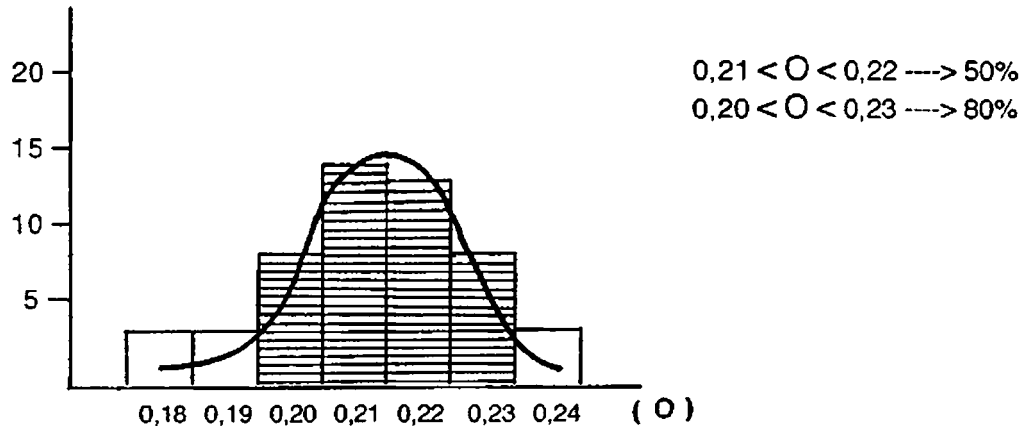


Fig. 9 : Histogramme de distribution du rapport o chez *D. complanatoides* de Souabe-Franconie

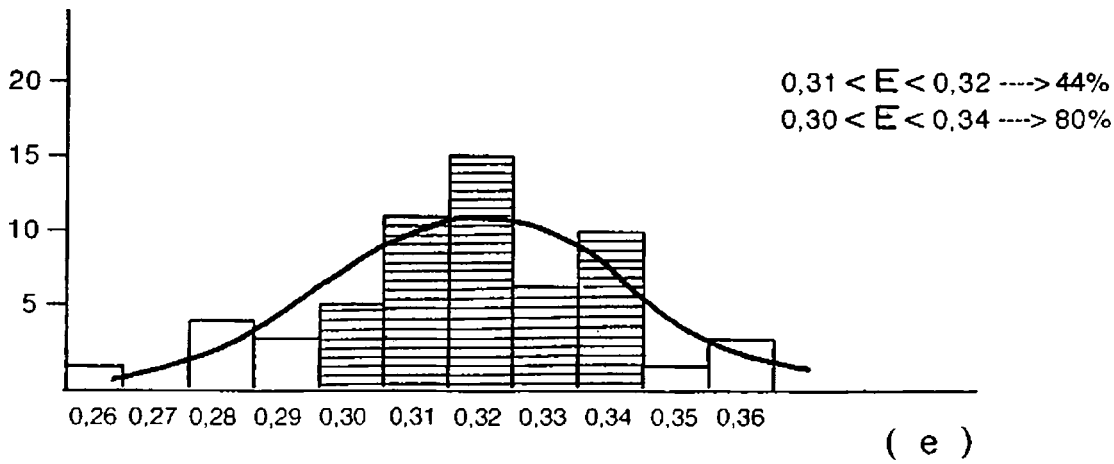


Fig. 10 Histogramme de distribution du rapport e chez *D. complanatoides* de Souabe-Franconie

correspondant. Sur la figure 8 (droite de croissance comparée des espèces du groupe *pasdejeuensis* de l'horizon à Trezeense), la droite est intéressante sur deux plans. D'une part elle englobe la croissance quasi totale (depuis 25mm jusqu'à 104mm) des espèces, d'autre part elle est très significative sur le plan ontogénique (surtout pour les espèces *pasdejeuensis* et *albus*). Les trois stades fondamentaux de croissance des Distichoceratinae peuvent être précisés chez *D. pasdejeuensis* grâçe aux ruptures de la droite de croissance: stade juvénile (20 < (D) < 50mm) ; stade pré-adulte (submature) (50 < (D) < 75mm) et stade adulte (mature), ((D) > 75mm).

Les intersections des trois droites respectives de croissance n'ont pas été calculées car la précision des mesures des diamètres correspondants s'avère satisfaisante.

Divers auteurs (Buckman, 1909-1912, Arkell & *al.*, 1957 Palframan, 1967 et Thierry, 1978) ont défini et précisé les divers stades de croissance chez les ammonites par rapport au diamètre. Pour Palframan (*op.cit.*, p.63), les stades protoconque (0 à 0,27mm), népionique (jusqu'à 0,49mm), stade juvénile (phragmocône) et adulte existent chez les Distichoceratinae. Pour Thierry (*op.cit.*, p.113) la sucession des stades est la suivante: stade prénépionique (protoconque), stade postnépionique, stade néanique, stade éphébique et stade adulte. Nous n'avons rencontré que les stades néanique et suivants sur nos échantillons.

4/2/4 Analyses multivariées:

Les analyses multivariées sont utilisables de préférence chez des groupes d'ammonites de taille moyenne à grande avec une forte dispersion des variables numériques, donc à variabilité morphologique élevée allant jusqu'au polymorphisme (non sexuel), où les rapports entre les différents paramètres sont difficiles à apprécier. L'interprétation de ce phénomène reste encore délicate: influence du milieu? assemblages non isochrones?. Un exemple typique est celui de la famille des Cardioceratidae (Marchand, 1986) à la différence de Distichoceratinae considérés par l'auteur comme " des représentants rares à évolution morphologique faible ".

4/2/5 Utilisation des histogrammes de répartition:

La répartition statistique des différents paramètres (H, E et O) rapportés au diamètre limite l'influence de ce dernier et met en évidence les valeurs moyennes caractéristiques (discriminantes) d'une espèce. Elles peuvent donc servir utilement dans une étude biométrique comparative par classes. Les classes ont été individualisées à deux décimales en raison des faibles écarts numériques entre les différentes espèces. C'est ce type de représentation de la variabilité morphologique qui nous a semblé le plus favorable dans notre approche biométrique des Distichoceratinae compte tenu des contraintes matérielles évoquées plus haut. Les histogrammes répondent au modèle gaussien et sont unimodaux (avec un faible nombre de classes); certains sont plus ou moins étalés (dispersion plus forte, nombre de classes élevé). Ainsi l'analyse des histogrammes d'une population de *Distichoceras complanatoides* de Souabe-Franconie pour les paramètres o et e , (fig. 9-10) montre une grande variabilité dans l'allure des courbes. La courbe de o, (fig. 9), comporte 80% des mesures en 4 classes alors que celle de e est plus étalée, (fig. 10), avec la même valeur en 5 classes. Lorsque l'on compare des histogrammes on peut avoir soit des médianes approximées, soit des déplacements qui sont souvent très significatifs du point de vue évolutif. Si on compare dans une lignée anagénétique les caractères h et o de diverses sous-espèces chronologiques, la dérive morphologique peut traduire une évolution au sein d'une morphoespèce. Cette observation est quasi-générale dans la sous-famille

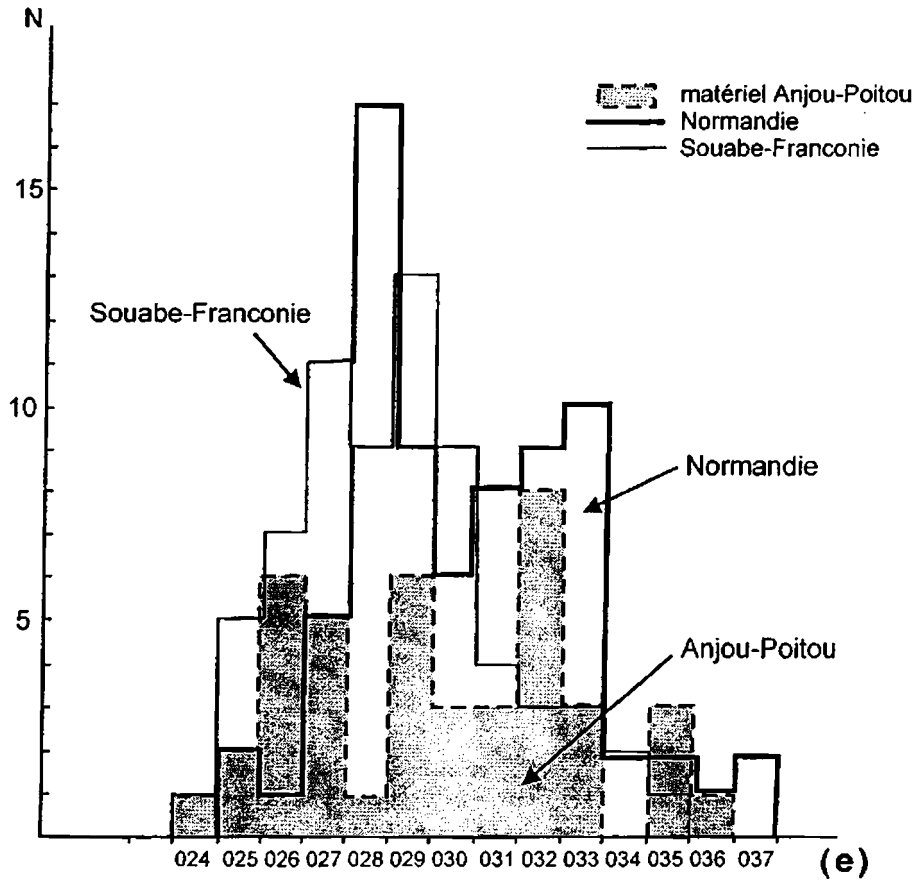


fig. 11: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) histogrammes de distribution comparée du paramètre (e) chez des populations non isochrones géographiquement différentes.

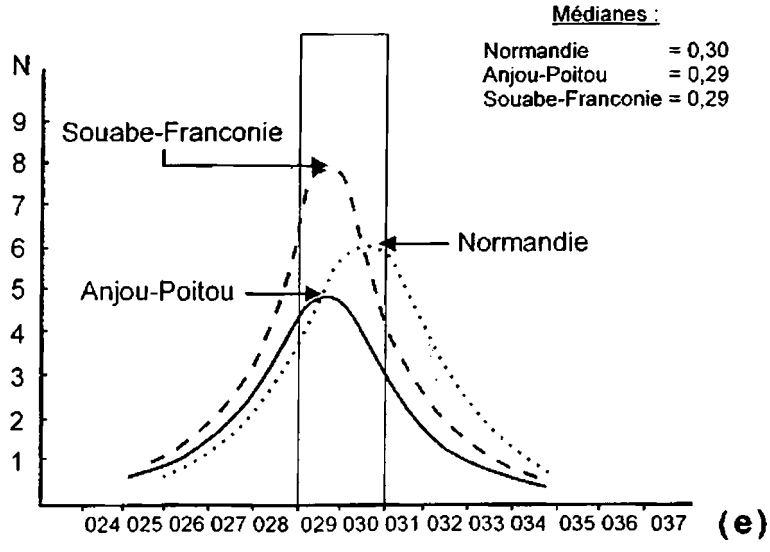


fig. 12: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) médianes comparées du paramètre (e) chez des populations non isochrones géographiquement différentes, (cf. fig. 11).

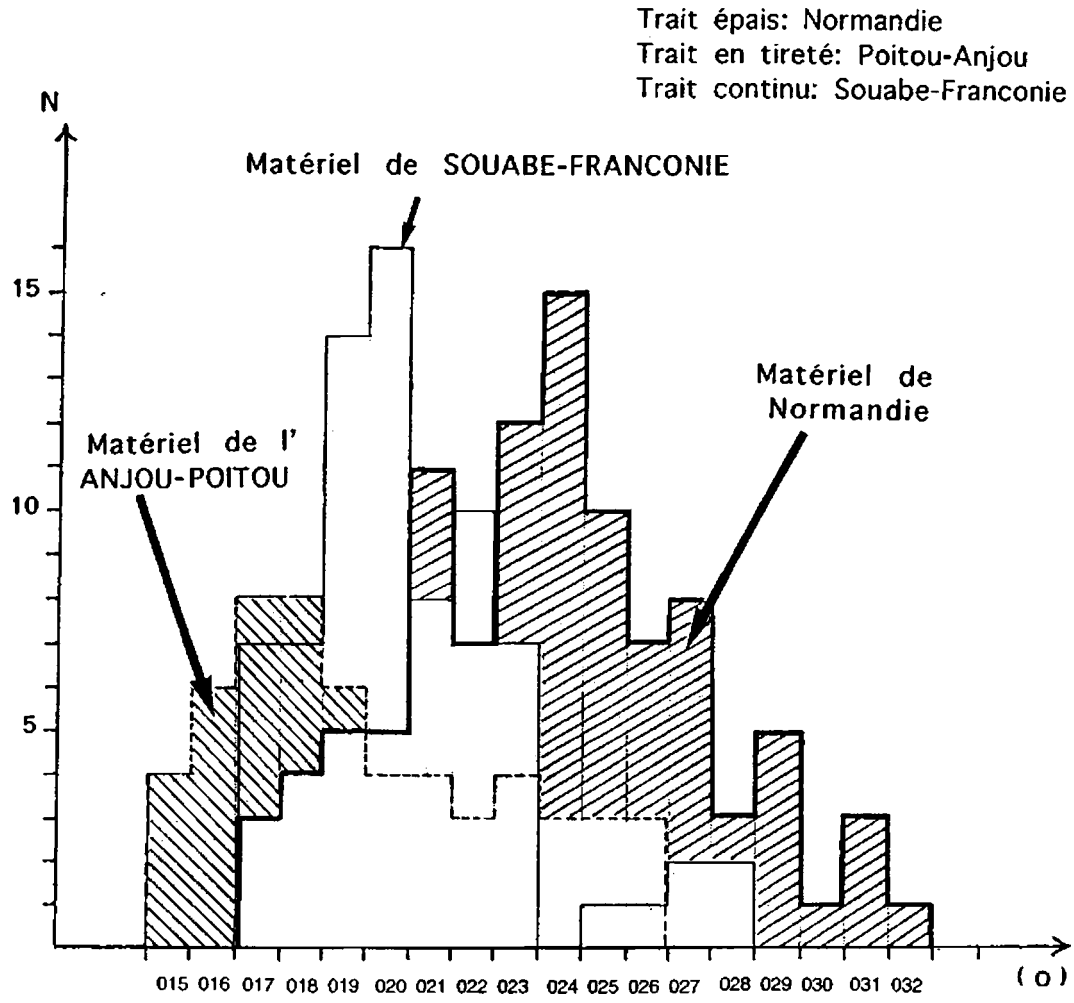


fig. 13: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) histogrammes de distribution comparée du paramètre (o) chez des populations non isochrones géographiquement différentes.

si on dispose toutefois de populations successives comportant suffisamment d'individus. Il est communément admis qu'une trentaine de mesures au minimum donnent une idée satisfaisante pour une comparaison entre deux lots d'individus.

Les histogrammes traduisent donc assez bien l'évolution morphologique concernant les variables H, E et O. Si on se réfère à ces trois paramètres numériques essentiels, on constate chez les Distichoceratinae une très faible dispersion de ces caractères y compris pour l'épaisseur (paramètre pourtant le plus variable qui peut changer de manière importante même chez les autres groupes d'ammonites à évolution morphologique faible (Hecticoceratinae par exemple).

Si on compare des populations (composées principalement de phragmocônes) de macroconques de *Distichoceras bicostatum* (Stahl) d'origine géographique différente, (fig. 11 à 13) nous pouvons mettre en évidence une très faible dispersion de l'épaisseur, alors que les biofaciès et probablement les milieux de vie sont très variés. Les histogrammes de répartition de e sont confondus, (fig. 11 ,) qu'il s'agisse de plate-formes carbonatées pour les formes de l'Ouest de la France et du Dijonnais) ou bien de faciès marneux à ammonites pyriteuses en Normandie et en Souabe-Franconie . Le matériel dijonnais, trop peu nombreux, n'est pas indiqué mais s'inscrit parfaitement dans l'ensemble des histogrammes figurés (Md =0,29). Nous avons calculé les médianes respectives (fig. 12): Normandie (Md =0,30), Souabe-Franconie et Ouest de la France (Md = 0,29); les histogrammes sont symétriques et pratiquement identiques. Le matériel normand montre cependant un léger décalage morphologique de l'épaisseur. Pour l'indice plus discriminant o , on constate des différences plus marquées chez les populations comparées et qui nous semblent plus significatives (fig. 13). Les formes de l'Ouest de la France se placent dans un pôle involute, les formes allemandes se situent dans un pôle semi-évolute: le matériel normand (semi-involute) est intermédiaire entre les deux. L'involution est un paramètre plus variable qui peut traduire une adaptation à des milieux différents ou bien une différence d'âge des populations. En effet le synchronisme de ces assemblages n'est pas rigoureusement identique (intervalle compris entre le sommet de l'horizon à Collotiformis jusqu'à celui à Lamberti). Ces différences ne peuvent donc être retenues dans une analyse biométrique de type bivariée stricte, mais peuvent indiquer des tendances évolutives à une plus grande échelle.

Une application des histogrammes est son utilisation pour illustrer le dimorphisme sexuel (Makowski, 1962 ; Cariou, 1980; Marchand, 1986; Bonnot, 1995). A ce titre il est intéressant d'étudier une population globale quasi-isochrone de Distichoceratinae (phragmocônes) de Normandie composée de macroconques *D. bicostatum* et de microconques *H. baugieri* , (fig. 14 à 16), (fig. 31). Les deux dimorphes apparaissent très bien dans les histogrammes des paramètres h et o , (fig. 14-15) sous forme d'ensembles significatifs et aisément séparables; trois classes (sur 17 à 19 classes, soit environ 16% du total) séparent les médianes. Au contraire l'histogramme correspondant à l'indice e est non significatif: la médiane est la même pour les deux dimorphes sexuels (Md =0,30 sur des courbes très symétriques, 80% des mesures portant sur 3 classes en moyenne, fig. 16).

Dans cette même population nous avons également cherché à mettre en évidence le dimorphisme pour les individus de très petite taille (phragmocônes de D< 16mm uniquement), et en particulier <u>l'intervalle de divergence morphologique</u> (idm) entre *Distichoceras* et *Horioceras* (fig. 17) qui est compris entre 11 et 13mm de diamètre. Le paramètre H possède un stade commun (mesuré de 6 à 11mm de diamètre chez les deux dimorphes). Puis on note l'apparition précoce de la divergence morphologique entre macroconque et microconque ce qui correspond chez *Horioceras* à la fin de la

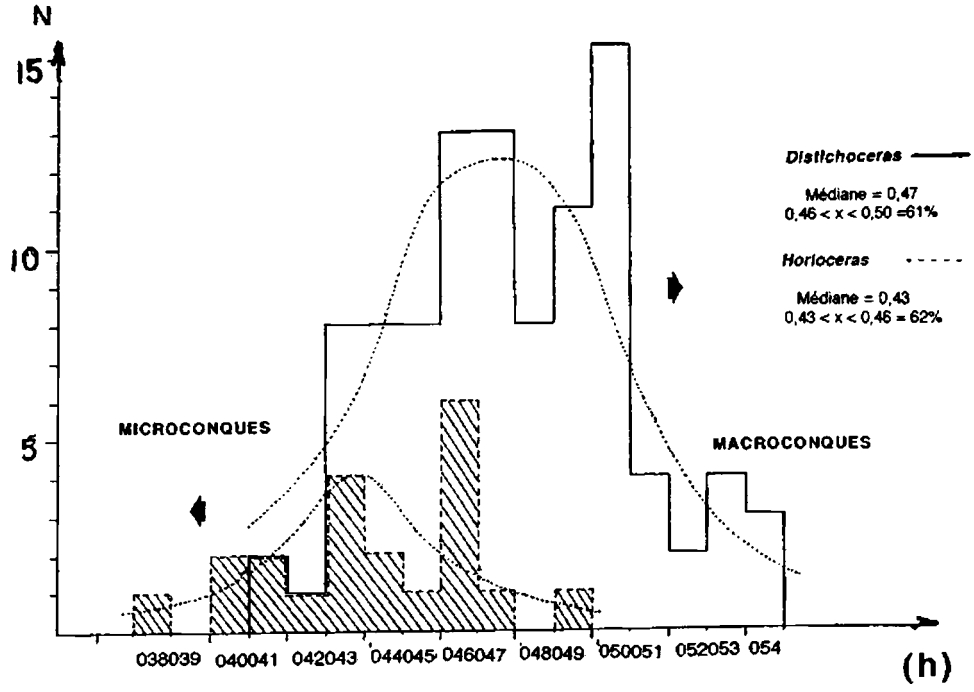


fig. 14: *Distichoceras bicostatum /Horioceras baugieri* histogrammes de distribution comparée du paramètre (h) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

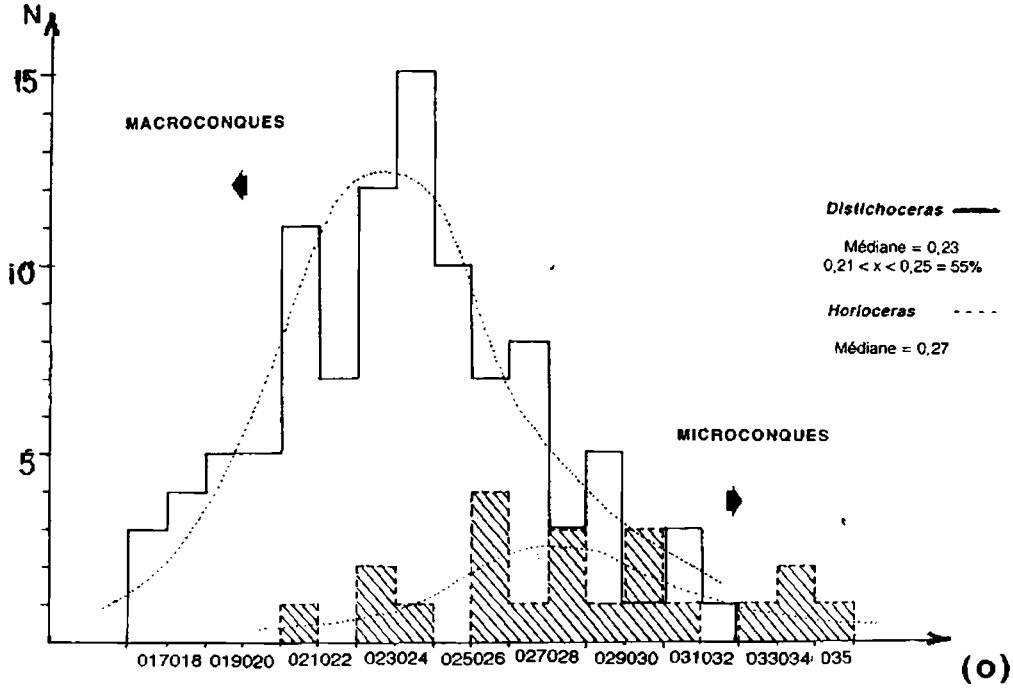


fig. 15: *Distichoceras bicostatum /Horioceras baugieri* histogrammes de distribution comparée du paramètre (o) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

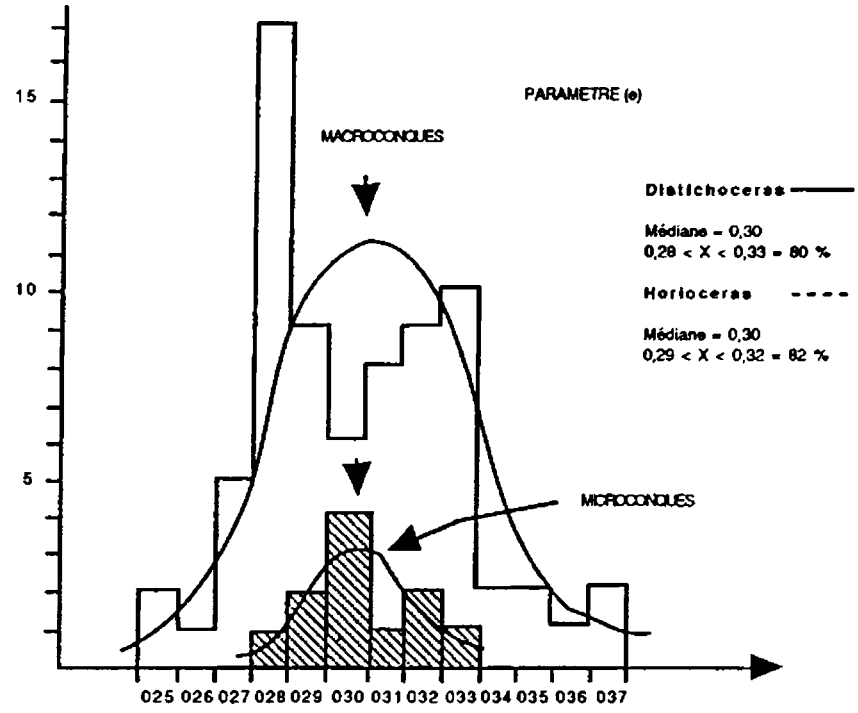


Fig. 16 : *Distichoceras bicostatum /Horioceras baugieri* histogrammes de distribution comparée du paramètre (e) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

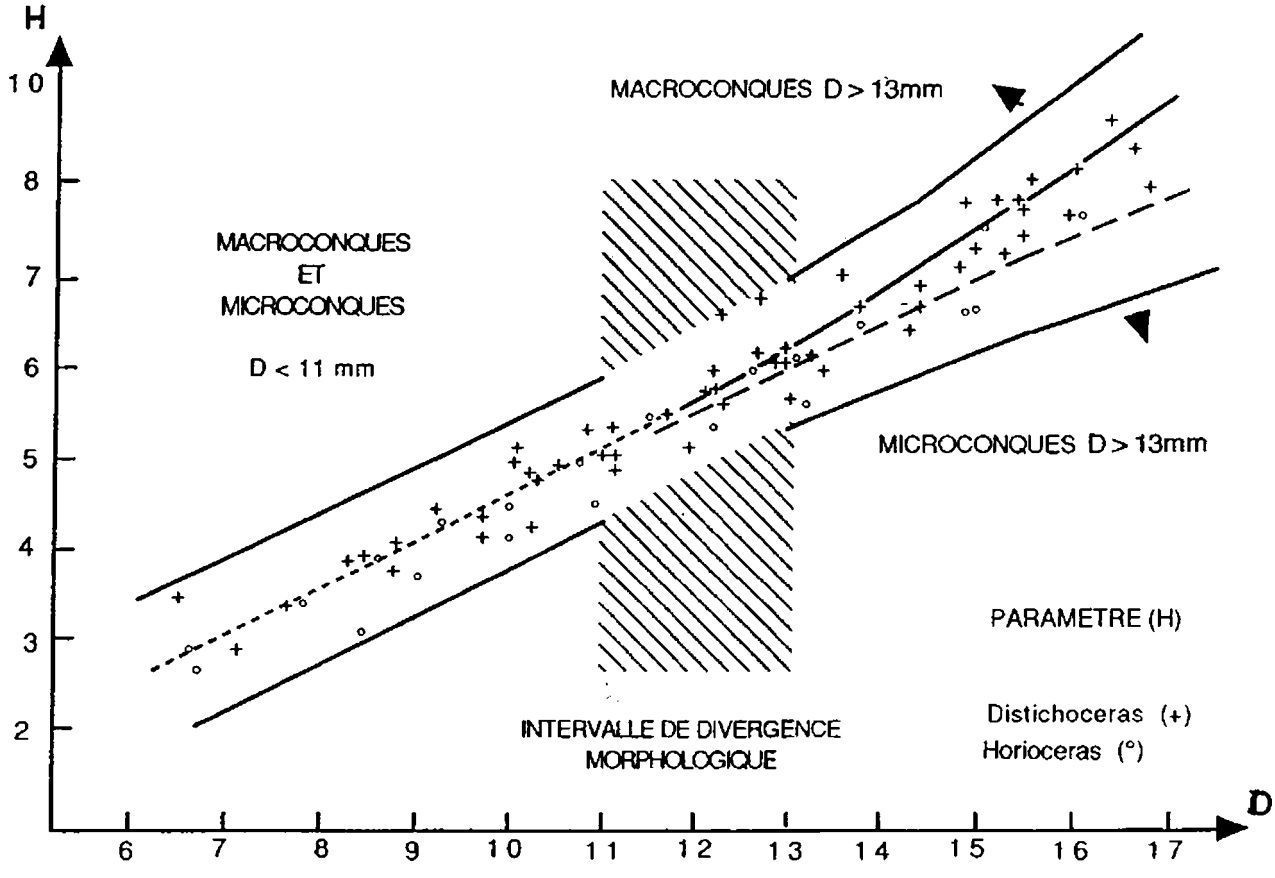


Fig. 17 : Intervalle de divergence morphologique (idm) chez une population isochrone de *D. bicostatum* (M) / *H. baugieri* (m), pour D< 17mm

croissance (allure des clavi) . Il est donc possible de séparer quantitativement les deux formes d'après cette valeur . Le stade juvénile de *Distichoceras* est un peu plus involute à petit diamètre (D < 15mm), que celui des *Horioceras* microconques correspondants, l'épaisseur étant la même dans les deux cas. Chez les Distichoceratinae on peut connaître le ratio (Macroconques/microconques) dès 15mm de diamètre alors que dans d'autres groupes d'ammonites il est généralement admis qu'il est souvent difficile voire impossible de distinguer les formes juvéniles des dimorphes sexuels. De plus nous n'avons pas pris en compte le caractère morphologique discriminant entre les deux formes, à savoir la présence d'une carène médiane chez *Distichoceras* qui apparait sensiblement au même diamètre que l'intervalle (idm).

On peut prendre comme assemblage isochrone de référence les Distichoceratinae du banc 10b de la coupe du Grand Breuil (horizon XII à Baylei du Callovien moyen) où coexistent les formes macroconques *Distichoceras quereilhaci* sp.nov., *Distichoceras* sp. et le microconque *Horioceras semseyi* Loczy, 1915 , (fig. 75). Une comparaison entre *D. quereilhaci* et *H. semseyi* montre que les droites de croissance et les histogrammes des indices h et o sont complémentaires et que seule une nette dispersion des valeurs de e apparait à la différence de l'histogramme correspondant du " couple *D. bicostatum / H. baugieri* ". Cela souligne la difficulté d'individualiser les paires dimorphiques chez les autres espèces de Distichoceratinae.

II-5 BIOZONATION

La biozonation adoptée dans ce travail pour l'étage Callovien est celle proposée au 3° Colloque international de stratigraphie du Jurassique, Poitiers 1991 , (Cariou & Hantzpergue coord.) et par le Groupe Français d'Etudes du Jurassique, (Thierry & *al.* 1997), à la suite des travaux de Cariou (1969, 1974, 1980, 1984), Cariou & *al.* (1971, 1991), Cariou & Hantzpergue,1988 , Marchand (1979, 1986). Pour les niveaux du Callovien inférieur et moyen nous suivons le découpage proposé par Cariou (1984, 1991) pour la province subméditerranéenne. Pour les niveaux du Callovien supérieur, nous avons adopté les divisions à l'échelle de la zone (zones à Athleta et à Lamberti) et de la sous-zone (respectivement sous-zones à Trezeense et Collotiformis pour la zone à Athleta et sous-zones à Poculum et Lamberti pour la zone à Lamberti) citées dans la Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen, (1997) complétées par Bonnot & Cariou (1999) pour l'horizon à Schroederi. En ce qui concerne les horizons proposés nous pensons qu'il serait possible dans l'avenir, comme le pensait à l'origine Cariou (1980, p. 23), d'affiner le découpage des horizons suivants (Trezeense/ Athleta et Collotiformis) grâce à la qualité du matériel ammonitique du secteur de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire) à la fois abondant et diversifié (Cariou, 1969). En effet, s'il est habituel de rencontrer de grandes concentrations d'ammonites dans les " faciès condensés" à oolithes ferrugineuses, la biozonation y est rendue néanmoins difficile faute d'un repérage stratigraphique précis d'ordre centimétrique. Ainsi les nombreuses figurations anciennes d'individus provenant de ces faciès et disponibles dans la littérature, sont souvent peu exploitables sur le plan biostratigraphique.

Une référence particulière a été donnée, avec un certain degré d'incertitude chronologique sur les équivalences absolues, pour les zones, sous-zones et horizons du Callovien supérieur du bassin de Souabe-Franconie d'où provient le riche matériel de Distichoceratinae mis à disposition par G. Dietl au Staadt Museum de Stuttgart. La biozonation adoptée pour ces niveaux est basée à la fois sur des faunes subboréales et d'origine téthysiennes, (Callomon & Dietl, 1990). En ce qui concerne le matériel autre que ces deux provenances, (Dijonnais et Normandie) nous nous conformons aux biozonations en usage dans ces diverses régions respectivement subméditerranéenne pour le Dijonnais et subboréale pour la Normandie. La biozonation indiquée couvre la durée d'existence de la sous-famille des Distichoceratinae, (fig. 18 et 19).

II/5/1 CALLOVIEN INFERIEUR

A.2 **Zone à Gracilis**: Zone caractérisée dans le Centre-Ouest de la France et en Anjou par des faunes typiquement téthysiennes: Macrocephalitinae, Oppeliidae, Perisphinctidae et Reineckeiinae, Tulitidae et Phlycticeratinae avec de rares migrants de la Province subboréale, les Kosmoceratinae. Les ammonites necto-bentho pélagiques (Landman & Geyssant, 1990) comme les Phylloceratidae sont très rares mais non absentes.

A.2.c **Sous-zone à Patina**: les familles précédentes se renouvellent et sont représentées par de nombreux individus notamment les Oppeliidae. Il s'y ajoute de nombreux *Indosphinctes* également bien représentés dans le domaine indo-malgache qui permettent des corrélations stratigraphiques fiables. C'est probablement dès le sommet de la sous-zone que se produit la divergence phylétique qui sera à l'origine de l'**individualisation des Distichoceratinae**.

II/5/2 CALLOVIEN MOYEN

B.1 **Zone à Anceps**: La zone se caractérise par l'épanouissement des Reineckeiinae (*Reineckeia* , *Rehmannia* et *Collotia*) et l'abondance des Oppeliidae (riche faune d'Hecticoceratinae avec *Zieteniceras* et *Chanasia* ainsi que l'émergence de la lignée-souche des Distichoceratinae, (sous-genre *Geminites* et trouvaille d'un exemplaire unique d' *Horioceras*). Les autres groupes sont encore bien représentés y compris les Kosmoceratinae. Des groupes plus discrets (Phlycticeratinae) se développent. Les Phylloceratidae sont encore représentés par de rares individus.

B.1.a **Sous-zone à Stuebeli**: elle contient une faune de Reineckeiinae de grande taille associée à des Pseudoperisphinctinae abondants (*Choffatia*). Les Macrocephalitinae disparaissent. La faune d'Hecticoceratinae est très diversifiée: *Chanasia, Zieteniceras* associée à des genres nouveaux (*Putealiceras* , *Rossiensiceras* , *Lunuloceras*).

B.1.a.1 **Horizon à Bannense**: Il renferme de nombreux Hecticoceratinae, notamment des *Chanasia* : *Ch. bannense* Elmi, *Ch.* gr.*hartmanni* (Zeiss). Ce dernier groupe pourrait être à l'origine des Distichoceratinae: *Geminites janus primus* Baloge & Cariou, présent à ce niveau comme un exemplaire d'*Horioceras* . *Zieteniceras* nombreux et diversifiés. Les *Indosphinctes* sont encore présents.

B.1.a.2 **Horizon à Turgidum**: les faunes sont voisines mis à part les *Indosphinctes* qui sont en voie de disparition; les autres groupes sont encore plus abondants et plus diversifiés spécifiquement. Les Kosmoceratinae sont bien représentés.

B.1.b **Sous-zone à Tyranniformis:** elle comprend de nombreux Reineckeiinae (*Reineckeia* , *Rehmannia* et *Collotia*). La faune comporte en outre des Pseudoperisphinctinae abondants (*Grossouvria*) et des Phlycticeratinae (*Phlycticeras* et *Oecoptychius*). Le genre-souche *Geminites* est représenté.

B.1.b.1 **Horizon à Blyensis**: les sous-familles précitées sont présentes associées à *Collotia multicostata* (Petitc.)). Le genre *Chanasia* est encore présent. *Geminites janus intermedius* Baloge & Cariou, s'individualise dès l'horizon à Blyensis.

B.1.b.2 **Horizon à Richei**: il est localement très riche et a fourni de nombreux Reineckeiinae et surtout des Pseudoperisphinctinae (*Choffafia, Grossouvria*, premiers *Flabellisphinctes*). *Geminites janus intermedius* persiste encore.

B.2 **Zone à Coronatum**: tous les grands groupes se renouvellent et se diversifient dans la zone, mais cette dernière est surtout caractérisée par l'apparition des *Erymnoceras* . Les Kosmoceratinae redeviennent plus rares. Le sous-genre *Geminites* est mieux représenté par des individus appartenant à l'espèce *janus*. L'émergence du genre *Distichoceras s.s.* s'effectue au sommet de la zone à Baylei.

B.2.a **Sous-zone à Baylei**: elle se caractérise par un grand développement des Pseudoperisphinctinae (*Flabellisphinctes*) et des Hecticoceratinae (*Lunuloceras, Brightia*). Le genre *Erymnoceras* et les premières Reineckeiinae bituberculées apparaissent. On trouve une nouvelle espèce de *Geminites* : *G. charreaui* Baloge & Cariou.

	Province subméditerranéenne		Allemagne province subboréale	
LAMBERTI	LAMBERTI	Paucicostatum Lamberti Praelamberti	Lamberti Distractum	LAMBERTI
	POCULUM	Schroederi (XX) Subtense (XIX) Nodulosum (XVIII)	Flexispinatum Entospina Megaloglobulus	HENRICI
ATHLETA	COLLOTI-FORMIS	Collotiformis (XVII) Piveteaui (XVI)	Punctulatum Prorsosinuatum Fraasi	SPINOSUM
	TREZEENSE	Athleta (XVb) Leckenbyi (XVa)	Evexa β Evexa α Complanatoides	PRONIAE
CORONATUM	ROTA	Rota (XIVa-b)	Berkhemeri Aculeatum	PHAEINUM
	LEUTHARDTI	Waageni (XIIIb) Leuthardti (XIIIa)		
	BAYLEI	Baylei (XII) Villanyensis (XI)		
ANCEPS	TYRANNI-FORMIS	Richei (Xb) Blyensis (Xa)		
	STUEBELI	Turgidum (IX) Bannense (VIII)		
	PATINA	Posterius (VIIb) Pamprouxensis Boginense (VIIa)		
Zones	Sous-zones	Horizons	Horizons	Sous-zones

Zones, sous-zones et horizons basés sur des Hecticoceratinae, Distichoceratinae et Taramelliceratinae

Fig. 18 Biozonation du Callovien moyen-supérieur
(Cariou, 1980; Thierry & al ., 1997, Bonnot & Cariou, 1998)

B.2.a.1 **Horizon à Villanyensis**: bien développé sur le versant nord du Bassin Aquitain; il comporte principalement des *Flabellisphinctes* (et leur équivalent microconque, les *Flabellia*) ainsi que les sous-familles précitées.

B.2.a.2 **Horizon à Baylei**: les *Erymnoceras* sont devenus abondants, associés à des Reineckeiinae dont certaines sont bituberculées (*Loczyceras*). Le processus de différenciation s'accentue chez les Distichoceratinae avec la présence du plus ancien *Distichoceras s.s.* .

B.2.b **Sous-zone à Leuthardti**: le genre *Erymnoceras* évolue (apparition du genre *Erymnocerites*). Les Reineckeiinae sont bien représentées au contraire des Hecticoceratinae. Chez les Distichoceratinae l'espèce-type *Geminites janus janus* devient relativement plus abondante, mais les *Distichoceras* sont encore peu fréquents.

B.2.b.1 **Horizon à Leuthardti**: assez nombreux *E. coronatum* (Brug.-d'Orb.), dont des formes de grande taille. On note l'apparition de l'espèce *Geminites janus janus* .

B.2.b.2 **Horizon à Waageni**: il comporte de très nombreuses *Choffatia* (*C. waageni* Teiss.) associées à des Hecticoceratinae de nouveau abondants. Cet horizon est particulièrement bien représenté à Montreuil-Bellay et ses environs; il a fourni l'essentiel des nombreux échantillons de *Geminites janus janus* en notre possession.

B.2.c **Sous-zone à Rota**: cette sous-zone est caractérisée par un important renouvellement des faunes d'ammonites. Des genres nouveaux apparaissent: *Pseudopeltoceras, Orionoides* . Le genre *Distichoceras* devient soudainement plus abondant au sommet de la sous-zone avec l'espèce *pasdejeuensis* . Les Reineckeiinae (*Loczyceras* et *Collotia*) et les Hecticoceratinae (*Sublunuloceras* et *Orbignyceras*) sont plus fréquents. Les Kosmoceratinae, après une éclipse dans la sous-zone précédente, sont de nouveau bien représentés.

L'horizon à Rota est lacunaire à l'échelle de la région; il n'est bien développé qu'à Pas-de-Jeu, d'après Cariou, mais il existe aussi à Montreuil-Bellay. Il convient de le restreindre au seul niveau où il y a absence des *Pseudopeltoceras* et des *Orionoides* . Les *Distichoceras s.s.* commencent à être plus nombreux et sont représentés principalement par de grandes formes à bord ombilical élevé, très différencié du groupe *pasdejeuensis* Gér.& Cont..

II/5/3 CALLOVIEN SUPERIEUR

Pour la suite de la biozonation au Callovien supérieur, nous avons adopté l'échelle proposée au Colloque de Poitiers (1991) qui modifie légèrement l'échelle régionale de Cariou (1984) notamment le passage Callovien moyen à supérieur. Nos travaux en cours permettront dans l'avenir de préciser le contenu paléontologique de quelques horizons et d'affiner l'échelle des biohorizons. Le net renouvellement des faunes qui était déjà amorçé dans les horizons précédents se poursuit avec une grande abondance des *Orionoides* et des *Pseudopeltoceras* à la base de la zone à Athleta et apparition de groupes nouveaux: Aspidoceratidae (*Peltoceras* , *Euaspidoceras*) et *Binatisphinctes* . Les grandes familles, comme les Reineckeinae vont commencer à décliner. Les Distichoceratinae et également les Kosmoceratinae vont connaître leur acmé avant de disparaître assez rapidement dans la zone à Lamberti. Par contre les Hecticoceratinae (*Orbignyceras* et *Sublunuloceras* de grande taille) sont abondants et diversifiés; *Phylloceras* et *Lytoceras* sont localement présents.

C.1 **Zone à Athleta**: elle est divisée en deux sous-zones: Trezeense (Cariou, 1969) et Collotiformis (Bourquin & Contini, 1969). La sous-zone à Trezeense est "condensée" mais remarquablement fossilifère dans le Nord des Deux-Sèvres et de la Vienne ainsi qu'à Montreuil-Bellay. Sur certaines coupes elle est relativement bien développée ce qui rend possible un découpage biostratigraphique plus fin. Les séries dijonnaises plus dilatées ont permis une subdivision en deux niveaux: horizon à Leckenbyi et horizon à Athleta (Bonnot, 1995 ; Groupe français d'Etudes du Jurassique, 1997). La sous-zone supérieure à Collotiformis, initialement subdivisée en trois horizons (Cariou, 1980), ne comporte plus que les deux premiers, l'horizon terminal à Nodulosum ayant été corrélé avec la base de la Zone à Lamberti (Cariou,1984; Cariou & *al.*, 1991).

C.1.a **Sous-zone à Trezeense** (équivalente de la sous-zone à Proniae de la province subboréale): elle renferme des Reineckeiinae (*Collotia* nombreuses), des Hecticoceratinae (*Orbignyceras, Sublunuloceras*), des *Orionoides* et des grands *Pseudopeltoceras* à la base. Distichoceratinae et Kosmoceratinae, composants accessoires de la faune ammonitique sont cependant très bien représentés. *Peltoceras* et *Binatisphinctes* apparaissent dans l'horizon à Athleta. De rares ammonites necto- pélagiques comme les *Phylloceras* ont été collectés.

C.1.a.1 **Horizon à Leckenbyi**: caractères négatifs dont l'extinction des *Erymnoceras* . Caractères positifs: présence d'*Orionoides* et *Pseudopeltoceras.* L'espèce *leckenbyi* , localisée à la base du banc 8 (= banc 3 *in* Cariou, 1980) de Montreuil-Bellay. Ce dernier niveau étant parfois lacunaire ou présentant des passages latéraux de faciès, est assez difficile à individualiser. Les *Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* et les formes microconques, *Horioceras* sont représentés dans l'horizon.

C.1.a.2 **Horizon à Athleta** : l'horizon, condensé dans le secteur d'étude, pourrait comprendre deux ensembles renfermant l'espèce indice *Orbignyceras trezeense* . Tous les groupes précités connaissent un grand développement, en particulier cette dernière espèce. *Peltoceras athleta s.s.* est bien localisée à la partie supérieure de cet ensemble avec de nombreux *Orionoides* à costulation grossière. L'espèce *Distichoceras albus* Baloge & Cariou est fréquente à ce niveau, associée aux premiers représentants de *D. complanatoides* (Quenst.) et de *D. bicostatum* (Stahl) et aux *Horioceras* microconques.

C.1.b **Sous-zone à Collotiformis** : les groupes précédents (*Collotia, Orbignyceras, Sublunuloceras,....*) se renouvellent spécifiquement. Les *Peltoceras* et aussi les *Reineckeia s.s.* commencent à décliner. Kosmoceratinae et Distichoceratinae sont des éléments accessoires mais néanmoins significatifs par leur relative abondance (jusqu'à 5% des faunes d'ammonites). Le sous-genre *Geminites* a disparu.

C.1.b.1 **Horizon à Pivetaui** : il se caractérise par un épanouissement des *Orionoides* . Chez les Reineckeiinae prédominent les *Collotia* . Les Oppeliidae (*Sublunuloceras, Brightia, Putealiceras* et *Paralcidia*) abondent; les *Peltoceras* sont fréquents. Les Distichoceratinae ne comportent désormais que des représentants appartenant aux espèces *bicostatum* et *complanatoides* .

C.1.b.2 **Horizon à Collotiformis** : il s'agit d'un niveau stratigraphique bien individualisé à Montreuil-Bellay avec une faune ammonitique très diversifiée. Un découpage biostratigraphique plus détaillé est certainement possible. La faune comporte des *Collotia*

bituberculées de très grande taille , des *Orionoides* très nombreux, des Oppeliidae (les genres *Sublunuloceras* et *Paralcidia* atteignent leur acmé). Les *Peltoceras* déclinent et le genre *Euaspidoceras* y fait son apparition. Les *Distichoceras* deviennent plus fréquents avec *D. bicostatum* et *D. complanatoides* , (cette dernière espèce est à son apogée). Les éléments subboréaux sont représentés: *Kosmoceras* , *Cadoceras* ainsi que de très rares *Pachyerymnoceras* subtéthysiens. On trouve aussi quelques *Phylloceras* et *Lytoceras* .

C.2 **Zone à Lamberti**: cette zone correspond aux derniers niveaux calloviens observés dans l'Ouest de la France (Anjou et Poitou). La biostratigraphie a été longtemps basée sur les faunes ammonitiques du domaine subboréal (Normandie, Grande-Bretagne), dont les éléments sont présents dans notre secteur d'étude comme population accessoire. La sous-zone basale à Poculum (Cariou, 1980) possède un nouveau contenu faunique différent avec des taxons d'affinités subméditerranéennes. Les échelles biostratigraphiques sont donc assez différentes, mais de bonnes corrélations sont rendues possibles par l'existence d' aires de recouvrement des domaines téthysien et boréal, (en particulier la région de Montreuil-Bellay où les faunes sont abondantes).

C.2.a **Sous-zone à Poculum** (équivalent de la sous-zone à Henrici, Callomon, 1964). Dans un ensemble dominé par les Oppeliidae, Perisphinctidae et les Aspidoceratidae, apparaissent des formes subboréales relativement fréquentes (premiers *Quenstedtoceras*) ainsi que les *Pachyceras* ; les Kosmoceratinae et les Distichoceratinae subsistent.

C.2.a.1 **Horizon à Nodulosum** : il se caractérise parfaitement par le morphotype *Distichoceras bicostatum nodulosum* (Quenst.) représenté par d'assez nombreux spécimens en Vendée et à Montreuil-Bellay. *D. bicostatum bicostatum* accompagne les tout derniers *D. complanatoides* . La faune est surtout riche en Oppeliidae (Hecticoceratinae variés dont certains sont nouveaux (*Pseudobrightia*); les Pseudoperisphinctinae et les Kosmoceratinae connaissent un grand développement. Les Reineckeiinae deviennent très rares.

C.2.a. **Horizon à Subtense**: l' horizon comporte des Hecticoceratinae, des Peltoceratinae, des *Euaspidoceras* et des *Orionoides* encore abondants. De rares *Distichoceras* du groupe *bicostatum* persistent. Les formes subboréales sont abondantes dont *Quenstedtoceras* gr. *henrici* Douv.

C.2.a.3 **Horizon à Schroederi** (Bonnot, 1996, 1999 , = horizon à "Athletoides", Cariou, 1980): l' horizon n'a pas été détaillé dans le secteur d'étude: il comporte une faune spéciale de Perisphinctidae ainsi que des éléments de la faune de l'horizon précédent. *D. bicostatum* y est encore présent. Les formes subboréales sont fréquentes (*Kosmoceras* et *Quenstedtoceras*); *Pachyceras* est encore présent.

C.2.b **Sous-zone à Lamberti** (Callomon, 1964): alors qu' il était admis jusqu'à ce jour une lacune quasi générale des dépôts de la sous-zone dans le Poitou (Cariou, 1980), nous avons pu montrer l'existence de cette sous-zone. Dans le domaine vendéen, les niveaux oolithiques du Callovien supérieur sont souvent condensés à ce niveau et montrent de nombreuses lacunes. Au dessus des faciès carbonatés de la sous-zone à Poculum, l'Oxfordien basal est, le plus souvent, directement superposé. Dans certains secteurs (région de Niort) l'Oxfordien inférieur (marnes à ammonites pyriteuses) recouvre le Callovien supérieur souvent incomplet. Pour résumer le Callovien

supérieur terminal (zone à Lamberti) est fréquemment réduit: toutefois ce type d'environnement sédimentaire à oolithes ferrugineuses reste favorable à la présence de flaques sédimentaires de dimensions restreintes où peuvent être conservées des faunes postérieures à l'horizon à Schroederi soit sous forme de niveaux condensés soit sous forme de niveaux de remaniements. Dans le premier cas on peut citer la région de Craon où, sur une aire restreinte, ont été récoltées les espèces indices des horizons à Lamberti et à Paucicostatum accompagnées par *Distichoceras bicostatum* , dernière espèce de Distichoceratinae. Dans notre secteur d'étude, la sous-famille disparait dans cette sous-zone). Dans les niveaux de remaniements du sommet de la carrière du Grand-Breuil, (fig. 32) ont été trouvées, entre autres, des espèces de la sous-zone à Lamberti (également associées à *Distichoceras bicostatum*).

III STRATIGRAPHIE GENERALE

III-1 CADRE GENERAL DES GISEMENTS CALLOVIENS DU CENTRE-OUEST DE LA FRANCE

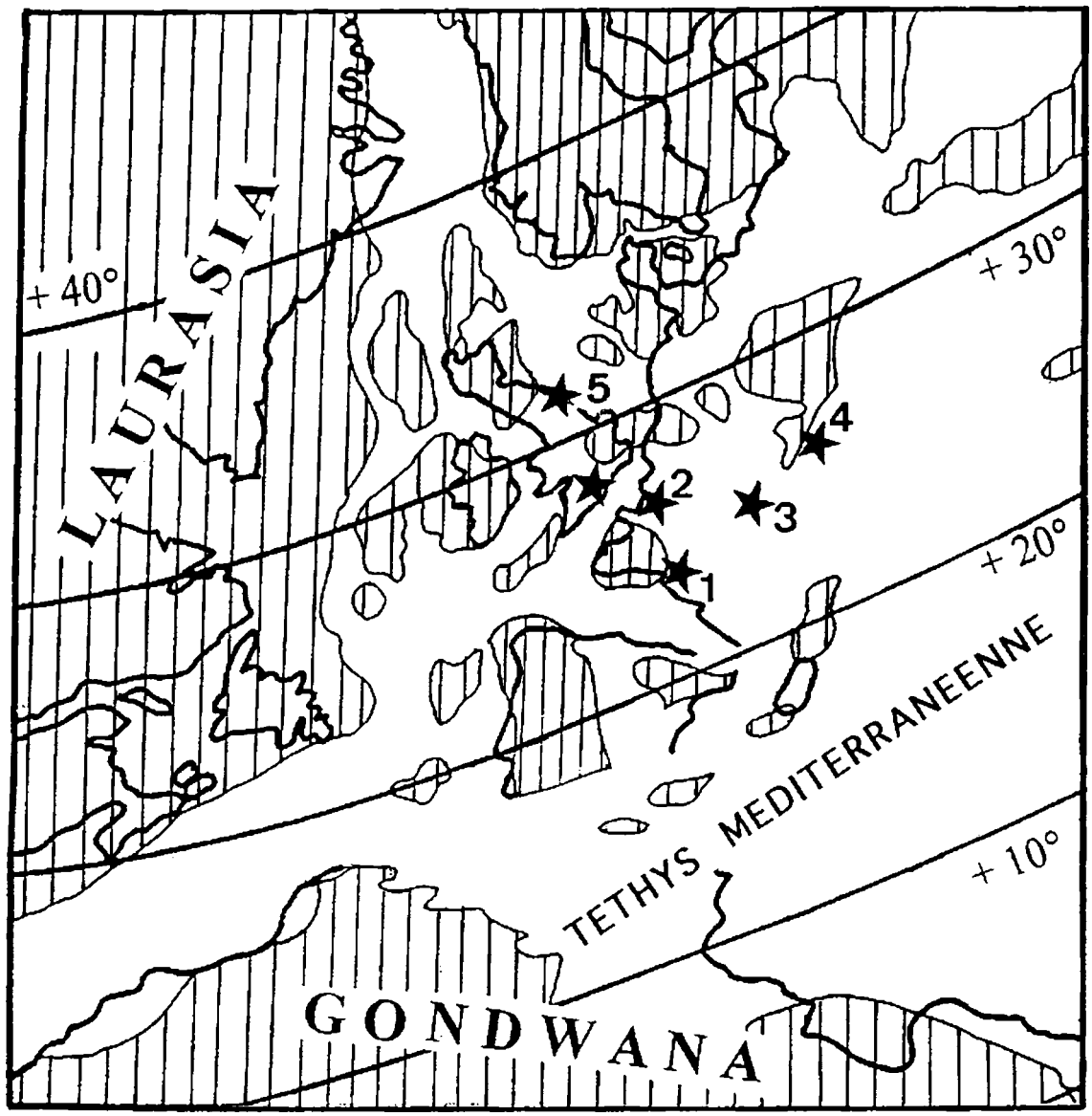
III/1/1 CADRE GEOMORPHOLOGIQUE:

Le secteur d'étude correspond aux anciennes provinces du Poitou et du Sud de l'Anjou (région de Montreuil-Bellay). Le trait structural majeur est l'existence d'un seuil géographique et géologique, le seuil du Poitou (altitude 140m en moyenne) de direction armoricaine séparant des zones d'altitudes plus élevées, à l'Ouest le massif vendéen, prolongement oriental de la Terre Armoricaine, et, à l'Est, le Massif Central qui représentent le socle ancien. De part et d'autre du seuil proprement dit, se situe au Nord-Est l'extrémité sud occidentale du Bassin de Paris et au Sud-Ouest, la bordure septentrionale du Bassin aquitain.

Au point de vue hydrographique le seuil du Poitou est une ligne de partage entre le réseau tributaire de la Loire (Vienne, Clain, Creuse et Thouet) et celui du littoral atlantique (Charente et Sèvre Niortaise). Sur le plan géomorphologique le seuil du Poitou correspond à une suite de plateaux calcaires résistants (principalement le Jurassique moyen) sur lesquels sont superposés des niveaux les niveaux plus tendres marno-calcaires du Jurassique supérieur (Oxfordien et Kimméridgien basal). Au Nord du seuil on observe une cuesta crétacée d'âge turonien (faciès " tuffeau ") avec des buttes témoins. Au Sud du seuil le Jurassique supérieur se présente sous un faciès voisin mais plus développé: plusieurs barres carbonatées (Oxfordien supérieur par exemple) forment des reliefs plus ou moins marqués dans le paysage. L'ensemble de la région étudiée a été recouvert par une série d'altérites (Sidérolithique des auteurs) à partir du Cénozoïque jusqu'à l'Actuel, d'importance variable qui masquent souvent les terrains géologiques.

III/1/2 CADRE GEOLOGIQUE DES GISEMENTS:

Le seuil du Poitou a joué un rôle de détroit et de haut-fond à plusieurs époques depuis le Lias inférieur et moyen qui sont représentés par des faciès différents (séquence confinée pour le Lias inférieur et séquence très détritique pour le Pliensbachien supérieur). La région subit un ennoyage généralisé au Toarcien à la suite d'une importante variation eustatique. A partir de l'Aalénien le seuil du Poitou va jouer le rôle de seuil géologique, haut-fond permanent associé à des régimes de barrière sur l'axe du seuil (secteur à l'Est de Poitiers) et intégré à la Plateforme Centrale (GFEJ, 1980). Les assises bajociennes, bathoniennes et pour une part calloviennes sont représentées autour de cette dernière ville sous forme de calcaires massifs pétrographiquement variés (niveaux à silex) admettant diverses intercalations oolithiques. L'étage Callovien qui nous intéresse ici, est plus développé extérieurement à l'axe du seuil, globalement sur une centaine de kilomètres de longueur. Sur le versant parisien l'influence de la transgression majeure du Crétacé (Cénomano-Turonien) se fait sentir depuis le Nord de Poitiers jusqu'à Montreuil-Bellay et réduit fortement la marge d'affleurement de sorte qu'un peu au Nord de cette ville le Crétacé supérieur recouvre directement le socle. Sur le seuil même et en règle



Reconstitutions d' après DERCOURT & al., 1993; 1 à 5 Secteurs géographiques : ★

1 = ANJOU et POITOU (Ouest de la France), 2 : NORMANDIE
3 = DIJONNAIS, 4 = SOUABE-FRANCONIE, 5 = GRANDE-BRETAGNE (in litteris)

Terres émergées Domaine marin

Fig. 20 Situation paléogéographique du matériel étudié
(Callovien de l'Europe occidentale)

générale sur la bordure aquitaine, le Callovien est bien représenté mais est souvent masqué par un épais recouvrement cénozoïque.

Une fracturation importante donne un style tectonique cassant avec des compartiments surélevés (Champagné Saint Hilaire, Montalembert et Ligugé) ou affaissés (graben de Saint Maixent, synclinal de Lezay-Avon). On notera que sur le versant sud les conditions d'affleurement sont meilleures en raison d'une fracturation importante de direction armoricaine qui a suivi les phases compressives de la tectonique pyrénéo-alpine. Le Callovien affleure plus sur la bordure aquitaine, dépassant 150 kilomètres depuis le littoral atlantique (le Grouin du Cou), la région de Niort et vers l'est jusque vers La Rochefoucauld.

De nombreux auteurs se sont intéressés au Callovien du Centre-Ouest de la France, étage particulièrement fossilifère de la série mésozoïque régionale; d'Orbigny (1842-1851) cite divers fossiles de l'étage dans la Paléontologie Française et créé plusieurs espèces à partir du matériel de la région. Par la suite les auteurs régionaux s'attacheront soit à étudier quelques coupes locales soit à présenter des synthèses partielles de l'étage. Parmi les auteurs les plus importants, on peut citer: Le Touzé de Longuemar (1870), Rolland (1885), Toucas (1885), Fournier (1887), de Grossouvre (1885,1891, 1921), Glangeaud (1895), Welsch (1903), Petitclerc (1915), Couffon (1919), Boone (1924), Gérard & Contaut (1936) et Cariou (1980). Les travaux des deux derniers auteurs qui traitent de la sous-famille des Distichoceratinae respectivement sur le plan des figurations et de la distribution nous serviront de référence sur le plan paléontologique et biostratigraphique.

Les conditions actuelles d'étude de l'étage Callovien sont restreintes en raison des conditions géographiques naturelles (paysage bocager, géomorphologie tabulaire, nature pédologique des sols). D'autre part l'industrie extractive des matériaux de construction qui était encore développée il y a une cinquantaine d'années et qui exploitait, entre autres, les assises calloviennes, est devenue quasi inexistante. Les nombreuses carrières anciennes sont présentement abandonnées ou comblées de sorte que les coupes actuelles ne concernent que des affleurements temporaires de faible développement (travaux publics ou fondations d'édifices) ainsi que quelques récoltes partielles en champ. Une fouille paléontologique entreprise depuis plusieurs années sur le site de Montreuil-Bellay ainsi que la reprise d'affleurements anciens (carrière du Grand Breuil, secteur de Rouillé) encore accessibles, a permis la récolte de nombreux Distichoceratinae.

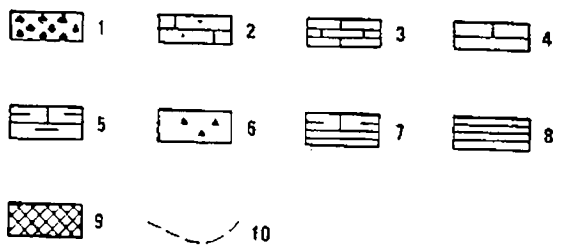
III/1/3 CADRE PALEOGEOGRAPHIQUE REGIONAL:

Sur le plan paléogéographique général le secteur étudié appartient aux marges continentales de l'Ouest européen et se situe entre la marge armoricaine et une plateforme centrale qui joue, selon les époques, un rôle de haut-fond (F ig. 1). Au Callovien sur le plan régional (Centre-Ouest de la France) on observe trois domaines paléogéographiques différents (Fig. 1a):

- domaine pictave: zone de haut-fond (centrée sur le Massif Central actuel) avec des sédiments de haute énergie (calcaires oolithiques et bioclastiques du Callovien inférieur et moyen). Ces dépôts sont riches en éléments benthiques (lamellibranhes, gastéropodes). Au Callovien supérieur cette zone est envahie par une transgression importante.

- domaine vendéo-charentais: c'est une zone externe par rapport à la précédente, plus profonde à sédiments marno-calcaires et à faunes pélagiques. On distingue nettement deux aires paléogéographiques, du Nord vers le Sud:

LEGENDE DES CARTES PALEOGEOGRAPHIQUES



1. calcaires bioclastiques, oolithiques ou oncholitiques ; 2. calcaires ; 3. calcaires sublithographiques ; 4. calcaires faiblement argileux ; 5. calcaires plus argileux ; 6. calcaires argileux à oolithes ferrugineuses ; 7. alternance de calcaires argileux et de marnes ; 8. marnes ; 9. zone de lacune sédimentaire ; 10. contours supposés

A: horizon à Rota
B: horizon à Trezeense
C: sous-zone à Collotiformis
D: zone à Lamberti

A: Angoulême
CH: Chatellerault
FC: Fontenay le Comte
MB: Montreuil-Bellay
SM: Saint-Maixent
N: Niort
P: Poitiers
RO: Rochefort
RU: Ruffec

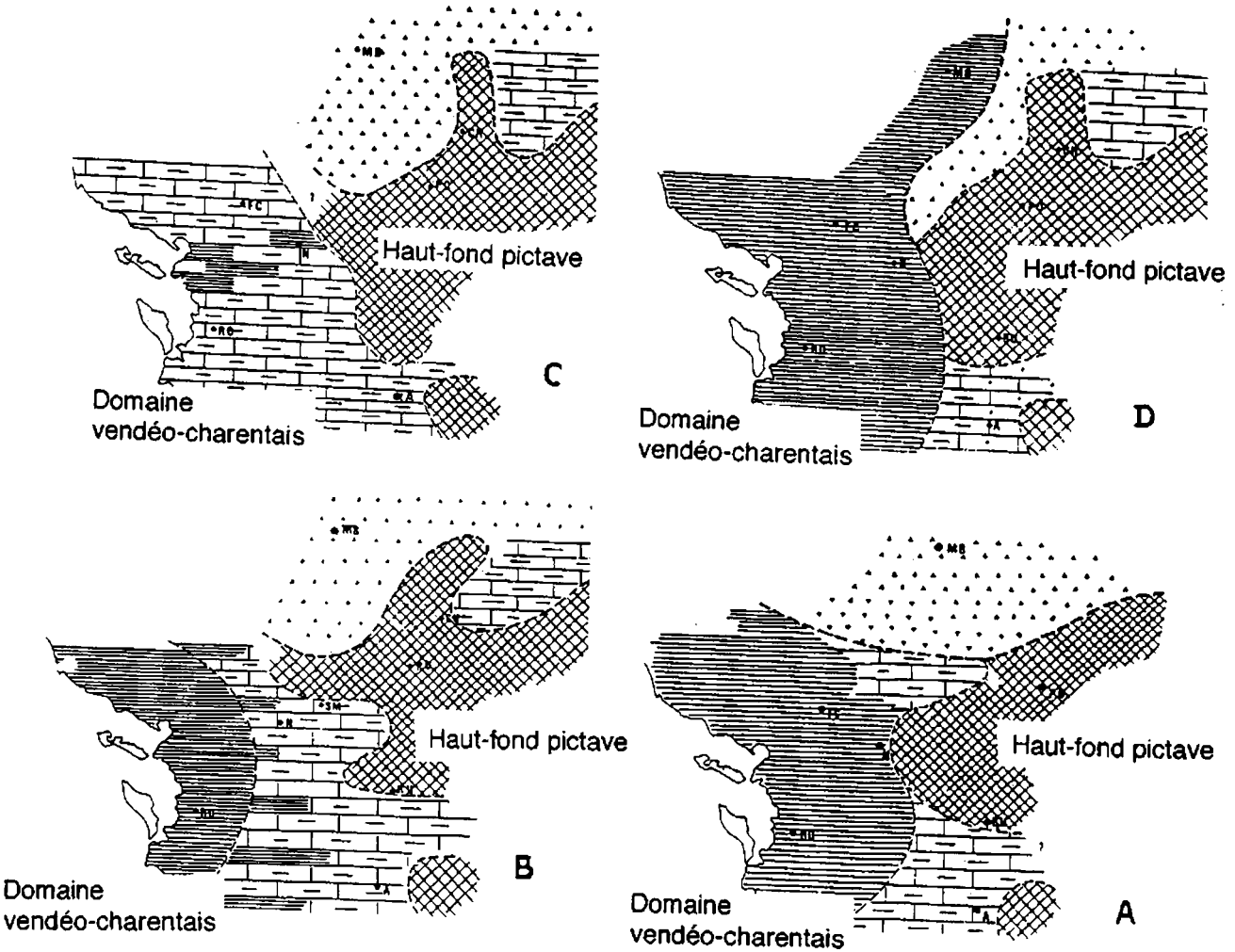


Fig. 21 Paléogéographie du Callovien moyen-supérieur du Centre-Ouest de la France (*in* Cariou, 1980)

- domaine vendéen: secteur relativement stable au cours du Callovien (notamment au Callovien supérieur) qui enregistre bien les fluctuations eustatiques. C'est le siège de la sédimentation des calcaires à oolithes ferrugineuses qui correspondent à une zone de profondeur moyenne en domaine océanique avec des faunes necto-benthiques prédominantes (ammonites fréquentes).

- domaine charentais sur le versant aquitain: c'est une zone plus profonde et instable au Callovien en raison de phases distensives qui sont liées à l'ouverture de l'océan atlantique central. Cette influence tectonique provoque la mise en place de blocs basculés de plus en plus profonds en direction du Sud-Ouest. Les faunes sont alors necto-pélagiques (Ammonites, Bélemnites et Nautiles); elles contiennent de nombreux *zoophycos* qui caractérisent un environnement un peu plus profond que le précédent.

Au Callovien moyen terminal (horizon à Rota) et pendant le Callovien supérieur l'analyse des cortèges de bas niveau marin et de haut niveau marin (cycles eustatiques Ca.4-5) permettent de préciser les modalités de la phase trangressive et, par conséquent, de détailler la paléogéographie du secteur étudié.

III/1/4 CADRE STRATIGRAPHIQUE REGIONAL

Dans la synthèse stratigraphique proposée par Cariou (1980), l'auteur met en évidence trois séquences lithoclinales de plateforme externe superposées au Bathonien lui-même très incomplet au sommet de l'étage. Ce dernier montre une réduction quasi générale mais non totale du Bathonien supérieur (présence d' *Epistrenoceras histricoides* (Roll.) et d' *Oxycerites orbis* (Gieb.) à Montreuil-Bellay). En conséquence sur les profils étudiés la discontinuité majeure fini-bathonienne est diachrone à l'échelle régionale.

Dans la séquence inférieure (séquence A: biohorizons I à X, *i.d.* Callovien inférieur et base du Callovien moyen), on constate que le Callovien basal (horizon I à Bullatus) est très irrégulièrement développé et souvent absent. Il se présente sous un faciès condensé à oolithes ferrugineuses en Vendée littorale et à Benet (région de Niort) et sous un faciès calcaire fin (biomicrites) au Sud de Poitiers. Ce biohorizon est absent au Nord du seuil du Poitou. Les horizons suivants (II à X) ont une répartition spatiale plus large et sont mieux représentés le plus souvent de part et d'autre de l'axe du seuil. Deux domaines de sédimentation sont alors bien individualisés. Vers l'Ouest sur le littoral atlantique (domaine vendéo-charentais) on observe une sédimentation dilatée de plateforme externe (distale ou plus proximale), sous forme de calcaires fins (biomicrite), plus argileux sur le littoral ou bien un faciès condensé de calcaires plus ou moins détritiques à oolithes ferrugineuses, centré sur la bordure orientale du massif vendéen au Nord du haut-fond pictave. Sur ce haut-fond (à l'Est de Poitiers), une sédimentation carbonatée à haute énergie (calcaire oolithique et pisolithique de Lavoux) fait suite à celle du Bathonien. Localement ce schéma admet certaines lacunes sédimentaires à l'aplomb des failles armoricaines et des blocs surélevés; ces dernières sont situées à la fin de la séquence. Des Distichoceratinae (*Geminites, Horioceras*) sont connus à partir de l'horizon VIII dans le domaine vendéo-charentais.

Dans la séquence moyenne (séquence B: biohorizons XI-XIII, Callovien moyen *pro parte*), les faciès décrits précédemment se poursuivent. Dans l'ensemble du domaine vendéo-charentais les

séries deviennent épaisses; elles sont formées de calcaires fins parfois lithographiques au Sud de Poitiers avec développement de niveaux argileux vers l'Ouest (région de Pamproux) et en Vendée littorale. Sur la bordure orientale du massif vendéen les oolithes ferrugineuses prédominent. Les calcaires à oolithes ferrugineuses sont toutefois moins détritiques que précédemment; ils affleurent bien de Craon à Montreuil-Bellay. Sur le haut-fond pictave cette série carbonatée à oolithes ferrugineuses se poursuit jusqu'à l'horizon XIII à Waageni. Une discontinuité sédimentaire post-Waageni est assez générale au sommet de cet horizon qui peut éventuellement manquer localement. Les Distichoceratinae, devenus plus nombreux à partir de cette époque, se répartissent indifféremment dans les deux domaines; les faciès à oolithes ferrugineuses (gisements de concentration) étant plus favorables à la concentration des faunes et par la même plus riches en Distichoceratinae (*Geminites, Distichoceras s.s.* et *Horioceras*).

Séquence supérieure (<u>séquence C</u>: Callovien moyen terminal (horizons XIV) à Callovien supérieur *pro parte* (horizons XV à XX). Les zones où la séquence (et plus généralement le Callovien supérieur) est bien représentée sont identiques aux précédentes. Domaine sud-vendéen depuis le littoral atlantique jusqu'à Niort avec des faciès de plateforme externe largement ouverte (prédominance des faciès argileux, pôle distal); puis vers l'Est la série devient plus carbonatée (pôle proximal). Sur la marge orientale du massif vendéen (Montreuil-Bellay), persistance des faciès à oolithes ferrugineuses dans l'horizon à Trezeense puis sédimentation plus diversifiée (calcaire ou argileuse) dans les horizons sus-jacents (sous zone à Collotiformis et base de la zone à Lamberti).

Il est intéressant de détailler par horizons ces niveaux qui ont fourni par ailleurs, l'essentiel des faunes de Distichoceratinae.

<u>Callovien moyen terminal, horizon XIV à Rota</u>: du littoral atlantique à Niort: marnes bleues à grises assez épaisses admettant de fines intercalations de calcaires micritiques; les faciès sont plus calcaires vers l'Est, entre Niort et Ruffec. Ils deviennent de nouveau plus argilo-marneux depuis cette ville jusqu'à La Rochefoucauld. Des *Distichoceras* du groupe *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) sont connus dans ces niveaux en Vendée (Lairoux). Sur le bord nord du seuil du Poitou, l'horizon est très réduit, localement absent: il semble assez bien représenté à Pas de Jeu et à Montreuil-Bellay. Cet horizon correspond au début d'un cortège transgressif de haut niveau marin (Marchand & *al.* 1997).

<u>sous-zone à Trezeense</u> (biohorizons XV*a/b*): dans le domaine atlantique la sédimentation est toujours argileuse mais devient plus diversifiée avec l'apparition de calcaires argileux. Ces derniers envahissent la série et on observe des calcaires fins argileux en bancs métriques; ces calcaires sont tronqués par une importante discontinuité à l'aplomb du haut fond pictave. Vers le Sud, (région de Ruffec) un épaisse série argilo-calcaire se met en place avec le développement de la tendance transgressive de l'horizon XIV. En domaine vendéen la sédimentation est devenue argilo-calcaire traduisant une brusque variation du niveau marin. Vers Montreuil-Bellay des calcaires marneux fins à oolithes ferrugineuses d'un nouveau type, très riches en Distichoceratinae sont subordonnés à des marnes montrant ainsi un net approfondissement du fond marin. Des éléments necto-pélagiques apparaissent: Lytoceratinae, Phylloceratinae et Globigerinidae. Dans d'autres secteurs (Craon, La Grimaudière) des faciès calcaires peu épais à oolithes ferrugineuses perdurent. Sur le haut-fond pictave il y a absence de sédimentation, (fig. 21).

sous-zone à Collotiformis (horizons XVI-XVII): la sous-zone est également très diversifiée sur le plan lithologique. Sur le littoral atlantique on constate une permanence des faciès précédents surtout argilo-calcaires assez épais; localement la série est, soit plutôt marneuse (littoral atlantique), soit plus calcaire (Velluire). Vers Niort la sédimentation est de nouveau épaisse et argileuse.

Sur le haut-fond pictave la lacune de sédimentation se continue et la séquence supérieure C se termine par une surface durcie, taraudée et fortement bioturbée. C'est le niveau " conglomératique" des anciens auteurs, à éléments remaniés du Callovien supérieur *s.l.* et de l'Oxfordien inférieur , (coupes de Pamproux, Le Grand Breuil).

Sur le massif vendéen (de Pas de Jeu à Doux) on peut différencier deux zones de sédimentation à prédominance carbonatée; calcaires peu épais (de l'ordre du mètre), argileux et ferrugineux plus ou moins compacts à oolithes ferrugineuses moins fréquentes que précédemment et renfermant des fossiles des horizons XVI et XVII. A Montreuil-Bellay la sous-zone à Collotiformis est assez développée: calcaires gris argileux en plaquettes localement appelés "platins". Ce sont des sédiments de plateforme externe riches en céphalopodes et en Globigerinidae qui confirment le phénomène transgressif de haut niveau marin dans cette sous-zone. Cette dernière est, avec la sous-zone à Trezeense, la plus riche en Distichoceratinae.

zone à Lamberti: cette zone n'est pas très développée dans le Centre-Ouest de la France mais s'avère toutefois plus complète même en milieu condensé (faciès à oolithes ferrugineuses) que précédemment admis. La sous-zone basale à Poculum peut être assez bien caractérisée à la périphérie du haut-fond pictave.

Sur le littoral vendéen l'horizon XVIII à Nodulosum est bien individualisé par un banc de calcaire dur, noduleux assez riche en *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* (coupe du Grouin du Cou). Une sédimentation argilo-calcaire recouvre ce niveau dès l'horizon suivant à Subtense: marnes épaisses à l'Ouest dans le bassin vendéo-charentais et calcaires massifs à l'Est vers Angoulême,

Des éléments de datation très précis manquent pour détailler dans le secteur d'étude les horizons terminaux à Praelamberti, Lamberti et Paucicostatum (c'est à dire post-Schroederi en première approche) de la zone à Lamberti bien que l'espèce indice ait été assez souvent citée par les anciens auteurs. Cette remarque rejoint l'opinion de Cariou (1980) qui avait constaté une importante lacune de sédimentation à partir de ce niveau. La présence de divers fossiles appartenant aux horizons précités non seulement dans le bassin vendéo-charentais mais également dans la région de Craon incite à envisager un ensemble à taux de sédimentation réduit avec de fréquentes lacunes d'érosion mais pas forcément une lacune généralisée de dépôt.

Fig. 22 Légende des coupes géologiques

III-2 COUPES GEOLOGIQUES ETUDIEES

Les coupes analysées seront présentées selon leur disposition géographique en partant du Nord du secteur d'étude vers le Sud et divisées en sept zones (fig. 2 et 3): zone 1: Montreuil-Bellay (Maine et Loire), (la localité et ses environs), zones 2 à 4: bordure orientale du massif vendéen (régions de Pas-de-Jeu, Saint-Jouin-de-Marnes, Doux et Craon , départements de la Vienne et des Deux-Sèvres), zones 5-6: le versant Sud du seuil du Poitou (régions de Rouillé, les Maisons Blanches et Pamproux) et zone 7 la bordure atlantique (de la Vendée maritime jusqu'à la région de Niort) que nous traiterons à part. Sur le plan paléogéographique, (Cariou, 1980) les zones 1 à 4 correspondent globalement aux faciès à oolithes ferrugineuses et les zones 5 et 6 à la bordure de la plateforme centrale (haut fond carbonaté). Le littoral atlantique représente le domaine marin le plus externe (faciès marno-calcaires). Seules les coupes qui ont fourni les Distichoceratinae nécessaires à notre étude seront étudiées. Ces dernières sont réparties indifféremment dans toutes les zones de part et d'autre du seuil du Poitou; les faciès à oolithes ferrugineuses ont fourni l'essentiel des échantillons à étudier, notamment ceux de la région de Montreuil-Bellay (plus de 50% du matériel recueilli).

Nos coupes de terrain intéressent des secteurs déjà étudiés en détail par Cariou (1969,1980); toutefois un certain nombre de coupes inédites sur le secteur de Montreuil-Bellay ou ailleurs, complètent l'analyse précédente et précisent, le cas échéant, certaines coupes connues. Une grande attention a été portée sur les localités-type d'espèces citées par Gérard & Contaut (1936), encore accessibles de nos jours. Un paragraphe sera consacré aux coupes de Normandie et d'Allemagne qui ont permis des comparaisons avec le matériel de l'Ouest de la France.

III/2/1 COUPES DU CENTRE-OUEST DE LA FRANCE :

ZONE 1: Secteur de MONTREUIL-BELLAY (Maine-et-Loire)

Une coupe stratigraphique de référence a été donnée par Cariou (1980) pour la zone industrielle de Montreuil-Bellay. Elle établit la biostratigraphie du Callovien supérieur mais ne fournit pas toutes les données paléontologiques de la région de Montreuil-Bellay en raison du caractère discontinu et lacunaire de la sédimentation notamment de la sous-zone à Trezeense. Cette dernière est fortement condensée et montre de très nombreuses surfaces d'abrasion sous marine. Nous avons multiplié les coupes stratigraphiques (21 au total), partielles ou plus complètes, en vue d'avoir une idée plus synthétique du Callovien moyen et supérieur. Les diverses coupes sont le plus souvent différentes dans le détail, ne donnant que très rarement la succession stratigraphique totale, en particulier la limite Callovien moyen/supérieur.

Le Callovien moyen terminal est bien représenté par l'horizon à Waageni (XIIIb) de la sous-zone à Leuthardti et par la sous-zone à Rota indivisible ici. Le Callovien supérieur est par contre très bien caractérisé: zone à Athleta avec la sous-zone à Trezeense (horizons à Leckenbyi (XVa) et à Athleta (XVb) et la sous-zone à Collotiformis (horizons à Piveteaui (XVI) et à Collotiformis (XVII) ainsi que la base de la zone à Lamberti (biohorizons à Nodulosum (XVIII), Subtense (XIX) et Schroederi (XX) de la sous-zone à Poculum.

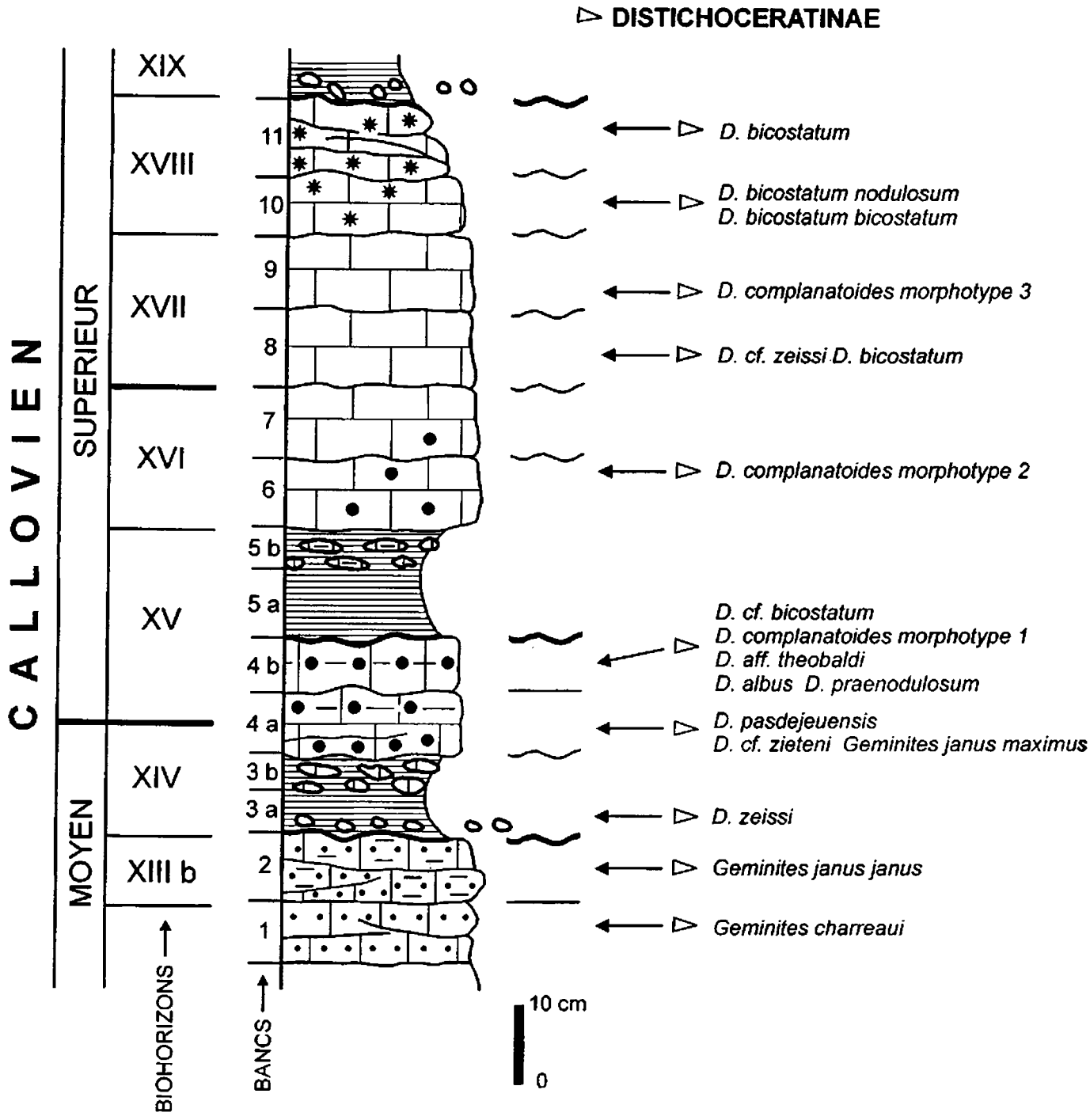


Fig. 23 Coupe du Callovien moyen et supérieur de la Folie, (RY), Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire): distribution des Distichoceratinae

Six coupes ont été retenues pour illustrer les variations lithologiques de la sous-zone à Trezeense à Montreuil-Bellay (fig. 5), en particulier le banc-repère 4 qui est toujours présent dans le secteur et qui a fourni l'essentiel du matériel ammonitique.

a/ Description de la coupe géologique de Montreuil-Bellay:

La coupe la plus complète est la coupe RY, immédiatement à l'Est de la ferme de la Folie (fig. 4-5), localité-type d'espèces de *Distichoceras* citées par Gérard & Contaut (1936): *D.pasdejeuensis, D. zieteni, D. bicostatum, D. complanatoides* et *Horioceras baugieri*. La coupe RA (ferme de la Folie) très voisine mais beaucoup moins fossilifère pour la sous-zone à Trezeense sera également utilisée comme coupe complémentaire. On observe, de bas en haut (fig.23):

- surface très fortement usée et plane du Bathonien supérieur, sous forme de calcaire fin, grisâtre et noduleux, sans silex à *Montlivaltia caryophyllata* et *Trigonia* sp. .

- banc 1: (0,55m),calcaire roux finement détritique, à débit feuilleté avec de nombreuses oolithes ferrugineuses; ces dernières sont de petite taille (diamètre moyen= 1-1,25mm), isométriques et leur répartition dans le sédiment est variable à cause de la bioturbation. La faune recueillie englobe les biohorizons IV à XIIIa; dans la partie moyenne on trouve d'assez nombreux *Kosmoceras jason* (Rein., d'Orb.).

- banc 2: (0,09-0,12m), calcaire de teinte plus claire que le banc précédent, plus massif et bien individualisé avec une surface supérieure usée, très irrégulière et ferrugineuse. Ce banc très fossilifère qui a fourni des *Choffatia waageni* (Teiss.) correspond à l'horizon XIIIb; on y trouve ***Geminites janus janus*** (Zeiss) et de nombreux *Flabellisphinctes* .

- banc 3: (0,17m en moyenne), marne claire grise à verdâtre, que nous nommons "marnes vertes inférieures", pouvant être séparée en deux parties. La partie basale (niveau 3a) épaisse de 0,09m repose sur le banc précédent à *C. waageni* et contient des galets calcaires clairs à rares oolithes ferrugineuses. Elle a fourni: *Erymnoceras* sp., ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), ***Distichoceras zeissi*** (Théob.). La partie supérieure des "marnes vertes inférieures" (niveau 3b, de 0,08m d'épaisseur), s'enrichit en plaquettes calcaires à grosses oolithes ferrugineuses identiques à celle du banc 4: elle est très difficilement dissociable de ce dernier. Le banc 3 correspond probablement dans son ensemble à la sous-zone à Rota dont l'existence n'a pu être totalement démontrée dans cette coupe.

- banc 4: (épaisseur 0,16-0,18m), banc calcaire repère de la sous-zone à Trezeense formé de calcaire argileux clair, parfois compact à grosses oolithes ferrugineuses (diamètre moyen= 1,5-2 mm) réparties irrégulièrement dans le sédiment. Ces oolithes sont en réalité d'un type particulier: le centre est formé d'un grumeau ferrugineux peu ou non structuré entouré d'un cortex réduit de couches concentriques ferrugineuses. Le banc lui-même peut être séparé en deux parties par un joint sec: la partie supérieure (niveau 4b) étant plaqué, dans la plupart des cas, directement sur la base du banc, (niveau 4a). Le banc 4 correspond à la sous-zone "A" de Gérard & contaut, (1936).

banc 4a: (0,10m), calcaire à grosses oolithes ferrugineuses, parfois très abondantes, irrégulièrement dispersées dans la masse du banc avec une surface supérieure très ondulée et taraudée. Ce banc a fourni à son sommet: *Pseudopeltoceras leckenbyi* (Bean), *Orionoides* sp., *Orbignyceras trezeense* (Gér. & Cont.) et ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.). C'est

l'équivalent de l'horizon XVa à Leckenbyi. ***Geminites janus maximus*** Bal. & Car. provient probablement de ce niveau.

banc 4b: (0,06-0,08m), calcaire compact, plus argileux et tendre au sommet, à oolithes ferrugineuses de même type, mais un peu moins abondantes. La partie supérieure est usée et très irrégulière, elle correspond à une surface d'abrasion importante. Ce niveau est très fossilifère: *Peltoceras athleta* (Phil.) typiques en nombreux échantillons au sommet du banc, *Rursiceras* sp., *Collotia* sp., *Orbignyceras trezeense* (Gér. & Cont.), *Orionoides* sp., *Binatisphinctes* sp., *Rossiensiceras* sp., *Calliphylloceras* gr. *disputabile* (Zittel) et des Distichoceratinae dont ***Distichoceras albus*** (Bal. & Car.) assez nombreux, ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.) beaucoup plus rares, ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype **1**, ***Distichoceras cf. bicostatum*** (Stahl), ***Distichoceras bicostatum praenodulosum*** Bal. & Car. . C'est l'horizon XVb à Athleta; le niveau " A " de Gérard & Contaut est équivalent aux niveaux 4a-b.

- banc 5: (0,15m), marnes claires grises à vertes (que nous nommons "argiles vertes supérieures") pouvant être séparées en deux parties. Le niveau basal très argileux 5a (épais de 0,08m) est surmonté, (niveau 5b, épais de 0,07m), par des marnes gris beige clair à nombreuses plaquettes de calcaires argileux à rares oolithes ferrugineuses. La partie supérieure de ce dernier ensemble est très irrégulière. Le niveau 5b pourtant bien individualisé est peu fossilifère, les fossiles sont fragmentaires ou écrasés: *Hibolites hastatus* (Blainv.), *Peltoceras* cf. *baylei* (Pries.), *Kosmoceras* sp.. On peut rattacher ce niveau *pro parte* à l'horizon XVb à Athleta en raison d'un passage latéral à un faciès de calcaire blanc très argileux, mieux marqué dans certaines coupes (notre coupe MN et la coupe du secteur sud, *in* Cariou, 1980). Ce niveau est très riche en Thécidées et en microfaune renfermant des éléments faunistiques originaux (Globigerinidae, *Saccocoma* sp.).

- banc 6: (0,08-0,10m) de calcaire clair (c'est le "marbre" des anciens carriers de Montreuil-Bellay), plus ou moins compact parfois massif à rares oolithes ferrugineuses du type précédent: niveau repère continu remarquable et très fossilifère: *Orionoides piveteaui* Gér. & Cont., *Peltoceras baylei* (Pries.), ***Distichoceras complanatoides*** morphotype **1** (Quenst.), ***Horioceras*** sp., *Orionoides crassa* (Gér. & Cont.), *Kosmoceras* sp., *Collotia* sp.. C'est la base de l'horizon XVI à Piveteaui.

- banc 7: (0,06m) calcaire compact gris beige clair avec de très rares oolithes ferrugineuses, voisin du banc 6, avec une surface supérieure usée. La faune comprend: *Orionoides piveteaui* Gér. & Cont., Hecticoceratinae nombreux (dont *Sublunuloceras*), *Taramelliceras* sp., *Paralcidia* sp., *Paralcidia couffoni* Gér. & Cont., *Kosmoceras* sp., ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype **1**, ***Horioceras baugieri*** (d'Orb.). Horizon à Piveteaui.

Les bancs 8 à 12 (sous-zones à Collotiformis et à Poculum *pro parte*) sont tous formés de calcaires fins gris-brunâtre (présence sporadique d'oxydes de fer) et finement silteux séparés par des surfaces d'abrasion sous-marine. Ces dernières sont relativement importantes et tronquent les ammonites en surface de banc sur plusieurs centimètres: certaines *Collotia* de grande taille du groupe *collotiformis*, d'une dizaine de centimètres d'épaisseur sont ainsi réduites de moitié. Il s'agit de truncatures d'abrasion *s.l.* , (Fernandez-Lopez & *al.*, 1993). Les calcaires sont également affectés par une bioturbation importante. Statistiquement les éléments necto-pélagiques (ammonites et éventuellement les bélemnites) de diamètre inférieur à 70-75mm en moyenne sont disposées dans tous les sens dont de nombreux spécimens en position subverticale. Seules les grandes formes sont en position horizontale. Nous privilégions, dans le secteur de Montreuil-Bellay, la généralisation de

périodes d'érosion sous-marine plus ou moins longues (le processus pourrait cependant être assez rapide si la lithification est lente) pour rendre compte des surfaces d'abrasion observées à la surface de presque tous les bancs distingués. Le processus d'abrasion pose lui-même problème en ce sens que les calcaires sont des biomicrites d'un domaine externe et qu'il y a absence de matériel silico-détritique et de traces de courants sous-marins, mis à part les irrégularités topographiques. L'existence de nombreuses surfaces de troncature suppose l'existence de courants épisodiques mais transportant une charge d'éléments bio-détritiques (ammonites complètes mais surtout fragments d'ammonites et autres fragments en général) érodant le fond marin.

- banc 8: (0,07m), calcaire gris brunâtre avec quelques intraclastes ferrugineux et une surface supérieure usée: fossiles recouverts d'un enduit ferrugineux. Nombreux fossiles: *Collotia collotiformis* (Jean.) , *Orionoides* , des Hecticoceratidae abondants (dont de fréquents *Sublunuloceras*), *Taramelliceras* sp., *Paralcidia couffoni* Gér. & Cont., *Pachyerymnoceras* sp., *Kosmoceras* sp., *Euaspidoceras raynaudi* Bonnot, *Peltoceras retrospinatum* Gér. & Cont., *Peltoceras dischizocostatum* Courville & Bonnot, *Peltoceras* sp., *Rursiceras* sp. plusieurs espèces, *Flabellisphinctes* , ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype **2**, ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl),***Horioceras baugieri*** (d'Orb.), *Cenoceras* sp. *Cardiopelta* sp., *Hibolites* gr. *hastatus* (Blainv.) et de rares Lamellibranches.

- banc 9: (0,07m), calcaire gris brunâtre à surface supérieure usée contenant parfois des fossiles à enduit ferrugineux. Ce banc est également très fossilifère: *Collotia* sp., *Collotia collotiformis* (Jean.), *Collotia thiebauti* (Gér. & Cont.), *Orionoides* sp., des Hecticoceratinae (dont *Sublunuloceras*), *Sublunuloceras trilineatum* (Waagen), *Taramelliceras* sp., *Paralcidia couffoni* Gér. & Cont., *Kosmoceras* sp. , *Euaspidoceras raynaudi* Bonnot, *Peltoceras retrospinatum* Gér. & Cont., *Peltoceras* sp., *Rursiceras* sp., *Flabellisphinctes* , *Flabellia* , ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotypes **2 et 3**, *Cenoceras* sp., *Cardiopelta* sp., *Hibolites hastatus* (Blainv.).

- banc 10: (0,07m), calcaire compact, gris à rares grains de glauconie et à surface supérieure usée. La faune comprend: *Collotia collotiformis* (Jean.), *Collotia* sp., *Orionoides* sp., Hecticoceratinae (*Sublunuloceras*) , *Taramelliceras* sp. , *Paralcidia couffoni* Gér. & Cont., *Kosmoceras* sp., *Euaspidoceras raynaudi* Bonnot, *Peltoceras* , *Peltoceras retrospinatum* Gér. & Cont., ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype **3**, ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl), ***Distichoceras bicostatum*** morphotype ***nodulosum*** (Quenst.),*Cenoceras* sp., *Cardiopelta* sp., *Hibolites hastatus* (Blainv.), bois fossile.

- banc 11: 0,08m de calcaire gris à grains de glauconie plus fréquents et à surface supérieure usée. Ce niveau est également fossilifère: *Collotia* sp. , *Orionoides* sp. , Hecticoceratinae (*Sublunuloceras*), *Taramelliceras* sp., *Kosmoceras* sp., *Flabellisphinctes* sp., *Peltoceras* sp., *Rursiceras* sp., ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl), ***Distichoceras bicostatum*** morphotype ***nodulosum*** (Quenst.), *Distichoceras* sp. et des Lamellibranches

- banc 12: 0 à 0,07m de calcaire identique au précédent (présence de glauconie), souvent altéré et mélangé à la terre végétale; il est mieux représenté dans d'autres coupes.

Le niveau " B " de Gérard & Contaut correspond globalement aux bancs 6 à 12, (appelés localement calcaires " à platins"). Le contenu paléontologique des coupes de La Folie s'avère assez complet: on peut noter que le banc 12 y est assez mal représenté et que les niveaux argileux sont généralement pauvres en fossiles. Les nombreuses espèces décrites par Cariou (1969, 1980) ont

toutes été retrouvées dans les différentes coupes que nous avons effectuées à Montreuil-Bellay. Il convient de se référer aux listes publiées par cet auteur. Nous avons signalé brièvement un certain nombre de formes rares ou peu fréquentes trouvées dans ce secteur (*Chamoussetia, Petitclercia*) ainsi que la distribution des Distichoceratinae, qu'il est possible de resituer avec précision dans la série stratigraphique locale.

b) Observations stratigraphiques:

L'étude du Callovien moyen et supérieur dans le secteur de Montreuil-Bellay a montré six configurations lithologiques qui rendent nécessaire une synthèse biostratigraphique des coupes les plus représentatives qui sont résumées dans les figures 20-21. Nous avons distingué la limite Callovien moyen/ supérieur parfois difficile à préciser au sein d'un faciès assez uniforme (sous-zones à Rota et à Trezeense, fig. 24) de la sous-zone à Collotiformis de la zone à Athleta (fig. 25) qui apparait plus homogène lithologiquement que les assises précédentes. Dans les figures on a mentionné les éléments faunistiques les plus caractéristiques. Si tous les biohorizons ont été effectivement trouvés dans l'ensemble des coupes, leur présence dans une configuration donnée n'est pas obligatoire en raison de l'existence possible de lacunes. L'indice de préservation des unités biostratigraphiques (Collin & *al.* , 1999), sera à préciser ultérieurement dans les différentes coupes du secteur de Montreuil-Bellay.

Callovien moyen terminal et base du Callovien supérieur (zone à Athleta)

- sous-zone à Rota (XIV): dans l'état actuel des connaissances l'horizon a été caractérisé dans les configurations D,E,F avec la présence de *Erymnoceras* sp., *Rehmannia rota rota* (Bourq.) et de *Distichoceras zeissi* (Théob.). Ces fossiles ont été trouvés soit au niveau 3a, soit aux niveaux 3b-4a (extrême base du banc). L'horizon XIV à Rota est donc bien associé aux " marnes vertes inférieures " là où elles sont bien développées; en leur absence il peut se trouver à l'extrême base du banc 4a mais il manque le plus souvent en raison de phénomènes d'abrasion liés à la reprise de la sédimentation carbonatée. On peut envisager un passage latéral de faciès entre le niveau 3b et la base du banc 4 qui a fourni l'espèce indice dans une autre coupe.

- sous-zone à Trezeense: l'horizon suivant à Leckenbyi (XVa) est beaucoup mieux représenté dans les six configurations et a été assez facilement identifié. On y recueille *Pseudopeltoceras leckenbyi* Bean assez fréquent, *Collotia thiebauti* (Gér. & Cont.), de nombreux *Orbignyceras trezeense* Gér. & Cont. et *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.). L'horizon est nettement séparé du suivant soit par un joint sec le plus souvent, soit par un mince niveau argileux (configuration B).

Le biohorizon à Athleta (XVb) se place dans une sédimentation très hétérogène soit au sommet du banc 4b soit dans les " marnes vertes supérieures" notamment lorsque ces dernières se chargent localement en carbonates et passent à des calcaires marneux plus blanchâtres. La faune y est extraordinairement riche avec *Peltoceras athleta* (Phil.), *Orbignyceras trezeense* Gér. & Cont. et *Distichoceras albus* Bal. & Car.. Le banc 4b varie beaucoup en épaisseur et peut être très réduit dans certaines configurations (A, B) en raison des phénomènes d'abrasion sous marine ou de changement latéral de faciès. De la même façon le niveau marneux 5 peut être très développé ou absent (configurations A à C).

Pour résumer il est possible d'obtenir une stratigraphie complète de la limite Callovien inférieur et moyen dans le secteur de Montreuil-Bellay si on fait une analyse stratigraphique de nombreuses coupes. En effet en raison de nombreuses discontinuités sédimentaires à la base et au sommet du banc repère 4 de la sous-zone à Trezeense l'enregistrement des horizons à Rota et à Athleta est partiellement matérialisé dans les différentes coupes. Ces discontinuités sont liées à l'accélération d'une phase transgressive débutant dans l'horizon à Rota. La configuration D (coupes RY/RA de la Folie) est celle qui semble la plus développée pour ces niveaux; on peut à ce sujet consulter la figure 5 pour avoir une idée des variations de la sédimentation à l'échelle locale. Par la suite la sédimentation va correspondre à un milieu externe (calcaires/ marnes) avec des lacunes d'abrasion sous-marine dans un matériel boueux (bioturbation fréquente) et carbonaté de moyenne profondeur, pratiquement exempt d'organismes épibiontes. La série post-Trezeense (fig. 20) montre à l'affleurement un empilement de plaquettes calcaires d'épaisseur faible (0,06-0,09m en moyenne). En conséquence un découpage précis de la série a été rendu possible; sept bancs ont été individualisés dont six sont relativement constants à l'échelon local. Ils correspondent aux biohorizons déjà mentionnés:

zone à Lamberti:

- sous-zone à Poculum:

  banc 12 (?)= horizon à Subtense (XIX), .

  bancs 10-11 = horizon à Nodulosum (XVIII) avec ***D. bicostatum*** morphotype ***nodulosum*** (Quenst.) et ***D. bicostatum bicostatum*** (Stahl)

zone à Athleta:

- sous-zone à Collotiformis

  bancs 8-9 = horizon à Collotiformis (XVII) avec *C. collotiformis* (Jean.) et ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotypes **2-3**

  bancs 6-7 = horizon à Piveteaui (XVI) avec *Orionoides piveteaui* Gér. & Cont., ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype **1-2**

Le banc 12 est souvent altéré à l'affleurement; on ne le trouve que lorsque la couverture argileuse oxfordienne est présente (configurations D, E, F). Les coupes de la zone industrielle de Montreuil-Bellay (coupes MN, QZ) et celle du secteur Nord (Cariou, 1980) sont plus complètes. En particulier ce dernier auteur a pu mettre en évidence les horizons à Subtense et à Schroederi sous les marnes à spongiaires de l'Oxfordien. Les bancs 6 à 12 sont très fossilifères et aisément caractérisés par leur faune avec des formes prédominantes différentes. certains sont assez spécifiques: bancs à *Orionoides* (6 et 7), à *Collotia* (8 et 9), à *D. nodulosum* (10 et 11), etc. . Pour résumer le Callovien du secteur de Montreuil-Bellay est assez complet dans son ensemble. Cependant les horizons de base du Callovien inférieur peuvent être absents ou affectés par une érosion sous-marine active. La limite Callovien moyen/supérieur est parfois difficile à placer, si on ne peut caractériser paléontologiquement avec précision la sous-zone à Rota. Les horizons les plus récents de la sous-zone à Poculum existent.

c) Microfaciès:

L'étude systématique des microfaciès a fourni divers éléments intéressants pour l'interprétation du milieu de dépôt. En particulier nous avons pu mettre en évidence une apparition

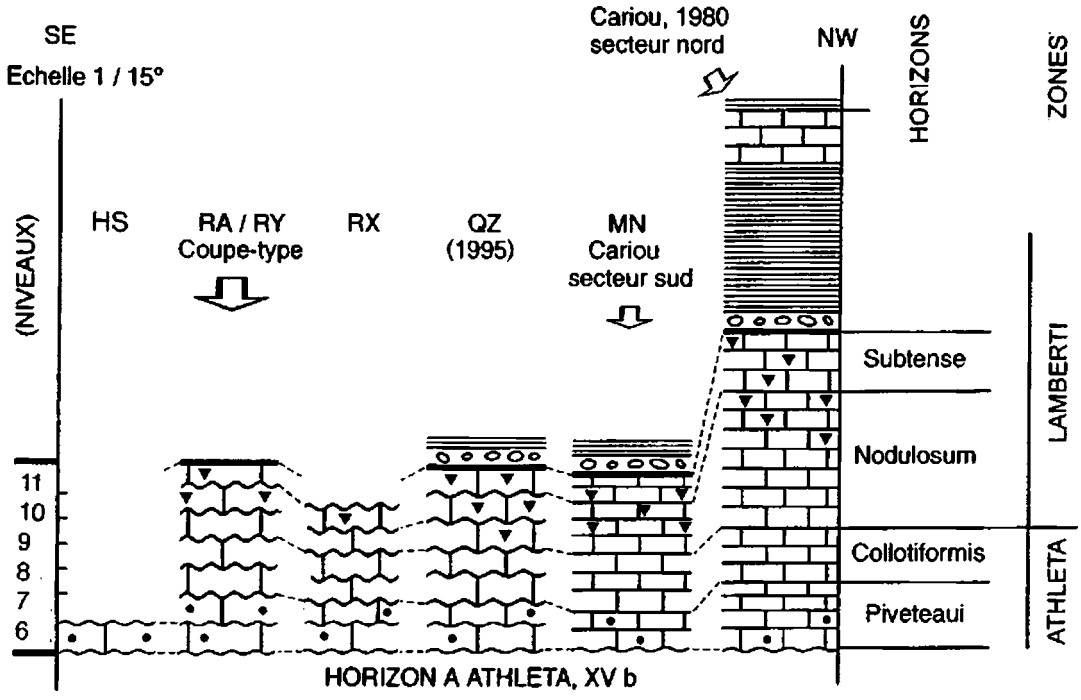
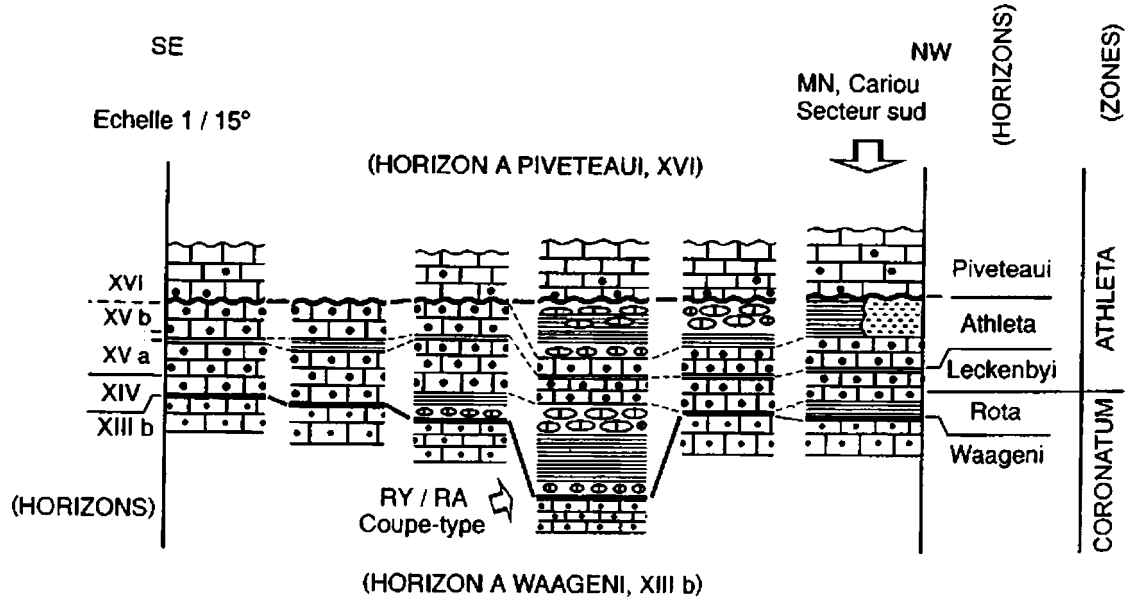


Fig. 25 Biostratigraphie du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay, (horizons XVI-XIX)



Configurations : A B C D E F

Fig. 24 Biostratigraphie comparée du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay, (horizons XIIIb-XVI)

subite ("blooming" des auteurs anglo-saxons) de Globigerinidae dans des niveaux post-Waageni avec un acmé dans la sous-zone à Collotiformis. Quatre microfaciès majeurs (de I à IV) peuvent être individualisés dans les niveaux calloviens de Montreuil-Bellay:

(I) Microfaciès du Callovien inférieur/moyen : Oobiomicrites (biomicrites) à oolithes ferrugineuses (type 1)

(II) Microfaciès de l'horizon à Waageni: Biomicrite à oolithes ferrugineuses (type 1)

(III) Microfacies du Callovien supérieur (sous-zone à Trezeense) :Biomicrites à oolithes ferrugineuses (type 2)

(IV) Microfaciès du Callovien supérieur (sous-zones à Collotiformis et Poculum): Biomicrites/ micrites à microfilaments

(I) Callovien inférieur/moyen s.l. : Oobiomicrites (biomicrites) à oolithes ferrugineuses (type 1)

Calcaire micritique avec des quartz de petite taille (0,05-0,1mm de diamètre) dispersés dans le sédiment ou formant le nucleus des oolithes. Oolithes ferrugineuses à nombreuses couches concentriques d'hydroxydes de fer, plus ou moins bien calibrées (1mm de diamètre en moyenne), le plus souvent ovoïdes et assez peu déformées. Débris d'oolithes ferrugineuses parfois fréquents dans certaines plaques minces. Texture mudstone à wackestone. Microfilaments fins, longs et flexueux de type III (Baloge, 1968, pl. XXII, fig.4). Fragments d'échinodermes ou radioles; débris de crinoïdes. Quelques foraminifères benthiques: *Lenticulina* sp. fréquentes, *Textularia* sp. .

(II) Horizon à Waageni: Biomicrites à oolithes ferrugineuses (type 1)

Calcaire micritique à pellets parfois abondants: absence de quartz. Oolithes ferrugineuses de taille un peu plus grande (1-1,5mm de diamètre), de type 1, ovoïdes, parfois déformées, rarement en débris. Texture mudstone. Microfilaments de type III, restes d'échinodermes. Foraminifères benthiques (*Lenticulina* sp.) et quelques très rares formes planctoniques (Globigerinidae, début du cortège transgressif).

(III) sous-zone à Trezeense: Biomicrites à oolithes ferrugineuses (type 2)

Calcaire micritique à texture mudstone. Oolithes ferrugineuses de grande taille (1,5-2mm de diamètre), abondantes à la base de la sous-zone et devenant de plus en plus rares au sommet. Ces oolithes sont d'un type particulier: la plupart sont formées d'un centre ferrugineux mal défini et peu structuré, sans nucleus inividualisé. La partie externe comporte un nombre relativement faible de couches concentriques d'hydroxydes de fer. Certaines sont partiellement ou entièrement sparitisées par diagénèse; le mode de formation est différent des oolithes ferrugineuses du type précédent. Microfilaments du type III localement abondants. Débris d'échinodermes (radioles), de crinoïdes (*Isocrinus* sp.), de lamellibranches, brachiopodes et de gastéropodes (parfois nombreux). Ammonites et bélemnites abondent ainsi que les foraminifères benthiques: *Lenticulina* sp., *Astacolus* sp., *Citharina* sp., *Spirillina tenuissima* (Gumb.), *Conicospirillina* sp., *Nodosaria* sp., *Placopsilina* sp., Ophtalmiidae. Les Globigerinidae sont désormais représentés par des individus plus nombreux.

(IV) Callovien supérieur (sous-zones à Collotiformis et Poculum): biomicrites à microfilaments.

Calcaire micritique à glauconie (dans l'horizon à Nodulosum), texture mudstone. Microfilaments de type III plus ou moins abondants disposés en feutrage ou en boules (bioturbation).

Débris divers recristallisés: lamellibranches, échinodermes (crinoides surtout), brachiopodes. Ammonites et bélemnites en sections variées. Dans l'horizon à Piveteaui il existe encore des oolithes ferrugineuses du type 2 mais en nombre très faible par rapport au microfaciès précédent; elles disparaissent par la suite. On peut observer parfois des niveaux riches en intraclastes ferruginisés de petite taille dans les bancs 9 à 12. Foraminifères benthiques fréquents: *Lenticulina* sp., *Astacolus* sp., Ophtalmiidae, *Nodosaria* sp., *Citharina* sp., *Dentalina* sp., *Spirillina tenuissima* (Gumb.). Les foraminifères planctoniques (Globigerinidae) sont devenus très abondants (bancs 8 à 10) dans cette séquence transgressive.

ZONE 2: <u>région de PAS-DE-JEU et de SAINT-JOUIN-DE-MARNES</u>

La région de Pas-de-Jeu montre certaines différences avec le secteur de Montreuil-Bellay en particulier pour la limite Callovien moyen/supérieur, car le biohorizon à Rota (XIV) est mieux exprimé. La connaissance de cet horizon est importante pour l'établissement de la phylogénèse des Distichoceratinae; il a livré des Distichoceratinae plus anciens que les formes relativement abondantes de la base du Callovien supérieur (Sous-zone XV à Trezeense). D'autre part c'est dans ce secteur que nous avons récolté le plus grand nombre de *Geminites janus janus* (Zeiss). Les coupes étudiées sont la carrière de La Grève, (Saint-Laon, coupes LM, RC) et Saint-Jouin-de-Marnes (coupe GZ); nous utiliserons la coupe de Cariou (1980) pour la carrière de Pas-de-Jeu (coupe HO) avec le contenu faunique de l'horizon à Rota donné par cet auteur. L'affleurement très restreint de Bilazais (coupe SD) qui a aussi livré des *Distichoceras* ne sera pas détaillé ici.

a) <u>Carrière de La Grève, (Saint-Laon)</u>:

<u>1/ Description de la coupe:</u>

Coupes LM, RC ; Faugeras, 1985; Cariou, 1997 (*op.cit.*, p. 202) . Sur les calcaires massifs et grenus du Bathonien dont la surface supérieure est usée, taraudée et ferrugineuse, on observe de bas en haut, (fig. 2 6):

- banc 1: 0,03-0,07m de calcaire de couleur rouille à oolithes ferrugineuses (diamètre variant de 1 à 1,5mm), sphériques ou ovoïdes dont la dispersion est très variable dans le sédiment (concentration en "nids" par bioturbation) avec des galets ferrugineux à la base. Faune: *Reineckeia* (*Tyrannites*) *pictava* (Bourq.), Bélemnites sp., (horizon IV).
- banc 2: 0,03-0,05m idem: surface supérieure usée et ondulée. Faune: *Reineckeia* (*Tyrannites*) *franconica* (Quenst.), *Hecticoceras* (*Jeanneticeras*) *perlatum* Zeiss, (horizon V).
- banc 3: 0,03-0,06m de calcaire identique au banc 2, avec un niveau caractéristique assez constant à *Entolium demissum* Phil., *Hecticoceras* (*Chanasia*) *navense* Rom., *Grossouvria gracilis* (Siem.), *Oxycerites costarius* (Opp.), *Spinigera compressa* (d' Orb.) , (horizon VII).
- banc 4: 0,05m de calcaire brunâtre à oolithes ferrugineuses diffuses dans le sédiment et un peu moins nombreuses avec une surface supérieure usée et ondulée recouverte par un joint argileux brun-jaunâtre. Faune: *Indosphinctes patina* (Neum.), *Hecticoceras* (*Jeanneticeras*) *pleurospanium* Par. & Bon., *Hecticoceras* (*Chanasia*) *chanasiense* Par. & Bon., *Choffatia* sp., et *Pleurotomaria* sp., (

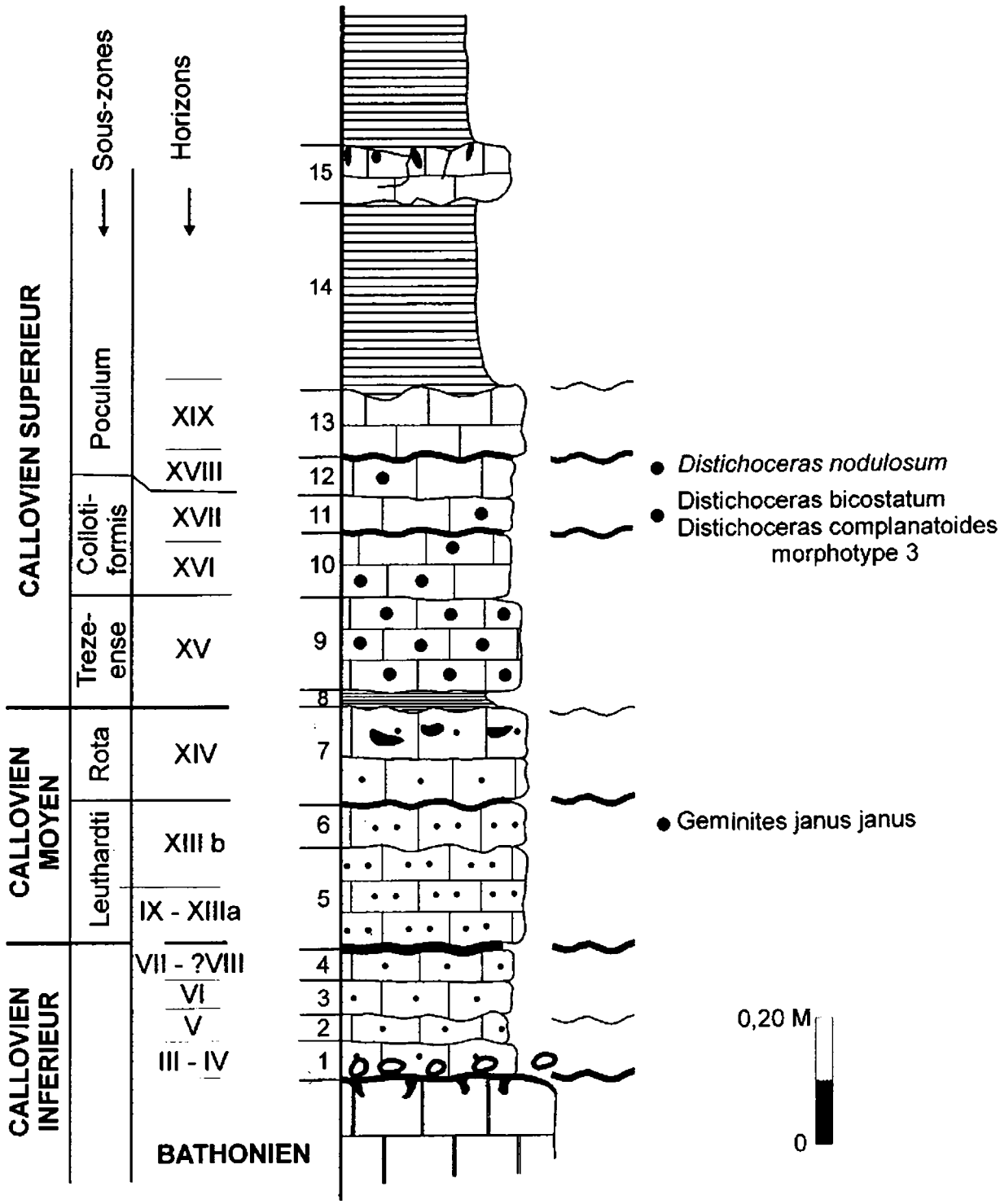


Fig. 26 Coupe de la Grève, Saint-Laon, (Vienne), (LM, RC): distribution des Distichoceratinae

horizon VII).

- bancs 5-6: 0,23m idem à oolithes ferrugineuses très abondantes (oobiomicrites); *Reineckeia anceps anceps* (Rein.), *Oecoptychius refractus* (Rein.), *Grossouvria incomposita* Pfae.Erath, *Hecticoceras* (*Brightia*) *tenuinodosum* Zeiss, *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *teisseyrei* Zeiss, *Hecticoceras* (*Brightia*) *difforme* Tsyt., *Spinigera compressa* (d'Orb.), etc., (horizons IX-XII). Le banc 6 est très bien individualisé sur les 0,06-0,08m supérieurs, (XIIIb): il renferme *Choffatia waageni* (Teiss.), *Choffatia* sp., *Grossouvria* sp., et des Distichoceratinae, ***Geminites janus janus*** (Zeiss), (nombreux individus juvéniles). Ces deux bancs referment des faunes des zones à Anceps (banc 5) et à Coronatum (banc 6).

- banc 7: 0,15m de calcaire gris bleu, très compact à oolithes ferrugineuses clairsemées avec quelques galets ferrugineux au sommet. Faune: *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *crassicostatum* Chik., *Pseudopeltoceras* sp., *Erymnoceras* sp., *Flabellisphinctes* (*Flabellia*) sp. et des gastéropodes, des lamellibranches (horizon XIV).

- banc 8: 0,07m d'épaisseur niveau marneux jaunâtre.

- banc 9: 0,14m de calcaire gris bleuâtre à oolithes ferrugineuses de grande taille clairsemées et grumeaux ferrugineux dispersés dans le sédiment. Faune: *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *dynastes* (Waag.), *Peltoceras* (*Rursiceras*) sp., *Orionoides* sp., ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.), des gastéropodes et des lamellibranches, (horizon XV).

- banc 10: 0,10m de calcaire identique au précédent avec une surface supérieure usée et ondulée. Faune: *Orionoides piveteaui* (Gér. & Cont.), *Collotia thiebauti* (Gér. & Cont.), des Bélemnites, (horizon XVI).

- bancs 11-12: 0,12m de calcaire gris jaune mal stratifié à très rares oolithes ferrugineuses à recristallisations de calcite avec une surface supérieure très irrégulière renfermant de la glauconie. Faune de l'horizon XVII: *Collotia collotiformis* (Jean.), *Orionoides raguini* (Gér. & Cont.), ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl), très abondant (plusieurs dizaines de spécimens), ***Distichoceras*** sp., *Peltoceras oblongum* (Quenst.), *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *dynastes* (Waag.), *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) *lunuloides* (Jean.), des *Euaspidoceras* sp. , *Collotia* sp. , *Pleurotomaria* sp. , des lamellibranches. En provenance du banc12 épais de 0,06m, ***Distichoceras bicostatum*** morphotype ***nodulosum*** (Quenst.), (horizon XVIII).

- banc 13: 0,12m idem avec intraclastes ferrugineux et grains de glauconie. Surface supérieure usée, très aplanie. Faune: *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) sp., *Peltoceras* sp., (horizon XIX probablement).

- banc 14: 0,30m de marnes grises.

- banc15: niveau discontinu de 0,10m en moyenne d'épaisseur de calcaire gris, fin: présence d'annelides. Faune: *Properisphinctes* sp., *Poculisphinctes* sp., (sous-zone à Poculum).

- banc 16: 1m environ de marnes grises surmontées par des marnes de même couleur d'âge oxfordien.

On constate que le Callovien est très condensé mais s'avère assez complet par rapport aux coupoes de Montreuil-Bellay à l'exception de l'horizon VI et des horizons de base du Callovien inférieur (horizons I à III).

2/ Microfaciès:

Trois microfaciès peuvent être caractérisés sur l'ensemble de la coupe:

oobiomicrite (bancs 1-6): micrite, quartz anguleux et isométriques abondants dans bancs 1-2 (nucleus des oolithes), oolithes ferrugineuses de type 1 très abondantes, microfilaments de type III peu abondants, bioclastes fréquents, restes d'échinodermes. Texture packstone à wackstone.

biomicrite à oolithes (bancs 7-10): micrite, quartz identiques aux précédents mais devenant de plus en plus rares, oolithes ferrugineuses de type 2 abondantes mais se raréfiant vers le haut de la série, microfilaments de type III (Baloge, 1968) plus nombreux, bioclasts encore fréquents, quelques pelletoides et de nombreux débris d'échinodermes et de lamellibranches. Les foraminifères sont bien représentés; Lagenidae notamment avec *Lenticulina* sp., *Textularia* sp.. Texture wackstone.

biomicrite à microfilaments (bancs supérieurs à 11): micrite à glauconie dans les bancs 12-13, microfilaments de type III très fréquents (jusqu'à 20% de la roche), quelques oolithes ferrugineuses de type 2, rares bioclastes, pelletoides parfois abondants. Foraminifères d'un domaine subtidal plus profond: *Spirillina tenuissima* (Gumb.), *Textularia* sp.. Texture mudstone.

L'évolution des microfaciès est significative; à la base de la série la sédimentation est de type infralittorale avec une profondeur modérée (oolithes très abondantes, quartz calibré mais anguleux provenant du domaine armoricain, textures packstone-wackstone). On observe par la suite une succession de paraséquences avec une tendance généralisée à l'approfondissement du niveau marin et passage aux biomicrites à oolithes ferrugineuses et microfilaments. Il y a baisse de la teneur en quartz, en bioclasts et en général en éléments figurés: la texture est de type wackstone, l'énergie du dépôt faiblit par rapport aux dépôts précédents. Au sommet de la coupe on assiste à l'accentuation des caractéristiques d'un domaine marin externe plus distal avec les biomicrites à microfilaments, la présence de glauconie et des foraminifères benthiques profonds.

b) Coupe de Saint-Jouin-de-Marnes (Deux-Sèvres)

La coupe GZ correspond à une ancienne carrière, actuellement comblée près de l'ancienne ligne de chemin de fer. Une comparaison sera faite avec une coupe différente décrite par Cariou (1961,1980) qui a détaillé le contenu faunique des différents biohorizons présents.

1/ Description de la coupe:

On observe de bas en haut, (fig. 25), au dessus de la surface supérieure usée, taraudée et ferrugineuse des calcaires beige clair du Bathonien :

- banc 1: 0,10-0,15m de calcaire gris brunâtre à fines oolithes ferrugineuses (type 1) très abondantes et encroutements ferrugineux dans la masse du sédiment. Faune: , *Rehmannia* (*Rehmannia*) *rehmanni* (Opp.), *Oxycerites subcostarius* (Opp.), *Reineckeia* (*Tyrannites*) *pictava* (Bourq.), *Rehmannia* (Reh.) *laugieri* Bourq., *Indosphinctes subpatina* (Petitc.), *Macrocephalites gracilis* (Spath), (horizons III-V).

- banc 2-3: 0,25m calcaire plus tendre, argileux, avec *Kosmoceras jason* (Rein.,d'Orb.); les horizons VII à X sont présents.

- banc 4: 0,20m de calcaire jaune brunâtre à oolithes ferrugineuses fines (1mm de diamètre en moyenne) et abondantes. Faune; *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *multicostatum* Tsyt., ***Geminites janus janus*** (Zeiss), *Flabellisphinctes villanyensis* (Till), (horizons XI à XIII).

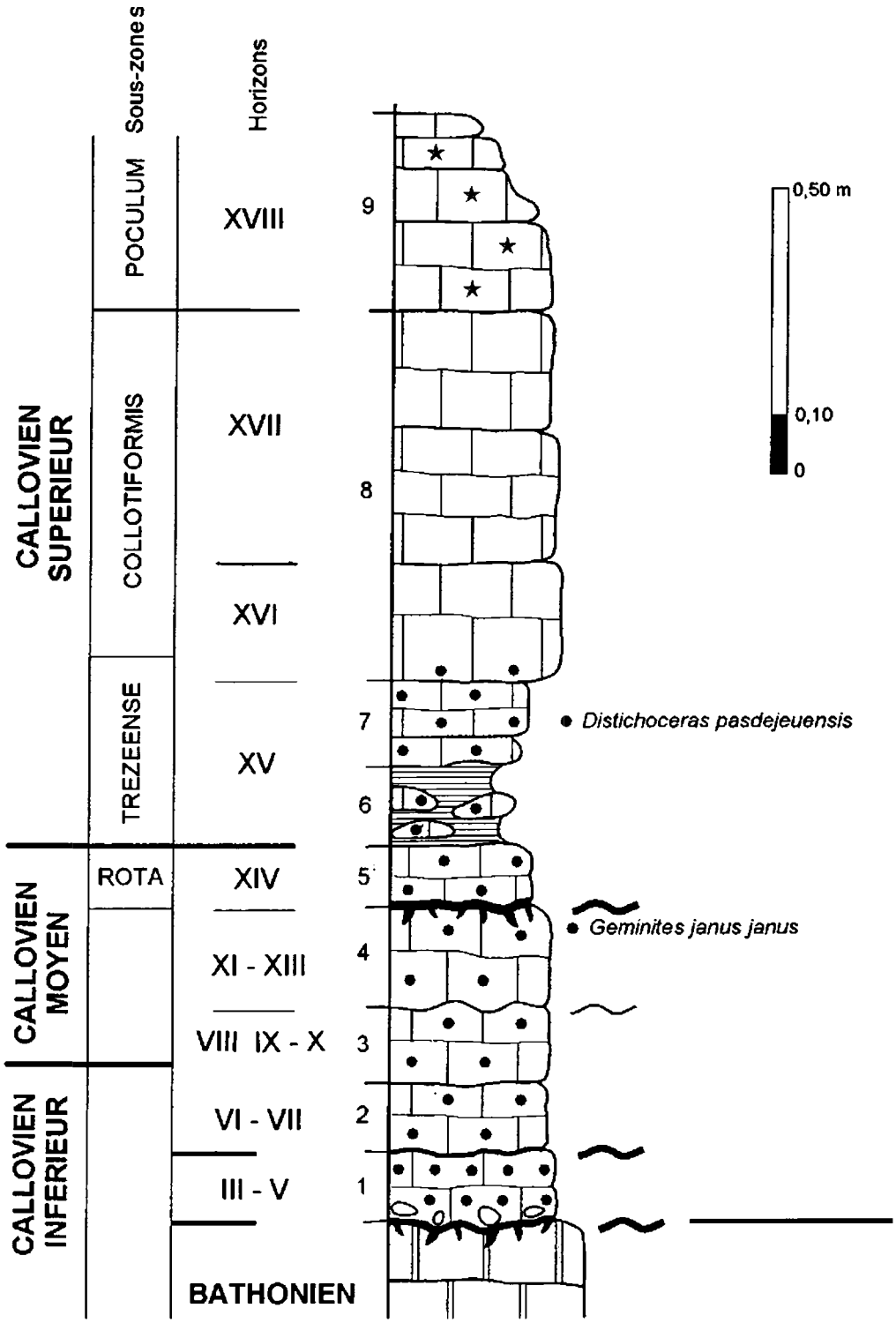


Fig. 27 Coupe de Saint Jouin de Marnes, (Deux-Sèvres), (GZ): distribution des Distichoceratinae

- banc 5: 0,11m de calcaire argileux à oolithes ferrugineuses (type 1) avec nombreuses térébratules. Faune: *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *regulare* Till , *Brightia salvadorii* (Par. & Bon.), *Collotia gaillardi* (Rom.), (horizon XIV).

- niveau 6: 0,15 environ d'un ensemble à oolithes ferrugineuses plus argileux avec des plaquettes calcaires à oolithes ferrugineuses intercalées. Faune: *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *trezeense* Gér. & Cont., *Hecticoceras* (*Putealiceras*) cf. *rursicostatum* (Buckm.), *Orionoides* sp., *Collotia* cf. *carioui* (Bourq.), *Belemnites* sp., (horizon XV).

- banc 7: 0,15m calcaire tendre, brun jaunâtre à oolithes ferrugineuses avec la présence de ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), (horizon XV).

- banc 8: 0,65m calcaire grisâtre compact à la base sur 0,30m environ puis délité en plaquettes au sommet ; l'ensemble renferme de rares oolithes ferrugineuses, surtout à la base. Faune: *Orionoides piveteaui* Gér. & Cont. (à la base), *Peltoceras retrospinatum* Gér. & Cont., *Collotia* aff. *collotiformis* (Jean.), (horizons XVI-XVII).

- banc 9: sur 0,35m d'épaisseur on voit des calcaires grisâtres en plaquettes très altérés avec des grains de glauconie, (horizon XVIII). Faune: *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) *lunula* (Rein.).

Notre coupe est équivalente de la coupe de Cariou (1980) sauf pour les niveaux supérieurs (bancs 8 et supérieurs) que nous n'avons pas dans la coupe GZ. Le Callovien supérieur est relativement bien développé (horizons XV et suivants); le Callovien moyen est condensé.

c) Coupe de Pas-de-Jeu (Vienne)

1/ Description de la coupe:

La coupe de Pas-de-Jeu est légèrement différente de celle de Montreuil-Bellay pour les horizons XIII à XV, c'est à dire pour la limite Callovien moyen/supérieur. Notre analyse ne concernera que le contenu faunique de l'horizon XIV ainsi que les microfaciès correspondants.

On trouve, de bas en haut, sur la surface usée, indurée et perforée de l'horizon XIIIb à Waageni: (coupe et faune HO et éléments fauniques *in* Cariou, 1980).

- banc 4: 0,08m de calcaire argileux blanchâtres à oolithes ferrugineuses avec *Rehmannia* (*Loczyceras*) *rota rota* Bourq., *Rehmannia* (*Loczyceras*) *inacuticosta* (Locz.), *Reineckeia nodosa* (Till), *Collotia falcata* (Till), *Pseudopeltoceras* aff. *chauvinianum* (d'Orb.), *Phlycticeras* sp., des Hecticoceratinae nombreux: *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *regulare* Till, *Hecticoceras* (*Brightia*) *salvadorii* Par.& Bon., *Hecticoceras* (*Brightia*) *recurvum* Zeiss, *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) *michailowense* Zeiss, *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *schloenbachi* Tsyt., *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *gigas* (Quenst.), ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), *Kosmoceras zugium interpositum* (Buck.), *Kosmoceras fibuliferum pseudogrossouvrei* Tint., *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.), *Plagiostoma callovicum* Cossm., des gastéropodes, (horizon XIV).

- interlit argileux gris jaunâtre 4-5: (0,02m d'épaisseur) avec ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.) .

- banc 5: 0,08m en moyenne de calcaire argileux blanchâtre à oolithes ferrugineuses qui correspond à la sous-zone XV. On trouve des Distichoceratinae: ***Distichoceras complanatoides*** (Quenst.) morphotype 1, ***Horioceras*** sp.. Les Hecticoceratinae sont très abondants: *Hecticoceras* (

Orbignyceras) *trezeense* Gér. & Cont., *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *schloenbachi* Tsyt., *Hecticoceras* (*Brightia*) *salvadorii* Par. & Bon., *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *crassicostatum* Chikh.. On rencontre aussi *Taramelliceras taurimontanum* Erni, *Rehmannia* (*Loczyceras*) *inacuticosta* (Locz.), *Rehmannia* (*Loczyceras*) *formosa* (Bourq.), *Rehmannia* (*Loczyceras*) *horrida* Car., *Collotia falcata* (Till), *Collotia carioui* Bourq., *Collotia* aff. *collotiformis* (Jean.), *Collotia oxyptychoides* (Spath), *Collotia thiebauti* (Gér. & Cont.), *Pseudopeltoceras leckenbyi* (Bean), *Peltoceras athleta* (Phil.), *Peltoceras baylei* (Pries.), *Binatisphinctes giganteus* Gér. & Cont., *Orionoides termieri* Gér. & Cont., *Hibolites hastatus* (Blainv.), *Plagiostoma callovicum* Cossm. et des gastéropodes.

- banc 6: 0,06m de calcaire blanchâtre très riche en oolithes ferrugineuses et à pyrite hématitisée automorphe, surmonté au sommet par un interlit marneux jaunâtre à oolithes de fer (0,02m d'épaisseur). La faune est celle de l'horizon XV à Trezeense comme à Montreuil-Bellay.

- banc 7: 0,19m de calcaire plus massif à oolithes ferrugineuses. la richesse en oolithes décroît vers le sommet du banc. A la base sur 0,07m d'apaisseur on recueille la faune de l'horizon XVI à Piveteaui et sur 0,12m au sommet de l'ensemble les fossiles de l'horizon XVII à Collotiformis avec des Distichoceratinae: ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl), ***Distichoceras complanatoides*** (morphotypes 2 et 3) et ***Horioceras*** sp. .

La coupe est intéressante pour la localisation stratigraphique des Distichoceratinae et le contenu faunique de la sous-zone à Rota. *Distichoceras pasdejeuensis* apparait bien dans l'horizon à Rota et atteint l'horizon suivant (base de la sous-zone à Trezeense).

2/ Microfaciès:

Trois microfaciès principaux peuvent être individualisés, (1) Callovien inférieur et moyen faciès à fines et abondantes oolithes ferrugineuses (horizons IV à XIII), (2) Callovien moyen terminal (horizon XIV) et (3) Callovien supérieur à oolithes ferrugineuses plus grosses disparaissant progressivement vers le haut de la série.

(1) Biomicrite à oolithes ferrugineuses (type 1): calcaire micritique à oolithes ferrugineuses sphériques ou ovoïdes à couches concentriques d'oxydes de fer. Quartz très abondants (à la base) anguleux et isométriques (diamètre moyen 0,2mm); ce matériel détritique disparait vers le haut de la séquence. Microfilaments de type III, débris de lamellibranches recristallisés, *Lenticulina* sp., *Spirillina* sp., des annelides, gastéropodes, ammonites et des restes d'échinodermes.

(2) Biomicrite à oolithes recristallisées (type 2), (banc 4): calcaire micritique à oolithes recristallisées (sparite). Absence de quartz. Microfilaments de type III. Tests de lamellibranches, brachiopodes, échinodermes (radioles), nombreux foraminifères benthiques (*Lenticulina* sp.,) et surtout quelques formes pélagiques (Globigerinidae).

(3) Biomicrite, (banc 5 et suivants): calcaire micritique avec, à certains niveaux (banc 6 ,) de la pyrite hématitisée et quelques oolithes de fer (type 2). Microfilaments de type III abondants et restes d'échinodermes. Foraminifères. *Citharina* sp., *Spirillina* sp., *Lenticulina* sp., *Astacolus* sp. et des Globigerinidae planctoniques.

Le microfaciès (1) caractérise un milieu de plateforme externe. La bathymétrie est modérée à faible (nombreux quartz anguleux, gastéropodes, annelides etc..). En (2) on note la disparition du matériel détritique et l'apparition des premiers foraminifères planctoniques. Enfin (3) le caractère externe du dépôt s'affirme avec les biomicrites à microfilaments et à foraminifères benthiques profonds.

ZONE 3: Région de CRAON et de LA GRIMAUDIERE

La coupe de La Grimaudière, très fossilifère, renferme un *Geminites* très rare, *Geminites charreaui* Bal. & Car. et plus haut dans la série *Distichoceras complanatoides* (Quenst.). Les coupes situées autour du bourg de Craon (Vienne) ont fourni à plusieurs niveaux des Distichoceratinae en assez grand nombre: *Distichoceras pasdejeuensis* Gér. & Cont., *D. albus* Bal. & Car. puis dans des niveaux plus élevés *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenst.) et surtout *D. bicostatum* (Stahl), espèce qui se prolonge dans des niveaux post-Schroederi (horizon XX, *in* Cariou 1980) jusque dans la sous-zone à Lamberti. Cette dernière est l'espèce la plus récente de la sous-famille des Distichoceratinae récoltée dans le secteur d'étude. Un coupe partielle RD (Le Grand Cèdre) a permis d'observer un contact avec l' Oxfordien à faciès de marnes à spongiaires qui est différent de celui de Doux.

1 / Coupes de La Grimaudière

Dans ce secteur les coupes étudiées correspondent à la carrière de La Grimaudière (coupe GS') et surtout à l'affleurement du Gué des Tibets (coupe GS, coupe Cariou, 1980). On suivra l'interprétation biostratigraphique de ce dernier auteur. La coupe se présente ainsi, de bas en haut, (fig. 28):

- Surface usée ét perforée du Bathonien formé de calcaires blancs, massifs bioclastiques à intraclastes ou amas ferruginisés.
- banc 1: 0,02-0,03m argile rougâtre très plastique.
- banc 2: 0,17m calcaire gris à roussâtre assez compact, à fines et abondantes oolithes ferrugineuses de type 1. Faune des horizons IV à V.
- banc 3: 0,22m calcaire gris beige moins compact à oolithes ferrugineuses de type 1. Faune: horizon VII.
- banc 4: 0,15m calcaire plus tendre et argileux à nombreuses oolithes ferrugineuses de type 1. Faunes des horizons VIII-IX.
- banc 5: 0,16m calcaire gris roux assez compact à oolithes ferrugineuses moins abondantes que dans banc 4. Faune de l'horizon X.
- banc 6: 0,03m interlit marneux jaune brunâtre.
- banc 7: 0,16 calcaire à oolithes ferrugineuses identique au banc 5 avec les faunes des horizons XI à XII avec ***Geminites janus janus***.

Cette coupe est très fossilifère en particulier l'horizon X. ***Geminites charreaui*** non recueilli en place est associé à un *Flabellisphinctes* dont le moule calcaire indique la sous-zone à Baylei *s.l.* , c'est à dire les bancs terminaux de la coupe (banc 7).

2/ Coupes de Craon

Les coupes de Craon correspondent, en dehors d'anciennes carrières (Nord-Est du bourg, le Puits des Chasses), à de nombreux affleurements en champs (Le Grand Velours, Les Grands Ormeaux) et à une tranchée d'exploration au Grand Cèdre ou le contact avec l'Oxfordien a été vu ainsi que des niveaux élevés du Callovien post-Schroederi, (ex- Athletoides au sens de Cariou, 1980).

Fig. 29 Coupe de Craon, (Vienne)
Limite callovo-oxfordienne
distribution des Distichoceratinae

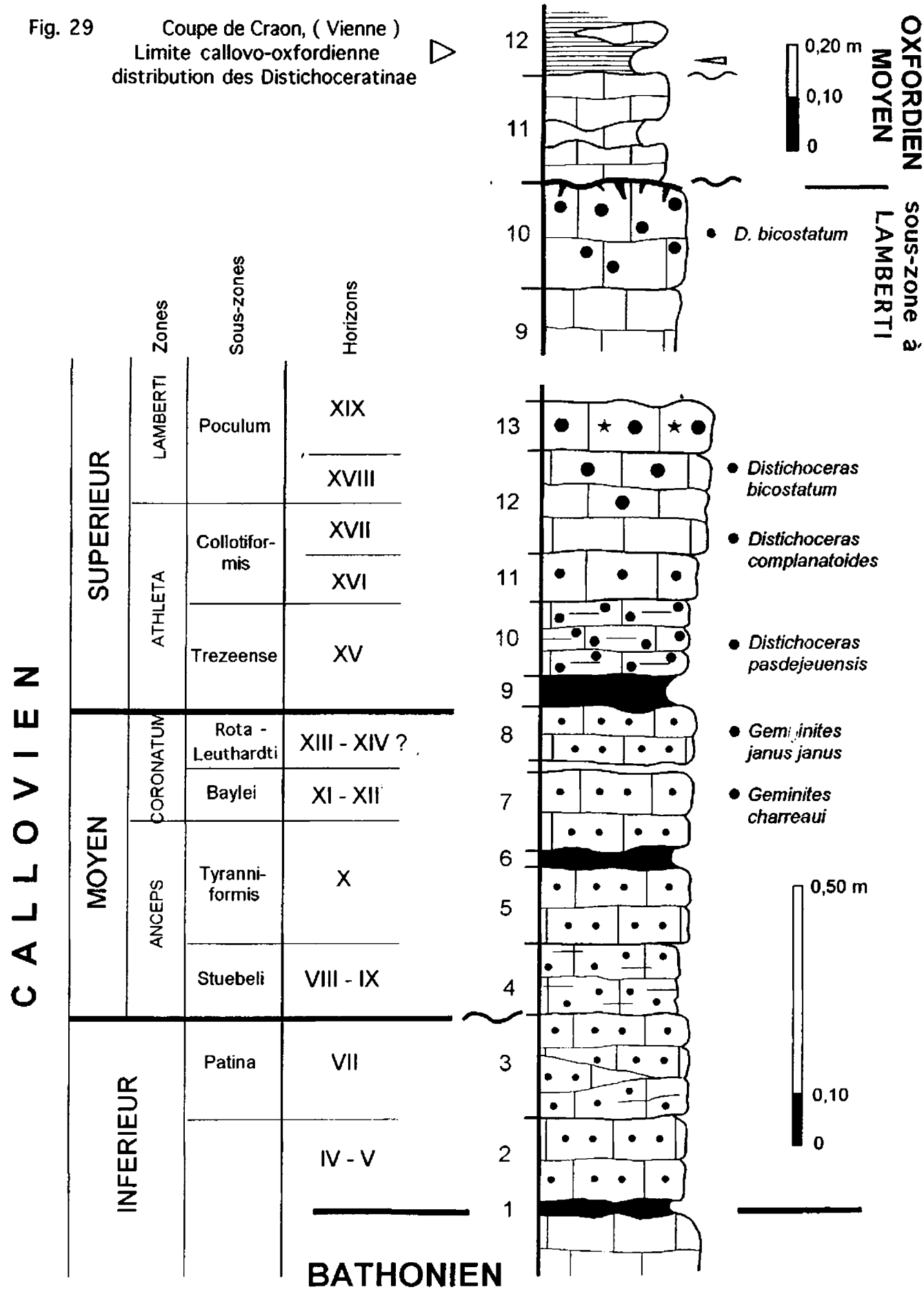


Fig. 28 Coupe synthétique de Craon- La Grimaudière, (Vienne), (GF, GS):
distribution des Distichoceratinae

b1/ Environs de Craon:

Coupes GF et Cariou 1980 ; il s'agit d'une coupe restreinte de Callovien qui se superpose à la coupe de La Grimaudière avec un petit hiatus d'observation et qui demeure très comparable à celle du Puits des Chasses déjà étudiée par Faugeras, (1985). On observe de bas en haut, (fig. 26):

- banc 8: 0,13m de calcaire gris beige, très dur à fines oolithes ferrugineuses de type 1 peu abondantes; surface supérieure du banc ondulée et durcie. Faune des horizons XI-XII.
- niveau 9: 0,07m d'un niveau argileux jaune brunâtre à oolithes ferrugineuses.
- banc 10: 0,15m de calcaire gris beige, assez tendre, à oolithes ferrugineuses du type 2 (diamètre moyen 1,5mm), très abondantes. ***Geminites janus maximus*** Bal. & Car. et riche faune de l'horizon XV à Trezeense.
- banc 11: 0,10m d'un calcaire voisin du banc 3, mais plus compact, riche an ammonites; les oolithes de type 2 sont devenues moins abondantes. ***Distichoceras complanatoides*** morphotype 1 et faune de l'horizon XVI à Piveteaui.
- banc 12: 0,21m de calcaire très dur à très grosses oolithes ferrugineuses (diamètre compris entre 1,5 à 2mm), assez rares. Faunes des horizons XVII-XVIII.
- banc 13: 0,10m d'un calcaire gris roux à oolithes ferrugineuses de très grande taille (le diamètre dépasse 2mm), assez abondantes dispersées dans le sédiment et à grains de glauconie. Faune de l'horizon XIX.

Le faciès des bancs 12 et 13 (équivalents des bancs 5 et 6 du Puits des Chasses) est très caractéristique des niveaux terminaux du Callovien dans la région de Craon, à savoir la sous-zone à Collotiformis et la sous-zone à Poculum.

b2/ Affleurements des Grands Ormeaux et du Grand Velours :

Nous avons pu compléter les observations de Cariou (1980) pour le Callovien terminal et montrer l'existence d'un Callovien supérieur quasi complet grâce à des coupes ponctuelles dans le secteur de Craon. Les récoltes en champs dans des dalles calcaires, dans les deux affleurements précités (fig. 27) ont confirmé la présence des horizons XV à XX du Callovien supérieur) et ont fourni des éléments fauniques postérieurs au biohorizon à Schroederi (= horizon XX in Cariou, 1980). Les faciès sont identiques aux bancs 5 et 6 du Puits des Chasses (Faugeras, 1985) et au banc 13 de la coupe précédente. Dans les horizons XV à XX on a recueilli (collections Baloge et Quereilhac) de nombreux Distichoceratinae dont ***Distichoceras albus*** (variant épais), ***D. pasdejeuensis, D. complanatoides, D. bicostatum*** fréquents et ***Horioceras baugieri*** . Par comparaison avec la tranchée du Grand Cèdre nous avons constaté que, pour les bancs datés de la sous-zone à Lamberti , il n'y a pas de niveaux conglomératiques. On ne peut exclure cependant que la partie terminale de cet ensemble lithologique post-Schroederi (l'épaisseur des dalles est d'environ 0,25m) ne soit partiellement remaniée et associée à une surface usée et taraudée avec des niveaux conglomératiques. Cela est le cas un peu plus loin à Doux où des faunes élevées de la sous-zone à Lamberti sont remaniées avec celles de l'Oxfordien inférieur. Une étude ultérieure devrait permettre de préciser cette question. La faune recueillie dans le banc terminal du Callovien est la suivante, (déterminations de D. Marchand): Pseudoperisphictinae fréquents, *Quenstedtoceras henrici* Douv., *Quenstedtoceras* sp. (de la sous-zone à Lamberti), *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.),

Euaspidoceras hirsutum (Bayle), *Cardioceras paucicostatum* March. associés aux derniers Distichoceratinae (***D. bicostatum***). Ces collectes ne permettent pas d'individualiser les biohorizons de la zone à Lamberti mais prouvent leur existence. Elles complètent les faunes du Callovien supérieur antérieurement citées; le Callovien terminal pourrait exister vers Craon sous forme de flaques sédimentaires à faciès condensé.

2c/ Champs et Tranchée du Grand Cèdre, (environs de Craon:

Une tranchée effectuée sur une profondeur d'un mètre environ montre le contact avec l' Oxfordien et le banc sommital du Callovien qui a fourni la faune de la sous-zone à Lamberti. On observe, de bas en haut, (fig. 29):

- banc 10: 0,20 à 0,25m calcaire gris clair, compact à grosses oolithes ferrugineuses de type 3 assez clairsemées avec une surface supérieure usée et taraudée. Callovien terminal, (Sous-zone à Lamberti probable).
- banc 11: 0,26m calcaire gris brun massif admettant un fin niveau argileux verdâtre, glauconieux (?) au milieu avec une surface supérieure ondulée. Oxfordien moyen.
- banc 12: 0,08m marnes grisâtres à bélemnites abondantes (*Hibolites* sp.).
- banc 13: 0,20m calcaires fins gris intercalés dans les marnes grises; Perisphinctinae (nuclei).
- banc 14: 0,15-0,20m de calcaires fins grisâtres, en plaquettes avec enduits ferrugineux.
- banc 15: 0,17m marnes grises à galets calcaires.

Le banc 10 est pétrographiquement identique aux niveaux du Grand Velours et des Grands Ormeaux et peut être corrélé avec les dalles calcaires qui ont fourni dans ces derniers affleurements la faune de la sous-zone à Lamberti. Les niveaux 11 à 15 sont attribuables à l'Oxfordien moyen.

En conclusion le secteur de Craon montre que le banc sommital du Callovien supérieur (zone à Lamberti) a été préservé ici de l'abrasion sous marine contrairement à Doux. On peut envisager une sédimentation en flaques sédimentaires. Le niveau conglomératique de Doux a été détaillé par Cariou (1980) ; son âge varie de l'horizon XX (Schroederi) à l'Oxfordien inférieur et à la base de l'Oxfordien moyen à Doux.

2d/ Microfaciès:

Les trois principaux microfaciès rencontrés correspondent aux trois séquences habituelles de dépôt depuis le Callovien moyen jusqu'au Callovien supérieur (zone à Lamberti).

- oobiomicrites : calcaire micritique, oolithes ferrugineuses de type 1 (oolithes vraies d'un diamètre moyen de 1-1,5mm). Microfilaments de type III, débris de lamellibranches, échinodermes (radioles), quelques foraminifères (*Lenticulina* sp.). Texture packstone-wackestone. Banc 3, partie inférieure de la coupe de La Grimaudière .
- biomicrites à oolithes ferrugineuses: calcaire micritique (quelques plages sparitisées), oolithes ferrugineuses de grande taille (diamètre compris entre 1 et 3mm) de type 2, mal structurées à cortex ferrugineux externe réduit. Microfilaments de type III plus nombreux; débris de gastéropodes, d'échinodermes (tissus, radioles). Foraminifères plus nombreux: *Nodosaria* sp., *Lenticulina* sp. et

Frondicularia sp. Texture wackestone. Bancs 4 à 6 de la coupe de La Grimaudière.

- biomicrites à microfilaments: calcaire micritique à filonnets de recristallisation, quasi absence des oolithes ferrugineuses. Microfilaments de type III abondants. Quelques foraminifères: *Lenticulina* sp.. Restes d'échinodermes (radioles). Texture mudstone. Bancs 8 à 10 de la coupe Craon.

ZONE 4: Région de CHERVES et de DOUX

Ce secteur est devenu classique pour l'étude du Callovien moyen du Centre-Ouest de la France grâçe à la localité de Doux qui a livré un matériel très abondant et de très bonne conservation. Nous ne mentionnerons comme précédemment que les niveaux qui ont fourni des Distichoceratinae avec les faunes signalées par Cariou (1980). La coupe de Cherves sera décrite en détail car elle a livré d'assez nombreux *Distichoceras bicostatum* à son sommet; du point de vue pétrographique et lithostratigraphique elle est très proche de celle de Doux. Deux niveaux à Distichoceratinae ont été reconnus: l'un à Doux dans l'horizon à Richei (Xb) avec *Geminites janus* cf. *intermedius* Bal. & Car. et l'autre à Cherves dans l'horizon à Collotiformis (XVII) avec *Distichoceras bicostatum* (Stahl).

a) Coupe de Doux

La coupe de la carrière Mollets (coupe GH) a été détaillée par Cariou (1980). Le niveau ayant fourni des Distichoceratinae est le banc 4 particulièrement fossilifère: 0,07m de calcaire gris beige, compact à oolithes ferrugineuses de type 1. La faune comporte: *Kosmoceras jason* (Rein.), *Kosmoceras baylei* Tint., de nombreux Hecticoceratinae dont *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *laubei* Neum., *Hecticoceras* (*R.*) *metomphalum acuticosta* Tsyt., *Hecticoceras* (*R.*) *sparsicosta* Tsyt., *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) *richei* Lem., *Hecticoceras* (*L.*) *taeniolatum* Bon., *Hecticoceras* (*L.*) *lahuseni* Tsyt., *Hecticoceras* (*Brightia*) *difforme* Tsyt., *Hecticoceras* (*B.*) *submatheyi* Lee, ***Geminites janus cf. intermedius*** Bal. & Car., *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *sarasini* Tsyt., *Hecticoceras* (*Putealiceras*) *svevum* Bon., *Hecticoceras* (*Putealiceras*) *krakoviense* Neum., *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *didieri* Petitcl.. On rencontre aussi *Phlycticeras suevicum* (Quenst.), *Oecoptychius refractus* (Rein.) , des Reineckéiinae: *Reineckeia anceps elmii* (Bourq.), *Reineckeia tyranniformis* Spath, *Rehmannia* (*Loczyceras*) *richei* (Flam.), *Rehmannia* (*L.*) *balusseaui* Car., *Rehmannia* (*L.*) *intermedia* (Bourq.), *Collotia multicostata* (Petitcl.), *Indosphinctes planus* (Till), *Choffatia rudnicensis* (Siem.), *Choffatia colardi* Petitc. et de nombreux Lamellibranches, Gastéropodes et Brachiopodes. Toute la faune correspond à l'horizon Xb à Richei.

b) Coupe de Cherves:

1/ Description de la coupe:

La coupe HB se situe au pied de la colline de Cherves et a été citée plusieurs fois (Cariou, 1980). L'affleurement a été repris et.offre une coupe un peu plus complète de l'étage Callovien; elle est très comparable à la coupe précédente de Doux qui est beaucoup plus fossilifère. On observe de bas en haut, au dessus de la surface usée et taraudée du Bathonien, (fig.30):

- banc 1: 0,22m calcaire gris brunâtre, feuilleté à fines oolithes ferrugineuses (type 1) à Lamellibranches (*Entolium* sp.): La faune comprend des fossiles des horizons II à VII:

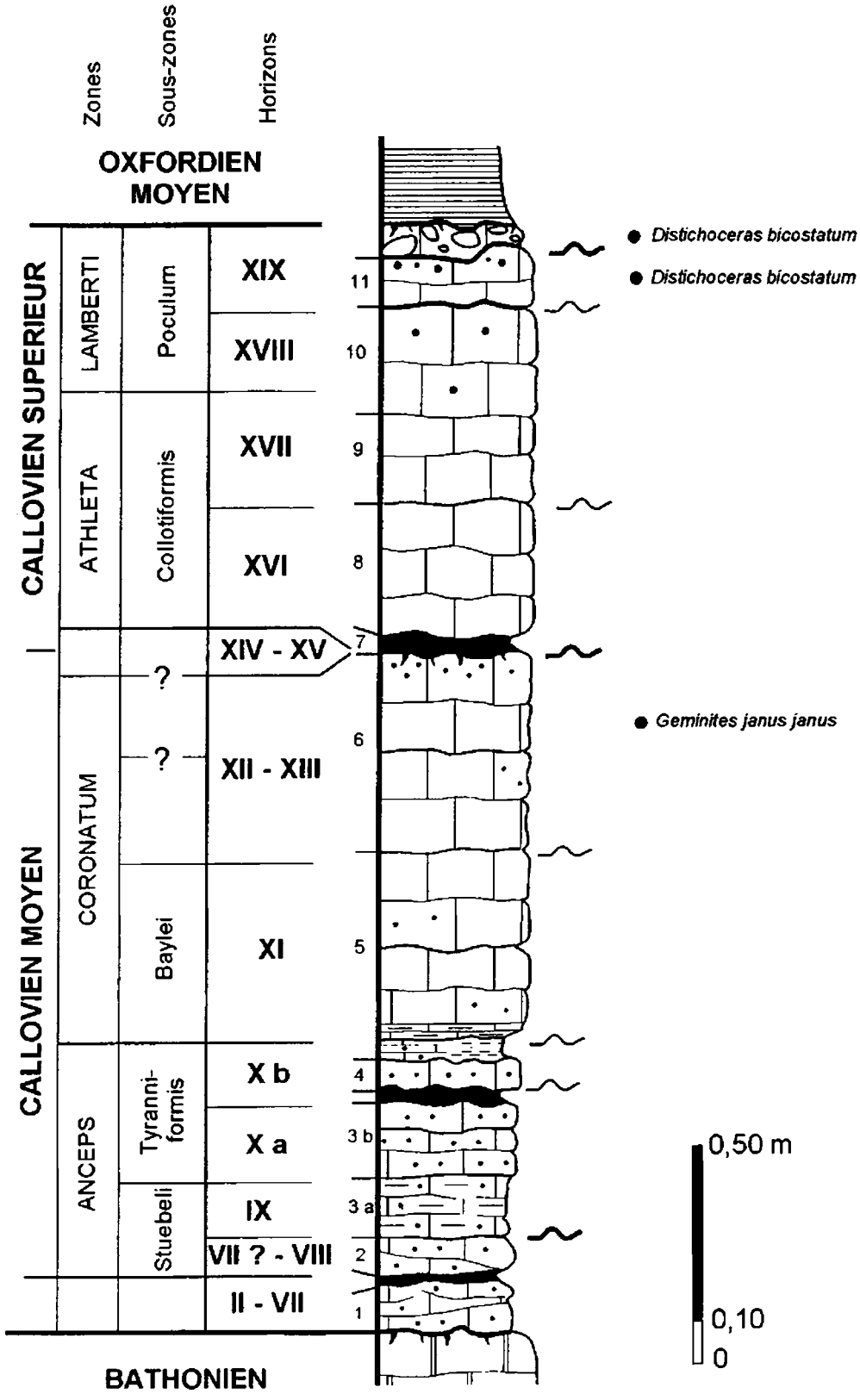


Fig. 30 Coupe de Cherves, (Vienne), (HB): distribution des Distichoceratinae

- banc 2: 0,14m calcaire voisin du précédent mais plus clair et plus tendre. La surface supérieure du banc est usée et taraudée: *Reineckeia anceps anceps* (Rein.) au sommet.

- banc 3: 0,12m calcaire dur et riche en grumeaux d'oxydes de fer et oolithes ferrugineuses (type 1), Horizon IX.

- banc 4: 0,06m de calcaire gris jaunâtre plus ou moins compact à amas et intraclastes ferrugineux avec une surface supérieure irrégulière, Horizon Xa.

- banc 5: 0,02 m joint argileux feuilleté, brun jaune.

- banc 6: 0,07m calcaire en petit banc, compact, gris jaune à taches ferrugineuses et rares oolithes de fer: surface supérieure usée au sommet , Horizon Xb .

- niveau 7: 0,05m joint argileux feuilleté brun jaunâtre à *Kosmoceras jason* (Rein., d' Orb.), Horizon Xb.

- bancs 8-9: 0,43m de calcaire gris jaune, compact en deux levées avec quelques oolithes ferrugineuses en amas. Surface supérieure du banc usée et perforée par des annelides, (horizon XI).

- bancs 10-11: 0,46 calcaire identique au précédent. La surface supérieure (0,03m d'épaisseur) est formé par un calcaire gris brun ferrugineux dont la surface supérieure est usée, fortement taraudée, et bioturbée (annelides): faune ***Geminites janus janus*** (banc 11). Le sommet du banc 11 correspond à la limite Callovien moyen-supérieur très mal exprimée içi et traduit une discontinuité majeure dans la sédimentation.

- niveau 12: 0,03m, joint argileux feuilleté brun jaune , .

- banc 13: 0,30m de calcaire gris en gros banc massif avec une surface supérieure usée et ondulée. Faune: *Peltoceras baylei* (Pries.), horizon XVI.

- banc 14: 0,47m de calcaire gris brun, massif avec quelques grumeaux ferrugineux des oolithes ferrugineuses éparses. La surface supérieure du banc est fortement usée et taraudée, horizon XVII.

- banc 15: 0,07-0,12m, partie supérieure de l'ensemble précédent: calcaire très hétérogène à grosses oolithes de fer et amas ferrugineux: ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl), *Sublunuloceras* sp.. Un voile stromatolitique ferrugineux recouvre le plus souvent ce niveau, horizons XVIII?-XIX.

- banc 16: 0,07-0,10m d'épaisseur au total, niveau conglomératique : calcaires noduleux renfermant des nodules de calcaires ferrugineux pétrographiquement voisin du banc précédent avec une faune très riche: ***Distichoceras bicostatum,*** *Sublunuloceras* sp., *Poculisphinctes* sp., *Hibolites hastatus* (Blainv.), des brachiopodes, etc.. .Cette faune très hétérogène est identique à celle décrite de Doux par Cariou, (1980) avec mélange des éléments de la zone à Lamberti et de l'Oxfordien inférieur.

-banc 17: marnes grises de l'Oxfordien.

2/ Microfaciès:

Dans le secteur de Doux et de Cherves on peut individualiser deux microfaciès principaux.

- oobiomicrite: (bancs 1 à 4 de Doux) calcaire micritique, quartz subanguleux, isométriques dispersés dans le sédiment devenant moins fréquent lorsqu'on monte dans la série. Oolithes ferrugineuses de type 1 très fréquentes à la base et remplacées au fur et à mesure soit par des intraclastes ferruginisés soit par des grumeux ferrugineux ou localement par de grosses oolithes ferrugineuses clairsemées. Microfilaments de type III. Nombreux foraminifères: Lagenidae , *Lenticulina, Astacolus, Verneuilina, Spirillina tenuissima* (Gumb.), débris d'échinodermes, de

gastéropodes et de brachiopodes.

- biomicrite à microfilaments: (bancs 8-9 de Doux) calcaire micritique, glauconie, microfilaments de type III très abondants, (Baloge, 1968). Foraminifères: Lagenidae, *Spirillina tenuissima* (Gumb.), *Dentalina* sp., *Nodosaria* sp..

Le Callovien moyen de Doux et de Cherves montre une discontinuité de sédimentation dans les horizons terminaux de la zone à Coronatum (XI à XIII), qui sont soit absents soit faiblement représentés à la différence du secteur de Craon. Le Callovien supérieur est incomplet notamment pour les niveaux post-Collotiformis. La sous-zone à Poculum est individualisée avec l'horizon à Schroederi représenté ici par une faune de *Distichoceras bicostatum* proche de celle de l'horizon XVIII à Nodulosum (*D. bicostatum nodulosum* a été recueilli en déblais). Le niveau conglomératique (Callovien supérieur terminal et Oxfordien supérieur *pro parte*) peut être parallélisé avec celui de la coupe du Grand Breuil sur la bordure nord aquitaine.

ZONE 5: Région de ROUILLE et du GRAND BREUIL

Les affleurements ou carrières des zones considérées (régions de Rouillé, du Grand Breuil, de Pamproux et du secteur des Maisons Blanches) correspondent pour l'essentiel à la zone à Coronatum et ont fourni d'assez nombreux Distichoceratinae. Ces niveaux sont généralement formés d'un ensemble de calcaire argileux blanchâtres (biomicrites) de domaine externe, en bancs bien ordonnés. Les calcaires de la partie basale sont plus argileux et d'allure feuilletée; ils deviennent plus carbonatés, compacts en bancs métriques et d'allure sublithographique au sommet en alternance avec de fins niveaux plus argileux. Le sommet de ces calcaires est tronqué par une surface d'usure qui traduit une discontinuité régionale majeure; au dessus on voit un niveau conglomératique à éléments remaniés de divers horizons du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur surmonté par les calcaires et marnes de la base de l'Oxfordien moyen. Les coupes ayant fourni des Distichoceratinae sont celles du Grand Breuil près de Saint Sauvant (coupes LK, SA), de Rouillé (CA, CR) et l'affleurement de Chenay (RL).

a) Coupe du Grand Breuil (Vienne):

Elle comprend les horizons XI à XIII et, pour le niveau conglomératique, l'âge varie de l'horizon XV à la sous-zone à Lamberti). Cariou (1980), Faugeras (1985) ont étudié la carrière mais ils n'ont pas détaillé la barre sommitale au dessus des calcaires sublithographiques ni la faune du contact Callovo-Oxfordien. Nous nous sommes appliqués à étudier ces deux niveaux. La découverte récente d'une riche faune de Distichoceratinae associant macroconques et microconques a permis de resituer une espèce d'*Horioceras* peu utilisée à ce jour en stratigraphie: *Horioceras semseyi* (Loczy), et des *Distichoceras* (*Distichoceras quereilhaci nov sp.* , *Distichoceras sp.* (cf. *concinnum* Lemoine). Cette faune inédite a également permis de mettre en relief la difficulté d'établir le dimorphisme au niveau spécifique .

1/ Description de la coupe du Grand Breuil:

La coupe de la carrière (coupe LK) se présente comme suit, de bas en haut, avec nos faunes et les récoltes des auteurs précédents, (Cariou, 1980; Faugeras, 1985), (fig. 29a-b).

- bancs 1-5: 2,20m calcaire argileux clairs (gris bleuâtre à jaunâtre) souvent à débit feuilleté avec *Choffatia* cf. *waageni* Teis., *Choffatia neumayri* (Siem.), *Rehmannia* (*Loczyceras* ?) sp.,

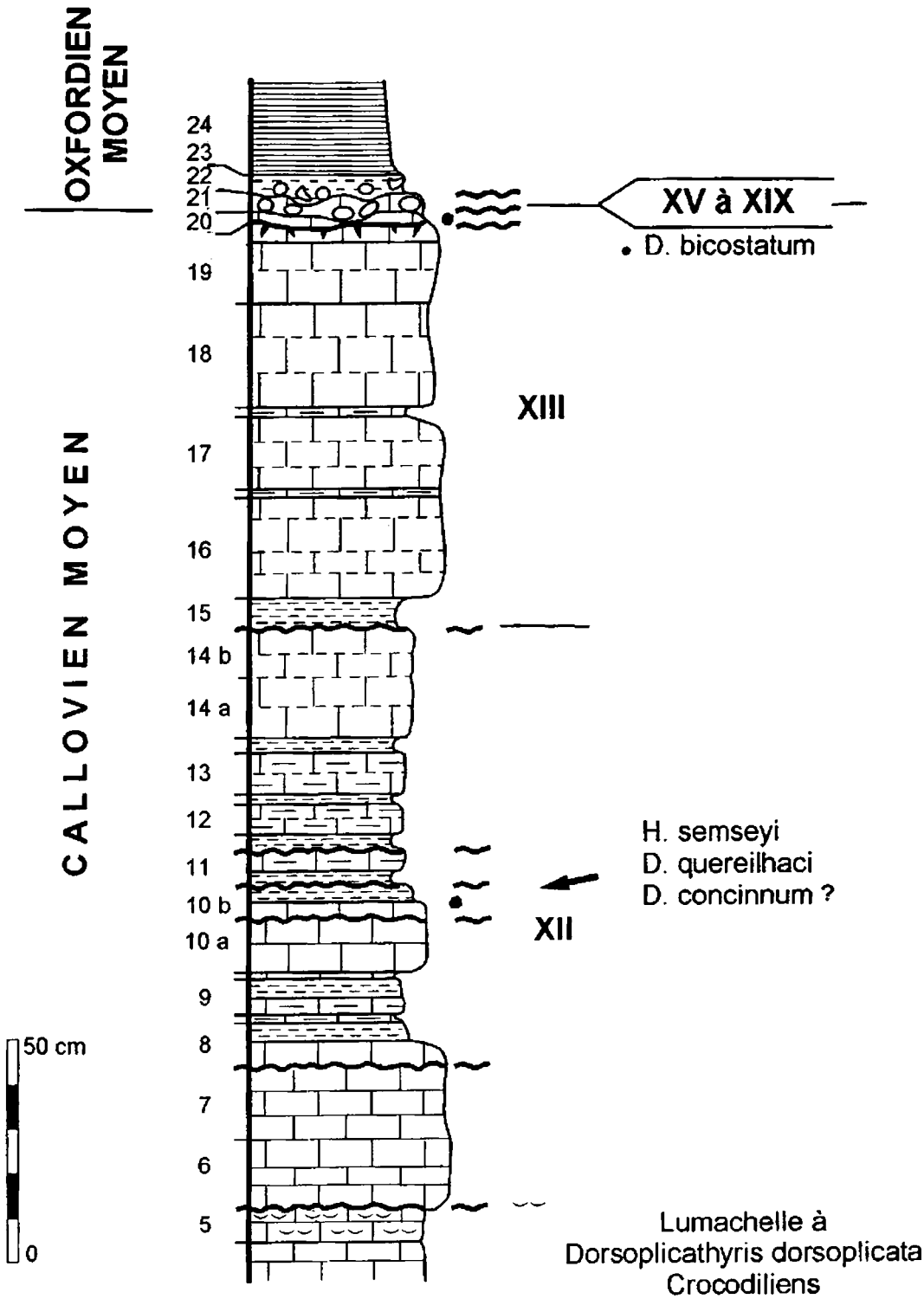


Fig. 31 Coupe du Grand Breuil, (Vienne), (LK, SA):
Barre sommitale, zone à Coronatum, biohorizons individualisés
ou reconnus: distribution des Distichoceratinae

Reineckeia anceps anceps (Rein.), *Collotia gigantea* (Bourq.), *Hecticoceras (Rossiensiceras) multicostatum* Tsyt., *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *bronni* Zeiss, *Hecticoceras* (*Brightia*) *tenuinodosum* Zeiss, *Plagiostoma callovicum* Cosm., *Ctenostreon proboscideum* (Sow.) et *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.) parfois en lumachelles.

- bancs 6 à 9: 3,30m de calcaires clairs, plus massifs devenant sublithographiques à *Collotia gigantea* (Bourq.), *Flabellisphinctes villanyensis* (Till), *Hecticoceras (Lunuloceras) brighti* Pratt, *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.) et des fragments végétaux, (horizon XI).

- banc 10: 0,70m d'un calcaire massif repère à zones plus foncées recristallisées et très peu fossilifère.

- bancs 11 à 14: 3,45m de calcaires blancs sublithographiques à *Collotia gigantea* (Bourq.), *Flabellisphinctes tuberosus* Mang., *Ctenostreon proboscideum* (Sow.), *Plagiostoma callovicum* Cossm., *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.).

- banc 15: 0,02m marnes blanchâtres.

- bancs 16 à 18: 2,55m de calcaires blancs sublithographiques en bancs plus ou moins massifs avec *Collotia gigantea* (Bourq.), *Flabellisphinctes (Flabellia) tuberosus* Mang., *Plagiostoma strigillatum* (Laube), *Ostrea* sp, *Bélemnites* sp. et des Crinoides.

- banc 19:1,70m gros banc de calcaire sublithographique clair, jaunâtre altéré avec *Collotia gigantea* (Bourq.), *Hecticoceras (Brightia) difforme* Tsyt., *Hecticoceras (Rossiensiceras)* cf. *metomphalum* Bon., *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.).

- bancs 20-21:0,16m deux petits bancs de calcaire argileux gris jaunâtre avec des joints argileux et les surfaces supérieures des bancs, ondulées et ferruginisées. La faune est riche: *Phlycticeras pustulatum* (Rein., d'Orb.), *Flabellisphinctes pseudolothari* Loczy, *Hecticoceras (Putealiceras)* cf. *lugeoni* Tsyt., *Hecticoceras (Rossiensiceras) savoiense* Zeiss, *Hecticoceras (Lunuloceras) brighti* (Pratt), *Hecticoceras* (*Brightia*) *nodosum* (Quenst.), *Hecticoceras* (*Brightia*) *difforme* Tsyt., *Aulacothyris pala* (v. Buch) et *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.).

- bancs 22-23: 0,80m calcaire gris jaunâtre avec un joint argileux au centre. Ils renferment *Choffatia* cf. *waageni* Teis. (biohorizon XIII?), *Hecticoceras (Rossiensiceras) savoiense* Zeiss, *Collotia gigantea* (Bourq.), *Erymnoceras* sp., *Plagiostoma callovicum* Cossm., *Ctenostreon proboscideum* (Sow.), *Aulacothyris pala* (v. Buch) et *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.) en lumachelles.

- lacune d'observation: un mètre environ

- bancs 25-26: 1,35m calcaire argileux blanchâtres sublithographique avec au sommet, une zone ferruginisée une partie supérieure usée et perforée: *Hecticoceras* sp., *Reineckeia* sp. et *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *ventricosum* Tint.

- banc 27: 0 à 0,10m niveau conglomératique à ammonites usées et recouvertes d'un cortex noirâtre:*Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *trezeense* (Gér. & Cont.), *Peltoceras baylei* (Prieser) *Epimorphoceras* sp., ***Distichoceras*** sp..Les faunes comportent un mélange d'espèces remaniées du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur.

Le relevé de la partie supérieure de la carrière où ont été découverts d'assez nombreux Distichoceratinae a fait l'objet d'un nouveau lever détaillé. La base de cette barre sommitale (coupe SA) correspond au banc 19 *p.p.* de la coupe précédente. La coupe détaillée de la barre sommitale jusqu'à l' Oxfordien est la suivante:

- bancs 1 à 5: calcaires argileux jaunâtres, assez compacts pauvres en fossiles avec une surface supérieure usée et ondulée, localement ferrugineuse: lumachelle à térébratules *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.), restes de crocodiliens.

- bancs 6-7: 0,40m calcaires identiques aux précédents avec des surfaces de bancs ondulées et ferrugineuses.

-bancs 8-9: 0,28m deux bancs de calcaires argileux un peu plus tendres avec des interlits centimétriques de marnes jaunâtres.

- banc 10: 0,25m calcaire argileux jaunâtre en deux parties dont la supérieure est très fossilifère et a fourni une faune inédite de Distichoceratinae. Ce niveau contient de nombreux Distichoceratinae (plus de 70 exemplaires macroconques et microconques) dont ***Horioceras semseyi*** (Loczy, 1915), ***Distichoceras quereilhaci*** nov. sp., ***Distichoceras*** sp. (cf. ? ***D. concinnum*** Lem. (3 exemplaires). La faune associée comporte: *Erymnoceras* sp. (nucleus), *Erymnoceras baylei* Jean., *Hecticoceras* (*Brightia*) sp., *Hecticoceras* (*Sublunuloceras*) *crassicostatum* Chik., *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) cf. *schloenbachi* Tsyt., *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) *savoiense* Zeiss, *Paroecotraustes* sp., *Reineckeia* sp. nov., *Reineckeia crassivenia* (Bourq.), *Reineckeia vesuntiana* (Bourq.), *Reineckeia* (*Loczyceras*) *inacuticostata* (Loczy), *Reineckeia anceps anceps* (Rein.), *Oecoptychius refractus* (Rein.), *Phlycticeras* aff.*waageni* Buck., *Flabellisphinctes villanyensis* (Till), *Cenoceras* sp., Oppeliidae indet., Lamellibranches dont *Plagiostoma callovicum* Cossm. assez fréquent, *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.) et des restes de bois fossile.

- banc 11: 0,10m calcaire argileux jaunâtre à surface supérieure ferruginisée: ***Horioceras semseyi*** (Loczy, 1915), Hecticoceratinae, Reineckeiinae, *Rhynchonella* sp., *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.),*Plagiostoma callovicum* Cossm..

- bancs 12-13: 0,25m calcaire argileux jaunâtre en deux levées séparé par un interlit marneux de même couleur: ***Horioceras*** sp., *Phlycticeras* sp., *Flabellisphinctes* sp., des Hecticoceratinae et des lamellibranches.

- banc 14: 0,36m calcaire argileux gris-jaune en deux parties: *Erymnoceras coronatum* (Brug., d'Orb.) de grande taille, *Erymnoceras* sp., *Reineckeia crassivenia* (Bourq.), *Hecticoceras* (*Brightia*) sp., *Hecticoceras* (*Rossiensiceras*) sp., *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.).

-bancs 15-16: 0,47m banc argileux jaunâtre, puis calcaire gris-jaune compact (banc 25, coupe Faugeras, 1985).

- bancs 17 à 19a: 0,85m de calcaire gris-jaune (= banc 26 des auteurs précédents) compact en trois parties: la partie moyenne (banc 18) contient de nombreux *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) aff. *carpathicum* (Simion.), des Brachiopodes (*Rhynchonella* sp.) puis, dans le banc suivant 19a on trouve *Kosmoceras ventricosum* Tint. , *fide* Cariou.

- banc 19b: partie supérieure du banc précédent (sur une épaisseur de 0,08-0,10m en moyenne) mais recristallisée avec *Belemnites* sp.: calcaire gris beige dur et cassant à surface supérieure usée, perforée et fortement bioturbée (terriers d' annélides). Ces derniers ont jusqu'à 2cm de diamètre et peuvent atteindre plus de 10cm de profondeur. Ils sont remplis d'un sédiment fin, silteux et ferrugineux ; de la calcite recristallisée comble les microfissures lors du comblement du terrier. Le sommet du terrier est obturé par une croûte stromatolithique.

La carrière principale et la barre sommitale correspondent au Callovien moyen, zone à Coronatum s.l. . On passe ensuite aux niveaux de l'Oxfordien inférieur et de la base de l'Oxfordien

moyen par l'intermédiaire d'un niveau conglomératique qui traduit une discontinuité majeure post-Coronatum, (fig. 29b).

- banc 20: le sommet du banc 19b indique une coupure majeure dans la sédimentation. La surface supérieure de ce banc est très ondulée et est recouverte par un ensemble conglomératique (0 à 0,08m d'épaisseur) très irrégulier qui en comble les dépressions. Le sédiment, très hétérogène, est composé de fragments d'un calcaire pétrographiquement identique au calcaire du banc 19b et de fossiles roulés et fragmentaires enduits plus ou moins complètement par une patine noirâtre d'oxydes fer et de manganèse. Ces deux constituants sont eux-mêmes localement recouverts par des lamines stromatolitiques qui scellent la surface de ce niveau. Des dômes stromatolitiques sont parfois visibles (Faugeras, 1985): le voile stromatolitique est lui-même soit partiellement détruit soit le plus souvent recristallisé lors de la diagénèse.

Le banc 20 correspond au " niveau conglomératique" ou à la " couche-limite callovienne " des anciens auteurs (Fournier, 1887 et Welsch, 1903) qui ont signalé à ce niveau des ammonites de la sous-zone à Lamberti (dont l'espèce-indice) et des Distichoceratinae. Une discussion à ce sujet a été faite précédemment (p. 11); la composition paléontologique du banc conglomératique est actuellement la suivante: *Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *trezeense* (Gér. & Cont.), *Peltoceras baylei* (Pries.), ***Distichoceras*** sp. (Cariou, 1980 et Faugeras, 1985) caractérisant l'horizon XV. S'y ajoutent nos propres récoltes: *Peltoceras* sp., *Peltoceras regularis* Gér. & Cont., des Hecticoceratinae dont *Sublunuloceras discoides* Spath, *Sublunuloceras* sp., ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl) et *Alligaticeras alligatum* (Leck.), *Kosmoceras* sp., *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.). Toutes ces formes prouvent que l'existence de la sous-zone du Callovien terminal est, sinon individualisée, du moins attestée par sa faune ammonitique. L'Oxfordien inférieur *pro parte* est également présent avec *Parawedekindia* sp.. On peut déduire des fossiles rencontrés à ce niveau que plusieurs horizons sont représentés et que le remaniement affecte un hiatus temporel important (horizon XV du Callovien supérieur à l'Oxfordien inférieur). Les formes de la sous-zone à Lamberti sont relativement bien représentées mais les déterminations anciennes demanderaient à être confirmées.

Les niveaux stromatolitiques ferro-magnésiens sont considérés par les auteurs (Elmi, 1981; Dromart & Elmi, 1986) soit comme peu profonds, de la zone intertidale jusqu'à l'émersion avec une diagénèse importante, (avec présence constante de fer dans tous les cas, pour des secteurs tectoniquement actifs), soit modérément profonds sur des rampes (sédimentation gravitaire dans des "zones intermédiaires" plus externes par rapport aux zones précédentes ou proximité de talus). On ne peut retenir que la deuxième option pour les sédiments du Grand Breuil qui appartiennent au domaine marin distal.

- banc 21: 0,10m en moyenne de calcaire gris argileux à nodules ferrugineux à la base: ce niveau est d'allure noduleuse ou plus compact mais reste toujours assez continu. La faune est d'âge Oxfordien inférieur: *Properisphinctes* sp., *Cardioceras* sp..

- banc 22: 0,07m niveau marneux grisâtre avec des galets de calcaire argileux gris avec *Cardioceras tenuiserratum* (Oppel), *Arisphinctes* sp.

- banc 23: 0,17m calcaire argileux gris à débit feuilleté à la base .

Les bancs 21 et suivants appartiennent à la base de l'Oxfordien moyen, (El Haq , 1997; Cariou & *al.* , 1997). Le contact Callovo-Oxfordien est voisin sinon identique à celui de Pamproux (Cariou, 1980).

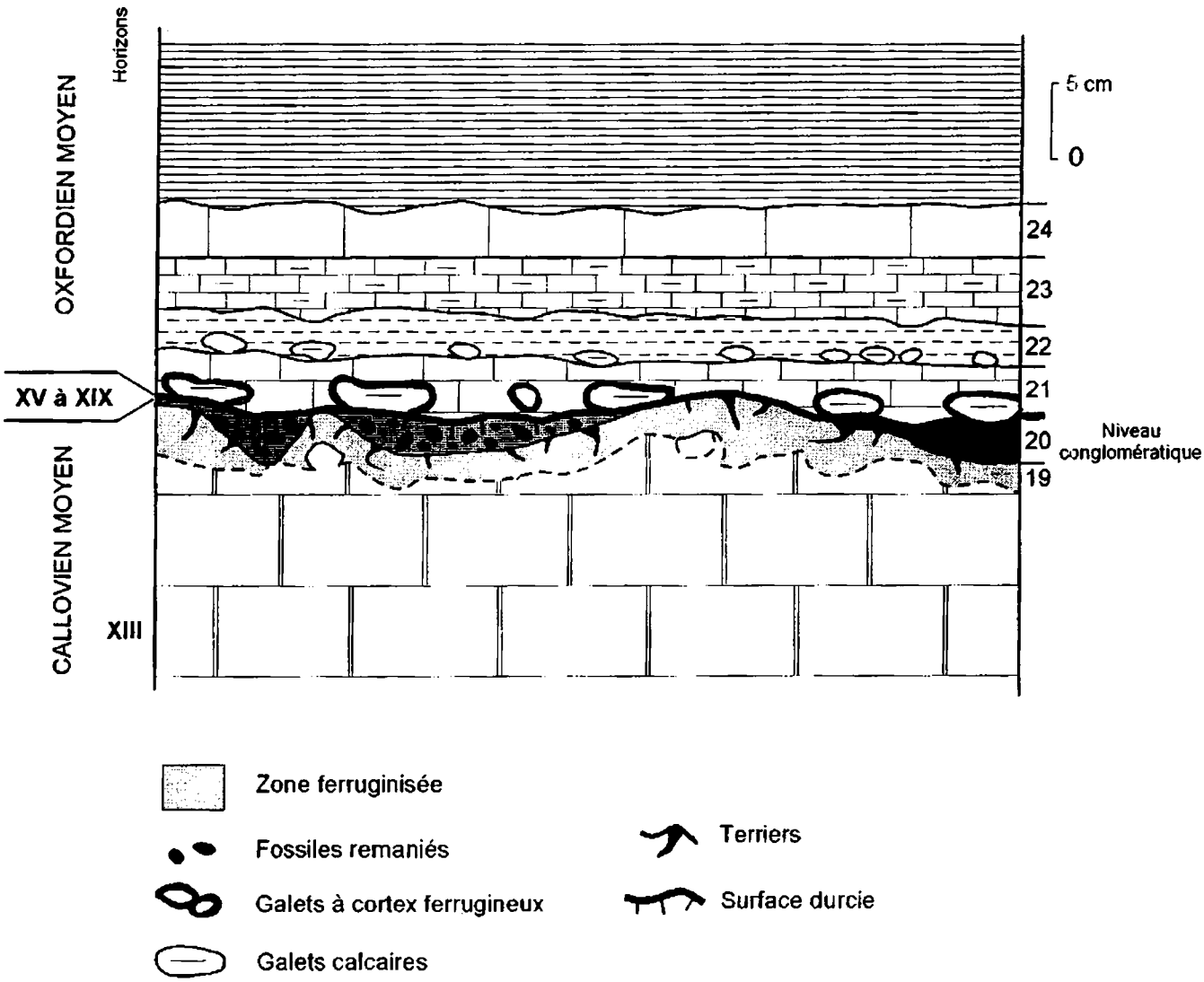


Fig. 32 Coupe du Grand Breuil, (Vienne), (SA): détail de la limite callovo-oxfordienne

Le biohorizon XIIIb à Waageni manque dans la coupe, toutefois on ne peut exclure l'horizon XIIIa de la barre sommitale qui appartient pour l'essentiel à l'horizon XII à Baylei. *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) *carpathicum* du banc 18 est également cité de l'horizon XVa-b mais son biochron exact n'est pas connu actuellement .

2/ Microfaciès:

Les microfaciès sont très uniformes caractérisant un domaine de plateforme externe de profondeur modérée. A la base de la carrière les biomicrites à microfilaments dominent et sont présentes jusque vers le banc 14. Au sommet ce sont plutôt les biomicrites à bioclasts qui dominent, puis les biomicrites/ biopelmicrites dans la barre sommitale du Callovien. Les microfaciès sont assez voisins de ceux de Pamproux, (Baloge, 1968); trois microfaciès dominants peuvent être individualisés.

biomicrites (biopelmicrites) à microfilaments: (bancs 1 à 14)

Calcaire micritique, pelletoides localement abondants, pas de quartz, peu de bioturbation, texture mudstone. Microfaune: microfilaments de type III, (Baloge, 1968 , pl.XXII, fig.3), longs, fins et flexueux (plus de 10% de l'ensemble des éléments figurés en moyenne mais pouvant atteindre plus de 50% dans certains bancs), foraminifères parfois nombreux avec des Spirillinidae (près de 50% des foraminifères), *Spirillina tenuissima* (Gumb.) très abondante *Spirillina elongata* Biel. & Poz. , *Conicospirillina* sp., *Lenticulina* sp., *Palmula* sp., Lagenidae divers dont *Nodosaria* sp., *Dentalina* ? sp.. Tous ces foraminifères sont habituellement assez profonds; on connaît aussi des sections d'ostracodes. Les calcaire à microfilaments sont considérés par les auteurs (Peyre, 1959; Baloge, 1968) comme des sections de prodissoconques de lamellibranches pélagiques, probablement du groupe des Posidonomyes (genre *Bositra*). Notons que ces microfilaments sont très différents de ceux du Toarcien qui correspondent à des stades juvéniles d'un pectinidae pélagique (genre *Amussium*).

biomicrites à bioclastes: (bancs 17 à 21)

Calcaire micritique, nombreux bioclastes recristallisés, pas de quartz ni de bioturbation, textures mudstone à wackstone. Microfaune: *Spirillina tenuissima* (Gumb.) très abondante, *Lenticulina* sp. , *Trocholina* sp. (très rare), *Textularia* sp., bioclastes divers recristallisés et quelques microfilaments de type III.

biomicrites/biopelmicrites (bancs 22-23)

Calcaire micritique, nombreux pellets, soit individualisés (lithification précoce), soit coalescents sous forme d'amas plus ou moins bien individualisés ("pelletoides"). Très rares microfilaments, quelques débris de crinoides et divers fragments, peu abondants, d'orgamismes recristallisés.

Pour résumer l'environnement sédimentaire des dépôts du Grand Breuil qui ont livré la faune originale de Distichoceratinae du banc 10b, on peut constater que les faunes nectoniques (ammonites et bélemnites) sont dominantes. Les lamellibranches benthiques sont également fréquents: soit des benthiques endobiontes (*Pholadomya* et formes affines souvent en position de vie avec les deux valves en connexion), soit des Pectinidae lamellibranches benthiques ou prodissoconques de formes necto-pélagiques (microfilaments). Sur des substrats précocement indurés se développent des biocoenoses à Brachiopodes et des lumachelles à *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.); les gastéropodes sont rares. La microfaune doit être considérée comme benthique et normale d'après la répartition des genres de foraminifères pour des niveaux marno-calcaires du Callovien moyen. On notera que les fossiles sont rares dans les calcaires sublithographiques mais deviennent plus

abondants dès qu'il y a ralentissement de la sédimentation (surfaces d'abrasion sous marine, niveaux à encroûtements ferrugineux) comme par exemple le banc repère 10b, ou bien, (Faugeras, 1985) léger approfondissement relatif (niveaux argileux plus développés, bancs 9 à 11) . La bioturbation demeure généralement faible (exception faite de l'horizon XI); les restes fossiles sont subhorizontaux, mais peuvent être déformés lors de la compaction du sédiment.

Il s'agit d'un milieu marin bien oxygéné, circalittoral du domaine marin externe, très favorable à la vie des organismes nectoniques. Sur le plan du dépôt, on observe une succession de paraséquences de comblement: phases mineures d'approfondissement (avec termes argileux plus fréquents, faunes ammonitiques plus riches) alternant avec sédiments plus carbonatés (calcaires sublithographiques peu fossilifères), le tout dans un cortège globalement transgressif (voir p. 269, Environnement sédimentaire).

Le niveau conglomératique à la limiteCallovien-Oxfordien correspond à une discontinuité sédimentaire majeure à l'échelle régionale dans les séquences de dépôt (*ibid*., pour l'interprétation).

b) <u>Secteur de Rouillé :</u>

Deux coupes très proches l'une de l'autre (coupes CA-CR) sont complémentaires de celle du Grand Breuil qui a été étudiée en détail pour sa faune de Distichoceratinae inédite. La coupe CR a livré le premier Distichoceratinae macroconque connu avec l'exemplaire de *Geminites janus primus* Bal. & Car. . Le niveau stratigraphique de l'échantillon correspond à la limite Callovien inférieur-moyen.

Coupes CA, CR au lieu dit Les Fosses près de Rouillé (Vienne): ces coupes ont été étudiées par Cariou (1980) dont nous suivrons le découpage biostratigraphique. Nous n'étudierons que la base de la carrière qui correspond au niveau du Distichoceratinae précité.

On observe de bas en haut, (fig. 33):

- banc 4: 0,40m (0,30m bien visible) de calcaire micritique beige jaune dont la partie supérieure usée et ondulée (sur 0,10m dépaisseur) s'enrichit en oolithes et amas ferrugineux avec de la pyrite automorphe hématitisée. Les fossiles, très nombreux sont usés, souvent fragmentaires et encroûtés d'une pellicule ferrugineuse. On y recueille ensemble: *Macrocephalites* aff. *macrocephalus* (Zitt. non Schl.), *Reineckeia* (*Tyrannites*) *tyranna* (*Neum.*), *Reineckeia* (*Rehmannia*) *laugieri* Bourq., *Choffatia* (*Subgrossouvria*) *recuperoi* (Gemm.), *Indosphinctes subpatina* (Petitcl.), *Hecticoceras* (*Chanasia*) *michaslkii* (Lew.), *Hecticoceras* (*Chanasia*) *chartroni* Petitcl.. Ce niveau de condensation correspond à un mélange de formes des biohorizons IV à VI.

- bancs 5 à 14: bancs de calcaires micritiques beige jaune massifs séparés par des interlits centimétriques argileux et feuilletéde même couleur (épaisseur des bancs calcaires variant de 0,30m à 0,50m). Le banc 7, *Oxycerites* cf. *subcostarius* (Opp.), le banc 10, *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *pseudolunula* (Elmi), *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) sp., *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *striatulum* Elmi, c'est à dire la faune de la sous-zone à Patina et, un peu plus haut dans la série, au banc 12 nous avons recueilli ***Geminites janus primus*** Bal. & Car. *i.d.* la base de l'horizon VIII.

La coupe se poursuit sous un faciès pétrographique identique, admettant parfois des passées un peu plus argileuses. Le sommet des coupes (CA, CR) atteint l'horizon IX à Turgidum avec la présence de *Kosmoceras medea* (Call.). Les microfaciès et l'environnement sédimentaire sont identiques à ceux du Grand Breuil (se reporter à cette coupe).

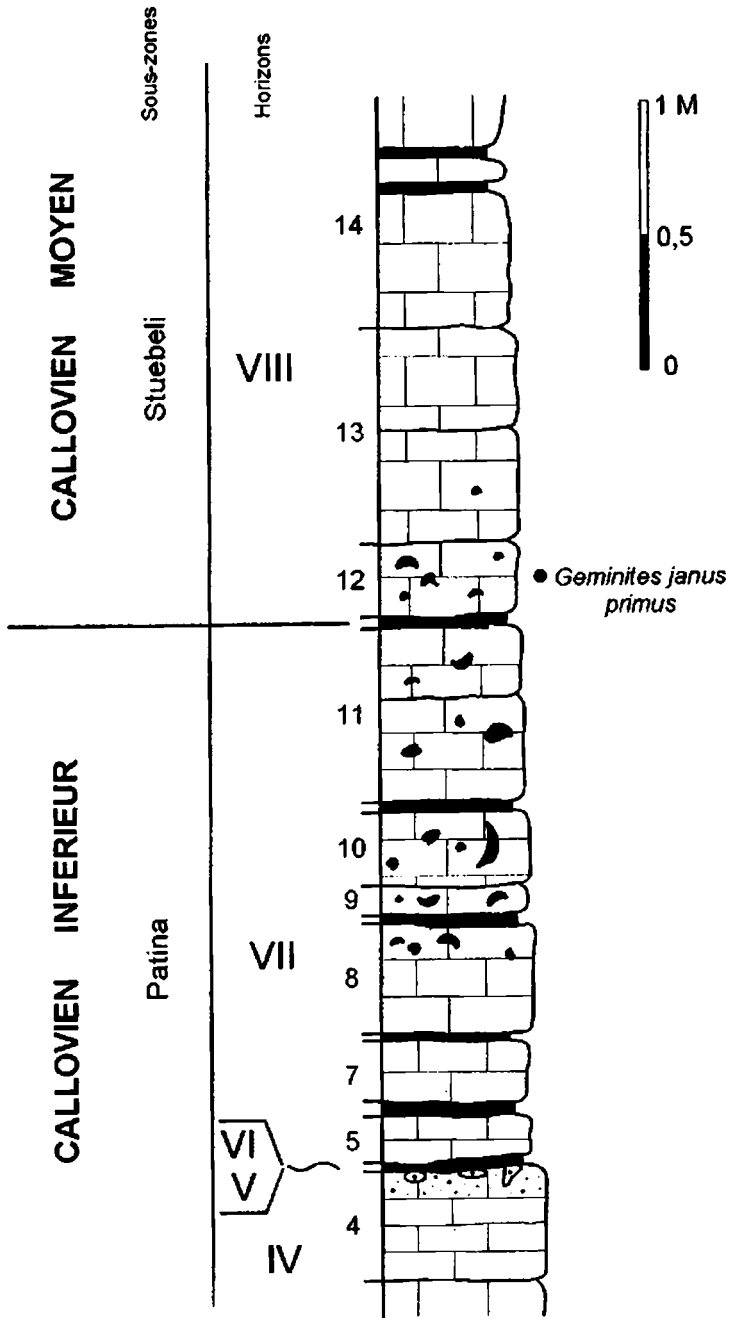


Fig. 33 Coupe de Rouillé, (Vienne), (CA, CR): localisation stratigraphique de *Geminites janus primus*

c) **Affleurement de Chenay:**

Un affleurement limité d'une tranchée de route, (coupe RL) près de Chenay (Vienne) montre des calcaires argileux, fins, de couleur crème voisins de ceux de la barre sommitale du Grand Breuil, qui ont livré un *Distichoceras* original qui se rapproche du groupe de ***Distichoceras pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), associé à *Jeanneticeras* sp.. Cette forme montre des caractères morphologiques un peu plus évolués que ceux de *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.. On peut retenir un âge Callovien moyen, horizon XIIIa (?) pour ce spécimen.

Les microfaciès sont identiques à ceux de Pamproux: Biomicrite à microfilaments de type III, Lagenidae, débris divers recristallisés (Lamellibranches), restes d'échinodermes.

ZONE 6: secteur des MAISONS BLANCHES

Un exemplaire unique d'***Horioceras aff. baugieri*** (d'Orb.) a été trouvé dans un bloc de calcaire argileux de couleur beige clair en provenance d'un talus de route (RN 10). L'échantillon est associé dans le même bloc à *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *posterium* Zeiss et *Indosphinctes* sp. . Son âge le situe à la limite Callovien inférieur-moyen probablement dans l'horizon VIII à Bannense. La découverte de cet échantillon est fondamentale pour la reconstitution phylétique des Distichoceratinae. En effet il confirme tout d'abord la différenciation de la sous-famille au moins à la fin du Callovien inférieur et, d'autre part, que la morphologie microconque *baugieri* est réalisée dès ce niveau stratigraphique. Palframan (1967) reliait *Horioceras baugieri* (microconque) uniquement à la forme macroconque *Distichoceras bicostatum* (Stahl) pour des exemplaires dimorphes de même âge provenant de la zone/(sous-zone) à Lamberti *s.l.* . Or il s'avère avec cette trouvaille que plusieurs espèces de Distichoceratinae peuvent avoir un microconque de même morphologie. Ce fait apporte aussi indirectement un argument supplémentaire à la présence du premier Distichoceratinae macroconque au même biohorizon (***Geminites janus primus*** Bal. & Car.), récolté lui aussi, en exemplaire unique, à Rouillé).

Nous ne décrirons pas la coupe des Maisons Blanches, nos coupes (IK, RF) complètent la stratigraphie du secteur antérieurement décrite (carrière Fangaux, Cariou, 1980), mais nous détaillerons les associations de la limite Callovien inférieur et moyen. Le sommet du Callovien inférieur est formé de calcaires argileux crème en petits bancs décimétriques séparés les uns des autres par des niveaux plus argileux.

Les niveaux fossilifères de l'horizon VIIb renferment à la base: *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) aff. *boginense* Petitc., *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *proximum* Elmi, *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *pseudolunula* (Elmi), *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *zieteni* Tsyt. *Paralcidia mamertensis* (Waag.), *Collotia oxyptycha* (Neum.), *Reineckeia turgida* Car., *Indosphinctes roberti* (Petit;), *Indosphinctes choffati* (Par. & Bon.). Au sommet de l'horizon s'y ajoutent: nombreux *Indosphinctes* dont *Indosphinctes patina* (Neum.), *Indosphinctes abichi* (Neum.), *Indosphinctes peregrinus* Spath, *Indosphinctes pseudopatina* (Par. & Bon.), etc..., des *Choffatia* avec *Choffatia prorsocostata* (Siem.), *Choffatia leptonata* Spath, *Grossouvria cheyensis* (Petitc.), *Grossouvria tenuis* (Siem.), *Grossouvria curvicosta* (Opp.), des Reineckeinae, des *Collotia* , des Macrocephalitinae et aussi quelques *Kosmoceras enodatum* (Nik.). Les *Dorsoplicathyris dorsoplicata* (Desl.) en lumachelles sont assez fréquentes.

Microfaciès Les microfaciès correspondants sont très uniformes (coupe RF)et sont constitués de micrites/ pelmicrites à microfilaments(calcaire micritique, pellets bien calibrés isométriques, pas de quartz, texture mudstone). Eléments biologiques: microfilaments de type III (cf. Pamproux, Grand Breuil), débris et radioles d'échinodermes, tests de brachiopodes et de lamellibranches, crinoides et foraminifères peu abondants en général (*Lenticulina* sp., *Citharina* sp., *Spirillina* sp.). L'environnement sédimentaire est pratiquement identique à ceux du Grand Breuil, de Rouillé et de Pamproux. Il s'agit d'un milieu de dépôt marin du domaine externe de profondeur modérée.

ZONE 7: VENDEE et LITTORAL ATLANTIQUE

Les niveaux marno-calcaires qui prédominent dans ce secteur depuis le Callovien inférieur terminal jusqu'au Callovien supérieur le plus élevé (sous-zone à Lamberti) ont fourni des Distichoceratinae à deux niveaux stratigraphiques. Tout d'abord dans la sous-zone à Rota dans la région de Velluire et du Lairoux (collection Olivaux *fide* Cariou, 1974b) avec ***Distichoceras* gr. *pasdejeuensis*** (Gér. & Cont.), ***Distichoceras*** sp., ***Horioceras cf. baugieri*** (d' Orb.). Puis au Callovien supérieur, à la base de la sous-zone à Poculum, *i.e.* le biohorizon à Nodulosum; la coupe du Grouin-du-Cou du littoral atlantique a livré, au banc 53, de nombreux ***Distichoceras bicostatum*** morphotype ***nodulosum*** (Quenst.), (Cariou 1980). A ces deux niveaux correspondent respectivement des marnes jaunâtres épaisses (plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur) avec de fins niveaux de calcaires argileux intercalés, (région de Velluire). L'horizon à Nodulosum du littoral atlantique est plus carbonaté et montre des calcaires argileux gris jaunâtres avec interlits plus argileux ou marneux en alternance.

Les microfaciès sont très uniformes: Biomicrite à microfilaments: calcaire micritique, texture mudstone. Présence de quartz anguleux en faible quantité, isométriques et de petite taille (0,05-0,1mm). Microfilaments de type III disposés en feutrage ou en boules (bioturbation), échinodermes (débris, radioles), foraminifères benthiques relativement profonds (*Spirillina tenuissima* (Gumb.), *Lenticulina* sp., *Marginulinopsis* sp.). Dans les deux cas il s'agit d'une sédimentation caractéristique du domaine externe distal.

III/2/2 COUPES DE NORMANDIE et de SOUABE-FRANCONIE:

2/2/1 Coupes de NORMANDIE

Le matériel étudé comprend des Distichoceratinae collectés par Mr. Ilk, amateur éclairé, en estran sur la plage de Villers-sur-Mer, (fig. 31). Cette localité est classique et bien connue en Normandie pour l'étude du passage Callovo-Oxfordien depuis les travaux de Hébert (1860). R. Douvillé (1904, 1915) reprenant les coupes de cet auteur a précisé la position des échantillons de Distichoceratinae en provenance de Villers-sur-Mer: *Horioceras baugieri* (d'Orb.) et *Distichoceras bicostatum* (Stahl) (= *Oppelia* (*Distichoceras*) *bipartita* (Zieten)). Les Distichoceratinae se rencontrent principalement dans une marne grise à fossiles pyritisés (niveaux H3-4 *sensu* Hébert) en falaise ou sur l'estran. Les fossiles sont souvent dépourvus de la loge d'habitation et dépassent très rarement 60-70mm de diamètre. Le ratio (Rd) entre les formes macroconques et les formes

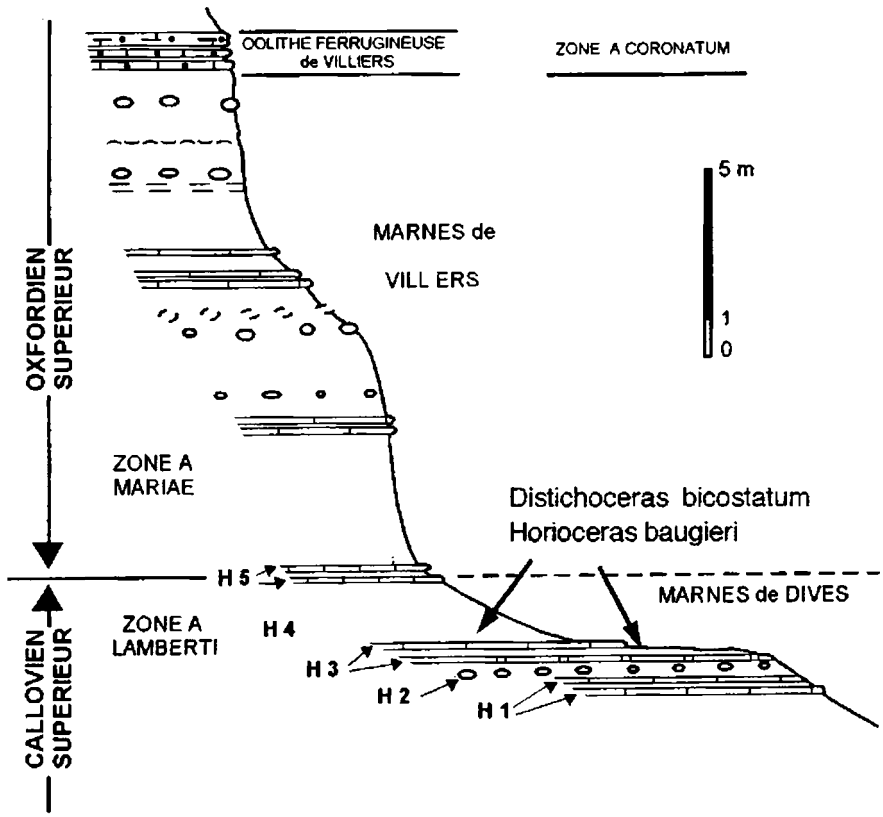


Fig. 34 Localisation stratigraphique des Distichoceratinae de Normandie: coupe des Vaches Noires, (Douvillé, 1914; Bonnot, 1995)

microconques varie de 1/2 à 1/3 semon les niveaux. Des individus isolés sont également connus plus bas dans la série (H1 *sensu* Hébert).

Les niveaux H 3-4, relativement riches en Distichoceratinae, correspondent à la partie supérieure des " Marnes de Dives"; ils contiennent aussi des *Kosmoceras* . Ces niveaux sont assimilables globalement à la zone à Lamberti de la province subboréale. Les niveaux d'estran ont fourni une faune ammonitique de la sous-zone à Henrici. On trouve au niveau H3 (Callomon, 1962; Bonnot, 1995, 1998 et Bonnot & Cariou, 1999): ***Distichoceras bicostatum*** (Stahl) et son dimorphe microconque ***Horioceras baugieri*** (d'Orb.), *Peltoceras schroederi* Pries., *Kosmoceras spinosum* (Sow.), *Hecticoceras punctatum* (Zie.), *Poculisphinctes poculum* (Leck.), *Quenstedtoceras henrici* Douv., *Kosmoceras compressum* (Quenst.), *Quenstedtoceras praelamberti* Douv. *Euaspidoceras faustum* (Bayle), etc. . Ces niveaux se situent dans la sous-zone à Henrici de la province subboréale équivalent de la sous-zone à Poculum de la province subméditerranéenne (Cariou & Hantzpergue, 1997). Le niveau H4 appartient à la sous-zone à Lamberti, (*ibid.* p. 68); la faune comprend (Bonnot, 1995): *Quenstedtoceras praelamberti* Douv., *Q. lamberti* (Sow.), *Euaspidoceras faustum* (Bayle), *Oppelia villersensis* (d'Orb.) et les mêmes Distichoceratinae que dans la sous-zone précédente. Au dessus de ces niveaux à Distichoceratinae on passe aux couches de passage à l'Oxfordien (H5 sensu Hébert) qui n'ont pas fourni des représentants de cette sous-famille.

2/2/2 Coupes de SOUABE-FRANCONIE

Nous avons pu étudier un matériel allemand inédit, recueilli par Dietl et ses collaborateurs du Stadt Museum de Stuttgart lors de travaux routiers au voisinage des localités-type de Souabe-Franconie (Gammelshausen, Gruibingen, Bissingen) et de Bavière (Sengenthal, etc...) où les couches de l'Ornaten-Ton ont été depuis longtemps étudiées par Stahl (1824), Zieten (1830) et Quenstedt (1885). Les Distichoceratinae de cette région se répartissent selon différents niveaux qui s'échelonnent depuis la base de la zone à Athleta jusqu'à la sous-zone à Lamberti, (fig. 32). D'après Dietl (1987, 1991, 1993), on trouve des Distichoceratinae dans la zone à Athleta, dès la sous-zone à Proniae, horizon à Complanatoides (ex horizon à Trifidum) avec Distichoceras complanatoides (Quenst.) très abondant, (coupe de Gruibingen).

Dans l'horizon à Fraasi, base de la sous-zone à Spinosum (coupe de Sengenthal, niveau 11b), l'auteur signale Distichoceras bicostatum (Stahl), Horioceras baugieri (d'Orb.), *Collotia fraasi* (Oppel), *Kosmoceras rowlstonense* (You. & Bir.), *Alligaticeras latilinguatus* Noetl., etc... .

Dans l'horizon à Punctulatum (horizon terminal de la sous-zone à Spinosum), les coupes de Bissingen et de Gruibingen ont fourni Distichoceras aff. complanatoides (Quenst.), Distichoceras bicostatum (Stahl), Horioceras baugieri (d'Orb.), *Taramelliceras punctulatum* (Quenst.), *Taramelliceras denticulatum* (Ziet.), *Hecticoceras* (*Brightia*) *solinophorum* Bon., *Kosmoceras zeissi* Dietl, *Alligaticeras rotifer* (Brown) etc... . La sous-zone à Henrici a livré divers Distichoceratinae dans les trois horizons successifs à Megaloglobulus, Entospina et Flexispinatum avec Distichoceras bicostatum, Horioceras baugieri et Distichoceras morphotype nodulosum (Quenst.). Enfin les derniers Distichoceratinae de cette région correspondent, comme en Poitou, à l'espèce Distichoceras bicostatum qui atteint la sous-zone à Lamberti (horizons à Compressum et à Distractum).

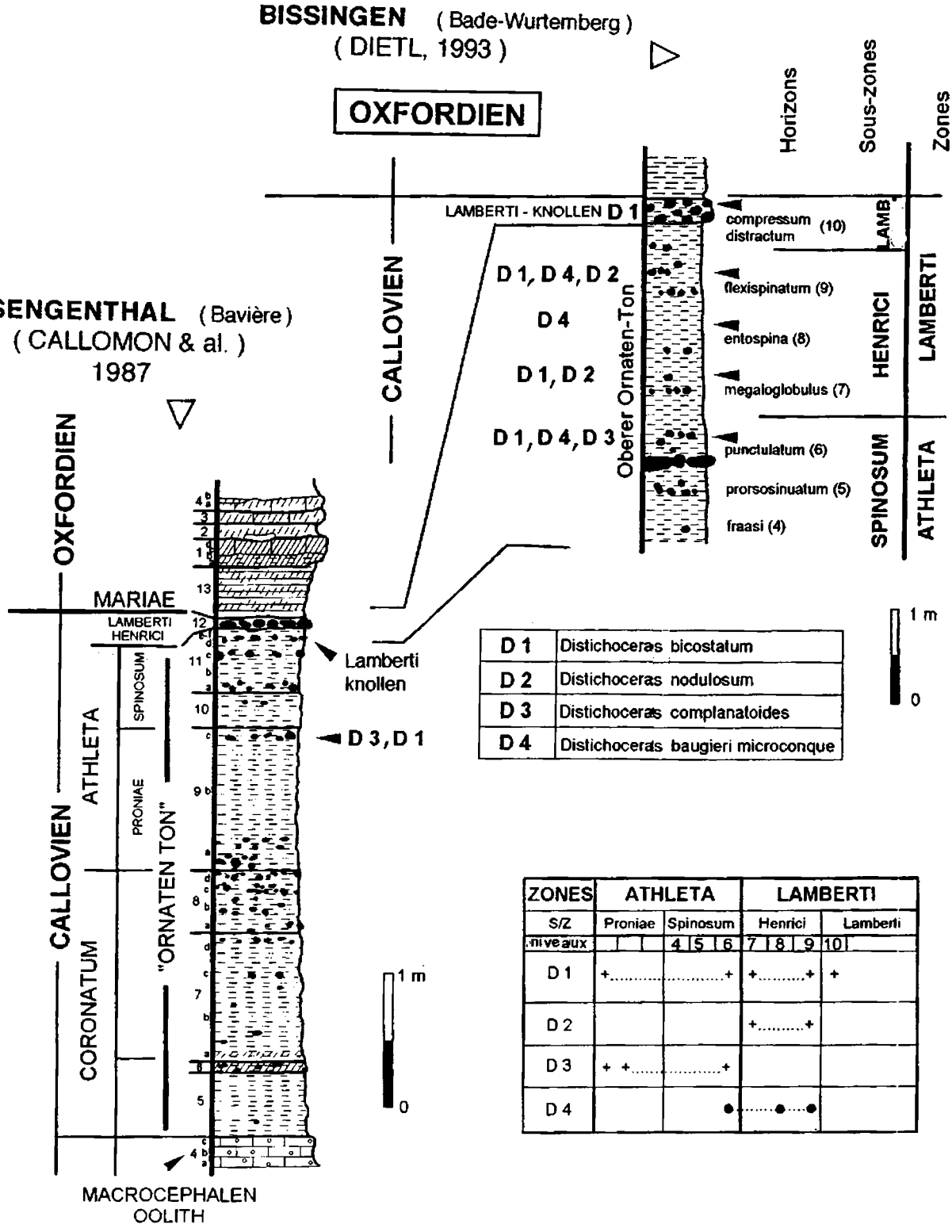


Fig. 35 Localisation stratigraphique des Distichoceratinae de Souabe-Franconie et de Bavière,(Callomon & al., 1987; Dietl, 1993)

av: aire ventrale: av1 tectiforme; av2 subtabulé; av3 tabulée, aplatie
b.o.: bord ombilical
car.1: av. monocarénée
car.2: av. bicarénée (2 fausses carènes)
car.3: av. tricarénée
c.cr.: carène crénelée
ce: costulation externe
c.l.: carène latérale
clv: clavi
c.m.: carène médiane
cp: costulation primaire
crm: crénelure médiane
crl: crénelure latérale
i: intervalle de mesures (en mm)
idm: intervalle de divergence morphologique entre dimorphes sexuels
idg: indice de gémination (Longueur stade géminé/ Diamètre total)
M: dimorphe macroconque
m: dimorphe microconque
Md: médiane des histogrammes
pd: point de division des côtes
Rd: Ratio dimorphique (nombre m / nombre M)
sil: sillon , notation 1/2H; 1/3H ou 1/4H par rapport au bord ombilical
sis: sillon spiral
znc: zone sans clavi

FIG. 36 Liste des abbréviations utilisées dans la partie systématique

Chapitre IV PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE

La systématique adoptée tient compte de travaux récents (Baloge & Cariou, 1993,1997 et 1999) où la sous-famille des Distichoceratinae a été émendée. En particulier dans notre conception actuelle cette dernière comporte deux genres. Le genre macroconque *Distichoceras s.l.* Munier-Chalmas, 1892 comprend deux sous-genres, *Geminites* Baloge & Cariou, 1997 et *Distichoceras s.s.* (Munier-Chalmas, 1892). Le genre *Horioceras* Munier-Chalmas, 1892 regroupe les microconques respectifs des deux précédents sous-genres.

Famille Oppeliidae - DOUVILLE, 1890

Sous-famille Distichoceratinae - Hyatt, 1900

(= Bonarellidae - Spath, 1925), (émendée Baloge & Cariou, 1997)

Diagnose: macroconques comprimés de taille moyenne. Aire ventrale carénée, tectiforme ou tabulée. Ornementation caractérisée par des côtes externes arquées vers l'arrière, fréquemment géminées, fusionnées à leur périphérie à un clavus. Sur l'aire ventrale les clavi sont souvent crêtés et remarquablement allongés. Présence d'un sillon spiral à mi-flanc et parfois de tubercules latéraux. Les microconques sont beaucoup plus petits, comprimés et relativement évolutes. Leur ornementation est variable, lisse ou faiblement costée avec des clavi ventraux très proéminents.

V Genre *DISTICHOCERAS* *s.l.* - Munier-Chalmas, 1892

(= *Bonarellia* - Cossman, 1898), (émendé Baloge & Cariou, 1997)

Espèce-type: *Ammonites bicostatus* (Stahl, 1824)

Diagnose: Macroconque de forme évolute à semi-involute, tuberculé ou non. Aire ventrale tectiforme ou aplatie, voire concave. Présence de clavi latéro-ventraux crêtés et de côtes externes fréquemment géminées d'allure souvent spatulée.

A) Sous-genre: *GEMINITES* Baloge & Cariou, 1997

Espèce-type: *Hecticoceras* (*Zieteniceras*) *janus* (Zeiss, 1959) *nom.nov.* pour *Hecticoceras bipartitum* (Quenstedt, 1881-1887) *in* Tsytovitch, 1911, p.34, pl. II, fig.1, holotype.

Diagnose: forme relativement évolute, platycône, parfois lancéolée en fin de croissance. L'aire ventrale est tectiforme, tricarénée, avec une carène médio-ventrale crénelée. Tours internes à côtes primaires proverses, denses et fortes. Côtes externes arquées vers l'arrière, aplaties, spatulées, le plus souvent géminées sur la plus grande partie de la coquille et réunies à des clavi latéro-ventraux crêtés, remarquablement allongés et saillants. Sillon médio-latéral faible et irrégulièrement marqué. Ligne de suture proche de celle des Hecticoceratinae.

Le nouveau sous-genre *Geminites* partage avec l'espèce-type du genre *Distichoceras* des caractères morphologiques communs, comme la présence de clavi bien développés et l'apparition de côtes larges spatulées et géminées à la fin du phragmocône et sur la loge. De même l'évolution du mur ombilical d'abord doucement incliné vers l'ombilic chez les tours jeunes puis devenant plus abrupt et vertical en fin de croissance. *Geminites* diffère de *Distichoceras s.s.* par sa région ventrale tectiforme et tricarénée alors qu'elle est tabulée et le plus souvent monocarénée dans ce dernier genre et par la costulation des tours internes qui est bien marquée, grossière avec une livrée voisine de celle de certaines espèces de *Chanasia*. Au contraire chez *Distichoceras* les côtes internes sont généralement faiblement marquées.

L'étude globale des formes pouvant se rattacher au sous-genre *Geminites* Baloge & Cariou, 1997 a montré l'existence d'une lignée spécifique souche (lignée *janus*) constituée de plusieurs sous-espèces morphologiques qui se succèdent dans le temps depuis l'horizon à Bannense jusqu'à la sous-zone à Trezeense. Le *Geminites* le plus ancien correspond à la sous-espèce *primus* qui est une forme de petite taille avec un mur ombilical peu élevé. Puis on note successivement une augmentation progressive de la taille combinée à une élévation du mur ombilical avec la sous-espèce *intermedius* et l'espèce-type *Geminites janus* (Zeiss, 1959). Enfin la forme ultime de la lignée *janus* est représentée par la sous-espèce *maximus* qui est une très grande forme évolute à ornementation affaiblie. Une autre espèce à ornementation originale (*charreaui*) comparable à celle de *D. zeissi* s'individualise par cladogénèse à partir de la précédente au sommet de la zone à Anceps.

1. *D (Geminites) janus* (Zeiss, 1959)

1a. *D. (Geminites) janus primus* Baloge & Cariou, 1997.
(pl. 1., fig. 3-4)

1997 *Geminites janus primus* Baloge & Cariou, p.944, fig.3

Holotype: CR/c3/2, spécimen adulte provenant de Rouillé (Vienne): moule interne en calcaire micritique, (collection Baloge).

Description de l'holotype: *Geminites* de petite taille, évolute et comprimé avec les flancs nettement inclinés vers l'ombilic à partir du tiers de la hauteur du tour jusqu'à la fin du phragmocône.

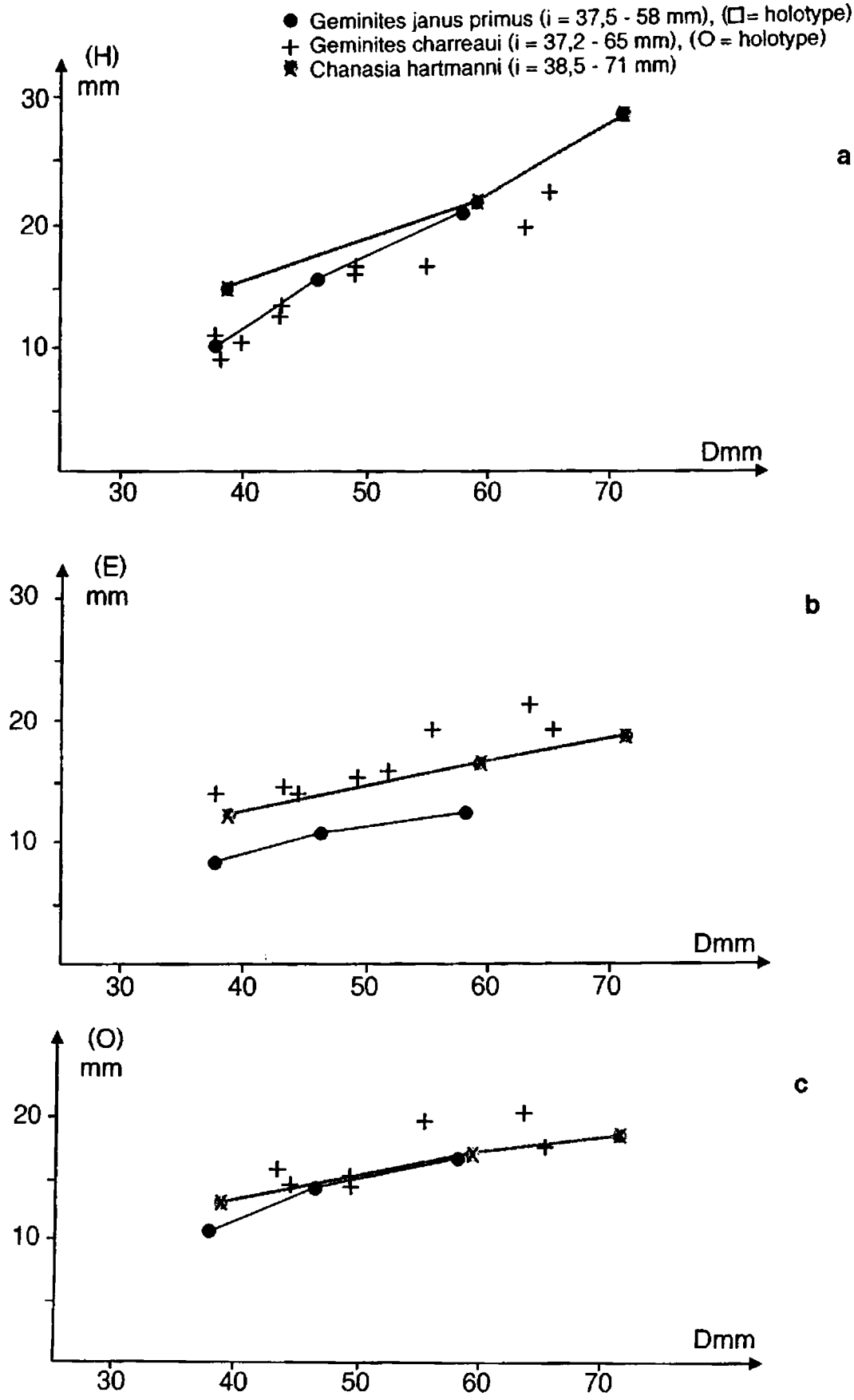


Fig. 37 Variation des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Geminites janus primus, Geminites charreaui* . Comparaison avec *Chanasia hartmanni*

Costulation marquée sur l'ensemble de la coquille, formée de côtes externes d'allure spatulée, régulièrement géminées; clavi latéro-ventraux à disposition régulière.

Tab. 1: mesures de *Geminites janus primus* Bal. & Car.
Comparaison avec *Chanasia hartmanni* Zeiss, 1956: spécimen AD/103 de Pamproux (Deux- Sèvres), horizon à Bannense (pl. 1., fig. 1.).

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
CR/c3/2	58	26	0,44	12	0,20	17	0,29	0,46	17
Holotype	46	20	0,43	11	0,23	14	0,32	0,55	16
G.janus primus	37	14	0,37	8	0,21	11	0,29	0,57	
AD/103	71	34	0,47	19	0,26	19	0,26	0,55	21
C. hartmanni	59	27	0,45	17	0,28	17	0,28	0,63	22
	38	20	0,52	12	0,31	13	0,34	0,60	

Description: Ammonite relativement évolute,((o) = 0,29), (fig. 37c) dont les tours croissent rapidement en hauteur (fig. 37a) et cloisonnée jusqu'à 30-35mm de diamètre. La section est comprimée (Fig.80/1); les flancs sont aplatis (épaisseur maximum au tiers de la hauteur du tour). Région ventrale tectiforme et tricarénée bordée de chaque côté par une rangée de clavi. La carène médiane est plus marquée et crénelée; cette crénulation initialement faible persiste jusqu'à la fin de la croissance. Le mur ombilical d'abord incliné doucement vers l'ombilic devient élevé et vertical à partir de la loge d'habitation. La costulation des tours internes est peu visible mais montre cependant, sur la partie ombilicale, des côtes primaires fortes et serrées, prorsiradiées et saillantes dès le rebord ombilical. Ces caractères persistent jusqu'à la première moitié de la loge d'habitation, (pl.1, fig.3). Les côtes secondaires prennent naissance au quart interne de la hauteur du tour; elles sont plus fines à leur origine que les côtes primaires. La costulation secondaire est également irrégulière et rétroverse. Sur la deuxième moitié de la loge d'habitation la costulation primaire s'affaiblit mais globalement les côtes externes restent marquées sur la plus grande partie de la loge. Vers la fin du phragmocône apparait la morphologie spatulée des côtes externes ainsi que la gémination qui est , à ce stade, irrégulière. Les côtes géminées sont très inégales en largeur et donnent à cet ensemble géminé une allure disymétrique. La côte antérieure de chaque faisceau est reliée à la postérieure du faisceau suivant au niveau du clavus qui se renforce, (voir "Gémination", p. 201 , fig. 84a). Par la suite ces deux côtes externes se fusionnent régulièrement en un clavus bien marqué (Nc= 16 à 17). On observe alors la costulation typique des *Geminites* faite de côtes larges, spatulées et géminées. La gémination est devenue régulière. La gémination de la costulation externe qui est le caractère discriminant majeur de la sous-famille apparait soudainement vers 25-30mm de diamètre. Les tours internes de l'exemplaire CR/c3/2 ne sont pas bien préservés à cause de la recristallisation du test de sorte qu'il est difficile de situer l'apparition de cette innovation (au sens de Dommergues *et al.*, 1986). Par conséquence on peut envisager pour cette sous-espèce une innovation tardive qui conduira à une divergence probable (*sensu* Delsol, 1977). L'empreinte d'un sillon spiral médian, vestige hérité de la souche *Chanasia*

(Baloge & Cariou, 1993), est visible sur le phragmocône et le début de la loge d'habitation. La ligne de suture, mal conservée, est dans l'ensemble proche de celle du genre *Chanasia* , (lobe latéral (LL) très incisé, "Sutures", p. 193, fig. 81a).

Affinités: Ce spécimen unique fait le lien entre la sous-famille des Distichoceratinae et le genre *Chanasia* (Hecticoceratinae). Il se rapproche beaucoup de *Chanasia hartmanni* Zeiss, 1956 par divers caractères morphologiques: présence d'un sillon spiral médian dans les tours internes, même évolution ontogénétique du mur ombilical, même type de costulation primaire à côtes épaisses et serrées en début de croissance. (pl.1, fig. 1-2). Elle possède la même allure de la costulation externe rétroverse et spatulée et aussi la même région ventrale tectiforme, tricarénée à carène médiane crénelée. Cependant *Chanasia hartmanni* a une taille plus grande et est plus épaisse que *G. janus primus* (fig. 33b): elle ne montre jamais de stade géminé. *Geminites janus primus* diffère d'espèces plus récentes de la lignée *janus* (par exemple la sous-espèce *intermedius*) par sa taille plus petite, l'allure de son mur ombilical qui ne devient vertical qu'en fin de croissance et par ses clavi plus petits mais toutefois bien marqués pendant toute l'ontogénèse (leur largeur s'accroit régulièrement avec la taille).

Age et distribution: Carrière de Rouillé, banc 7, (fig. 30), horizon à Bannense (VIII), extrême base du Callovien moyen. C'est le plus ancien *Geminites* actuellement connu.

1b. *D. (Geminites)janus intermedius* Baloge & Cariou, 1997
(pl.1., fig. 5-6, holotype)

1997 *Geminites janus intermedius* Baloge & Cariou, p.944, fig.4-5

Holotype: LUS/1 provenant de La Grimaudière (Vienne),(collection Balusseau): moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses, cloisonné jusqu'au diamètre de 52mm.

Matériel complémentaire: MN/617 échantillon assez complet de Montreuil-Bellay (Maine et Loire), (collection Baloge), région de Craon (Vienne) (spécimens LGO.1, LGO.2, LGO.2a, LGO.3 même collection), La Grimaudière (GS. 238 , collection Charreau), SJM/1c (collection Cariou) de Saint-Jouin-de-Marnes (Deux-Sèvres) et deux nuclei (DX/4/1 and DX/4/2 , même collection) provenant de Doux (Deux-Sèvres); soit au total 9 spécimens. Tous les échantillons sont des moules internes en calcaire à oolithes ferrugineuses.

Description de l'holotype: Macroconque épais de taille moyenne, évolute à section ogivale. Région ventrale tricarénée à carènes crénelées sur la loge d'habitation. Présence d'une taeniola péri-ombilicale sur la loge. Ombilic relativement profond, mur ombilical abrupt en fin d'ontogénèse. Côtes externes géminées remarquablement régulières en fin de croissance, plus vigoureuses que chez *Geminites janus primus* . Clavi crêtés très saillants à la fin du phragmocône et sur la loge d'habitation.

Tab. 2 : mesures de *Geminites janus intermedius* Bal. & Car. .

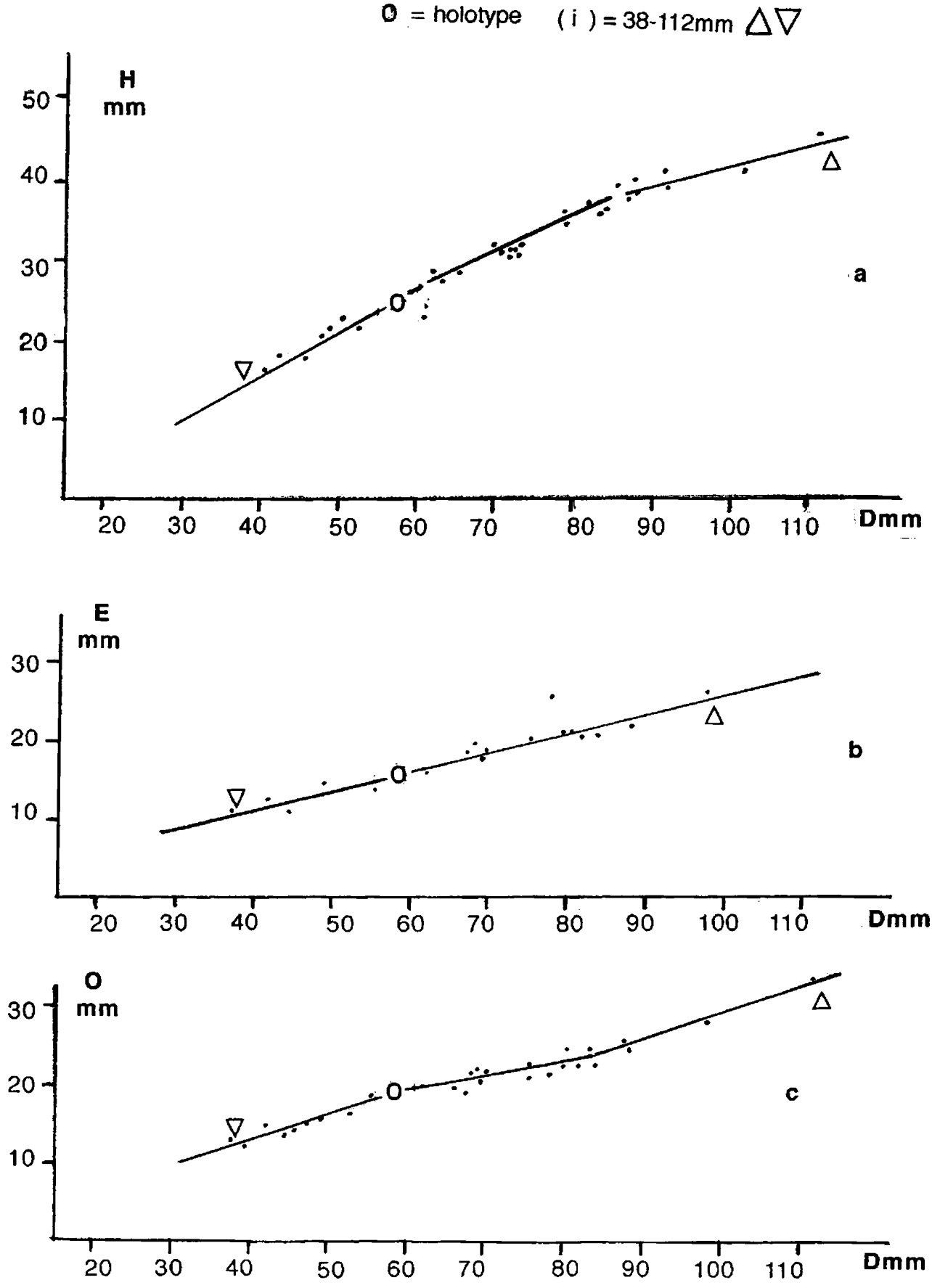


FIG.38 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Geminites janus intermedius*

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
LUS/1	85	39	0,45	21	0,24	23	0,27	0,53	15
Holotype	69	30	0,43	20	0,28	22	0,31	0,66	15
	58	23	0,39	15	0,25	19	0,32	0,65	
SJM/1c	68	30	0,44	19	0,28	20	0,29	0,63	
	56	24	0,42	15	0,26	18	0,32	0,62	
	45	19	0,42	12	0,26	14	0,31	0,63	
MN/617	79	36	0,45	26	0,33	22	0,27	0,72	
	67	30,5	0,45			20	0,29		
	57	25	0,43			18,5	0,32		
	49,5	20,5	0,41	15,5	0,31	16	0,32	0,75	
	42,5	16,5	0,33	13,5	0,27	15,5	0,31	0,80	
	38	14,5	0,29	12	0,24	14	0,28	0,82	
GS/238	112	46	0,41			34	0,30		18
	98,6	40,3	0,41	26,4	0,27	28,4	0,29	0,65	19
	89,2	38,1	0,42	22,5	0,25	25,2	0,28	0,59	21
	80,5	35	0,43	21,6	0,27	22,9	0,28	0,61	23

Description: Macroconque platycône relativement évolute ((o) varie de 0,27 à 0,32), (fig. 38) plus grand et plus épais que *Geminites janus primus* (fig. 38b) et cloisonné jusqu'à 55mm de diamètre. Flancs aplatis sur le phragmocône plongeant régulièrement vers l'ombilic en donnant une section ogivale (épaisseur maximum au tiers de la hauteur du tour), (fig.80/2). Aire ventrale large et tricarénée (pl.1., fig. 6): les trois carènes sont crénelées à partir de 58.mm de diamètre et encadrées par deux rangées de clavi latéro-ventraux. La crénulation apparait plus marquée que chez la sous-espèce *primus* . Ombilic profond à rebord ombilical arrondi; la paroi ombilicale légèrement plongeante sur le phragmocône devient verticale sur la loge d'habitation. La costulation des tours internes est plus visible chez le spécimen SJM/1c où elle est constituée, à ce stade de croissance, d'épaisses côtes primaires saillantes, prorsiradiées et bien marquées dès le rebord ombilical. Sur l'ensemble de la loge d'habitation les côtes externes sont rétroverses, spatulées, régulièrement géminées et, en général, nettement marquées. Elles ne s'atténuent qu'au voisinage du péristome. Les clavi sont de plus en plus saillants et développés avec l'augmentation de la taille et deviennent par la suite très allongés. Sur la loge une taeniola péri-ombilicale légèrement inclinée vers l'ombilic s'individualise à partir du tiers interne du flanc; elle est délimitée par un fin cordon spiral latéral bordé extérieurement par une faible dépression. La ligne de suture, notamment le lobe latéral (LL), est tout à fait comparable à celle de *Chanasia hartmanni* Zeiss, ("Sutures", p.193, fig.81a). L'exemplaire SJM/1c permet de préciser la variabilité intraspécifique par rapport à l'holotype; en particulier les clavi sont beaucoup moins développés et moins proéminents.Il s'agit d'un variant comprimé à ornementation plus faible. Les tours internes bien visibles montrent une costulation typique à grosses côtes primaires saillantes dès le rebord ombilical. GS/238 est un exemplaire de grande taille évolute à tous les stades de croissance. Le stade géminé est assez précoce: il apparait dès le diamètre de 30mm sur l'exemplaire DX/4/2 de Doux, confirmant la probable divergence des *Geminites* à partir des *Chanasia* .

Affinités: *G. janus intermedius* montre des caractères morphologiques intermédiaires entre *Geminites janus primus* et *Geminites janus janus*. Toutefois ses paramètres numériques (fig. 38) sont assez voisins de oette dernière espèce sauf l'involution (fig. 41). La sous-espèce *intermedius* peut être facilement séparée de *primus* par sa taille plus grande et son épaisseur plus forte. Elle possède une crénulation plus accentuée des carènes et ses clavi sont plus saillants. De plus elle montre une taeniola sur la loge d'habitation. Son mur ombilical est plus élevé et la verticalité apparait beaucoup plus tôt, dès le début de la loge. *Geminites janus janus* est une forme un peu plus involute avec une hauteur de tour rapidement croissante et plus épaisse avec une tendance à devenir lisse en fin de croissance.

Age et distribution: Callovien moyen, Zone à Anceps (horizons IX-Xa-b). Holotype LUS/1, carrière de La Grimaudière (Vienne), banc 4: horizon à Turgidum (IX), sous-zone à Stuebeli. Spécimen SJM/1c, Saint-Jouin-de-Marnes (Deux-Sèvres), banc 1c: horizon à Blyensis (Xa), sous-zone à Tyranniformis. Nuclei provenant de Doux (Deux-Sèvres): horizon à Richei (Xb), sous-zone à Tyranniformis. MN/617 de Montreuil-Bellay (Maine et Loire), zone à Anceps et GS/238 de La Grimaudière, même zone.

1c. *D. (Geminites) janus janus* (Zeiss, 1959)
(pl.1., fig.7 à 10; pl.2, fig. 1 à 4 et pl.3, fig.8)

1911 *Hecticoceras bipartitum* (Quenst.), Tsytovitch, p. 34, pl. 2, fig.1.
1913 *Hecticoceras bipartitum* Rollier, p. 271.
non 1932 *Hecticoceras bipartitum* (Quenst.), Corroy, p. 82, pl. 2, fig. 8.
1959 *Hecticoceras (Zieteniceras) janus, nom.nov.*, Zeiss, p.93.
1997 *Geminites janus janus* Baloge & Cariou, p.944, fig.6-7

Holotype: Exemplaire figuré par Tsytovitch (1911, pl. 2, fig. 1) et désigné par Zeiss, (1959). Le spécimen est assez incomplet et réduit à une partie du phragmocône. Il provient de Chézery (département de l' Ain, Jura français): moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses des niveaux condensés du Callovien inférieur et moyen.

Matériel: 35 moules internes plus ou moins complets en calcaire à oolithes ferrugineuses (nord de la Vienne et des Deux-Sèvres). La plupart des exemplaires proviennent des secteurs de Saint-Laon (10ex.), de Craon (8ex.) et de Montreuil-Bellay (6ex.). Collection Baloge (28ex.): Saint Laon (La Grève): LM/15 exemplaire assez complet et bien préservé, spécimens 704 et LM/191 à 195 (formes juvéniles), LM/225 et RC/100 . Craon-La Grimaudière: plusieurs phragmocônes plus ou moins bien conservés: exemplaires 705/706, RE/5, CHR/1000,SI/ 23 et SI/30 et RM/ 30 et 38 (fragments). Montreuil-Bellay: les spécimens sont très bien repérés stratigraphiquement: HS/276 (individu démontable), HS/309, RI/11/1, RI/11/4, RY/170 et 241 (spécimen le plus grand). Autres spécimens complets: GZ/c4/11 (Saint Jouin de Marnes), GY/22 (La Met) , HC/5 (Oiron), BIL/1 (Bilazais) et HB/21 (Cherves). Collection Cariou: MB/1>/c1, zone industrielle de Montreuil-Bellay et collection Doursenaud: DOU.LG/96, variant à costulation forte.

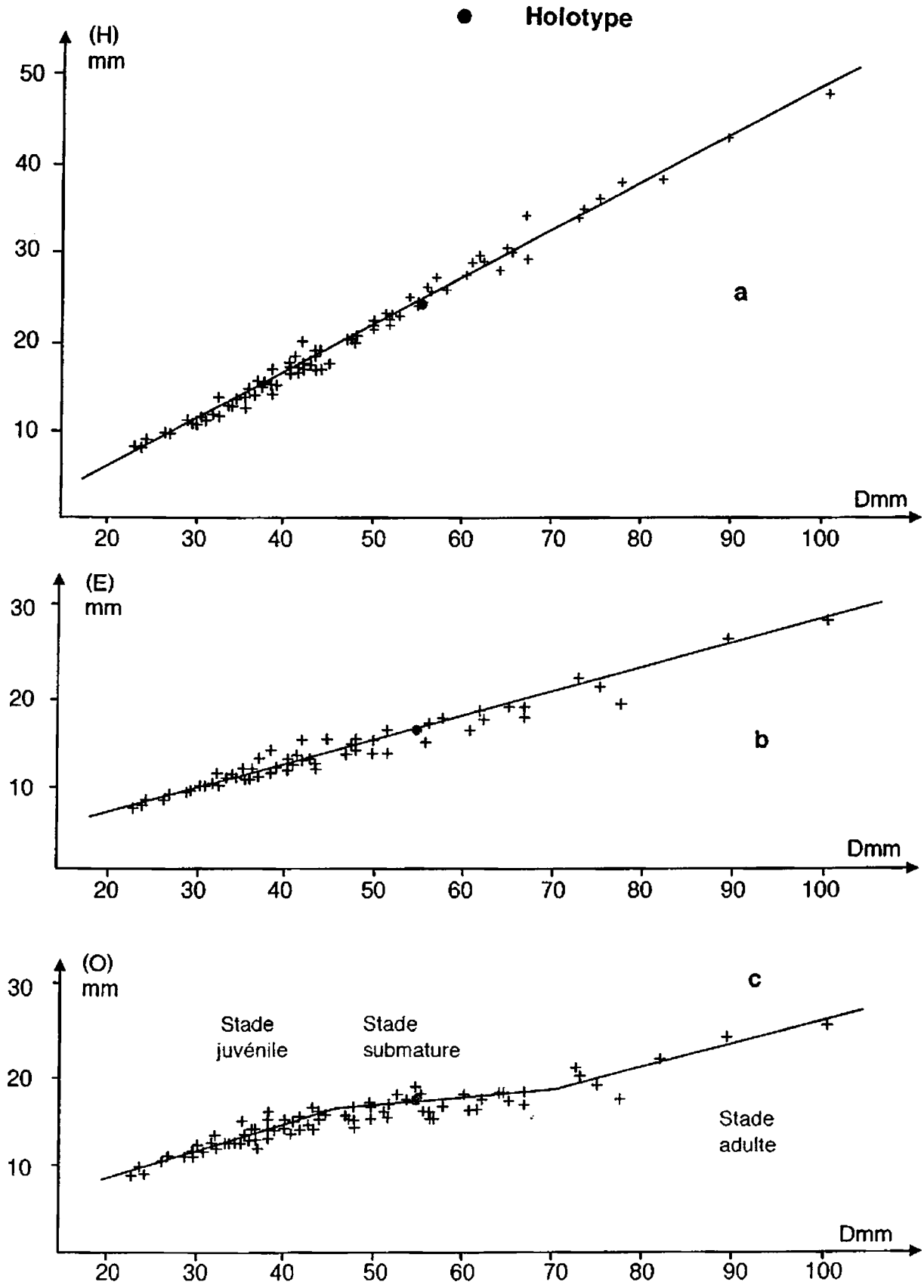


FIG. 39 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Geminites janus janus*

Description de l'holotype: Ammonite plus large que *Geminites janus intermedius* , plus involute avec une section élevée d'allure lancéolée en fin de croissance. Aire ventrale portant trois carènes crénelées qui s'affaiblissent dans la deuxième moitié de la loge d'habitation. Ombilic profond réduit à un mur ombilical rapidement vertical et élevé. Costulation bien marquée sur le phragmocône avec des côtes externes spatulées régulièrement géminées. Sur la deuxième moitié de la loge l'ornementation s'affaiblit.

Tab. 3 : mesures de *Geminites janus janus* Zeiss, 1959.

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	55	24	0,43	16	0,29	17	0,31	0,66	
LM/15 adulte	101	47	0,47	28	0,27	25	0,24	0,59	21
	90	42	0,47	26	0,29	24	0,26	0,62	21
	73	34	0,46	22	0,3	20	0,28	0,64	20
	67	29	0,44	18	0,27*	18	0,27	0,63	
LM/192	48,2	21	0,43	14,1	0,29	15,1	0,31	0,67	18
	42	17,8	0,42	13	0,31	14	0,33	0,73	19
	37,3	16,1	0,43	11,2	0,30	13,2	0,35	0,69	17
LM/194 juvenile	32,2	12,1	0,37	10,3	0,32	12,6	0,39	0,85	18
	29,3	11	0,37	9,4	0,32	11,1	0,38	0,85	17
	24,5	8,9	0,36	8,4	0,34	9,3	0,38	0,94	17
HS/276 individu démontable	82,7	38,2	0,46			21,4	0,26		
	73,5	34,8	0,47			19,4	0,26		
	65,2	30,3	0,46			17,9	0,27		
	57,9	26	0,45	17,4	0,30	16,6	0,29	0,67	
	47,7	20,5	0,43	14,4	0,30	15,1	0,32	0,70	
	43,4	17,5	0,40	13	0,30	14,8	0,34	0,74	18
	39,2	15,5	0,40	12,2	0,31	13,9	0,35	0,78	17
	34,2	13,3	0,39	11,4	0,33	12,5	0,37	0,85	17

Description: Ammonite de grande taille: LM/15 (pl.2, fig. 1 à 3), est encore cloisonné à 75mm de diamètre et les exemplaires HS/276 et MB/c1/1b le sont encore à 80mm. Le spécimen RY/241, complet avec le péristome, atteint 109mm, (le diamètre maximum de l'espèce est estimé à 120mm) Forme dont l'involution varie au cours de la croissance; cette dernière est bien visible sur l'exemplaire HS/276 qui est démontable. D'abord semi-évolute dans le stade juvénile ((o)= 0,38), l'involution devient semi-involute ((o)= 0,33) au début du stade adulte et puis nettement involute ((o) varie de 0,24 à 0,27) en fin de croissance, (fig. 39c). Elle montre également à ce stade un changement important dans la section du tour, (fig. 39b). La section est initialement ogivale sur le phragmocône et devient lancéolée sur la chambre d'habitation (fig. 80/3), (E/H décroît de 0,63 à 0,59) là où la hauteur de tour s'accroît rapidement (fig. 39a). Les flancs de la loge ne plongent pas ou très peu vers l'ombilic. L'épaisseur maximum se situe au tiers de la hauteur du tour et, en fin de croissance, celle ci se rapproche du bord ombilical (pl.2, fig. 4). Aire ventrale tricarénée avec parfois une quille médiane saillante (individu LM/15). La crénulation des carènes apparait assez soudainement vers 70-75mm de diamètre (*i.e.* le dernier demi-tour du phragmocône) et persiste sur la chambre d'habitation. L'évolution

du mur ombilical est la même que celle des sous-espèces précédemment étudiées. Dans les tours internes le mur ombilical plonge vers l'ombilic et son bord est arrondi. Puis il se redresse et à la fin du phragmocône il devient tout à fait vertical. Sur la loge la hauteur du mur ombilical s'accroit rapidement à cause de l'épaisseur (caractère bien visible sur le spécimen LM/15) et son rebord devient abrupt. Les tours internes bien préservés (LM/ 192 à 195) permettent une étude détaillée de l'évolution de la costulation. Jusqu'à 7mm de diamètre la moitié interne du flanc est lisse, (pl.1., fig.9). Après ce stade de croissance des côtes primaires prorsiradiées apparaissent. Elles sont bien marquées au niveau du mur ombilical, tout d'abord fines puis devenant rapidement épaisses et saillantes à partir de 15 mm de diamètre. Ce stade juvénile possède aussi une costulation secondaire faite de côtes secondaires bifurquées tendant à s'atténuer à partir du point de bifurcation: il y a rarement des côtes simples à ce niveau. A partir de 30-35mm de diamètre les côtes secondaires deviennent de même force que les primaires mais sont un peu plus aplaties, d'aspect spatulé et souvent géminées (LM/191). En outre elles sont toujours prorsiradiées. Vers 80mm de diamètre les côtes primaires s'atténuent complètement pendant que les côtes externes légèrement rursiradiées se renforcent devenant épaisses et proéminentes, régulièrement géminées (pl.1, fig.8 , fig. 84d). Dans la deuxième partie du dernier tour la costulation externe, toujours marquée au début de la loge, disparait et fait place soit à des ondulations près du péristome (spécimens LM/15 et LM/213), soit elle s'affaiblit. L'évolution des clavi suit l'évolution de la costulation externe: ils deviennent beaucoup plus nombreux sur la loge d'habitation ((Nc) atteint 21). Sur le dernier tour les clavi s'allongent et deviennent crêtés: alors ils s'affaiblissent comme la costulation externe. On a déjà signalé la présence d'une taeniola chez la sous-espèce *intermedius* et ce caractère morphologique est encore plus marqué chez l'espèce-type *janus* . Le sillon latéral est bien visible sur le phragmocône rappelant celui des *Chanasia* , (pl.2, fig. 1 et 3). Jusqu'au niveau stratigraphique de l'espèce *janus janus* les sutures des *Geminites* sont toujours très proches de celles des *Chanasia* (chapitre "Sutures", p. 193, fig. 81c-d).

Les spécimens GZ/c4/11, GY/22 et HC/5 et DOU/LG/96 permettent de préciser la variabilité intraspécifique qui s'avère très faible comme on peut le voir dans la figure 39a-c qui détaille les divers paramètres dimensionnels. Chez ces trois premières formes l'enroulement est plus involute que celui de l'holotype. La forme de la section est également beaucoup plus comprimée et plus aigüe. La costulation externe est variable; chez GZ/c4/11 elle est très atténuée de même que les clavi qui y sont parfois tout juste soulignés. Il s'agit d'un exemplaire à ornementation peu marquée. Les spécimens GY/22 et HC/5 sont très comprimés. Au contraire l'exemplaire DOU/LG/96 possède une costulation très forte avec en particulier le point de division des côtes souligné par un tubercule mousse; ce dernier caractère sera mieux exprimé chez *Geminites charreaui* . D'après le matériel étudié les exemplaires de l'horizon à Waageni sont généralement de grande taille, comprimés et à section lancéolée.

Affinités: L'espèce-type *janus janus* est relativement involute et de taille plus grande que les espèces précédentes. Sa section est lancéolée et plus comprimée en fin de croissance que chez *G. janus intermedius* . Elle diffère de cette dernière sous-espèce par une tendance à l'affaiblissement des clavi latéro-ventraux et plus généralement de l'ornementation en fin de croissance. On peut la séparer facilement des formes précédentes par la présence en fin d'ontogénèse d'une large taeniola ombilicale

qui donne un aspect inhabituel à la partie interne du flanc au niveau de la loge d'habitation. La moitié interne du flanc est en effet parallèle depuis le bord ombilical jusqu'au milieu du flanc. De plus la sous-espèce *janus* possède un rebord ombilical abrupt beaucoup plus tôt au cours de sa croissance. On la distingue facilement de la sous-espèce suivante *G. janus maximus* qui est une forme de taille encore plus grande, plus évolute avec un stade géminé très réduit.

Age et distribution: Tout le matériel collecté (cf. annexe) provient de la zone à Coronatum, principalement de la sous-zone à Leuthardti (les spécimens LM/15 de Saint Laon, MN/617 et aussi les individus RI/11/1 et 4 proviennent de l' horizon à Waageni (XIIIa) .Le spécimen GZ/c4/11 de Saint-Jouin-de-Marnes (banc 4) provient de la sous-zone à Baylei, horizons XII-XIII. Les spécimens GY/22, GF/46 et HS/276 sont du même niveau, sous-zone à Baylei (horizons XII-XIII). L'holotype de Chézery a été recueilli, sans citation stratigraphique précise, dans des niveaux condensés d'âge Callovien moyen probable.

d. *D. (Geminites) janus maximus* Baloge & Cariou, 1997
(Pl.3., fig. .1-2)
1997 *Geminites janus maximus* Baloge & Cariou, p.944, fig.8-9

Holotype: GF/155, adulte incomplet de Craon avec la loge d'habitation partiellement préservée; moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses, (collection Baloge).

Matériel complémentaire: collection Baloge (GF/34, GF/66 et GF/54), moules internes incomplets avec la même matrice de calcaire à oolithes ferrugineuses en provenance de Craon (Vienne). Collection Bizien, spécimen de Monreuil-Bellay BIZ/300 (phragmocône de grande taille, bien conservé qui montre les tours internes) avec le même faciès à oolithes ferrugineuses.

Description de l'holotype: *Geminites* le plus grand par la taille (le diamètre dépasse 120mm). Macroconque évolute avec une aire ventrale tricarénée, caractérisé par une section du tour épaisse et ovale, à croissance lente au stade terminal. La costulation externe est spatulée et géminée généralement peu marquée. Les clavi sont relativement peu développés. La ligne de suture est modérément incisée, assez proche de celle des *Distichoceras s.s.* .

Tab. 4 : mesures de *Geminites janus maximus* Bal. & Car.

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
GF/155 Holotype	125*	50	0,40	32	0,25	35*	0,28	0,64	12*
	102	41	0,40	28	0,27	30	0,29	0,68	
GF/34	123*	55	0,44	33	0,26	33	0,26	0,60	13
	94*	44*	0,46	28	0,29	23	0,24	0,63	
BIZ 300	86	42	0,48	26	0,30	21	0,24	0,63	17
	74,5	35	0,47	23	0,31	20	0,26	0,67	17
	58	26	0,45	19	0,32	17,5	0,30	0,73	17

(i) = 48,5-125mm ▲ = holotype

H mm

50 40 30 20 10

a

40 50 60 70 80 90 100 110 120 Dmm

E mm

40 30 20 10

b

40 50 60 70 80 90 100 110 120 Dmm

O mm

40 30 20 10

c

40 50 60 70 80 90 100 110 120 Dmm

FIG. 40 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Gemmilessienus maximus*

BIBLIOTHÈQUE

Description: Macroconque avec son péristome de grande taille (diamètre maximum estimé 125-130mm environ) avec une évolution importante de l'enroulement, (fig. 40a). Les tours internes sont semi-involute ((o) varie de 0,24 à 0,26), puis la sous-espèce devient plus évolute en fin de croissance ((o)= 0,28-0,29),(fig. 40c). La section du tour est épaisse, ((e) varie de 0,25 à 0,29, fig. 40b) ogivale sur le phragmocône puis s'ovalise sur la loge d'habitation, (fig.80/4): l'épaisseur maximum se situe au quart interne de la hauteur du tour . La sous-espèce reste cependant assez comprimée par rapport à la taille. L'aire ventrale est large et les flancs moyennement convexes. Côté ventral tricaréné: les trois carènes deviennent très peu saillantes mais restent cependant crénelées jusqu'au début de la loge; puis seule la carène médiane subsiste (jusqu'à 108mm de diamètre sur l'échantillon GF/155). L'évolution du mur ombilical est la même que celle des sous-espèces précédentes. Sur les tours juvéniles jusqu'à 40mm de diamètre le bord ombilical est arrondi et plonge doucement vers l'ombilic: l'ombilic est peu profond. Par la suite la hauteur du mur ombilical s'accroît rapidement le mur se redresse et devient vertical à la fin du phragmocône. La zone ombilicale des premiers tours d'enroulement est lisse jusqu' à 10mm de diamètre: après elle devient légèrement costulée. Puis l'ornementation se renforce et des côtes primaires bien marquées apparaissent. Ces côtes prorsiradiées se divisent au tiers interne de la hauteur du tour en donnant deux côtes secondaires arquées et rursiradiées. La costulation primaire s'atténue vers 30-35mm de diamètre et les côtes externes se renforcent rapidement. Les larges côtes secondaires sont devenues spatulées et globalement radiées; elles sont fréquemment géminées. A la fin du phragmocône vers 80mm de diamètre et sur la loge d'habitation la costulation externe faite de côtes larges et peu marquées subsiste seule; sur la loge des côtes externes plus arquées partent du milieu du flanc vers la périphérie. Les clavi sont allongés et relativement discrets sur le phragmocône. L'aire ventrale est encore légèrement surplombante et bordée par les clavi qui restent toujours marqués sur la loge. La variabilité intraspécifique est assez forte compte-tenu du diamètre qui atteint ici une grande taille. Le spécimen GF/34 possède une ornementation plus forte: il s'agit d'une forme à costulation moins arquée. BIZ/300 est une forme à ornementation marquée avec un stade géminé bien net jusqu'à 70mm de diamètre au moins, (pl.3, fig.3-4). Son aire ventrale tricarénée et large est assez aplatie sur le phragmocône, (pl.2, fig.5) , différente de celle, plus élancée, de *G. janus janus* . Les sutures sont très voisines de celles des *Distichoceras* du groupe *pasdejeuensis* .

Affinités: *Geminites janus maximus* est probablement plus grand que *Geminites janus janus* , les exemplaires dépassant souvent 100m de diamètre. Les sous-espèces *intermedius* et *janus* ont également une taeniola ombilicale sur la loge d'habitation. Cette dernière espèce qui la précède immédiatement possède une section lancéolée pendant toute sa croissance. Son enroulement est plus involute et elle montre une costulation externe beaucoup moins radiée. *Geminites janus maximus* se distingue facilement par ses paramètres numériques de toutes les autres sous-espèces de la lignée *janus* , (fig. 41). Il s'agit du terme ultime d'une lignée spécifique assez longue où les caractères morphofonctionnels changent brusquement, sous la contrainte du milieu, après une période de stabilité (voir par exemple la très faible variabilité intraspécifique de la sous-espèce *janus*).

Age et distribution: l'holotype GF/155 et les exemplaires GF/34, GF/66 et GF/54 ont été recueillis dans un niveau calcaire renfermant de grosses oolithes ferrugineuses qu'on peut rapporter au banc 10 de la carrière de Craon (Cariou, 1980) *i.e.* la base de la sous-zone à Trezeense , début du Callovien supérieur. Le spécimen BIZ/300 a été recueilli dans la sous-zone à Trezeense de Montreuil-Bellay dans le calcaires à oolithes ferrugineuses du banc 8, (horizon à Leckenbyi (?)).

2 *D. (Geminites) charreaui* Baloge & Cariou, 1997.
(Pl. 3, fig. 5 à 7, holotype fig. 5)

1997 *Geminites charreaui* Baloge & Cariou, p.944, fig.10

Holotype: Spécimen CHR/100 entièrement cloisonné et préservé d'un seul côté provenant de La Grimaudière, (collection Charreau): moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses.

Matériel complémentaire: Exemplaires CHR/101 et CHR/47500 (même collection) de conservation variable, entièrement cloisonnés et provenant de la même localité. Spécimen RI/11/3, (collection Baloge) de Montreuil-Bellay bien repéré stratigraphiquement.

Description de l'holotype: Macroconque de grande taille, tuberculé, relativement évolute avec des flancs aplatis et une section du tour ogivale. Côté ventral tricaréné montrant une quille médiane proéminente bordée par deux carènes latérales, crénelée dès le stade juvénile. Ombilic de taille moyenne avec un bord ombilical arrondi plongeant vers l'ombilic jusqu'à 50mm de diamètre puis devenant vertical. Costulation forte montrant des côtes primaires saillantes, tuberculées au point de division des côtes. Côtes secondaires spatulées et aplaties s'accroissant rapidement en largeur vers la périphérie. Clavi remarquablement allongés et proéminents. Gémination très irrégulière.

Tab. 4 : mesures de *Geminites charreaui* Bal. & Car.

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
CHR/100 , holotype	63	25	0,39	22	0,35	21	0,33	0,88	12
	55	22	0,40	20	0,36	20	0,36	0,90	12
	43	18	0,41	15	0,34	16	0,37	0,88	
CHR/101	65	28	0,43	20	0,30	18	0,28	0,71	11
	49	22	0,44	16	0,32	15	0,29	0,72	11
CHR/47500	51,6	22,7	0,44	16,2	0,31	16,2	0,31	0,71	14
	44	19,1	0,43	14,6	0,33	14,7	0,33	0,76	15
	37,2	16,2	0,44	14	0,38	13,1	0,35	0,86	16
RI/11/3	49,6	21,8	0,44			15,8	0,32		14
	44,3	18,7	0,42			15	0,34		14
	40	16	0,40						14
	38,2	14,3	0,37						

Description: Coquille encore cloisonnée à 63mm de diamètre avec un enroulement évolute ((o) varie de 0,29 à 0,37), (fig. 37c). Croissance lente (fig. 37a) et section du tour ogivale avec des flancs légèrement incurvés, (fig. 80/5). Les spécimens sont modérément épais mais plus que *Geminites janus primus* (fig. 37b); le maximum d'épaisseur est situé au tiers interne de la hauteur du tour. A ce niveau il y a nette rupture de pente dans la forme de la section. Aire ventrale tricarénée avec une quille élevée comme chez *Geminites janus janus*. Les carènes latérales sont faiblement crénelées de même que la quille médiane où le caractère est plus marqué. Chez les *Geminites* les carènes crénelées se rencontrent habituellement en fin de croissance. Dans cette nouvelle espèce la crénulation apparait donc beaucoup plus tôt vers 45mm de diamètre. L'ombilic est relativement profond; le mur ombilical montre la même évolution ontogénique que celle de la sous-espèce de même âge, *G. janus janus*. Tout d'abord le mur ombilical plonge vers l'ombilic puis il devient vertical: à ce stade le bord ombilical est encore arrondi. La costulation du phragmocône est très forte et tout à fait particulière. Les tours juvéniles sont ornés de côtes primaires épaisses et fortes bien marquées dès la suture ombilicale et légèrement prorsiradiées. Quelques unes sont des côtes simples, les autres des côtes bifurquées. Les côtes secondaires sont masquées par le recouvrement du tour. Le point de bifurcation est souligné par un petit tubercule latéral mousse ce qui donne un côté latéral pointillé et tuberculé. Sur le dernier tour les tubercules s'accroissent et donnent des bullae légèrement proéminentes. Vers 40-45mm de diamètre la costulation secondaire est constituée de côtes plus épaisses, spatulées, et modérément arquées en arrière. Leur partie distale est très large et leur confère une allure subtriangulaire. Elles diffèrent de celles des autres *Geminites* au moins à partir de 52mm de diamètre. La gémination est irrégulière et très remarquable: les faisceaux sont faits de côtes de force très inégale. La côte antérieure est épaisse et spatulée tandis que la côte postérieure est plutôt mince. Cette dernière s'unit à la côte antérieure du faisceau précédent (" Gémination", p.201, fig. 84f). Sur l'ensemble de l'holotype, les clavi apparaissent proéminents et très allongés. Les tubercules latéraux, tout d'abord bien marqués, s'affaiblissent sur le dernier tour du phragmocône. La ligne de suture de *G. charreaui* est proche de celle des *Geminites janus* mais se montre légèrement différente des autres formes comme *Geminites primus* et *intermedius* . Globalement elle possède des éléments moins profonds et surtout un lobe latéral (LL) plus court et plus trapu. ("Sutures", p.193, fig.81e).

Affinités: En dépit de sa grande rareté (4 spécimens) *Geminites charreaui* peut être individualisé comme nouvelle espèce en raison de son ornementation qui la place à part parmi les autres *Geminites* et plus généralement de la lignée *janus* . Ainsi *Geminites charreaui* se sépare aisément des autres espèces de *Geminites* d'âge voisin (*G. janus intermedius* et *G. janus janus*) par sa costulation vigoureuse formée de côtes externes très larges et par la présence d'une rangée de tubercules latéraux médians. Les variables dimensionnelles sont assez voisines (fig. 41) sauf l'épaisseur qui parait plus forte. Cette espèce présente plusieurs similitudes avec le genre *Subbonarellia* Spath, 1928. *Geminites charreaui* montre aussi une aire ventrale tectiforme et une costulation forte faite de larges côtes aplaties et irrégulières. Les clavi sont très développés et allongés d'aspect crêté sur la totalité du phragmocône. *Subbonarellia decipiens* (Spath, 1928), espèce-type du genre, diffère de *Geminites charreaui* sp.nov. par l'absence de costulation géminée et d'une aire ventrale tricarénée; en outre l'espèce n'est pas tuberculée. On pourrait envisager un lien phylétique

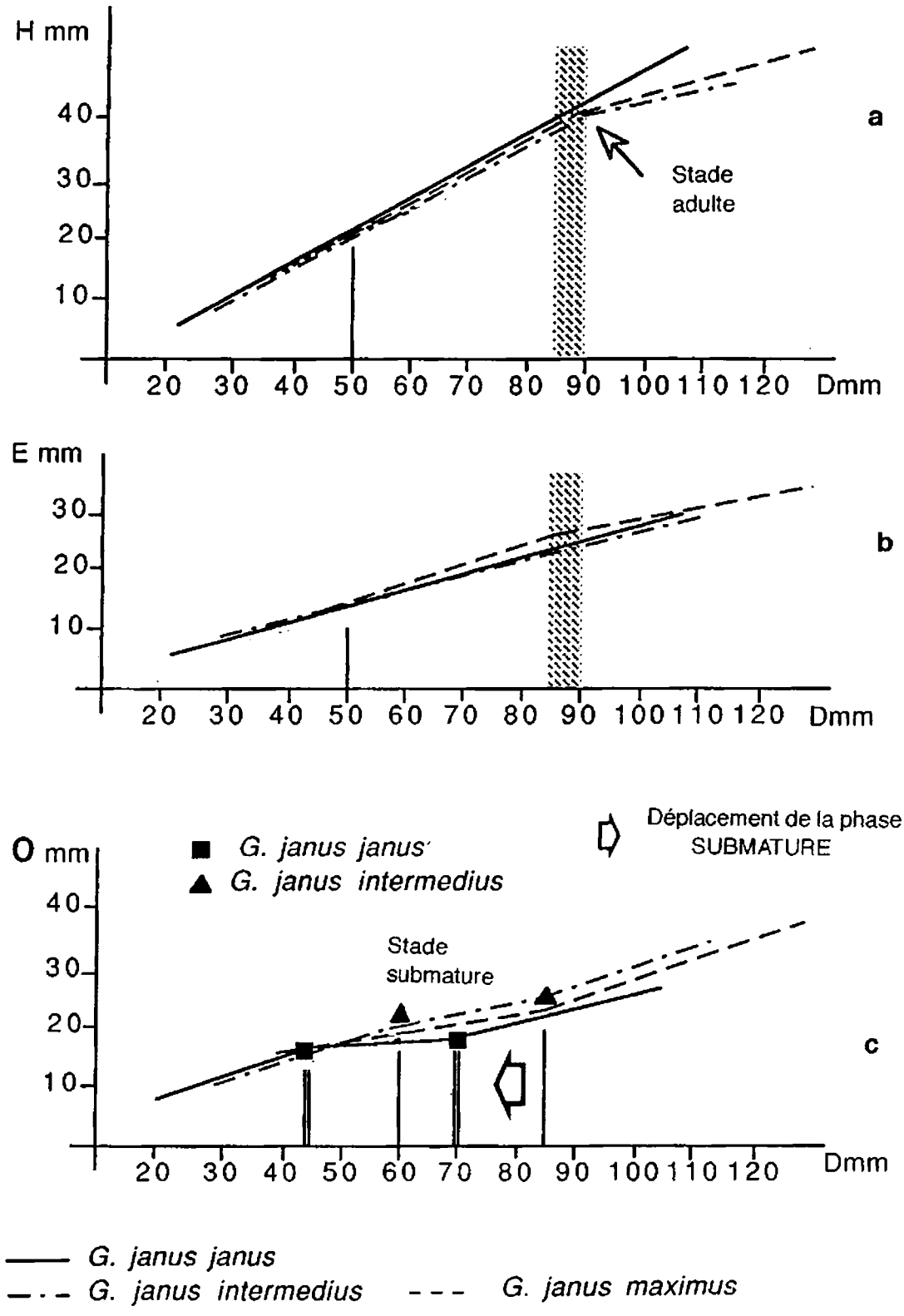


FIG. 41 Variations comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez le genre *Geminites*

entre les deux genres mais cette hypothèse ne peut être présentement confirmée par manque de matériel. Une comparaison a été faite avec *D. zeissi* qui possède une livrée tuberculée et une costulation assez similaire (fig.74).

Age et distribution: L'holotype CHR/100 a été récolté sans attribution stratigraphique précise. Heureusement la partie basale du bloc fossilifère renfermant l'échantillon contient un *Flabellisphinctes* sp. ce qui donne une bonne indication: zone à Coronatum, probablement la base de la sous-zone à Baylei. Les spécimens CHR/101 et 47500, également sans localisation précise de niveau proviennent de la même carrière et possèdent la même matrice de calcaire à oolithes ferrugineuses. RI/11/3 a été récolté dans le banc 11, *i.e* le banc de l'horizon Xb. L'espèce-type du genre *Subbonarellia* , en provenance de Cutch (Inde) est plus récente et a été collectée dans l'Upper Chari Group, *i.e.* le Callovien supérieur.

Conclusions sur l'étude des *Geminites*

La figure 41 présente les courbes de régression comparées pour les paramètres H, E et O dans la lignée spécifique *janus* . La distinction des différentes sous-espèces *primus, intermedius* et *maximus* avec la forme-type *janus* a montré qualitativement divers caractères morphologiques distinctifs dont les plus importants portent sur l'involution et l'ornementation (en particulier la position et le développement du stade géminé); la taille et la section interviennent secondairement.

Sur le plan quantitatif, il existe aussi des différences bien nettes entre ces diverses sous-espèces. L'étude comparée des paramètres (O) et de (H) , cette dernière moins significative permet de saisir la dérive morphologique dans la lignée spécifique *janus* .

Variation de l'involution: paramètre (O).

La figure 41c montre un décalage de la phase submature (fig. 8) entre *G. janus intermedius* et *G. janus janus* . La forme la plus ancienne (*intermedius*) possède une phase submature plus tardive (D= 60 à 85mm); elle est aussi plus évolute. La phase submature correspond chez *Geminites* au début de la gémination, caractère fondamental du genre. *G. janus janus* montre au contraire un stade géminé plus précoce, vers 45 à 70mm de diamètre et est beaucoup plus involute. En tout état de cause la différenciation entre ces deux sous-espèces est confirmé quantitativement.

G. janus primus est un échantillon unique qui ne permet pas une étude détaillée de la variabilité et de l'ontogénèse. *G. janus maximus* est une forme de grande taille dont on connait encore mal l'ontogénèse car nos échantillons sont malheureusement incomplets. L'étude de deux sous-espèces très voisines (*intermedius* et *janus*) est significative sur le plan quantitatif. D'autre part les termes extrêmes de la lignée *janus* (*primus* et *maximus*) sont suffisamment caractérisés qualitativement pour être validés comme morphoespèces différentes.

Le paramètre (H) est moins utilisable; il montre cependant pour les espèces de grande taille une nette rupture de pente (disharmonie de croissance) vers 85-90mm de diamètre sur une droite régulièrement croissante (fig.41a). Ce stade correspond globalement à la loge d'habitation. Le caractère se vérifie chez *G. janus intermedius* et *G. janus maximus* mais pas chez la forme-type *janus* qui est encore croissante à ce stade.

B) Sous-genre *DISTICHOCERAS* s.s. (Munier-Chalmas, 1892)

Espèce-type *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824)

Diagnose: Forme relativement involute à aire ventrale tabulée ou concave généralement monocarénée: quille médiane crêtée ou non. La forme de la section du tour devient ovale à la fin de la loge d'habitation. Costulation interne faible faite de côtes fines ou de stries. Par la suite la costulation est irrégulière, parfois peu marquée parfois plus marquée avec des côtes externes aplaties et spatulées, irrégulièrement géminées. A la périphérie les côtes sont souvent fusionnées à des clavi alternants de force inégale. La ligne de suture se caractérise par une simplification de l'incision dans tous les éléments par rapport à celle du sous-genre *Geminites*.

La variabilité morphologique des *Distichoceras s.s.* porte sur plusieurs caractères dont la localisation et la force des clavi, le développement inégal de la gémination et la pente du mur ombilical (plus généralement de l'individualisation de ce dernier caractère). Le sillon spiral médian est plus ou moins marqué. Le nouveau sous-genre *Geminites* se distingue facilement par son aire ventrale élevée, tectiforme et tricarénée. Ses tours internes sont fortement costés. Chez *Distichoceras* l'évolution du mur ombilical en cours de croissance est aussi très différente car il ne devient vertical qu'au stade terminal. La ligne de suture, en particulier le lobe latéral apparait globalement moins incisé que celle des *Chanasia* ou des premiers *Geminites*,, (Paragraphe "Sutures", p. 193, fig. 82-83)

Le stade géminé peut sembler manquer chez quelques *Distichoceras* (par exemple *D.* aff. *zeissi* Théobald, 1958 et *D. complanatoides* (Quenstedt)). L'absence apparente de gémination correspond aux possibilités suivantes: tout d'abord un stade géminé réduit aux tours les plus internes comme on peut le constater dans l'espèce *complanatoides* (Quenstedt, 1885) où la gémination est toujours discrète. Chez d'autres espèces comme *D. pasdejeuensis* (Gér. & Cont., 1936) et plus généralement chez les formes possédant des côtes larges, spatulées et aplaties, l'absence de côtes géminées peut être, de plus, provoquée par la coalescence des côtes externes. Cette tendance a été rencontrée notamment dans le groupe *pasdejeuensis* (Voir pl.6, fig.3 et pl.5, fig.10). Dans le même ordre d'idée le genre *Subbonarellia* Spath, 1928 qui est morphologiquement très proche de *Distichoceras* pourrait résulter d'une tendance générale au fusionnement des côtes externes.

Les *Distichoceras* ont été groupés dans ce chapitre en fonction de leur caractères morphologiques (plus ou moins discriminants sur le plan phylétique). On peut, en effet, distinguer un premier groupe (groupe I) de formes d'assez grande taille qui regroupe les espèces à bord ombilical très différencié: rebord élévé, plus ou moins abrupt, voire perlé (*D. quereilhaci* , *D.* aff. *pasdejeuensis*, *D. pasdejeuensis*, *D. albus* et *D. zieteni*). Un deuxième groupe (groupe II) comprend des formes de plus petite taille à bord ombilical moins élevé, lisse et peu différencié, d'abord incliné puis devenant vertical en fin de croissance réparties en deux sous-groupes IIA et IIB. Le sous-groupe IIA comprend *Distichoceras complanatoides* et formes affines (3 morphes). L'autre sous-groupe IIB est caractérisé par l'espèce-type du genre *Distichoceras* (*D.bicostatum*) et *D. nodulosum*. Enfin un troisième groupe (groupe III) comporte des formes particulières, non rattachables directement aux groupes précédents (*Distichoceras zeissi* et *D. theobaldi*) en raison du manque de matériel.

Groupe I

1 *D. (Distichoceras) quereilhaci* sp.nov.
(pl.4, fig.15 et 19 à 22; pl.5, fig. 2 à 5 et 11; holotype pl.5, fig.3)

- 1932 ? *Horioceras concinnum* Lemoine, p.489, pl.XXIV, fig.12

Holotype: SA/ LGB/50 , (collection Baloge) en provenance du Grand Breuil près de Lusignan (Vienne), banc 10b; moule interne en calcaire micritique.

Matériel: 24 spécimens: SA/LGB/ NR 1 et 2, SA/LGB/ 7A, 8, 20B, 22A, 22B, 50, 51, 52 et 67 , SA/LGB/10b/ 1, 8, 20 et 24, (même collection) dont 5 tours juvéniles. 4 Collection Quereilhac: SA/LGB/ 1, 7B, 23 et SA/LGB/NR 7 ; BRE/1, tours internes, collection Cariou. Ces spécimens sont souvent plus ou moins déformés.

Etymologie: espèce dédiée à M. Quereilhac, qui a récolté les premiers *Horioceras semseyi.*

Diagnose: Macroconque de taille moyenne à enroulement semi-involute. Section globalement comprimée. Aire ventrale faiblement tricarénée dès le stade juvénile avec une carène médiane plus forte persistant jusqu'au début de la loge. Mur ombilical élevé à bord arrondi. Ornementation lisse ou striée dans les tours internes se renforcant au cours de la croissance pour donner de fines côtes primaires proverses. La costulation externe est formée de côtes rétroverses plus ou moins marquées parfois bifurquées. Stade à clavi réduit: ces derniers sont punctiformes et irrégulièrement développés. sur les tours juvéniles puis ils s'allongent et deviennent plus réguliers. Bourrelet spiral médian assez marqué en général.

Tab. 6 : mesures des *Distichoceras quereilhaci* .

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
SA/LGB/50 Holotype	53	25	0,47			12,3	0,23		
	50	22,5	0,45			11,5	0,23		
	44,7	19,5	0,44			10,5	0,23		
	40	18,2	0,46			10,1	0,25		
SA/LGB/10b/8	48,1	22	0,46			11,5	0,24		
	40,9	18	0,44			10,6	0,26		
	36,2	17,9	0,49	9,7	0,27	9,4	0,26	0,54	10
SA/LGB/51	30,3	14,7	0,49	9,1	0,30	7,5	0,25	0,61	
	25,5	11,7	0,46	8,3	0,33	6,6	0,26	0,71	
	21,1	9,8	0,46	6,8	0,32	5,3	0,25	0,69	10

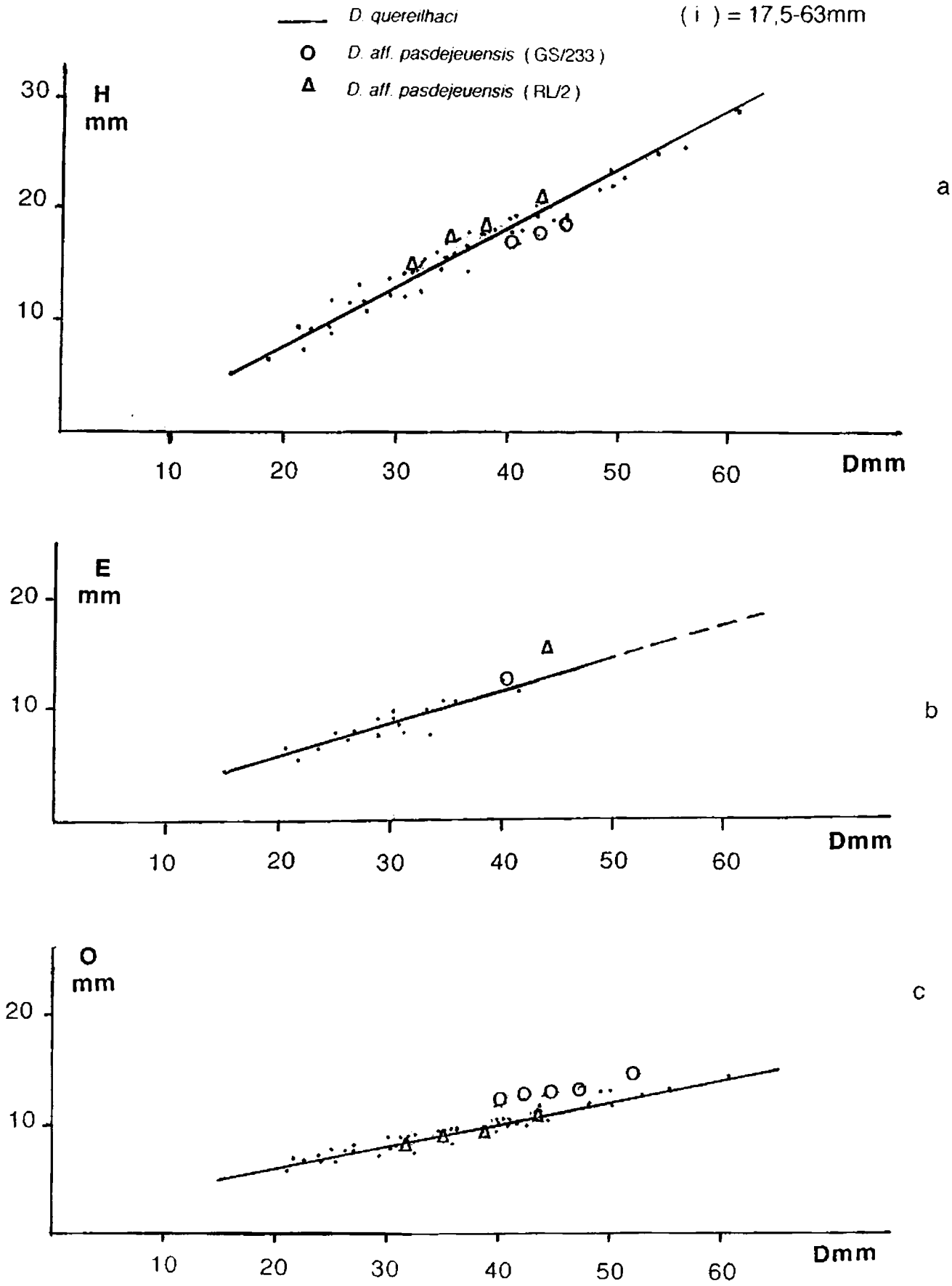


FIG.42 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras quereilhaci*. Variations individuelles de ces paramètres par rapport au diamètre chez *D.* aff. *pasdejeuensis*.

Description: *Distichoceras* de taille moyenne, d'abord semi-évolute puis modérément involute en fin de croissance (fig. 42a-c, fig. 47c: (o) varie de 0,23 à 0,32 avec un mode fréquent à 0,26), à section comprimée. La plupart des spécimens sont déformés ce qui nuit à l'appréciation de l'épaisseur, notamment sur la loge d'habitation, (fig. 42b). Le paramètre E est régulièrement croissant et varie de 0,24 à 0,33. L'épaisseur maximale est située au niveau du bourrelet latéral médian sur les tours internes puis migre vers le bord ombilical surélevé en fin de croissance. Aire ventrale subtabulée initialement monocarénée à partir de 20mm de diamètre puis finement tricarénée dans les tours internes (échantillon BRE/1), caractère hérité des *Geminites*. Ce caractère n'est toutefois bien exprimé que sur certains exemplaires. La carène médiane, d'allure pincée dans les tours internes, est toujours surplombante par rapport aux clavi et persiste jusqu'au début de la loge; elle s'affaiblit par la suite. Section subtrapézoidale aplatie, (fig. 80/7). Dans les tours internes le bord ombilical est plongeant puis il se redresse rapidement à la fin du phragmocône (vers 20-25mm de diamètre) pour devenir élevé (caractère morphologique de la lignée spécifique *pasdejeuensis*). Il est toujours arrondi mais peut se différencier sur certains échantillons bien conservés (SA/LGB/NR/1) en bord ombilical finement perlé (présence plus ou moins régulière de petites bullae dès 25mm de diamètre). Cette disposition préfigure le bord ombilical perlé de *D. pasdejeuensis* . Une taeniola périombilicale s'individualise à ce niveau, (pl.5, fig. 2).

L'ornementation est lisse et très discrète dans les tours juvéniles (la costulation est visible vers 20mm de diamètre). Ensuite apparaissent des stries suivies de côtes primaires prorsiradiées qui se bifurquent à mi-hauteur du tour pour donner de fines côtes externes très rétroverses. Le point de bifurcation est situé sur le bourrelet spiral médian et est souvent souligné par un nodule. La disposition de la costulation primaire est très irrégulière à ce stade de croissance (stade intermédiaire). Les côtes externes se réunissent par deux en un clavus latéro-ventral. Les clavi sont, de ce fait, très irrégulièrement disposés. Généralement à la fin du phragmocône et au début de la loge d'habitation la costulation externe subsiste seule: elle est formée de côtes fines et denses rétroverses dont quelques unes peuvent se bifurquer, (spécimen SA/LGB/NR/2), (pl.5, fig.5). La force de cette costulation externe est en réalité assez variable, certains individus montrant des côtes nettement marquées. Il y a généralement atténuation de la costulation en fin d'ontogenèse. D'autre part on peut constater chez certains spécimens (SA/10b/24) une persistance des côtes primaires liée à un renforcement des côtes externes. L'ornementation est alors très comparable à celle de *D. pasdejeuensis s.s.* . Le stade géminé irrégulier et réduit à clavi petits et punctiformes apparait au début du phragmocône (vers 20-25mm de diamètre). La position aléatoire des clavi au stade intermédiaire est suivi par une disposition plus régulière à la fin du phragmocône et au début de la loge; ces derniers s'allongent et sont plus proéminents, (fig. 85a-b). Parfois les clavi sont reliés entre eux par une mince fausse carène latéro-ventrale. La ligne de suture n'a pu être observée en raison du mode de préservation (recristallisation des tours internes en calcite sparitique et déformation généralisée du test).

Le bourrelet spiral médian (héritage ancestral des *Chanasia*) est toujours marqué parfois très fortement avec renforcement par des nodules irrégulièrement disposés au passage des côtes sur les individus à ornementation accentuée (spécimen SA/LGB/7A). Il délimite nettement les zones internes et externes du flanc (pl.5, fig.2) et est bordé par un fin sillon externe parfois bien visible. Le bourrelet spiral apparait vers 15-20mm de diamètre et persiste jusqu'à la fin du phragmocône. L'aplatissement

marqué de la zone interne des flancs conduit à l'individualisation d'une taeniola ombilicale notamment chez les formes à costulation primaire atténuée et parfois d'une gouttière ombilicale, (pl.5, fig.5).

La variabilité de l'espèce est faible sur le plan quantitatif (fig. 42a et 42c); l'épaisseur est plus variable mais ce paramètre doit être envisagé avec les plus grandes réserves compte tenu du matériel dont nous disposons actuellement. Ce sont plutôt les caractères ornementaux, surtout la force de la costulation, qui apparaissent plus variables.

Affinités: *Distichoceras quereilhaci* est le *Distichoceras* le plus ancien présentement connu dans l'Ouest de la France. On ne peut le comparer qu'aux espèces à bord ombilical différencié comme *D.* aff. *pasdejeuensis* , *D. pasdejeuensis* , *D. zieteni* et *D. albus* . Ces trois dernières espèces sont des formes de taille plus grande où le mur ombilical est plus précocement individualisé, plus élevé , abrupt et perlé. Leur aire ventrale est monocarénée au contraire de *D. quereilhaci* ; elle est aussi plus large et plus tabulée. La tricarénation, constante chez *Geminites*, réapparaitra chez des espèces plus récentes de *Distichoceras* comme *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* . La carène médiane est moins surélevée dans ces diverses espèces. Les clavi de *D. pasdejeuensis* sont proéminents (voire hypertrophiés chez *D. albus*) ce qui n'est jamais le cas chez *D. quereilhaci* . Le bourrelet spiral médian est plus marqué dans cette dernière espèce. On peut la comparer aux échantillons RL/2 de Chenay et GS/233 de La Grimaudière. Ces spécimens semblent plus évolués avec leur bord ombilical encore mieux différencié et leur aire ventrale tabulée. Par ses caractères morphologiques cette nouvelle espèce s'écarte de tous les autres *Distichoceras* notamment de la lignée spécifique *bicostatum* .

Lemoine (1932) a décrit l'espèce *Horioceras concinnum* d'après un médiocre fragment d'un probable phragmocône. Cet échantillon, qui est un véritable *Distichoceras* , possède quelques rapports avec l'espèce *quereilhaci* notamment par son ornementation formée de côtes externes fines. En cela il se rapproche des spécimens à ornementation atténuée de cette dernière espèce. Il reste encore beaucoup trop mal connu pour être assimilé avec certitude à *D. quereilhaci* .

Age et répartition: l'espèce *quereilhaci* est très bien localisée stratigraphiquement (banc 10b de la coupe du Grand Breuil). Elle accompagne *Horioceras semseyi* (Loczy) et est associée à une faune de l'horizon XII à Baylei.

2 *D. (Distichoceras)* aff. *pasdejeuensis* (Gérard & Contaut, 1936).
(pl.5., fig. 6 et 9)

- 1936 *Bonarellia pasdejeuensis* (Gér.. & Cont.),p. 27, pl. I, fig. 2a-b, holotype

Spécimen-type: RL/ 2 provenant de Chenay (Vienne). Exemplaire avec une partie de la loge d'habitation: moule interne en calcaire micritique bien préservé, (collection Baloge).

Matériel complémentaire: spécimen GS/ 233 des environs de La Grimaudière (Vienne) avec une partie de la loge (moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses, même collection) et LM/444 qui est un fragment de loge. Ces trois exemplaires sont de conservation très inégale.

Tab. 7 : mesures des *D.* aff. *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.).

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
GS/233	52					14,4	0,24		
La	47					13,5	0,28		
Grimaudière	44	18,5	0,46			12,7	0,29		
	42,2	18,1	0,42			12	0,3		
	40	17,1	0,42	12,9	0,32	11,4	0,28	0,75	?13
RL/ 2	43,6	20,2	0,46	15,1	0,34	11	0,25	0,74	11
Chenay	38,6	18	0,46			9,5	0,24		10
	35	16,9	0,48			9,2	0,26		9
	31,5	14,7	0,46			8,3	0,26		8

Description: *Distichoceras* semi-involute ((o) varie de 0,24 à 0,30), de taille moyenne; le spécimen RL/ 2 est un peu plus involute que GS/233, (fig. 42c). Les deux exemplaires sont cloisonnés jusque vers 30mm de diamètre (respectivement 26,1mm et 36mm). Forme initialement comprimée devenant rapidement très épaisse sur la loge où la section du tour est trapézoïdale (fig. 42b et 80/6). Le spécimen RL/ 2 possède une hauteur de tour un peu plus croissante que GS/ 233, (fig. 42a). Epaisseur maximum au niveau du bourrelet latéral sauf en fin de croissance où elle se situe au niveau du bord ombilical. Aire ventrale tabulée, tricarénée avec une carène médiane bien marquée sur la loge. La tricarénation n'est pas visible chez GS/ 233 où seule la carène médiane est bien exprimée. Mur ombilical déjà vertical dans les tours internes. Le bord ombilical est tout d'abord arrondi puis devient élevé et abrupt. Sur la loge le bord ombilical se différencie et est souligné par des bullae d'où partent des côtes prorsiradiées très saillantes donnant un aspect perlé. En fin de croissance une gouttière ombilicale borde la rangée de bullae, (pl.5, fig.6). Sur les tours internes l'ornementation est faible puis la costulation apparait vers 17,5mm de diamètre devenant de plus en plus marquée au cours de la croissance. Les côtes primaires proverses sont bien individualisées, (pl.5, fig.9) et se bifurquent régulièrement au milieu du flanc en donnant deux fines côtes secondaires rursiradiées. Quelques côtes intermédiaires peuvent également être présentes. L'ornementation externe est renforcée par la présence de clavi latéro-ventraux d'abord irrégulièrement espacés puis en disposition plus régulière à partir de 33mm de diamètre. Le bourrelet spiral médian est toujours bien marqué comme chez *Distichoceras pasdejeuensis* et peut être souligné par des nodules ou des épines (spécimen LM/444) au passage des côtes. On a également figuré pour comparaison des tours internes d'un individu du groupe *nodulosum* à fortes côtes primaires épineuses au niveau du sillon médian, (pl.5, fig.8). Il n'y a pas de taeniola ombilicale. La ligne de suture est identique aux sutures de *Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* et ce saut évolutif est très soudain, (" Sutures", p. 193, fig. 82b-c).

Affinités: Il s'agit de formes anciennes de *Distichoceras* comparables à l'espèce *quereilhaci* Elles montrent immédiatement la morphologie de *Distichoceras* en particulier le côté ventral aplati et tabulé. Le spécimen RL/ 2 est tricaréné comme chez les *Geminites* de même époque (*G. janus janus* par exemple). L'exemplaire GS/ 233 ne montre pas de tricarénation visible en fin de croissance: il pourrait être d'un niveau légèrement plus élevé que l'échantillon précédent. On ne peut faire de

comparaison qu'avec des espèces plus jeunes possédant un ombilic différencié, élevé et perlé comme *D. pasdejeuensis* , *D. zieteni* et *D. albus* en particulier la première espèce. *Distichoceras* aff. *pasdejeuensis* entre parfaitement, par l'ensemble de ses paramètres numériques, dans la variabilité intraspécifique de l'espèce *pasdejeuensis* telle qu'on peut la définir avec les formes de la sous-zone à Trezeense (fig 43a-c et fig. 47a-c). Les spécimens RL/2 et GS/233 diffèrent légèrement de cette dernière espèce par une costulation primaire plus forte sur les tours internes, une aire ventrale tricarénée (y compris dans les tours internes) et par l'absence de côtes falciformes aplaties en fin de croissance. Cependant par l'ensemble des autres caractères morphologiques (bord ombilical notamment) et dimensionnels, ces deux échantillons se rapprochent de *D. pasdejeuensis* , (Gér. & Cont., 1936) espèce avec laquelle ils partagent une origine commune. *D. quereilhaci* est la forme ancestrale de la lignée *pasdejeuensis* ; elle se différencie par un bord ombilical plus tardivement différencié (moins évolué phylétiquement), par une aire ventrale moins aplatie tricarénée et une ornementation plus faible en général (clavi notamment).

Age et répartition: Le spécimen GS/233 a été recueilli en champ dans un bloc de calcaire à oolithes ferrugineuses renfermant un *Flabellia* sp. forme microconque qu'on rencontre habituellement dans les horizons XIII et XIV (respectivement Waageni et Rota) qui doivent correspondre à l'âge du spécimen. L'exemplaire RL/ 2 également non en place provient des calcaires micritiques du Callovien moyen de Chenay dans un secteur où le Callovien supérieur n'est pas signalé et où l'horizon XIII à Waageni est représenté. Ce dernier horizon peut être retenu pour cet exemplaire particulièrement intéressant, qui fait le lien avec l'espèce *pasdejeuensis s.s.* .

3 *D. (Distichoceras) pasdejeuensis* (Gérard & Contaut, 1936)
(pl. 5, fig.10 et 12; pl.6, fig.3 à 6 et pl.7, fig. 4)

- 1885-1887 *Ammonites bipartitus nodulosus* Quenstedt, taf. 85, fig.11
- 1936 *Bonarellia pasdejeuensis* (Gér.. & Cont.),p. 27, pl. I, fig. 2a-b, holotype
- 1973 *Bonarellites pasdejeuensis* Bourquin & Contini, pl .I, fig.1
- 1973 *Bonarellites* aff. *pasdejeuensis*, Bourq. & Contini., pl. I, fig. 2, Text-fig.1

Holotype: Le spécimen décrit et figuré par Gérard & Contaut (pl.1, fig.2) est un holotype par monotypie; il provient de Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres): c'est un moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses daté de la sous-zone "A" de ces auteurs, *i.e.* la sous-zone à Trezeense.

Matériel: excepté la localité de Pas-de-Jeu, les auteurs citent également la ville de Montreuil-Bellay (Maine et Loire) et ses environs (La Folie, Palluau). Matériel étudié, au total 50 spécimens (juvéniles et adultes) bien préservés originaires des mêmes régions (Montreuil-Bellay, Pas-de-Jeu,

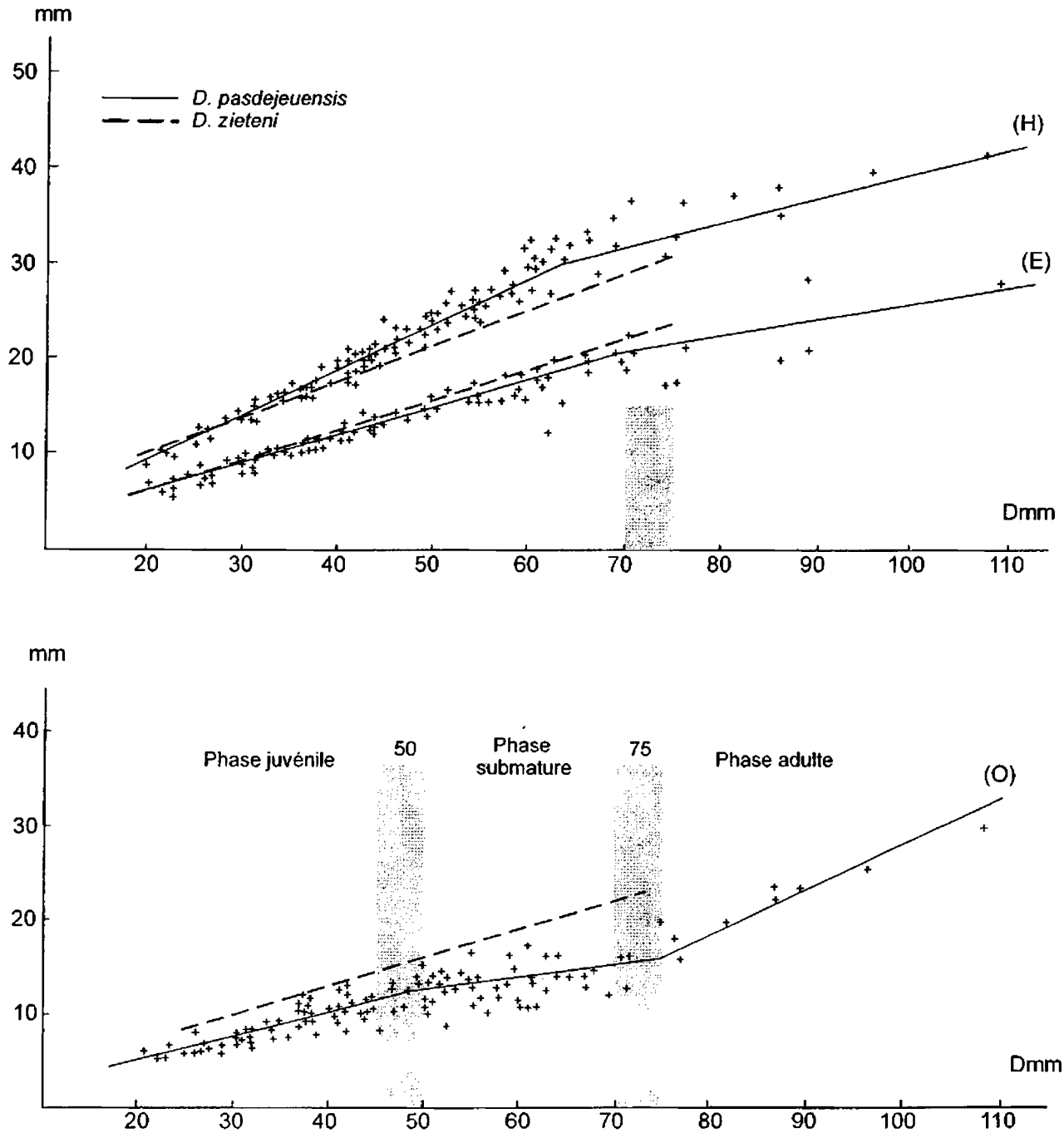


FIG. 43 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras pasdejeuensis*. Variations individuelles de ces paramètres par rapport au diamètre chez *D. zietenti* .

Craon et Doux, cf. annexe). Moules internes en calcaire à oolithes ferrugineuses fréquemment recouverts par un pseudotest calcitique pour le matériel de Montreuil-Bellay, (collections Baloge, Cariou et Charreau).

Description de l'holotype: macroconque de taille moyenne à relativement grande, involute avec une section trapézoïdale devenant progressivement épaisse au niveau du bord ombilical et ovale près du péristome. Ombilic profond souligné par un bourrelet ombilical perlé; mur ombilical vertical. Coquille fortement costée mais les tours jeunes montrent une ornementation fine et striée. La costulation devient plus marquée avec des côtes externes irrégulièrement géminées vers 35-40mm de diamètre. Le stade terminal est caractérisé par des côtes simples fortes et falciformes, épaisses et aplaties à leur périphérie. Un clavus fin et pointu est situé à l'extrémité de chaque côte. Sillon spiral médian bien marqué bordé intérieurement par la suite par un bourrelet spiral sauf en fin de croissance où il s'estompe.

Tab. 8 Mesures de *D. pasdejeuensis* (Gér. & Cont.).

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	87	35	0,40	20	0,23	23	0,26	0,57	13
MN/ 589	90	29	0,32	21	0,23	23	0,25	0,72	
CHR/ 47098	71	23	0,32	19	0,26	16	0,22	0,82	
MN/ 219	71,5	37	0,51	21	0,29	12,5	0,17	0,56	
	60	32	0,54	19	0,31	11,5	0,19	0,59	
	50,5	24,5	0,48	16,5	0,32	11	0,21	0,67	
MN/ 224	47	22	0,46	15	0,31	12	0,25	0,68	
	42,5	19	0,45	13	0,30	11	0,25	0,68	
	37	16,5	0,44	11,5	0,31	10	0,27	0,69	

Description: forme souvent de grande taille, (elle peut atteindre 108,5mm de diamètre), globalement involute, (fig. 43c et -44c), ((o) varie de 0,17 à 0,27). L'ombilic montre un certain nombre de variations de l'involution au cours de sa croissance, (fig. 43c). Trois phases peuvent être mises en évidence: en premier, de 20mm à 50mm de diamètre, un stade juvénile semi involute, puis de 50mm à 75mm stade submature où l'ombilic se ferme et devient plus involute ((o)= 0,17). Enfin le stade adulte terminal (> à 75mm) montre une ouverture marquée de l'ombilic (déroulement de la spire). La hauteur du tour montre une croissance régulière de 20mm à 75mm de diamètre, (fig. 43a). Au stade final (après 75mm de diamètre) cette tendance diminue selon le processus classique de régression. Cette courbe homogène indique qu'il s'agit d'une espèce à caractères morpho-fonctionnels stables, (fig.44a). L'épaisseur suit la même évolution que la hauteur du tour (fig. 43b et 44b) et confirme les remarques précédentes. La section de tour est trapézoïdale et devient graduellement plus épaisse vers le bord ombilical en fin de croissance, (fig.80/9-10). Aire ventrale carénée jusqu'au début de la loge et

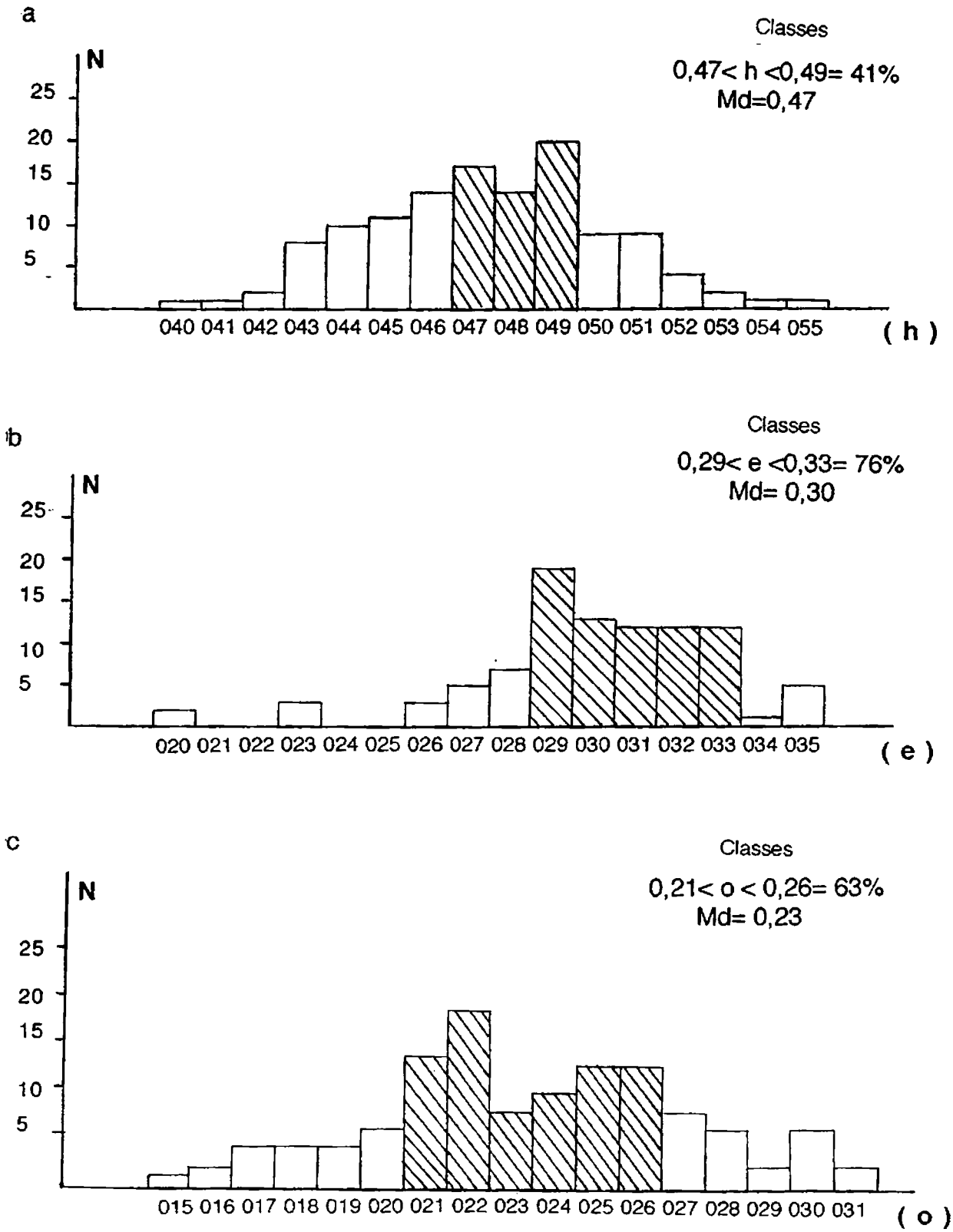


FIG. 44 Histogrammes de distribution des indices (h), (e) et (o) chez *Distichoceras pasdejeuensis* du Centre - Ouest de la France.

comparable à celle de *Distichoceras albus* . L'évolution du mur ombilical est identique à celle de cette dernière espèce. Il est précocement vertical dans les tours internes puis il s'accroit par la suite rapidement en hauteur pour donner une section épaisse à cette forme initialement comprimée. Ce caractère est souligné par l'individualisation d'une bande ombilicale saillante, bien marquée située sur le bord ombilical et séparée du bord externe par une gouttière ombilicale parfois très marquée, (pl.6, fig.3). Cette bande est constituée de bullae ombilicales très rapprochées d'où partent des côtes primaires simples, (bord ombilical perlé). Ce dernier caractère est généralement plus saillant que chez l'espèce *albus*.

Les tours internes sont lisses jusqu'à 15mm de diamètre. Puis une fine costulation analogue à celle de *Distichoceras albus* apparait au même diamètre. Les côtes primaires se divisent pour donner des secondaires épaisses réunies par deux en un clavus latéro-ventral. Quelques côtes secondaires sont alors géminées mais la costulation externe montre avant tout une gémination irrégulière, (pl.7, fig. 4). Vers 35-40mm de diamètre l'ornementation se renforce beaucoup. Les côtes s'épaississent vers le côté externe avec de larges intervalles. A ce stade il y a une tendance à la coalescence des côtes géminées lesquelles disparaissent rapidement pour donner naissance à des côtes larges caractéristiques. Le style de costulation devient caractéristique comme le montre la figuration de Gérard & Contaut. Les côtes sont falciformes, leur moitié interne est proverse et bien marquée, (pl.6, fig.3 et pl.5, fig. 10); elles montrent, au milieu du tour, un brusque changement de direction au niveau du bourrelet spiral médian. La costulation externe spatulée et rétroverse est soulignée distalement par des clavi allongés et saillants. A la fin du phragmocône et au début de la loge d'habitation l'ornementation s'estompe et devient moins falciforme; cette dernière disparait dans la partie terminale de la loge. Le stade final d'ornementation est plutôt variable mais la costulation demeure toujours marquée. L'holotype est encore cloisonné à 65mm de diamètre. C'est un spécimen incomplet et fortement costulé (la gouttière périombilicale est particulièrement marquée), de taille un peu plus grande que l'exemplaire MN/589 (pl.6 , fig.6) qui est pratiquement complet et qui montre mieux le stade final à section ovale et à bord ventral arrondi. L'évolution des clavi est très progressive: ils s'individualisent dès les tours juvéniles, deviennent de plus en plus marqués et s'allongent tout en restant relativement minces. Les clavi ne sont jamais hypertrophiés comme chez l'espèce *albus* ; ils disparaissent à la fin de la loge d'habitation. Le sillon spiral médian est très marqué à cause de la rupture de pente soulignée du côté interne du flanc par un bourrelet proéminent. Parfois le bourrelet spiral est crénelé au passage des côtes, les crénulations étant liées à la présence d'intervalles déprimés. La variabilité intrapécifique de l'espèce *pasdejeuensis* est intéressante à étudier. Les histogrammes des principaux paramètres (H, E et O), (fig. 44a-c) confirment la stabilité des caractères morphologiques chez *Distichoceras pasdejeuensis* qui est comparable à celle rencontrée chez l'espèce *albus* , (fig. 47a-c). Les sutures sont intermédiaires entre celles , très incisées, de *Geminites* et celles, plus simplifiées, du groupe *bicostatum* , ("Sutures" , p. 193 et fig.82b-c).

Affinités: L'espèce est assez fréquente et peut être comparée à l'espèce *albus* qui possède en commun plusieurs caractères morphologiques: taille; enroulement, mur ombilical et forme des clavi. Cependant cette dernière espèce est plus épaisse et possède une ornementation beaucoup plus fine et une chambre d'habitation lisse ce qui la différencie facilement. En outre *Distichoceras albus* dispose

généralement de clavi très saillants et parfois hypertrophiés. Le bourrelet spiral médian chez l'espèce *Distichoceras pasdejeuensis* est plus proéminent que chez l'espèce *albus*. Sur le plan quantitatif on remarquera que les différentes courbes (fig. 47a-c) sont quasi identiques jusqu'à environ 75mm de diamètre ce qui correspond au stade juvénile et submature. La différenciation spécifique avec *D. albus* s'effectue au delà de cette valeur. L'ombilic est légèrement plus ouvert chez *D. pasdejeuensis*. Par contre la hauteur du tour est nettement moins croissante chez cette dernière espèce que chez *D. albus*. Enfin *D. pasdejeuensis* est constamment plus mince à tous les stades de croissance que *D. albus* , (fig.47b). En particulier il est possible (entre autres caractères discriminants) de séparer les stades juvéniles des deux espèces par l'épaisseur. Pour résumer, le stade terminal caractérise au mieux la différenciation morphologique et dimensionnelle entre les deux espèces précitées. Gérard & Contaut (1936, p. 28) comparent leur espèce à *Distichoceras zieteni* Parona & Bonarelli. Cette dernière espèce montre une épaisseur encore plus faible (fig. 43b), une ornementation plus marquée (présence de tubercules latéraux) et une gémination des côtes externes mieux exprimée. Il s'agit d'une forme affine encore mal connue, la diagnose originale étant insuffisante (l'holotype, très incomplet, a 28,5mm de diamètre). L'espèce *D. quereilhaci* sp. nov. est une forme à bord ombilical différencié comparable à *D. pasdejeuensis* . Mais cette espèce est de taille inférieure; elle possède une aire ventrale tricarénée, les clavi sont punctiformes ou faiblement allongés. En plus elle est beaucoup plus ancienne que *D. pasdejeuensis* . Le genre *Bonarellites* Elmi, (1967) a été employé par Bourquin & Contini (1973) pour l'espèce *pasdejeuensis*. Cependant *Bonarellites* (Elmi, *id.*, p. 686) est un Hecticoceratinae toujours dépourvu de gémination et son aire ventrale est différente, toujours tricarénée.

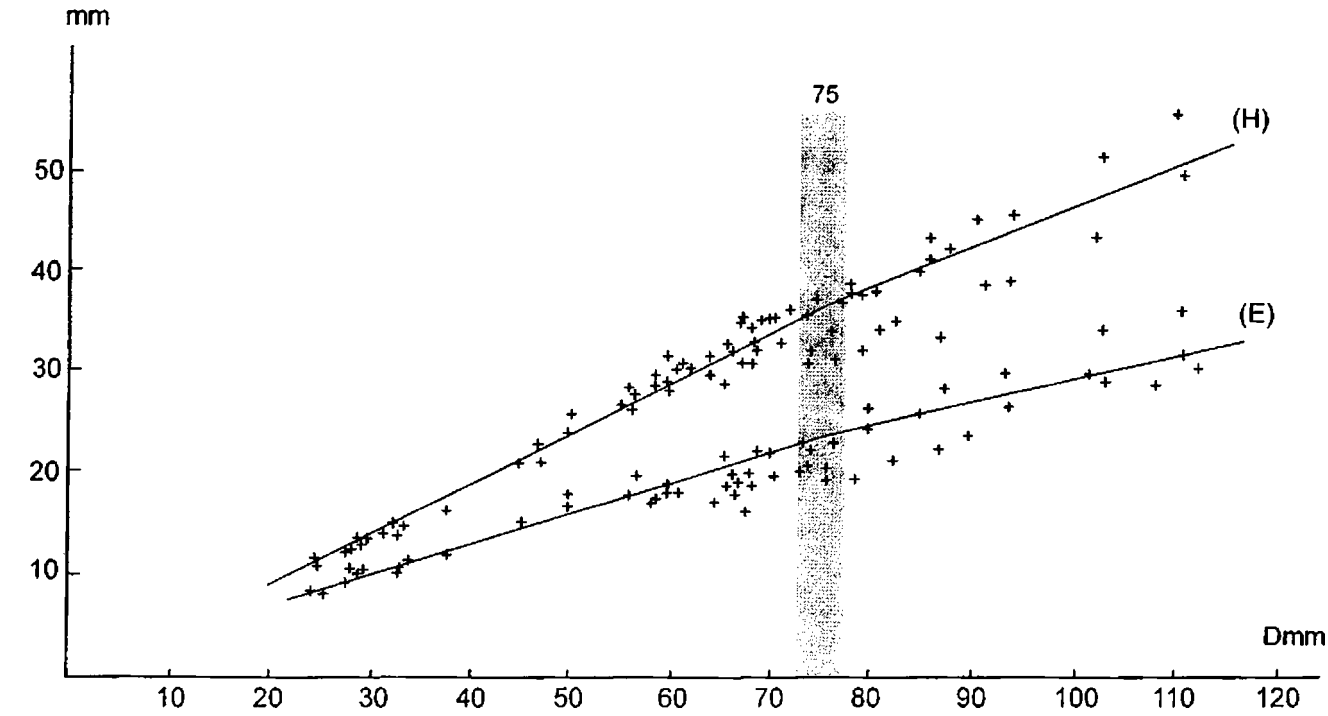
Age et répartition: l'holotype vient de Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres), zone "A" de Gérard & Contaut, niveau basal de la zone à Athleta. Les exemplaires de la collection Cariou ont été recueillis dans les bancs 4 et 4-5 de la coupe de cet auteur, *i.e.* l'horizon à Rota (XIV). Les spécimens de Montreuil-Bellay proviennent soit des "argiles vertes inférieures" de la coupe de La Folie (RY , banc 3b, horizon à Rota) soit, le plus souvent, de la base du banc 4 (niveau 4a) *i.e.* l'horizon XVa à Leckenbyi où ils sont assez abondants. Les exemplaires provenant de régions très voisines (annexe I) semblent localisés dans ce dernier niveau stratigraphique.

4 *D. (Distichoceras albus)* Baloge & Cariou, 2000
(pl. 6, fig.1-2; pl. 7, fig.1 à 3 et 5 à 8).

- 2000 *Distichoceras albus* Baloge & Cariou, (sous presse)

Holotype: CHR/47735, (collection Charreau) figuré pl. 6, fig. 1-2: c'est un spécimen adulte presque complet provenant de Montreuil-Bellay (Maine et Loire). Moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses avec pseudotest calcitique.

Matériel complémentaire: 50 spécimens (adultes/ jeunes) généralement bien préservés (cf. annexe) représentant une population homogène à forte variabilité intraspécifique. Les échantillons proviennent principalement des régions de Montreuil-Bellay (Maine et Loire), de Pas-de-Jeu (Deux-



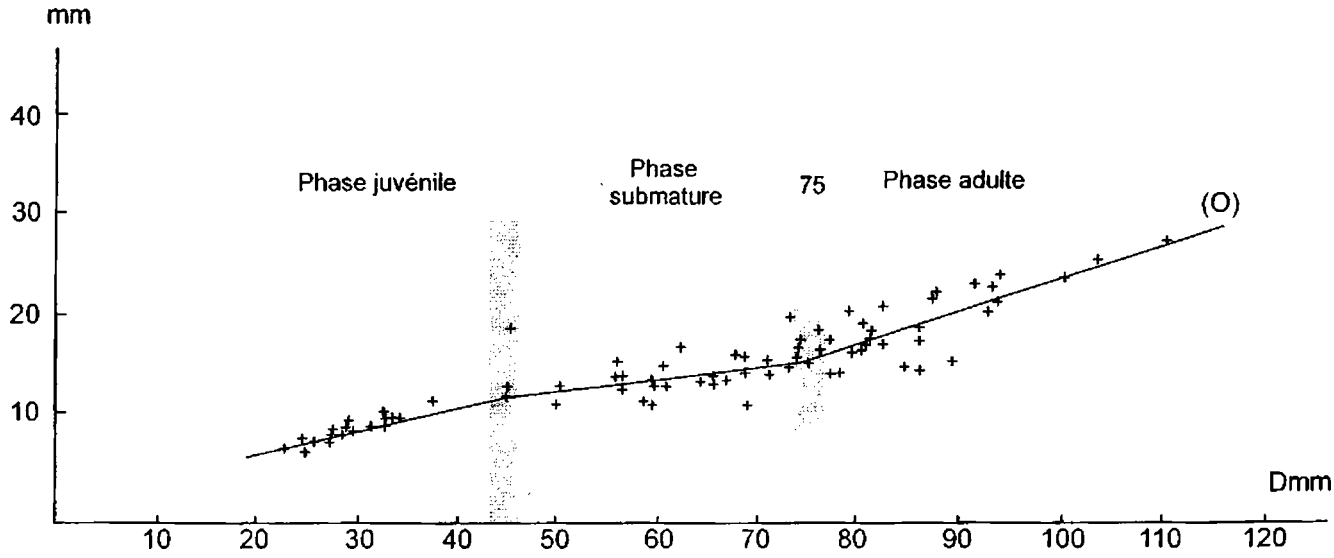


FIG. 45 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras albus*

Sèvres) et de Craon (Vienne), (collections Baloge, Charreau).

Etymologie: Le nom spécifique fait allusion à la couleur de la matrice de l'exemplaire de Montreuil-Bellay (calcaires micritiques clairs à oolithes ferrugineuses).

Diagnose: Macroconque de taille relativement grande à enroulement involute. Section du tour initialement comprimée puis devenant épaisse avec une section arrondie à la fin de la loge d'habitation. Aire ventrale généralement monocarénée montrant une quille médiane qui persiste jusqu'au début de la loge. Mur ombilical précocement vertical et élevé. Bourrelet ombilical plus ou mois saillant sur le bord de l'ombilic d'aspect perlé sur le phragmocône. Ornementation fine et dense sur le phragmocône disparaissant sur la loge. Côtes externes rétroverses reliées par deux ou trois par l'intermédiaire du clavus latéro-ventral. Les clavi sont irrégulièrement développés, ils peuvent être parfois hypertrophiés. Bourrelet spiral médian souvent faible disparaissant sur la loge d'habitation.

Tab. 9 : mesures de *Distichoceras albus*
(force relative des clavi: + = faible, ++ = saillant, +++ = hypertrophié)

	force clv	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	+++	91	38	0,41	21	0,23	23	0,25	0,55	9
MN/ 202	+++	94	39	0,41	27	0,28	24	0,25	0,60	
MN/ 1043	++	102	43	0,42	29	0,28	23	0,22	0,67	
CHR/ 47100	++	81	34	0,42	25	0,30	18	0,22	0,73	
CHR/ 47881	+	90	45	0,50	24	0,26	16	0,17	0,65	
MN 597	+	85	40	0,47	26	0,30	15	0,17	0,65	

Description: *Distichoceras* de taille relativement grande (le diamètre dépasse souvent 100mm et peut atteindre 110mm), globalement involute ((o) varie de 0,16 à 0,25). Comme chez *D. pasdejeuensis* l'involution passe par trois stades avec individualisation d'un stade submature, (fig. 45c et fig. 47c). Au cours de la croissance on peut mettre en évidence un stade juvénile (20-50mm environ de diamètre) semi-involute, puis un stade submature (50-75mm) beaucoup plus involute, ((o) varie de 0,16 à 0,17). Le stade terminal (au delà de 75mm de iamètre) est un peu plus évolute en raison du déroulement progressif de la spire. La hauteur de spire croit régulièrement, (fig. 45a), y compris en fin de croissance. Sur la courbe on note qu'un certain nombre d'échantillons semblent, par l'évolution de leur hauteur, assez proches de *D. pasdejeuensis*. L'espèce est initialement comprimée (mais moins que *D. pasdejeuensis*) puis s'épaissit rapidement pour acquérir une section trapézoïdale en fin de croissance.Vers 75mm de diamètre la chambre d'habitation montre un changement soudain de la section du tour qui devient ovale près du péristome, (fig. 80/11). L'évolution de l'épaisseur suit également celle de cette dernière espèce (fig 45b): elle est très régulière et croissante, l'espèce *albus*, forme plus épaisse, possédant toutefois toujours des valeurs plus élevées. Certains individus

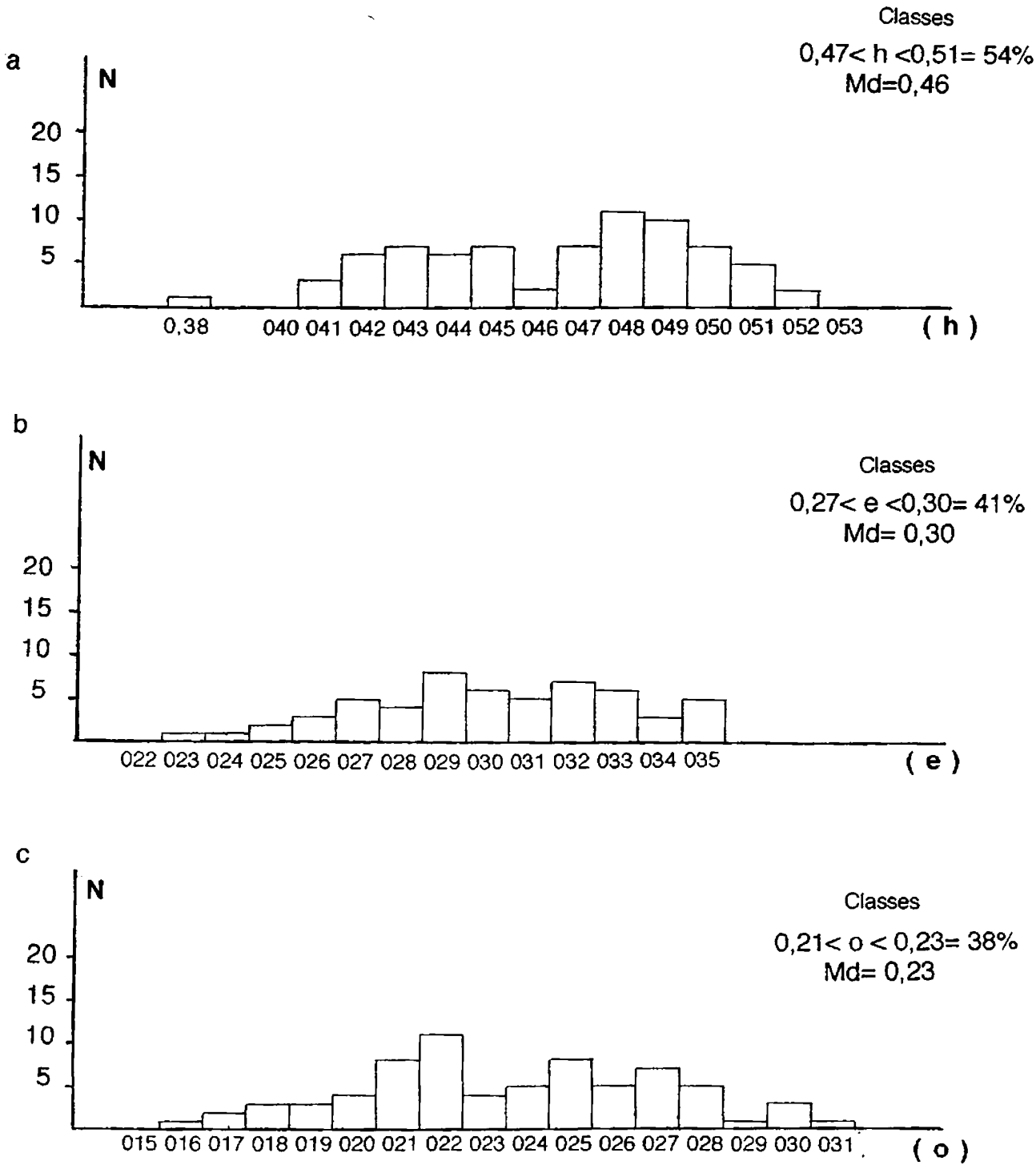


Fig. 46 Histogrammes de distribution des rapports (h), (e) et (o) chez *D. albus* du Centre-Ouest de la France

se rapprochent par l'évolution de leur épaisseur de l'espèce *pasdejeuensis* de sorte qu'on peut envisager des transiants entre les deux formes. L'épaisseur maximale est située au tiers de la hauteur du tour sur le phragmocône puis se rapproche du milieu du flanc et du bord ombilical en fin de croissance.

Côté ventral tabulé unicaréné jusqu'à la fin de la loge pouvant devenir d'allure concave si les clavi sont très proéminents. La quille médiane continue est bien développée jusqu'au début de la loge où les clavi latéro-ventraux sont peu saillants. Puis cette quille devient festonnée et sinueuse, (pl.6, fig.2), ce caractère étant lié à la disposition oblique et alternante des clavi proéminents. La quille s'affaiblit et disparait en fin de croissance; de très rares échantillons peuvent montrer une tricarénation sur la loge comme chez le morphotype *nodulosum* où ce caractère est permanent. Dans les tours juvéniles le mur ombilical plonge vers l'ombilic; il possède alors un bord ombilical arrondi comme *Geminites* . Vers 35mm de diamètre il devient vertical et montre les mêmes caractères que celui de *D. pasdejeuensis* mais moins accentués. Le bord ombilical se renforce par la présence de fines bullae d'où partent les côtes primaires; le mur ombilical devient très élevé en même temps que l'épaisseur du tour augmente. Jusqu'à 15mm de diamètre la partie ombilicale du tour est lisse; la costulation se développe en même temps que le bourrelet ombilical s'individualise. Les tours les plus internes sont recouverts par un pseudotest calcitique. Les côtes internes sont proverses, fines et rapprochées. Elles se divisent généralement pour donner une costulation externe arquée fortement rétroverse à partir du bourrelet spiral médian. Les côtes externes se réunissent par deux ou trois en un petit clavus latéro-ventral, (pl.7, fig.1). Sur la loge d'habitation un stade final à côtes simples unies par paires à un clavus saillant apparait. Cette ornementation continue jusqu'à 65mm de diamètre en devenant de plus en plus marquée mais la costulation reste cependant toujours fine. L'ornementation s'affaiblit franchement au début de la loge où les côtes primaires s'espacent et où la costulation externe disparait. La loge d'habitation est devenue pratiquement lisse.

Sur le phragmocône les clavi latéro-ventraux sont saillants et irréguliers jusque vers 30mm de diamètre, puis leur morphologie évolue. Ils s'accroissent en hauteur et en longueur et deviennent plus réguliers. Au début de la loge d'habitation les clavi deviennent fortement proéminents et souvent hypertrophiés (comme ceux des *Horioceras*); au contraire, la quille médiane qui était encore bien individualisée s'estompe totalement en fin de croissance. Les clavi qui étaient précédemment parallèles au plan de symétrie deviennent obliques. La disposition oblique deviendra encore plus prononcée chez certains *Distichoceras* plus récents de l'horizon à Collotiformis (spécimen FSP/101). Le bourrelet spiral médian est nettement marqué sur le phragmocône; ce caractère s'estompe dans la deuxième moitié de la loge. La ligne de suture est très différente de celle des *Geminites* : en particulier les lobes et selles latéraux ne sont pas aussi profondément incisés et apparaissent plus massifs, sans être cependant de type "simplifié", (Paragraphe "Sutures", p. 193 et fig. 82d).

La variabilité intraspécifique de l'espèce *albus* s'avère plus forte que chez *D. pasdejeuensis* si on se réfère aux paramètres numériques (fig. 42a-c) qui sont différents en fin de croissance et à une potentielle tricarénation de l'aire ventrale. Sur le plan morphologique il s'agit d'une forme évoluée montrant la délétion de certains caractères et qui caractérise la fin de la lignée spécifique *pasdejeuensis*. Trois types pourraient être individualisés d'après l'allure des clavi. Un premier type "a" , (MN/1064, pl.7, fig;5-6), est comprimé, presque lisse avec des clavi peu développés. Le second type

"b", (MN/1227, pl. 7, fig.7-8), montre une costulation plus marquée et des clavi proéminents et le troisième type morphologique "c", (Holotype et MN/1768 , pl. 6, fig.1-2 et pl. 7, fig. 1 à3), dans lequel a été choisi l'holotype, est caractérisé par une costulation affaiblie et surtout des clavi hypertrophiés. Il n'y a pas de relation directe entre la force de la costulation et les clavi. Le développement des clavi chez l'espèce *albus* est tout à fait comparable à celui qui existe chez les *Horioceras* .

Affinités: Cette espèce de *Distichoceras* ne peut être comparée qu'à *Distichoceras pasdejeuensis* (Gérard & Contaut, 1936) qui est une forme un peu plus plus ancienne. Les deux macroconques sont comparables en taille; la costulation de leurs tours internes est très fine et ils ont tous les deux un rebord ombilical saillant et perlé. La dernière espèce diffère de l'espèce *albus* par sa costulation beaucoup plus marquée sur le phragmocône et le début de la loge formée de côtes larges, aplaties et falciformes avec des intervalles bien marqués. Chez *D. pasdejeuensis* le bord ombilical est plus proéminent et apparait plus grossièrement perlé; le bourrelet spiral médian est également toujours plus en relief. Enfin la présence de formes caractérisées par des clavi hypertrophiés différencie facilement l'espèce de *D. pasdejeuensis* . Sur le plan des paramètres numériques on remarquera que les différentes droites (fig. 47a-c),(fig. 48a-c) sont quasiment identiques jusqu'à environ 75mm de diamètre ce qui correspond au stade juvénile et submature. La différenciation spécifique avec *D. pasdejeuensis* s'effectue au delà de cette valeur. L'ombilic est légèrement plus fermé chez *D. albus* . Par contre la hauteur du tour est un peu plus croissante chez cette dernière espèce, y compris au stade terminal que chez *D pasdejeuensis*. D'autre part *Distichoceras albus* est toujours plus épais à tous les stades de croissance que *D. pasdejeuensis*. On peut de cette manière séparer les stades juvéniles des deux espèces, (fig. 48b). Pour résumer si le stade terminal caractérise au mieux la différenciation spécifique entre les deux espèces, il faut envisager des transiants qui confirment leur origine commune.*D. quereilhaci* sp.nov. et *D.* aff. *pasdejeuensis* sont des espèces ancestrales de la lignée *pasdejeuensis* qui sont de taille plus petite avec une ornementation parfois comparable mais qui possèdent notamment des clavi moins marqués et une gémination différente.

Age et répartition: les spécimens de Montreuil-Bellay proviennent tous du banc 4b, (horizon XVb à Athleta de la sous-zone à Trezeense). Il sont donc un peu plus élevés stratigraphiquement que *D. pasdejeuensis* avec lequel ils peuvent néanmoins coexister à la partie basale de ce banc. Pour le matériel de ce secteur non recueilli en place la provenance des échantillons d'après l'étude de la gangue, les situent dans la partie supérieure du banc 4 (*i.e.* sous-zone à Trezeense). Exemplaires de Pas-de-Jeu: bancs 5 et 6, *i.e.* même sous-zone.

5 *D. (Distichoceras)* cf. *zieteni* Parona & Bonarelli, 1897
(pl. 5, fig.1)

- 1897 *Distichoceras zieteni* Par. & Bonar., p. 141, pl. IV, fig. 7
- 1919 *Bonarellia zieteni* Couffon, p.187, pl.XV, fig. 3a-b
- 1934 *Bonarellia zieteni* Couffon, p. 34
- 1936 *Bonarellia zieteni* Gérard & Contaut, p. 19

Holotype: Figuré par Parona & Bonarelli, l'holotype est une forme incomplète, probablement perdue; moule externe en calcaire à oolithes ferrugineuses. Le niveau à " oolithes ferrugineuses" de ces auteurs représentent le Callovien *s.l.* sans référence stratigraphique plus précise.

Matériel complémentaire: PDJ/3/1 (collection Cariou),spécimen unique bien préservé d'un côté, de Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres). Moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses.

Description de l'holotype: macroconque de taille moyenne relativement évolute avec une section de tour trapézoïdale s'épaississant progressivement vers l'ombilic. Zone ombilicale profonde soulignée par un bourrelet ombilical saillant: mur ombilical vertical. Coquille entièrement et très fortement costée; le point de bifurcation des côtes primaires est renforcé par des tubercules pointus et irréguliers. La costulation fine et striée des tours internes devient par la suite plus forte vers 25-30mm de diamètre, en montrant à ce stade des côtes externes irrégulièrement géminées.

Tab. 10 : mesures de *D. zieteni* (Parona & Bonarelli)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	28,5	13	0,45	9	0,31	8,5	0,30	0,69	13
PDJ/ 3/1	71	29	0,40	21,5	0,30	22	0,31	0,74	8
	64	27	0,42	19	0,29	20	0,31	0,70	
	59,5	23,5	0,39	18	0,30	18,5	0,31	0,76	
	50,5	21	0,41			16	0,31		
Le Chalet (Couffon)	31	15	0,48	10	0,32	10	0,32	0,67	

Description: macroconque de taille moyenne avec un enroulement semi-évolute ((o) se situe autour de 0,31), (fig. 43c); forme du tour trapézoïdale plus ou moins comprimée. Epaisseur maximum située au niveau du bourrelet ombilical. Aire ventrale unicarénée avec une quille médiane bien marquée. Les courbes de croissance, (fig. 43a-c) s'accordent parfaitement avec celles des *Distichoceras* du groupe I (*pasdejeuensis-albus*). Ombilic profond avec un mur devenant rapidement vertical et souligné par un bourrelet ombilical perlé comme chez les espèces précédentes Présence d'une gouttière ombilicale bien individualisée. Les tours internes sont lisses ou finement striés. Vers 30mm de diamètre une costulation externe dense faite de côtes fines et rétroverses apparait. Dès ce stade jeune, une taeniola ombilicale limitée par le bourrelet spiral médian se développe graduellement. En même temps la costulation primaire proverse apparait, tout d'abord fine puis devenant plus marquée. Chaque côte est renforcée par un tubercule médian en forme de clavus. Vers 45mm de diamètre la costulation externe est beaucoup plus forte, spatulée.

La gémination est faite de côtes externes s'unissant en faisceaux de trois à quatre côtes au clavus latéro-ventral. Le stade à clavi débute vers 30mm de diamètre; ces derniers sont petits puis s'allongent par la suite. Ils deviennent plus proéminents, lorsque la costulation primaire apparait. Le

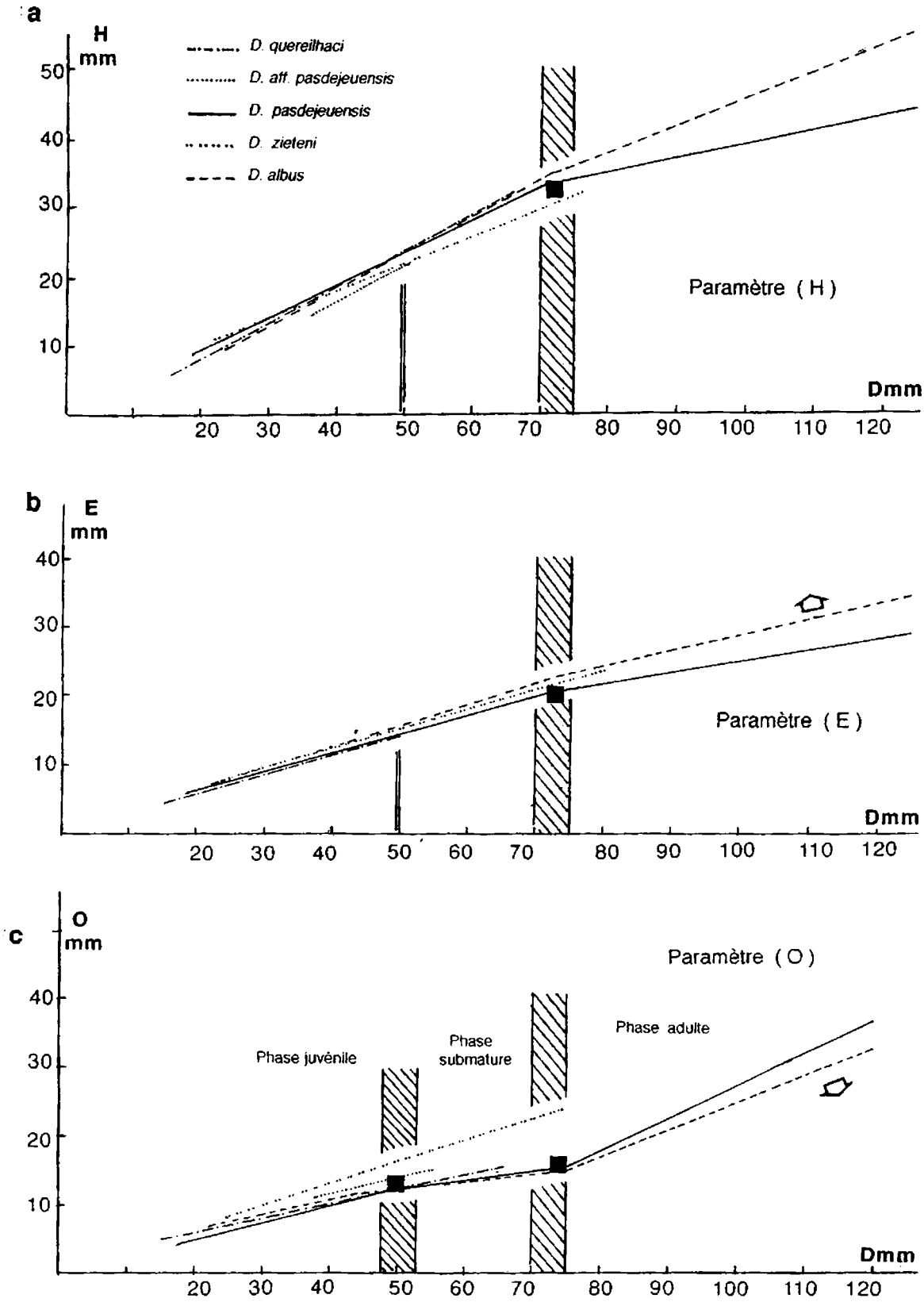


FIG. 47 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichocerasquereilhaci*, *D.pasdejeuensis* et *D. albus*. Variations individuelles de ces paramètres par rapport au diamètre chez *D.* aff. *pasdejeuensis* et *D. zietenti* .

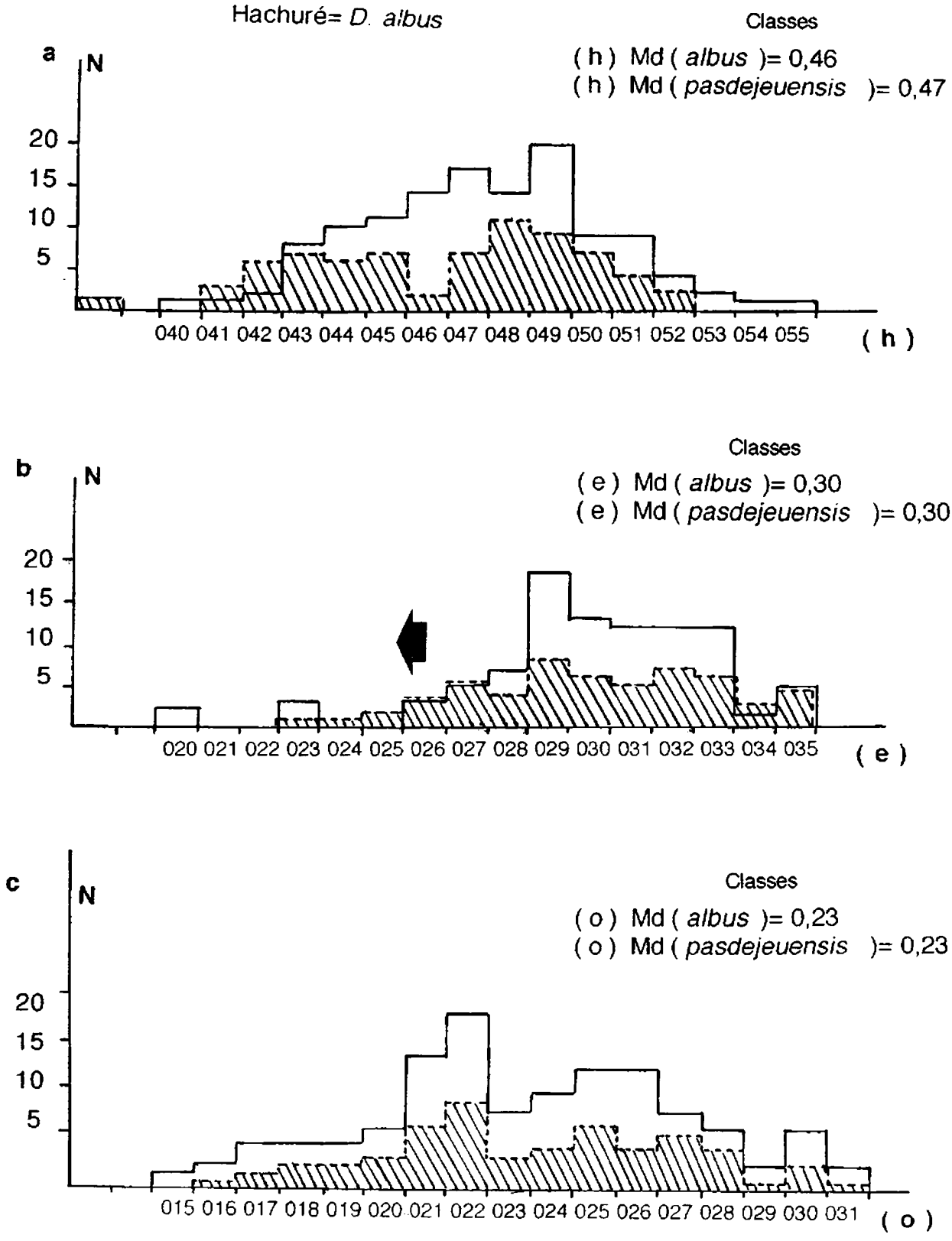


Fig. 48 Histogrammes de distribution comparée des rapports (h), (e) et (o) chez *D. albus* et *D. pasdejeuensis* du Centre-Ouest de la France

bourrelet spiral médian, présent sur les tours internes disparait lorsque les côtes primaires deviennent tuberculées. Les sutures sont peu visibles et inexploitables pour une étude.

Affinités: Le spécimen PDJ/3/1 se rapproche de *Distichoceras pasdejeuensis* Gér. & Cont. par son ornementation très marquée. Ces auteurs (1936, p. 28) comparent également leur espèce à *Distichoceras zieteni* Par. & Bonar. . Mais l'espèce *pasdejeuensis* est de taille plus grande; son ornementation marquée est moins précoce dans les tours internes; la section du tour est plus comprimée. Sa costulation est plus régulière, davantage falciforme et les clavi latéro-ventraux plus saillants; son stade géminé est plus réduit. Enfin *Distichoceras pasdejeuensis* ne montre pas d'ornementation latérale tuberculée. Les paramètres dimensionnels de l'espèce *zieteni* sont tout à fait comparables à ceux de *pasdejeuensis* espèce avec laquelle elle a le plus d'affinités, (fig. 43a-c et fig. 44a-c). On peut noter cependant, en ce qui concerne l'ombilic, que ce dernier est un peu plus ouvert par rapport à cette dernière espèce, (fig. 43c); *D. zieteni* est une espèce semi-évolute. L'intervalle des mesures (de 28mm à 71mm) est trop restreint et ne permet pas de connaître avec précision sa variabilité intraspécifique. Le spécimen PDJ/3/1 est en effet une forme affine et on ne dispose pas d'échantillon dont le diamètre dépasse 75mm. En extrapolant les courbes de croissance , on pourrait envisager un âge un peu plus ancien pour l'espèce *zieteni* qui montre en plus un stade géminé plus précoce. L'espèce est citée par Couffon (1919, 1934) dans le Callovien de Montreuil-Bellay. D'après l'auteur la forme du Chalet est une espèce semi-involute à stade géminé précoce et bien marqué, à clavi saillants et à bourrelet spiral médian. Il note deux "bandelettes ombilicales" c'est à dire le mur ombilical et la gouttière ombilicale particulièrement développées; cette zone ombilicale éloigne cette espèce du groupe de *D. bicostatum* qui ne possède pas d'ombilic aussi différencié. Cependant au regard de la taille de l'échantillon (31mm de diamètre) on ne peut être sûr de cette détermination.

Age et répartition: Le spécimen de Pas-de-Jeu provient des bancs 5 and 6 *i.e* la sous-zone à Trezeense. La forme décrite par Couffon provient dans sa zone à "Anceps" du banc "d" du sommet de la zone (*op.cit.*, 1934, p.7-9), *i.e.* le banc très fossilifère " blanchâtre à oolithes ferrugineuses" (= sous-zone à Trezeense). Gérard & Contaut cite *D. zieteni* dans la sous-zone "A" du secteur de Montreuil-Bellay.

Conclusions sur l'étude du groupe *pasdejeuensis*

Les figures 47a-c et 48a-c résument globalement l'évolution de plusieurs espèces appartenant à la lignée *pasdejeuensis* . La figure 47c montre les variations comparées des différentes espèces pour les paramètres H, E et O. La différenciation des diverses espèces dans la lignée est surtout qualitative (caractères morphologiques très variables, cf. "Phylogénèse", p.226). Sur le plan quantitatif il n'y a qu'une faible variation intraspécifique même pour les espèces d'âge très différent comme *D. quereilhaci* et *D. pasdejeuensis* .

Si on se réfère à la forme-type *pasdejeuensis* on constate que du stade juvénile jusqu'au stade submature il n'y a que des différences minimes pour les courbes de H et de E (fig. 47a-b).

L'ombilic montre cependant que l'espèce *zieteni* (malgré le peu d'individus étudiés) est nettement plus évolute que les autres espèces à ces stades de croissance; mais sa région ombilicale reste encore mal connue au stade adulte. Le point d'inflexion majeur des droites de régression correspond à la fin du phragmocône et au début de la loge. A ce niveau on assiste à la différenciation de l'espèce *albus* qui devient à la fois plus épaisse et plus involute que *D. pasdejeuensis* (flèches sur figures 47b-c). On note aussi que *D. albus* est toujours un peu plus épais que *D. pasdejeuensis* à tous les stades de croissance. Il est intéressant de remarquer la grande homogénéité des différents paramètres dans toute la lignée compte tenu du très large intervalle de mesures (i= 17,5-108,5mm).

L'analyse des histogrammes de distribution (fig. 48a-c) confirme l'analyse précédente, notamment la différence d'épaisseur entre les deux espèces. Les valeurs des médianes de (h) et de (o) sont pratiquement identiques: (h) médiane= 0,46-0,47 et (o) médiane= 0,23. Pour l'épaisseur (e) la valeur de la médiane est également identique (Md= 0,23) pour les espèces *albus* et *pasdejeuensis* en raison de la faible variabilité quantitative des mesures. Il y a cependant un décalage des valeurs (flèche sur figure 44b). Ainsi, si on isole des classes comparables on obtient:

D. pasdejeuensis classes 0,29-0,33= 76%

D. albus classes 0,27-0,33= 73%

La courbe (e) de *D. pasdejeuensis* est beaucoup plus significative et moins étalée que chez D. *albus* Par contre si on isole les classes de (e) < 0,27 dans les deux espèces on note une différence sensible:

D. pasdejeuensis classes < 0,27= 21%

D. albus classes < 0,27= 13,8%

Distichoceras pasdejeuensis est donc une espèce globalement plus mince que *D. albus* ; ce critère peut être considéré secondairement dans la différenciation des tours juvéniles de ces deux formes et justifie par la même l'individualisation de l'espèce *albus* .

Groupe II

Groupe IIA : *D. (Distichoceras) complanatoides* (Quenstedt)

6/ *D. (Distichoceras) complanatoides* Quenstedt, 1885)
(pl. 9, fig. 1 à 9, fig. et)

v. - 1885 *Ammonites complanatoides* Quenstedt. taf.75, fig. 25, non 26-27
- 1885 *Ammonites bipartitus nodulosus* Quenstedt. taf.85, fig. 11
- 1885 *Ammonites bipartitus* Zieten, Quenstedt. taf.85, fig. 12
- 1936 *Bonarellia peneaui* Gérard & Contaut, p. 28, pl. IV, figs. 2, 2a-b
- 1936 *Subbonarellia andegavensis* Gérard & Contaut, p. 30, pl. VI, fig. 2-2a
- 1936 *Subbonarellia intermedia* Gérard & Contaut, p. 31, pl. VI, fig. 3
- 1936 *Subbonarellia meronensis* Gérard & Contaut, p. 29, pl. IX, fig. 2,2a-b
- 1936 ? *Horioceras costulatum* Gérard & Contaut, p. 33, pl. V, fig. 3
- 1938 ? *Distichoceras subornatum* Spath , Maire, p.46, pl. III, fig. 19-19a
- 1993 *Distichoceras* aff. *complanatoides* Quenstedt., *in* Dietl, p. 20

Holotype: Figuré par Quenstedt, (1885, taf.75, fig. 25, *non* 26 *nec* 27) c'est un spécimen du Callovien supérieur. Son niveau exact est maintenant connu: horizon à Punctulatum, sous-zone à Spinosum, zone à Athleta (Dietl, 1993). Il s'agit d'un exemplaire incomplet encore cloisonné à 43mm de diamètre.

Matériel: 86 exemplaires provenant principalement des localités suivantes (cf. annexe 1): Montreuil-Bellay et ses environs (Maine et Loire), La Grimaudière (Vienne), Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres) et diverses localités du Nord de la Vienne (Craon) et des Deux-Sèvres . Quelques uns ont été recueillis dans les calcaires à oolithes ferrugineuses de l'horizon à Trezeense (partie supérieure) mais la plupart ont été collectés dans les calcaires biomicritiques de l'horizon à Collotiformis. Le matériel recueilli est souvent fragmentaire mais des échantillons plus complets avec le stade terminal arrondi dépassent souvent 75mm de diamètre (un spécimen atteint 96mm).

Un matériel allemand de comparaison qui provient de Souabe-Franconie (région-type de l'holotype de *D complanatoides*) a été étudié. Sa position stratigraphique est précise (Dietl, 1993); l'espèce provient principalement de l'horizon à Trifidum, (= sous-zone à Trezeense). Ce matériel (36 exemplaires) comporte surtout des tours internes et des stades juvéniles en moules internes pyriteux. L'holotype, conservé au Staadt Museum de Stuttgart, a été revu à cette occasion grâçe à l'obligeance du Dr. Dietl. Quelques exemplaires originaires du Dijonnais et de la Haute-Marne (Prêts Marchand et Courville) ont été également étudiés.

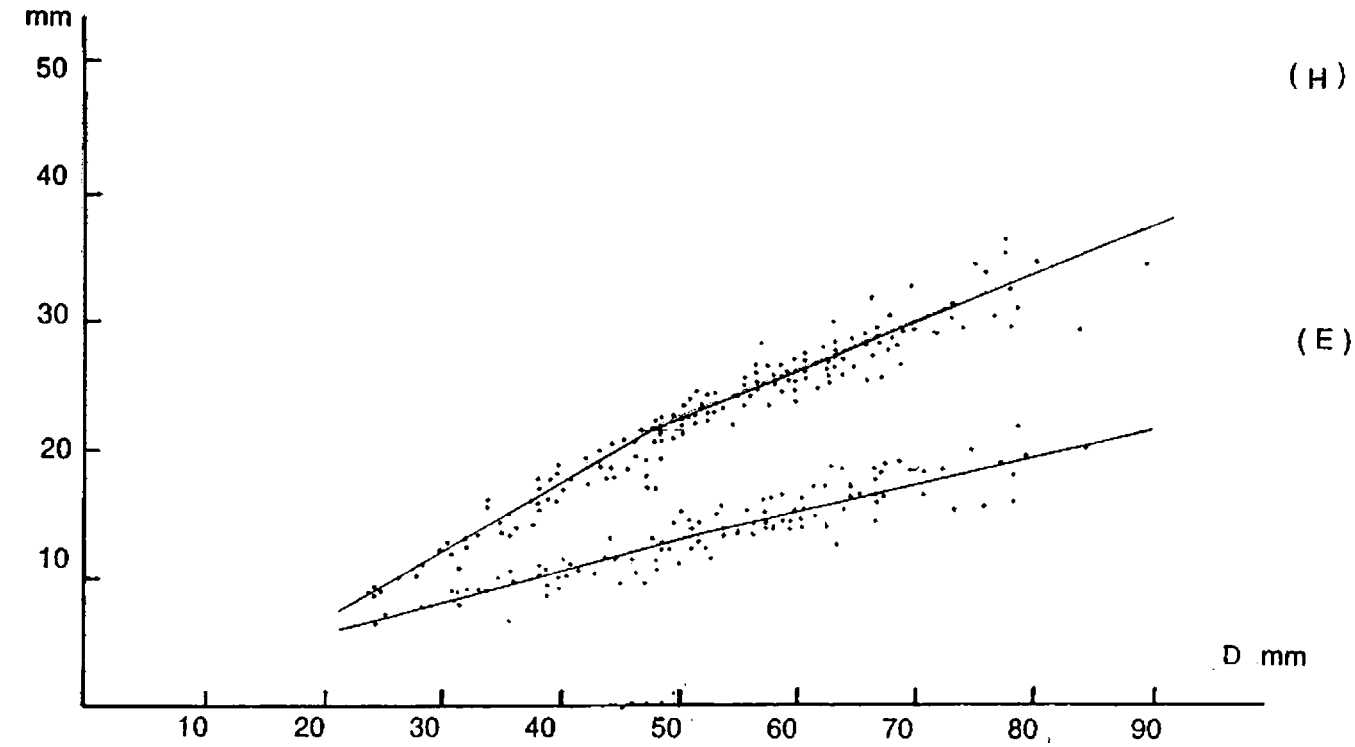
Le matériel de Gérard & Contaut correspondant à *Bonarellia peneaui* , *Subbonarellia andegavensis*, *S. meronensis* et *S. intermedia* (espèces mises ici en synonymie) provient de la région de Montreuil-Bellay (La Folie, Palluau) et de Pas de Jeu.

Description de l'holotype: *Distichoceras* de taille moyenne, involute, de forme très comprimée. Côté ventral tricaréné devenant bicaréné en fin de croissance. Le mur ombilical possède un rebord ombilical abrupt et devient rapidement vertical. Les côtes externes tout d'abord très faibles et espacées sont irrégulièrement bifurquées près du bord ventral. Puis sur la loge d'habitation elles deviennent multidivisées en donnant une costulation dense, fine légèrement arquée vers l'arrière. Au stade moyen de croissance, présence d'un stade réduit à côtes géminées avec des tout petits clavi latéro-ventraux. Bourrelet spiral médian irrégulier disparaissant à la fin de la loge.

Tab. 11 :Mesures de *Distichoceras* gr. *complanatoides* (Quenst.)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nce
Holotype Quenstedt	46,1	25,1	0,54	14,4	0,3	8,4	0,18	0,56	40
Holotype *B. peneaui*	43	23	0,53	12	0,28	6	0,14	0,52	
Holotype *S. meronensis*	80	38	0,47	21	0,26	14	0,17	0,55	
Holotype *S. andegavensis*	60	28	0,46	15	0,25	10	0,16	0,53	
Holotype *S. intermedia*	47	20	0,42	11	0,23	6	0,13	0,55	
type 1 PDJ/ 2505	65	32	0,49	19	0,29	11	0,18	0,62	
	59	30	0,50	17	0,28	10	0,17	0,56	
	49	26	0,53	16	0,32	8	0,16	0,61	
type 1 RJ/7c/83	65,5	30,7	0,47	16,8	0,26	13,2	0,20	0,54	
RJ/7c/90	49,6	25,3	0,51	15,3	0,30	10	0,20	0,60	
RJ/7c/21	35,4	16,6	0,46	10,4	0,29	8,6	0,24	0,62	39
type 1a TRI/13	33,5	17,1	0,51	10,8	0,32	6,9	0,20	0,63	36
Allemagne TRI/19	22,5	10,7	0,47	7,7	0,34	5,2	0,23	0,71	33
type 2 MN/ 249	55	29	0,52	14	0,25	10	0,18	0,48	
QZ/C2/43	47,7	23,9	0,50	14	0,24	9,6	0,20	0,58	32
type 3 MN/1850	71,5	34,5	0,58	16	0,22	10,5	0,14	0,46	
MN/ 1578	66	34	0,51	17	0,25	11	0,16	0,50	
HO/ c3/18	46	24	0,52	10	0,21	7	0,15	0,41	
HO/c3/18	38	20,5	0,55	9	0,23	6	0,15	0,42	
MN/1778	44,8	23,9	0,53	12	0,26	7	0,15	0,50	

Description: Macroconque discoïdal de taille moyenne à relativement grande (fig. 49a-c), (fig. 50a-c). L'involution est marquée, ((o) varie de 0,13 à 0,25); plus de 80% des mesures sont inférieures à 0,20, (fig. 50c). L'ombilic montre au cours de l'ontogénèse une allure comparable à celle de la lignée spécifique *pasdejeuensis* mais il n'y a içi que deux stades. L'involution est relativement moins forte dans les tours jeunes puis elle passe par un stade plus croissant entre 50 et 75mm de diamètre. Elle ne montre de variations importantes et d'accélération que dans le stade final de croissance c'est à dire sur la loge d'habitation (fig.49c). Selon les différents types de *D. complanatoides* il y a un décalage de l'involution. Dans le type 1 et 1a, le stade juvénile donne des valeurs de 0,20-0,23 pour (o) et de 0,18-



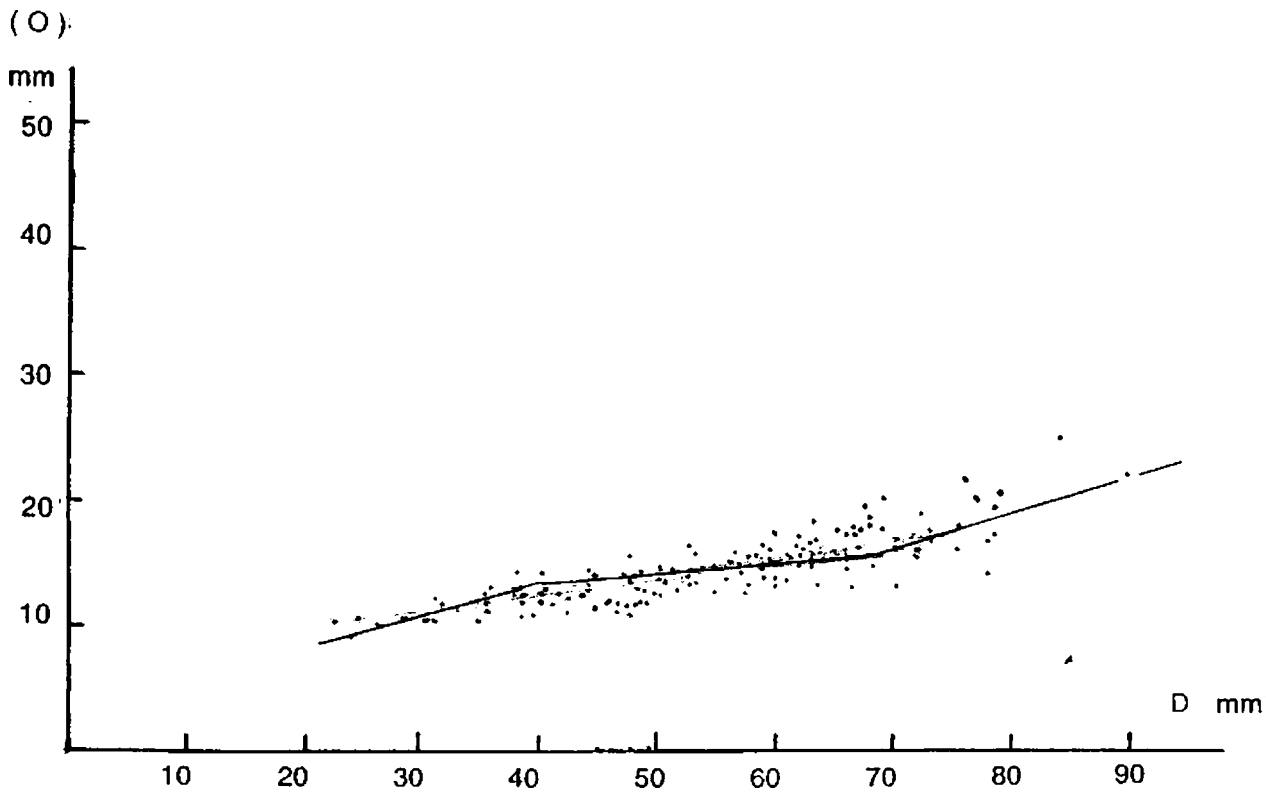
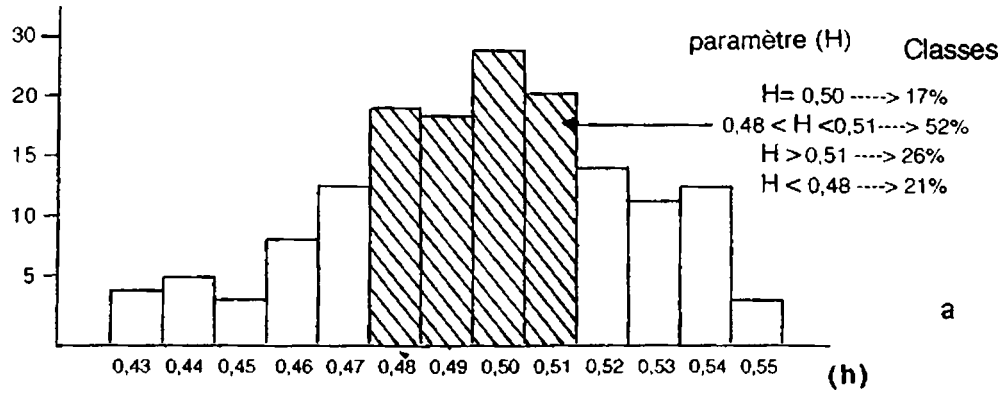
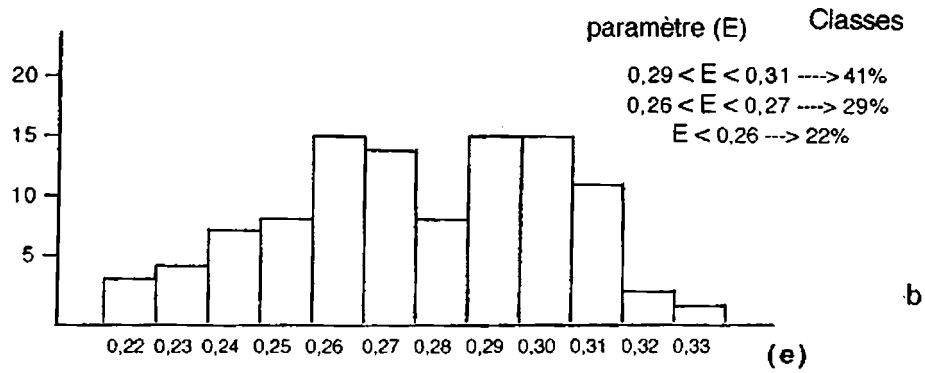


FIG. 49 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras complanatoides* du Centre - Ouest de la France.





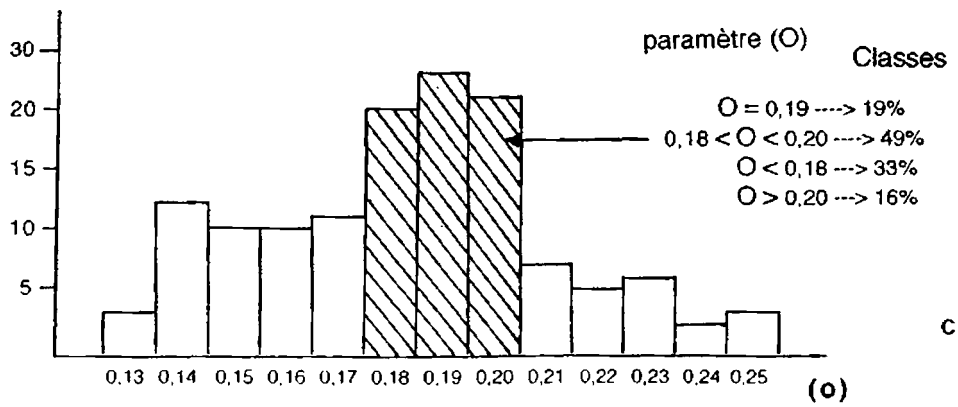


FIG. 50 Histogrammes de distribution des indices (h), (e) et (o) chez *Distichoceras complanatoides* du Centre - Ouest de la France.

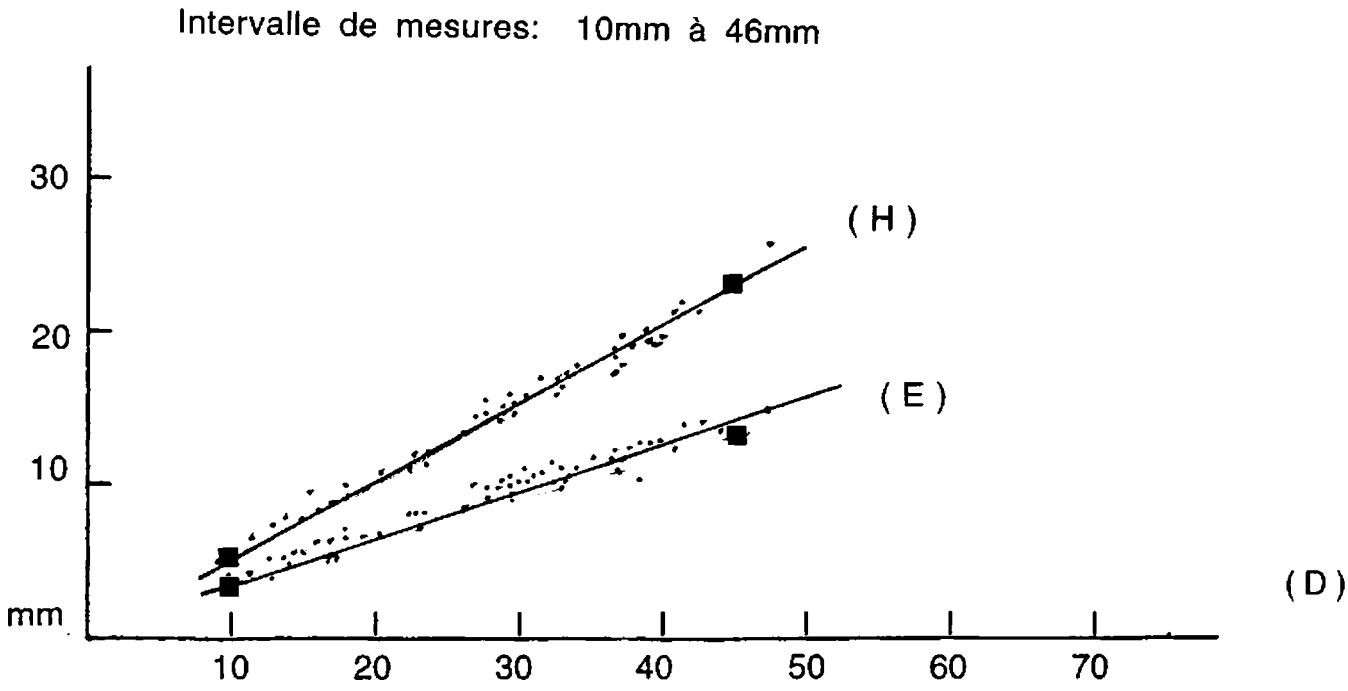
0,20 pour le stade adulte. Dans le type 2 on obtient: stade juvénile (0,18-0,20) et stade adulte (0,17-0,15). Chez le type 3 qui est le plus récent, l'involution est forte dès le stade juvénile (0,16-0,15) et très forte dans le stade adulte (0,13-0,15). La taille de l'enroulement peut varier très fortement (jusqu'à un tour entre les formes extrêmes).

Le bord ombilical montre une évolution un peu moins rapide de la verticalité que chez *D. pasdejeuensis* et formes voisines. Jusqu'à 20-25mm de diamètre le bord ombilical est plongeant puis la verticalité se réalise graduellement. Dans la deuxième partie du phragmocône le mur ombilical se redresse rapidement et s'élève. C'est sur la loge d'habitation (à partir de 45-50mm de diamètre) que le mur ombilical est le plus élevé. Le rebord ombilical est bien marqué mais moins abrupt et différencié que chez les formes du groupe I. La hauteur de tour atteint rapidement des valeurs élevées sur les stades juvéniles (fig. 49a), les classes (0,48 à 0,51) représentant 52% des mesures; elle s'atténue en fin d'ontogénèse. La section du tour est très élevée, lancéolée et tronquée ventralement chez les phragmocônes, (fig. 80/12-13). Il s'agit d'une forme relativement comprimée (les tours sont deux à trois fois plus hauts que larges: 75% des mesures de E/H correspondent aux classes 0,50 et 0,60). Comme chez la plupart des Oppeliidae, elle est plus épaisse et arrondie près du péristome. L'épaisseur est modérée, son maximum est situé entre le quart et le tiers interne de la hauteur du tour; elle varie peu durant la croissance (fig. 49b: (e) varie de 0,21 à 0,34).

Aire ventrale étroite et aplatie montrant une quille médiane saillante s'affaiblissant dans la deuxième moitié du phragmocône. A la fin de ce stade moyen de croissance, vers 35-40mm de diamètre, les clavi sont allongés et très rapprochés, ils s'unissent alors pour former deux fausses carènes continues. Pour cette raison, comme le mentionnent Gérard & Contaut (1936, p. 31), le côté ventral devient tricaréné, (pl. 9, fig. 6). Lorsque la carène médiane disparait, l'aire ventrale devient alors bicarénée dans la deuxième partie de la loge d'habitation, vers 55mm de diamètre environ, jusqu'à la disparition de ces dernières près du péristome, (pl.9, fig. 2 et 7).

La partie ombilicale des tours internes est lisse; les tours sont striés vers 15-20mm de diamètre. A ce diamètre un sillon spiral médian apparait et persiste sur la loge d'habitation. Puis l'espèce devient finement costée avec des côtes primaires s'affaiblissant au niveau du sillon spiral médian. Durant l'ontogénèse ces côtes internes s'estompent assez rapidement sur toute leur longueur en donnant souvent, vers 35mm de diamètre, un flanc interne dépourvu d'ornementation. La costulation externe reste toujours marquée et souvent fine. Dans les tours internes la costulation externe est légèrement concave et moins rétroverse par rapport aux autres *Distichoceras* à ce stade ontogénique. Sur la loge les côtes primaires sont faibles et se divisent en trois à cinq côtes externes très fines. Ce stade multidivisé montre une costulation très dense (40 côtes par demi-tour), finement striée disparaissant après 60mm de diamètre. Par la suite la loge d'habitation devient le plus souvent lisse avec une section de tour épaisse et arrondie. Sur la loge il existe toutefois sur certains échantillons (*S. meronensis* Gér. & Cont.) une série de larges ondulations radiales ou de faibles costulations virguliformes qui s'atténuent près du péristome.

Le stade à clavi est réduit mais bien individualisé: ce caractère apparait très tôt à 20mm de diamètre et peut persister jusqu'à 35-40mm. Les clavi petits et saillants sont bien marqués à ce stade. Chaque clavus latéro-ventral réunit deux côtes externes; la gémination est généralement assez régulière. Dans la première moitié de la loge d'habitation les clavi s'affaiblissent et s'allongent; ils se



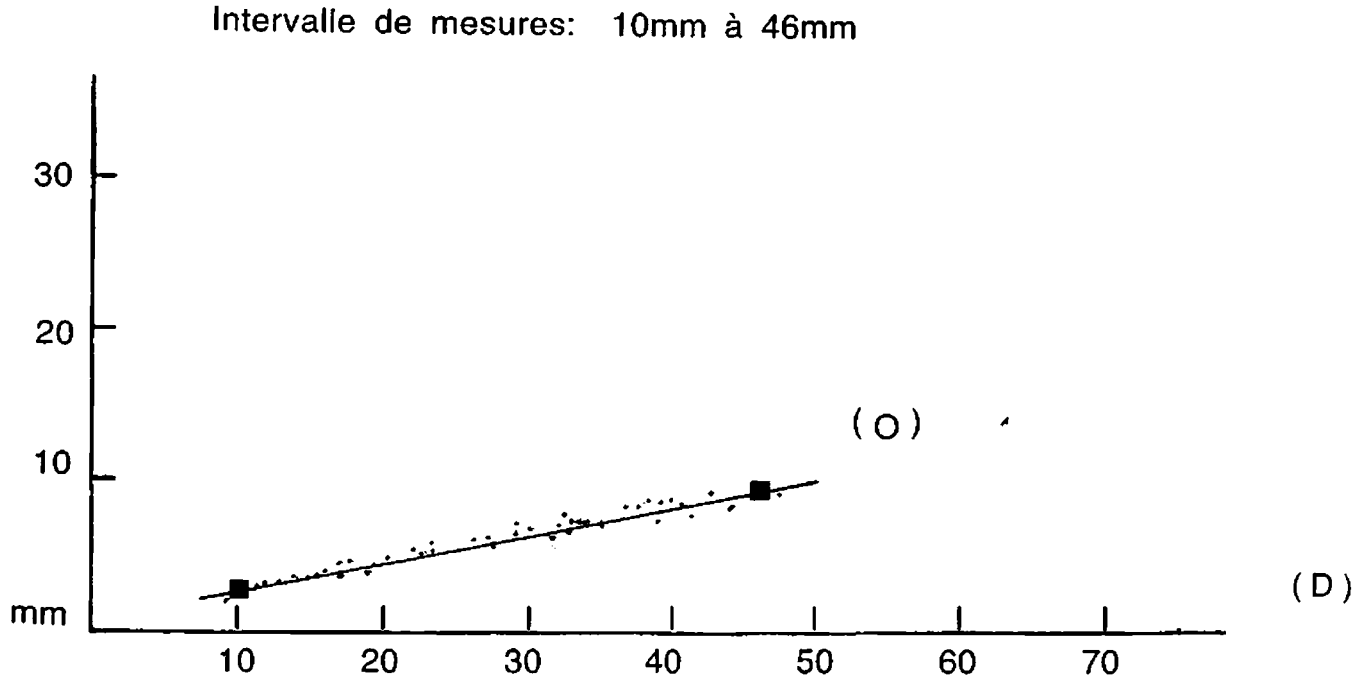


FIG. 51 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras complanatoides* de Souabe - Franconie.

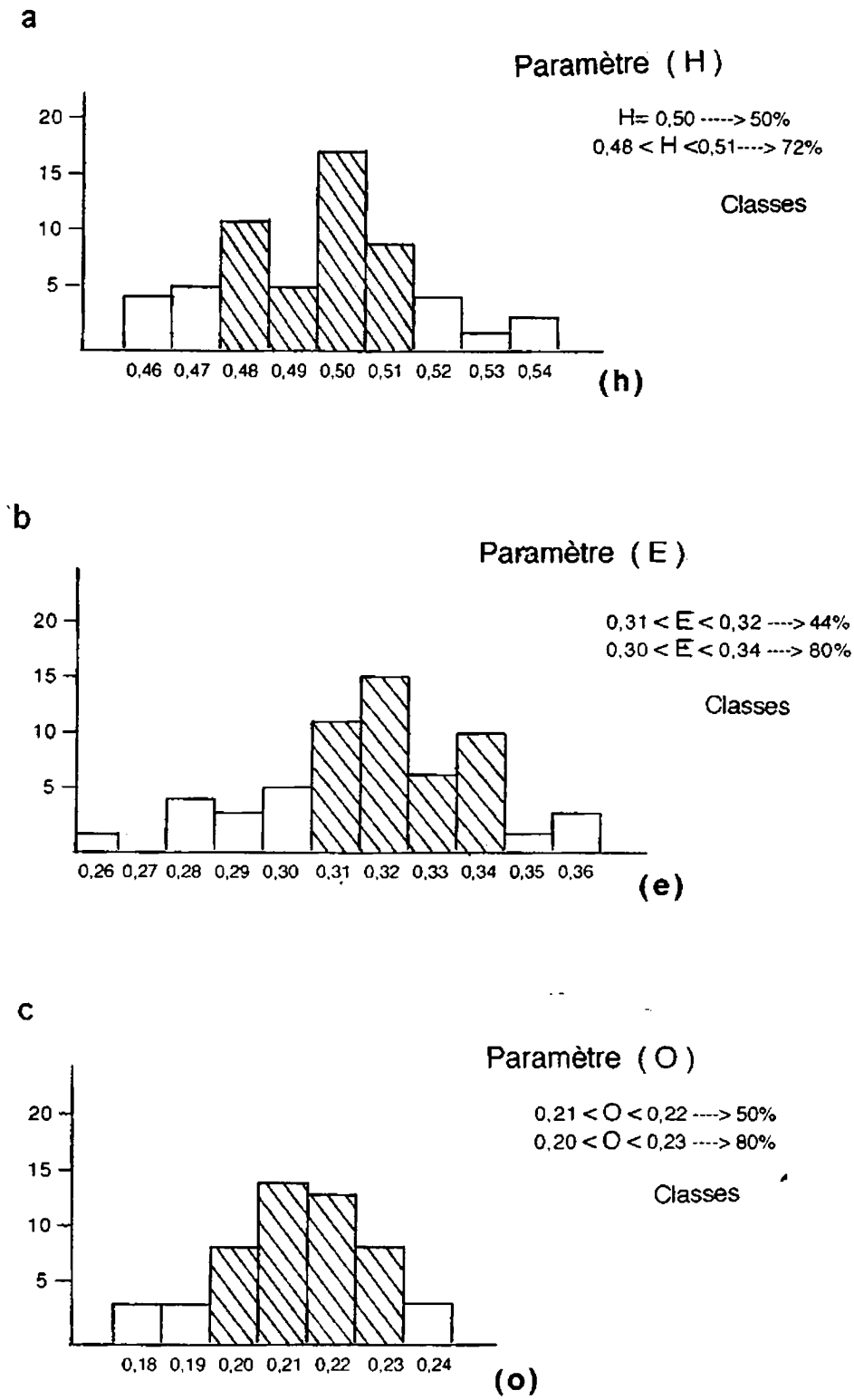


FIG. 52 Histogrammes de distribution des indices (h), (e) et (o) chez *Distichoceras complanatoides* de Souabe - Franconie.

réunissent pour former deux fausses carènes latérales continues. Le bourrelet spiral médian est présent dès les tours internes et reste encore marqué sur la loge d'habitation à 55mm de diamètre. Ce dernier peut être souligné chez certains spécimens (HO/c3/18 et HU/7) par de petits nodules émoussés au point de bifurcation, (pl. 9, fig.8). Les sutures sont à rapprocher de celle du groupe *bicostatum* mais montrent cependant quelques différences, ("Sutures" p. 193 et fig. 83i-j).

Etude du matériel allemand:

L'étude du matériel de Souabe-Franconie apporte d'intéressantes précisions sur l'espèce *complanatoides* car l'holotype est précisément originaire de cette région. D'une part ce matériel correspond à des chorotypes de l'espèce de Quenstedt soigneusement repérés stratigraphiquement. D'autre part les courbes et histogrammes de l'espèce allemande (fig. 51a-c et 52a-c) peuvent servir de référence (fig. 53a-c et 54a-c). L'intervalle de mesures, quoique restreint (de 10mm à 46mm) complète parfaitement les courbes obtenues pour le matériel du Centre-Ouest de la France qui couvre l'ensemble des stades de croissance (intervalle de mesures de 24mm à 96mm). L'holotype de Quenstedt représente bien la forme morphologique moyenne de l'espèce *complanatoides* . Les précisions obtenues avec ce matériel de référence concernent surtout l'ontogénèse des stades juvéniles, l'ornementation, l'allure de la section et de l'aire ventrale.

Sur le plan morphologique on note un stade lisse jusqu'à 11mm de diamètre et la présence de clavi (petits et pointus de type *bicostatum*) depuis 7,5mm jusqu'à 28mm (la gémination occupe donc un stade réduit qui correspond aux tours les plus internes). Les côtes primaires apparaissent dès 15mm et persistent en s'affaiblissant jusqu'à 35-40mm environ de diamètre. Le sillon spiral médio-latéral, plus ou moins marqué, est présent depuis 11mm de diamètre jusqu'au début de la loge (35-40mm). Le diamètre moyen des phragmocônes étudiés est de 35-40mm de diamètre; la loge d'habitation est souvent écrasée ou absente. L'ornementation est très fine en général, de type multidivisé (la densité des côtes externes par demi-tour est élevée, Nce est couramment de 35-40 ou plus; le spécimen TRI/12 atteint même 47 pour un diamètre de 37mm). Chez certaines formes (TRI/12) une légère dichotomie de la costulation externe se produit mais le phénomène reste toutefois assez limité. La forme de la section est très constante, moyennement comprimée ((e) varie de 0,30 à 0,34) si on la compare aux formes extrêmes.de l'horizon à Trezeense et à celles du sommet de la sous zone à Collotiformis du matériel français. Il en est de même pour l'involution qui est semi-involute ((o) varie de 0,20 à 0,23). L'aire ventrale est fine, étroite et très voisine voire identique à celle de *D. bicostatum* pour les tours les plus internes (jusqu'à 30mm environ de diamètre); par la suite elle devient plus épaisse et légèrement bombée. C'est ce dernier stade qui est figuré chez l'holotype dans l'ouvrage de Quenstedt. L'allure de l'aire ventrale chez les formes allemandes en fait des formes intermédiaires entre les formes extrêmes précitées.

L'étude globale des paramètres dimensionnels montre surtout une remarquable homogénéité (cf. histogrammes de distribution des paramètres (H), (E) et (O), fig. 54a-c) chez les formes allemandes de *D. complanatoides* . La très faible dispersion des mesures (fig. 51a-c) d'un matériel allemand isochrone indique une adaptation morpho-fonctionnelle de l'espèce à un environnement sédimentaire stable (marnes bleues pyriteuses).

Comparaison du matériel de l'Ouest de la France et de Souabe-Franconie:

Les figures 53a-b et 54a-c résument les rapports entre les *Distichoceras complanatoides* de l'Ouest de la France et ceux de Souabe-Franconie. Dans les droites de croissance (intervalle des mesures, i= 10-46mm), on ne voit pas de différences majeures des trois paramètres chez les phragmocônes étudiés. Les histogrammes de distribution (fig. 54a-c) montrent que les formes allemandes sont un peu plus épaisses ((e)= 0,31 à 0,34) contre 0,26 à 0,30 pour les formes de l'Ouest de la France. De la même façon sur le plan de l'involution, les exemplaires de Souabe-Franconie sont un peu plus évolutes ((o)= 0,21 à 0,23) contre 0,18 à 0,20 pour les formes françaises.

Sur le plan quantitatif on notera que le matériel allemand se caractérise par une grande homogénéité des mesures dans les trois paramètres (fig. 51a-b) à l'opposé du matériel français. Malgré le fait que le matériel ne soit pas strictement isochrone, on a constaté dans l'horizon à Collotiformis une certaine dispersion des mesures chez les *D. complanatoides* de l'Ouest de la France (fig. 53a-b). Dans les histogrammes de distribution ce phénomène se traduit par une augmentation du nombre de classes.

Le matériel de Souabe-Franconie de *D. complanatoides* semble se différencier du matériel de l'Ouest de la France à la base de la sous-zone à Trezeense. Il représente un type 1A différent du type 1 de France. On peut envisager une légère différence de niveau stratigraphique: l'horizon à Trifidum correspond à l'acmé de l'espèce en Allemagne mais sa corrélation précise avec des horizons de l'Ouest de la France n'est pas entièrement établie. Dietl, (1993) a élevé l'espèce au rang d'horizon, (horizon à Complanatoides). Enfin l'excellente préservation du matériel allemand a permis une étude fine de l'ontogénèse depuis les tours internes jusqu'à 50mm de diamètre.

Pour résumer on rencontre des *Distichoceras* assimilables à l'espèce *complanatoides* Quenstedt, 1885 depuis la partie supérieure de la sous-zone à Trezeense jusque dans la sous-zone à Collotiformis *s.l.*. Trois morphotypes de *complanatoides* , bien repérés stratigraphiquement peuvent être définis comme sous-espèces chronologiques appartenant à une même lignée spécifique, (fig. 55-56). La définition des morphotypes est basée à la fois sur des caractères morphologiques tels qu'on peut les apprécier sur une population suffisamment nombreuse (environ 130 exemplaires étudiés provenant pricipalement de France et d'Allemagne) et l'étude générale des paramètres dimensionnels (fig. 49a-b à 54a-c). Une synthèse des principaux paramètres dimensionnels de l'espèce *complanatoides* est donnée dans le tableau 12.

6/1: *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt, 1885), types 1 et 1A
(pl. 9, fig. 8)

Description: Le type 1 est une forme de taille moyenne, avec un ombilic relativement large; le rebord ombilical reste arrondi assez longtemps durant la croissance, ne devenant vertical qu'au début de la loge d'habitation. La section est aplatie mais légèrement bombée, (fig. 80/13) La costulation externe est très fine et la densité de cette dernière est très élevée; 35-40 côtes externes par 1/2 tour (Nce) à 40mm de diamètre, jusqu'à 50 et plus à 50mm. Pour les paramètres dimensionnels, le type 1 est semi-involute à involute ((O)> 0,20), (fig. 55c). La hauteur de tour est moins croissante surtout dans le

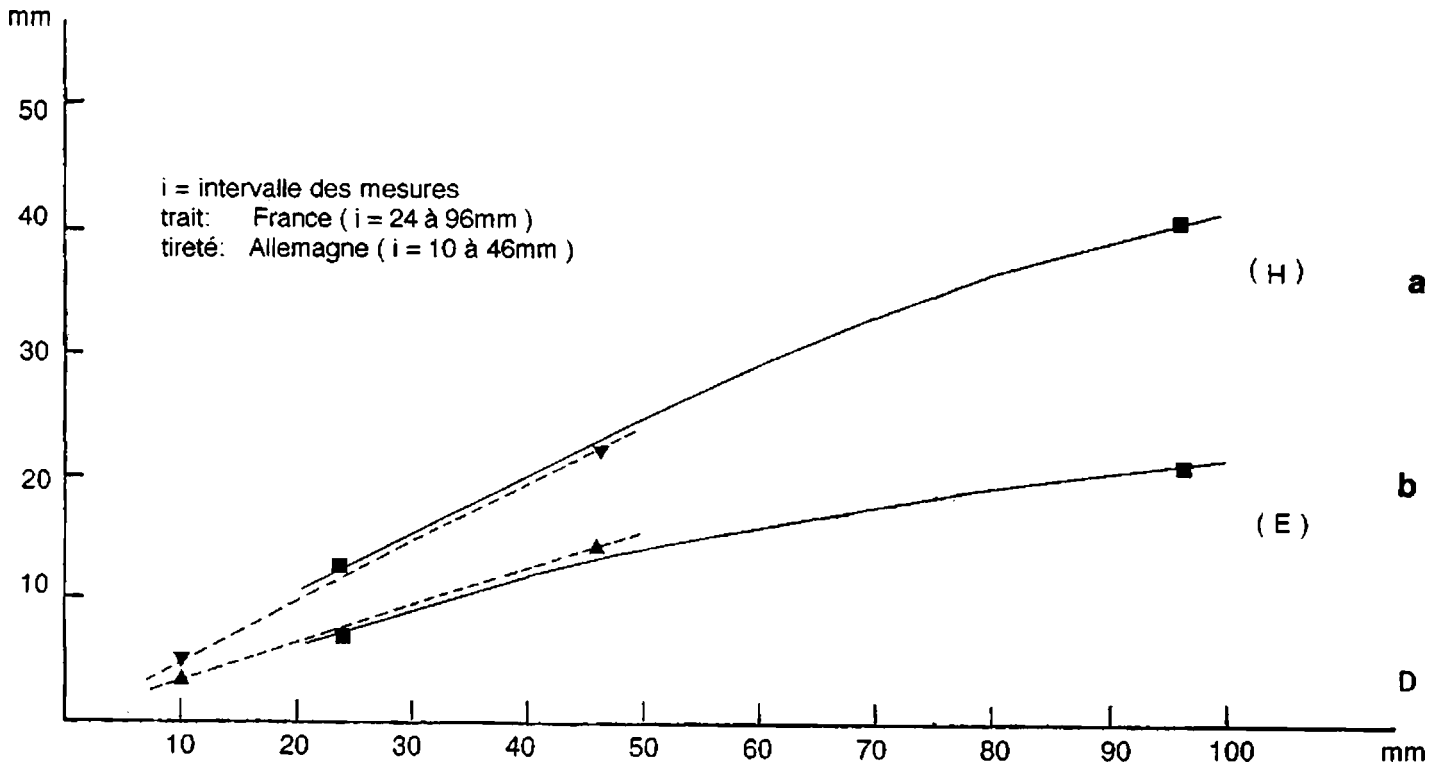


FIG. 53 Variations comparées des paramètres H, E en fonction du diamètre chez *Distichoceras complanatoides* du Centre - Ouest de la France et d' Allemagne.

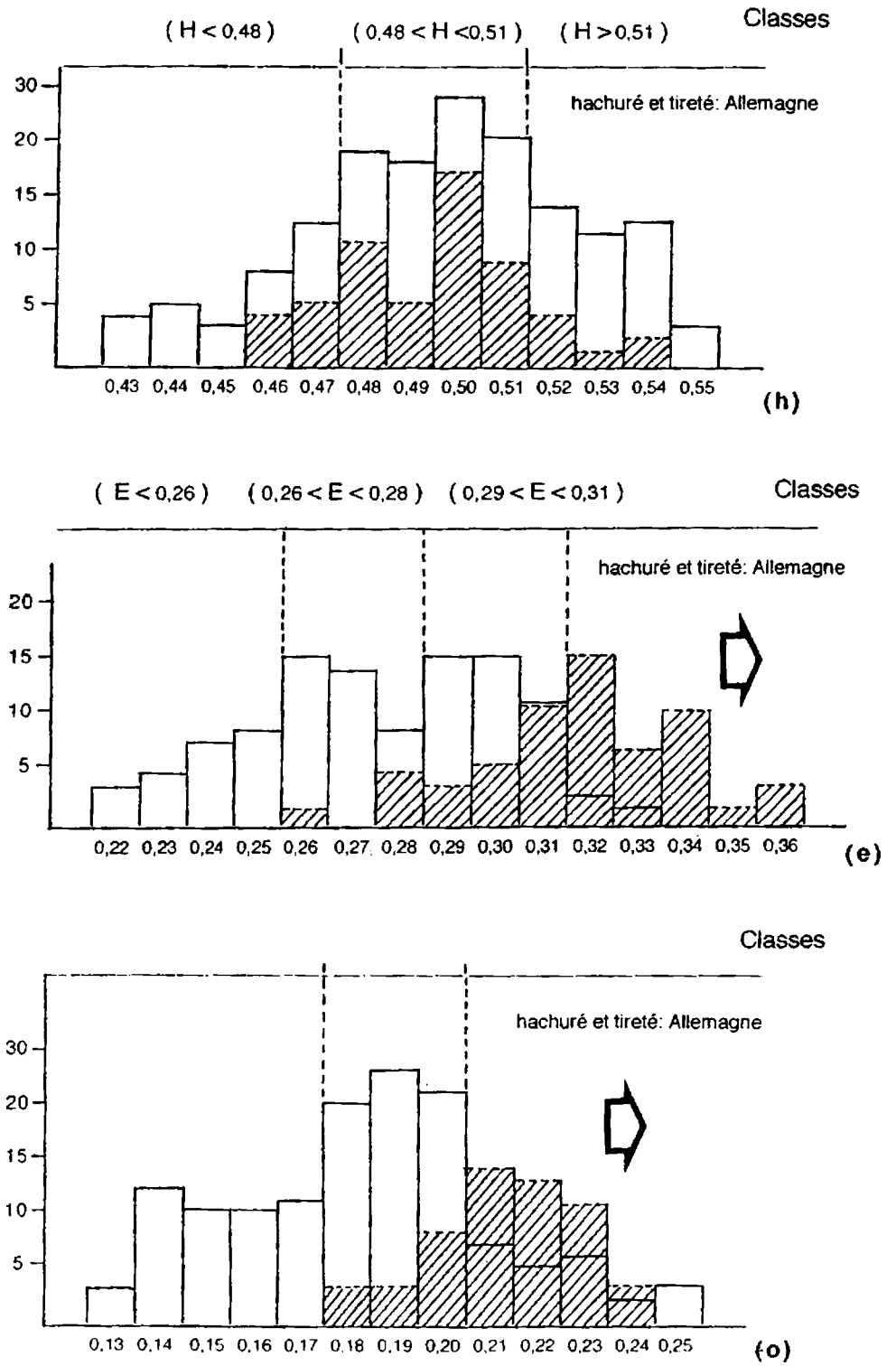


FIG. 54 Histogrammes de distribution des indices (h), (e) et (o) chez *Distichoceras complanatoides* du Centre - Ouest de la France et d' Allemagne.

stade terminal de croissance ((H) < 0,48), (fig. 55a). L'épaisseur est assez forte pour un *D. complanatoides* 0,29 < (E) < 0,31, toujours supérieure aux deux autres types à tous les stades de croissance, (fig.55b). L'holotype de Quenstedt représente des tours moyens de ce type.

Rapports et différences: *D complanatoides* type 1 se distingue des deux autres types par l'ensemble des paramètres numériques (fig. 57). Il y a une certaine dispersion apparente de tous les paramètres (échantillons hétérochrones ? ou environnement contraignant ?). Si on envisage une combinaison de caractères pour mettre en évidence une différenciation subspécifique, c'est l'association (H) et (O) qui est de loin la plus discriminante. Un problème se pose pour le matériel de Souabe-Franconie. On a comparé, (fig. 54a-c), les histogrammes de distribution des deux matériels qui appartiennent tous les deux au type 1. La concordance est parfaite pour (H), (fig. 54a), mais un décalage remarquable se manifeste pour l'épaisseur (fig. 54b). Les échantillons allemands sont plus épais et l'involution est très légèrement inférieure en moyenne par rapport aux échantillons du Centre-Ouest de la France. En conclusion les *D. complanatoides* de Souabe-Franconie constituent un type morphologique un peu différent (type 1A), peu évolué, sans doute un peu plus ancien, car il provient pour l'essentiel de l'horizon à Trifidum, mais de très rares spécimens existent aussi un peu plus haut (Dietl, 1993).

Position stratigraphique: Le type 1 est surtout caractéristique de la partie supérieure de l'horizon à Trezeense (niveaux 8a, 7c des coupes de Montreuil-Bellay) et monte également dans l'horizon à Piveteaui (banc 6 des mêmes coupes). Le matériel allemand (type 1A) provient de niveaux d' âge comparable, mais pas forcément identiques (horizons à Trifidum et à Punctulatum).

6/2 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt, 1885), type 2
(pl. 9 , fig. 1-2 et 4 à 8)

Description: Le type 2 possède une taille variable moyenne à modérément grande: le rebord ombilical devient rapidement abrupt et vertical au cours de la croissance. Le stade à clavi, faiblement visible précédemment, est pratiquement absent. La densité de costulation des côtes externes est plus faible que chez le type 1 (30 côtes par demi-tour à 40mm de diamètre jusqu'à 38 côtes pour 50mm. *D. complanatoides* type 2 est involute (0,18< (O)< 0,20), (fig. 56). Les tours sont plus fortement croissants au cours du développement (0,48< (H)< 0,51), (fig. 55). Ce type possède une épaisseur modérée par rapport au précédent (0,26< (E)< 0,28), (fig. 55); il apparait un peu plus comprimé. Le type morphologique 2 est très bien représenté dans le Centre-Ouest de la France.

Rapports et différences: *Distichoceras* type 2 se distingue facilement du type 1. Il est plus involute et aussi plus mince que ce dernier. La hauteur du tour est nettement croissante au cours du développement. Il occupe également une position stratigraphique plus élevée.

Position stratigraphique: Jusqu'à présent le type 2 a été rencontré dans l'horizon à Collotiformis au sens large, fréquent dans sa partie inférieure et moyenne (bancs 3-5 des coupes de Montreuil-Bellay).

6/3 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt, 1885), type 3
(pl. 9 , figs. 3)

Description: Le type 3 a été distingué car il représente la forme la plus récente de l'espèce *complanatoides* dans le Centre-Ouest de la France et peut se comparer aux formes allemandes de l'horizon à Punctulatum. C'est une forme de grande taille, nettement comprimée (fig. 80/12), à aire ventrale très étroite où les fausses carènes apparaissent bien marquées sur la loge d'habitation. Ombilic très étroit, élevé avec un mur ombilical vertical, élevé et abrupt. Densité de la costulation moyenne: 32-33 côtes par demi-tour de spire à 40mm de diamètre. L'étude des paramètres dimensionnels montre qu'il s'agit d'un type morphologique très involute, ((O)< 0,18 et pouvant atteindre 0,14), (fig. 55b). La hauteur de tour est très croissante ((H)> 0,51), (fig. 55a)) et recouvre généralement le stade à clavi qui n'est plus visible sur les spécimens en fin de croissance. L'épaisseur est plutôt faible, donnant un aspect discoidal prononcé à ce type morphologique, ((E)< 0,26), (fig. 55a).

Rapports et différences: Le type 3 apparait globalement plus grand, plus comprimé et surtout beaucoup plus involute que les précédents. Il s'agit du type le plus récent des *Distichoceras complanatoides* (fin de la lignée spécifique *complanatoides*). Son évolution morphologique (involution notamment) est comparable à celle d'autres groupes d'ammonites (Hildoceratinae du Toarcien, Gabilly, 1976)

Position stratigraphique: *D. complanatoides* type 3 semble localisé dans la partie supérieure de l'horizon à Collotiformis et dans celui à Nodulosum. (bancs 1-2 des coupes de Montreuil-Bellay).

Conclusions sur l'étude de *Distichoceras* gr. *complanatoides*

Pour résumer, les trois types de *Distichoceras complanatoides* (Quenst. 1885) définis précédemment montrent qu'il s'agit d'une seule chronoespèce composée de plusieurs sous-espèces qui se succèdent dans le temps avec individualisation de formes morphologiquement différentes (involution, épaisseur, etc...). Gérard & Contaut (1936) ont créé quatre espèces qui rentrent dans la variabilité intraspécifique de *Distichoceras complanatoides* (Quenst.). *Bonarellia peneaui* (Gér. & Cont.) décrit d'après un phragmocône trop incomplet est une forme épaisse de *complanatoides* (sans doute type 1). *Subbonarellia intermedia* (Gér. & Cont.), *S. meronensis* (Gér. & Cont.) et *S. andegavensis* (Gér. & Cont.) sont des formes à costulation externe forte avec leur loge d'habitation, fréquentes dans la sous-zone à Collotiformis (sous-zone "B" de ces auteurs); ils correspondent aux types 2 ou 3. *Distichoceras complanatoides* se différencie facilement d'espèces comme *albus* ou *pasdejeuensis* qui sont respectivement de plus grande taille avec un bord ombilical différencié. *Distichoceras complanatoides* se sépare aisément de l'espèce-type *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) qui est une espèce plus épaisse et plus costée (costulation primaire notamment), avec un stade géminé beaucoup mieux exprimé. De plus cette espèce possède un mur ombilical plongeant vers l'ombilic au stade moyen de croissance. *Distichoceras knechti* (Jeannet, 1951) et *Distichoceras freii* (Jeannet, 1951) sont probablement des espèces qui appartiennent au groupe de *Distichoceras bicostatum* .

Distichoceras complanatoides est une espèce du Callovien supérieur de la zone à Athleta, sous-zones à Trezeense et à Collotiformis, beaucoup plus fréquente dans cette dernière (voir répartition des différents types , fig. 53). Les différentes espèces créées par Gérard & Contaut (mis à part *B. peneaui*) proviennent de leur sous- zone "B" qui correspond pour l'essentiel à la sous-zone à Collotiformis. Les spécimens de Montreuil-Bellay proviennent: bancs 2 à 8ac, ceux de Pas-de-Jeu:

niveaux 5 à 7a-b et des autres secteurs (La Grimaudière et Craon) strictement de l'horizon à Collotiformis, (Voir Biostratigraphie).

FTab. 12: Tableau récapitulatif des types de *Distichoceras complanatoides*

types	Paramètres	Rapports	Biostratigraphie
TYPE 1	Taille moyenne (0-70mm), Nce élevé 35-40ce à 40mm de diamètre et 50 à 50mm	Semi-involute à involute (O >0,20) H peu croissant (<0,48), Epaisseur assez forte (0,29<E<0,31)	Horizon à Trezeense partie supérieure et à Piveteaui
TYPE 1A	Taille moyenne (0-70mm), Nce très élevé 37-40ce à 30mm	Semi-involute à involute (0,21<O<0,22), H peu croissant Epaisseur forte (0,32<E<0,34)	Horizon à Trifidum (= Complanatoides) *sensu* Dietl, 1995
TYPE 2	Taille variable jusqu'à 75-80mm, Nce plus faible 30ce à 40mm de diamètre et 38 à 50mm	Involute (0,18<O<0,20), tours croissant en hauteur (0,48<H<0,51) Epaisseur modérée (0,26<E<0,27)	Horizon à Collotiformis (partie inférieure et moyenne)
TYPE 3	Grande taille jusqu'à 96mm, Aire ventrale étroite; bord ombilical abrupt	Très involute (O< 0,18), H très croissant (H>0,51) et Epaisseur faible (E<0,26)	Horizon à Collotiformis (partie supérieure) et base Horizon à Nodulosum

(Au cours du temps involution croissante et corrélativement augmentation de H)

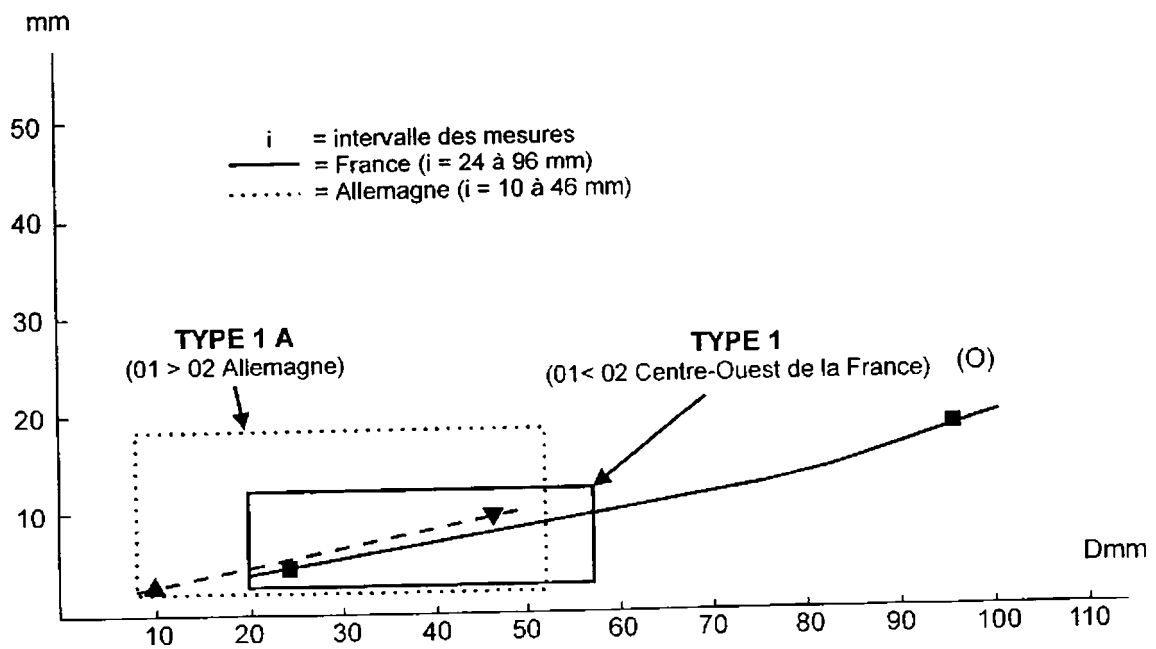


FIG. 56 Variations comparées de l'enroulement (paramètre O) chez *Distichoceras complanatoides* : aires de dispersion et définition des types 1A (Allemagne) et 1 (Centre - Ouest de la France).

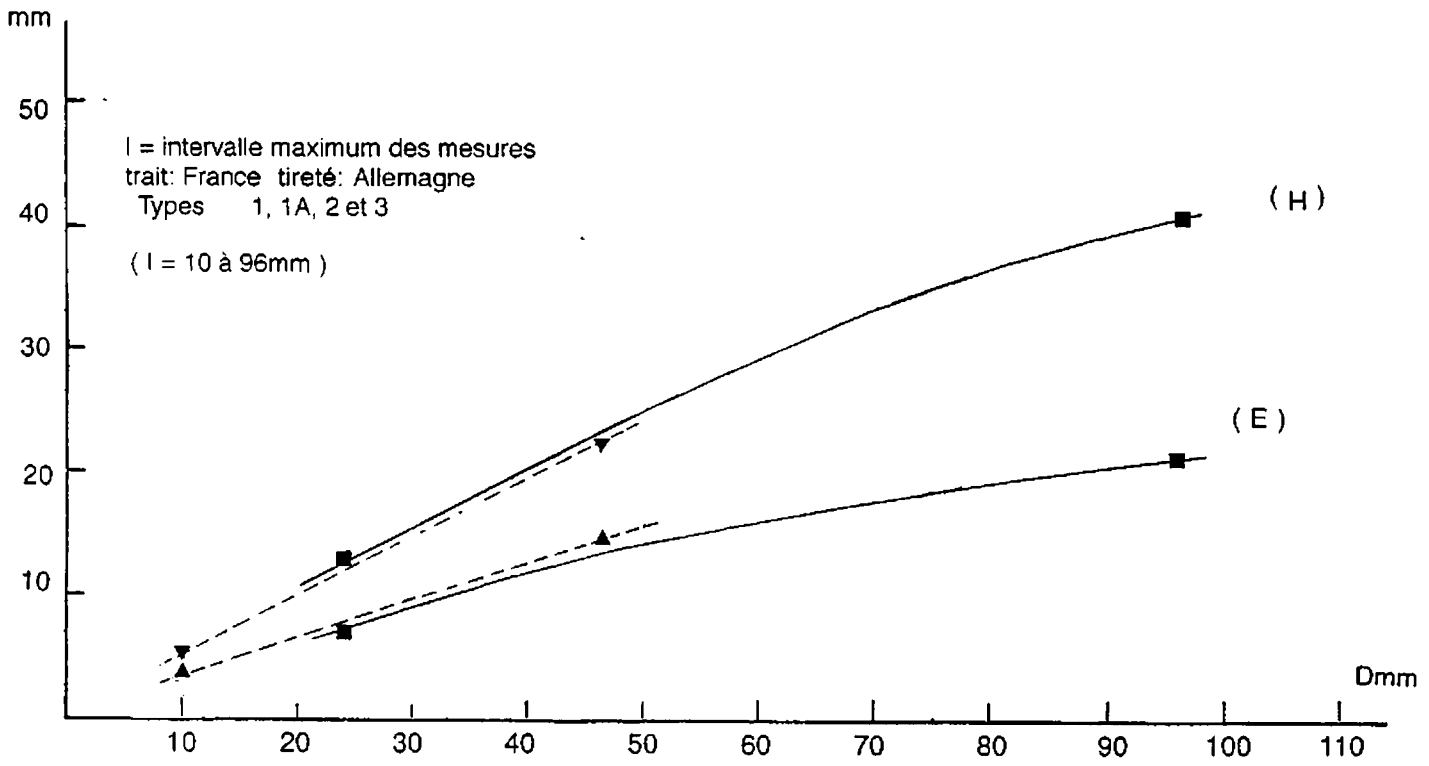


FIG. 55 Variations des paramètres H, E en fonction du diamètre chez *Distichoceras complanatoides* du Centre - Ouest et d'Allemagne.

Groupe IIB

7 *D. (Distichoceras) bicostatum bicostatum* (Stahl 1824)

(pl. 9, fig. 10 à 12 et pl.10, fig.1 à 3, 6 et 9-10)

- 1824 *Ammonites bicostatus*, Stahl, p. 49, figs. 9a-c
- 1830 *Ammonites bipartitus*, Zieten, p. 18, pl. 13, fig. 6
- 1842-1851 *Ammonites bipartitus* , Zieten, d' Orbigny, pl. 158, fig. 1-2
- 1852 *Ammonites bipartitus* , Zieten, Quenstedt, s.367, taf. 28, fig. 9-
- 1858 *Ammonites bipartitus* , Zieten, Quenstedt, s.530, taf. 70, fig. 11-
- 1885 *Ammonites bipartitus* , Zieten, Quenstedt, s. 732, taf. 85, figs.1-5, 7-8,23,25-27
- 1899 *Bonarellia bicostata* , (Stahl), Crick, p.554, figs.1-2
- 1902 *Bonarellia bicostata* , (Stahl), Crick, p.47
- 1914 *Oppelia bipartita* , (Stahl), Douvillé, p. 17, text-fig. 11, pl. II, fig. 17, 19 et 20
- 1927-1933 *Bonarellia bicostata* , (Stahl), Spath , p. 95, pl. 15, figs. 4a-c
- 1932 *Oppelia (Bonarellia) bipartita* , (Zieten), Corroy, p. 94, pl. VI, fig. 6-7
- 1936 *Bonarellia bicostata* (Stahl), Gérard & Contaut, p.27
- 1939 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Arkell, p. 167, pl. 8, figs. 19a-b
- 1939 *Bonarellia* cf *bicostata*, (Stahl), Heim & Gansser, p.142
- 1951 *Bonarellia bicostata*, (Stahl), Jeannet, p. 36, text-figs. 81-82, pl. 8, figs. 1 à 5
- 1957 *Distichoceras bipartitum*, (Zieten), Arkell & *al.*, p.L279, fig.327a-b
- 1963 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Callomon, p.42, 9M
- 1963 *Distichoceras bipartitum*, (Zieten),Schindlewolf, p.380, fig.228
- 1967 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Palframan, pl. 13, figs. 1 à 3
- 1970 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Mangold, p. 208, 216 et 250
- 1971 *Distichoceras* aff. *bicostatum* , (Stahl), Elmi, p.34
- .1974 *Distichoceras bicostatum* , (Stahl), Cariou, p. 308
- 1983 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl),Lewy, pl.1, figs.21-22
- 1987 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl),Picard & Fursich, p. 20.
- 1988 *Distichoceras* cf. *bicostatum*, (Stahl), Westermann & Wang, p. 309
- 1990 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Groschke & Zeiss, p. 277, text-pl. 3f
- 1990 ? *Distichoceras primitivum*, Grosch. & Zeiss, *id.* , p. 275, text-pl. 2a-c
- .1990 ? *Distichoceras* sp., Zany & *al.*, p. 46
- 1990 ? *Distichoceras* sp. Canerot & *al.*, p. 995
- 1993 *Distichoceras bipartitum*, (Zieten), Dietl, taf.2, fig. 10
- 1994 *Distichoceras bicostatum* , (Stahl), Révision critique., p.145, pl.65, fig. 6a-b; 7a-b
- 1996 *Distichoceras bicostatum*, (Stahl), Bonnot & Marchand, p.44
- 1997 *Distichoceras bicostatum* , (Stahl), Baloge & Cariou, p. 944, fig. 11-12
- 1998 *Distichoceras bipartitum*, (Stahl), Bonnot, p.4
- 1999..*Distichoceras bipartitum*, (Zieten), Bonnot & Courville, p.261

Les citations de *Distichoceras bicostatum* (Stahl) ou de *Distichoceras bipartitum* (Zieten) sont très nombreuses dans la littérature et l'espèce a été fréquemment mentionnée dans de nombreuses régions où du Callovien supérieur *s.l.* est signalé (principalement sous-zones à Collotiformis et à

Lamberti). Le matériel recueilli dans l'Ouest de la France n'apporte pas de précisions inédites sur le plan morphologique; une diagnose émendée et une description seront toutefois données car l'espèce a été souvent trop sommairement décrite. On pourra mieux, de cette manière, situer l'espèce-type dans l'évolution ontogénique des *Distichoceras* et dans leur phylogénèse. Dans ce travail nous avons adopté l'espèce *bicostatum* de Stahl, (1824) dont la figuration est imparfaite, mais suffisante pour reconnaître cette espèce assez abondante en Souabe d'où elle provient. Certains auteurs se réfèrent également à l'espèce *Ammonites bipartitus* créée par Zieten, (1830) dont la figure est bien meilleure mais postérieure. Le dimorphisme de l'espèce a été longuement discuté par Palframan, (1967). Le matériel normand très homogène et bien repéré stratigraphiquement a servi de référence dans le chapitre Techniques d'étude, (fig. 7 et 15 à 17).

Matériel: 130 exemplaires dont 54 proviennent de l'Ouest de la France (cf. annexe 1): 42 spécimens (collection Baloge) de Montreuil-Bellay, d'autres exemplaires du Nord de la Vienne et de la région de Lusignan (Vienne). 12 exemplaires de la collection Cariou provenant de Pas-de-Jeu et de Montreuil-Bellay. Ont été aussi étudiés 40 exemplaires de Normandie (Villers sur Mer) et 33 échantillons de Souabe-Franconie. Quelques exemplaires du Dijonnais et de la Haute-Marne ont aussi été examinés, (collection Courville).

Description de l'holotype: Macroconque de taille moyenne, involute avec une section de tour relativement comprimée, arrondie près du péristome. Sur le phragmocône et au début de la loge d'habitation, la moitié interne du flanc plonge vers l'ombilic. La carène médiane marquée sur le phragmocône disparait en même temps que les clavi sur la loge d'habitation. Le bourrelet spiral médian est aussi généralement bien marqué. La costulation est souvent assez forte: les côtes primaires sont bien individualisées et la costulation externe est marquée. En début de l'ontogénèse les clavi latéro-ventraux sont fins et pointus; ils deviennent plus saillants et ils s'allongent au cours de la croissance. Dans la deuxième partie de la loge d'habitation ils s'unissent pour former deux fausses carènes ventrales. Tendance à acquérir une aire ventrale tricarénée en fin d'ontogénèse chez le morphotype *nodulosum* de *D. bicostatum* .

Tab. 13 : mesures de *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	28	13,5	0,48	8,5	0,30	5,5	0,19	0,62	
Zieten	35	15,5	0,44			9	0,25		21
FLE/6	37	17,7	0,47	10,4	0,28	6,9	0,18	0,58	
Souabe	30,6	16	0,52	9,3	0,30	6,4	0,20	0,58	
d'Orbigny	60,6	29,7	0,49	16,2	0,26	10	0,16	0,54	16
Douville	69,5	35	0,50	21,5	0,30	11,5	0,16	0,61	
Palframan	47	24	0,51			8	0,17		
	35	17	0,48	7,5	0,21	6,5	0,18	0,44	16-17
RI/69	64,9	26,8	0,41	17	0,26	15,8	0,24	0,63	
RA/F1/6	36,8	19,9	0,54	11	0,30	5,7	0,15	0,55	18

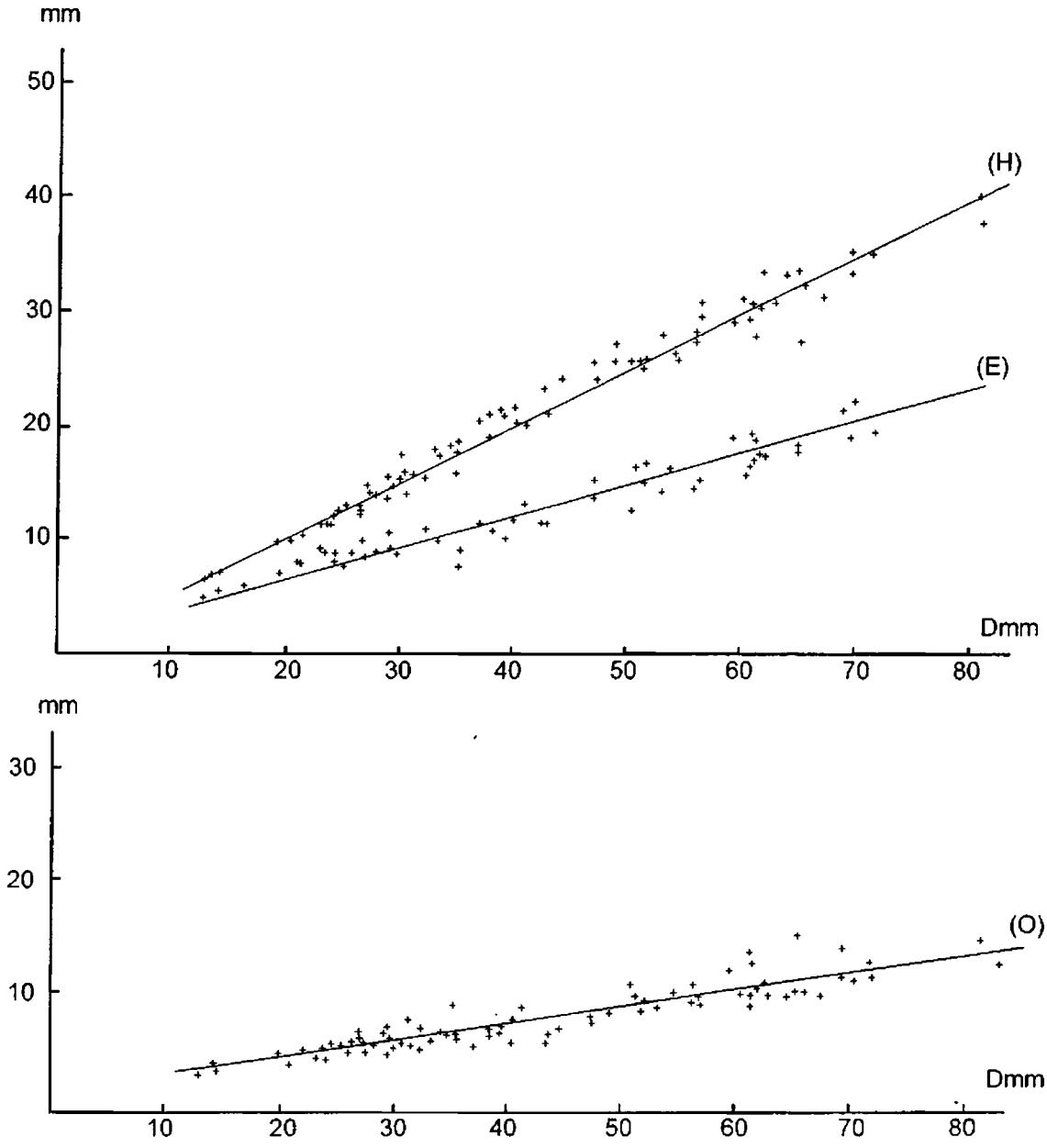


FIG. 57 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras bicostatum* du Centre - Ouest de la France.

Description: *Distichoceras* de taille relativement petite à moyenne, involute dès les tours juvéniles ((o) varie de 0,15 à 0,26), (fig. 60c: plus de 50% des mesures sont inférieures à 0,20). L"involution est régulièrement croissante (fig. 57c et fig. 7). La hauteur de spire est très rapidement croissante (fig. 57a), (fig. 60a: plus de 70% des mesures sont comprises entre 0,46 et 0,51). La section du tour de spire tout d'abord comprimée, s'épaissit progressivement et les flancs deviennent convexes sur le phragmocône, (fig. 78/15). A la fin de la loge d'habitation la section s'arrondit et devient ovale vers le péristome. L'épaisseur est modérée (intervalle 0,25 à 0,33, fig. 60b) et régulièrement croissante (fig. 57b). L'épaisseur maximale est située au tiers interne du flanc. Aire ventrale subtabulée sur les tours juvéniles tendant à devenir tabulée à concave en fin de croissance où l'ornementation est très développée. Carène médiane bien marquée sur le phragmocône, (pl.10, fig.11), s'affaiblissant au début de la loge où elle disparait. Dans les tours internes le mur ombilical est plongeant vers l'ombilic; le rebord ombilical est arrondi, peu marqué. Puis, vers 30-35mm de diamètre, il s'individualise en même temps qu'il se redresse légèrement. A la fin du phragmocône et au début de la loge d'habitation il est devenu subvertical mais reste toujours moins marqué que chez *D. albus* ou *pasdejeuensis*.

Jusqu'à 15mm de diamètre les tours internes sont lisses; par la suite l'ornementation (côtes et clavi) apparaissent progressivement en même temps que le bord ombilical s'individualise. Des côtes proverses internes, fines mais bien marquées se développent (de 15mm à 35-40mm de diamètre). Elles se divisent à mi-flanc pour donner une costulation externe légèrement rétroverse de plus en plus fortement marquée au cours de la croissance. Les côtes externes s'unissent par paires (beaucoup plus rarement par trois) à un clavus périphérique pointu, très marqué, de direction radiale. Des côtes intercalaires simples, très rares, existent sur le phragmocône. Par la suite ce stade à ornementation accusée perdure jusqu'à environ 35-40mm de diamètre où il fait place à un espacement et un affaiblissement des côtes primaires puis de la costulation externe. En conséquence, au début de la loge d'habitation, l'ornementation est très atténuée et disparait dans la deuxième moitié de la loge qui devient lisse comme la plupart des *Distichoceras* , (pl. 10, fig. 1) . Chez les formes à ornementation marquée il subsiste encore quelques côtes externes concaves isolées en fin de croissance, (pl.10, fig.9). L'évolution des clavi, depuis leur apparition vers 15mm de diamètre est lente: sur les tours internes ils sont pointus et saillants (morphologie d' *Horioceras*). A la fin du phragmocône les clavi deviennent plus espacés et faibles comme la costulation en général; ils sont plus saillants qu'allongés. Ils peuvent dans certains cas être très saillants, sans jamais atteindre l'hypertrophie comme chez *D. albus* Bal.& Car.. La densité par demi-tour des clavi est peu variable excepté chez de très rares individus où elle peut être très élevée (26-30 contre 15-20 habituellement pour un diamètre de 35mm environ) . Sur le flanc il existe un sillon spiral médio-latéral, souligné intérieurement par un fin bourrelet. Le sillon, apparu vers 15mm de diamètre perdure en moyenne jusqu'à 35mm environ. Les sutures sont devenues très simplifiées, peu incisées et caractéristiques, ("Sutures" p. 193 et fig. 81a-c,e,g)

Si on se réfère à l'ensemble des critères morphologiques et des paramètres dimensionnels, la variabilité intraspécifique de l'espèce *bicostatum* s'avère très faible par rapport à celle d'autres *Distichoceras* (notamment ceux du groupe *pasdejeuensis*). Elle ne concerne que l'épaisseur et la force de la costulation. Les figurations de Zieten, d' Orbigny et de Quenstedt donnent une bonne idée de l'espèce. Palframan a également figuré des types moyens de *D. bicostatum* . Il serait possible dans

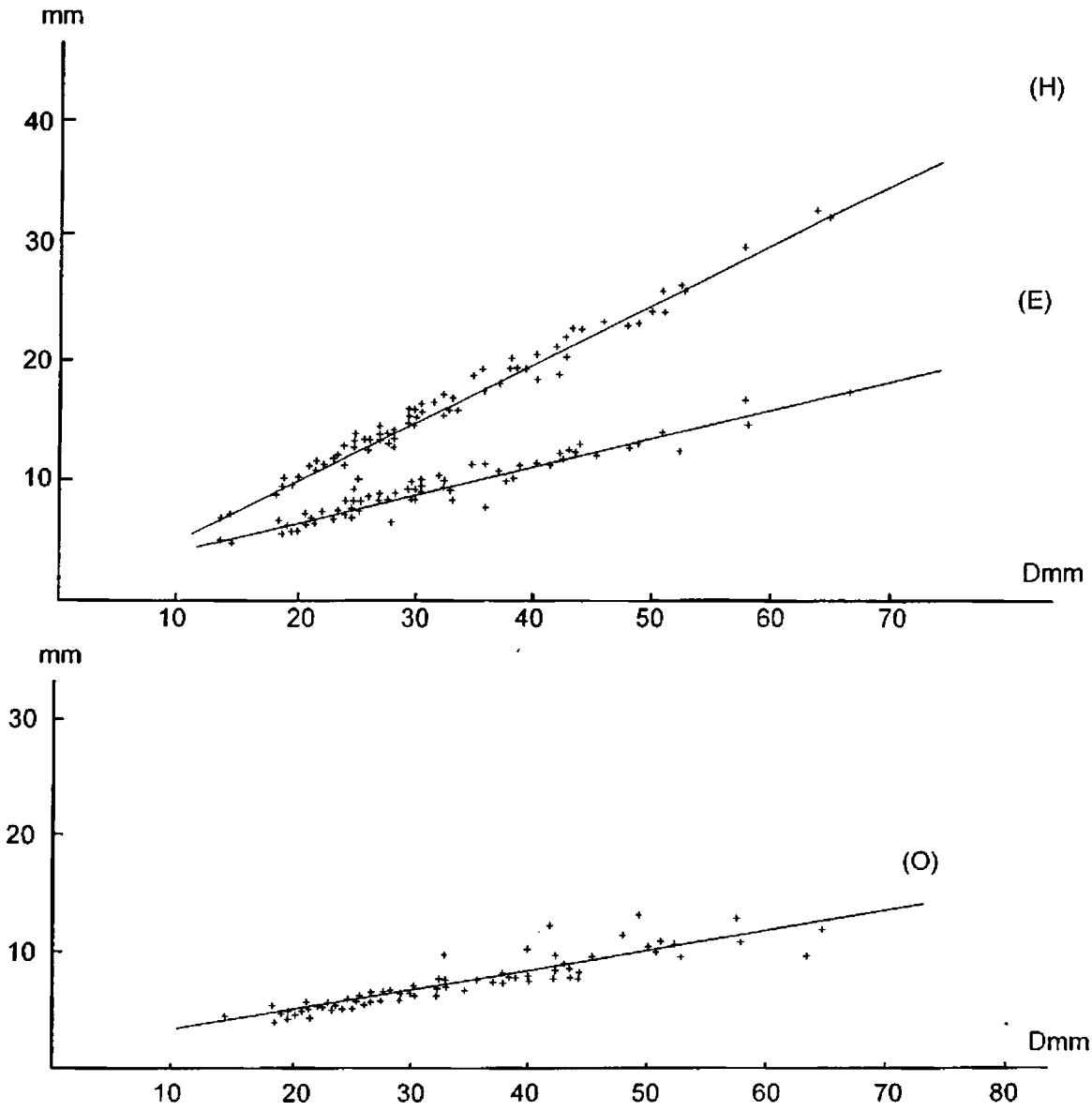


FIG. 58 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras bicostatum* de Souabe - Franconie.

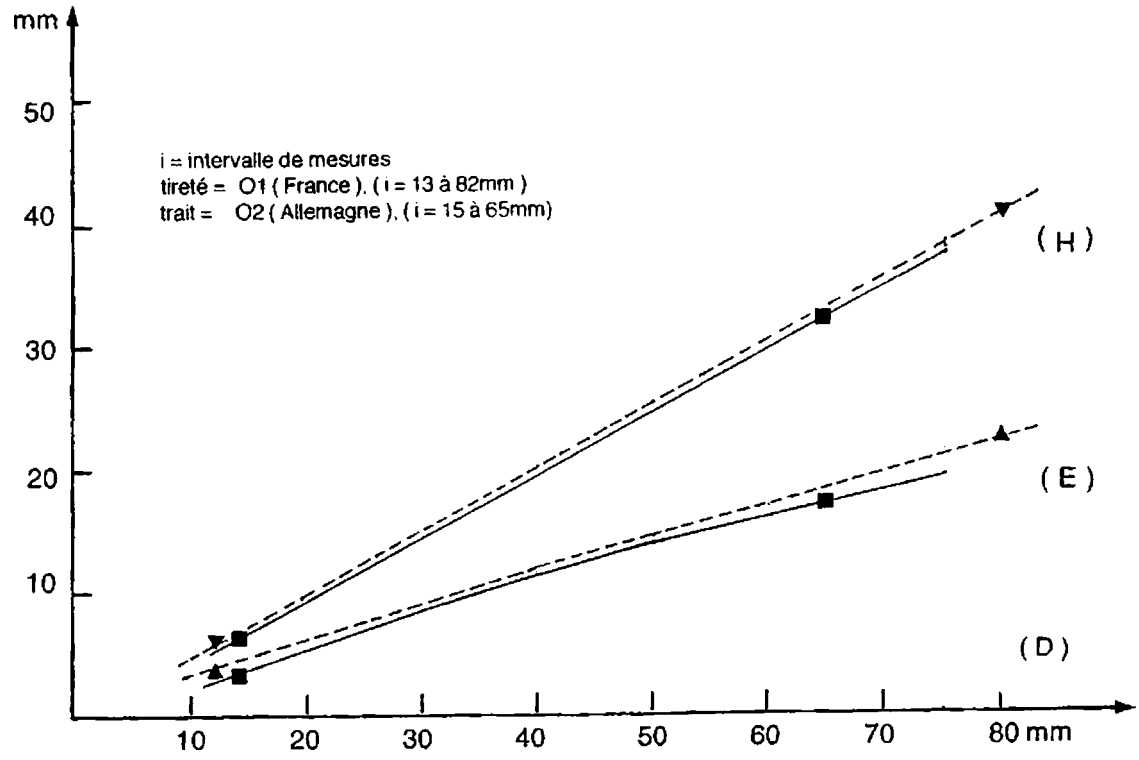


FIG. 59 a Variations comparées des paramètres H, E en fonction du diamètre chez *Distichoceras bicostatum* (H1, E1) du Centre - Ouest de la France et de Souabe - Franconie (H2, E2).

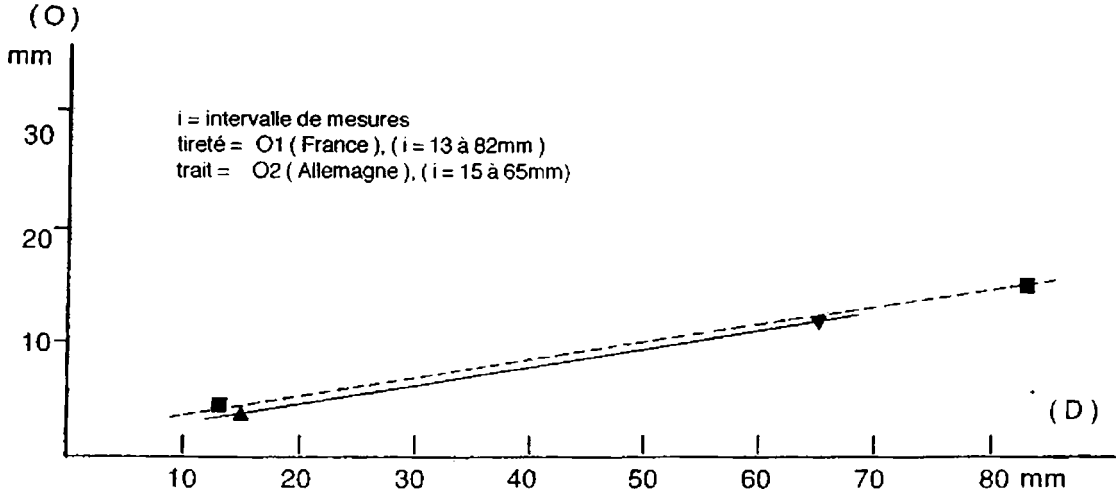


FIG. 59 b Variations comparées du paramètres O en fonction du diamètre chez *Distichoceras bicostatum* (O1) du Centre - Ouest de la France et de Souabe - Franconie (O2)

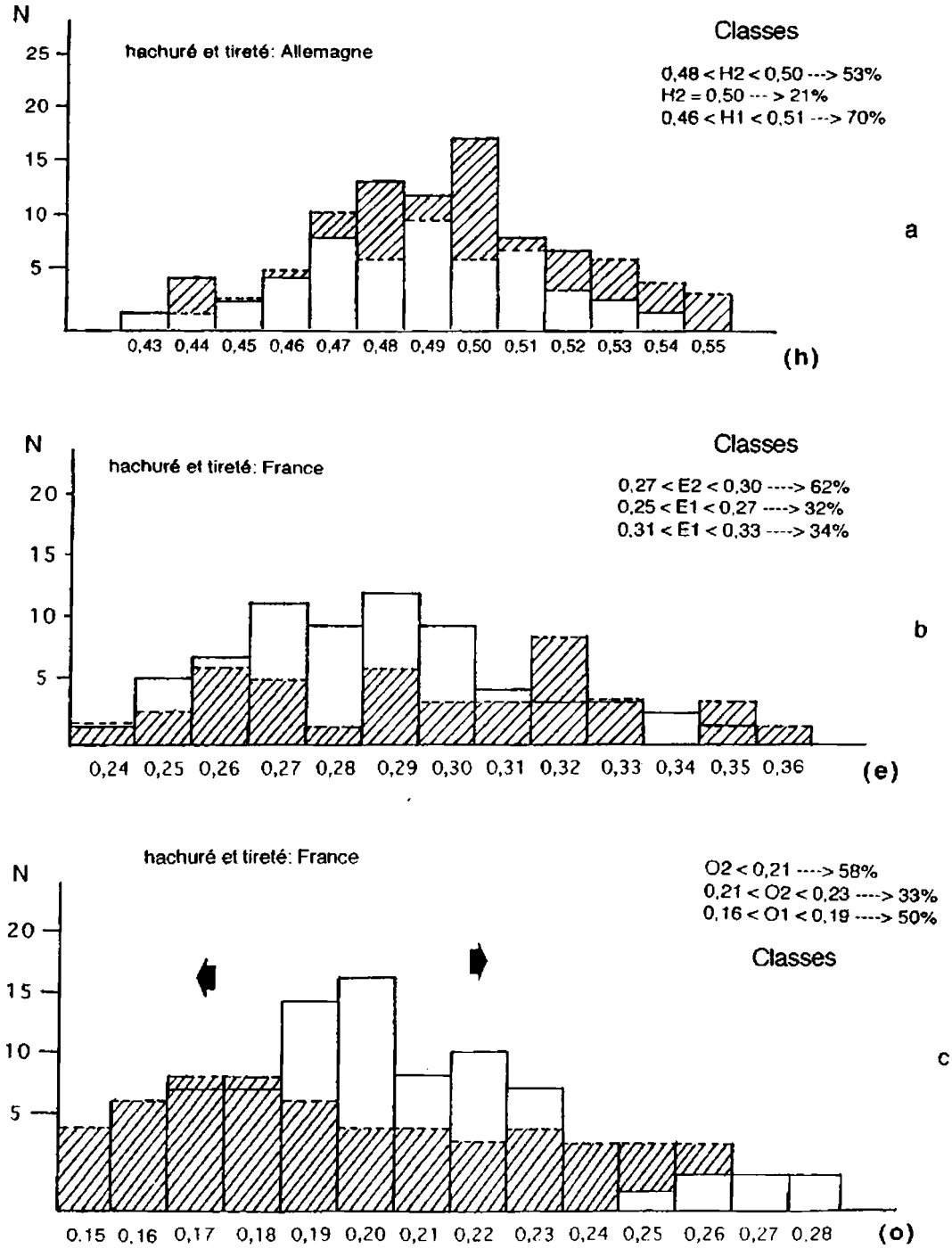


Fig. 60 Histogrammes de distribution comparés des rapports (h), (e) et (o) chez *D. bicostatum* du Centre-Ouest de la France et de Souabe-Franconie

l'avenir, avec du matériel très bien repéré stratigraphiquement, de séparer plusieurs transiants à l'intérieur de l'espèce. On pourrait ainsi individualiser, à titre de transiant, des formes affines de la partie inférieure de l'horizon à Trezeense (= horizon XVa à *Pseudopeltoceras*) qui sont caractérisées par une involution moins marquée et qui sont plus épaisses et d'assez grande taille. Les formes les plus récentes de l'espèce *bicostatum* (sous-zone à Poculum) sont très involutes et le plus souvent de taille plus réduite.

Comparaison avec l'espèce *D. bicostatum* en provenance du Sud de l' Allemagne:

On a comparé avec précision, comme pour l'espèce *complanatoides* , le matériel du Centre-Ouest de la France avec celui de Souabe-Franconie qui a fourni l'holotype. Les courbes et mesures effectuées servent de référence, (fig. 58 à 60). Les comparaisons effectuées avec les formes du Poitou et de l'Anjou montrent qu'il n'y a pas de différences fondamentales avec le matériel allemand.

On obtient une excellente corrélation pour le paramètre (H), (fig. 60c). Comme valeur de H1on a (0,47 < H1 <0,49) = 40% et pour H2 on a (0,48 < H2 < 0,50) = 53%. Dans les deux cas plus de 70% des mesures sont comprises entre 0,47 et 0,51. Les exemplaires de *D bicostatum* provenant de l'horizon à Nodulosum semblent avoir des valeurs élevées pour (H = 0,53). Pour le paramètre (E) la concordance est moins bonne (fig 60b). L'histogramme de E1 est dispersé (nombre de classes élévé) et peu significatif. Toutefois il s'inscrit dans l'éventail des valeurs du matériel allemand. Ce dernier (E2) est mieux classé: 62% des valeurs sont comprises entre 0,27 et 0,30 ce qui correspond à une forme moyennement épaisse, un peu trapue. (E/H est voisin de 0,60). L'histogramme de distribution du paramètre (o) des formes françaises (fig. 60c) rentre parfaitement dans la variabilité intraspécifique de *D. bicostatum* . Les formes du Centre-Ouest de la France semblent un peu plus involutes que le matériel allemand. Chez O1, 50% des mesures est compris entre 0,16 et 0,19. Dans O2 les valeurs relevées (33% entre 0,21 et 0,23) correspondent à un ombilic un peu moins fermé. Pour résumer les exemplaires du Centre-Ouest de la France s'accordent parfaitement avec les *Distichoceras bicostatum* de Souabe-Franconie malgré de légères différences d'involution. Par comparaison, les exemplaires anglais étudiés par Palframan ((H) = 0,51, (E) = 0,21 et (O) = 0,17 à 0,19) se rapprochent beaucoup plus, par leurs caractères dimensionnels, des *Distichoceras bicostatum* du Centre-Ouest de la France.

Affinités: *Distichoceras bicostatum bicostatum* est une espèce abondante qui englobe des formes de taille moyenne à ombilic plongeant et à clavi et à gémination toujours bien marqués. On ne peut le comparer qu'à *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* Quenst., (1885) qui s'avère n'être qu'un variant de cette lignée spécifique possédant une ornementation latérale noduleuse. Cette dernière forme a de nombreux points communs (caractères morphologiques et surtout dimensionnels) mais possède en plus un stade final tricaréné. *D. bicostatum* s'écarte de toutes les autres espèces de *Distichoceras* à bord ombilical surélevé ou à gémination discrète *i.e.*, le groupe I *pasdejeuensis - albus* et le groupe IIA (*complanatoides*) à ornementation multidivisée. *Distichoceras primitivum* , une espèce trouvée en Amérique du Sud par Groschke & Zeiss (1990), semble pouvoir être rattachée morphologiquement et par ses paramètres dimensionnels au groupe de *Distichoceras bicostatum* . Les courbes de la figure 59 précisent la variabilité intraspécifique entre *Distichoceras bicostatum bicostatum* et *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum*

Age et répartition: dans l'Ouest de la France quelques rares spécimens de *D. bicostatum* ont été récoltés dès la partie moyenne de l'horizon à Trezeense et sont des formes affines. Les exemplaires typiques proviennent exclusivement de la sous-zone à Collotiformis où ils sont relativement abondants associés au microconque *Horioceras baugieri* (d' Orbigny). Ils sont rares dans l'horizon à Nodulosum où ils accompagnent l'espèce-indice. Les échantillons de la région de Montreuil-Bellay proviennent des bancs 1 à 8a, zone à Athleta, sous-zones à Trezeense et Collotiformis. L'espèce est citée en France (Cote d'Or) et dans l'Europe de l'Ouest, (Angleterre, Suisse, Allemagne et Jura méridional), depuis le sommet de la zone à Athleta jusque dans la zone à Lamberti (principalement la sous-zone à Poculum ou son équivalent nordique la sous-zone à Henrici). Le matériel de Souabe-Franconie que nous avons étudié provient essentiellement du sommet de la zone à Athleta (sous-zone à Spinosum , horizon à Punctulatum) et de la base de la zone à Lamberti (sous-zone à Henrici, horizon à Flexispinatum) *fide* Dietl (1993).

8 *D. (Distichoceras) bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenstedt, 1885)

Le morphotype *nodulosum* se caractérise par une ornementation particulière faite de nodules à mi-flanc au point de division des côtes primaires. La morphologie *nodulosum* est représentée par deux formes stratigraphiquement différentes. La première *Distichoceras bicostatum praenodulosum* Baloge & Cariou, 1999 est une sous espèce chronologique localisée dans la sous-zone à Trezeense. La seconde qui correspond au morphotype *nodulosum* (Quenst.) *sensu stricto* , se situe à un niveau stratigraphique plus récent: horizon à Nodulosum, base de la sous-zone à Poculum, zone à Lamberti.

Distichoceras bicostatum morphotype *nodulosum* (Quenstedt, 1885)
(pl. 10, fig.11 à 15)

- 1849 *Ammonites bipartitus* (Zieten), *in* Quenstedt, Cephalopoden, taf.10, fig. 8
- 1885 *Ammonites bipartitus nodulosus* (Quenst.) , Ammoniten, taf. 85, figs. 9 et 10
- 1938. *Distichoceras nodulosum* (Quenst.), Maire, pl.III, fig.20
- 1951 *Bonarellia nodulosa* (Quenst.), Jeannet , taf. 8, figs. 6 à 8, s. 37
- 1980 *Distichoceras nodulosum* (Quenst.), Cariou p.24
- 1998 *Distichoceras nodulosum* (Quenst.), Bonnot, p.4

Lectotype: désigné par Jeannet d'après la figure de Quenstedt (Taf. 85, fig. 9). Cette forme, localisée dans l'horizon à Flexiscostatum, sous-zone à Henrici (zone à Lamberti du Callovien supérieur de la Souabe selon Dietl (1991)), est interprétée ici comme un morphotype noduleux de *D. bicostatum* .

Matériel complémentaire: 25 exemplaires au total. Le spécimen GDC/10604 (Collection Cariou) provient de la côte atlantique, Grouin-du-Cou (Vendée) où est défini l'horizon -type à Nodulosum (*in* Cariou, 1980). Les autres spécimens ont été récoltés exclusivement dans la région de Montreuil-Bellay (Maine et Loire), (cf. annexe.1).

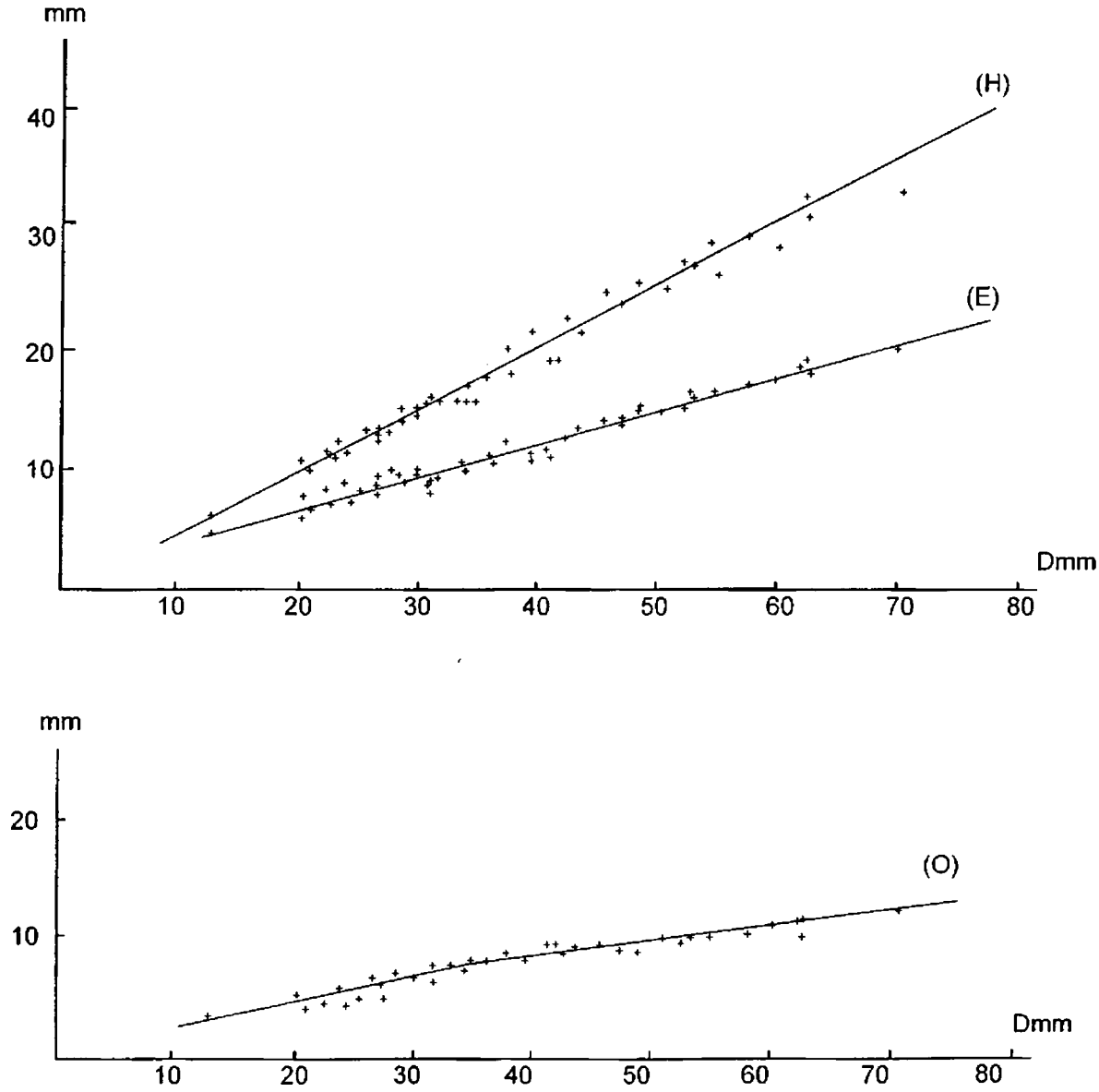


FIG. 61 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez le morphotype *nodulosum* de *Distichoceras bicostatum* du Centre - Ouest de la France.

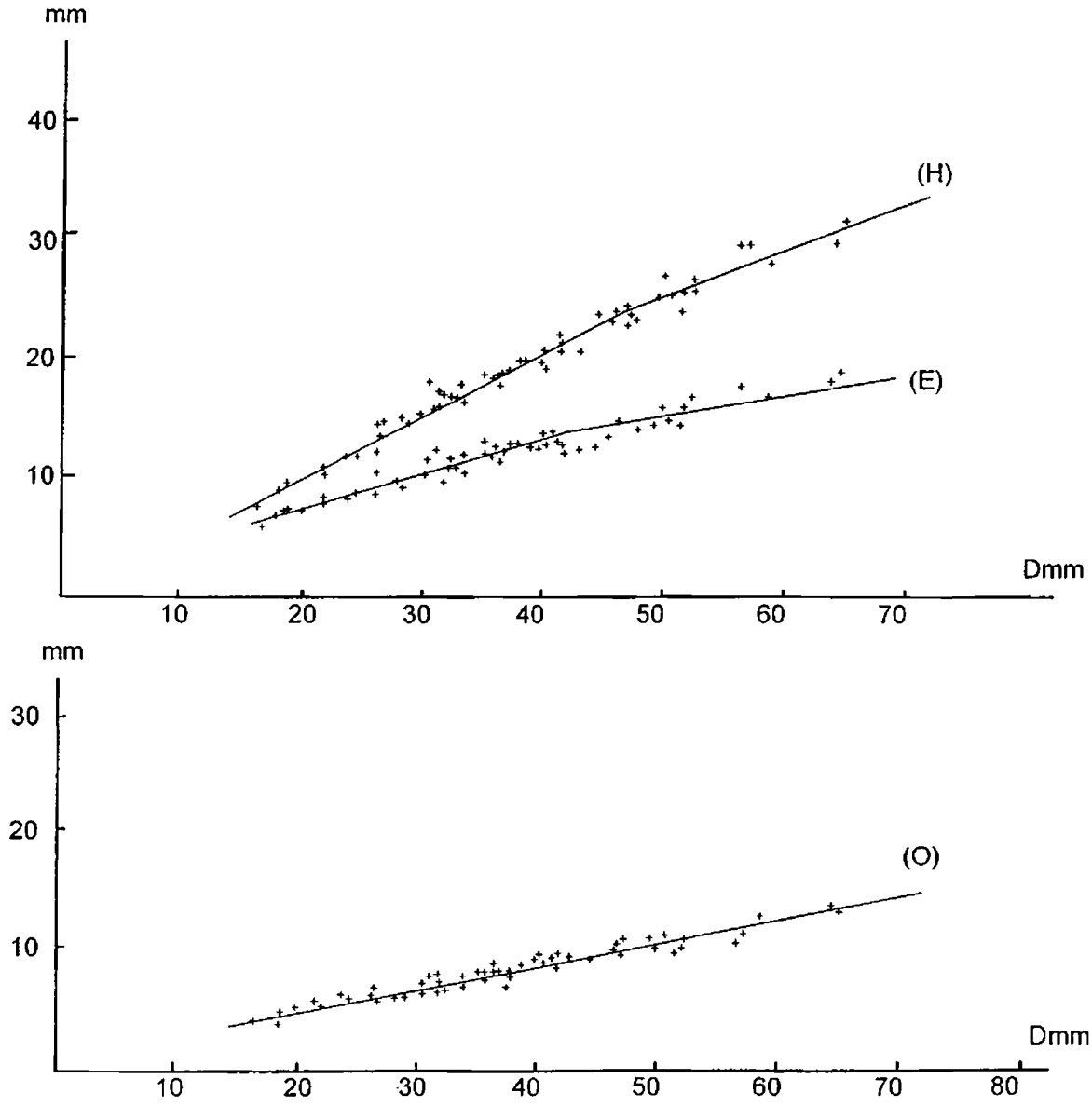


FIG. 62 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez le morphotype *nodulosum* de *Distichoceras bicostatum* de Souabe - Franconie.

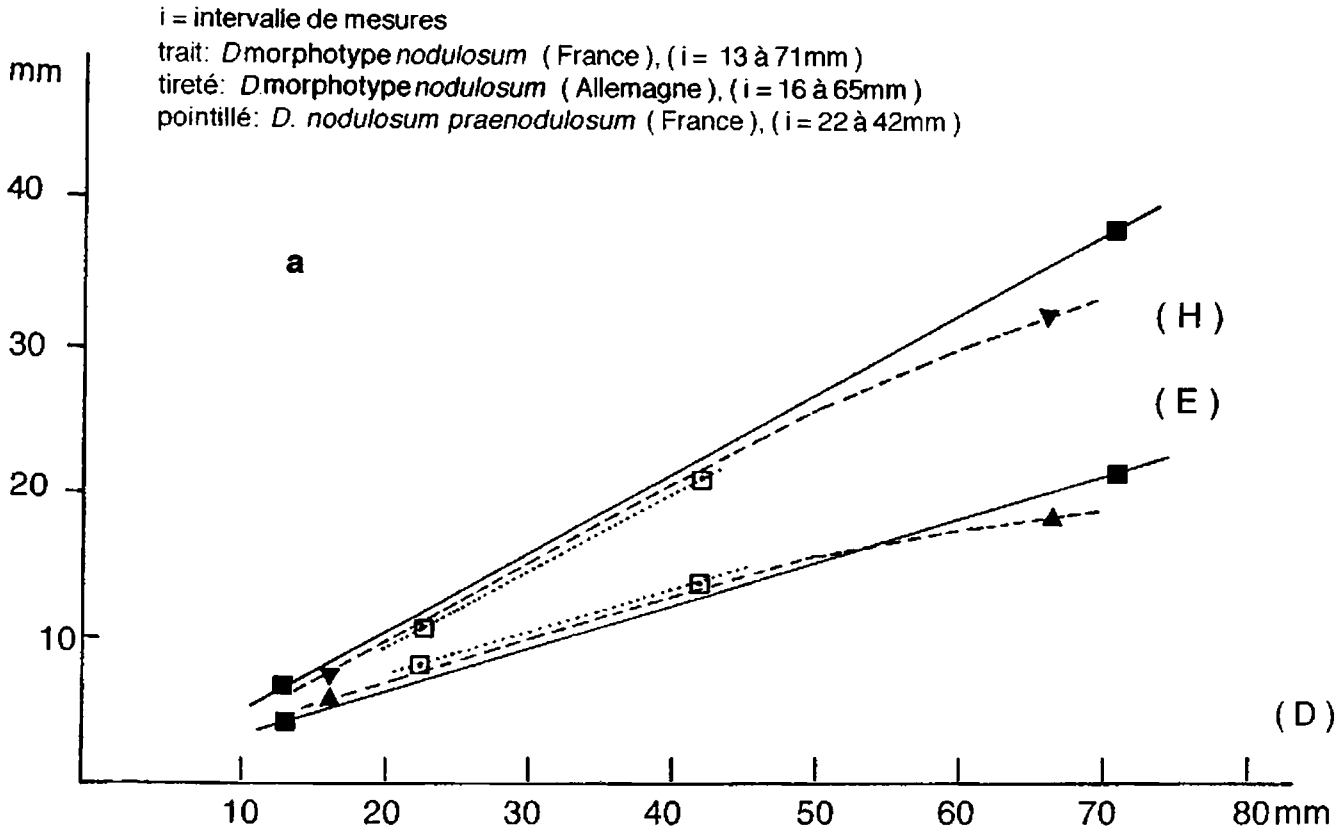
Description de l'holotype: Ammonite de taille moyenne, involute avec une section de tour relativement épaisse. Les flancs plongent nettement vers l'ombilic à partir de la moitié de la hauteur du tour. Aire ventrale tricarénée en fin d'ontogénèse. Costulation dense avec un bourrelet spiral médian bien marqué. Ce dernier se renforce dans la deuxième partie du phragmocône et au début de la loge d'habitation par l'intermédiaire de nodules espacés et particulièrement saillants qui s'estompent à la fin de la croissance. Gémination régulière sur le phragmocône. Clavi latéro-ventraux proéminents et pointus.

Tab. 14 : mesures de *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum*

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Jeannet/1186	45	23	0,51	12	0,27	9	0,20	0,52	7
Lectotype (Quenstedt)	41,5 29,5	19,5 14	0,47 0,47	11,5	0,28	9,5 7	0,23 0,24	0,59	16 16
GDC/ 10604	28,5	13	0,45	10	0,35	7	0,24	0,76	16
QZ/C 1-3/3	44,1 37,9 34	21,5 18 15,6	0,48 0,47 0,45	13,6 12,4 10,8	0,30 0,32 0,31	10,2 9,5 8,8	0,23 0,25 0,25	0,63 0,68 0,69	17

Description: Description: Macroconque platycône, semi-involute avec un ombilic d'abord modérément croissant, (fig.61b, (o) varie de 0,20 à 0,25) jusqu'à 35mm environ de diamètre. Puis il devient franchement involute (fig. 66c, (o) < 0,20). La hauteur du tour est régulièrement croissante (fig. 61a, fig. 66a: 68% des mesures sont supérieures à 0,49). La section du tour est assez épaisse (fig. 78/14), pour le diamètre respectif (E/H = 0,60 en moyenne). L'étude du paramètre (E) montre une évolution voisine de celle (H); (E) croît régulièrement (fig. 61a, fig.66b: mode le plus fréquent 0,26 à 0,34). L'épaisseur maximum est située à mi-flanc. L'aire ventrale apparait assez large, subtabulée avec une fine carène médiane qui s'affaiblit à la fin de la loge d'habitation; elle devient tricarénée en fin de croissance au début de la loge d'habitation. Le mur ombilical est incliné dans les tours internes et devient rapidement vertical vers 15mm de diamètre; il possède toujours un aspect arrondi, (pl. 10, fig.11 et 13).

Les premiers tours sont lisses jusqu'à 10-15mm de diamètre. L'apparition de la costulation se fait , dès 10mm de diamètre, par des côtes externes fines fortement rétroverses à partir de la moitié du flanc au niveau du bourrelet spiral. Les côtes primaires sont proverses, régulièrement espacées avec une tendance à être de plus en plus marquées sur la loge d'habitation. Elles se divisent en deux ou trois côtes secondaires. Pendant la croissance le point de division évolue; il est tout d'abord souligné, dès 20mm de diamètre, par un petit tubercule pointu, plus ou moins saillant qui se transforme peu à peu en véritable nodule (pl. 10, fig.14). Ces nodules latéraux sont souvent bien développés et présentent une disposition régulière. La costulation externe est fortement rétroverse. Les clavi proéminents et pointus relient les côtes secondaires deux par deux; ils s'affaiblissent en fin de croissance dans la deuxième moitié de la loge d'habitation. L'aspect de la gémination est assez régulier



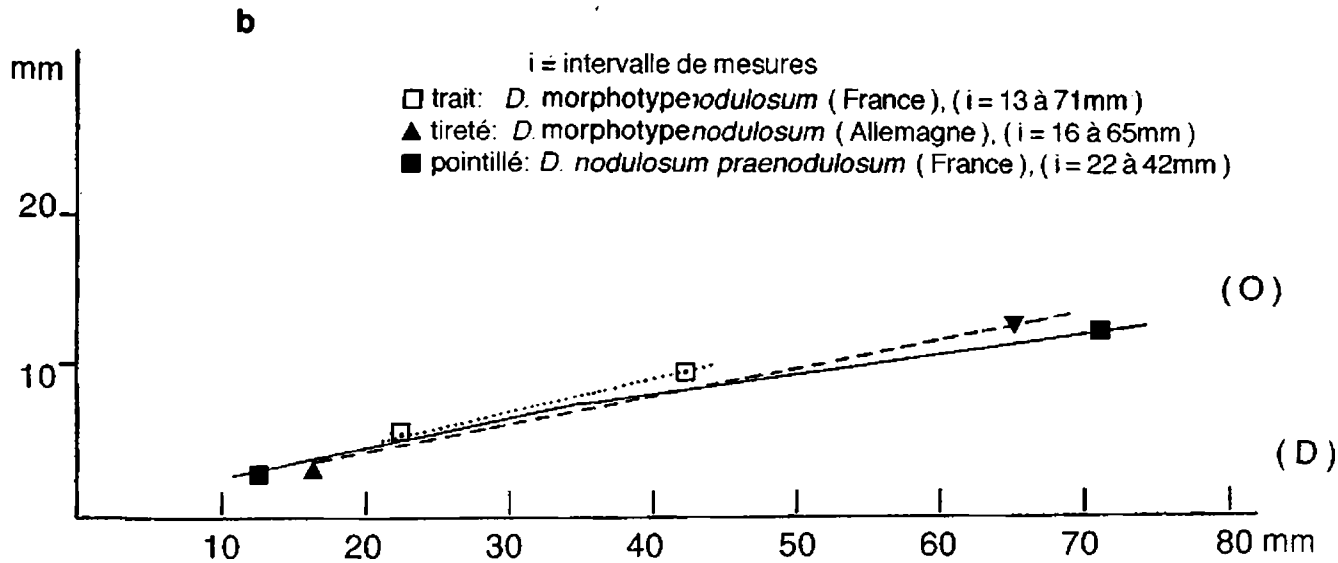
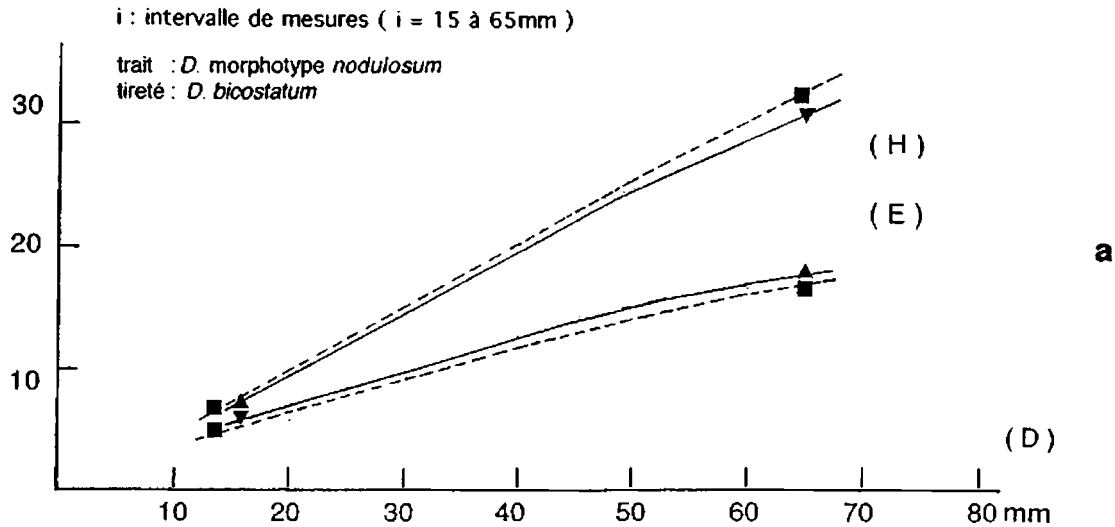


FIG. 63 Variations comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez le morphotype *nodulosum* ; matériel du Centre - Ouest de la France et de Souabe - Franconie.



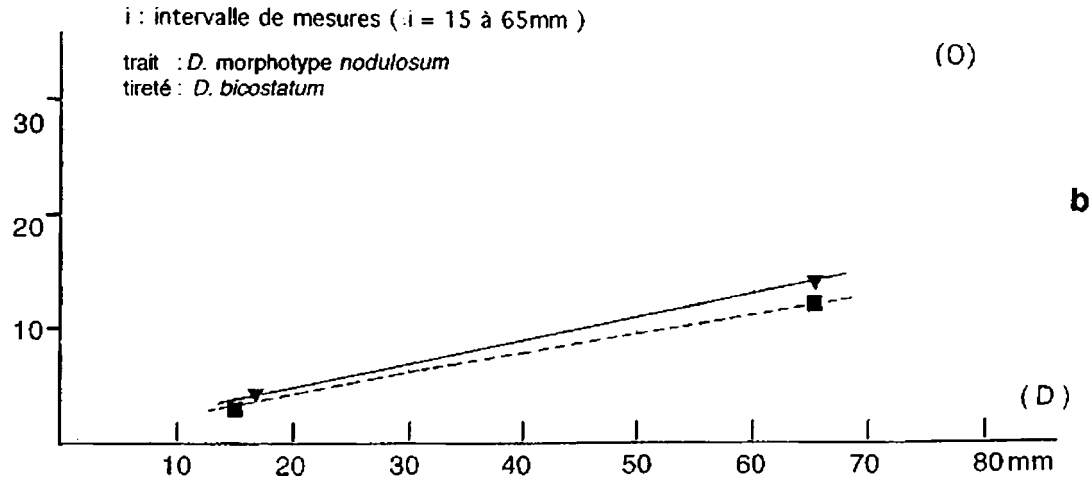


FIG. 64 Variations comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez le morphotype *nodulosum* et *D. bicostatum* ; matériel de Souabe - Franconie.

durant toute l'ontogénèse. L'ornementation tout d'abord faible devient généralement plus forte durant la croissance comme chez la sous-espèce *praenodulosum* . On peut rencontrer chez le type de la forme *nodulosum* une certaine variabilité dans la force de la costulation qui est parfois très marquée, (spécimen GDC/10604). Les clavi latéro-ventraux s'individualisent dès les tours juvéniles vers 15mm de diamètre. Ils sont alors bien marqués, rapprochés et assez voisins morphologiquement de ceux des *Horioceras*. Ils sont élevés, pointus d'allure conique, très fragiles à ce stade. Puis ils s'allongent dans le sens d'enroulement avec une disposition alternante très marquée. Ils sont très différents de ceux, trapus ou allongés des espèces du groupe de *albus / pasdejeuensis* . Le bourrelet spiral médian est clairement marqué dès les tours internes (10mm environ de diamètre); lorsque la costulation se développe, il s'estompe puis disparait vers 35-40mm de diamètre. Les sutures sont identiques à celles de *D. bicostatum bicostatum* , ("Sutures", p. 193, fig.81h).

Comparaison entre *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* et *D. bicostatum bicostatum* :

On relève de nombreuses similitudes (morphologiques et dimensionnelles) entre ces deux formes qui appartiennent manifestement à une seule espèce. Une étude comparative a été effectuée sur un matériel allemand isochrone et homogène en vue de préciser la variabilité intraspécifique de l'espèce *bicostatum* . Les deux formes (fig. 62a-b et 64a-c) sont très proches pour tous les paramètres numériques. Les courbes comparées de l'involution (fig. 64b) montrent des valeurs un peu plus fortes chez le morphotype *nodulosum* que chez *D. bicostatum* (variabilité intraspécifique accentuée en fin de lignée spécifique ?). L'histogramme correspondant (fig. 65c) indique une bonne concordance entre les deux formes; le décalage des mesures vers un stade franchement involute correspond au début de la croissance où les deux courbes sont pratiquement confondues. La hauteur du tour (fig. 64a) a la même allure dans les deux cas; elle semble très légèrement plus faible chez le morphotype *nodulosum* (cette valeur est auto-corrélée avec (O)). L'histogramme de distribution correspondant (fig. 65a) confirme l'observation précédente sur le décalage minime des mesures: les valeurs supérieures à 0,50 sont plus faiblement représentées chez le morphotype *nodulosum* . Le mode le plus fréquent pour (H1) est de 0,49 et pour la valeur correspondante (H2) de *D. bicostatum* il est de 0,50 . L'épaisseur est aussi plus forte chez *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* en raison de l'acquisition des nodules latéraux caractéristiques de l'espèce (fig. 64a). L'histogramme de distribution des épaisseurs comparées (fig. 65b) montre également une bonne corrélation des mesures avec une nette tendance à l'augmentation de (E) chez le morphotype *nodulosum* (62% des valeurs sont inférieures à 0,30 contre 80% pour l'espèce *bicostatum*).

Pour résumer *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* est un variant qui entre parfaitement dans la variabilité intraspécifique de l'espèce *D. bicostatum* par l'ensemble de ses paramètres dimensionnels mais qui peut se différencier par divers caractères morphologiques (nodules latéraux, tricarénation....) et surtout par son niveau stratigraphique bien précis. Ce morphotype correspond à un grade d'évolution à l'intérieur de la lignée *bicostatum*.

Affinités: Les échantillons rapportés au morphotype *nodulosum* *sensu stricto* peuvent se comparer très facilement avec la sous-espèce *praenodulosum* pour les caractères suivants: taille,

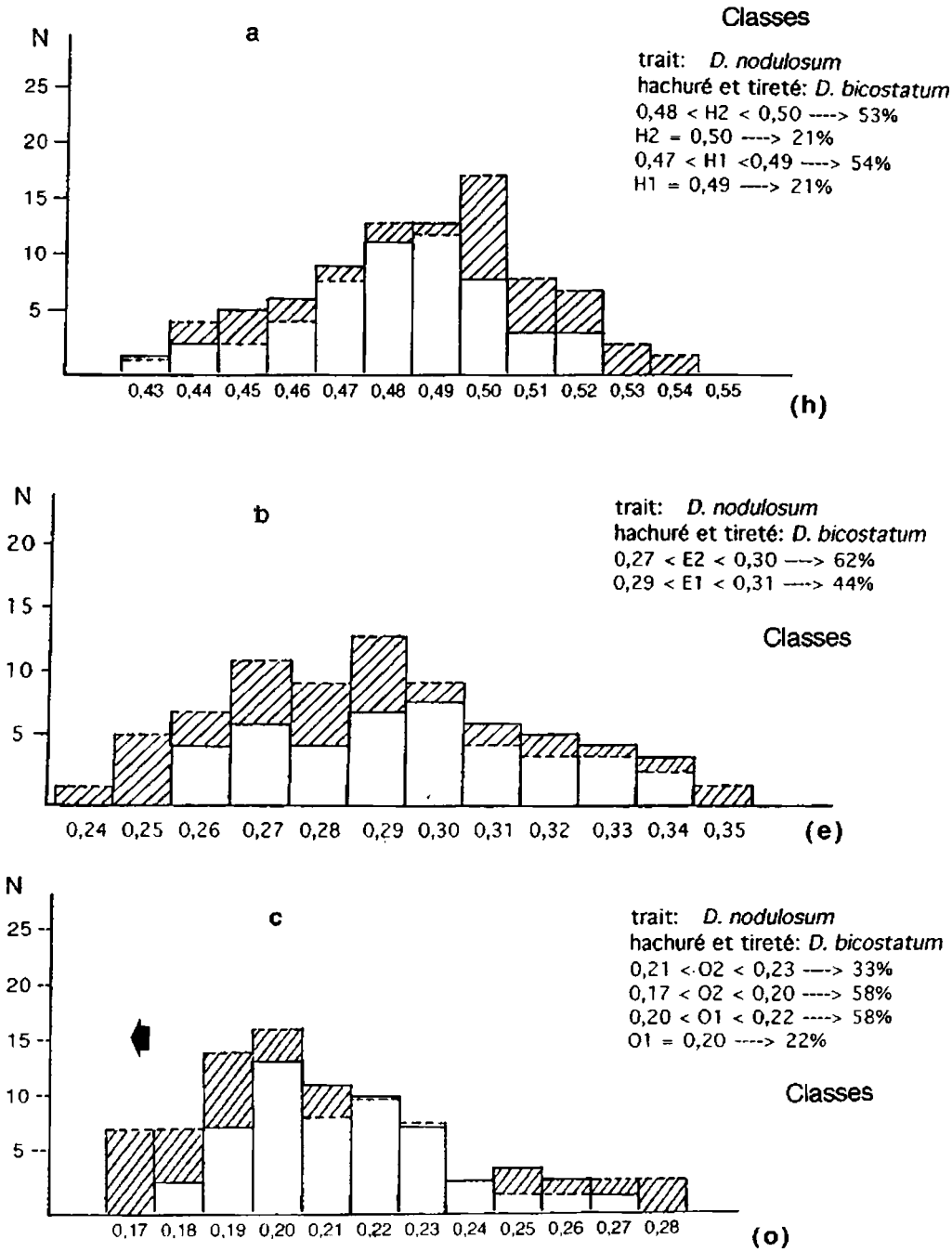


Fig. 65 Histogrammes de distribution comparés des rapports (h), (e) et (o) chez le morphotype *nodulosum* de *D. bicostatum* (h1, e1, o1) et *D. bicostatum* (h2, e2, o2) matériel de Souabe-Franconie

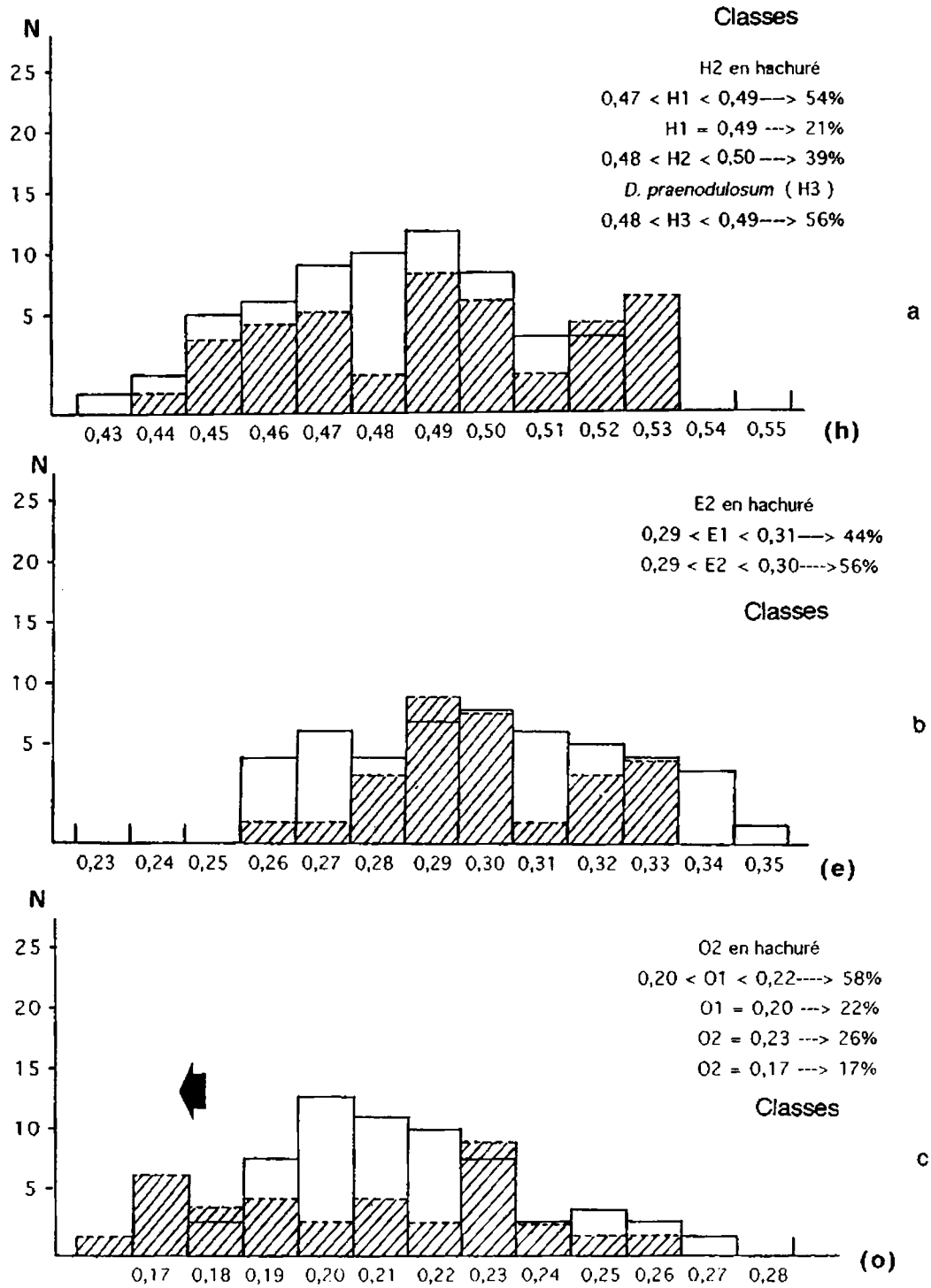


Fig. 66 Histogrammes de distribution comparés des rapports (h), (e) et (o) chez le morphotype *nodulosum* de Souabe-Franconie (h1, e1, o1) et du Centre-Ouest de la France (h2, e2, o2)

enroulement et présence de nodules au milieu du flanc. Mais dans cette dernière l'aire ventrale est monocarénée donc différente du morphotype *nodulosum* qui est tricaréné en fin de croissance. *Distichoceras bicostatum praenodulosum* se différencie également par des épines plus aigues, espacées et surtout plus irrégulières. Les deux formes (*nodulosum* et *praenodulosum*) sont phylétiquement très liées. Par leur rebord ombilical arrondi et plongeant elles s' écartent des formes à rebord ombilical élevé et abrupt du groupe I (*albus / pasdejeuensis*) ou d'autres *Distichoceras* de grande taille et épais de l'horizon à Trezeense. Par son type de costulation *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* s'éloigne aussi, mais à un degré moindre, de l'espèce *Distichoceras complanatoides*. *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* est inclus dans la variabilité intraspécifique du groupe de *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl). Par l'acquisition de nodules latéraux cette forme peut être considérée comme un variant à l'intérieur de la lignée spécifique *bicostatum* , très bien localisée stratigraphiquement d'où son intérêt en biostratigraphie.

Age et répartition: Spécimens de Montreuil-Bellay: bancs 1-2 exclusivement (pratiquement 95% des échantillons dans le banc 1) c'est à dire l'horizon XVIII à Nodulosum, sous-zone à Poculum. L'échantillon de Vendée provient de l'horizon-type à Nodulosum (Cariou, 1980). Lectotype de Souabe et matériel allemand de comparaison: même niveau, horizon à Flexispinatum, sous-zone à Henrici, base de la zone à Lamberti. Le morphotype *nodulosum* est également signalé en Côte d'Or (Louesme) associé à *Distichoceras bicostatum* à la base de la sous-zone à Henrici (horizon à Messiaeni équivalent de l'horizon à Nodulosum)

9 *D. (Distichoceras) bicostatum praenodulosum* Baloge & Cariou, 2000.
(Pl. 10, fig. 4-5 et 7-8 ; holotype, fig. 16)

- 2000 *Distichoceras bicostatum praenodulosum* Baloge & Cariou, sous presse

Holotype: Spécimen MN/1850 (collection Baloge), recueilli à Montreuil-Bellay (Maine et Loire); moule interne en calcaire à oolithes ferrugineuses partiellement recouvert par un "pseudo test" calcitique

Matériel supplémentaire: quatre échantillons provenant de la même localité et du même niveau stratigraphique: CHR/47253B et CHR/47253 (Collection Charreau), MN/503 et RC/89,. moules internes en calcaire à oolithes ferrugineuses. Echantillon BIZ/302 en provenance de Montreuil-Bellay, de niveaux identiques aux précédents.

Diagnose: Ammonite de taille petite à moyenne, relativement involute avec une section de tour épaisse et des flancs plongeant nettement vers l'ombilic. Aire ventrale unicarénée. Au milieu du flanc un bourrelet spiral médian est plus ou moins marqué sur le phragmocône. Ce bourrelet est souligné par de petits nodules plus ou moins proéminents et irrégulièrement espacés. Costulation marquée en fin d'ontogénèse. Gémination irrégulière sur la loge d'habitation; clavi latéro-ventraux proéminents d'allure pointillée.

Tab. 15 : mesures de *Distichoceras bicostatum praenodulosum* Baloge & Cariou

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
MN/1850 Holotype	33	16,3	0,49	11,3	0,34	7,8	0,23	0,69	
	29,7	14,1	0,47	10,7	0,36	7,2	0,24	0,75	
	26	12	0,46	9,5	0,36	6,7	0,25	0,79	
CHR/ 47253	38,9	18,6	0,47	12,8	0,33	8,7	0,22	0,69	
	28,5	13,2	0,46	10	0,35	7,4	0,26	0,75	
CHR/ 47253B	41,9	20	0,47	12,6	0,30	9	0,21	0,63	

Description: Macroconque platycône, involute (fig.63b),((o) varie de 0,21 à 0,26) avec une section de tour relativement épaisse (fig.63a-b). La hauteur de tour, ((h) varie de 0,46 à 0,49) a une croissance rapide comparable à celle de *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* (fig. 63a). L'épaisseur est relativement forte ((e) varie de 0,30 à 0,36) pour des échantillons dont la taille se situe autour de 30-40mm de diamètre. L'épaisseur maximum est située à mi-flanc. Aire ventrale assez large, tabulée avec une fine carène médiane s'estompant à la fin de la loge d'habitation. Le mur ombilical est incliné dans les premiers tours et devient rapidement vertical à 15mm de diamètre. Cependant le rebord ombilical est toujours arrondi. Les tours internes sont lisses jusque vers 20mm de diamètre. L'apparition de la costulation se fait par des côtes fines fortement rétroverses à partir de la moitié du flanc au niveau du bourrelet spiral vestigial. Les côtes internes sont proverses, irrégulièrement espacées avec une tendance à être de plus en plus marquées sur la loge d'habitation. Elles se divisent en deux ou trois côtes secondaires. Le point de division est souligné tout d'abord par un petit tubercule pointu, plus ou moins saillant qui n'évolue pas en véritable nodule au cours de la croissance (pl. 10, fig.16). Ces pseudo-nodules latéraux ont une disposition irrégulière et sont variablement développés. La costulation externe est fortement rétroverse; les clavi saillants et le plus souvent punctiformes, relient les côtes externes deux par deux. La gémination est d'allure assez régulière sauf sur la loge d'habitation. L'ornementation initialement faible devient plus marquée au cours de l'ontogénèse comme chez le morphotype *nodulosum* de *Distichoceras bicostatum* . On peut rencontrer chez *praenodulosum* , (spécimen 47253B), une certaine variabilité dans la vigueur de la costulation. La disposition des clavi latéro-ventraux est acquise dès les tours juvéniles vers 15mm de diamètre. Ils sont alors bien individualisés, très proches morphologiquement de ceux des *Horioceras* , *i.e.* élevés, pointus et, d'après leur base, coniques. Par conséquence les clavi sont fragiles et souvent brisés à ce stade. Par la suite ils ont une tendance à s'allonger un peu dans le sens d'enroulement avec une disposition alternante plus prononcée; ils n'ont pas la forme très allongée des espèces du groupe de *pasdejeuensis* . Le bourrelet latéral médian est faiblement marqué dans les tours internes qui sont masqués par le "pseudotest" calcitique. Dès que la costulation apparait, le bourrelet médian s'estompe et disparait à 30mm de diamètre.

Comparaison entre *D. bicostatum praenodulosum* et les morphotypes *nodulosum* d'Allemagne et du Centre-Ouest de la France:

On a effectué une comparaison du matériel du Centre-Ouest de la France avec celui de Souabe-Franconie en vue de préciser, outre leur identité morphologique, leur identité stratigraphique

pour une éventuelle corrélation à haute résolution. La hauteur du tour est semblable dans les deux types de matériel (fig. 66a) avec toutefois de légères différences. Les modes les plus fréquents (0,45 < H1 < 0,50) du morphotype *nodulosum* de Souabe sont de 75% contre 68% pour le matériel français. Une partie de ce dernier matériel possède 21% de valeurs supérieures à 0,51. La sous-espèce *praenodulosum* possède un intervalle de valeurs bien classé: 56% des mesures sont comprises entre 0,48 et 0,49. L'épaisseur concorde très bien avec des valeurs de formes moyennement comprimées. Dans l'histogramme de distribution de E, (fig. 66b), le matériel français semble un peu moins bien homogène que le matériel allemand (on note que 56% des mesures sont comprises entre 0,29 et 0,30). L'épaisseur de la sous-espèce *praenodulosum* rentre parfaitement dans l'histogramme de distribution de (E) du morphotype *nodulosum* . La distribution des valeurs de l'ombilic du matériel du Centre-Ouest de la France est également corrélable avec le matériel de référence allemand . Dans l'histogramme de distribution comparatif de O, (fig. 66c) il y a un léger décalage des valeurs vers une involution plus forte pour le matériel français (40% des valeurs sont inférieures à 0,21). *D.bicostatum praenodulosum* entre dans la variabilité intraspécifique (O) du morphotype *nodulosum* et ne montre pas de caractère particulier dans la distribution des valeurs.

Malgré de légères différences des paramètres dimensionnels dues peut être à des conditions variables de l'environnement sédimentaire, on peut noter une grande homogénéité dans les diverses populations du morphotype *nodulosum* ainsi que de très nombreux caractères communs (morphologiques et numériques) avec *D. bicostatum* qui seront analysés ultérieurement, (p. 216 , chapitres Ontogénèse et Phylogénèse).

Affinités: les spécimens étudiés ne peuvent être comparés qu'à *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenst.) par leur taille, leur enroulement et la présence de nodules épineux au milieu du flanc. Mais leur côté ventral unicaréné est différent du morphotype *nodulosum* qui est tricaréné en fin de croissance. *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* se différencie en effet par ses nodules moins espacés et plus réguliers. Par leur rebord ombilical arrondi et plongeant les deux formes *praenodulosum* et *nodulosum* s'éloignent d'espèces à bord ombilical élevé et abrupt comme *Distichoceras albus* et *D. pasdejeuensis* . La livrée *nodulosum* se confond par ses paramètres dimensionnels, au groupe de *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl). *Distichoceras bicostatum praenodulosum* peut être considéré comme le représentant ancestral d'une livrée à nodules latéro-médians marqués que l'on rencontre épisodiquement dans la lignée *bicostatum* .

Age et répartition: L'holotype MN/1850 et les spécimens 47253B et 47253 proviennent tous du banc 8 des coupes de Montreuil-Bellay: sous-zone à Trezeense, zone à Athleta (Cariou, 1980). Un exemplaire de la collection Bizien, (Biz/302).

Groupe IIIA

Dans le groupe III, on a regroupé diverses formes à ombilic différencié dont les relations phylétiques ne sont pas totalement évidentes en raison principalement du manque de matériel. Les hypothèses concernant leur origine et leurs relations ontogéniques ou phylétiques seront évoquées plus loin (chapitres Ontogenèse et Phylogenèse)

10 *D. (Distichoceras)* aff. *theobaldi* (Bourquin & Contini, 1973)
(Pl. 8, fig. 3 et 7-8)

-1973 *Bonarellites theobaldi* Bourquin & Contini, pl. I, fig. 3a-b et 4
-1973 *Bonarellites* aff. *theobaldi* Bourquin & Contini, pl. I, fig. 5

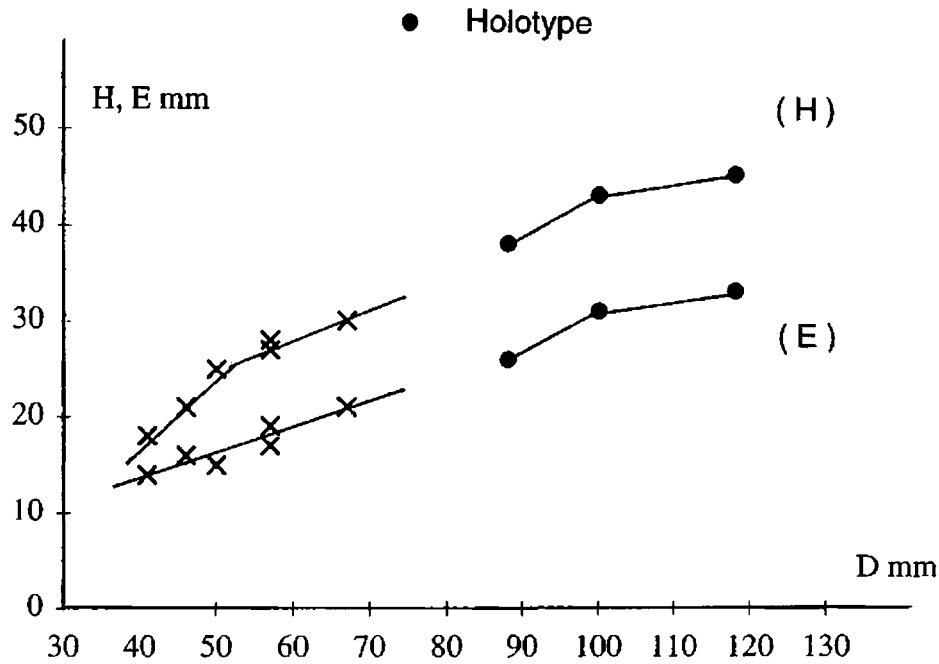
Holotype: figuré par Bourquin & Contini, (pl. I, fig. 3a-b, text-fig. 2-3), l'holotype provient du Callovien supérieur de Blye (département du Jura, Est de la France).

Matériel complémentaire: spécimen HV/7 provenant de l'ancienne carrière du Chalet près de Montreuil-Bellay (Maine et Loire): il s'agit d'un moule interne assez complet avec sa loge d'habitation en calcaire à oolithes ferrugineuses. Echantillons MN/1038 (spécimen fragmentaire) et MN/1085 qui possèdent leur loge et qui proviennent de la même localité et du même niveau stratigraphique.

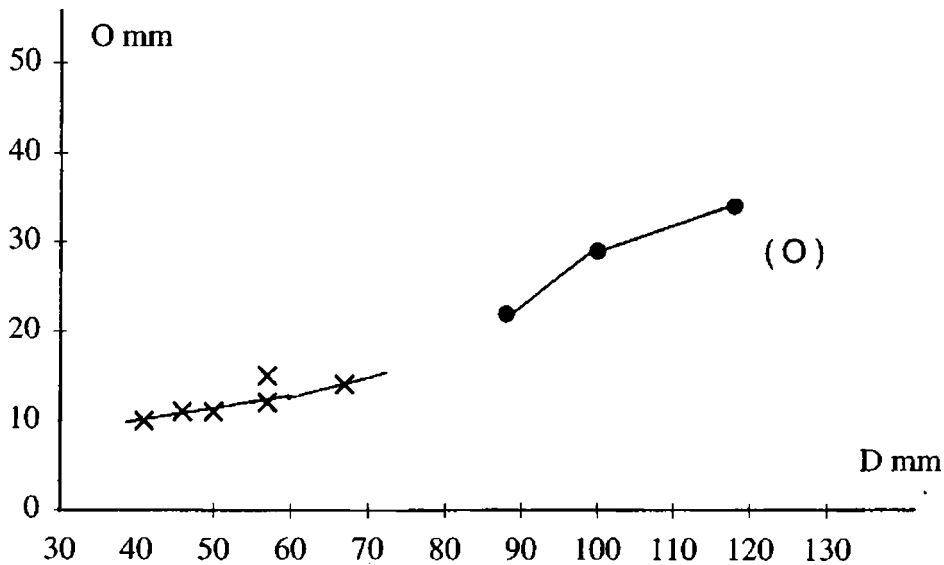
Description de l'holotype: Macroconque de taille moyenne à grande, involute avec une section de tour ogivale. Côté ventral caréné, plutôt étroit sur le phragmocône devenant par la suite large et subtabulé sur la loge d'habitation. Costulation multidivisée. Sur le phragmocône, les côtes internes ont une forte tendance à être reliées par paires; les côtes externes sont fines et denses. Sur la chambre d'habitation, la costulation interne devient très forte à cause de l'individualisation de bourrelets cependant que les côtes externes bien marquées s'estompent. Deux types de clavi latéro-ventraux peuvent être définis: tout d'abord ils sont faibles sur une grande partie du phragmocône, puis apparaissent un ou plusieurs petits clavi. Ils deviennent proéminents et se développent rapidement en fin de croissance.

Tab. 16 : mesures de *Distichoceras theobaldi* (Bourquin & Contini)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	118	45*	0,38*	33	0,28	34	0,29	0,73	
	100	43	0,43	31	0,31	29	0,29	0,72	
	88	38	0,43	26	0,30	22	0,25	0,68	
HV/ 7	67	30	0,44	31	0,31	14	0,21	0,70	
	57	28	0,49	17	0,28	12	0,21	0,60	
	50	25	0,50	15	0,30	11	0,22	0,60	
MN/ 1085	57	27	0,47	19	0,36	13	0,22	0,72	
	46	22	0,47	16	0,34	11	0,24	0,72	
	41	18	0,44	14	0,35	10	0,24	0,77	



a



b

Fig. 67 Variations individuelles des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D. theobaldi*

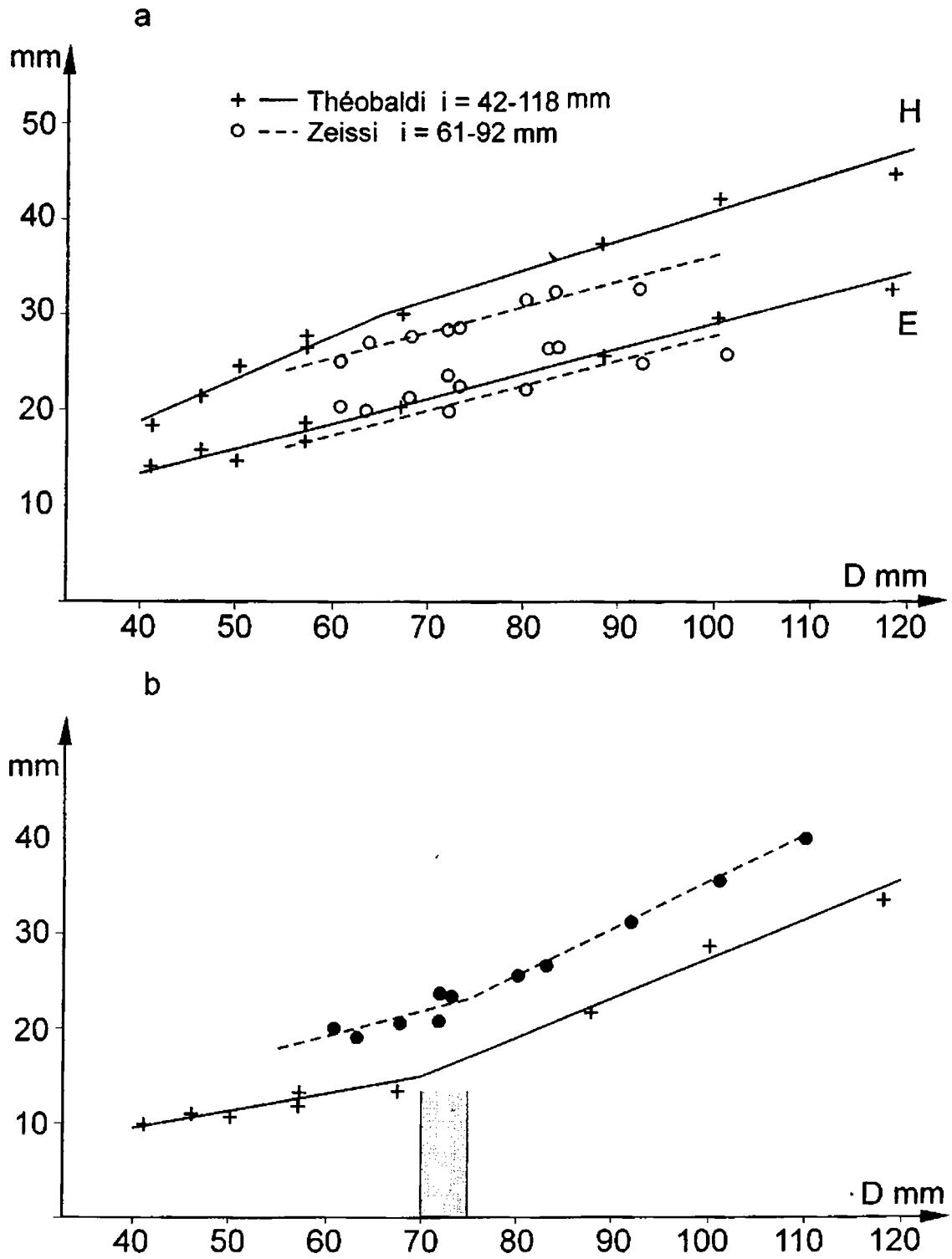


Fig. 68 Variations individuelles comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D. theobaldi* et *D.* gr. *zeissi*

Description: *Distichoceras* de taille moyenne à grande, involute jusqu'à 70mm de diamètre puis semi-involute, (fig. 67b, fig.69c: (o) varie de 0,21 à 0,29), comparable par l'évolution de l'ombilic à *Distichoceras pasdejeuensis* ou *D. albus* . La hauteur du tour est très croissante jusqu'à 60mm de diamètre puis elle devient relativement modérée, (fig.67a), inférieure à 0,50 en général, (fig.69a). La section de tour est subrectangulaire puis ogivale en fin de croissance. L'espèce *theobaldi* est assez épaisse, régulièrement croissante, (fig.69b: les valeurs de (e) dépassent couramment 0,30); l'épaisseur maximum est située au tiers de la hauteur du tour. Aire ventrale tabulée et assez large sur la loge d'habitation avec une faible carène médiane continue qui s'atténue en fin de croissance. Le mur ombilical plonge légèrement vers l'ombilic; son rebord est arrondi chez les tours juvéniles. Par la suite le mur ombilical se redresse, devient vertical et son rebord est alors subanguleux. L'ensemble de la costulation est fine, dense et multidivisée. La partie ombilicale des tours internes est lisse jusque vers 22mm de diamètre. Sur le phragmocône les côtes internes proverses se divisent au milieu du flanc. Cinq à six côtes secondaires nettement rétroverses reliées en faisceaux en forme d'éventail partent de chaque primaire. Les côtes primaires ont une tendance à se joindre par paires; elles sont bien marquées depuis le bord ombilical qui est finement granuleux mais non perlé. Cette granulation ombilicale est causée par la costulation primaire qui est dense, fine et surtout bien exprimée sur le bord ombilical; cette dernière s'affaiblit soudainement à partir du tiers interne du flanc. A la fin du phragmocône les côtes externes sont légèrement rétroverses et moins flexueuses. Dans la deuxième moitié de la loge d'habitation, la costulation primaire devient brusquement plus espacée et se transforme en larges bourrelets aplatis séparés par des dépressions; la costulation externe a disparu. Sur une grande partie du phragmocône le stade géminé est plutôt discret: il se caractérise par de petits clavi latéro-ventraux peu visibles en pointillé. Le stade à clavi persiste plus ou moins selon les individus; il débute avant la mise en place de la costulation polyfurquée au sens strict. L'originalité de cette espèce vient de l'émergence d'un ou de quelques clavi latéro-ventraux saillants et bien développés qui apparaissent soudainement à la fin de la croissance (pl. 8, fig. 7-8). Le bourrelet spiral médian est souvent vestigial. La suture, modérément incisée, est de type *pasdejeuensis* . Bourquin & Contini (1973, p.140), notent que la costulation de *D. theobaldi* est plus évoluée que celle de l'espèce *pasdejeuensis* .

Affinités: Cette espèce originale se sépare des autres *Distichoceras* par son mode de costulation externe très multidivisée. On peut la comparer avec le groupe *complanatoides* si on se réfère à la finesse de la costulation externe; mais cette dernière espèce est beaucoup plus comprimée et montre une aire ventrale étroite et tricarénée. De plus sa costulation externe de cette dernière espèce n'est pas aussi multidivisée et ne montre pas de disposition en éventail. L'espèce est légèrement différente des autres espèces du groupe I (*albus* ou *pasdejeuensis*) qui sont des formes contemporaines de grande taille mais qui possèdent toutes les deux un bord ombilical très marqué, surélevé et d'aspect perlé. Le stade géminé de ces dernières espèces est mieux exprimé, plus long avec de nombreux clavi saillants. L'espèce *Distichoceras zeissi* (Théobald) est une forme de dimensions comparables fortement tuberculée sur les flancs. Les échantillons de l'Anjou bien qu'ils diffèrent un peu de l'holotype par leurs dimensions plus réduites, peuvent néanmoins être rapportés à l'espèce *theobaldi* (Bourquin & Contini). L'espèce-type montre un côté ventral étroit sur le

phragmocône et l'apparition tardive et brusque de quelques clavi saillants sur la loge d'habitation. Il s'agit d'une forme de *Distichoceras* très rare.

Age et distribution: Le spécimen HV/7 du Chalet, près de la ville de Montreuil-Bellay provient des calcaires à oolithes ferrugineuses du niveau "g" (voir Couffon, 1919) *i.e.* la sous-zone à Trezeense, zone à Athleta. Les exemplaires MN/1038 et MN/1085 ont été recueillis dans les environs de cette localité: banc 8a-b, même sous-zone. L'holotype provient de la zone à athleta (base ?) de Blye, sans autre précision stratigraphique.

Groupe IIIB

11. *D. (Distichoceras)* aff. *zeissi* Theobald , 1958
(pl. 8, fig. 4 à 6)

- 1958 *Distichoceras zeissi* , Theobald, text-fig. 1, pl. I, fig. 1 à 4, holotype
- 1973 *Bonarellites zeissi* , Bourquin & Contini, p. 135

Holotype: L'holotype vient de la zone à Athleta, du Callovien supérieur de Palente, près de Besançon (département du Doubs, Est de la France).

Matériel: un échantillon bien repéré stratigraphiquement (RY/I.9/4) provenant de La Folie (Montreuil-Bellay, Maine et Loire). Spécimen BIZ/301, macroconque adulte recueilli dans les environs de la même localité. Moules internes en calcaire à oolithes ferrugineuses.

Description de l'holotype: Espèce de taille moyenne à grande, initialement comprimée puis devenant rapidement épaisse avec une section de tour trapézoïdale. Aire ventrale monocarénée. Costulation grossière et espacée. Côtes radiales simples, épaisses renforcées au tiers interne du flanc par un tubercule proéminent allongé radialement. Une côte externe très élargie et aplatie se forme à partir du tubercule précédent. Clavi crêtés à la périphérie de la costulation externe.

Tab. 16 : mesures de *Distichoceras* aff. *zeissi* (Théobald)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	92	33	0,36	25	0,27	32	0,35	0,76	
	72	29	0,40	20	0,28	21	0,29	0,70	
BIZ/ 301	83	33	0,39	27	0,32	27	0,32	0,80	8
	72	29	0,40	23	0,32	24	0,33	0,79	8
	61	26	0,42	21	0,34	20	0,32	0,80	8
RY/I.9/4	80	32	0,40	22,7	0,28	26,1	0,33	0,82	10
	73,2	28,9	0,39	23,3	0,32	23,7	0,32	0,82	12
	68,1	28,3	0,42	21,6	0,32	20,5	0,30	0,72	13
	63,5	27,5	0,43	20,4	0,32	18,9	0,3	0,69	14-15

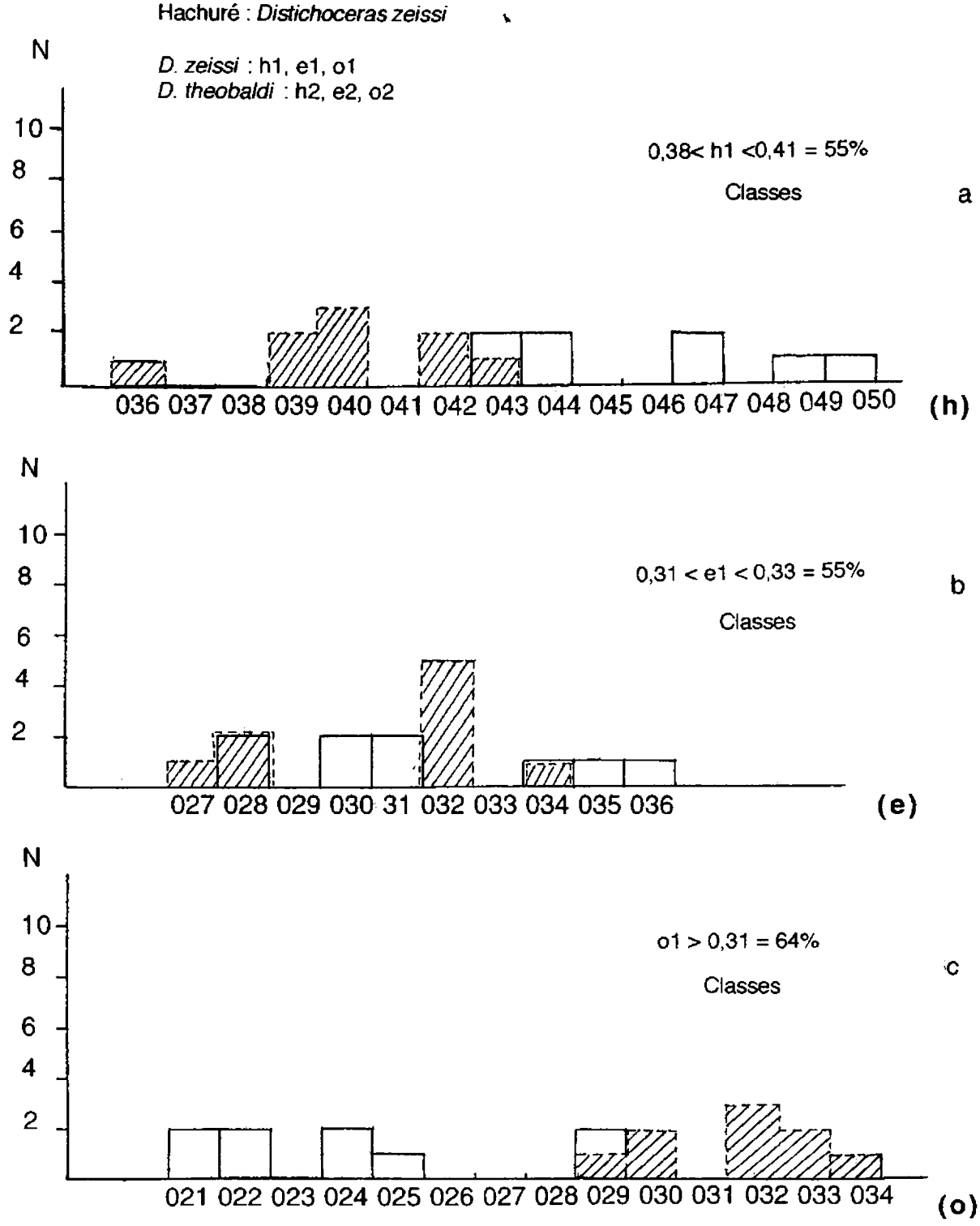


Fig. 69 Histogrammes de distribution comparés des rapports (h), (e) et (o) chez *D. theobaldi* et *D.* gr. *zeissi*

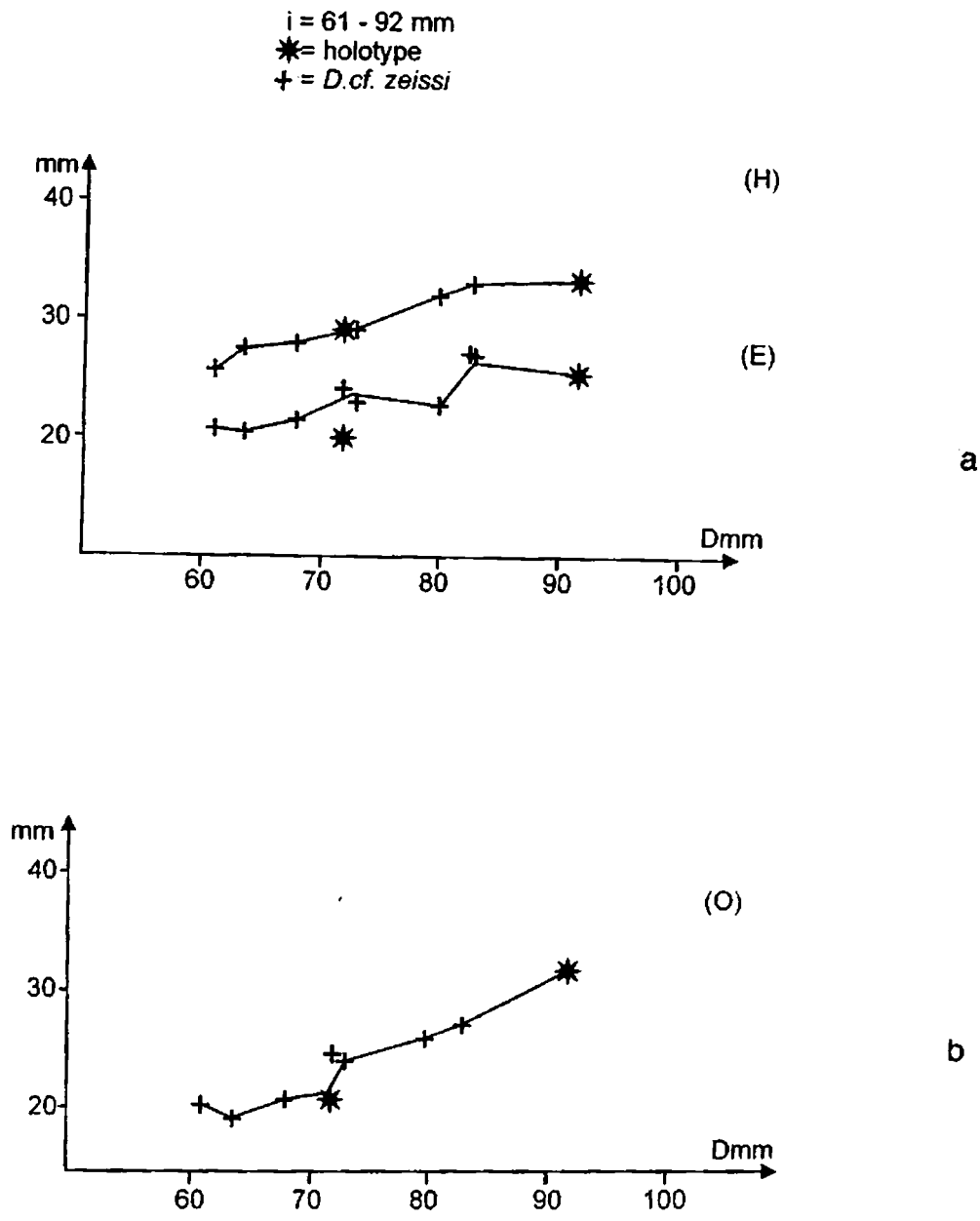


Fig. 70 Variations individuelles des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D. zeissi*

*Nota: il faut lire 32mm au lieu de 22mm pour la valeur de O de l'holotype à 92mm de diamètre d'après la figuration originale.

Description: Forme macroconque de grande taille (le spécimen RY/I.9/4 est cloisonné jusqu'à 68,1mm de diamètre), semi-involute (fig.70b, fig.69c: (o) varie de 0,24 à 0,32), devenant très évolute en fin de croissance (subserpenticône, fig.70b). Croissance de la hauteur du tour relativement modérée au stade terminal par rapport au début de croissance, (fig.70a). Forme initialement assez comprimée pour sa taille (fig.669b: (e) varie de 0,27 à 0,34) devenant par la suite rapidement plus épaisse, (les valeurs de E/H passent de 0,69 à 0,82 et sont toujours supérieures à 0,70). En fin de croissance la section est de forme sub-trapezoïdale, (fig. 78/8). Le tiers interne des flancs plonge fortement vers l'ombilic et se redresse en fin de croissance. L'épaisseur maximum est située au tiers interne du flanc au niveau du tubercule latéral. Aire ventrale tabulée, large au niveau de la chambre d'habitation bordée des deux côtés par des clavi latéro-ventraux proéminents. Carène médiane continue légèrement crénelée, s'affaiblissant près du péristome vers 80mm de diamètre. L'évolution du mur ombilical est la même que chez *Distichoceras albus* Bal. & Car. et *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.). A la fin du phragmocône, vers 60mm de diamètre, le mur ombilical devient vertical avec un bord ombilical anguleux et saillant qui forme un bourrelet ombilical. Ce dernier est formé de bullae irrégulièremnt espacées ce qui donne un aspect un peu différent de celui, perlé, des espèces *pasdejeuensis* et *zieteni* , (pl.8, fig. 4).

Le caractère majeur et original chez *Distichoceras zeissi* est son flanc très fortement tuberculé orné de côtes externes simples, larges et aplaties, (pl.8, fig. 7). Les tours les plus internes ne sont pas conservés sur les échantillons étudiés. Dans la zone ombilicale, la partie visible de l'enroulement montre, vers 35mm de diamètre, une costulation primaire grossière et légèrement proverse, nettement marquée dès le bord ombilical. Ces côtes primaires simples sont très saillantes dans la première moitié de la loge d'habitation puis elles s'affaiblissent doucement. Les côtes sont ornées, au tiers interne du flanc, par des tubercules épais et mousses qui s'individualisent à partir de 40mm de diamètre: ces derniers sont allongés radialement. Dans la deuxième partie de la loge d'habitation, ils deviennent de plus aplatis et larges. Sur la partie externe du flanc chaque côte a tendance à s'élargir en donnant un aspect subtriangulaire caractéristique. La partie distale de la côte est bordée par un fort clavus latéro-ventral dont la longueur équivaut à largeur de la côte. Les clavi alternants sont, à ce moment, pointus, proéminents et surplombent l'aire ventrale monocarénée. Ils deviennent de plus en plus élevés au cours de la croissance; ils sont alors tout à fait comparables aux morphotypes "c" de *Distichoceras albus* à clavi hypertrophiés. La ligne de suture de l'échantillon de La Folie est incisée mais superficiellement: elle montre un lobe latéral (LL) remarquablement large . Elle est identique à celle de l'holotype (fig. 80a) telle qu'elle est figurée par Theobald (1958, text-fig. 1), ("Sutures", p. 193).

Affinités: L'espèce *Distichoceras* aff. *zeissi* diffère de toutes les autres espèces par son côté fortement tuberculé et sa costulation spéciale (radiale et tendue, faite de larges côtes épaisses, aplaties d'allure triangulaire en éventail). L'enroulement, la taille et la section du tour la rapprochent des *Distichoceras* épais avec un mur ombilical vertical et des clavi bien développés comme les formes du groupe I (*albus* et *pasdejeuensis*.). *Distichoceras theobaldi* est une forme assez voisine par ses paramètres dimensionnels mais non par ses caratères morphologiques qui sont très différents. Cette

espèce est plus croissante en hauteur et son ombilic est plus involute (fig. 69c). L'épaisseur chez ces deux espèces est forte. Les courbes de régression comparée (fig. 68a-c) montrent bien les rapports dimensionnels, notamment l'épaisseur qui est identique. D'autre part *Distichoceras theobaldi* n'est pas une forme tuberculée. Les exemplaires du Centre-Ouest de la France peuvent aussi être comparés, d'après le style de costulation à *Geminites charreaui* qui possède outre une costulation très forte des tubercules latéraux. Cependant ce dernier montre une aire ventrale tectiforme et tricarénée; son rebord ombilical est plongeant et non vertical.

Age et répartition stratigraphique : Le spécimen RY/I.9/4 est daté avec précision; il provient de la zone à Coronatum (banc 9, horizon à Rota), de la coupe de la Folie. BIZ/301 a été recueilli dans le banc 8 des coupes de la région de Montreuil-Bellay sans plus de précision, *i.e.* la sous-zone à Trezeense *s.l.* . Cariou (1980) a montré que la base de ce banc pouvait également appartenir à l'horizon à Rota (fig.20, configuration F). Théobald (1958) ne situe pas le niveau stratigraphique exact de l'holotype (zone à Athleta *s.l.*). Bourqui & Contini (1973) ont fourni une précision supplémentaire: zone à Coronatum, sous-zone à Grossouvrei.

11. *Distichoceras* sp. A
(pl. 8, fig. 1-2)

Matériel: Un exemplaire unique (FSP/101), mal préservé qui a été retrouvé dans la collection Welsch (Faculté des Sciences de Poitiers). Il correspond à une grande partie de la loge d'habitation. Le spécimen, recueilli dans une localité inconnue, provient très probablement, d'après sa matrice, du Callovien supérieur du Nord des Deux-Sèvres ou de la Vienne, peut-être la région de Montreuil-Bellay.

Diagnose: Forme évolute de grande taille avec une section du tour subrectangulaire; aire ventrale tabulée. Mur ombilical très élevé et vertical. Sur la loge d'habitation, l'ornementation est espacée; elle est formée de côtes simples, épaisses et aplaties. Les flancs ne sont pas tuberculés latéralement. Présence de clavi hypertrophiés obliques en fin de croissance.

Tab. 17 : mesures de *Distichoceras* sp. A

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
FSP/ 101	101	42	0,41	26	0,25	39	0,38	0,62	8

Description: ce macroconque de grande taille (le diamètre conservé atteint 101mm) et évolute (le rapport (o) est de 0,38) est de conservation médiocre, (pl.8, fig. 1). La hauteur du tour est faiblement croissante en fin d'ontogénèse ((h) = 0,41). Les tours internes ne sont que très partiellement conservés; la forme de la section du tour est trapue, sub-rectangulaire (E/H = 0,62), (fig.

19). L'échantillon FSP/101 est comprimé, ((e) = 0,25): il s'agit d'une forme moyennement épaisse pour un diamètre dépassant les 100mm. L'aire ventrale est large avec une quille médiane discrète et sinueuse bordée par des clavi oblique, très saillants et hypertrophiés. Dès les tours juvéniles (vers 25mm environ de diamètre) le mur ombilical est redressé et vertical; il est souligné par un rebord ombilical abrupt et anguleux. La costulation des tours internes n'est pas visible. Sur la loge d'habitation, chaque clavus correspond à une côte large, aplatie et radiale qui s'individualise au 2/5 de la hauteur du tour. Sur le bord latéro-ventral, les clavi alternants sont allongés et coupants. Leur disposition oblique donne une allure sinueuse à la faible carène médiane., (pl. 8, fig. 2).

Affinités: Ce *Distichoceras* très évolute est différent de toutes les autres espèces par ses clavi hypertrophiés et sa section de tour sub-rectangulaire. Bien qu'il s'agisse d'une forme incomplète (nous ne possédons que le stade terminal de croissance qui n'est pas tuberculé) on peut le comparer à l'espèce *zeissi* . En effet il a en commun avec elle, la taille, la section du tour et la même ornementation latérale à l'exception des tubercules latéraux. Cependant sur ce dernier point, on ne peut affirmer leur absence compte-tenu de l'usure du spécimen. L'échantillon FSP/101 s'éloigne des autres espèces contemporaines qui sont de taille plus petite (aucune espèce de *Distichoceras* de la sous-zone à Collotiformis ne dépasse 100mm). D'autre part ces espèces possèdent généralement un mur ombilical incliné en début de croissance. Il possède une grande importance sur le plan phylétique; il pourrait être le représentant ultime de la lignée *pasdejeuensis* ou bien faire partie d'une lignée indépendante *zeissi* (cf. Phylogenèse, p. 244).

Age et répartition stratigraphique: Le spécimen étudié provient vraisemblablement de localités du Nord des Deux-Sèvres et de la Vienne, ou bien de la région même de Montreuil-Bellay. La matrice est faite d'un calcaire gris-clair à rares grains glauconieux qui caractérise parfaitement la sous-zone à Collotiformis dans ce dernier secteur. Si on se réfère à l'involution et la costulation de *D.* cf. *zeissi* par rapport à celle de l'holotype qui est beaucoup plus involute, la forme du Centre-Ouest de la France serait donc plus évoluée et plus récente que ce premier.

Conclusions générales sur les *Distichoceras s.s.*

Les caractères morphologiques discriminants des diverses espèces de *Distichoceras* ont été précisés précédemment. Ils permettent de mettre en évidence trois groupes bien distincts:

- groupe I: *D. pasdejeuensis, D. albus, D.* cf. *zieteni, D. quereilhaci*
- groupe IIA et II B: *D.* gr. *bicostatum, D.* gr. *complanatoides*
- groupe IIIA et III B: *D. theobaldi*, *D. zeissi*

Dans le dernier groupe on a insisté sur le manque de matériel qui n'a pas permis de trancher définitivement sur l'appartenance des deux espèces *theobaldi* et *zeissi* à l'un des deux groupes précédents (gr. I ou II). Une analyse globale des paramètres numériques dans le genre *Distichoceras s.s.*, (fig. 71) donne cependant quelques indications à ce sujet, notamment on a pu individualiser l'espèce *zeissi* comme groupe spécifique. *D. theobaldi* serait à rapprocher du groupe I (*D. albus*) D'autre part la similarité de la costulation chez les espèces *charreaui* et *zeissi* a conduit à une comparaison intéressante des courbes de régression, (fig. 72).

- Analyse globale des variables chez *Distichoceras s.s.* :

La figure 71 regroupe les différentes courbes de régression des diverses espèces pour les paramètres H, E et O depuis 8mm jusqu'à 118mm de diamètre, c'est à dire durant toute l'ontogénèse.

Variable H:

Les courbes se répartissent selon un éventail de valeurs englobant deux termes extrêmes. Tout d'abord les groupes IIA et IIB (*D. bicostatum* et *D. complanatoides*) pour les valeurs des plus croissantes. Le point d'inflexion (correspondant à une disharmonie de croissance) se situe vers 70mm de diamètre, (fin du phragmocône). Puis les formes les moins croissantes en hauteur de tour avec *D. zeissi* (gr. IIIB), espèce à laquelle on a ajouté *Geminites charreaui* pour montrer la bonne correspondance des droites de croissance respectives. Le point d'inflexion dans ce cas, se situe vers 50mm de diamètre c'est à dire la fin du phragmocône.

Entre ces deux extrêmes on observe les courbes des espèces du groupe I (*D. pasdejeuensis* , *D. albus*) y compris *D. theobaldi* dont la courbe de régression de H est en tout point comparable à celles des diverses espèces du groupe et, ce, pour des valeurs de 42 à 118mm de diamètre. L'analyse des courbes du paramètre H montre que les *Distichoceras* se répartissent différemment au cours de l'ontogénèse après un stade juvénile commun (jusqu'à 50-60mm de diamètre). Au stade mature la répartition devient variable, (tab. 18).

Variable E : toutes les espèces de *Distichoceras* sont groupées dans un ensemble de droites régulièrement croissantes durant toute l'ontogénèse qui ne montrent aucune originalité. On peut séparer des formes épaisses, minces et moyennement épaisses dont la répartition est présentée dans le tableau 18.

Variable O : ce paramètre, comme le paramètre H, montre la même répartition des droites de croissance mais les valeurs sont ici mieux différenciées; il nous semble hautement significatif durant

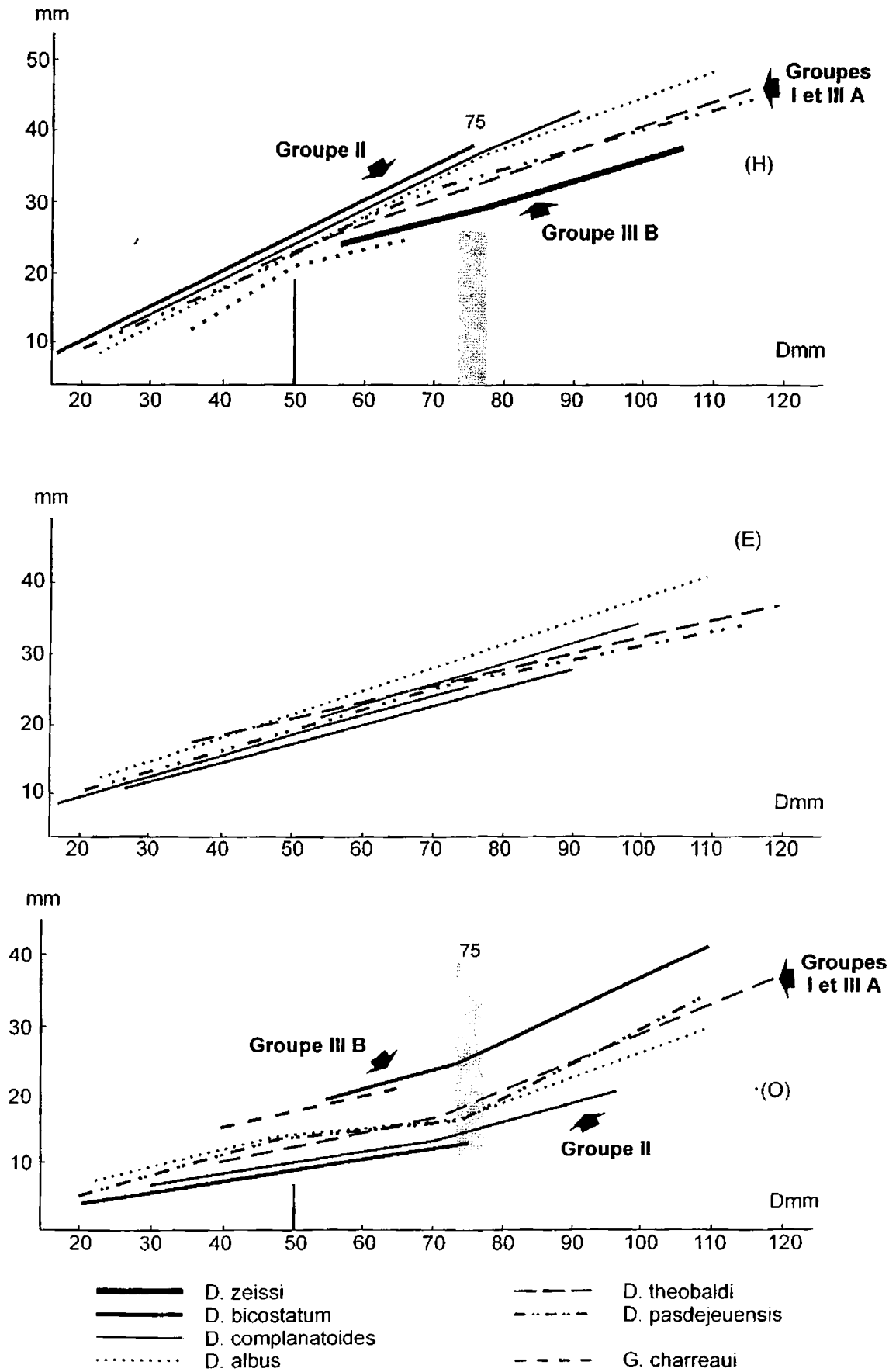


FIG. 71 Droites de croissance comparées des paramètres H, E et O par rapport au diamètre chez les *Distichoceras s. l. et Geminites charreaui.*

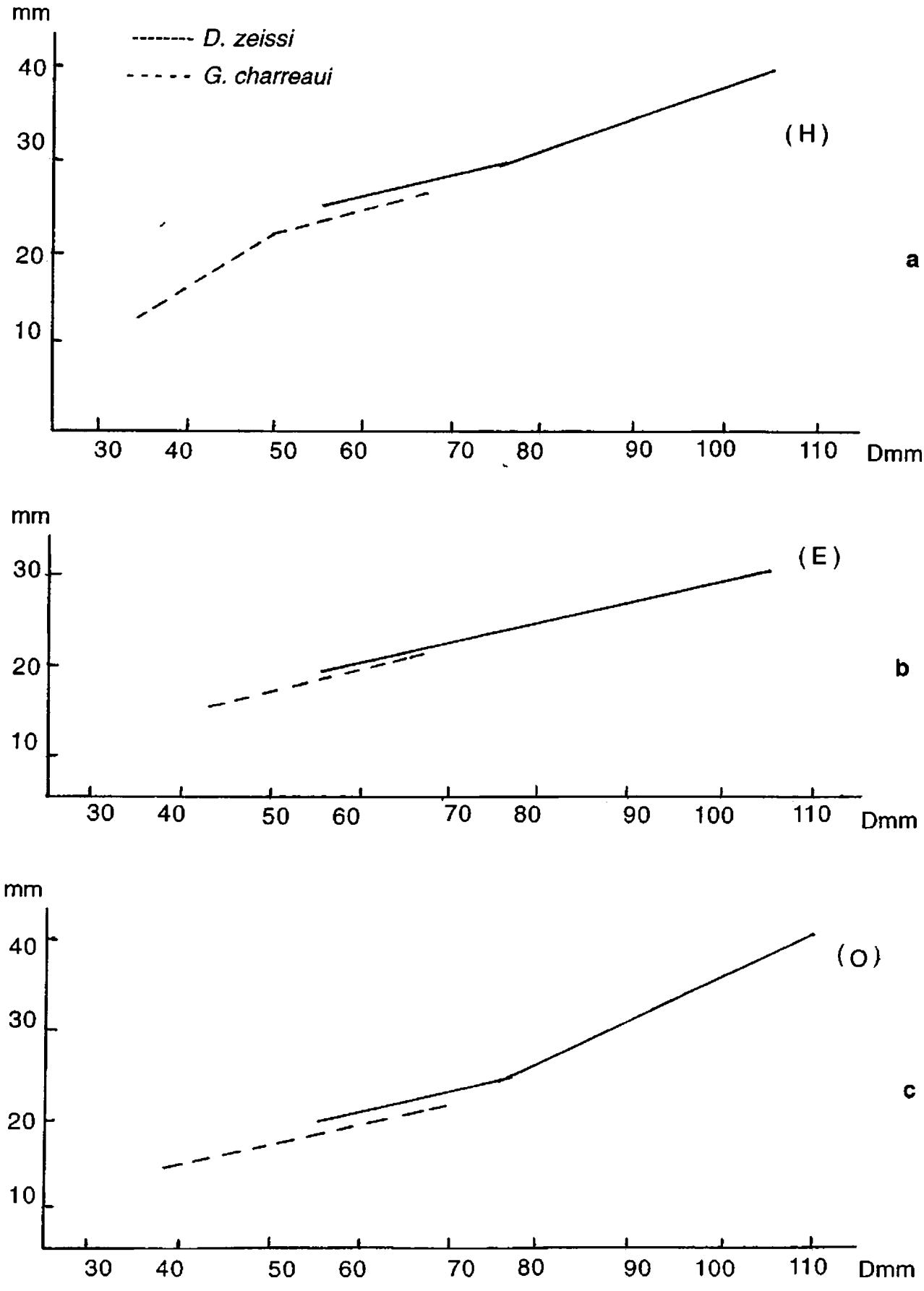


Fig. 72 Variations individuelles comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D.* gr. *zeissi* et *Geminites charreaui*

toute la croissance dans les différentes espèces. *Distichoceras zeissi* se singularise par des valeurs très élevées durant l'ontogenèse. C'est une forme très évolute qui se situe à part, formant un terme extrême évolute. Au contraire *D. bicostatum* et *D. complanatoides* (groupe II), constituent le pôle le plus involute. On notera que le point d'inflexion du stade mature chez ces dernières espèces est commun avec celui de *D. zeissi* , vers 70-75mm de diamètre, au contraire du paramètre H. Le groupe I (*D. pasdejeuensis* , etc..) est localisé entre les termes extrêmes ainsi que *D. theobaldi* (groupe IIIA). La répartition de l'enroulement des divers groupes est résumée dans le tableau 69.

- Comparaison des droites de croissance chez *Geminites charreaui* et *Distichoceras zeissi*

Distichoceras zeissi est une espèce fortement tuberculée qui semble assez originale; son type de costulation est comparable à celui de *Geminites charreaui* . Les droites de croissance de ces deux espèces sont regroupées dans la figure 72.

Paramètre H: on observe une bonne continuité des courbes (fig. 70a) bien que nous ne disposons d'aucune valeur inférieure à 55mm de diamètre chez *D. zeissi* . La courbe de *Geminites charreaui* montre un point d'inflexion à 50mm de diamètre. Il est intéressant de constater que ces deux espèces sont celles qui possèdent la plus faible croissance en hauteur de tous les *Distichoceras* en dehors de leur costulation similaire.

Paramètre E: les courbes de régression des deux espèces sont régulièrement croissantes et en parfaite continuité, (fig. 72b).

Paramètre O: on voit la bonne correspondance des courbes des deux espèces. Les courbes (fig. 72c), indiquent qu'il s'agit de formes très évolutes (les plus évolutes des *Distichoceras s.l.*) comparables en cela à *Horioceras semseyi* . Le point d'inflexion de la courbe de *D. zeissi* se situe vers 75mm de diamètre comme chez les espèces du groupe I et chez *D. theobaldi* .

Pour résumer le matériel actuel ne permet pas d'être plus affirmatif sur une liaison phylétique probable entre *Geminites charreaui* et *Distichoceras zeissi* Néanmoins on dispose de quelques éléments de comparaison tant morphologiques que dimensionnels.

Tab. 18 : Tableau récapitulatif des paramètres (H, E et O) chez ***DISTICHOCERAS*** s.l.

	Paramètre H			Paramètre E			Paramètre O		
	élevé	moyen	faible	épais	moyen	mince	faible	moyen	élevé
GROUPES IIA , IIB	+					+	+		
GROUPE I et IIIA		+			+			+	
GROUPE IIIB			+	+					+

C. Genre *HORIOCERAS* Munier-Chalmas, 1892

Espèce-type: *Horioceras baugieri* (d'Orbigny, 1847)

Diagnose: microconque de petite taille, à involution variable. Aire ventrale arrondie s'aplatissant en fin de croissance. Absence de carène médiane très marquée. Section comprimée à flancs biconvexes, ovalaire sur la loge d'habitation. Ornementation lisse avec un sillon spiral médian peu marqué. Clavi proéminents à la fin du phragmocône et au début de la loge. Apophyses spatulées sur le péristome.

La présence du genre microconque *Horioceras* a généralement été mentionnée dans les niveaux du Callovien supérieur (horizons divers des zones à Athleta et à Lamberti) depuis que Munier-Chalmas (1892) a, parmi les premiers ammonitologues, abordé le problème du dimorphisme sexuel chez les ammonites en citant , entre autres, le "couple" *Distichoceras bicostatum* (M) et *Horioceras baugieri* (m). Palframan (1967) a longuement argumenté sur ce sujet à partir de spécimens de ces deux espèces recueillis en Grande-Bretagne dans le Callovien supérieur. Cependant quelques citations d'*Horioceras* plus anciennes mais souvent peu utilisables, (descriptions insuffisantes ou bien absence plus ou moins totale de localisation stratigraphique) ont été faites pour des niveaux du Callovien moyen (Loczy, 1915, Roman, 1924 et Lemoine, 1932). Des espèces d'*Horioceras* créées par divers auteurs et très mal définies (*H. costulatum* Gérard & Contaut et *H. concinnum* Lemoine) se sont avérées être des tours juvéniles ou des fragments de *Distichoceras* . La présence du genre *Horioceras* s'est avérée constante dans le secteur d'étude depuis la limite Callovien inférieur et moyen (Baloge & Cariou, 1997a) jusqu'au dernier horizon étudié à Schroederi (XX). En particulier une faune d'*Horioceras* entièrement inédite et relativement abondante par rapport au pourcentage de Distichoceratinae microconques habituellement recueillis dans la région d'étude, a été trouvée dans le Callovien moyen (horizon XII) au Sud de Poitiers. Cependant, de par leur très petite taille en général et des aléas de la fossilisation, la fréquence des *Horioceras* reste assez faible et cette relative pauvreté en matériel nuit beaucoup à l'appréciation de la variabilité intraspécifique.

L'étude systématique des *Horioceras* montre que la différenciation spécifique à l'intérieur du genre est très peu marquée. Il est possible d'individualiser deux ensembles morphologiques, l'un basé sur la morphologie " *baugieri* " et l'autre correspondant à une forme de grande taille assez différente du groupe précédent, le groupe *semseyi* .

groupe *semseyi* : *Horioceras semseyi* (Loczy, 1915), horizon XII

groupe *baugieri* : *Horioceras* cf. *baugieri* (Orb. d'), horizon VIII;
Horioceras aff. *baugieri* (Orb. d'), horizon XII
Horioceras baugieri (Orb. d'), espèce type, horizons XV à XIX

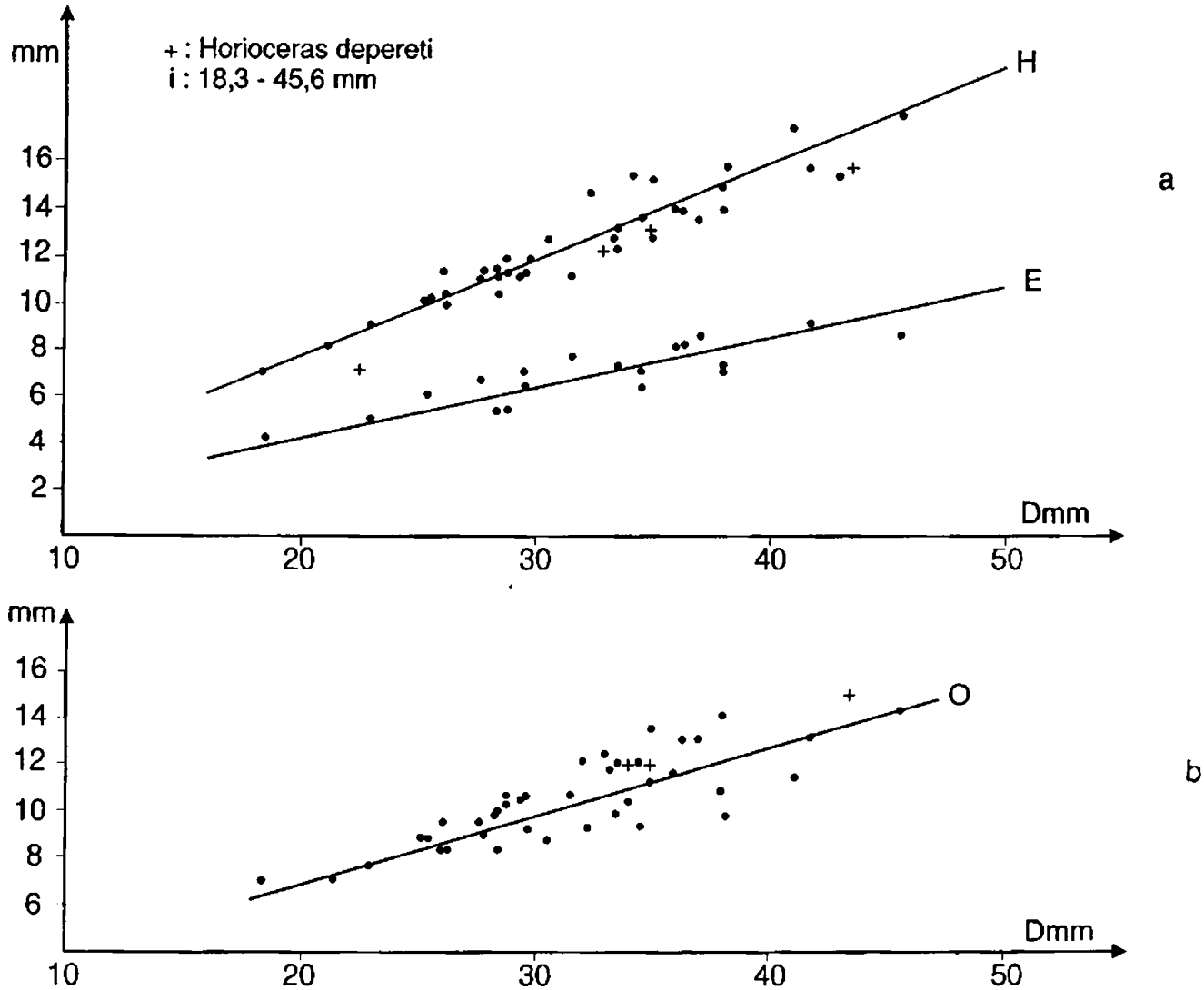


FIG. 73 Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Horioceras semseyi* (Loczy) du Centre - Ouest de la France.

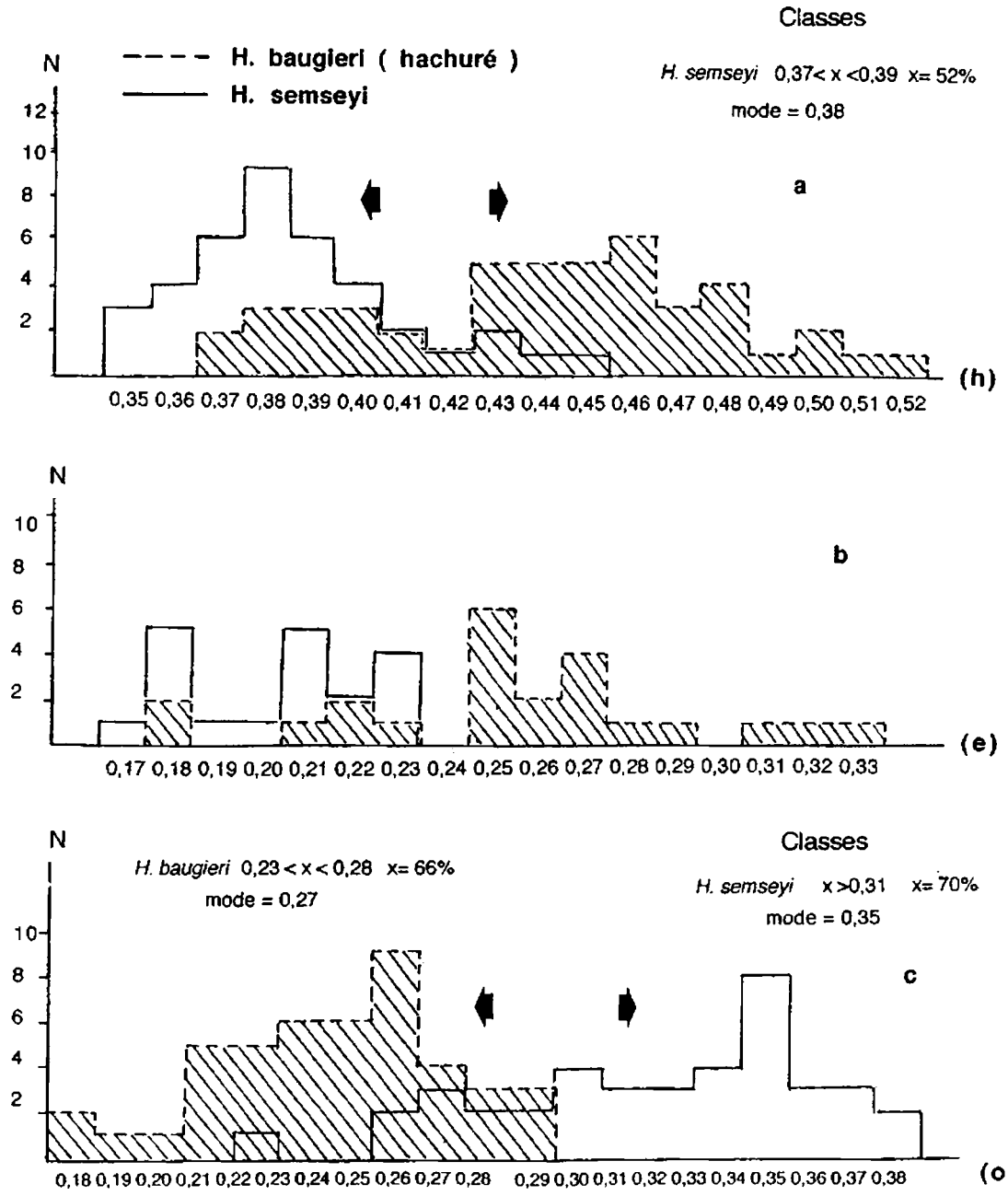


FIG. 74 Histogrammes de distribution comparés des indices (h), (e) et (o) chez *Horioceras semseyi* (Loczy) et *Horioceras baugieri* (d' Orb.).

1 *Horioceras semseyi* (Loczy, 1915)
(Pl. 4, fig. 1 à 14)

- 1915 *Oppelia* (*Bonarellia*) *Semseyi* Loczy, p.336-337, tf.III, figs 10-11.
- 1932 *Horioceras depereti* Lemoine, p.482, pl.XXIV, fig.1-8

Matériel de référence: spécimen SA/LGB/20A recueilli au Grand Breuil (Vienne); moule interne en calcaire micritique (collection Baloge).

Matériel complémentaire: 18 exemplaires souvent fragmentaires ou déformés (SA/LGB/ 22, 24, 25, 53, 55, 59, 61A, 63, 70 et SA/10b/11, 16, 18, 19; SA/11/1 et SA/NR/3 tous de la collection Baloge), dont certains (SA/LGB/30 , collection Baloge) sont complets avec leurs apophyses jugales.

Description de l'holotype: *Horioceras* de grande taille, évolute avec une section de tour très comprimée. Aire ventrale lisse sur l'ensemble de la coquille sauf au stade terminal où une très faible carène peut s'individualiser. Flanc lisse avec un sillon évanescent au milieu du flanc en fin de croissance. Clavi minces et allongés, très proéminents (certains atteignent le quart de la hauteur du tour), surtout bien développés au stade moyen de croissance. Apophyses spatulées chez les individus complets.

Tab. 19 : mesures de *Horioceras semseyi* (Loczy)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype	43	15	0,35	10	0,23	15,5	0,36	0,66	
SA/LGB/20A	38 35	13,7 12,5	0,36 0,35	7	0,18	14 13,4	0,37 0,38	0,51	10 10
SA/LGB/30	29,5	11	0,37	6,1	0,20	10,5	0,35	0,55	9
SA/LGB/22	25,4	10	0,39	5,9	0,23	8,8	0,34	0,59	
Lemoine n°3	34	12,5	0,36			12	0,35		
Lemoine n°4	43,5	15,5	0,35			15	0,34		

Description: Microconque d'assez grande taille, (le spécimen SA/11/1 dépasse 45mm de diamètre et pourrait atteindre 48,5mm); la taille moyenne est comprise entre 30 et 40mm de diamètre. Enroulement très évolute dès les tours juvéniles se fermant légèrement par la suite, ("o" varie de 0,27 à 0,38, avec un mode fréquent à 0,35), (fig. 73c, 74c et 76); 70% des valeurs de "o" sont supérieures à 0,31. La hauteur du tour possède une croissance faible et régulière, (fig.73a); elle ne s'accroit fortement qu'au niveau du stade à clavi développés avant de retrouver une valeur plus modérée . La section est particulièrement comprimée, même en tenant compte d'un aplatissement fréquent des coquilles (fig.78/18), (le rapport E/H varie de 0,45 à 0,63). A la fin de la loge d'habitation la section devient un peu plus épaisse, ovalaire, (pl.4, fig. 12 à 14), (E/H atteint 0,63). L'épaisseur, très

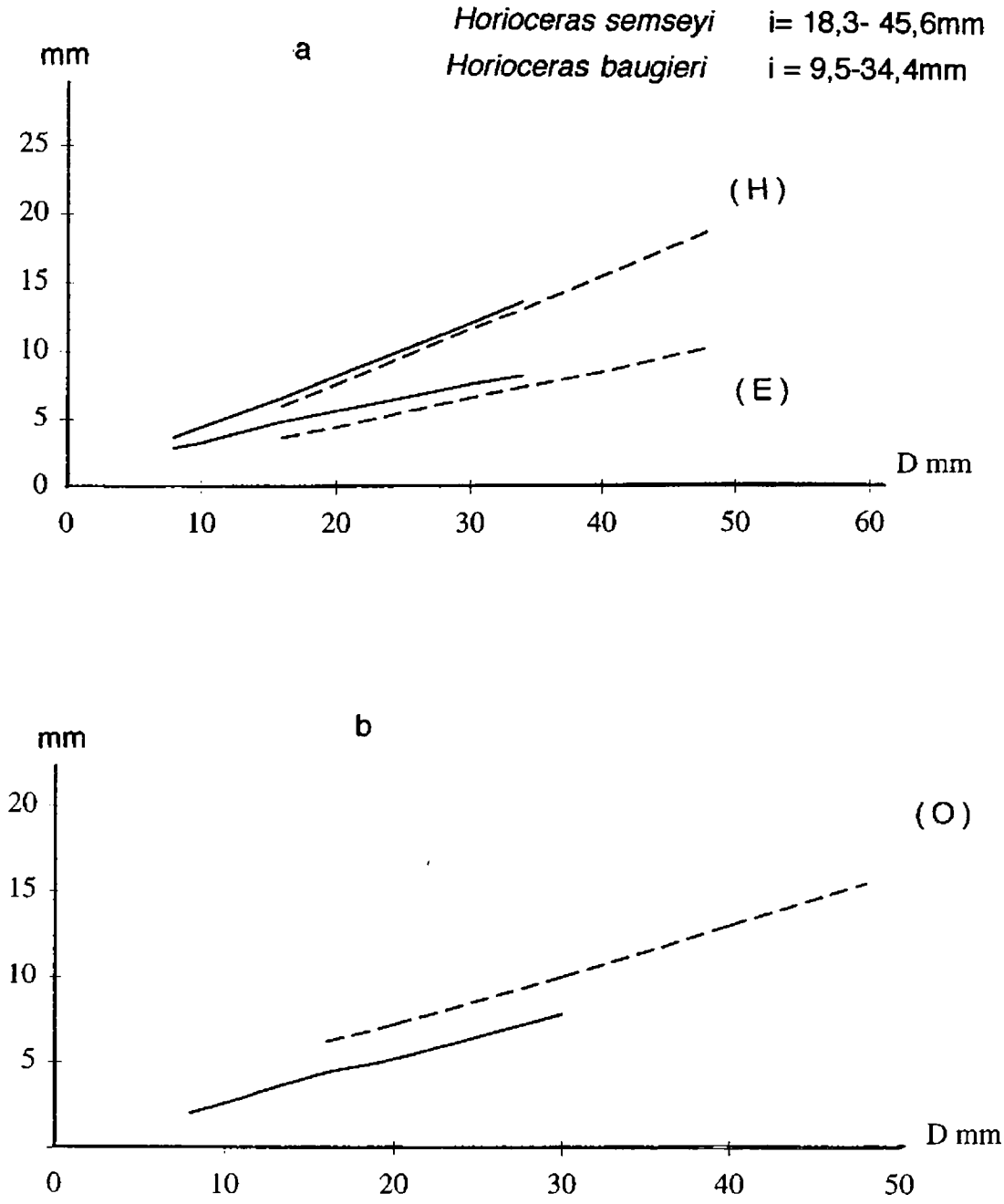


FIG. 75 Droites de croissance comparées des paramètres H, E et O par rapport au diamètre chez *Horioceras semseyi* (Loczy) et *Horioceras baugieri* (d' Orb.).

modérément croissante, (fig.73b) atteint son maximum au quart interne du flanc. Aire ventrale étroite, variable selon la croissance, légèrement arrondie jusqu'à 15mm de diamètre (stade lisse), puis devenant subtatulée avec l'apparition de clavi. Au stade à clavi marqués, vers 25mm, l'aire ventrale est sinueuse et un peu concave. Elle devient plus aplatie par la suite, vers 30mm de diamètre, ce qui correspond à la deuxième partie de la loge d'habitation et montre parfois une fine carène médiane. Le bord ombilical est toujours arrondi comme chez *H. baugieri* , (pl. 4, fig. 1 et 6) et le mur devient abrupt en fin de croissance. Ornementation lisse sur les flancs, (pl.4, fig. 8).

Les clavi latéro-ventraux alternants apparaissent chez l'espèce *semseyi* vers 15mm de diamètre; ils s'accroissent régulièrement jusqu'à 20mm où ils font place à des clavi minces, coupants et très allongés, parfois de grande taille. Les clavi atteignent facilement 20 à 25% de la hauteur du tour, (pl. 4, fig. 1-2). Les clavi de ce type sont globalement radiaux sauf les plus proéminents qui peuvent être légèrement rétroverses, (pl.4, fig. 7). L'évolution des clavi est voisine de celle des *Distichoceras* macroconques à clavi saillants comme *Distichoceras albus* ou bien *D. pasdejeuensis* . Le stade à clavi se termine brutalement vers 30-35mm de diamètre. Un sillon faible souvent peu marqué peut exister dans la deuxième moitié de la loge d'habitation, (pl.4, fig. 11). L'ouverture, lorsqu'elle est complète (pl.4 , fig. 5), montre des oreillettes spatulées rattachées au péristome par un pédoncule mince à sillon très marqué (Elmi, 1967, p.517), (text-fig. 69). La variabilité intraspécifique de cette espèce est extrêmement faible et ne porte, semble-t-il, que sur l'involution: certains individus atteignent en effet un rapport "o" élevé, jusqu'à 0,38. Les autres paramètres dimensionnels (H et E) sont par ailleurs homogènes (fig.73a-b). Une reconstruction morphologique d' *H. semseyi* est présentée figure 76.

Affinités: les *Horioceras* recueillis dans le Callovien moyen du Grand-Breuil, (horizon XII), correspondent à la fois aux groupes morphologiques *semseyi* et *baugieri* . *Horioceras semseyi* se caractérise immédiatement par sa grande taille (certains individus sont proches de 50mm de diamètre) et par son involution nettement plus forte que celle de *H. baugieri* , (fig.75c). Ses autres paramètres dimensionnels sont également différents, (fig.75a -b). La hauteur du tour croit plus lentement chez *H. semseyi* que chez *H. baugieri* à tous les stades de croissance. L'épaisseur est également significative: *H. semseyi* est globalement moins épais que *H. baugieri* , (modes les plus fréquents pour "e"= 0,18-0,21, fig.74b). Le maximum d'épaisseur est situé chez cette nouvelle espèce au quart de la hauteur du tour. La distribution des clavi est également différente; pour des *Horioceras* de taille inférieure à 15mm de diamètre, on peut considérer que chez l'espèce *baugieri* on dispose déjà d'un stade à clavi bien net (ils apparaissent chez cette espèce vers 10mm de diamètre). Chez *H. semseyi* on observe encore un stade lisse à ce diamètre. La forme des clavi est également différente: ils sont plus grêles et pointus dans l'espèce *baugieri* alors qu'ils sont plus allongés, minces et coupants chez *H. semseyi* . La disposition alternante est plus affirmée chez cette dernière espèce.

Les spécimens décrits par Lemoine sous le nom d'espèce *depereti* (n° 1 à 8, non 9 à 11) entrent parfaitement dans la variation intraspécifique d' *Horioceras semseyi* telle qu'on peut la définir avec les mensurations données par Loczy et celles du matériel du Poitou, (fig. 73a et 73c). La référence de Loczy n'est d''ailleurs pas même pas citée dans la bibliographie de Lemoine.

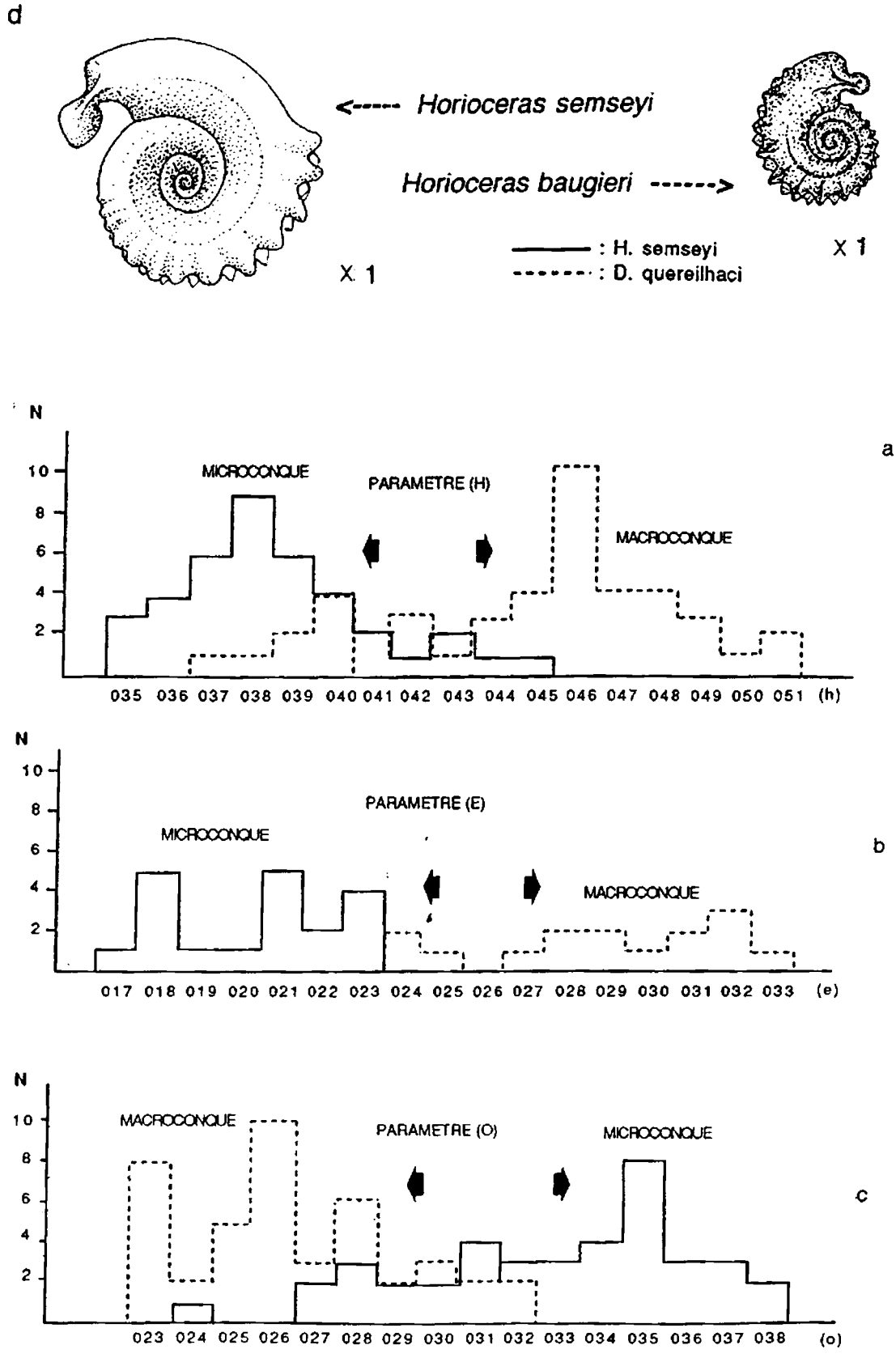


FIG. 76 Histogrammes de distribution comparés des indices (h), (e) et (o) chez *D. quereilhaci* et *Horioceras semseyi* (Loczy) ; reconstitution de *Horioceras semseyi* et *Horioceras baugieri* .

Age et distribution : *Horioceras semseyi* est relativement abondant et provient de l'horizon XII à Baylei, (banc 10b). Cette espèce est accompagnée de Distichoceratinae macroconques (*Distichoceras quereilhaci* nov.sp. et *Distichoceras* sp. (? cf. *D. concinnum* (Lemoine, 1932)). L'espèce *depereti* de cet auteur, en provenance de Chanaz, est datée du Callovien moyen et pour l'essentiel de la zone à Anceps. Un des spécimens (n°4) est associé à un *Kosmoceras jason* ce qui dans notre secteur d'étude correspondrait à l'horizon X. La citation de l' espèçe *depereti* par Gérard & Contaut (1936, p.33) dans la zone à Athleta est douteuse d'autant que Lemoine lui-même (*op.cit.*, p.487) émet des réserves sur les échantillons recueillis par lui dans des niveaux équivalents.

2 *Horioceras baugieri* (d'Orbigny, 1847)
(pl.4, fig.16)

- 1847 *Ammonites baugieri* (Orb. d'), p. 445, pl. 158, fig. 5 à 7
- 1849 *Ammonites dentatus* (Quenstedt), pl.9, fig. 6
- 1852 *Ammonites bidentatus* (Quenstedt), p. 367, pl. 28, fig. 8
- 1858 *Ammonites bidentatus* (Quenstedt), p.531, pl.70, fig. 10
- 1885-1887 *Ammonites bidentatus* (Quenstedt), p. 736, pl. 85, fig. 22
- 1914 *Oppelia (Horioceras) baugieri* Douville R., p.16, text-fig.10, pl. V, fig.17, 21a-b et 22
- 1924 ? *Distichoceras bipartitum* Roman, p. 54, pl. II, fig. 9-9a
- 1927-1933 *Horioceras baugieri* Spath, p.668, pl.125, figs. 13-14
- 1957 *Horioceras baugieri* Arkell, p. L279, fig. 327
- 1963 *Horioceras baugieri* Callomon, p.42, fig.9m
- 1963 *Horioceras baugieri* Schindlewolf, p.406, figs.229-230
- 1967 *Horioceras baugieri* Palframan, p.76, pl. 10, fig. 4 et pl.11, fig. 6
- 1990 *Horioceras* aff. *bidentatum* Groschke & Zeiss, p. 278, text-pl. 3a
- 1993 *Horioceras baugieri* Dietl, tab. 2, fig. 14
- 1994 *Horioceras baugieri* Révison critique.., p.145, fig.4a-c, 5a-b

C'est l'espèce-type fréquemment citée associée à *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) dans le Callovien supérieur. Elle a été peu détaillée sur le plan morphologique si on excepte les travaux de Palframan (1967) qui en a décrit l'ontogénèse. Le matériel restreint dont nous disposons ne permet certes pas une étude précise de la variabilité intraspécifique mais reste suffisant pour préciser certains caractères morphologiques. Une comparaison sera effectuée avec des échantillons allemands de Souabe-Franconie et de Normandie. *Horioceras dentatum* (Quenst.) est un synonyme plus récent de *H. baugieri* (d'Orbigny).

Matériel: 9 spécimens provenant des environs de Montreuil-Bellay, (MN/ 261 et 1931; QZ/D8a/111, QZ/D4/300, QZ/D6/207, RA/F2/99 (collection Baloge); F.S.P./1153 (collection Faculté des Sciences); CHR/47880A et B (collection Charreau). Tous les exemplaires sont des moules internes en calcaire à oolithes ferrugineuses ou en calcaire bioclastique.10 échantillons pyriteux de

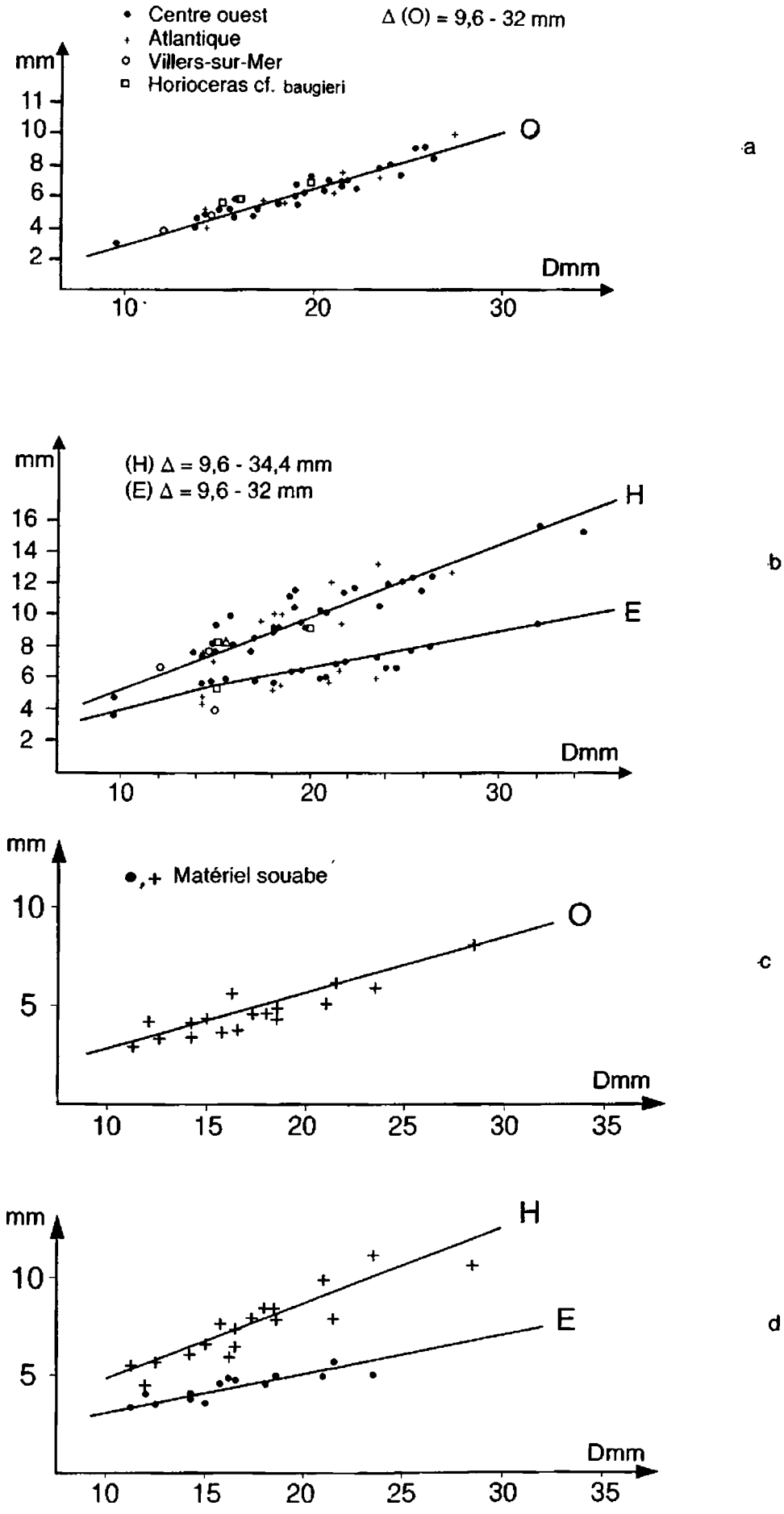


FIG. 77 Variations comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *H. baugieri* (d' Orb.) du Centre - Ouest de la France (77 a-b) et de Souabe - Franconie (77 c-d)

Souabe-Franconie (Museum de Stuttgart): PUNC/8, 9, 10, 12; ENT/1, 2a, 2b; FLE/25a, 25b. 9 exemplaires pyriteux de Normandie: D/31090, 71090, 21088, 15985, 32686, 14985, 5486, 37986, 1489. Un spécimen de Dijon (G/113/4), collection Courville.

Description de l'holotype: *Horioceras* de petite taille moyennement évolute avec une section de tour aplatie à flancs légèrement convexes. Aire ventrale étroite globalement lisse ou présentant une carène très fine au début du stade à clavi. Flancs lisse avec un sillon plus ou moins net près de l'ouverture. Clavi petits et pointus, radiaux bien développés à la fin du phragmocône et au début de la loge. Apophyses spatulées chez les individus complets.

Tab. 20 : mesures de *Horiocers baugieri*

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
Holotype, fig.4a.c	15,5	7	0,45	5	0,32	4,2	0,27	0,71	16
fig.5a.b	9,5	4	0,42	3	0,31	2,5	0,26	0,75	
QZ/D8/111	24,5	10,1	0,41	5,5	0,22	6	0,24	0,55	
Poitou	22,2	9,9	0,44			5,2	0,23		10
MN/1931	25,3	10,3	0,40	6,5	0,25	7,5	0,29	0,63	3
Poitou	19,4	8,1	0,41	5,4	0,27	5,2	0,27	0,66	8 ou 9
PUN/8 Souabe	27,4	10,7	0,39			8,2	0,29		
PUN/9 Souabe	21,5	8	0,37	5,5	0,25	6,3	0,29	0,68	
PUN/12 Souabe	14,2	6,3	0,44	3,8	0,26	3,4	0,24	0,60	
ENT/1 Souabe	11,3	5,6	0,49	3,3	0,29	3	0,26	0,56	
D/37986 Normandie	16,2	7,5	0,46			4,6	0,28		10
D/5486 Normandie	13,8	6,4	0,46			3,4	0,24		10
D/31090 Normandie	7,8	3,4	0,43	2,5	0,32	2,1	0,27		

Description: microconque de petite taille, la taille varie de 15 à 34mm de diamètre avec un mode fréquent à 25mm. La coquille est cloisonnée jusqu'à 15-20mm de diamètre. On note que l'enroulement est moyennement évolute, "o" varie de 0,23 à 0,29, (fig.77c). La hauteur du tour est plus élevée chez les tours juvéniles puis dans le stade à clavi proéminents elle devient modérément croissante, (fig.77a) en fin de croissance. La section du tour est moyennement comprimée avec des flancs légèrement convexes dans les tours jeunes (fig. 78/19), (E/H varie de 0,62 à 0,75). La section, modérément croissante, (fig.77b), est un peu plus épaisse et ovalaire près du péristome. L'épaisseur maximum se situe au tiers interne du flanc. Aire ventrale étroite variant selon la croissance et pouvant montrer une fine carène au début du stade à clavi (Révision critique,1994, p.149). L'aire ventrale est lisse et arrondie jusque vers 10mm de diamètre, puis elle prend une allure subtabulée avec l'apparition des clavi. Elle redevient arrondie en fin de croissance dans la deuxième moitié de la loge d'habitation et près du péristome. Mur ombilical arrondi bien marqué. Ornementation lisse sur les flancs. Les clavi apparaissent en général vers 8-10mm de diamètre, puis se renforcent régulièrement jusqu'à 15mm; ils disparaissent rapidement au début de la loge vers 17-20mm de diamètre (2 ou 3 clavi seulement en

début de loge). Les clavi ont une forme différente de ceux de *H. semseyi* ; ils sont de petite taille, radiaux et pointus. L'évolution des clavi suit la même ontogénèse que chez cette dernière espèce.

Un sillon spiral à mi-flanc, très faible, apparait dès 9mm de diamètre mais reste très faiblement marqué en général; il peut être souligné près du péristome par une dépression latéro-distale (Elmi, 1967, p.517). L'ouverture, lorsqu'elle est complète, montre des oreillettes spatulées rattachées à la coquille par un grêle pédoncule; sur nos échantillons les spatules n'ont pas été observées, (pl.4, fig. 16).

La variabilité intraspécifique est extrêment faible si on s'en tient strictement aux paramètres dimensionnels, (fig.77a-c); dans les figures 14-16 les trois courbes sont très gaussiennes. Le paramètre le plus variable reste la hauteur du tour. L'épaisseur et surtout l'ombilic sont remarquablement homogènes. On a comparé les *Horioceras baugieri* de l'Ouest de la France à un matériel allemand de Souabe-Franconie, puis au matériel cité par Palframan en Grande-Bretagne ainsi qu'à du matériel originaire de Normandie.

Matériel allemand: il n'y a pas de différences morphologiques entre les deux matériel français et allemand. Les clavi des *Horioceras baugieri* de Souabe-Franconie sont assez petits et pointus. Chez les formes françaises ils sont un peu plus gros, allongés et légèrement arqués vers l'arrière à la fin du phragmocône. Bien que correspondant à un environnement sédimentaire différent, peut être un peu plus profond, ce matériel s'intègre parfaitement aux paramètres dimensionnels français, (fig. 74a-c), (fig.77a-b).Les courbes de régression de H et E sont tout à fait comparables; tout au plus on pourrait considérer les formes allemandes comme un peu plus minces. La courbe de régression de l'ombilic coïncide parfaitement. Ces différentes mesures illustrent bien la stabilité morphologique de l'espèce (phénomène de stase).

Matériel anglais et normand : aucune différence morphologique, même minime n'a pu être mise en évidence chez ces formes. Les paramètres H et O sont quasiment identiques aux formes de l'Ouest de la France. Comme pour les formes allemandes ce dernier matériel reste un peu plus mince par rapport aux formes françaises.

Pour résumer on ne peut pas envisager une différenciation géographique de l'espèce dans l'ensemble du matériel étudié. L'étude attentive des paramètres dimensionnels confirme la faiblesse de la variabilité intraspécifique chez *Horioceras baugieri* comme c'est le cas souvent chez les formes microconques.

Affinités: *Horioceras baugieri* se différencie facilement de *H. semseyi* (Loczy) par sa taille beaucoup plus petite et son involution un peu plus faible. (mode le plus fréquent 0,27 contre 0,35 pour *H. semseyi* , fig. 74c). Les clavi sont aussi différents entre les deux espèces: ceux de *H. semseyi* sont plus allongés et plus épais que chez *H. baugieri* , (fig. 76). La forme type *baugieri* est très proche des formes affines comme *H.* cf. *baugieri* et *H.* aff. *baugieri* qui ne s'en séparent que par de très légères différences. *H.* cf. *baugieri* est un peu plus évolute et son nombre de clavi est peu élevé. *H.* aff. *baugieri* est moyennement évolute (fig. 74c) avec un nombre de clavi un peu plus élevé.

Age et distribution stratigraphique: la livrée *baugieri* apparait à la limite Callovien inférieur-

moyen et se poursuit jusqu'au Callovien supérieur (zone à Lamberti). On a distingué dans le groupe morphologique *baugieri* trois ensembles: *Horioceras* cf. *baugieri* (d'Orb.) qui provient de l' horizon VIII, à Bannense (base du Callovien moyen) des Maisons Blanches au Sud de Poitiers et *Horioceras* aff. *baugieri* (d'Orb.) qui vient de l'horizon XII, à Baylei du Grand Breuil au Sud de Poitiers. Dans le secteur d'étude, la forme-type semble localisée dans le Callovien supérieur (zone à Athleta et base de la zone à Lamberti). Elle se montre relativement abondante dans l'horizon à Collotiformis dans le Centre-Ouest de la France. En Allemagne, Suisse et en Angleterre, Normandie, l'espèce est généralement citée dans la partie inférieure de la zone à Lamberti, (sous-zone à Henrici). Gérard & Contaut la signale dans leur sous-zone "B", *i.e.* la sous-zone à Collotiformis.

3 *Horioceras* aff. *baugieri* (d'Orb.)

Matériel: 3 exemplaires (SA/LGB/54 et 70, collection Baloge) provenant du niveau repère à Distichoceratinae de la carrière du Grand Breuil, près de Lusignan. Moules internes en calcite micritique souvent déformés.

Tab. 21 : mesures de *Horioceras* aff. *baugieri* (d'Orb.)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
SA/LGB/7B/2	25,8	9,6	0,37			7,4	0,28		8
	17,9	7,5	0,42			4,6	0,25		10

Description et affinités: l'état de conservation est médiocre; la morphologie de ces formes est très proche de celle des *Horioceras baugieri* du Callovien supérieur. C'est un transiant moyennement évolute (fig.74c) à nombreux clavi (une dizaine vers 18mm de diamètre) qui occupe une position intermédiaire entre *Horioceras baugieri* , la forme-type, et la forme affine ancestrale *H.* cf. *baugieri*. Ces exemplaires sont de toute façon différents de *Horioceras semseyi* qui est une forme contemporaine.

Age et répartition stratigraphique: Callovien moyen, sous-zone à Baylei, horizon XII à Baylei, (banc 10b) associé à *H. semseyi* et *D. quereilhaci* .

4 *Horioceras* cf. *baugieri* (d'Orb.)
(Pl.4, fig.17-18)

- 1997 *Horioceras* aff. *baugieri* (d'Orb.), Baloge & Cariou, fig.13-14

Matériel: VIL/1, spécimen unique (collection Villier) provenant des Maisons Blanches, (Deux-Sèvres) sur la bordure nord du Bassin aquitain; moule interne en calcaire micritique du sommet du Callovien inférieur.

Tab. 22 : mesures de *Horioceras* cf. *baugieri* (d'Orb.)

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	Nc
VIL/1	19,8	7,7	0,38			6	0,30		4-5
	18	7,7	0,42			5,1	0,28		6
	15,8	6,9	0,43			4,8	0,30		7
	14,9	6,9	0,46	4,5	0,30	4,3	0,28	0,65	8

Description: Microconque de petite taille (le diamètre conservé est de 19,8mm, le diamètre maximum excède de peu 20mm) avec la loge d'habitation. L'échantillon est cloisonné jusqu'à 17mm de diamètre. Section du tour comprimé avec des flancs biconvexes. Le spécimen est moyennement évolute ((o) varie de 0,28 à 0,30), (fig. 77c), comparable à l'espèce *baugieri* La hauteur du tour est faiblement croissante et diminue en fin de croissance (fig. 77a). L'épaisseur est assez forte pour le diamètre considéré (fig. 77b), ((e) = 0,30); le maximum d'épaisseur est situé au tiers interne du flanc. L'aire ventrale est sous-cavée. Le mur ombilical n'est pas très élevé et plonge doucement vers l'ombilic. Tours internes lisses jusqu'à 10mm de diamètre; le stade à clavi apparait au même diamètre, (pl.4, fig. 17). Les clavi sont tout d'abord petits, pointus et parallèles au plan de symétrie; vers 11,5mm de diamètre ils croissent en largeur et en taille. Sur le phragmocône et au début de la loge ils sont toujours pointus, d'aspect sub-triangulaire mais avec une disposition oblique. Dans la deuxième partie de la loge d'habitation, ils disparaissent vers 18mm de diamètre et l'aire ventrale, de forme arrondie, est devenue complètement lisse. Ouverture montrant partiellement la constriction péristoméale.

Affinités: le spécimen VIL/1 fait partieprobablement du genre *Horioceras* qui est la forme microconque des *Distichoceras*. On note que ses caractères morphologiques et ses paramètres dimensionnels sont très voisins de ceux d' *Horioceras baugieri* (d' Orb.), (fig. 77a-c). Parmi les paramètres la hauteur de tour est modérément croissante et l'épaisseur est un peu plus forte que chez *H. semseyi* . C'est la valeur de l'ombilic qui apparait élevée chez *H.* cf. *baugieri* , moins toutefois que chez *Horioceras semseyi* (Loczy), (fig.74c). Le spécimen étant unique il convient d'émettre des réserves sur une appartenance indubitable au genre *Horioceras* en cas d'une possible convergence.

Age et distribution: cet *Horioceras* a été trouvé associé à *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *posterium* Zeiss, 1959 et *Indosphinctes* sp.. En conséquence il appartient aux horizons à Kiliani et à Bannense *i.e.* le sommet du Callovien inférieur ou la base du Callovien moyen (Cariou, 1980). C'est le plus ancien *Horioceras* connu actuellement et la découverte d'un tel échantillon revêt une grande importance sur le plan phylétique. L'émergence de la sous-famille des Distichoceratinae est ainsi confirmée à la limite du Callovien inférieur et moyen avec les deux formes macroconque et micrconque. Les *Distichoceras* les plus anciens actuellement connus ont été trouvés dans l'horizon à Baylei (XII) c'est à dire dans le Callovien moyen. De fait cet *Horioceras* ne pourrait correspondre, dans l'état actuel des connaissances, qu'à une forme microconque de *Geminites* (Distichoceratinae macroconque). Rappelons qu'à la limite du Callovien inférieur et moyen, l'espèce *Geminites janus primus* est déjà présente.

Conclusions à létude des microconques Horioceras et le problème du dimorphisme:

Les Distichoceratinae ont été choisis depuis longtemps pour illustrer la notion de dimorphisme sexuel, (Munier-Chalmas, 1892 ; Makowski, 1962 et Callomon, 1963). Le dimorphisme de l'espèce *bicostatum* a été détaillé par Palframan (1967) qui a pu bénéficier d'un matériel favorable pour ce genre d'étude. Cet auteur a défini de manière précise un couple standard *Distichoceras bicostatum* (M) et (m) d'âge Callovien supérieur. Or les données actuelles fournies par le matériel de l'Ouest de le France montrent que la morphologie microconque *baugieri* est déjà réalisée à la limite Callovien inférieur - moyen et qu'on ne peut apparier les deux dimorphes sur le seul critère morphologique. Des études à venir basées sur un nouveau matériel, préciseront la morphologie et les paramètres dimensionnels du genre *Horioceras* . On pourra également montrer que ce dernier genre est pratiquement en état de stase durant le Callovien moyen et supérieur et que l'un des problèmes à résoudre sera surtout de définir l'appartenance respective des deux espèces d' *Horioceras* aux sous-genres *Geminites* et *Distichoceras* . Les données les plus précises obtenues dans ce travail concernent la coexistence de deux dimorphes sexuels dans le banc 10b de la coupe du Grand Breuil (SA). On y relève la présence simultanée de *Distichoceras quereilhaci* nov.sp. et de *Horioceras semseyi* en échantillons suffisamment nombreux pour être assimilés à une véritable population. Les caractères dimensionnels montrent la différenciation en deux groupes distincts , (fig. 76) notamment l'épaisseur mais aussi les autres paramètres autocorrélés H et O. Leur attribution sexuelle respective ne semble faire aucun doute. Le rapport de taille est assez inhabituel entre les deux formes (R= 1,3), par rapport à celui constaté chez le "couple" *D. gr. bicostatum/ H. baugieri* qui est beaucoup plus élevé, (R= 3,5). La présence éventuelle d'un possible autre macroconque (*Distichoceras* sp. (cf. *D. concinnum* ?) ne permet pas une assimilation totale comme paire dimorphique.

IV-3 Allure de la section chez les Distichoceratinae

L'allure de la section a été définie au fur et à mesure de la description des espèces de Distichoceratinae. Nous donnons un tableau récapitulatif et l'illustration des diverses sections, (figure 78).

Espèce	forme variable	forme trapézoidale	forme biconvexe
Chanasia hartmanni	comprimée		
G. janus primus	comprimée		
G. janus intermedius	convexe, aplatie		
G. janus janus	ogivale élancée		
G. janus maximus	ogivale épaisse		
G. charreaui	incurvée et ogivale		
D. quereilhaci		subtrapézoidale	
D. zeissi		trapézoïdale épaisse	
D. cf. pasdejeuensis		trapézoïdale épaisse	
D. pasdejeuensis (+ *D. zieteni*)		trapézoïdale aplatie	
D. albus (+ *D. theobaldi*)		trapézoïdale ovale	
D. bicostatum			biconvexe, aplatie
Livrée *nodulosum*			biconvexe, épaisse
D. complanatoides			discoidale tronquée
H. baugieri			convexe aplatie
H. semseyi			convexe aplatie

Les sections correspondent à des individus avec loge et sont prises à la fin du phragmocône

Légende de la figure 78:

GEMINITES:

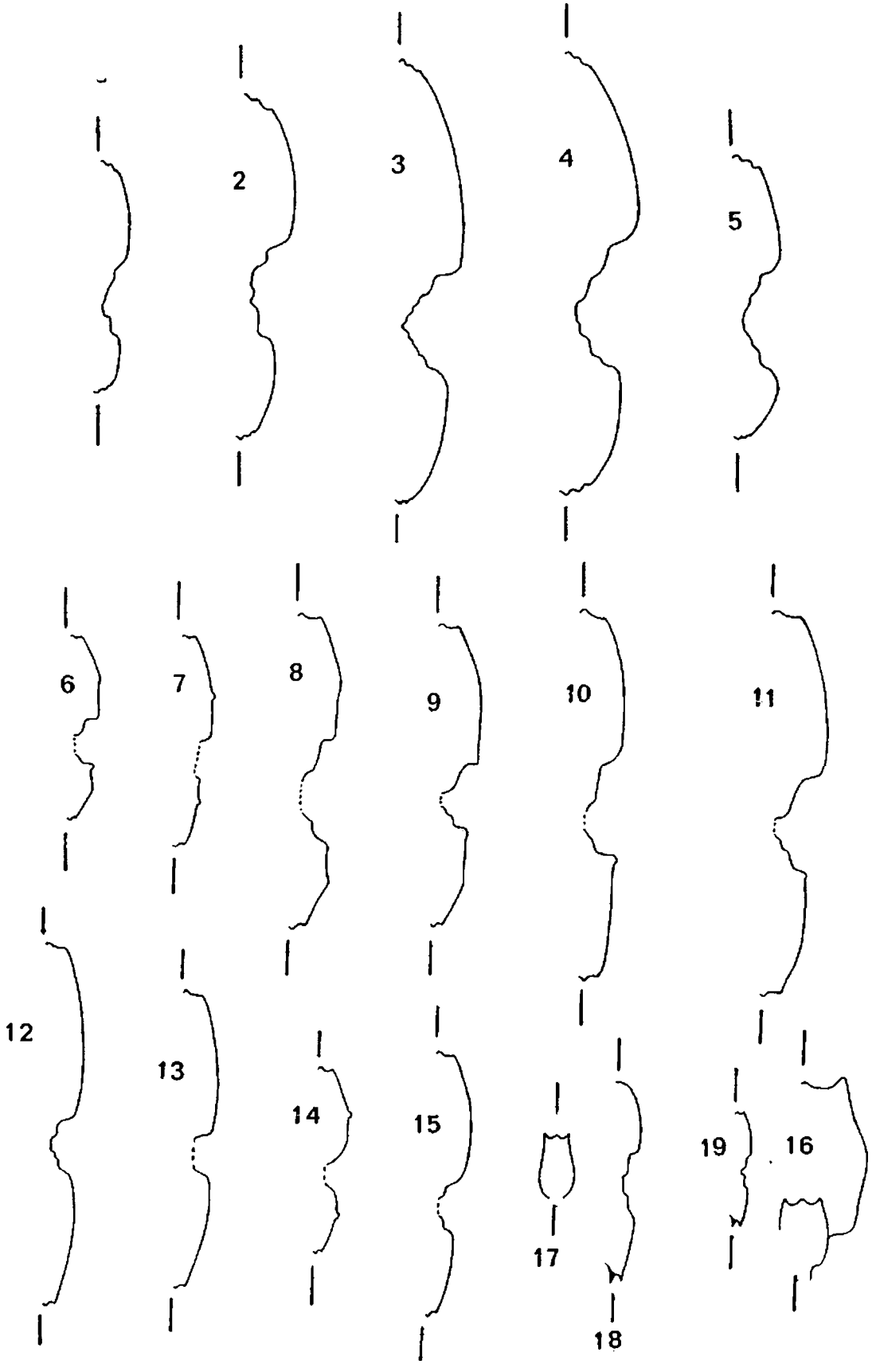
1: *G.janus primus* (D=55mm, holotype); 2: *G.janus intermedius* (D= 82mm, holotype); 3: *G.janus janus* (D=100mm, LM/15); 4: *G.janus maximus* (D=102mm, holotype); 5: *G. charreaui* (D=64mm, holotype)

DISTICHOCERAS:

6: *D.* aff. *pasdejeuensis* (D=43mm, RL/2); 7: *D. quereilhaci* (D=51mm, SA/50); 8: *D. zeissi* (D=79mm, RY/I/P94/1); 9: *D. pasdejeuensis* (D=71mm, CHR/47698); 10: *D. pasdejeuensis* (D=90mm, MN/589); 11: *D. albus* (D=91mm, holotype); 12: *D. complanatoides* 3 (D=89mm, SX/9); 13: *D. complanatoides* 1 (D=71mm, RM/1); 14: *D. bicostatum nodulosum* (D=48mm, MN/500); 15: *D. bicostatum bicostatum* (D=76mm, RY/234); 16: *D.* cf. *zeissi* (FSP/101)

HORIOCERAS:

17: *Horioceras sp.* (*in* Jeannet, fig. 90); 18: *Horioceras semseyi* (D=47mm, SA/40); 19: *Horioceras baugieri* (D=25mm, SA/40)



Geminites : fig. 1 à 5 ; *Distichoceras* : fig. 6 à 16 ; *Horioceras* : fig. 17 à 19
Grossissement x 0,66

Fig. 78 Allure de la section chez les Distichoceratinae

IV/3 ETUDE DES SUTURES CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

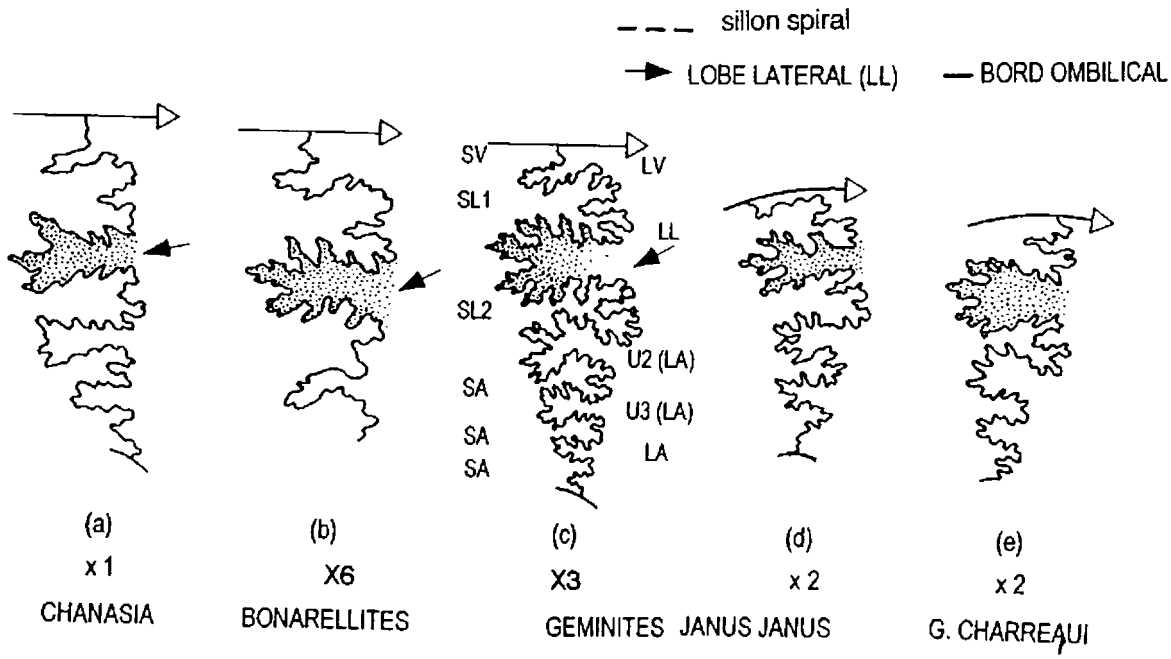
Généralités:

Les sutures des Distichoceratinae ont été décrites depuis longtemps; les premières illustrations (d'Orbigny, 1842-1851 ; Quenstedt, 1885-1887 et Douvillé, 1914) traitent du macroconque de l'espèce *bicostatum* et de la forme microconque associée *baugieri* . D'autres descriptions relatives à des formes nouvelles de Distichoceratinae ont été faites par la suite (Gérard & Contaut, 1936 ; Théobald, 1958). Dans le travail très complet sur l'ontogénèse et le dimorphisme sexuel de Palframan (1967) une analyse poussée des lignes de sutures cloisonnaires cloisonnaires (en particulier depuis le stade népionique) a été faite sur le "couple " dimorphique *bicostatum / baugieri* . Pour résumer l'analyse des auteurs précités a été avant tout descriptive ou relative à l'ontogenèse du groupe le plus récent des Distichoceratinae (*D. bicostatum*); aucune approche de l'évolution des sutures n'avait été effectuée.

Le matériel de l'Ouest de la France se prête assez mal à l'étude des lignes de sutures cloisonnaires pour deux raisons principales. Tout d'abord il provient de calcaires plus ou moins compacts où l'extraction des fossiles n'est pas aisée (la gangue est parfois plus dure que les fossiles), ensuite ces derniers peuvent être recouverts d'un pseudotest en calcite sparitique, (cas des échantillons de la sous-zone à Trezeense). En raison d'une préservation souvent médiocre des lignes cloisonnaires sur nos échantillons (diagenèse importante) nous avons largement utilisé les figurations des auteurs. Le matériel anglais, normand et allemand provient principalement de marnes bleues pyriteuses, milieu nettement plus favorable où les sutures sont généralement bien conservées . La nomenclature adoptée est celle des auteurs ayant travaillé soit sur des groupes voisins (Hecticoceratinae Elmi, 1967) soit autres (Tintant, 1963; Cariou, 1980; Marchand, 1986 & Bonnot, 1995) avec quelques modifications mineures dues à la spécificité des Distichoceratinae (grande importance du lobe latéral). Elle correspond aux définitions de Schindewolf (1963, 1966). On distingue du bord externe à la suture ombilicale (Figures 6 et 79-81), les éléments de la ligne cloisonnaire qui est globalement radiale:

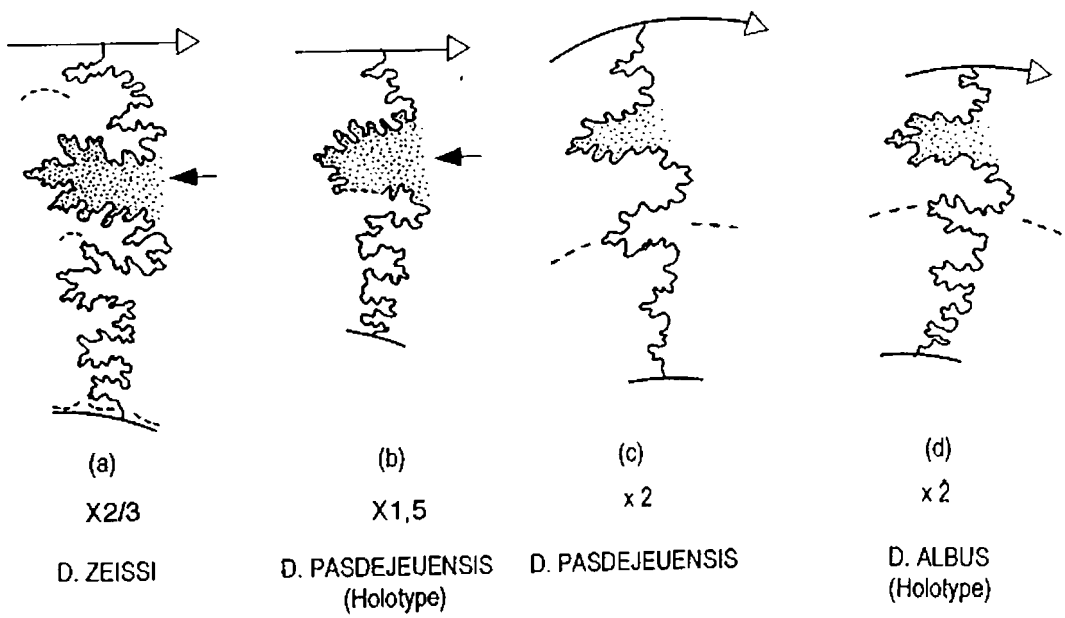
- Lobe externe (ventral) ou E
- Lobe latéral (LL) ou (L)
- Lobe ombilical (U 1) avec les lobes auxiliaires U2 et U3
- Première selle latérale (S1)
- Deuxième selle latérale (S2)
- Selles auxiliaires (SA)

Les sutures des *Distichoceras* sont relativement uniformes mais sont assez différentes de celles des *Geminites*. En raison de la diversité des lignes cloisonnaires dans la sous-famille (3 types différents ont été recensés), les descriptions de ces derniers seront donnés au fur et à mesure dans l'ordre chronologique d'apparition. Les sutures du groupe II (*D. bicostatum*) sont très bien connues (Douvillé, 1914 et Palframan, 1967) et notre matériel n'apporte aucune précision supplémentaire sur la question. L'évolution du lobe latéral (LL) est hautement significative (notamment du point de vue évolutif) et une grande attention a été accordée à cet élément sutural.



a: *Chanasia hartmanni* (d'Orb.) *in* Roman, 1938 ; **b**: *Bonarellites maillardi* Elmi, X6 à D= 50-55mm (*in* Elmi, 1967); **c**: *Geminites janus* (Zeiss), holotype, X3, (= *Hect. bipartitum* , in Tsytovitch, 1911); **d**: *Geminites janus janus*, LM/15, à D= 58mm ; **e**: *Geminites charreaui* , CHR/101, X2 à D= 57mm

Fig.79 Lignes cloisonnaires chez *GEMINITES* , *CHANASIA* et *BONARELLITES*



a: *Distichoceras zeissi* Theo., holotype X2,3 , D=70-75mm, (*in* Théobald, 1958); b: *Distichoceras pasdejeuensis* holotype, X1,5 , D= 60mm (*in* Gér. & Cont., 1936); c: *Distichoceras pasdejeuensis* MN/589, X2, D=66mm ; d: *Distichoceras albus* , holotype, X2, D=56mm

Fig. 80 Lignes cloisonnaires chez les *Distichoceras* gr. I (*D. pasdejeuensis*)

Les lignes de suture chez le sous-genre *Geminites* :

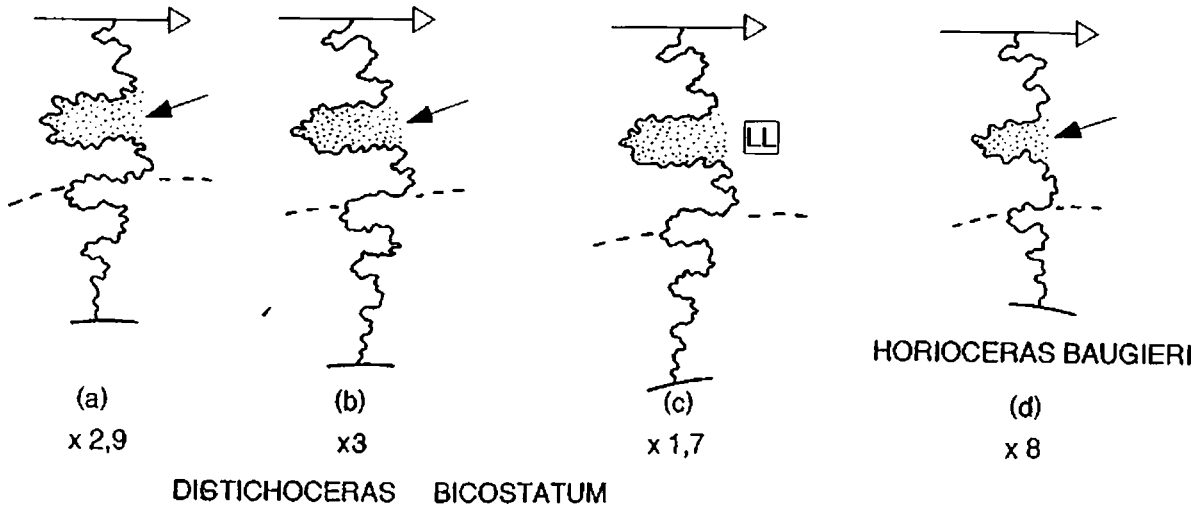
L'allure des sutures est illustrée sur la figure 79; on y a ajouté pour comparaison une ligne cloisonnaire de *Bonarellites* (*B. maillardi*), (79b) à une suture de *Chanasia* (*C. hartmanni*), (79a). Ces Hecticoceratinae présentent des différences sur le plan sutural mais montrent toujours un lobe latéral pincé à la base et une forte trifurcation à son extrémité. Les lobules accessoires des selles SL1 et SL2 sont profonds et partagent ces dernières en sattules d'inégale largeur. Ces divers caractères se trouvent sur l'holotype de *G. janus* (c). Chez cette espèce on constate que LL est très symétrique, assez peu pincé à la base; l'extrémité du lobe a tendance à s'élargir et à perdre la trifurcation. L'incision est profonde sur tous les éléments suturaux, donnant une allure polydigitée à la suture. Cette disposition est évidemment très différente de celle des derniers Distichoceratinae comme *D. bicostatum* . La suture de l'échantillon de l'Ouest de la France (d) est très voisine de celle de l'holotype de *G. janus janus* mais en diffère par de faibles détails, notamment l'incision qui est plus faible. On pourrait envisager un léger décalage chronologique entre les deux matériels dans la mesure où l'âge de l'holotype n'est pas connu avec précision. Par son incision un peu plus faible et son lobe latéral plus massif *Geminites charreaui* se distingue de *G. janus* sur le plan sutural . Chez les *Geminites* SL2 est légèrement plus élevé par rapport à SL1 ; Douvillé note (*op.cit.*, p.24) que cette disposition est caractéristique des Oppeliinae. L'espèce "*Oppelia* " *superba* (Waagen, 1869) du Callovien inférieur a été parfois comparée aux *Distichoceras* en raison de ses côtes externes géminées (Tsytovitch, 1911 ; Spath, 1928 et Baloge & Cariou, 1993). Sa suture très incisée et l'allure prédominante de SL2 l'éloigne de ce dernier genre et le rapproche des Oppelliidae.

Les lignes de suture chez *Distichoceras* gr. I (*D.pasdejeuensis*):

Les sutures chez ce groupe se caractérisent (Fig. 80) par un lobe latéral massif non pincé à sa base mais avec une incision des éléments suturaux encore forte (mais leur nombre diminue). Il s'agit d'un groupe intermédiaire entre les *Geminites* et les *Distichoceras* du groupe *bicostatum* sur le plan sutural . La figuration de Théobald (80a) à propos de *D. zeissi* est très significative; le lobe latéral de cette espèce est incisé et la trifurcation terminale est encore bien marquée à la différence de *D. bicostatum* . On notera l'importance des lobules accessoires de SL1 et de SL2, (encore présents chez *D. zeissi*) , mais qui vont se réduire chez les espèces plus récentes comme *D. pasdejeuensis* ou *D. albus* , (80b-d). Chez ces deux dernières espèces on note un affaiblissement de l'incision et de la trifurcation (80a-d) du lobe latéral. La suture de l'holotype de *D. pasdejeuensis* (*in* Gérard & Contaut, 1936) n'est pas satisfaisante. La ligne cloisonnaire du groupe *pasdejeuensis* évolue vers la ligne de suture simplifiée du groupe *bicostatum* ; morphologiquement elle est intermédiaire entre celle des *Geminites* et de *D.* gr. *bicostatum* .

Les lignes de suture chez *Distichoceras* gr. II (*D. bicostatum*):

Ce sont les sutures les mieux connues dans la sous-famille, (Fig. 81, a-c). Les premiers auteurs ont noté que les selles sont hautes, étroites et symétriques, d'allure carrée à leur extrémité (Douvillé, 1914). La base du lobe latéral n'est pas pincée et la trifurcation terminale n'est qu'esquissée par rapport à celle de *Geminites* . L'incision est toujours présente mais superficielle. Tous les éléments



a:*Distichoceras bicostatum* X2,9 à D= 26,5mm, (Fig.8W *in* Palframan, 1967); **b**: *Distichoceras bicostatum* , X3 (?) à D= 20-25mm, (Fig. 148 *in* Roman, 1938); **c**: *Distichoceras bicostatum* X1,7 juvénile , (Fig.22 *in* Douvillé, 1914); **d**: *Horioceras baugieri* X8 à D= 10-15mm (Fig.21 *in* Douvillé, 1914); **e**: *Distichoceras bicostatum* X2,5 à D= 38,2mm, (Fig.9B *in* Palframan, 1967); **f**: *Horioceras baugieri* X10 à D= 9,2mm, (Fig.10A *in* Palframan, 1967); **g**: *Distichoceras bicostatum* X4, (Fig. 82 *in* Jeannet, 1951); **h**: *Distichoceras nodulosum* X4, (Fig. 84 *in* Jeannet, 1951); **i**: *Distichoceras complanatoides* X3 à D= 32mm (=*B. peneaui* , fig. 4 *in* Gér. & Cont., 1936); **j**: *Distichoceras complanatoides* MN/928, X3 à D= 38mm

e: *Distichoceras bicostatum* X2,5 à D= 38,2mm,
(Fig.9B *in* Palframan, 1967)
f: *Horioceras baugieri* X10 à D= 9,2mm,
(Fig.10A *in* Palframan, 1967)

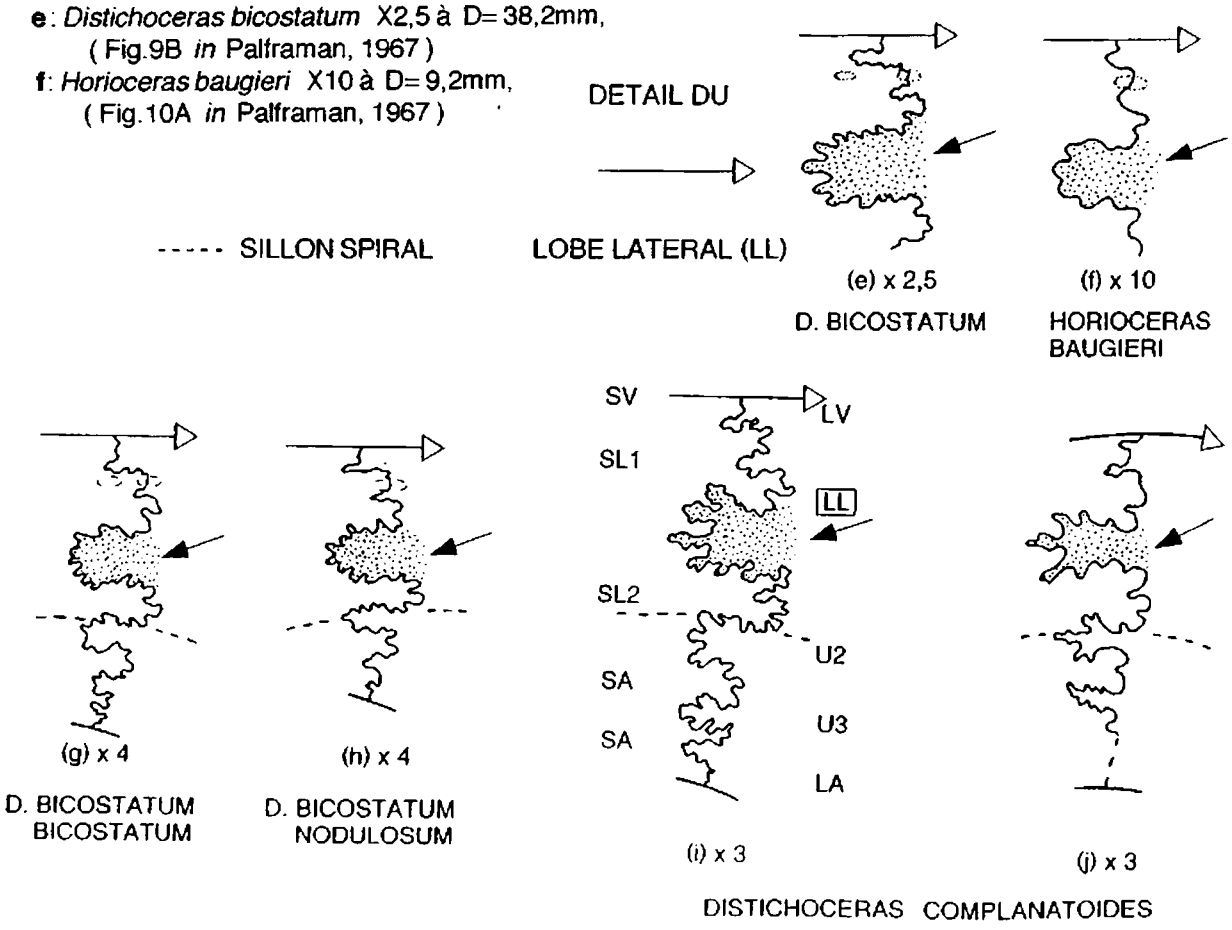


Fig. 81 Lignes cloisonnaires chez les *Distichoceras* gr. II (*D. bicostatum*) et les *Horioceras*

suturaux (lobes et selles) montrent une allure trapue et simplifiée très typique; on a fréquemment cité *D. bicostatum* comme espèce à "cloisons simplifiées" typiques. SL1 et SL2 sont divisées par un lobule accessoire peu profond. Les figures (81g-h) correspondent respectivement à l'espèce *bicostatum* et son morphotype *nodulosum* dont on peut voir la quasi identité sur le plan sutural. Cette similitude confirme leur attribution au rang de sous-espèce que nous avons adoptée dans la partie systématique. Les figures (81e-f) permettent une comparaison entre la paire dimorphique *bicostatum / baugieri* ; malgré la différence de taille, on constate que l'allure du lobe latéral est beaucoup plus simplifiée (et plus arrondie) chez *Horioceras* que chez *Distichoceras* . La ligne cloisonnaire de D. *complanatoides* morphotype1, (81 i), montre une incision encore forte car il s'agit d'une forme plus ancienne que *D. bicostatum* au sens strict. Par contre la suture correspondant au morphotype 3 (morphotype le plus récent de l'espèce *complanatoides*), (81j), se rapproche de celle des *D. bicostatum* typiques; cependant les lobules accessoires de SL1 et SL2 sont plus profonds. L'espèce *complanatoides* présente donc une évolution vers la simplification de la ligne cloisonnaire (principalement pour le degré d'incision du lobe latéral). Pour résumer cette espèce est légèrement différente, sur le plan sutural, de l'espèce *bicostatum* : sa ligne cloisonnaire est donc un peu moins simplifiée.

- Les lignes de suture chez *Horioceras (H. baugieri)*

La ligne cloisonnaire de ce genre microconque est très voisine de celle de *Distichoceras* dans sa disposition générale. Par contre l'incision est extrêmement faible sur tous les éléments. Le lobe latéral est étroit et rectiligne d'allure carrée à son extrémité. Douvillé (*op. cit.*) et Palframan (*op. cit.*) ont donné de bonnes figurations de la suture. Nous n'avons pas pu étudier la ligne cloisonnaire sur nos échantillons pour des raisons de conservation. Toutefois les éléments occasionnellement visibles sont identiques à ceux d' *H. baugieri* . On peut en déduire que le genre *Horioceras* a probablement très peu évolué sur le plan sutural.

- Implications phylétiques et paléobiogéographiques:

La plupart des auteurs ont souligné la faiblesse de l'incision et l'allure simplifiée de la suture de *D. bicostatum* et du microconque *H. baugieri* . Ils ont opposé ces "sutures simplifiées" à celles, très incisées, des Oppeliinae. Les sutures très simplifiées du groupe *bicostatum* sont en fait l'aboutissement d'une évolution et ne peuvent donc représenter à elles seules toute la sous-famille des Distichoceratinae. L'évolution du lobe latéral dont nous avons souligné l'importance et, de manière plus générale, de la ligne cloisonnaire des Distichoceratinae semble régie à la fois par un double contrôle biologique et environnemental. Sur le plan biologique on pourrait avoir une diminution de la force de l'incision des éléments suturaux au cours du temps (du Callovien inférieur au Callovien supérieur). Dans le groupe *bicostatum* qui se situe en fin de lignée on aurait ainsi l'incision la plus faible (Fig.81). L'ouverture et l'épaississement du lobe latéral (contrainte bio- mécanique) serait plus liés à un phénomène d'ordre environnemental (d'ordre bathymétrique (?) probable). Il y aurait adaptation à des milieux peu profonds, (Tintant & *al.* , 1982). Le schéma classique de la répartition morpho-fonctionnelle des ammonites (*in* Enay, 1990, fig.105) serait particulièrement bien adapté aux

Distichoceratinae (et de façon plus générale aux Hecticoceratinae du Callovien).

Cependant une restriction s'impose, à savoir, d'une part, la coexistence réelle des Distichoceratinae avec des formes à cloisons moins simplifiées (il s'agit de taphocoenoses). D'autre part l'existence des formes de Distichoceratinae à cloisons simplifiées de Souabe-Franconie qui semblent de milieux un peu plus profonds. On voit bien les difficultés d'interprétation des schémas qui restent encore beaucoup trop restrictifs. Sur le plan morpho-fonctionnel on a remarqué depuis longtemps que la forme de la coquille peut varier chez les ammonites à "cloisons simplifiées" du type suboxycône à platycône, (Marchand, 1992). Les cloisons simplifiées des Distichoceratinae sont comparables à celles des Bouleiceratinae du Toarcien moyen et aussi des Clydoniceratidae du Bathonien supérieur. Les Proplanulitidae montrent également cette disposition suturale. Selon les auteurs (Marchand, 1985) les ammonites de ce type accompagnent les grands mouvements fauniques liés aux transgressions et, de ce fait, à l'extension des plateformes carbonatées. Les ammonites à cloisons simplifiées pourraient, à cette occasion, coloniser des niches écologiques plus contraignantes que celles occupées par les groupes majoritaires où la compétition inter-groupes serait minimale. Par rapport à la faune ammonitique totale les formes à "cloisons simplifiées" sont soit des groupes à effectif réduit (cas des Distichoceratinae) soit des groupes secondaires (*cf.* définition p.57) comme les Bouleiceratinae ou Clydoniceratidae, (ces derniers sont toutefois majoritaires en Arabie par absence d'autres groupes). Il conviendrait aussi de rechercher si l'acquisition de "sutures simplifiées" ne correspondrait pas à un phénomène évolutif (fin de phylum), (Oloriz & *al.* , 1997). Une spécialisation trop poussée de la ligne cloisonnaire a pu empêcher toute future adaptation à un changement rapide de l'environnement (approfondissement du milieu). La suture très spécialisée de *D. bicostatum* serait une des causes de la disparition très brutale des Distichoceratinae au sommet du Callovien, (zone à Lamberti).

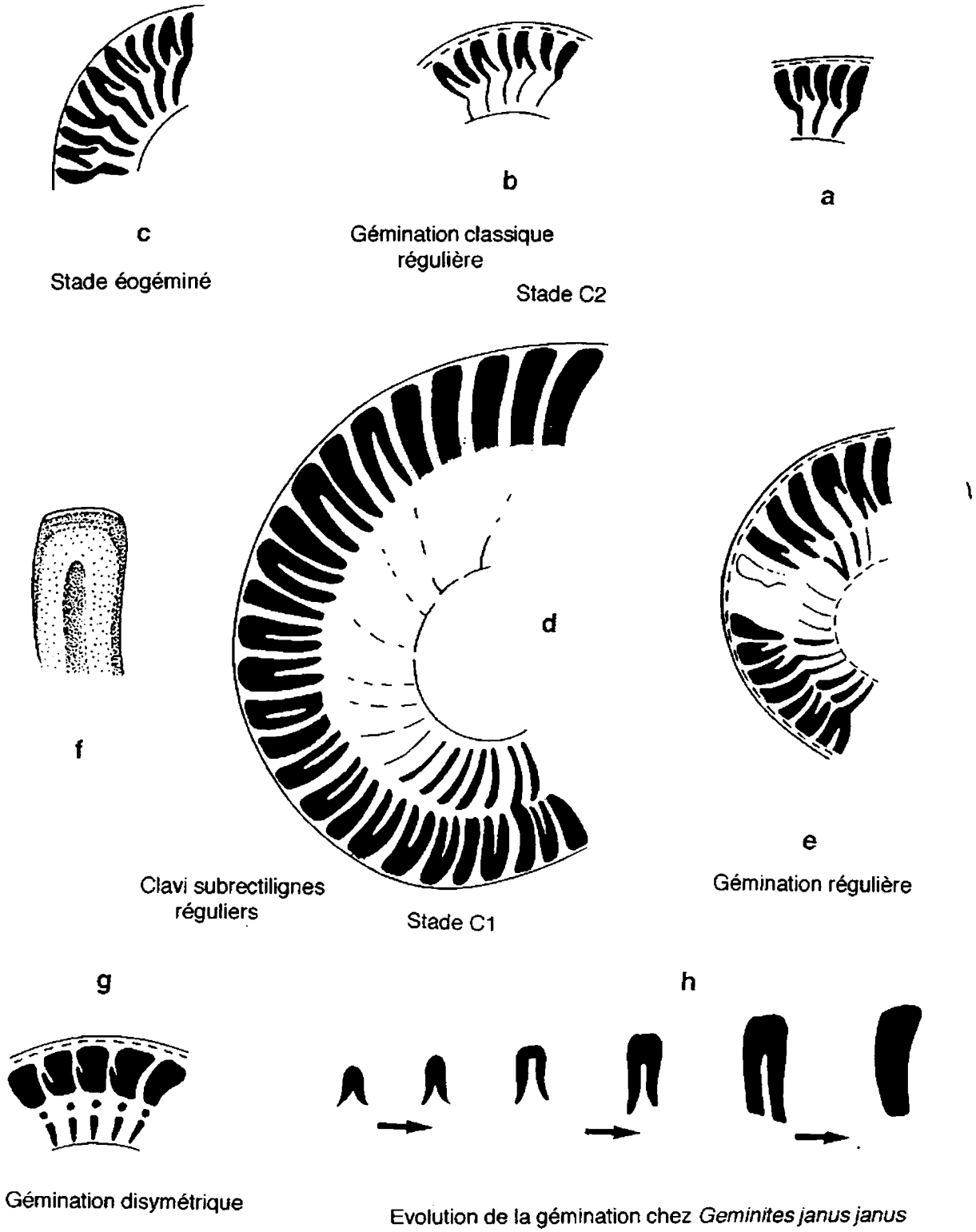
IV-4 Allure de la Gémination chez les DISTICHOCERATINAE

L'étude de la gémination dans la sous-famille a montré trois types particuliers qui diffèrent soit par la structure soit par la force de la gémination. La gémination est la réunion de deux (ou plus) de côtes externes à un clavus ou tubercule ventro-latéral plus ou moins exprimé selon les sous-genres ou espèces. Sur le plan ontogénique on montrera que, dans les stades immédiats qui suivent le stade népionique, la costulation (faite de stries) précède légèrement l'apparition des clavi au sens strict et par la même de la gémination. Par ailleurs en fin de croissance les clavi peuvent subsister même en l'absence de costulation latérale (délétion de l'ornementation).

Les trois types de gémination correspondent d'une part au sous-genre *Geminites* d'autre part à *Distichoceras s.s.* avec deux morphologies très différentes, celle de la lignée spécifique *pasdejeuensis* et celle du groupe *D. bicostatum* , représentant le plus récent de la sous-famille. On appellera stade **éogéminé** le stade précédant la gémination régulière proprement dite. Ce stade se caractérise chez les trois types par la réunion de quelques faisceaux de côtes externes (2 ou plus) selon un mode irrégulier. Ce stade éogéminé sera précisé dans l'ontogénèse des différentes espèces où il est très variablement développé. On nommera **stade géminé** le stade où la gémination est la plus régulière possible compte tenu des différentes morphologies. La légende des cartouches ontogéniques (Fig. 84) tient compte des deux stades géminé précédents. L'**indice de gémination** (**IDG**) est la longueur du stade géminé total rapporté au diamètre; cet indice a été largement utilisé dans l'étude de l'ontogénèse et a une signification phylétique.

- La gémination chez GEMINITES:

Le stade géminé est très bien développé dès l'individualisation du sous-genre. La gémination apparait dès 20-25mm de diamètre et peut se poursuivre chez certaines espèces de grande taille jusque vers 75mm. Elle est toujours liée à un tubercule claviforme. L'IDG est très fort chez les formes les plus anciennes (60 pour *G. janus primus*) et décroît régulièrement chez les formes les plus récentes, 40 pour *G. janus janus* et 30 chez la sous espèce *maximus*). La gémination est formée par la réunion de la côte secondaire postérieure d'un faisceau et de la côte antérieure du faisceau précédent à un clavus plus ou moins individualisé, (Fig. 82a-b). La forme du clavus (à l'exception de ceux de *G. charreaui*) résulte d'un pincement de la périphérie de la côte externe comme on le voit très bien chez la figure 82c. Selon le stade de croissance les clavi des *Geminites* seront soit aigus (mais beaucoup moins que chez l'espèce *bicostatum*) soit subrectilignes, (Fig. 82d). Un stade éogéminé est figuré, (fig. 82f). La disposition standard de la gémination est bien visible chez *G. janus janus* (spécimen LM/15, figure 82d). On notera que cette disposition très régulière n'est pas toujours réalisée en raison de la longueur inégale fréquente des deux côtes géminées, donnant une allure non symétrique, (Fig. 82e). Les clavi des *Geminites janus* seront <u>toujours marqués et en relief</u> mais moins projetés (saillants) que ceux de l'espèce *charreaui* et surtout des *Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* . A la différence de *G. charreaui* la force des côtes externes est le plus souvent la même. Dans cette dernière espèce il y a une disymétrie très forte de la gémination (<u>gémination télescopée</u>) difficile à expliquer. Il y a tendance à la réunion d'une fine et petite côte externe postérieure avec la côte externe antérieure subtriangulaire du faisceau précédent, (Fig. 82g). En conséquence ce style de gémination



a: *G. janus janus* , CHR/47503 x1; b: *G. janus janus* , CHR/47502 x1, D= 30mm; c: *G. janus janus*, sans échelle; d: . *G. janus janus* , LM/15 x0,6 ; e: *G. janus intermedius* , LGO/3 x1, D= 53mm; f: *G. janus janus* , CHR/47505 x1, d= 42mm; g: G. charreaui , holotype x1, D= 40mm; h: forme des clavi au cours de la croissance.

Fig. 82 La gémination chez les *Geminites* (grossissement x1)

est très original, accentué par la présence d'un tubercule latéral très marqué au niveau du sillon spiral. On peut envisager une coalescence des deux côtes (l'une se développant au dépens de l'autre). Sur le plan phylétique ce phénomène conduit au passage vers des formes non géminées par délétion du caractère. Le matériel actuel, trop insuffisant, ne permet pas encore d'étayer une telle hypothèse. La gémination est très réduite chez *G. charreaui* (IDG=10%). L'allure générale des côtes géminées au cours de la croissance est figurée Fig. 82h .

- La gémination chez *DISTICHOCERAS gr. pasdejeuensis:*

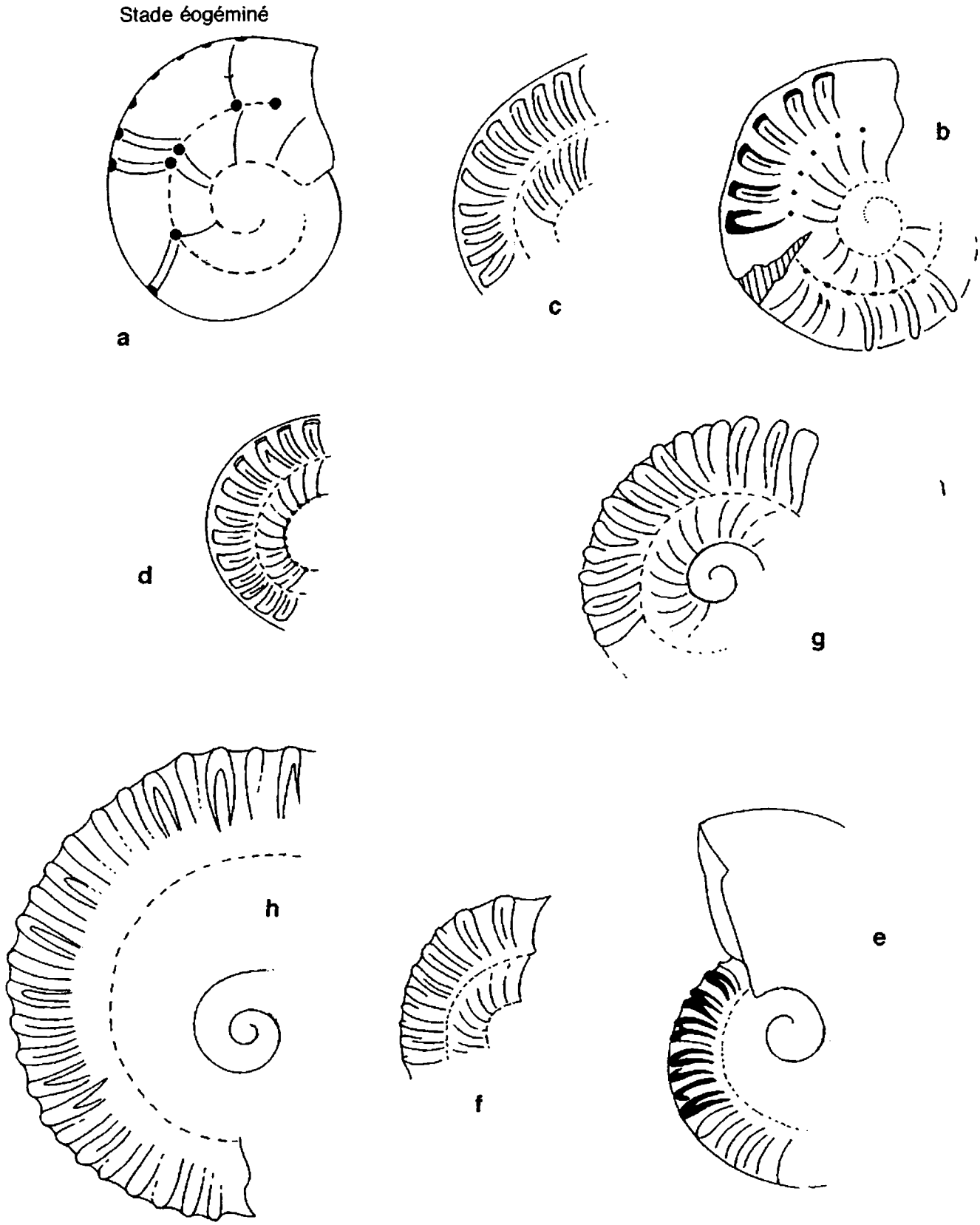
Le stade géminé est moins développé dans cette lignée spécifique (ainsi que chez *D. zeissi*). La gémination apparait dès 30mm de diamètre (chez *D. quereilhaci*) et peut se poursuivre chez certaines espèces de grande taille jusque vers 60mm, (*D. albus*). Cependant dans ce groupe la gémination est très réduite (le rapport IDG donne des valeurs inférieures à 15). L'IDG est plus fort chez les formes les plus anciennes et décroît brusquement chez les formes les plus récentes. L'originalité de ce groupe réside dans l'extension d'un stade éogéminé particulier avant la gémination régulière. L'espèce *quereilhaci* montre très bien l'importance du stade géminé irrégulier, (Fig.83a-b) qui occupe une grande partie du phragmocône, (de 25mm à 55mm de diamètre). On note la présence d'une costulation externe faite de très fines côtes fortement rétroverses dont certaines sont géminées. La gémination est assez aléatoire; le clavus est petit et punctiforme. La côte primaire initiale est relayée au faisceau géminé par une fine granulation située sur le sillon spiral. Cette disposition très primitive de la gémination est due à une profonde réorganisation de l'ontogénèse; elle correspond à l'individualisation du genre *Distichoceras s.s.* . Chez les autres espèces la gémination régulière est toujours précédée d'un court stade éogéminé, (Fig. 83c); elle est souvent difficile à observer en raison du recouvrement des tours internes (il s'agit de grande formes dont la taille dépasse souvent 100mm de diamètre). Elle montre des côtes géminées aplaties assez voisines de celles des *Geminites* . Ce stade géminé précède le stade à clavi bien développés (allongés et saillants) ou hypertrophiés, respectivement des espèces *pasdejeuensis* et *albus* . La figuration de l'espèce *D. zieteni* , si le diamètre indiqué est exact, montre une stade géminé régulier particulièrement précoce, (Fig. 83d).

- La gémination chez *DISTICHOCERAS gr. complanatoides:*

Elle est voisine de celle de *D. quereilhaci* c'est à dire assez discrète et formée uniquement de petits clavi pointus et ponctiformes. Le stade à clavi est extrêmement réduit chez les morphotypes les plus anciens (types 1 et 1A) et est fréquemment masqué par le retour de spire (au niveau de la fin du phragmocône et du début de la loge). La figure de Quenstedt (1885), (taf. 75, fig. 25), illustre bien cette disposition.

- La gémination chez *DISTICHOCERAS gr. bicostatum:*

Dans ce groupe ultime de Distichoceratinae le stade géminé est de nouveau bien développé après l'individualisation du sous-genre *Distichoceras* (par réorganisation de la séquence ontogénétique). La gémination apparait toujours plus nettement marquée surtout par rapport à *D. complanatoides* et également par rapport au groupe *pasdejeuensis* . Elle apparait dès 20-25mm de diamètre et peut se poursuivre chez les espèces les plus grandes du groupe jusque vers 50mm. La gémination est toujours régulière à stade éogéminé très réduit (contrairement au groupe précédent). Quenstedt (1885-1887, taf.85, fig.11-12) figure un stade éogéminé dans la lignée *bicostatum* ;



a: *D. quereilhaci* , SA/50 x1; b: *D. quereilhaci* , SA/10b/24 x1; c: *D. pasdejeuensis* , QZ/D8/182 x1; d: *D. zieteni* , holotype x1; e: *D. bicostatum* , *in* Douvillé, pl.V, fig.20 x1; f: *D. bicostatum* , RY/3 x1; g: *D. nodulosum* , *in* Jeannet, taf.8, fig.7 x1; h: *D. bicostatum* , GRUND/2 x2

Fig. 83 La gémination chez les *Distichoceras* (grossissement x1)

Douvillé (1914, p.18) mentionne également cette disposition . L'IDG est plus élevé, croissant régulièrement chez les formes les plus récentes de la lignée spécifique *bicostatum* .(de 25 pour la sous espèce *praenodulosum* jusqu'à 45 chez le morphotype *nodulosum*). Par contre *D. complanatoides* possède un IDG très réduit (15) comparable à celui de *G. charreaui* . La gémination est réalisée par la jonction de deux fines côtes externes à un clavus punctiforme, (Fig. 83e-g). La taille du clavus est généralement petite mais certains individus présentent des clavi assez grands. Cependant ces clavi sont toujours pointus et souvent proéminents. La disposition est beaucoup plus régulière dans l'ensemble que celle des groupes précédents, (Fig.83h).

Pour résumer, la gémination des Distichoceratinae présente trois morphologies qui se retrouveront dans la structure phylétique de la sous-famille. Le sous-genre *Geminites* se caractérise par une gémination bien exprimée (30 < IDG < 60) avec stades <u>éogéminé et régulier variablement exprimés</u>. Une phase de réorganisation de l'ontogénèse conduit à l'individualisation du genre *Distichoceras s.s.* . Il y aura <u>extension d'un stade éogéminé avant la gémination régulière</u> devenue très réduite, (IDG avoisine 15). La gémination éogéminée sera particulièrement bien exprimée chez le premier *Distichoceras* (*D. quereilhaci*). Enfin l'évolution des Distichoceratinae montrera chez les formes les plus récentes <u>l'apparition d'une gémination très régulière</u> de nouveau bien exprimée, (25 < IDG < 45). L'espèce *D. gr. bicostatum* possède la disposition la plus régulière concernant la gémination.

V DYNAMIQUE EVOLUTIVE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V/1 ONTOGENESE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V/1a Introduction

V/1b Validité et signification des caractères morphologiques en termes d'ontogénèse

V/1c L'ontogénèse chez les *GEMINITES*

V/1c/1 Les séquences ontogéniques des divers taxons

V/1c/2 Synthèse des éléments ontogéniques chez *GEMINITES*

V/1d L'ontogénèse chez les *DISTICHOCERAS*

V/1d/1 Les séquences ontogéniques des divers taxons

V/1d/2 Synthèse des éléments ontogéniques chez *DISTICHOCERAS*

V/2 PHYLOGENESE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V/2a Généralités

V/2b Les relations ontogénèse-phylogénèse

V/2b/1 Introduction

V/2b/2 Ontogénèse-Phylogénèse chez *GEMINITES*

V/2b/3 Ontogénèse-Phylogénèse chez *DISTICHOCERAS*

V/2b/4 Ontogénèse-Phylogénèse chez *HORIOCERAS*

V/2b/5 Conclusions

V/2c Application de la méthode cladistique

V/2c/1 Les caractères morphologiques liés

V/2c/2 Essai d'analyse cladistique des Distichoceratinae

V/2d Synthèse phylétique

V/2e Conclusions, implications systématiques et évolutives

Chapitre V LA DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V/1 L'ONTOGÉNÈSE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V/1a Introduction:

Les études paléontologiques sur les ammonites nécessitent une analyse précise des stades ontogénétiques, (Tintant, 1963; Cariou, 1980; Dommergues & *al.* , 1986; Marchand, 1986; Bonnot, 1995). Ces derniers permettent en effet de comparer avec précision les modalités de croissances respectives des différentes espèces et d'établir le plus souvent les rapports phylétiques entre les taxons avec une plus grande justification. On évite ainsi des regroupements artificiels de formes basées sur des convergences morphologiques. L'étude de la sous-famille des Distichoceratinae, groupe à effectif réduit assez méconnu jusqu'à une époque récente (Baloge & Cariou, 1993, 1997), est très significative à ce sujet. On y trouvait encore groupés ensemble divers genres appartenant à plusieurs sous-familles présentant, bien évidemment, des ontogénèses très différentes. Douvillé (1915) a, le premier, décrit sommairement l'ontogénèse de l'espèce *Distichoceras bicostatum* . Palframan (1967) a éffectué une étude intéressante du dimorphisme sexuel chez le couple dimorphique " *Distichoceras bicostatum- Horioceras baugieri* "; cet auteur a décrit en particulier l'ontogénèse des deux dimorphes à partir d'une population d'individus recueillis essentiellement dans des marnes à ammonites pyriteuses du Callovien supérieur, (Grande-Bretagne, Allemagne) où les tours les plus internes sont conservés. Nous nous reférons à cette étude ontogénique en complétant certaines données, d'une part avec le matériel normand et allemand que nous avons pu étudier et d'autre part avec le matériel de l'Ouest de la France qui a livré des spécimens souvent complets. Les conclusions phylétiques de cet auteur seront analysées dans le paragraphe Phylogénèse et Dynamique évolutive, (p. 247).

Dans notre étude de l'ontogénèse des diverses espèces de Distichoceratinae nous avons sélectionné les caractères morphologiques significatifs sur le plan évolutif. Ces caractères portent à la fois sur la taille, l'aire ventrale, l'ornementation des flancs et sur l'allure du bord ombilical. On a aussi évalué systématiquement la longueur des stades ornementaux des taxons en essayant, dans la mesure du possible, de déterminer les mesures moyennes ainsi que les minima et maxima pour mieux situer les limites des stades ontogéniques des divers taxons. Les sutures et les modalités de la gémination sont détaillées respectivement dans les paragraphes Sutures , (p.193) et Gémination, (p. 199). Le matériel n'a pas permis une étude de l'ontogénèse de la ligne de suture cloisonnaire.

V/1b Validité et signification des caractères morphologiques en termes d'ontogénèse

Différents caractères morphologiques sont utilisés pour comparer les ontogénèses entre taxons différents. Ce sont:

- taille et diamètre conservé: il est indispensable de connaître la taille maximum de chaque espèce en vue d'une étude ontogénétique: cela suppose de disposer d'individus adultes et complets. Pour les formes macroconques qui sont les plus fréquentes nous avons généralement une bonne connaissance des diamètres des individus adultes; dans certains cas une estimation du diamètre maximum des coquilles a été faite, (cette valeur est mentionnée sur les cartouches ontogéniques). Pour les formes microconques il a été possible, grâçe à l'ensemble du matériel recueilli ou consulté, d'étudier des individus complets d'*Horioceras*

, (*H. baugieri* et *H. semseyi*). Palframan, (1967, p.63) a indiqué par exemple dans son étude ne disposer que de très peu d'échantillons adultes ce qui ne permet pas de situer la variabilité de taille des phragmocônes. Ainsi de nombreuses figurations anciennes d'espèces de Distichoceratinae font référence à des phragmocônes plus ou moins complets qui ne donnent qu'une idée très imparfaite de la morphologie de la loge et, par suite, de l' ontogénèse de l'espèce concernée (par exemple les espèces *Geminites janus janus*, *Distichoceras bicostatum*, *Distichoceras pasdejeuensis* et *D. complanatoides*). Dans tous les cas on a précisé lorsque possible les diamètres maxima de la variabilité; pour certaines espèces rares ou de conservation médiocre nous avons utilisé une estimation. En dehors de ces cas extrêmes l'assimilation de la taille reste généralement peu précise si on a affaire à des formes à stades involutes (H croissant rapidement). Or chez les Distichoceratinae, comme chez les autres ammonites, les modifications de l'enroulement portent surtout sur le stade gérontique ce qui rend malgré tout l'assimilation précédente assez fiable (Bonnot, 1995). Divers auteurs (Gould, 1977; Alberch & *al.* , 1979; Dommergues & *al.* 1986, Dommergues, 1988) ont montré que l' assimilation de l'âge biologique en fonction de la taille n'est cependant pas absolue en général même exceptions faites des cas particuliers du nanisme ou du gigantisme. D'autre part, selon le dernier auteur, (1988), les âges biologiques déduits de l'étude des stries de croissance et des cloisons lorsqu'elles sont possibles (ce qui n'est pas le cas ici) ne sont pas, dans une certaine mesure, toujours en accord avec le critère taille selon les groupes d'ammonites.

- sutures: l'allure très simplifiée des sutures cloisonnaires indique des formes juvéniles et l'approximation de ces dernières permet en général de reconnaître un âge adulte; on peut préciser de cette manière les différents stades de croissance. Lorsqu'on ne voit pas les sutures d'autres critères (ouverture de l'ombilic, inclinaison du rebord ombilical, etc...) permettent de reconnaître le stade adulte. L'âge des coquilles sera assimilé à la valeur du diamètre qui en donne une idée approchée.

- aire ventrale: l'aire ventrale est toujours tricarénée chez le sous-genre *Geminites* ; ce caractère peut réapparaître par itération chez certaines espèces de *Distichoceras* comme *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* . La tricarénation est liée au stade costé. Chez *Geminites* on a précisé, dans la mesure du possible, l'apparition / disparition de la crénulation de la quille médiane qui correspond à la fin du phragmocône et à la loge (caractère mature). Chez le sous-genre *Distichoceras* l'aire ventrale est généralement monocarénée; chez certaines espèces, (*D. complanatoides* par exemple) la région latéro-ventrale est soulignée par deux fausses carènes (par coalescence des clavi), ce qui donne au stade adulte une allure tricarénée avec la carène médiane originelle. Le genre microconque *Horioceras* est généralement dépourvu de carène; cependant un très fin filet médio-ventral est parfois individualisé chez certains individus. La section de l'aire ventrale est variable dans les deux sous-genres macroconques; elle est tectiforme chez *Geminites* (on notera que l'aire ventrale s'élève rapidement à la fin du phragmocône) et subtabulée plus ou moins aplatie (voire concave) chez *Distichoceras*. Le microconque *Horioceras* possède une aire ventrale arrondie s'aplatissant légèrement en fin de croissance. Les caractéristiques de l'aire ventrale ont une grande signification sur le plan évolutif.

- ornementation des flancs: on distingue d'une part à un stade costé (costulation interne et externe) suivi d'un stade géminé d'allure très variable, plus ou moins développé (une estimation de la longueur de ce stade a été faite par rapport au diamètre de la coquille). Le stade adulte de croissance est également variable avec présence de taeniola chez *Geminites* , de renforcement (ou atténuation) de l'ornementation externe notamment chez le sous-genre *Distichoceras*. L'atténuation de la costulation (délétion) peut être assimilée à un état de caractère qui indique une signification particulière sur le plan évolutif (voir analyse cladistique). Les *Horioceras* montrent toujours des flancs lisses durant leur croissance. D'autre part, le flanc des

AIRE VENTRALE

arrondie

tectiforme tricarénée

aplatie monocarénée

aplatie

aplatie tricarénée

concave (bicarénée)

concave (tricarénée)

concave (monocarénée)

carène crénelée

arrondie et fine carène

ORNEMENTATION

clavus allongé

côtes primaires et secondaires

côtes primaires et secondaires fortes

côtes géminées irrégulièrement

côtes géminées régulièrement

côtes externes géminées

sillon spiral marqué

sillon spiral faible

clavus pointu

côtes subtriangulaires

côtes subtriangulaires et tubercule latéral

côtes falciformes

côtes externes ondulations

côtes externes cupuliformes

BORD OMBILICAL

// incliné

| | vertical

vertical perlé

DIVERS

inversion du bord ombilical

dernier cloisonnement

Ø diamètre en mm

stade géminé (Geminites, Distichoceras)

stade à clavi (Horioceras)

Fig. 82 CARTOUCHES ONTOGENIQUES (Légendes)

Distichoceratinae peut être tuberculé; ce renforcement du point de division est généralement situé à la fin du phragmocône. La tuberculation correspond soit à des nodules (morphotype *nodulosum*) soit à des tubercules mousses de forme variable (espèces *charreaui* et *zeissi*). La tuberculation latérale n'a pas de valeur phylétique car elle se manifeste dans les diverses lignées spécifiques (itération) de même que la présence d'un sillon spiral médian plus ou moins marqué qui se retrouve chez différents Oppeliidae. Les ornementations latérales et la gémination des côtes seront détaillées dans les ontogenèses des différentes espèces.

- bord ombilical : il est intéressant de préciser l'apparition du redressement du mur ombilical qui est initialement incliné et qui devient vertical au cours de la croissance. Chez les *Distichoceras* il y a parfois une différenciation du bord ombilical avec l'apparition de bullae ombilicales (rebord perlé chez la lignée *pasdejeuensis*); ce caractère possède indiscutablement une valeur évolutive.

- gémination : l'apparition et l'extension de la gémination dont nous avons souligné l'importance pour l'ontogénèse des Distichoceratinae est considérée ici comme un excellent repère pour la comparaison des ontogenèses entre espèces et l'étude des relations ontogenèse-phylogenèse en général. On a également sytématiquement estimé l'importance du stade géminé (IDG) par rapport au diamètre maximum des différentes espèces. Ce caractère, s'il n'est pas *a priori* rigoureux, donne néanmoins une bonne appréciation de la réelle importance de la gémination Les caractères délétion ou les processus hypermorphiques seront soulignés selon les cas considérés.

Pour résumer l'ontogénèse générale des *Distichoceras* (séquences ontogéniques standard) peut se diviser en quatre stades: lisse (stade **A**), costé (stade **B**), costé et géminé (stades **C1** et **C2**) et un stade adulte terminal (stade **D**). Le stade **A** est également très développé chez les *Chanasia* . Les stades **C 1** et **C 2** constituent le stade géminé *sensu lato* . Dans le stade **C 1** la gémination peut comprendre un stade éogéminé (**C 1 a**) à gémination irrégulière et le stade géminé régulier proprement dit (**C 1 b**). Le stade **C 2** correspond à une costulation non géminée dérivée du stade précédent, postérieure à la gémination proprement dite et située principalement sur la loge. Par exemple, la costulation falciforme ou subtriangulaire est interprétée comme résultant d'une coalescence de côtes géminées ou multidivisées. On appellera stade **G**, tout stade adulte (**D**), portant des caractères gérontiques (par exemple des côtes cupuliformes). Ces caractères gérontiques n'ont pas de valeur sur le plan phylétique. En règle générale l'apparition du stade à côtes géminées est un caractère primordial pour l'étude de l'ontogénèse. L'hypertrophie ou bien la délétion de certains caractères morphologiques seront aussi soulignés selon les espèces.

Nota: Les figurés des cartouches ontogéniques sont regroupés dans la figure 84

V/1c L'ontogenèse chez les GEMINITES

L'évolution des *Geminites* se traduit de manière générale par une augmentation de taille au cours du temps. Dans la lignée spécifique *janus* les autres sous-espèces *intermedius, janus* et *maximus* correspondent toutes à des grandes formes de taille égale ou supérieure à 100mm de diamètre. Le sous-genre montre également une gémination très marquée sur une grande partie de la coquille. Les autres caractères morphologiques (aire ventrale, costulation primaire forte et ornementation générale) sont très proches de ceux des *Chanasia* , (Fig. 88). Le stade néanique (stade A, diamètre inférieur à 4mm) n'a jamais pu être observé en détail mais doit probablement être lisse comme chez les autres Distichoceratinae.

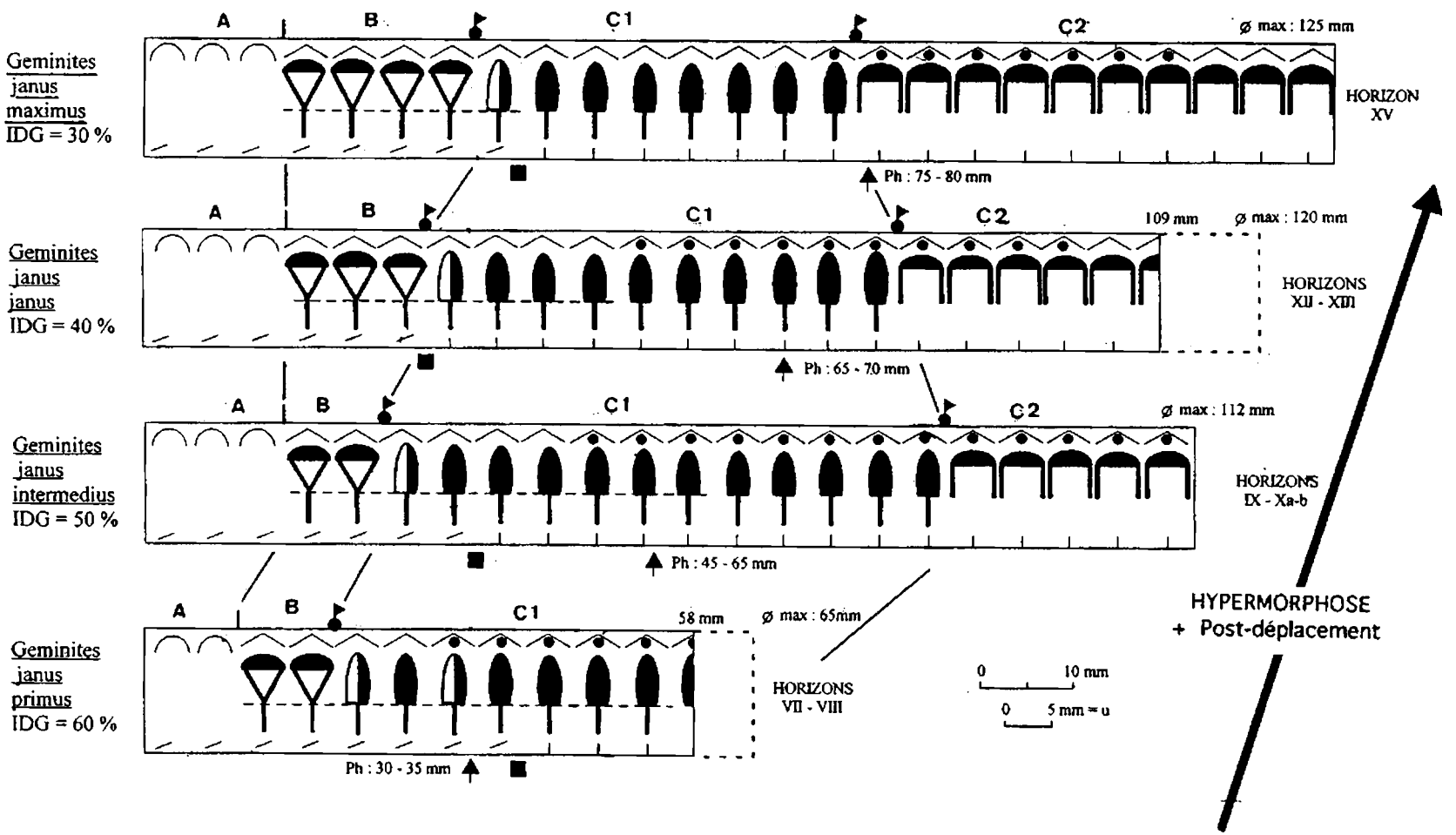


Fig. 85 Ontogénèse comparée de *la lignée spécifique GEMINITES JANUS*

V/1c/1 Les séquences ontogénétiques des divers taxons:

Les cartouches ontogénétiques, (Fig. 85 et tab. 24) caractérisent les ontogénèses des différents *Geminites* .

G. janus primus (Fig. 85a, tab. 24)

Le premier représentant des *Geminites* , *G. janus primus* (échantillon unique) est une forme de taille moyenne pour un Distichoceratinae; le diamètre conservé est de 58mm et par comparaison avec les autres sous-espèces de la lignée; on peut estimer que le diamètre maximum ne dépasse pas 65mm, (la loge représente environ 1/2 tour). Il se caractérise lors de l'ontogénèse par l'importance (IDG= 61%) d'un stade géminé relativement irrégulier et par la persistance du sillon spiral médian sur le phragmocône.

G. janus intermedius (Fig. 85b, tab. 24)

La taille augmente nettement: *G. janus intermedius* atteint 112mm de diamètre (probablement la taille maximum de cette sous-espèce). Un spécimen est cloisonné à 55mm pour un diamètre de 85mm. L'ontogénèse de cette sous-espèce diffère de la précédente par son stade géminé relativement régulier, l' IDG atteint 49% rapporté au diamètre. Par rapport à la forme précédente les caractères gérontiques apparaissent sur la loge: crénulation de la carène médiane, clavi non géminés. Mais sur le plan morphologique la sous-espèce *intermedius* est encore très proche de la sous-espèce *primus* .

G. janus janus (Fig. 85c, tab. 24)

Pour la sous-espèce type *G. janus janus* , dont nous disposons d'assez nombreux échantillons, la taille la plus grande doit atteindre environ 120mm puisque le spécimen LM/155 est encore cloisonné à 75mm de diamètre. Nous possédons de nombreuses formes juvéniles de diamètres compris entre 35 et 50mm (cloisonnées de 30 à 40mm) et des formes subadultes avec loge d'habitation dont la taille, comprise entre 70-80mm, montre un cloisonnement moyen entre 45 et 55mm de diamètre. La gémination est très régulière mais encore forte (IDG= 41%, rapporté au diamètre). Cette forme se distingue de la précédente par son enroulement beaucoup plus involute et par un stade géminé plus restreint.

G. janus maximus (Fig. 85d, tab. 24)

C'est le représentant le plus grand de la lignée avec un diamètre conservé de 125mm et un cloisonnement compris entre 75-80mm de diamètre; nos échantillons fragmentaires n'autorisent pas une estimation plus précise du diamètre maximum, une valeur dépassant 130mm n'est pas à exclure. La gémination est d'apparence plus fine et l'aire ventrale s'aplatit devenant subtectiforme. Une estimation du stade géminé rapporté au diamètre donne un IDG de 31% . Le stade adulte à caractères gérontiques (stade **G**) est bien développé. Par son enroulement assez évolute et l'allure plus aplatie de son aire ventrale la sous-espèce *maximus* s'écarte un peu morphologiquement de la sous-espèce *janus* .

G. charreaui (Tab. 24, fig. 88)

C'est une espèce originale par sa forte tuberculation latérale et la forme de la costulation externe, massive et subtriangulaire à la fin du phragmocône, très différente des côtes spatulées de la lignée *janus* . Sur le plan ontogénique elle se caractérise par un stade géminé très bref (l' IDG représente 10% environ rapporté au diamètre), localisé dans la partie moyenne du phragmocône. Autre caractère important, la crénulation de la carène ventrale est déjà présente avant la fin du phragmocône.

V/1c/2 Synthèse des éléments ontogéniques chez *Geminites*

	taille	Aire ventrale	Flanc	Bord ombilical	Cloisons
G. janus primus	de 50-60 à 65mm max.	10?<clavi<58mm 0< lisse<10mm 15<tricaréné<58mm subarrondi de 0-10 sinon tectiforme	15<Cp<50mm gémination forte de 20 à 58mm irrégulière	arrondi de 0 à 40 mm puis vertical	jusqu'à 30-35mm
G. janus intermedius	de 70-90 à 112mm max.	15< clavi<110mm 15<tricaréné<100 subarrondi de 0-15 sinon tectiforme crénulation de 55-70mm	15<Cp<50mm gémination forte de 25 à 85mm plus régulière	arrondi de 0 à 35 mm puis vertical	jusqu'à 45-55mm
G. janus janus	de 70-90 à 109mm max.	15< clavi<109mm 15<tricaréné<100 subarrondi de 0-15 sinon tectiforme crénulation de 55 à 100mm	15<Cp<60mm gémination forte de 30 à 80mm régulière	arrondi de 0 à 30 mm puis vertical	jusqu'à 75mm et 65-70 pour D= 109mm
G. janus maximus	de 100mm à 125mm max.	15< clavi<125mm 15<tricaréné<125 subarrondi de 0-15 sinon subtectiforme crénulation de 70-110mm	15<Cp<65mm gémination fine de 35-40mm à 70-75mm régulière	arrondi de 0 à 40* mm puis vertical	de 75mm à 80mm pour D= 125mm
Geminites charreaui	de 55-80 mm à *90-100mm max.	10< clavi<63mm 10<tricaréné<63 subarrondi de 0-15 sinon subtectiforme crénulation de 45 à 63 au moins	10<Cp<63mm gémination forte de 35 à 40mm irrégulière	arrondi de 0 à 50 mm puis vertical	encore cloisonné à 63mm

* Mesures approchées

Tab. 24: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Geminites*

Pour résumer l'ontogénèse des divers *Geminites* passe par quatre stades majeurs qui sont indiqués dans le tableau 24.

- **aire ventrale**: *Geminites* possède une aire ventrale arrondie (comme chez *Horioceras*) pendant le stade lisse (stade **A** = stade néanique). Cette dernière devient tectiforme et toujours tricarénée dès l'apparition du stade costé (stade **B**,) et costé géminé (stades **C1a-b** et **C2**). La carène médiane devient assez rapidement saillante vers 35-40mm c'est à dire à la fin du phragmocône. Au stade adulte (stade **D**), la carène médiane devient crénelée au début de la loge (sauf chez *G. charreaui* où la crénulation est plus précoce); cette dernière s'estompe en fin de croissance dans le dernier tiers de la loge.

- **ornementation:** l'ornementation du phragmocône varie selon les quatre stades principaux (**A, B, C1a/C1b et D/G**). Rappelons que la gémination (stade géminé *sensu lato* = stades **C1a** et **C1b**) est caractéristique des Distichoceratinae. On observe:

- stade lisse, (**A**): de fines stries peuvent apparaître vers 10mm de diamètre.
- stade costé, (**B**): correspond à un stade costé à côtes fines primaires et secondaires
- stade géminé, (**C1a**): stade éogéminé, il s'agit d'un stade costé à côtes fines où les côtes secondaires sont parfois reliées à un clavus latéro-ventral. Dans ce stade le type de gémination est irrégulier; le type éogéminé préfigure la gémination régulière.
- stade géminé, (**C1b**): la gémination est plus régulière sur la deuxième moitié du phragmocône; son importance relative rapportée au diamètre varie beaucoup au cours de l'évolution.
- stade adulte, (**D**): ce stade montre souvent une modification de la gémination par perte de la costulation primaire et souvent affaiblissement de la costulation externe. C'est à ce niveau qu'il y a l'apparition des caractères gérontiques (crénulation de la carène ventrale notamment).

Chez *Geminites charreaui* il y a deux types de tubercules; les tubercules latéro-ventraux claviformes dont la disposition est identique aux autres *Geminites* et les tubercules latéraux qui apparaissent au stade adulte (= stade **D**).

- **bord ombilical:** chez les *Geminites* le bord ombilical est peu différencié; il est incliné avec le rebord ombilical arrondi aux stades **A** et **B**; il se redresse dans les stades suivants.

V/1d L'ontogenèse chez les DISTICHOCERAS s.s.

V/1d/1 Les séquences ontogénétiques des Distichoceras du groupe I: (*Distichoceras* gr. *pasdejeuensis*)

Les *Distichoceras* de ce groupe (*D. pasdejeuensis*) sont les plus anciens récoltés à ce jour dans le secteur d'étude. Ce sont généralement des formes de grande taille à bord ombilical différencié chez lesquels la position, l'allure des clavi et l'importance relative du stade géminé sont significatifs, associés à l'aspect subtabulé de l'aire ventrale et à la costulation falciforme de la loge d'habitation.

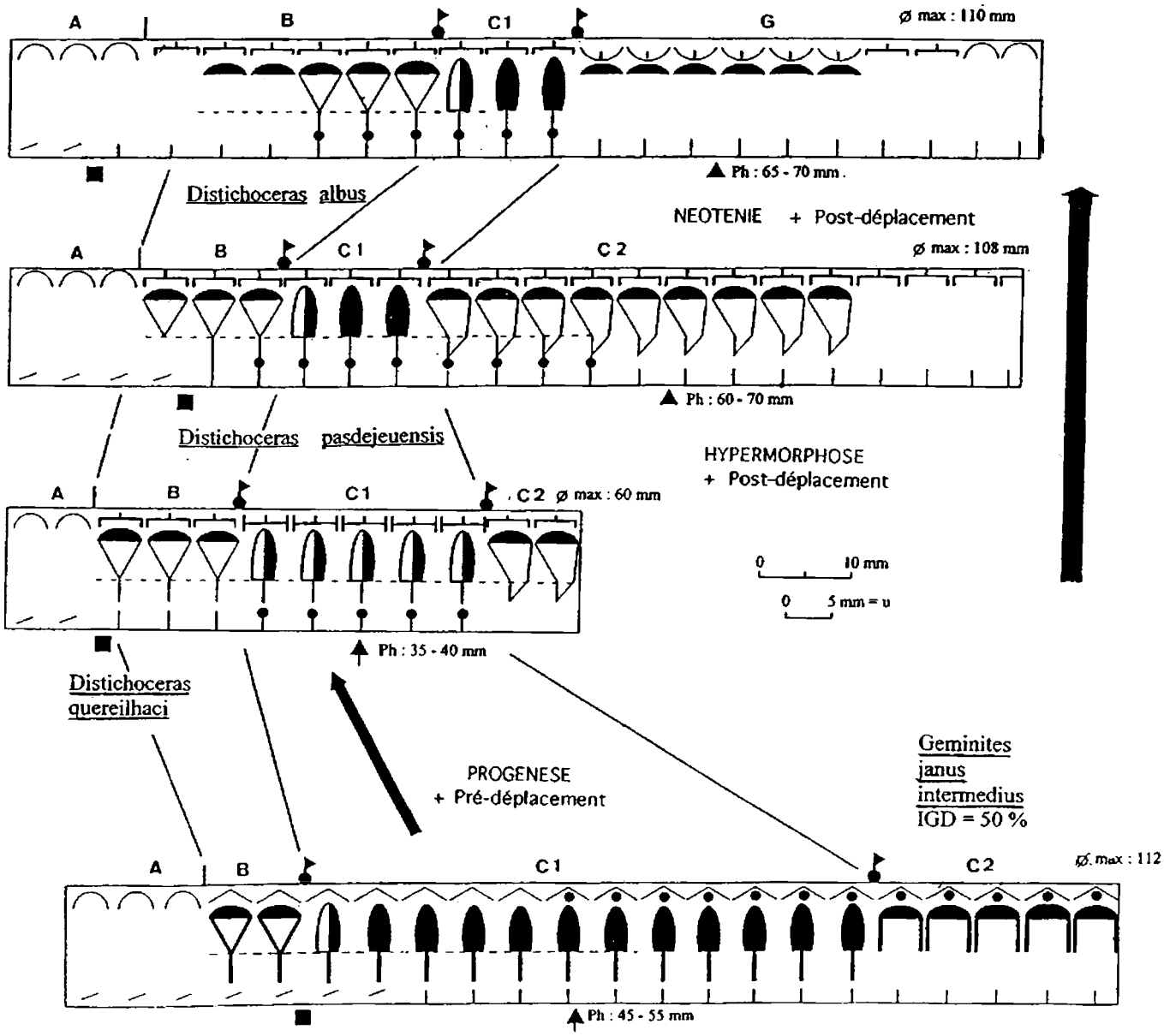


Fig. 86 Ontogénèse comparée et passage de la lignée *janus* aux *Distichoceras* de la lignée *pasdejeuensis* et évolution de la lignée *pasdejeuensis*

D. quereilhaci *nov.sp.* (Fig. 86a, tableau 25)

Distichoceras le plus ancien dont dériveraient les autres formes du groupe I ; taille moyenne pour un *Distichoceras* . 44% des individus sont compris entre 30 et 40mm de diamètre et la même valeur pour ceux compris entre 40 et 50mm, (taille maximum 60,3mm). Les quatre stades ontogéniques sont: stade (**A**) lisse de 0-10mm de diamètre, stade (**B**), costé de 10 à 25mm assez développé. Puis on observe un stade (**C 1 a**) costé et éogéminé à costulation fine, relativement long de 25 à 45mm, (ici la gémination est très irrégulière par rapport à celle, par exemple, de *D. bicostatum*) suivi du stade (**C 2**) à costulation falciforme épaisse. Cette dernière costulation, ainsi que les clavi, se prolongent jusqu'au péristome. Sur le plan morphologique le sillon spiral médian est souligné, au cours de la croissance, par un bourrelet marqué renforcé par une nodosité mousse au point de division des côtes.

D. pasdejeuensis et *D. zieteni* (Fig. 86c, tableau 25)

Formes de grande taille bien représentées dans les horizons XVa-XVb (sous-zone à Trezeense Cariou, 1980). La taille moyenne est de 50-75mm ce qui correspond au phragmocône et au début de la loge: les formes plus complètes avec la loge dépassent facilement 85-90mm et un individu atteint 108,5mm de diamètre. Les quatre stades ontogéniques se répartissent ainsi: stade (**A**) lisse de 0 à 15mm de diamètre suivi du stade (**B**) costé de 15-30mm relativement plus court que pour l'espèce précédente. Le stade (**C 1**) costé éogéminé et géminé de 30 à 40-45mm correspond à la deuxième moitié du phragmocône. Le stade (**C 2**) montre bien la costulation falciforme caractéristique de *D. pasdejeuensis* de 45-50mm à 85-90mm, *i.e.* la fin du phragmocône et la première moitié de la loge) qui est plus brève chez *D. quereilhaci* . Ce type de costulation résulte probablement de la coalescence des côtes géminées, (cf. Gémination, p.200, fig. 82h). L'allongement des clavi ainsi que le rebord ombilical perlé lié à la présence d'une costulation primaire marquée en général, sont caractéristiques de *D. pasdejeuensis* . *D. zieteni* est une espèce très voisine, sinon identique, encore très mal définie que nous n'avons pas pu étudier sur le plan ontogénique, faute de matériel.

D. albus (Fig. 86d, tableau 25)

Espèce de *Distichoceras* comparable en taille à *D. pasdejeuensis* mais plus épaisse; 56% des individus dépasse 70mm de diamètre et 22% atteignent 90mm et plus (adultes avec loge). Elle se caractérise sur le plan ontogénique par une délétion de l'ornementation sur la loge d'habitation; à l'opposé, à ce stade de croissance, il y a hypertrophie des clavi. On observe: stade (**A**), stade lisse à de 0 à 20-25mm de diamètre puis stade (**B**) costé à costulation très fine 25 à 45mm de diamètre. Ce stade est suivi par un stade **C 1** costé et géminé (de 45 à 60mm de diamètre), un peu plus régulier que chez l'espèce précédente, et qui se termine un peu avant la fin du phragmocône. Le stade adulte (**G**) est original en raison de l'absence d'une ornementation latérale (côtes, sillon spiral) et de la persistance des clavi. L'hypertrophie des clavi peut se comparer par leur évolution ontogénétique à celle observée chez les formes microconques *Horioceras*. Les clavi ne subissent pas de délétion contrairement à l'ornementation.

Synthèse des éléments d'ontogénèse chez DISTICHOCERAS gr. I

(*Distichoceras* groupe *pasdejeuensis*)

	taille	Aire ventrale	Flanc	Bord ombilical	Cloisons
D. quereilhaci	de 30-50 à 60mm max.	25< clavi<60mm 10<carène<25mm 25<tricaréné<45mm subarrondi de 0-10 sinon subtabulée	15<Cp<45mm 10<sillon<60mm gémination de 25 à 45mm irrégulière	arrondi de 0 à 10 et vertical perlé de 25 à 45mm	jusqu'à 30-35mm et 40 pour D= 60mm
D. pasdejeuensis	de 50-75 à 108mm max.	15< clavi<90mm 15<carène<90mm subarrondi de 0-15 sinon subtabulée	25<Cp<50mm 15<sillon<60mm gémination de 20 à 40mm régulière de 30 à 40mm	arrondi de 0 à 10 sinon vertical perlé de 25-60mm	jusqu'à 45-50mm et 65-70 pour D= 90-100 mm
D. albus	de 70-90 à 110mm max.	25< clavi<90mm 15<carène<90mm subarrondi de 0-15 sinon subtabulée	20<Cp<40mm 20<sillon<52mm gémination de 35 à 60mm régulière de 50 à 60mm	arrondi de 0 à 10 sinon vertical perlé de 30-60	jusqu'à 40-55mm et 65-70 pour D= 90-100 mm

Tab. 25: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr.I (*Distichoceras* groupe *pasdejeuensis*)

V/1d/2 Les séquences ontogénétiques des Distichoceras du groupe II: (*Distichoceras* gr. *bicostatum / complanatoides*)

Ce groupe de *Distichoceras* correspond à l'espèce-type *bicostatum* de la sous-famille et à l'espèce *complanatoides* . Ce sont en général des formes de petite taille par rapport à celles du groupe I. Elles se caractérisent le plus souvent par la régularité du stade géminé, l'allure pointue de leurs tubercules ventro-latéraux (clavi) et par leur retombée ombilicale inclinée sur une grande partie de la coquille, (Tab. 26). Sur le plan ontogénique il y a réorganisation importante de la séquence par rapport aux espèces précédentes.

Groupe IIA : (***Distichoceras* gr. *bicostatum***)

D. bicostatum praenodulosum (Fig. 87a, tab. 26)

C'est le représentant le plus ancien du groupe: il s'agit d'une espèce de taille moyenne (30-40mm de diamètre) originale par son ontogénèse. Stade (**A**) lisse de 0 à 10mm environ suivi d'un stade (**B**) costé très long (de 10mm à 30mm de diamètre). Ensuite on voit de 30 à 40mm le stade géminé **C 1** ; le stade éogéminé irrégulier (**C 1 a**) est différent de celui de *D. bicostatum* qui est beaucoup plus réduit voire absent. Le stade géminé (**C 1 b**) montre une disposition plus régulière des clavi. L'ornementation est forte en particulier la costulation primaire (caractère hérité des *Geminites*); l'aire ventrale est monocarénée. Sur le plan ontogénique *D. bicostatum praenodulosum* appartient au même groupe que l'espèce-type.

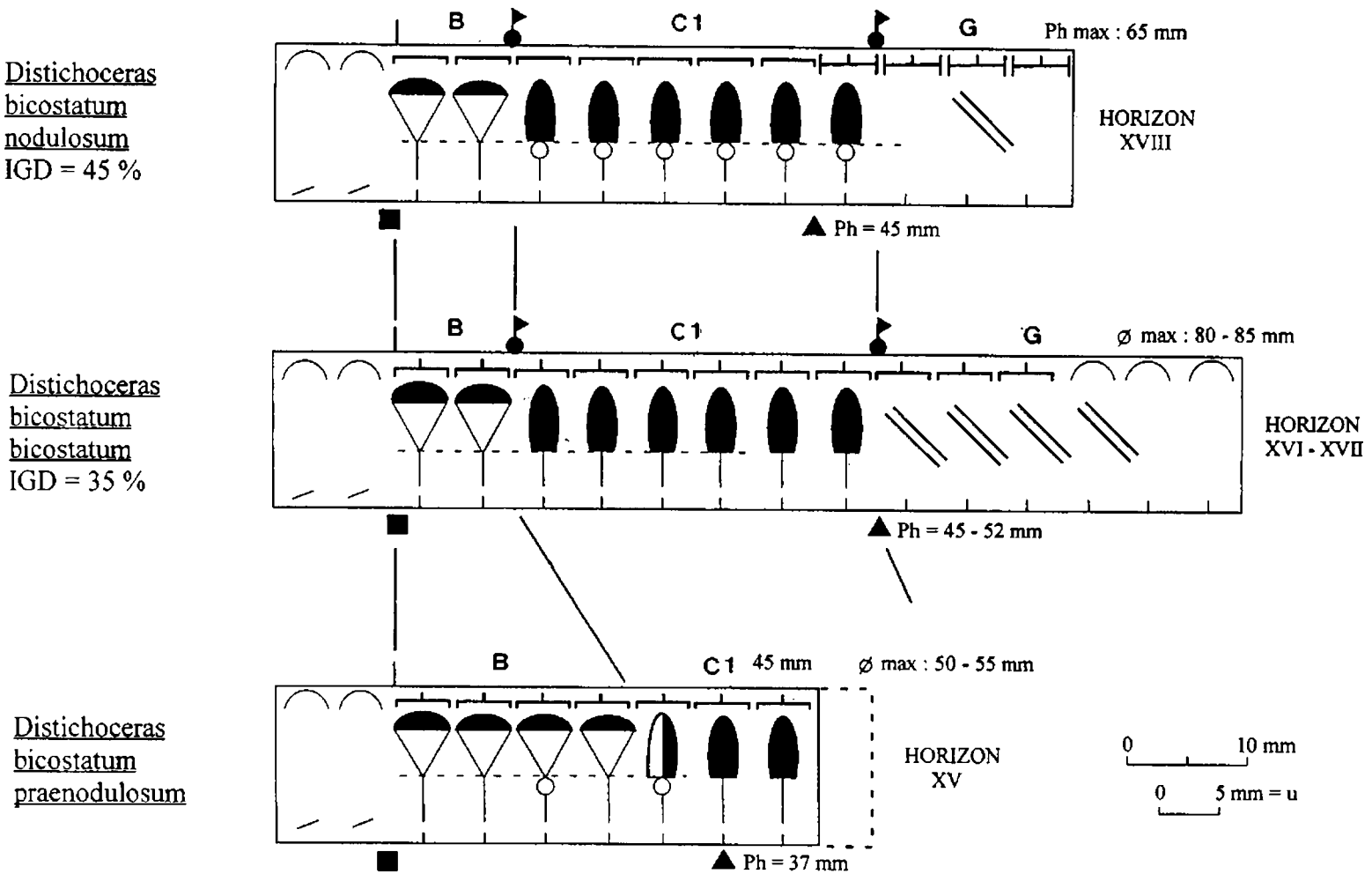


Fig. 87: ONTOGENESE CHEZ LES DISTICHOCERAS DU GROUPE II (LIGNEE BICOSTATUM)

D. bicostatum bicostatum (Fig. 87b, tab. 26)

La taille maximum de l'espèce peut dépasser 80mm de diamètre; cependant Palframan, dans son étude (1967) ne cite que deux exemplaires de plus de 70mm de diamètre. Le matériel anglais est représenté par des individus dont la taille moyenne est comprise entre 50 et 70mm avec de nombreux nuclei. Douvillé, (1915) cite, de Normandie, un spécimen de 69,5mm de diamètre avec sa loge. Dans le matériel de Normandie que nous avons étudié, 72% des individus sont des phragmocônes pyriteux dont la taille varie de 18 à 30mm de diamètre. Près de 40% des échantillons de Souabe-Franconie sont compris entre 35 et 55mm de diamètre (phragmocônes et début de loges de moules internes pyriteux). Dans le matériel du Centre-Ouest de la France 36% des échantillons avec loge parfois partiellement conservée, sont compris entre 30 et 50mm de diamètre et 42% des spécimens dépassent cette dernière valeur. Trois individus dépassent 80mm (un spécimen atteint même 85 mm de diamètre). L'ontogénèse des phragmocônes de *D. bicostatum* a été décrite par Palframan (*op. cit.*) qui a bien précisé la localisation des stades ontogéniques utilisés par nous. Les tours les plus internes, notamment les stades népioniques et néaniques que nous n'avons pas pu examiner sur nos spécimens en raison de leur mode de préservation, ont été largement détaillés par cet auteur. Les observations de Palframan sont reprises ici en y incluant nos propres observations sur les matériels normand et allemand. Les caractères ontogénétiques de l'espèce sont résumés dans la figure 88.

D. gr. *bicostatum* montre parfaitement les quatre stades de la séquence ontogénique standard: stade (**A**) lisse de 0 à 10mm environ de diamètre, puis stade (**B**) costé très bref (10-20mm environ). Au stade (**C 1**) géminé (20-50mm de diamètre) la gémination devient très rapidement régulière; elle est généralement fine à tubercules latéro-ventraux (clavi) pointus. Le stade adulte (au delà de 50mm) est lisse mais peut montrer sur les échantillons à ornementation forte des côtes externes concaves et espacées, plus ou moins marquées dans la deuxième moitié de la loge d'habitation, (stade **G**).

D. bicostatum morphotype *nodulosum* (Fig. 87c, tab. 26)

La forme *nodulosum* est interprétée comme morphotype de *D. bicostatum* et l'ontogénèse est identique à celle de cette dernière espèce. Elle n'est donnée ici uniquement pour comparaison. La taille des individus est comparable à celle de l'espèce-type *bicostatum* . En Souabe-Franconie le matériel étudié est compris entre 40 et 55mm en moyenne (58% des échantillons). Le matériel français est pratiquement identique quoique d'une taille légèrement plus grande, (40% des individus sont compris entre 30 et 50mm; un individu atteint 71,1mm de diamètre). Les paramètres morphologiques et numériques étant très proches avec *D. bicostatum* , la différenciation du morphotype est basée, (à partir de la fin du phragmocône), sur la tricarénation terminale de l'aire ventrale, caractère sans signification evolutive car il s'agit d'une itération, (caractère homoplasique). De même la présence à la fin du phragmocône et au début de la loge de nodules mousses spiraux, également connus chez les *Geminites* et aussi chez *D. complanatoides* , n'est pas un élément ontogénétique significatif sue le plan évolutif. Les stades (**A**) et (**B**) sont identiques à l'espèce précédente. Dans le stade (**C 1**), (de 20 à 50mm), il y a gémination comme précédemment et en même temps apparition des nodosités. Au stade adulte (**G**) il y a disparition de ce dernier caractère et apparition de caractères gérontiques (costulation cupuliforme); la tricarénation et la présence de nodosités sont concomitants.

Groupe IIB : (***Distichoceras* gr. *complanatoides***), (Fig. 95c, tab. 26)

L'holotype est un spécimen incomplet (47mm de diamètre), cloisonné à 43mm avec un début de loge. Dans le matériel allemand de Souabe-Franconie (cf. Annexe.) 70% des échantillons sont compris entre 32 et 41mm de diamètre et aucun ne dépasse 46mm; ils correspondent presque toujours à

	taille	Aire ventrale	Flanc	Bord ombilical	Cloisons
D. bicostatum	de 50-70 à 80mm max.	10< clavi<50mm 10<carène<59mm subarrondi de 0-10 et de 70-83mm sinon subtabulée	10<Cp<40mm 10<sillon<40mm gémination de 10 à 50mm régulière	arrondi de 0 à 10 et 70-83mm sinon vertical	jusqu'à 45-52mm pour D= 70mm
D. prae-nodulosum	de 30-40 à 50mm max.	8< clavi<40mm 8<carène<40mm subarrondi de 0-10 sinon subtabulée	18<Cp<35mm 10<sillon<30mm gémination de 10 à 35-40mm irrégulière	arrondi de 0 à 10 sinon vertical	jusqu'à 37mm pour D= 45mm
D. nodulosum	de 50-60 à 65mm max.	10< clavi<47mm 10<carène<52mm tricarénée à 52mm subarrondi de 0-10	10<Cp<40mm 10<sillon<52mm gémination de 10 à 47mm régulière	arrondi de 0 à 10 sinon vertical	jusqu'à 45mm pour D= 65mm
D. compla-natoides	de 60-75 à 96mm max.	8< clavi<30mm 10<carène<45mm tricaréné 45-60mm bicaréné 60 à80mm subarrondi de 0-10 et de 80 à 96mm subtabulée	15<Cp<50mm 10<sillon<55mm gémination de 10 à 30mm +/- régulière et de 30 à 55mm multidivision	arrondi de 0 à 10 et 80-96mm sinon vertical	jusqu'à 45-52mm pour D= 60-75mm jusqu'à 62mm à D=96mm

Tab. 26: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr.II
(*Distichoceras* groupe *bicostatum - complanatoides*)

	taille	Aire ventrale	Flanc	Bord ombilical	Cloisons
D. theobaldi	de 90 à 118mm max.	25< clavi <85mm 25<carène<90mm subarrondi de 0-20mm et > 85 sinon subtabulée	25<Cp<85mm 25<sillon<82mm gémination de 25 à 80mm irrégulière multidivision	toujours vertical granuleux non perlé	jusqu'à 82mm pour D= 118mm
D. zeissi	de 80 à 100 mm	25< clavi <92mm 25<carène<85mm subarrondi de 0-20mm et > 85 sinon subtabulée	25<Cp<92mm gémination de 25 à 50mm irrégulière 25<sillon<65mm	toujours vertical perlé de 40-60 mm	jusqu'à 80mm pour D= 92mm

Tab. 27: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr.III
(*Distichoceras* groupe *theobaldi- zeissi*)

des tours internes. Le matériel du Centre-Ouest de la France a fourni des formes de taille nettement plus grande: 58% des échantillons dépasse 60mm de diamètre. La taille la plus fréquente avoisine 75mm ce qui correspond à un phragmocône avec début de loge; 10% des spécimens dépasse 80mm avec une forme complète à 96mm de diamètre, (environ le double en taille de l'holotype). Ces échantillons de grande taille permettent une meilleure connaissance de l'ontogénèse de l'espèce. *D. complanatoides* possède des stades communs avec *D. bicostatum* sur le plan ontogénétique en particulier les stades (**A**) et (**B**) Les différences constatées portent sur le stade (**C 1**) costé et géminé qui est plus court (20-30mm de diamètre, rarement plus) et localisé, de ce fait, dans les tours internes de sorte qu'il est rarement visible sur les échantillons complets. On constate que le stade géminé régulier (stade **C1b**) précède toujours la multidivision des côtes externes , (stade **D**, *i.e.* fin du phragmocône et tout début de la loge). A la fin de la loge il y a délétion de la costulation externe multidivisée suivie de l'apparition de caractères gérontiques (stade **G** ,ornementation cupuliforme).

***Distichoceras* gr. IIIA et IIIB, (*Distichoceras* gr. *theobaldi - zeissi*)**

Les deux espèces *zeissi* et *théobaldi* sont relativement rares et le matériel recueilli dans l'Ouest de la France ne permet pas une étude ontogénique très détaillée en particulier des tours internes. L'ensemble de leurs caractères morphologiques (taille, enroulement, aire ombilicale différenciée) les rattachent au groupe *pasdejeuensis* . Toutefois le stade géminé de ces deux espèces n'est pas connu de manière complète sur nos échantillons faute de matériel; elles seront traitées à part dans l'étude de l'ontogénèse des Distichoceratinae. On soulignera leurs rapports avec les autres taxons sur le plan ontogénétique, (Tab. 27).

D. zeissi (Tab. 27)

Espèce de taille comparable à celle de *D. pasdejeuensis* ou *D. albus* (80-100mm) à bord ombilical différencié perlé; elle possède un enroulement assez évolute pour un *Distichoceras* et une tuberculation latérale très forte. C'est l'espèce de *Distichoceras* la plus fortement tuberculée latéralement. Les stades ontogéniques observés sont les suivants: stade (**A**) lisse de 0 à 20mm environ de diamètre suivi du stade (**B**) costé à costulation marquée (20-35mm environ de diamètre) avec l'apparition de clavi de petite taille. Ensuite vient le stade géminé et costé (**C 1**) à gémination forte et plus ou moins régulière (35-50mm) et le stade adulte (**C 2**), (50mm et plus de diamètre *i.e.* la fin du phragmocône et le début de la loge). Ce dernier présente une costulation primaire toujours forte et une costulation externe originale sous forme de côtes aplaties, spatulées d'allure radiale, devenant subtriangulaires dans la deuxième moitié de la loge. Ces côtes évoquent celles du genre *Subbonarellia* , Spath et sont associées à des clavi très marqués. La tuberculation latérale est assez irrégulière.

D. theobaldi (Tab. 27)

Espèce de très grande taille (un spécimen complet à plus de 118mm de diamètre) à costulation multidivisée et à stade adulte lisse. Les stades ontogéniques sont: stade (**A**) lisse (de 0 à 20mm environ de diamètre) puis stade (**B**) costé (de 25 à 35mm environ de diamètre) avec l'apparition de clavi de petite taille. Ensuite viennent les stades (**C 1** et **C 2**): stade **C 1** géminé et costé à côtes très fines et à gémination un peu plus régulière (35-60mm) suivi du stade à côtes multidivisées (ce stade **C 2** est situé à la fin du phragmocône). Le stade adulte (**D**), (60mm et plus *i.e.* la loge d'habitation) montre postérieurement à la costulation latérale très délicate, multidivisée une délétion de ce caractère en tout début de loge, (D= 90mm) en même temps qu'un bref stade à clavi marqués.

V-2 PHYLOGENESE CHEZ LES DISTICHOCERATINAE

V-2a Généralités

L'étude de la phylogénèse de la sous-famille de Distichoceratinae a été abordée à la fois par la méthode cladistique et par l'étude des séquences ontogénétiques; ces deux aspects seront traités successivement. Des approches cladistiques ont été appliquées à l'étude des Ammonoidea (Landman & *al.* , 1991; Dommergues, 1994; Latil & Dommergues, 1997 et Neige & *al.* , 1995 et 1997). Elles ont permis d'établir les rapports phylétiques au sein de taxons génériques, spécifiques et subspécifiques sur les bases d'une analyse de caractères plus rigoureuses qu'en Phylogénèse classique. Les itérations fréquentes chez les ammonoidés (par exemple la tuberculation dans la sous-famille étudiée) et le nombre limité de caractères constituent un handicap à l'application de l'approche cladistique. Dans l'étude de l'ontogénèse on a signalé certains caractères morphologiques qui n'ont pas forcément de valeur en phylogénèse. Enfin la connaissance globale de la morphologie des espèces permet aussi d'apprécier l'état des caractères morphologiques utilisés. Ce type d'analyse prend aussi en compte la logique ontogénétique pour l'établissement de la phylogénèse (mise en évidence de relations phylétiques précises).

V-2b Relations PHYLOGENESE-ONTOGENESE

V/2b/1 Introduction

L'apparition de la gémination au cours du développement, dont nous avons indiqué l'importance dans la description de l'ontogénèse des Distichoceratinae, est considéré ici comme un excellent repère pour la comparaison des ontogénèses entre taxons et la mise en évidence des décalages ontogéniques entre les différentes espèces. Nous avons systématiquement estimé l'importance relative de la gémination chez les différentes espèces en mesurant le rapport IDG (longueur du stade géminé par rapport au diamètre). Ce paramètre, s'il n'est pas absolument rigoureux, donne néanmoins une bonne appréciation de l'extension du stade géminé. Le caractère de délétion sera souligné selon les cas considérés. On constate chez les Distichoceratinae une suite d'évènements ontogéniques qui affectent plus ou moins les séquences; ces derniers seront synthétisés plus loin. Le choix ici de la taille comme critère d'âge en l'absence d'autres critères (stries de croissance, nombre de cloisons détectables sur le matériel étudié) doit faire l'objet de réserves concernant la valeur absolue de ce critère; cet aspect a été évoqué précédemment, (p.205). Gould, (1977) et Alberch & *al.*., (1979) ont défini trois standards de comparaison qui sont la morphologie et son taux de changement, l'âge biologique (avec ses différentes étapes) qui est, en première approche, corrélable avec la taille et la taille et son taux de changement. On fera également référence aux hétérochronies de développement (décalage des séquences ontogéniques), aux innovations et aux processus associés, (Dommergues & *al.*, 1986, Latil & Dommergues, 1997). L'interprétation sera donnée en termes d'hétérochronies du développement associés à des innovations. La longueur des cartouches ontogéniques des espèces comparées tiendra compte de la taille moyenne.

V/2b/2 ONTOGENESE-PHYLOGENESE chez les *GEMINITES*

Individualisation du sous-genre *Geminites* (Fig. 88)

Le genre macroconque *Geminites* dériverait des *Chanasia* du groupe *hartmanni* Zeiss vers le sommet du Callovien inférieur (zone à Gracilis). Ce groupe ancestral possède en effet une ontogenèse comparable à celle du sous-genre dérivé *Geminites* , (Baloge & Cariou, 1997). Par ailleurs il existe de nombreux caractères morphologiques communs: taille, enroulement, aire ventrale et partiellement l'ornementation . L'apparition soudaine d'une <u>gémination des côtes externes</u> à la limite du Callovien inférieur

et moyen conduit à l'individualisation d'une nouvelle séquence ontogénétique associée à une diminution de taille (nouveau taxon *Geminites janus primus*). Le processus évolutif est une divergence s.s. (*sensu* Delsol, 1977) et probablement un léger post-déplacement. Cette divergence est importante ce que souligne la valeur de l' IDG qui atteint environ 61% chez la sous-espèce précitée. Elle apparait à des stades relativement précoces de l'ontogénèse et provoque une compaction du stade à clavi de la séquence ontogénétique. Cet évènement évolutif semble rapide et on ne connait pas de formes intermédiaires entre les deux genres *Chanasia* et *Geminites* . Cette divergence morphologique s'accentuera au cours du temps dans la lignée spécifique *janus* . Il s'agit d'une restructuration morphologique importante, (PHASE 1, fig. 98 et 99) par rapport aux *Chanasia* ancestrales. Cette réorganisation importante et brusque sur le plan phylétique laisse supposer l'existence possible d'une ou plusieurs formes intermédiaires antérieures actuellement inconnues.

Evolution du genre *Geminites*: (Fig. 85-et tab. 24)

La sous espèce *intermedius* dérive de la forme *primus* par hypermorphose avec un léger post-déplacement. Cela se traduit morphologiquement par une augmentation de taille (de 65mm de diamètre on passe à 112mm chez *G. janus intermedius*). Le stade terminal **C2** représenté par de grosses côtes externes spatulées non géminées dues à la coalescence des côtes géminées du stade **C 1** précédent, est interprété comme une variante du stade géminé proprement dit. Cette lignée va évoluer dans l'ensemble de manière relativement graduelle toujours par hypermorphose et post-déplacement, avec une légère tendance à l'accélération affectant le stade **C 2** dans le cas de *G. janus janus* . Seuls divers caractères morphologiques mineurs affecteront la loge au cours du développement somatique. L'accélération aura pour conséquence, entre autres, une diminution relative et progressive du stade géminé. Par modification de l'enroulement *Geminites janus intermedius* (forme semi-évolute) passera à *Geminites janus janus* (espèce-type du genre, relativement involute). Il y aura également une modification de la section et une réduction du stade **C 1** (50% chez l'espèce *intermedius* au lieu de 40% pour l'espèce-type *janus*). *Geminites janus maximus* dérivera de l'espèce *janus* par son stade géminé encore plus réduit (IDG=30% rapporté au diamètre), (fig. 85). En conséquence sur le plan morphologique on notera ,d'une part, que la taille des trois dernières espèces est voisine, comprise 110-125mm de diamètre (la dérive de taille est faible). D'autre part la crénulation de la carène médiane, interprété comme un critère de maturité, tendra à apparaître de plus en plus précocement sur la loge d'habitation en fin de croissance chez les différentes espèces. On peut ainsi montrer l'évolution relativement graduelle de la lignée spécifique *janus* avec ses divers transiants, après son individualisation à partir des *Chanasia* .

Individualisation de l'espèce *charreaui* (Fig. 85-88 et tab. 24)

L'individualisation de l'espèce *charreaui* semble résulter d'une cladogénèse qu'il faut relier à un *Geminites* antérieur aux horizons IX-Xa-b (*G. janus intermedius*). En effet *G. charreaui* et *G. janus primus* possèdent conjointement des affinités (notamment une costulation épaisse caractéristique) avec *Chanasia hartmanni* . La costulation beaucoup plus forte de *G. charreaui* semble plus primitive que celle de la sous-espèce *primus* . Un enracinement plus ancien de l'espèce *charreaui* doit donc être envisagé comme le suggère, par ailleurs, l'analyse cladistique, (p. 241). Si l'ontogénèse de la sous-espèce *primus* est assez bien connue (Fig. 85) il n'en est pas de même pour *Geminites charreaui* puisque nous ne disposons que de formes juvéniles et d'un holotype incomplet. Cet exemplaire est encore cloisonné à 63mm de diamètre de sorte qu'avec une loge correspondant à un demi-tour on arriverait à un diamètre estimé de 100mm environ. Les deux taxons précédents ne sont donc vraisemblablement pas comparables en taille. Par rapport à *Chanasia hartmanni* la modification ontogénique correspond à une divergence restreinte avec apparition très irrégulière et localisée d'une gémination de type **C1a** suivie d'un stade **C 2** à côtes subtriangulaires.

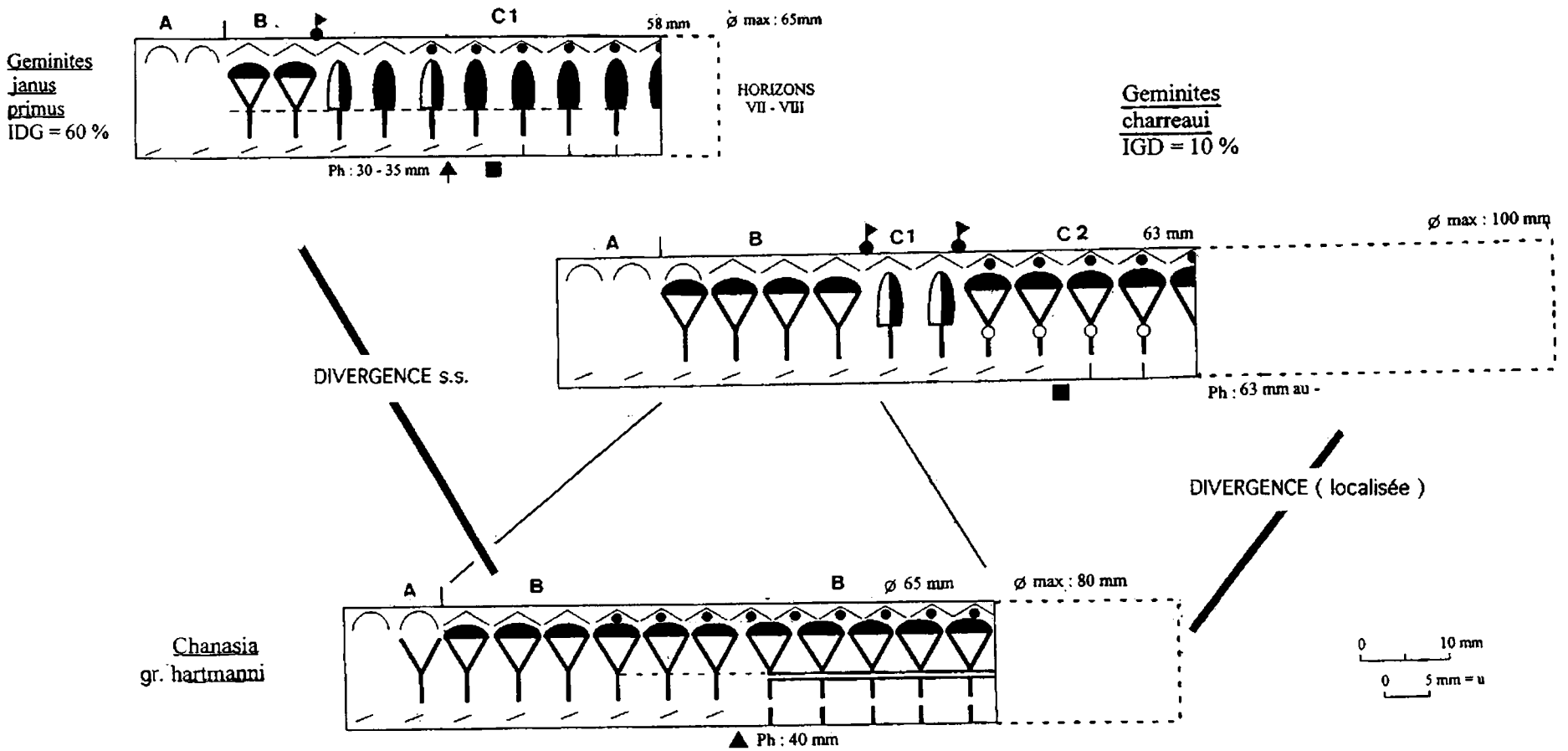


Fig. 88 Ontogénèse comparée et passage de *Chanasia* gr. *hartmanni* au sous-genre *GEMINITES* (*G. janus* et *G. charreaui*)

L'acquisition de côtes externes subtriangulaires est liée aussi à la tuberculation latérale au point de division des côtes primaires. La coalescence des côtes géminées existe aussi dans d'autres lignées, (par exemple dans la lignée *pasdejeuensis*). Cette dernière présente une séquence ontogénique modifiée par rapport à celle de *G. janus janus* puisque le stade **C1 a** est extrêmement réduit. Le rapport IDG est de 60% chez *G. janus primus* contre 10% chez l'espèce *charreaui* . Ces deux espèces résultent en effet d'une cladogénèse par rapport au genre *Chanasia* qui possède une ontogénèse différente, (absence de gémination).

A titre d'hypothèse de travail la coalescence pourrait envahir complètement des stades de plus en plus précoces notamment le stade géminé **C1 a** de sorte que ce dernier pourrait disparaître; cela conduirait d'une part à une accélération de la divergence de l'espèce *charreaui* par rapport à la lignée *janus* . D'autre part la mise en place d'une costulation externe forte uniquement de type subtriangulaire, permettrait le passage du sous-genre *Geminites* au genre *Subbonarellia s.s.* Spath (1928) dont on sait qu'il ne possède apparemment pas de gémination (*op. cit.* , p. 93), (discussion plus loin , p. 247).

V/2b/3 ONTOGENESE-PHYLOGENESE CHEZ *DISTICHOCERAS*

Introduction

L'étude systématique de la sous-famille des Distichoceratinae a montré l'existence de trois lignées spécifiques bien individualisées morphologiquement chez les *Distichoceras s.s.* , à savoir les lignées *pasdejeuensis* , *bicostatum* et *complanatoides* . Sur le plan phylétique un problème important à résoudre est celui du passage des *Geminites* aux *Distichoceras s.s.*. Pour des raisons morphologiques le groupe le plus ancien, celui de *D. pasdejeuensis* , ne peut dériver que de la lignée *janus* . Pour des raisons d'âge il dériverait par cladogénèse d'une sous-espèce de *Geminites* antérieure à l'apparition du genre *Distichoceras* et, probablement de manière indirecte, de la sous-espèce *intermedius* .

Individualisation de *Distichoceras* du groupe *pasdejeuensis* , (Fig. 85-86)

Le passage de la sous-espèce *janus intermedius* à l'espèce *quereilhaci* , première espèce de *Distichoceras* s'effectuerait par <u>progénèse accompagnée d'un pré-déplacement</u>, (progénèse néoténique) , (PHASE 2, fig. 98-99). Chez *D. quereilhaci* on constate une forte diminution de la taille par rapport aux *Geminites* . Le développement somatique est ralenti avec présence de caractères juvéniles chez l'adulte, stade **C1 a** éogéminé et aussi la persistance du sillon spiral latéral. Il n'existe aucun des caractères adultes de *Geminites* comme la gémination régulière ou bien la crénulation de la carène médiane. On passe des *Geminites* à la première forme connue des *Distichoceras* par des modifications supplémentaires qui affectent également l'allure de la costulation primaire qui s'affaiblit fortement sur les tours juvéniles (elle est finement striée au lieu d'être costée) ainsi que l'aire ventrale qui a tendance à s'aplatir et qui devient monocarénée. Cependant la tricarénation est partagée entre les deux taxons sous-génériques puisque ce dernier caractère est connu également, de manière fugace chez *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* . De plus le bord ombilical devient abrupt. L'individualisation du genre *Distichoceras* passe donc par une réorganisation profonde de la séquence ontogénique et un processus paedomorphique.

Evolution des *Distichoceras*: du groupe I (<u>*pasdejeuensis* / *albus*</u>) et du <u>**groupe IIIA**</u> (<u>*D. theobaldi* , *D. zeissi*</u>), (Fig. 86)

L'évolution des espèces de la lignée *pasdejeuensis* semble se faire graduellement à partir de *D. quereilhaci* . par des hypermorphoses associées à des post-déplacements (sauf pour *D. albus*). *Distichoceras zeissi* , espèce dont l'ontogénèse n'est pas encore totalement précisée, s'individualise par rapport à *D. pasdejeuensis* grâce à un stade géminé **C1** plus restreint suivi d'un stade **C 2** à costulation

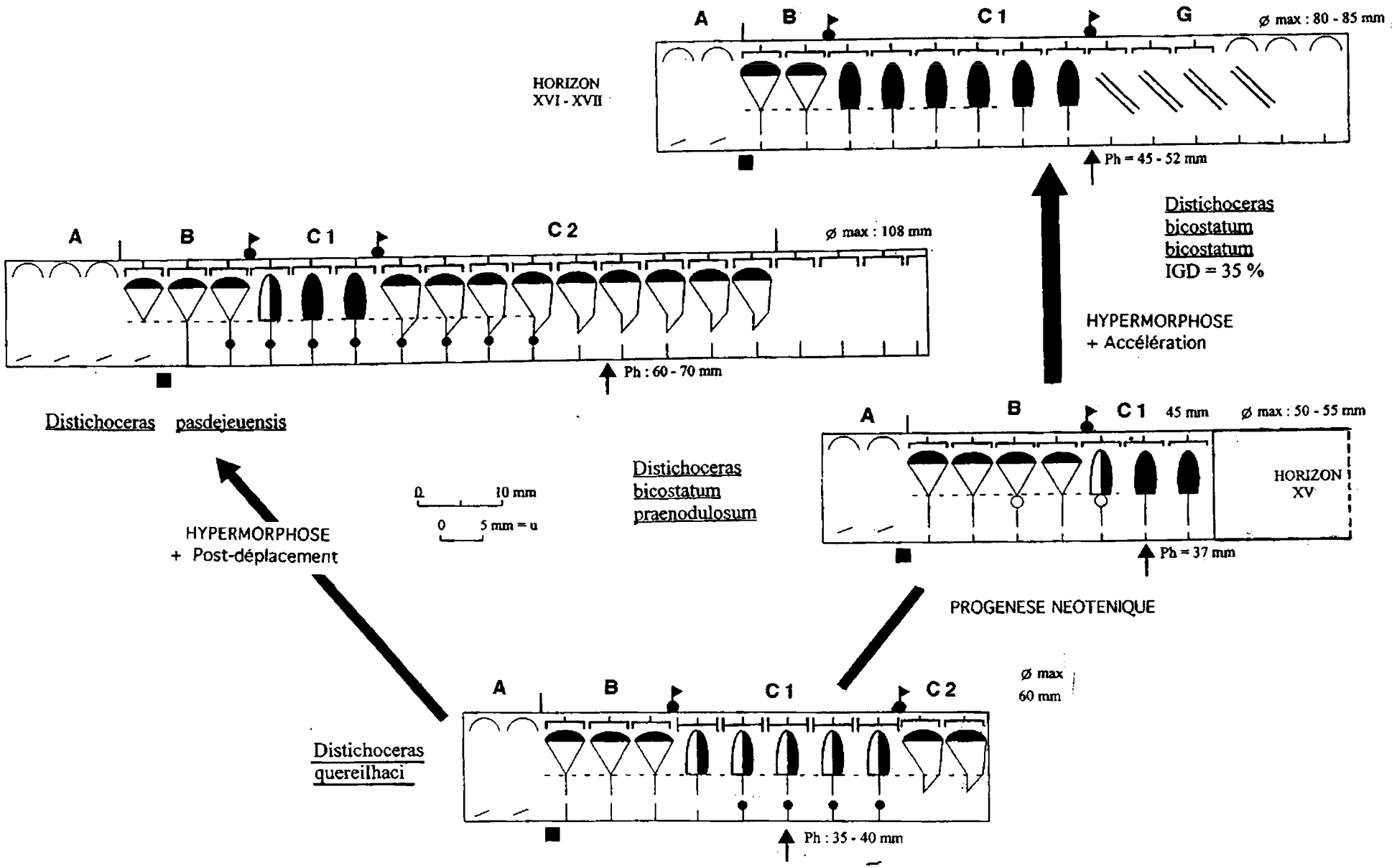


Fig. 89 Ontogénèse comparée et passage de la lignée *pasdejeuensis* aux *Distichoceras* de la lignée *bicostatum* et évolution de la lignée *bicostatum*

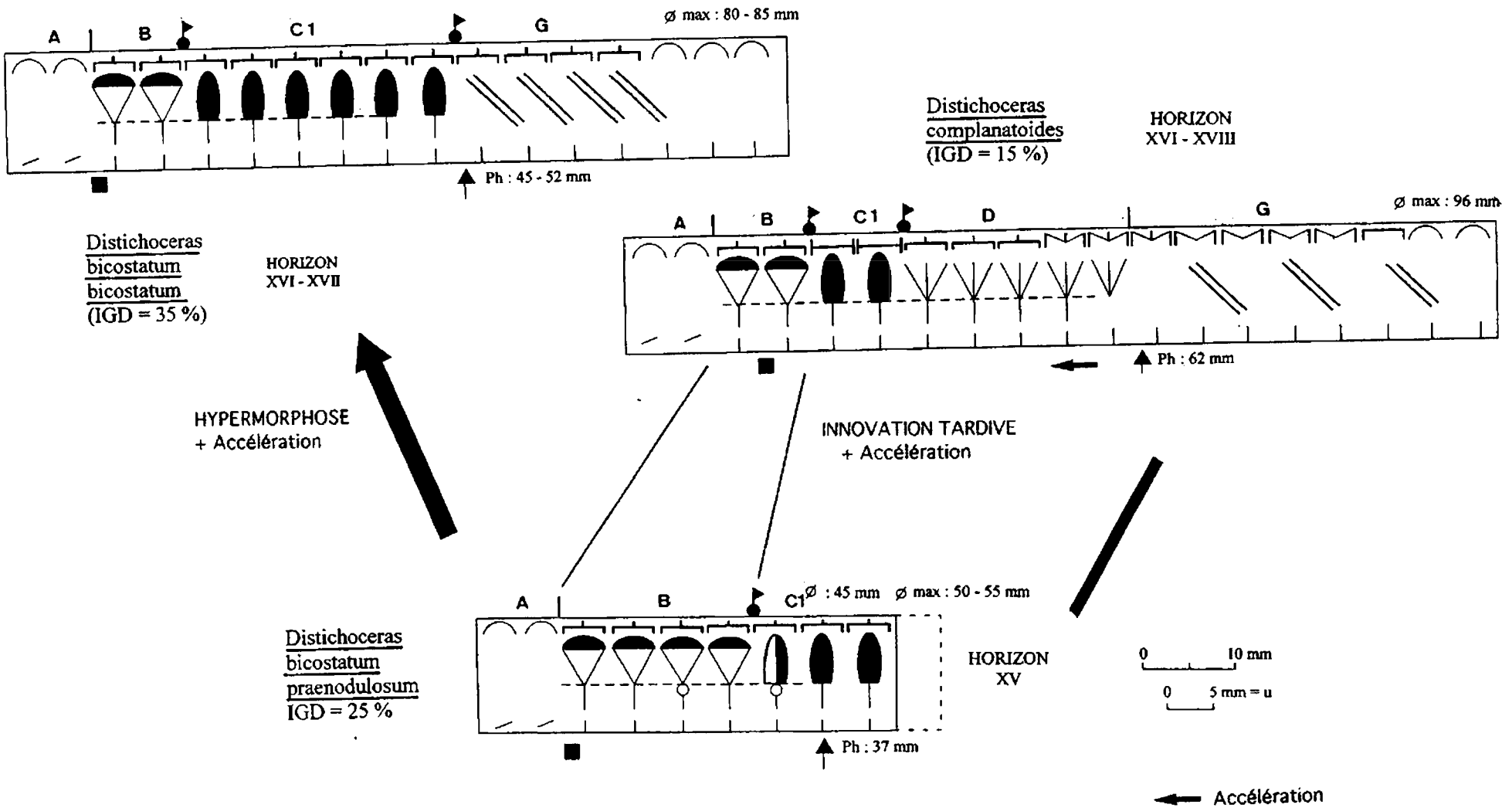


Fig. 90 Individualisation de l'espèce *D. complanatoides* à partir de la lignée *D. bicostatum*

externe originale d'allure subtriangulaire avec une tuberculation latérale (Fig. 86) qui persiste sur toute la loge d'habitation. *Distichoceras pasdejeuensis* qui lui succède montre les différents stades des *Distichoceras* : stade (**A**) lisse et stade (**B**) costé à costulation fine. Puis le stade géminé **C 1** plus régulier que celui de l'espèce précédente suivi d'une costulation falciforme (stade **C 2**) en fin de croissance (Fig. 86), équivalente sur le plan ontogénique de la costulation subtriangulaire de l'espèce *zeissi* . On passe de l'espèce *quereilhaci* à l'espèce *pasdejeuensis* par une hypermorphose et un post-déplacement (processus péramorphique). L'ornementation de *Distichoceras albus* , forme la plus récente du groupe, présente une très nette délétion de la costulation, ne laissant subsister que les clavi qui peuvent par ailleurs s'hypertrophier. L'espèce *albus* dériverait de l'espèce *pasdejeuensis* par néoténie (processus paedomorphique). L'ontogénèse des espèces *zieteni* et *theobaldi* est encore mal connue, mais est comparable respectivement à celle de *D. pasdejeuensis* et *D. albus* .

Individualisation des *Distichoceras*: du groupe II (*bicostatum*), (Fig. 89)

Les espèces de *Distichoceras* de ce groupe sont assez différentes morphologiquement de celles du groupe précédent au point que les rapports entre les deux ne sont pas évidents. La dérivation du groupe *bicostatum* à partir du groupe *pasdejeuensis* sera traitée par l''analyse cladistique. Sur le plan morphologique il existe une coupure assez nette entre les deux lignées avec une phase de réorganisation importante, (PHASE 3, fig. 99). Sur le plan de l'âge il convient de remarquer la coexistence du premier représentant de la lignée *bicostatum* (la sous-espèce *praenodulosum*) avec l'espèce *pasdejeuensis* . En conséquence il faut envisager une dérivation à partir d'une espèce plus ancienne telle que *D. quereilhaci* de l'horizon XII. La comparaison des séquences ontogéniques des taxons *quereilhaci* et *praenodulosum* (Fig. 89), montre, outre l'identité des stades **A** et **B** , une disparition des caractères adultes (stade **C 2** à côtes falciformes) et une diminution relative du stade géminé **C 1**. On note aussi une forte réduction de la taille associée à une extension du stade **B**; il s'agirait d'une progénèse néoténique. En conséquence l'ontogénèse de *D. bicostatum praenodulosum* montre une extension des caractères juvéniles de la lignée *pasdejeuensis* à l'ensemble de la coquille. Chez la sous-espèce *praenodulosum* la néoténie semble de plus confirmée par l'inclinaison très développée du bord ombilical sur la plus grande partie de la coquille. Le rebord ombilical aura tendance à se redresser par la suite chez *D.bicostatum* sans être toutefois aussi abrupt et différencié que celui de l'espèce *pasdejeuensis* .

Evolution des *Distichoceras* du groupe II (*bicostatum*), (Fig. 89-90)

Les rapports phylétiques entre les espèces du groupe II restent encore à préciser avec la présence probable de nombreux transiants analogues aux morphotypes 1,2 et 3 de *D. complanatoides* . Toutefois l'ontogénèse permet de séparer très nettement les plusieurs variants de l'espèce *bicostatum* qui dérivent vraisemblablement de *D. bicostatum praenodulosum* , (Fig. 99). La localisation de ette dernière sous-espèce reste à préciser sur le plan stratigraphique (horizon à Leckenbyi probable ou base de l'horizon suivant à Athleta ?). Les différents stades ontogéniques sont bien individualisés et correspondent bien à la description de *D. bicostatum* par Palframan, (1967): stade (**A**) lisse et stade (**B**) costé suivi du stade géminé (ici très régulier, stade **C 1 b**) représentant environ un tiers rapporté au diamètre. Sur le plan morphologique l'espèce-type *bicostatum* montre l'apparition d'un stade terminal adulte différent à côtes externes cupuliformes (caractères gérontiques, stade **G**) avec un développement du stade géminé supérieur à celui de *D. bicostatum praenodulosum* (le rapport IDG est de 35% au lieu de 25% chez la sous-espèce *praenodulosum*). Sur le plan de l'âge, les *D. bicostatum s.s.* sont indubitablement plus récents que cette dernière sous-espèce. *D. bicostatum bicostatum* dériverait de la sous-espèce *praenodulosum* par une hypermorphose associée à une accélération qui développe le stade géminé. Il y a condensation des stades juvéniles; le processus est péramorphique. Rappelons que la forme *nodulosum* est un morphotype

de *D.* gr. *bicostatum* qui est caractérisé par une vraie tricarénation terminale et des nodules latéraux, caractères ataviques itératifs déjà présents chez des taxons antérieurs et de manière assez générale chez les Oppeliinae sans signification évolutive.

Individualisation de l'espèce *Distichoceras complanatoides* , (Fig. 90)

D. complanatoides dérive de la lignée *bicostatum* tant sur le plan morphologique en général que sur le plan ontogénique. Sur le plan morphologique l'espèce *complanatoides* est très voisine du groupe *bicostatum* par sa taille, son involution et sa morphologie générale. Sur le plan de l'âge on ne peut la comparer qu'à la sous-espèce *praenodulosum* qui est la plus ancienne de la lignée *bicostatum* .Le morphotype 1 de l'espèce *complanatoides* est localisé, semble-t-il, dans l'horizon à XVb à Athleta. Sur le plan ontogénétique les différents stades sont pour une grande partie identiques à ceux de *bicostatum* : stade (**A**) lisse et stade (**B**) costé suivi par le stade géminé **C 1 a**, ici très réduit (le rapport IDG est de 15% seulement). Le stade adulte terminal (**D**) montre une multidivision de la costulation externe (innovation tardive). L'espèce *complanatoides* dériverait de la sous-espèce *praenodulosum* par une innovation tardive associée à une accélération, (PHASE 3 , fig. 90 et 99). L'innovation tardive gagne rapidement les tours les plus internes du phragmocône des différents transiants et provoque une forte compaction du stade géminé (IDG= 15%) qui, de ce fait, n'est plus visible sur les coquilles complètes. Le processus évolutif est ici péramorphique.

En conclusion il apparait que la dynamique évolutive du genre *Distichoceras* serait contrôlé par des processus évolutifs variés en phase de différenciation et d'extinction (progénèse néoténique, innovation tardive avec accélération, voire néoténie chez *D. albus*) et plus uniformes en phase d'évolution (hypermorphose et post-déplacement). Les deux processus de paedomorphose et de péramorphose sont représentés selon les cas mais les processus péramorphiques sont dominants. Ces hétérochronies de développement peuvent être renforcés par des modifications supplémentaires qui accentuent la différenciation spécifique .

V/2b/4 ONTOGENESE-PHYLOGENESE chez *HORIOCERAS* (microconque)

Interprétation des séquences ontogénétiques:

Les Distichoceratinae étant issus des Hecticoceratinae (Arkell, 1957; Baloge & Cariou, 1993, 1997) nous avons, en première approche, sélectionné deux espèces microconques de *Jeanneticeras* sur le plan ontogénique pour comparaison avec le sous-genre microconque *Horioceras* . En effet les formes microconques de certains Hecticoceratinae (*Chanasia* , *Zieteniceras*) du sommet du Callovien inférieur et du Callovien moyen sont regroupées dans le genre dimorphique *Jeanneticeras* , (Zeiss, 1956; Elmi, 1967). Ce dernier auteur distingue fort justement trois groupes morphologiques parmi les *Jeanneticeras* : les groupes *pleurospanium* , *perlatum* et *crenatum* . Le groupe *pleurospanium* possède, en particulier, une ornementation le plus souvent marquée qui correspondrait au genre macroconque *Chanasia* (Rollier, 1922). En effet certaines espèces de ce groupe comme *Jeanneticeras girodi* (Bonarelli) et *J. prahecquense* (Petitclerc) montrent de nombreuses côtes externes fortes, aplaties renforcées distalement par des " tubercules marginaux" (Elmi, *ibid.* , p. 735 , =clavi). Ce dernier auteur met en évidence quatre stades ontogéniques chez les *Jeanneticeras* : (**A**), stade lisse ; (**B 1**), stade costé (1° tour); (**B 2**), stade moyen costé (fin du phragmocône) et (**D**), stade adulte (loge d'habitation avec apophyses jugales). Les clavi d'allure pointue sont localisés dans le stade **B 2** et au début du stade **D** .

Le genre *Horioceras* (Munier-Chalmas, 1892) est considéré, dans ce travail, comme la forme

microconque des deux macroconques *Distichoceras s.s.* et *Geminites* et non comme le seul sous-genre de *Distichoceras* comme l'a interprété Palframan (1967); en effet la morphologie *Horioceras* est réalisée bien avant le premier *Distichoceras s.s.* connu. Nous avons montré que le sous-genre *Horioceras* accompagne les macroconques précédents depuis la limite Callovien inférieur- moyen jusqu'au Callovien supérieur (horizon à Lamberti).

Ontogénèse descriptive des *Horioceras* microconques :

Jeanneticeras girodi (Bonarelli): (Fig.91 et tab. 28)

Par l'aplatissement de sa costulation externe et par ses " tubercules marginaux " (= tubercules claviformes) bien marqués sur la loge, cette forme microconque de *Chanasia* est intéressante à comparer à l'*Horioceras* le plu ancien sur le plan de l'ontogénèse. D'après les descriptions données par Elmi, (1967) il y aurait quatre stades ontogéniques. Les stades 2 et 3 sont tous les deux costés et ne correspondent en fait qu'à l'évolution de la costulation. Premier stade (1) lisse à aire ventrale arrondie puis stades (2 & 3), d'abord costulé avec côtes primaires développées (stade 2) puis puis à costulation secondaire jusqu'à 30mm environ de diamètre, (stade 3). Ce dernier stade de croissance ne concerne que le phragmocône. Enfin le stade (4), (loge d'habitation) avec une costulation externe faite de côtes aplaties et spatulées renforcées distalement par des clavi. L'aire ventrale est tricarénée et subtectiforme. Le bord ombilical est toujours arrondi; le cloisonnement cesse vers 25-28mm environ de diamètre chez l'holotype. Il y a une franche discontinuité morphologique par rapport aux *Horioceras* qui ne possèdent pas de costulation latérale ni de tubercules claviformes de type *Chanasia*, mais au contraire des clavi pointus.

Horioceras gr. baugieri (d'Orb.) et *Horioceras baugieri* (d'Orb.): (Fig.91 et tab. 28)

Pour les *Horioceras baugieri* du Callovien moyen terminal et du Callovien supérieur l'ensemble du matériel poitevin étudié ne semble pas dépasser 25mm de diamètre. 78% des formes normandes oscillent entre 15 et 17mm de diamètre. Le matériel (exemplaires adultes) de Souabe-Franconie est compris entre 15 et 23mm de diamètre (avec un spécimen à 27,4mm). Le matériel de l'Ouest de la France est de taille un peu plus grande: 66% des valeurs sont comprises entre 20 et 25mm de diamètre pour les formes adultes. Palframan (1967) mentionne une taille moyenne comprise 18,5 et 22mm de diamètre pour un matériel comparable. L'ontogénèse de l'espèce-type a été décrite avec précision par ce dernier auteur (*op. cit.* , p. 76 et suivantes). *Horioceras* gr. *baugieri* correspond à une forme unique de la limite Callovien inérieur et moyen trouvée aux Maisons Blanches sur le versant aquitain.

On peut distinguer trois stades sur le plan de la séquence ontogénique : (**A**), stade lisse (jusqu'à 8mm de diamètre); (**B**), stade à clavi (fin du phragmocône et début de la loge) et (**G**), stade adulte final (les deux derniers tiers de la loge d'habitation) avec apophyses jugales. On notera que le stade à clavi pointus est très précoce (dès 8mm de diamètre) et qu'il précède légèrement la présence de stries (les flancs des *Horioceras* ne sont pas vraiment costés). Chez *Horioceras* gr. *baugieri* aussi bien que chez la forme-type ce stade à clavi (**B**) représente 17% rapporté au diamètre adulte. On note que la présence d'une fine carène est directement liée à l'apparition des clavi.

Horioceras semseyi (Loczy): (Fig.91 et tab. 28)

C'est une forme de taille nettement plus grande que *H. baugieri* mais aussi un peu plus évolute. L'ensemble du matériel étudié (75% des individus) en provenance du Grand Breuil dépasse 30mm de diamètre à l'état adulte: 18% excède 40mm et un échantillon atteint même 45,6mm de diamètre. On distingue les trois stades ontogéniques identiques aux précédents mais décalés (hétérochronie de développement): (**A**), stade lisse (1° tours jusqu'à 15mm de diamètre); (**B**), stade à clavi (fin du

phragmocône et début de la loge , D=: 30-32mm) et (**G**), stade final (les deux derniers tiers de la loge). Le stade à clavi est voisin de celui de *Horioceras baugieri* , toutefois il est un peu plus long que chez cette dernière espèce et ses clavi sont souvent rétroverses : le stade à clavi représente 21% rapporté au diamètre. Apophyses jugales et péristome identiques à ceux d' *Horioceras baugieri* (d'Orb.).

Les principaux éléments ontogéniques chez *Horioceras* et *Jeanneticeras*

	taille	Aire ventrale	Flanc	Bord ombilical	Cloisons
H baugieri	de 15-20 à 25mm moy.	8< clavi<20mm 8<carène<20mm subarrondi de 0-7mm puis subtabulée	Stries dès 10mm clavi maximum début loge réguliers	arrondi	13-18mm (14,2 pour D=21,5 mm)
H. semseyi	de 30- 40 45mm max.	20< clavi<35mm subarrondi de 0 à 15-20mm puis subtabulée	Clavi maximum début loge rétroverses	arrondi	22-25 mm
J girodi	de 20-30 45mm max.	10< clavi<40mm 10<carène<20mm puis tricaréné subarrondi puis subtectiforme	10<**Cp<30mm Ce seuls > 30 avec clavi réguliers marqués dès 20-25mm	arrondi 0-15mm puis vertical	25-28mm pour D= 45mm

* La carène médiane est très peu marquée chez *Horioceras.*
** Chez *Jeanneticeras* les stries débutent la costulation primaire

Tab: 28 Synthèse des éléments ontogéniques chez *Horioceras* et *Jeanneticeras*

Relations ONTOGENESE-PHYLOGENESE chez les *HORIOCERAS*

Individualisation du genre *Horioceras*: (Fig. 91)

Ce sous-genre microconque dériverait des *Jeanneticeras* microconques du sommet du Callovien inférieur (zone à Gracilis). Le genre *Horioceras* peut dériver d'espèces ancestrales de *Chanasia* ayant pour dimorphe microconque des formes ressemblant à *Jeanneticeras girodi* (Bon.) ou des formes voisines qui disposent en effet d'une séquence ontogénique comparable. On passe de la morphologie *Jeanneticeras* à *Horioceras* gr. *baugieri* par une progénèse associée à un pré-déplacement:

- la progénèse modifie fortement le développement somatique (taille); on voit ainsi la taille diminuer de moitié : 20-25mm de diamètre chez *Horioceras* au lieu de 40-45mm pour les *Jeanneticeras girodi* avec le développement relatif des stades juvéniles, (stade (**A**) lisse et stade (**B**), à stries et à clavi primitifs) au dépens du stade adulte, (processus paedomorphique).
- le pré-déplacement modifie également la séquence initiale du microconque *Jeanneticeras*

Cependant il convient de nuancer la valeur des clavi chez le genre *Jeanneticeras* : en effet l'individualisation des clavi chez ce dernier genre se fait graduellement à partir de 10mm de diamètre. Il semble que les clavi bien marqués (comparables à ceux des Distichoceratinae) ne se développent qu'à partir de 15-20mm de diamètre, c'est à dire sur la loge d'habitation. Il y a difficulté, dans ces conditions, à apprécier l'extension exacte du stade à clavi.

Les processus évolutifs précédents sont la cause, chez le sous-genre *Horioceras*, de modifications morphologiques importantes: diminution de taille très forte et délétion de la costulation latérale (les flancs sont lisses ou plus rarement finement striés). Par contre l'aire ventrale possède la même allure, le bord ombilical également; les apophyses jugales (critère de maturité) sont pratiquement identiques. Les clavi vont s'individualiser fortement (hypertrophie) dans le genre à l'opposé de la costulation. On assiste à ce stade de l'évolution phylétique à un processus paedomorphique important (hyperpaedomorphose) qui permet le passage des *Jeanneticeras* (Hecticoceratinae microconques) au premier *Horioceras* (Distichoceratinae microconques), *Horioceras* gr. *baugieri* des Maisons Blanches à la limite Callovien inférieur et moyen. L'échantillon étant unique, il convient cependant de nuancer l'assimilation indubitable au genre *Horioceras* pour éviter toute éventuelle convergence morphologique. A cette époque seul le genre macroconque *Geminites* est individualisé (sous-espèce *primus*).

Evolution du genre *Horioceras*: (Fig. 91)

La morphologie des *Horioceras* va rester pratiquement la même depuis la paedomorphose initiale jusqu'à la fin du phylum de sorte qu'on peut considérer que le genre est en état de quasi-stase (Cariou & Hantzpergue, 1988). Cependant des processus évolutifs de moindre importance que précédemment énoncé peuvent être notés.

Passage de *Horioceras* gr. *baugieri* à *Horioceras semseyi* , (Fig. 91)

La comparaison des cartouches ontogéniques entre les deux espèces montre les mêmes stades morphologiques au cours de la croissance mais décalés et associés à une augmentation de taille chez *H. semseyi* . Le processus est ici une hypermorphose associée à un post-déplacement (Dommergues & *al.* , 1986; Devillers & Chaline, 1989). Dans la dernière espèce il y a une augmentation du stade juvénile qui est décalé (post-déplacement); la taille moyenne a plus que doublé (hypermorphose). En dehors du grand développement des clavi, ces derniers ont une forme légèrement différente car ils sont plus allongés et surtout moins pointus que chez l'espèce *baugieri* . Le stade à clavi (**B**) représente 55% rapporté au diamètre chez *H.* cf. *baugieri* et 53% chez *H. semseyi* , valeurs tout à fait comparables; le processus serait péramorphique.

Evolution de la morphologie *baugieri*

Mis à part l'espèce *semseyi* (associée par ailleurs aux premiers *Distichoceras s.s.*) les *Horioceras* connus actuellement jusqu'à l'extinction de la sous-famille des Distichoceratinae sont tous de morphologie *baugieri* . Palframan (1967) fait de l'espèce type *baugieri* l'équivalent microconque strict de *Distichoceras bicostatum* mais cette morphologie est antérieurement réalisée. Le passage d' *Horioceras* gr. *baugieri* à l'espèce-type des *Horioceras* se ferait par simple hypermorphose, (le stade à clavi passe de 55% à 60%). D'autre part le stade lisse (**A**) est identique au précédent et le stade à clavi, (**B**) (apparition des clavi vers 8mm de diamètre) fait 60% environ rapporté au diamètre. Les deux valeurs étant très proches, la dérive morphologique semble faible entre les deux taxons. On notera que la forme des clavi est aussi légèrement différente entre les deux formes; *H. baugieri* possède des clavi un peu plus pointus comme mentionné précédemment dans la partie systématique. Le processus évolutif serait ici une péramorphose.

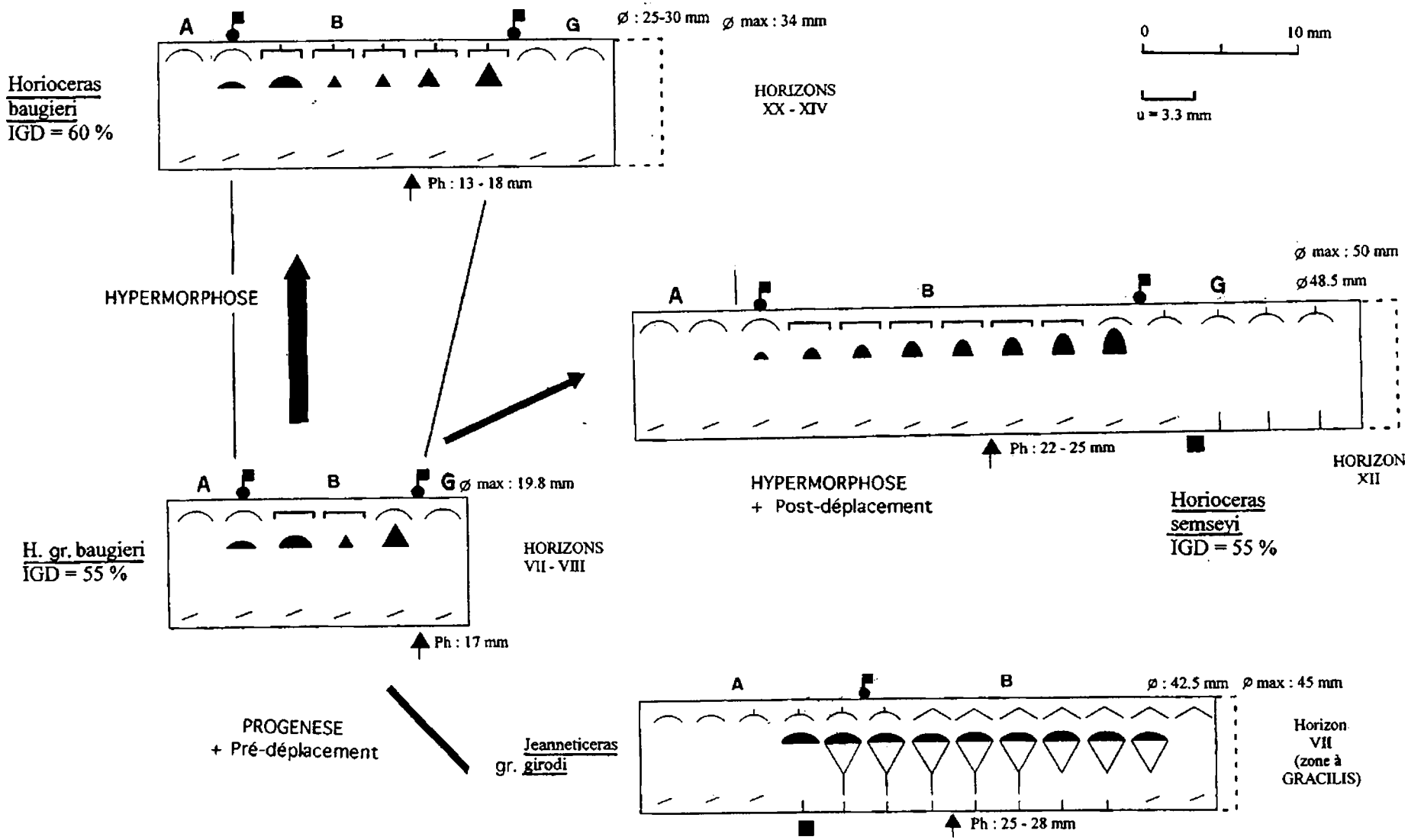


Fig. 91 Ontogénèse comparée chez les formes microconques et passage de *Jeanneticeras girodi* aux *Horioceras* de la lignée *baugieri* ; ontogénèse d' *Horioceras semseyi*

Pour résumer l'évolution ontogénique chez les *Horioceras* microconques passe par une phase paedomorphique initiale (acquisition de la morphologie *Horioceras*), à la limite du Callovien inférieur et moyen, suivie de deux phases évolutives mineures péramorphiques (la morphologie *Horioceras* est devenue morphologiquement stable).

V/2b/5 CONCLUSIONS:

Chaline & Marchand, (1999 , p. 59) ont récemment insisté sur l'importance des mécanismes génétiques, donc évolutifs, capables de modifier plus ou moins profondément les organismes sur divers plans: caractères morphologiques, fonctions d'organes et, à une plus grande échelle, des plans d'organisation. De cette façon une innovation causée par une mutation génétique significative et couplée à une hétérochronie de développement, se traduirait par des modifications morphologiques importantes de signification phylétique. Chez la sous-famille des Distichoceratinae les études ontogénétiques montrent une innovation importante vers la limite-Callovien inférieur et moyen dans les dimorphes sexuels macroconques et microconques. Il y a, respectivement, apparition de la gémination des côtes externes, (individualisation du sous-genre *Geminites*) et apparition de la morphologie *Horioceras* . La signification phylétique est évidente, il s'agit chez ces deux taxons de l'apparition des caractères discriminants de la sous-famille des Distichoceratinae. Dans la sous-zone à Baylei (zone à Coronatum) chez les formes macroconquesdiverses modifications significatives et ponctuelles (disparition de la costulation primaire et conjointement aplatissement de l'aire ventrale) conduisent à l'individualisation du genre *Distichoceras s.s.* . Entre ces périodes de restructuration morphologique on aurait des processus génétiques plus graduels (micromutations ?) qui affecteraient un ou quelques caractères morphologiques, (Tintant, 1963). A l'intérieur des lignées spécifiques, ce gradualisme jouerait par exemple, pour la taille des individus ou, selon les cas, serait induit par des hétérochronies de développement. Enfin on note que les processus évolutifs (péramorphose et paedomorphose) sont toujours liés, dans la sous-famille, à des phases précises respectivement d'évolution graduelle ou de réorganisation des séquences ontogénétiques. Pour résumer les Distichoceratinae montrent une succession de phases évolutives, (fig. 99) correspondant à des sauts morphologiques (phases de réorganisation par progénèse ou par innovation) associées à des phases de décalage très limitées des séquences ontogéniques, (mode plus graduel). Les implications phylétiques des hétérochronies et des innovations (Dommergues & *al.* , 1986) peuvent être parfaitement vérifiées chez la sous-famille.

V-2c Application de la méthode cladistique aux Distichoceratinae

Les caractères morphologiques liés sont des combinaisons naturelles de caractères qui peuvent être interprétés en termes de plésiomorphie et d'apomorphie et donc d'établir de manière plus rigoureuse les relations phylétiques entre les différents taxons. Dans notre étude les relations entre caractères ne concerneront que les stades géminés des différentes espèces dont nous avons précisé antérieurement la place dans les séquences ontogéniques (Ontogénèse, p. 208). Rappelons que chez les Distichoceratinae la gémination est présente soit à la fin du phragmocône et au début de la loge, soit sur le phragmocône seul; la disposition et l'allure des clavi est très dépendante du type de gémination, (Gémination, p.199). On exclura les caractères gérontiques (hypertrophie des clavi chez *Distichoceras albus* en fin d'ontogenèse, costulation cupuliforme terminale à côtes simples chez *D. bicostatum*), qui ne sont pas des apomorphies au sens strict. La délétion des caractères doit également être précisée (Latil & *al.*, 1997). Nous analyserons successivement trois modalités morphologiques rencontrées dans la sous-famille des Distichoceratinae. Ce sont:

Carénation-Clavi, Gémination-Costulation et la Tuberculation.

V-2c1 Les caractères morphologiques liés

Relations Carénation-Clavi:

On a pu mettre en évidence trois types morphologiques majeurs, (Fig.92a-d)

Type A (*janus*): (Fig.92a), Clavi alternes allongés et parallèles aux trois carènes, moyennement marqués et correspondant à la partie distale de côtes spatulées; aire ventrale tricarénée à carène médiane crénelée ou non.

Type B (*pasdejeuensis*): (Fig.92b), Clavi alternes très allongés et parallèles à la carène unique, très marqués (allure massive ou pincée); carène médiane crénelée ou non. Un type B1 (*albus*): (Fig.92c), pourrait être individualisé avec des clavi très allongés, obliques par rapport à la carène et hypertrophiés (allure tranchante); carène médiane sinueuse crénelée ou non.

Type C (*bicostatum*): (Fig.92d), Clavi petits et assez pointus parallèles à la carène, très réguliers; carène médiane non crénelée.

Les caractères Carénation-Clavi se réduisent en fait à trois possibilités (le type B1 correspondant à une variante du type B) qui ne sont pas partagées (autapomorphies) entre les divers groupes phylétiques par rapport à la forme ancestrale (*Chanasia*).

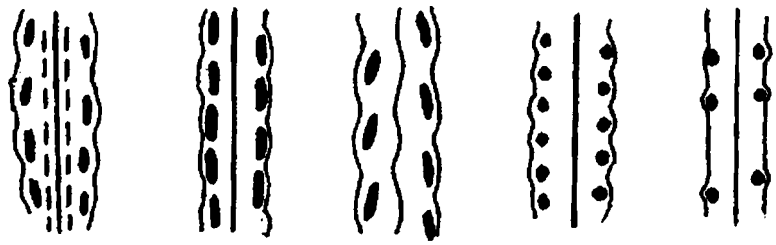
Relations Gémination-Costulation:

Les flancs des Distichoceratinae sont ornés au stade moyen de croissance de côtes externes spatulées, fortes ou bien fines (régulièrement ou non géminées). La costulation primaire est variable selon les taxons. Chez *Geminites* elle est toujours bien marquée; une tendance à la délétion de cette costulation n'affecte, semble-t-il, que la sous espèce *maximus* en fin de croissance. Chez les *Distichoceras s.s.* il y a deux types principaux de costulation, modérément marquée ou très affaiblie. On peut distinguer trois types D à F qui ont regroupés dans la figure 92e-g.

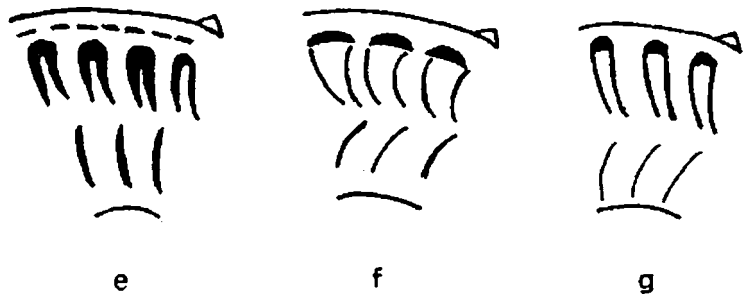
Type D (*janus*): (Fig.92e), costulation primaire proverse forte se divisant au stade moyen de croissance en côtes secondaires spatulées fortes irrégulièrement géminées. Le stade géminé est très développé (cf. fig.83) ou, au contraire, très restreint chez *G. charreaui* (type D1).

Type E (*pasdejeuensis*): (Fig.92f), costulation primaire encore bien marquée avec un stade final de croissance à côtes fortes et simples soit falciformes (*D. pasdejeuensis*) soit subtriangulaires (*D. zeissi*). On note une tendance à la multidivision chez les formes les plus évoluées du type (*D. theobaldi*, *D. albus* = type E1). Le stade géminé est très peu développé (*cf.* fig. 86).

Forme des clavi:



Clavus type 1 (allongé) :
a: *Geminites janus* , **b**: *Distichoceras pasdejeuensis* , **c**: *Distichoceras* sp. A
Clavus type 1 (punctiforme) :
d 1: *Distichoceras bicostatum* , **d 2**: *Distichoceras quereilhaci*



Gémination des côtes:
e: moyennes et subrectilignes (*Geminites janus*) , **f**: larges et spatulées (*Distichoceras pasdejeuensis*), **g**: étroites (*Distichoceras bicostatum*)

Fig. 92 Les caractères liés chez les Distichoceratinae

Tuberculation latérale:
Tubercule +/- marqué:
a: massif (*Distichoceras zeissi*), **b**: mousse (*Geminites charreaui*)
Nodule +/- punctiforme:
c: petit nodule (*Distichoceras bicostatum* morphe *nodulosum*)

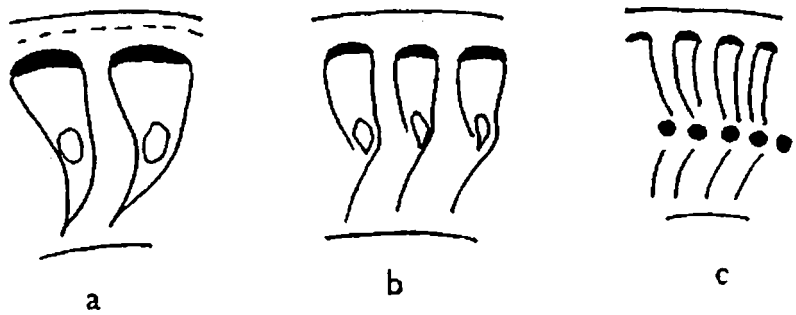


Fig. 93 La tuberculation latérale chez les Distichoceratinae

Type F (*bicostatum*): (Fig.92g), costulation primaire affaiblie avec une délétion de plus en plus marquée de la costulation latérale (souvent fine) au stade final de croissance (*D. bicostatum*). Il existe aussi une tendance à la multidivision chez l'espèce (*D. complanatoides*). Le stade géminé est moyennement développé (cf. fig.87) chez cette dernière espèce.

L'analyse de la costulation et de la gémination chez les Distichoceratinae met en évidence également trois types bien distincts avec des caractères non partagés comme dans le cas précédent.

Relations tuberculation latérale-Costulation:

Le point de division des côtes est souvent souligné, soit par un tubercule plus ou moins aplati (*G. charreaui* , (fig. 93 a) et *D. zeissi* , (fig. 93b) soit par un petit nodule punctiforme lié à un renforcement local de la côte, (chez les formes à ornementation faible comme le morphotype *nodulosum* , (fig. 93 c). Il existe aussi chez certaines espèces un pincement tuberculiforme au point de division (*D. bicostatum praenodulosum* , *D.* cf. *pasdejeuensis*) en forme de pseudo-tubercule. Ces diverses ornementations sont toujours situées le long d'un sillon spiral latéral ou sur le bourrelet qui le borde sur la côté externe. La tuberculation latérale est donc partagée par divers taxons à des âges différents: horizon XI pour l'espèce *charreaui* , horizon XIV pour l' espèce *zeissi* et l'horizon XVIII pour le morphotype *nodulosum* de *Distichoceras bicostatum* . Ce caractère semble devoir être interprété comme un caractère homoplasique et non comme un caractère évolutif au sens strict. On remarque que la tuberculation semble indépendante des différents groupes et qu'elle n'est jamais présente en phase de différenciation ou d'extinction des lignées.

L'analyse des caractères liés précédents montre une bonne congruence des résultats. Ainsi il y a nettement, sur le plan morphologique , individualisation de trois ensembles cohérents:

- ensemble *Geminites janus* : types A et D, D1
- ensemble *Distichoceras pasdejeuensis* : types B, B1 et E, E1
- ensemble *Distichoceras bicostatum* : types C et F

Ces ensembles correspondent à différents taxons de niveau sous-générique qui se succèdent chronologiquement, déjà individualisés précédemment par Baloge & Cariou (1997). Dans un premier temps on a mis en évidence divers types basés sur les caractères liés en essayant de voir s'il existait d'éventuelles incompatibilités entre eux, ce qui n'est pas le cas ici. Par contre Neige (1996) en étudiant la morphométrie des Harpoceratinae du Lias moyen a montré que les arbres phylétiques montraient des incompatibilités entre certains caractères liés; il en concluait (*op.cit.* , p.179) à la présence d'homoplasies chez les premiers représentants de la sous-famille.

V-2c 2 Essai d'analyse cladistique des Distichoceratinae

L'une des originalités de l'analyse cladistique est l'utilisation privilégiée qu'elle fait de l'hypothèse vicariante. Cette dernière postule en effet que la naissance de deux taxons frères résultent de la scission de l'aire de répartition initiale du taxon ancestral. Cependant on tiendra compte ici de l'évolution anagénétique graduelle (absence de cladogénèse) d'une chronoespèce. En approche cladistique on utilise l'ensemble des caractères morphologiques présentant une évolution propre (état des caractères); ces caractères sont sélectionnés à partir de l'ensemble des taxons étudiés y compris ceux de la forme ancestrale ("out group"). Le but recherché est d'essayer d'établir les relations phylétiques possibles entre les taxons ; pour cela on peut employer un programme informatique utilisant le principe de parcimonie, ici le programme HENNIG, (1986). Tassy (1998) a fait une analyse critique de la pensée de Hennig, pionnier du cladisme, à propos des applications phylétiques chez les ammonoidés. Il y montre qu'il n'y a pas incompatibilité entre l'analyse cladistique et la contrainte historique (âge des taxons). Hennig avait par ailleurs envisagé en plus des

CARACTERES	ETAT a	ETAT b	ETAT c	ETAT d	ETAT e
1/ Gémination (place)	absent	géminé sur tout le test	géminé sur le phragmo-cône	——	——
2/ Gémination (allure)	absent	éogéminé irrégulier	géminé régulier	télescopé	très réduit ou délétion
3/ Clavi (place)	tout stade avec loge	sur phrag-mocône	délétion	——	——
4/ Clavi (place)	allongés	allongés et obliques	pointus et petits	absent	——
5/ Aire ventrale	tectiforme	subtectiforme	aplatie	concave	——
6/ Carénation	3 carènes	1 carène	mixte (1et3)	absent par délétion	——
7/ Crénulation	présent tout stade	présent sur loge	absent	——	——
8/ Costulation I	forte	faible	stries	——	——
9/ Costulation II et externe	forte et spatulée	costulation forte simple (3 types)	fine multidivisée	absente par délétion	——
10/ Tubercules latéraux	absent	mousse et radiaux	pincée et radiaux	arrondis et petits	——
11/ Sillon latéral	présent	vestigial	absent	——	——
12/ Tubercules ombilicaux	absent	perlés et irréguliers	perlés et réguliers	absents par délétion	——
13/ Bord ombilical	incliné	anguleux	——	——	——
14/ Sutures	incisé et U étroit	incisé et U massif	simplifiée	——	——

Fig. 94 : CARACTERES ET ETAT DE CARACTERES **MATRICE 1 D**

Espèces (s.sp)	ETAT DES CARACTERES (cf. MATRICE 1D)													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
hartmanni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
primus	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
intermedius	1	2	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0
charreaui	2	3	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1
janus	1	2	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	1	0
quereihaci	1	1	0	0	1	2	2	1	1	0	1	1	1	1
maximus	2	4	0	0	1	0	1	1	3	0	1	0	1	1
zeissi	2	2	0	0	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
zieteni	2	2	0	0	2	1	2	1	1	0	1	2	1	2
pasdejeuensis	2	2	0	0	2	1	2	1	1	0	1	2	1	2
theobaldi	2	4	0	1	2	1	2	1	2	0	1	2	1	2
albus	2	4	1	2	3	1	2	1	3	0	1	2	1	2
praenodulosum	1	1	0	2	1	1	2	1	3	2	1	0	1	2
complanatoides	2	2	1	2	2	2	2	2	2	0	1	0	1	2
sp. A	2	2	0	1	2	1	2	1	1	1	1	3	1	2
bicostatum	2	2	1	2	2	1	2	2	3	0	1	0	1	2

Correspondance matrice 1 D : a=0 ; b=1 ; c=2 ; d=3 ; e=4

Fig. 95 : ANALYSE CLADISTIQUE

MATRICE 1A
(GRILLE MATRICIELLE)

applications biologiques et l'utilisation pertinente des fossiles par l'analyse des caractères. Nous nous sommes inspirés pour les Distichoceratinae de l'analyse cladistique effectuée sur la sous-famille albienne des Lyelliceratinae, (Latil & Dommergues, (1997). S'agissant de formes platycônes tuberculées et costées, la comparaison s'avère judicieuse notamment par le choix des caractères analysés. Les états de caractères (caractère ancestral et caractères dérivés) peuvent être définis par rapport à un groupe-souche (outgroup); ils sont codés ici 0 (caractère ancestral primitif) et 1,2,3 4 pour les caractères dérivés, (fig. 95). Pour éviter des conflits entre la logique morphologique (péramorphocline/ paedomorphocline) et la logique stratigraphique tous les autres états ont été ordonnés en fonction des polarités suggérées par l'ordre d'apparition des taxons. Si les polarités conduisent à une incompatibilité on doit donner la priorité à la seule morphologie comparée pour lever toute incertitude, (*op.cit.* , p. 108). Ainsi une délétion de l'ornementation latérale est considérée comme un état de caractère donc comme une apomorphie. Par exemple la costulation falciforme de l'espèce *pasdejeuensis* , est interprétée ici comme un état dérivé par rapport au stade géminé **C 1**. Par contre la tuberculation latérale, inégalement répartie dans les différentes lignées doit être considérée comme un caractère homoplasique (itératif) non significatif phylétiquement. Dans ce cas la morphologie comparée entre les taxons s'avère très utile; cette dernière sera également privilégiée pour la distinction d'espèces évoluant plus ou moins graduellement. Le cladogramme le plus court (principe de parcimonie) est seul retenu (arbre consensus).

Notre analyse a porté sur une sélection de **14** caractères morphologiques (n°1 à 14) considérés comme vecteurs d'information phylétique. Les états de caractères du groupe *Chanasia hartmanni* ont été systématiquement codés comme étant les plus primitifs, (out-group). Les autres états de caractères ont été ordonnés, comme dit précédemment, en fonction des polarités suggérées par l'ordre d'apparition des taxons, c'est à dire controlés par un critère indépendant, la superposition stratigraphique. Les caractères sont regroupés dans la matrice **1D**, (Fig. 94); ils concernent essentiellement la gémination et les caractères associés (caractères 1 à 4), l'aire ventrale (caractères 5 à 7), l'ornementation latérale (caractères 8 à 12) ainsi que l'allure du bord ombilical et des lignes de sutures cloisonnaires (caractères 13-14). L'état des caractères sélectionnés doit faire la distinction entre les caractères gérontiques proprement dits liés à la fin de la croissance (affaiblissement de la costulation en fin d'ontogénèse chez *Geminites* ou côtes cupuliformes terminales chez *Distichoceras* gr. *bicostatum*) et la délétion de certains caractères apomorphes (*id.* fig.195) . Pour cette raison une grande attention a été portée à l'amplitude de la délétion des caractères en tenant compte de la position stratigraphique des échantillons. Rappelons que pour qu'un caractère soit considéré comme présentant le même état, sa variabilité doit être prise en compte statistiquement (Neige, *op.cit.*, p.181).

L'analyse cladistique porte sur l'ensemble des taxons étudiés; toutefois pour certaines espèces fragmentaires et rares (*D. zieteni* , *D.* sp. A), certaines données peuvent manquer. Elles ont fait l'objet d'une extrapolation en supposant l'extension significative de ces caractères; on a employé également les connaissances générales de la sous-famille mises en évidence dans l'analyse systématique. Les différentes espèces sont citées dans la matrice 1A, (Fig. 95). Pour les 19 taxons considérés les arbres possibles proposés par le programme HENNIG sont au nombre de 14, (13 arbres plus l'arbre consensus), (Fig. 96A) avec un nombre limité de pas, (11 à 14). Un examen global des arbres montre, à quelques détails près, une grande cohérence excepté la divergence à partir de l'extra-groupe ("out group") et aussi l'individualisation des espèces du groupe II (groupe *bicostatum*) avec deux possibilités.

Différenciation des *Geminites* à partir du groupe-souche *Chanasia* :

Fig. 96 A : ARBRE CONSENSUS

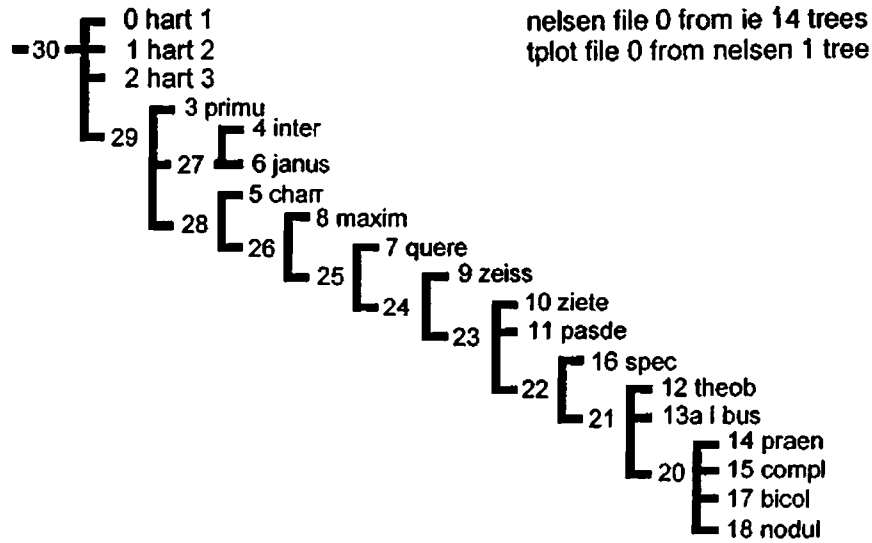


Fig. 96 B : CONFIGURATION "a"

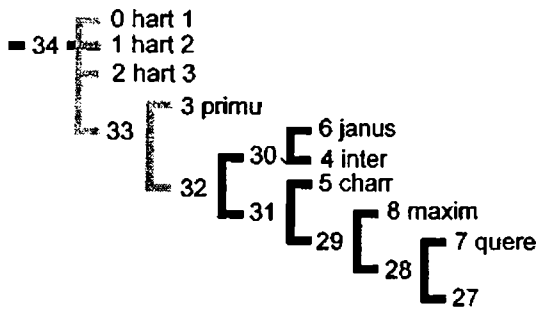


Fig. 96 C : CONFIGURATION "b"

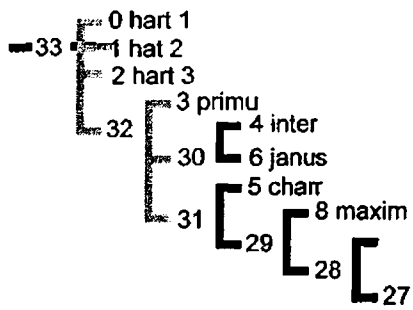


Fig. 96 D : COMPATIBILITE POLYTOMIE : ARBRE 14

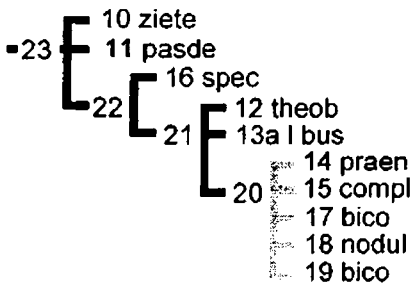


Fig. 96 E : INCOMPATIBILITE ARBRES 12 - 13

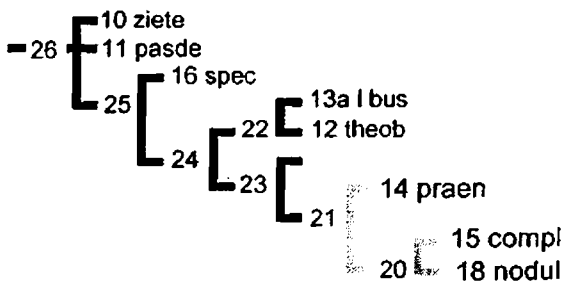


Fig. 96 : CLADOGRAMME HENNIG

Cette différenciation est fondamentale puisqu'elle correspond à l'individualisation d'une nouvelle sous-famille les Distichoceratinae (sous-genre *Gemintes*) à partir des *Chanasia* (Hecticoceratinae).On note entre les deux taxons génériques deux configurations possibles "a" et "b" , (Fig. 96B-C), très différentes sur le plan phylétique avec les successions suivantes:

"a" : **Extra-groupe** / *primus*> (*janus-intermedius*)> *charreaui* --->Fig.96B
"b" : **Extra-groupe** / *primus*- / (*janus-intermedius*) / *charreaui* --->Fig.96C

A la différence de la configuration "a", la configuration "b" met sur le même plan les trois taxons précités au niveau des pas 3-30-31, (polytomie), laissant envisager un enracinement éventuel un peu plus ancien de l'espèce *charreaui* comme semble l'indiquer l'ontogénèse, (Ontogénèse, p. 222). On notera aussi que la répartition respective des deux configurations est pratiquement équivalente pour les 14 arbres possibles sur le plan statistique: 57% pour "a" et 43% pour "b". L'arbre consensus privilégie la configuration "b" dans laquelle l'individualisation de l'espèce *charreaui* s'effectue à partir de la lignée spécifique *janus* . Le manque de matériel dans l'horizon VII-VIII ne permet pas de résoudre le problème. On notera cependant que morphologiquement les tours internes de *G. charreaui* sont très proches de ceux des *Chanasia* et que le mode de gémination très irrégulier et limité de l'espèce *charreaui* (gémination dissymétrique, p. 199) s'écarte manifestement de celui, beaucoup plus régulier, de la lignée *janus*.

Structure des *Distichoceras* du groupe I, (*D. pasdejeuensis*):

Les différents arbres phylétiques donnés par le programme HENNIG, ne montrent aucune divergence, exception faite de la dernière espèce *Distichoceras* sp. A, qui est, par ailleurs, encore mal connue morphologiquement.

Différenciation des *Distichoceras* du groupe II, (*D. bicostatum*):

En raison d'une morphologie du bord ombilical très différente entre les espèces du groupe I (*D. pasdejeuensis*) et le groupe II (*D. bicostatum*) une hypothèse de travail consistait, dans un premier temps à envisager une origine plus ancienne pour le groupe *bicostatum* par rapport au groupe-souche des *Distichoceras* (groupe *pasdejeuensis*) qui possède un bord ombilical redressé et très différencié (présence d'un rebord perlé). L'état plésiomorphe du bord ombilical est incliné avec une tendance à se redresser en fin de croissance seulement (cas des *Geminites*). L'état dérivé montre un redressement de plus en plus précoce du bord ombilical (*D. pasdejeuensis*). Or dans le groupe *D. bicostatum* l'inclinaison du bord ombilical est de nouveau bien exprimée à l'exception de *D. complanatoides* . En fait la relation phylétique entre le groupe I (*D. pasdejeuensis*) et le groupe II (*D. bicostatum*) semble pouvoir s'expliquer par une progenèse néoténique permettant la dérivation de *D.* gr. *bicostatum* , ce qui écarte l'hypothèse précédente. Cette relation phylétique a été décrite dans l'étude de l'ontogenèse, (p.223, fig. 89). Il n'en demeure pas moins que des données paléontologiques supplémentaires dans les niveaux condensés de la sous-zone à Trezeense (horizons XVa-XVb), seront nécessaires pour préciser davantage les modalités de passage entre les deux taxons précités.

Evolution des *Distichoceras* du groupe II (*D. bicostatum*):

Les possibilités proposées par le cladogramme concernant la structure du groupe *bicostatum* sont au nombre de 3. L'arbre consensus indique une polytomie au pas 20, (Fig.96D), qui englobe les taxons suivants; *bicostatum praenodulosum, bicostatum bicostatum* (et le morphotype *nodulosum* de *D. bicostatum*) et *complanatoides* . La polytomie (arbre 14), (Darlu & Tassy, 1993; Wiley,

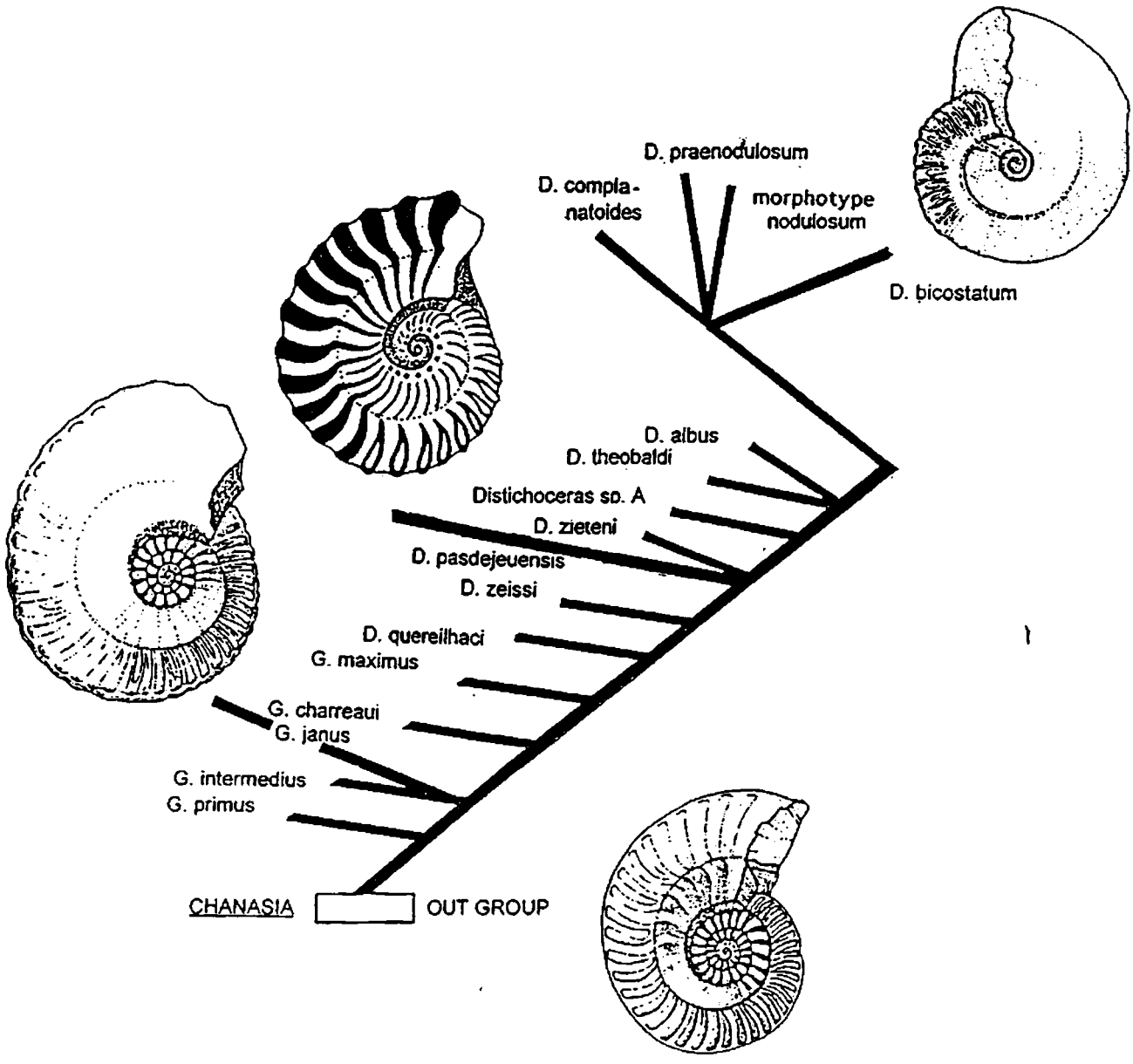


Fig. 97 : CLADOGRAMME GENERAL DES DISTICHOCERATINAE

Addendum : Deux exemples où la logique stratigraphique est prise en défaut justifient par ailleurs l'analyse cladistique. Ainsi chez *D. complanatoides* le stade final lisse envahit peu à peu les tours internes (il suffit de comparer les morphotypes 1 et 3 de l'espèce considérée). La signification de ce changement morphologique n'est pas la même que pour l'affaiblissement de la costulation latérale en fin de croissance chez *Chanasia hartmanni* qui correspond à un caractère gérontique. De même chez *Geminites charreaui* la morphologie fortement costéede cette espèce ne s'inscrit pas dans la polarité évolutive de *G. janus* (atténuation de l'ornementation latérale) bien que l'âge de l'espèce *charreaui* soit assez récent. Il y a donc nécessité de ranger ce taxon à part et de l'exclure de la lignée spécifique *janus*.

1995; Neige, 1996) n'indique pas une multispéciation dans le cas considéré. Elle correspond en fait à l'impossibilité de conclure aux relations phylétiques entre les taxons précités et montre les limites de la méthode cladistique appliquée aux ammonoidés. Une explication peut résider dans le fait que les données actuelles sont encore trop insuffisantes. L'analyse cladistique (arbres 12 et 13) montre à la fois des compatibilités et des incompatibilités sur le plan morphologique (Fig. 96D-E). Ces dernières existent en raison de l'absence de contraintes indépendantes, d'ordre biostratigraphique (notamment l'ordre d'apparition des taxons de ce groupe terminal). Ainsi *D.* gr.*bicostatum* (y compris la sous-espèce *praenodulosum*) est connu avec certitude depuis l'horizon XVb jusqu'à l'horizon terminal à Paucicostatum. L'espèce *complanatoides* est connue depuis l'horizon XVb jusqu'à l'horizon XVII. Il apparait donc que l'espèce-souche *bicostatum* et l'espèce dérivée *complanatoides* sont communes dans les horizons XVb (partie supérieure) et XVI; une différenciation plus précoce doit donc être envisagée (horizon XIV ou XVb, partie inférieure).

L'analyse des caractères apporte une contribution dans l'établissement des relations phylétiques tant au niveau spécifique que sous-générique. Le cladogramme montre parfaitement la dérivation des *Distichoceras s.s.* à partir du nouveau sous-genre *Geminites*. La relation phylétique entre les espèces *janus* et *charreaui* est mieux argumentée. La différenciation du groupe *bicostatum* à partie de la lignée *pasdejeuensis* est également confortée par le cladogramme, (Fig. 97). Les résultats de l'analyse cladistique doivent cependant être complétés par la morphologie comparée. Ainsi les rapports étroits entre les taxons *primus* , *intermedius* , *janus* et *maximus* obligent à considérer l'existence de plusieurs ous-espèces chronologiques appartenant à une seule lignée spécifique.Cette chronoespèce évolue plus ou moins graduellement. Il en est de même pour les lignées spécifiques de *D. pasdejeuensis* et *D. complanatoides* .

V-2e Synthèse phylétique:

Les résultats obtenus par l'étude des relations Ontogenèse-Phylogenèse et les approches morphologiques et cladistiques permettent de proposer un schéma phylétique des Distichoceratinae. D'une part ils montrent l'individualisation précoce de la sous-famille vers la fin du Callovien inférieur et, d'autre part la mise en évidence de deux sous-genres successifs *D.(Geminites)* et *D.(Distichoceras)* ainsi qu'une phase importante de diversification des *Distichoceras s.s.* à la limite du Callovien moyen et supérieur. Un schéma phylétique partiel de la sous-famille est donc proposé, (Fig.98). Des incertitudes subsistent pour les relations phylétiques précises des espèces *D. zeissi* , *D. zieteni* et *D. theobaldi* car nous ne disposons pas d'un matériel suffisant. L'origine du genre *Subbonarellia* Spath n'est pas encore assez bien connue.

L'origine des Distichoceratinae doit être recherchée chez les *Chanasia* qui appartiennent à la sous-famille des Hecticoceratinae, (Zeiss, 1956; Elmi, 1967), qui montrent des caractères morphologiques communs avec le sous-genre *Geminites* . En particulier le groupe de *Chanasia hartmanni* et le premier *Geminites* connu (*Geminites janus primus*) partagent de nombreux caractères communs (taille comparable, enroulement et, en partie, ornementation et sutures); leurs tours internes sont également identiques. Une innovation majeure apparaît rapidement dans les stades relativement jeunes, semble-t-il, chez le premier représentant du sous-genre *Geminites* . La costulation externe aplatie et spatulée devient géminée (caractère désormais discriminant de la sous-famille). Ces modifications morphologiques semblent se produire soudainement sans formes intermédiaires connues. La divergence morphologique augmentera par la suite dans la lignée *janus* . Au cours du temps *D.(Geminites)* montrera un allongement et un renforcement du stade géminé; le même phénomène concernera aussi les clavi.

Parallèlement le genre *Chanasia* continuera à évoluer pendant le Callovien moyen avec des espèces comme *Ch. turgidum* (Loczy) et *Ch. alternans* (Elmi). Ces deux espèces sont des formes épaisses et de grande taille, toujours dépourvues de costulation géminée à sillon spiral médian marqué sur le phragmocône. La divergence morphologique entre *Chanasia* et *Geminites* s'accentuera encore par la

suite.

Chez le sous-genre *Geminites* une lignée spécifique *janus* va se développer permettant de distinguer plusieurs sous-espèces chronologiques: successivement les sous-espèces *intermedius, janus* (espèce-type) et *maximus*. Cette évolution est plus ou moins graduelle et se prolongera jusqu'à la base du Callovien supérieur (sous-zone à Trezeense). Elle se caractérisera globalement par une augmentation de la taille et l'acquisition d'un enroulement plus involute jusqu'à la forme-type. Par la suite il y aura une délétion de la gémination et un enroulement plus évolute chez *G. janus maximus* de la sous-zone à Trezeense.Il est justifié et beaucoup plus plausible d'envisager une lignée spécifique *janus* , jouant le rôle de lignée-souche pour les *Distichoceras s.s.* . Comme nous l'avons indiqué précédemment *G. janus maximus* présente un petit saut morphologique avec *G. janus janus* comme le souligne bien l'analyse cladistique, (Fig.96A).

On peut supposer que l'espèce *Geminites charreaui* se sépare très tôt par cladogénèse d'un ancêtre commun avec la chronoespèce *janus* . Cette relation est d'autant plus intéressante que l'ordre d' apparition des taxons n'est pas encore bien connu. La localisation précise de cette cladogénèse reste encore hypothétique. Jusqu'à présent l'espèce *charreaui* a été trouvée dans le Callovien moyen (zone à Anceps), compte-tenu du matériel dont nous disposons. L'analyse cladistique évoque une relation phylétique possible au même pas que la sous-espèce *primus* , (Fig.96C). D'une part il existe une franche discontinuité morphologique avec la lignée souche *janus* par l'acquisition d'une ornementation latérale très forte à côtes externes subtriangulaires avec la présence occasionnelle de tubercules latéraux. D'autre part son ontogénèse est très proche de celle de la chronoespèce *janus* (les stades précoces sont identiques). L'espèce *charreaui* peut aussi être rapprochée par sa costulation latérale et l'aspect crêté et développé de ses clavi, du genre *Subbonarellia* créé par Spath et qui est classé actuellement avec les Hecticoceratinae , de sorte qu'on pourrait envisager une relation phylétique entre les deux taxons, (fig. 98). La coalescence totale des côtes géminées réalisée parfois chez les *Distichoceras* conduirait à l'ornementation non géminée de ce dernier genre (*fide* Spath, 1928). Cette hypothèse ne peut présentement être étayée par manque de matériel adéquat. La tuberculation latérale de *D.* (*Geminites*) *charreaui* correspond à un caractère atavique homoplasique également présent à la fois chez certains Hecticoceratinae et aussi chez certaines espèces de *D.* (*Distichoceras*).

Les *Distichoceras* vont s'individualiser en deux lignées spécifiques (*pasdejeunesis* et *bicostatum*) à évolution plus ou moins graduelle. Trois espèces assez rares (*D. zeissi* , *D.* sp. A et *D. theobaldi*) présentent , semble-t-il, la même distribution que la lignée *pasdejeuensis* et possèdent des relations phylétiques probables avec cette dernière lignée spécifique. Mais comme il a été dit précédemment la localisation précise de leur différenciation est encore mal connue.

Dans la zone à Coronatum le sous-genre *Distichoceras* apparait soudainement d'après les données actuelles (horizon XIII de la sous-zone à Leuthardtii) et pourrait dériver, mais indirectement, de la lignée *janus*. En effet un important changement morphologique va affecter d'une part la costulation primaire qui va s'affaiblir fortement (jusqu'à devenir striée et non plus grossièrement costée) et d'autre part l'aire ventrale va devenir aplatie, subtabulaire ou concave (et non tectiforme comme chez *Geminites*). Des changements morphologiques se produisent à la même époque chez les Reineckeiinae (Cariou, 1980). En même temps il y a une réorganisation de la séquence ontogénétique. On passerait de *G. janus intermedius* à *D. quereilhaci* par une progenèse accompagnée d'un pré-déplacement. La progenèse provoquerait une forte réduction de la taille et serait associée à des modifications affectant à la fois l'ornementation, le bord ombilical et l'aire ventrale, (innovation précoce). La tricarénation ventrale partagée avec les *Geminites* disparait dans le stade terminal de croissance (elle réapparaitra par la suite chez certains *Distichoceras*). L'individualisation des *Distichoceras s.s.* serait donc due à l'apparition de processus associés comportant une innovation et une hétérochronie. L'évolution à l'intérieur de la lignée *pasdejeuensis* se fait essentiellement par décalage

de la séquence ontogénétique (sauf pour *D. albus*). Les données paléontologiques dont nous disposons montrent l'individualisation d'une lignée spécifique *pasdejeuensis* correspondant à des grandes formes à bord ombilical différencié, perlé, à ornementation variable, parfois tuberculée latéralement (*D. zeissi*) et évoluant plus ou moins graduellement. La plus ancienne d'entre elles, *Distichoceras quereilhaci*, présente d'emblée la morphologie-type du genre. Son aire ventrale aplatie et tricarénée, (déjà présente chez *Geminites*), se localise ici sur les tours internes; la disposition des clavi n'est plus aussi régulière. Pour ces raisons cette forme présente des caractères mixtes entre les deux-sous-genres *Geminites* et *Distichoceras* , ce dernier genre regroupant plusieurs formes correspondant à plusieurs chronoespèces. La lignée *pasdejeuensis* se prolonge dans les niveaux suivants (espèce *zeissi* de l'horizon XIV à Rota) et se diversifie notamment dans la sous-zone à Trezeense où quatre taxons sont mis en évidence (*zieteni*, *pasdejeuensis, theobaldi* et *albus*), (Fig. 97). Jusqu'à présent les relations phylétiques entre ces dernières espèces restaient en partie incertaines à cause de la condensation de la base de la zone à Athleta dans notre secteur d'étude. Il en résultait une mauvaise connaissance de l'ordre d'apparition de ces formes. Un polymorphisme avait même initialement été envisagé en raison de la forme et du développement très variable des clavi latéro-ventraux et aussi de leur costulation (gémination, multidivision de la costulation externe), (Baloge & Cariou, 2000, sous presse). Nous avons pu montrer qu'il existe une évolution plus ou moins graduelle dans la lignée *pasdejeuensis* mais les contraintes stratigraphiques sont toutefois encore insuffisamment connues.

Ainsi *D. theobaldi* (horizon XVb à Athleta) est une espèce encore trop peu détaillée (nous ne disposons que d'un matériel personnel restreint), très proche phylétiquement de *D. albus* , et ne sera pas prise en compte sur le schéma phylétique. *Distichoceras zeissi* des horizons à Rota (XIV) et, peut être, à Leckenbyi (XVa), montre des tubercules latéraux identiques à ceux de *Geminites charreaui* . Tous ses autres caractères morphologiques (notamment la nature perlée du bord ombilical) peuvent rapprocher cette espèce de la lignée *pasdejeuensis* , mais il existe encore des incertitudes (notamment l'allure des tours internes et de la gémination). Comme nous l'avons vu antérieurement l'existence d'une costulation latérale tuberculée est un caractère récurrent, homoplasique, assez largement répandu chez les Distichoceratinae et, de façon plus générale, chez les Oppeliidae. On peut trouver cette tendance aussi bien chez *D. Geminites) charreaui* que chez diverses espèces de *Distichoceras* comme *D. zieteni* , *D. bicostatum* morphotype *nodulosum* . L'espèce *D. zeissi* est aussi proche d'une forme unique et de préservation médiocre, *Distichoceras sp. A* , (localisée dans l'horizon XVII à Collotiformis), qui possède une morphologie comparable mais qui se caractérise par une nette augmentation de la taille et de l'épaisseur. Notons également que le manque de matériel concernant *D. zeissi* et *Distchoceras sp. A* , ne permet pas une connaissance précise de la variabilité intraspécifique de ces deux taxons. Les liens phylétiques entre les espèces *pasdejeuensis* et *zeissi* sont assez étroits. Deux solutions peuvent être envisagées: soit une lignée indépendante qui a pu se différencier au sommet du Callovien moyen, soit un transiant de la chronoespèce *pasdejeuensis* , solution retenue actuellement compte tenu des données dont nous disposons. La diversité morphologique des *Distichoceras* de la sous-zone à Trezeense est également associée à un nombre plus important d'individus par rapport aux *Geminites*. On connait également une telle diversification morphologique dans d'autres sous-familles, chez les Reineckeiinae (Cariou, 1980) ainsi que les Kosmoceratinae (Tintant, 1963) à la limite Callovien moyen et supérieur.

Sur le plan ontogénique il y aurait passage de la lignée *pasdejeuensis* à la lignée *bicostatum* . On a précisé précédemment que la sous-espèce *praenodulosum* dériverait de *D. quereilhaci* par progénèse néoténique , (PHASE 3, fig. 99). Le groupe le plus récent, le groupe *D. bicostatum* correspond aux sous-espèces *praenodulosum* et *bicostatum* (avec son morphotype *nodulosum*). Ces deux formes semblent appartenir à une même chronoespèce par ailleurs morphologiquement très homogène. Il s'agit de formes de taille modeste relativement comprimées, avec un mur ombilical incliné et pourvues de nombreux petits clavi

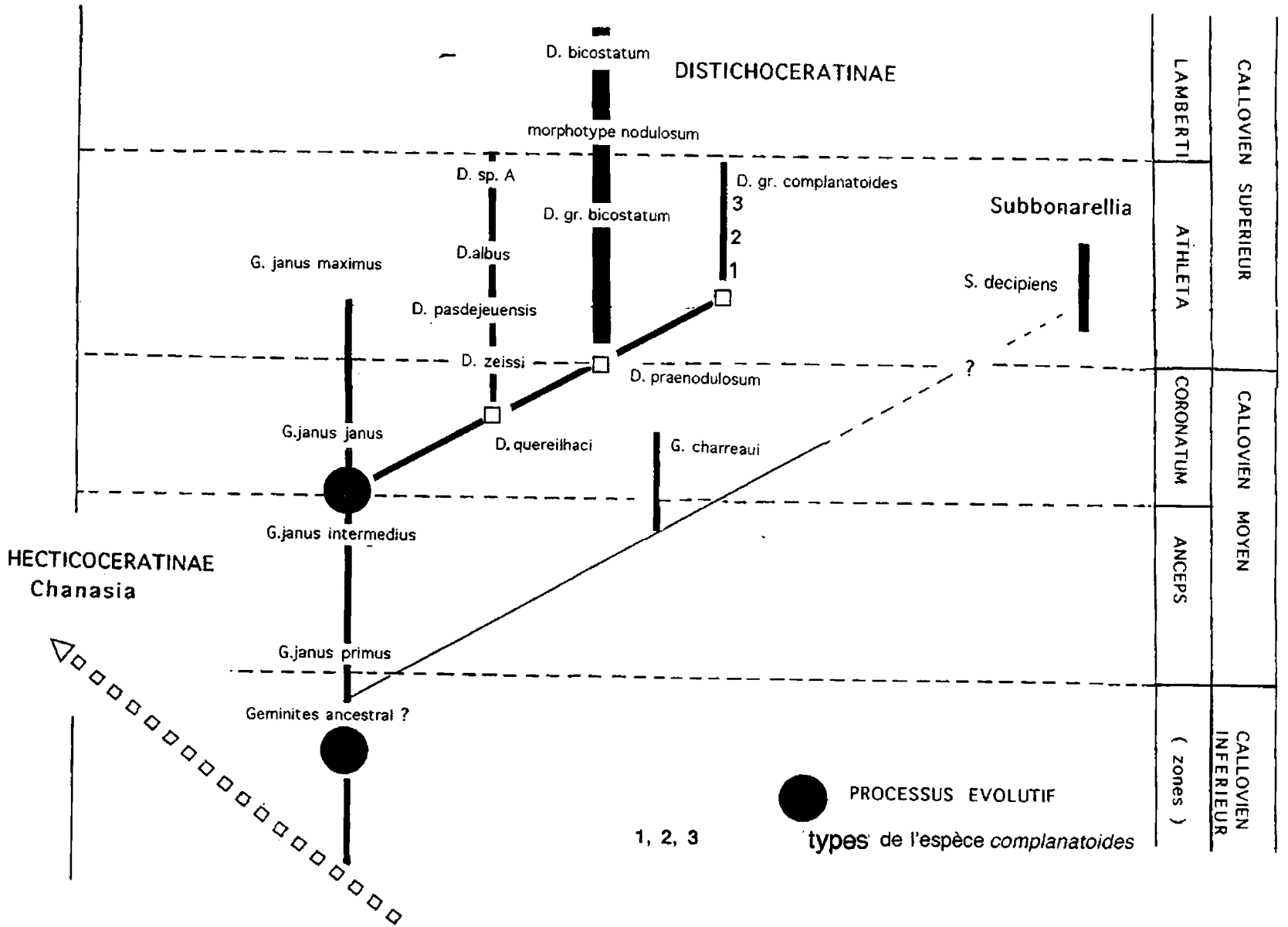


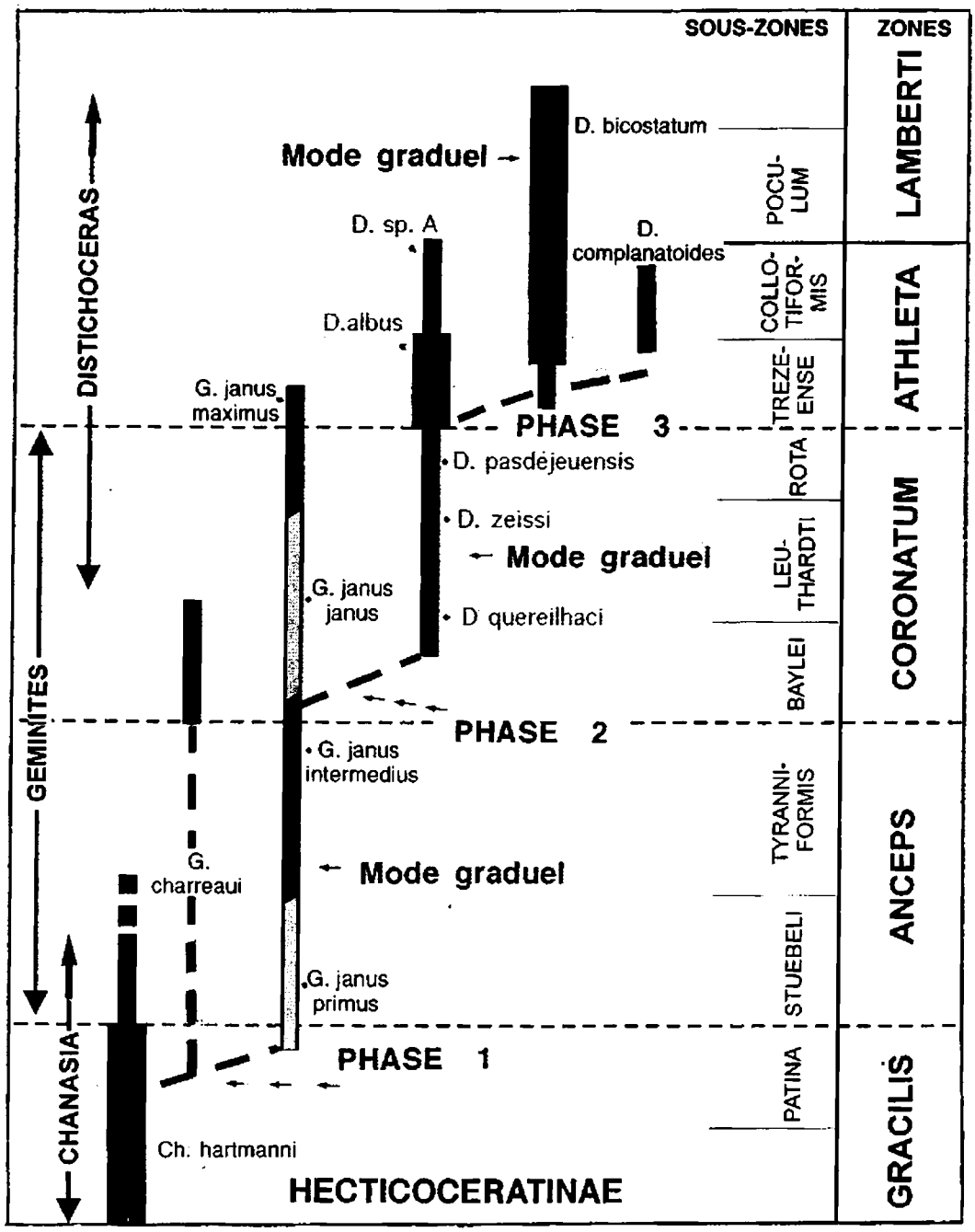
Fig. 99 : Schéma phylétique des Distichoceratinae

pointus. La forme la plus primitive *praenodulosum* , localisée de la sous-zone à Trezeense, montre un stade éogéminé très irrégulier et possède une petite taille. *D. bicostatum bicostatum* qui en dériverait, apparait dans la sous-zone à Collotiformis et se prolonge au delà jusque dans la zone à Lamberti (extinction de la sous-famille). La forme *nodulosum* (localisée dans l'horizon du même nom) doit être considérée comme un morphotype de *D. bicostatum bicostatum* bien situé stratigraphiquement ce qui justifie le biohorizon du même nom. L'évolution de cette lignée semble graduelle avec augmentation de taille et de l'involution des tours.

En raison de contraintes d'ordre stratigraphique, le passage entre les lignées *bicostatum* et *complanatoides* doit être envisagé à partir de la sous-espèce *praenodulosum* qui est la plus ancienne de la lignée *bicostatum* . La comparaison des cartouches ontogéniques montre qu'on passerait d'une lignée à l'autre par innovation tardive associée à une accélération, (Fig. 95). On notera que la multidivision est un caractère homoplasique déjà présent dans l'autre lignée *pasdejeuensis* mais aussi dans plusieurs phylums d'Oppeliidae. Les liens phylétiques des précédents taxons avec *D. complanatoides* ne sont pas résolus par l'analyse cladistique (polytomie). Ceci est dû au fait que le programme HENNIG sépare systématiquement les formes à forte ornementation latérale (comme *nodulosum* et *praenodulosum*) des formes à ornementation latérale faible (comme *bicostatum* et *complanatoides*). Dans ces conditions, le problème ne pourra être résolu que par l'acquisition de nouvelles données paléontologiques et de nouvelles contraintes stratigraphiques dans les niveaux condensés de la sous-zone à Trezeense. Cependant on peut faire valoir l'apport des arguments ontogéniques (p.227). *Distichoceras complanatoides* (Horizons XVb-XVIII) s'individualise par une innovation tardive (la multidivision de la costulation externe) qui par accélération réduit fortement le stade géminé sur le phragmocône.

Le sous-genre *Horioceras* forme microconque de *D.(Distichoceras*), a été trouvé à la limite Callovien inférieur et moyen en spécimen unique aux Maisons Blanches (Deux-Sèvres). Ce spécimen possède sans aucun doute tous les caractères morphologiques d'*Horioceras* . Comme il s'agit d'un échantillon unique, un matériel complémentaire serait souhaitable pour éliminer l'hypothèse d'une possible convergence. Deux conséquences phylétiques découlent de la présence d'un spécimen d'âge aussi ancien dans le Callovien. Premièrement l'émergence de la sous-famille des Distichoceratinae est très précoce, c'est à dire vers la fin du Callovien inférieur et non pas à la fin du Callovien moyen comme on le supposait jusqu'ici. Deuxièmement comme le sous-genre macroconque *Distichoceras* n'est pas connu avant l'horizon XII du Callovien moyen, le spécimen d'*Horioceras* des Maisons Blanches pourrait bien correspondre au dimorphe microconque d'une espèce macroconque de *D.* (*Geminites*). En effet le sous-genre *Geminites* est déjà représenté à ce niveau stratigraphique par la sous-espèce *primus* . Dans cette hypothèse ce spécimen soulignerait aussi l'homogénéité de la sous-famille et l'origine monophylétique des Distichoceratinae. Il renforcerait aussi l'idée d'un dimorphisme sexuel très accentué chez cette dernière. La présence d'*Horioceras* est attestée dans les niveaux plus récents conjointement avec les premiers *Distichoceras s.s.* , puis les divers représentants du genre jusqu'à son extinction. Dans la zone à Lamberti, seule l'espèce *D. bicostatum* subsiste à la base avant l'extinction totale de la sous-famille au sommet de cette zone. Palframan (1967) a fait d'*Horioceras baugieri* le seul dimorphe microconque de *Distichoceras bicostatum* Les *Horioceras* sont pratiquement en état de stase durant le développement des Distichoceratinae macroconques pendant le Callovien.

V-2f Conclusion: implications systématiques et évolutives:



PHASE 1 PAEDOMORPHOSE (passage des *Chanasia* aux *Geminites*)
PHASE 2 PAEDOMORPHOSE (passage des *Geminites* à la lignée *D.pasdejeuensis*)
PHASE 3 PAEDOMORPHOSE (passage de la lignée *D. pasdejeuensis* à la lignée *bicostatum*)

Mode graduel processus péramorphique (hypermorphose)

Fig. 99 Les processus évolutifs chez les Distichoceratinae

Une conception phylétique plus restrictive des Distichoceratinae par rapport à la classification antérieure et purement typologique d'Arkell (*in* Moore,1957) nous a conduit à restructurer la sous-famille en excluant plusieurs genres qui ne répondent plus à la nouvelle définition de cette dernière. Sur le plan stratigraphique nous avons pu montrer que le sous-genre *Distichoceras s.s.* était apparu beaucoup plus tôt que supposé, *i.e.* dans le biohorizon XII du Callovien moyen. Rappelons que le genre *Petitclercia* Rollier, 1909 rangé autrefois dans les Distichoceratinae est un Oppeliinae; *Styracoceras* Hyatt, 1903 et *Concavites* Jeannet, 1951, formes d'affinités trop incertaines, sont exclues de la sous-famille. Les genres *Chanasia* Rollier, 1922 et *Sindeites* Spath, 1925 sont des Hecticoceratinae, de même que *Bonarellites* Elmi, 1967 qui n'est pas une forme géminée. Ce dernier genre a par ailleurs été employé à tort par Bourquin & Contini (1973) à la place de *D. (Distichoceras)* . Le genre *Subbonarellia* Spath, 1928 du Callovien supérieur de Kachch (Inde), en raison de ses clavi très développés et allongés, est certainement très proche de *Distichoceras* (Arkell, 1957). Il pourrait être inclus dans la sous-famille des Distichoceratinae en raison également de sa costulation externe qui pouvant résulter de la coalescence généralisée de côtes initialement géminées, (phénomène observé par ailleurs chez *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) en fin de croissance). La connaissance de l'ontogénèse précise du genre indien est nécessaire pour vérifier ses liens phylétiques possibles avec les Distichoceratinae.

Selon les auteurs la dynamique évolutive de diverses familles et sous-familles d'ammonoidés a pu être reconstituée à partir d'exemples choisis dans le Callovien et le Kimméridgien de la marge européenne de la Tethys. Cariou & Hantzpergue, (1988) ont montré que les variations de profondeur des plateformes marines (néritiques ou plus profondes) conditionnent largement l'évolution des ammonites. La phylogénèse des Distichoceratinae montre au cours de son développement trois stades d'évolution probablement liés à l'eustatisme, (Fig. 99). Un mode quantique serait à l'origine d'une différenciation d'ordre sous-générique (*Geminites*, *Distichoceras* et *Horioceras*), (Tintant, 1985). L'évolution par mode graduel affecterait les lignées spécifiques (sous-espèces chronologiques *janus* , *pasdejeuensis* et *bicostatum*); enfin chez le dimorphe microconque *Horioceras* il y aurait une quasi-stase prolongée après sa différenciation, cette stabilité dépendant d'une contrainte biologique interne (dimorphisme sexuel très accusé). Dans le même ordre d'idée Courville & *al.*, (1999) ont montré les modalités évolutives entre les termes extrêmes d'apparition et d'extinction du genre *Bullatimorphites* . On observerait successivement: apparition du genre par innovation ; évolution graduelle par dérive morphologique et accélération ; diverses phases de restructuration (affectant des caractères majeurs ou mineurs) et enfin extinction . Pour résumer ces modalités évolutives mettent en évidence une alternance de phases de restructuration d'amplitude variable et de dérives plus graduelles. Chez les Distichoceratinae on observerait, (Fig. 103):

-1/ Apparition de la sous-famille (sous-genre *Geminites*) par innovation (içi la gémination)

-2/ Restructuration au passage *Geminites / Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* avec accélération de la transformation morphologique associée à une grande diversification morphologique

-3/ Restructuration mineure au passage *D.* gr. *pasdejeuensis / D.* gr. *bicostatum* par progénèse

-4/ Extinction

Les phases d'évolution graduelle correspondraient à l'évolution des diverses lignées chronospécifiques (*janus, pasdejeuensis et bicostatum*). Les états de stase concerneraient l'évolution des *Horioceras* . Ces coupures liées aux restructurations, sont d'ordre sous-générique (Kosmoceratinae, Reineckeiinae). Chez les Distichoceratinae les phases de cladogénèse conduisent à l'individualisation de deux coupures; l'une d'ordre sous-générique avec l'individualisation du sous-genre *Distichoceras* ; l'autre est d'ordre spécifique avec la chronoespèce *D. bicostatum* . Il y aurait de manière plus générale des successions de modalités et des rythmes d'évolution, (Turner & *al.* , 1991).

L'analyse cladistique a le mérite d'une analyse critique logique de la valeur phylétique des caractères. L'apparition et l'extinction des taxons (par exemple de *D. bicostatum*) sont corrélables, le plus souvent, à des variations eustatiques constatées sur le craton ouest-européen. La diversification morphologique des Distichoceratinae se situe vers la limite du Callovien moyen/ supérieur. On a pu mettre en évidence trois lignées spécifiques persistantes, *Geminites janus* , *Distichoceras pasdejeuensis* et *Distichoceras bicostatum* ainsi que l'origine monophylétique de la sous-famille. Les diverses potentialités évolutives d'un groupe à effectif réduit comme les Distichoceratinae dont le biochron est au minimum de 18 horizons dans le Centre-Ouest de la France (soit plus de 3 Ma), sont donc tout à fait comparables à celles des grandes familles d'ammonites du Callovien, (Tintant, 1963; Gabilly, 1976; Thierry, 1978; Cariou, 1980; Marchand, 1986; Callomon & *al.* , 1989 et Bonnot, 1995 ; Bonnot & Courville, 1999). Les contraintes actuelles dans l'établissement des relations phylétiques entre taxons (notamment au niveau générique) découlent le plus souvent, soit du manque de matériel (cas des populations à effectif réduit), soit des contraintes de polarité stratigraphiques insuffisantes, soit enfin d'un manque de connaissance de l'ontogénèse complète des taxons.

Chapitre VI BIOSTRATIGRAPHIE DE LA SOUS-FAMILLE DES DISTICHOCERATINAE

Le genre-type *Distichoceras* de la sous-famille avec ses deux-sous genres *Geminites* nov.subgen. et *Distichoceras s.s.* correspond à des formes macroconques apparues à la limite du Callovien inférieur / moyen et qui se prolongent jusqu'au Callovien supérieur, (Fig. 100 et 101). Le genre microconque *Horioceras* possède la même répartition stratigraphique. *Distichoceras bicostatum* (Stahl) et *Horioceras baugieri* (d'Orb.) sont les seules formes généralement citées en biostratigraphie par les auteurs (cf. listes de synonymie de ces deux espèces) pour caractériser le Callovien supérieur (zones à Athleta et à Lamberti). Les autres espèces de Distichoceratinae n'ont été mentionnées que dans des travaux régionaux ou des monographies. Elles n'ont généralement pas été utilisées comme marqueurs biochronologiques, d'autant qu'elles sont assez rares.

Le sous-genre souche *Geminites* s'individualise à la base du Callovien moyen puis est relayé à la base de la zone à Coronatum par les *Distichoceras s.s.* . Le sous-genre *Geminites* comprend deux espèces différentes, *G. janus* (Zeiss, 1959) et *G. charreaui* nov.sp.. La chronoespèce *janus* comporte plusieurs sous-espèces chronologiques qui délimitent des intervalles temps. Le premier *Geminites*, *Geminites janus primus* nov.subsp. caractérise l'horizon VIII à Bannense c'est à dire la base du Callovien moyen. Puis *Geminites janus intermedius* nov.subsp. lui succède dans les horizons IX à Turgidum et Xa à Blyensis. L'espèce-type *Geminites janus janus* (Zeiss, 1959) marque la zone à Coronatum (horizons XII à Baylei et XIIIb à Waageni). La forme ultime *Geminites janus maximus* nov.subsp. date la base de la sous-zone à Trezeense (horizon XVa à Leckenbyi). L'autre espèce, *D.(Geminites) charreaui* est localisée à la base du Callovien moyen (horizon XI et XII de la sous-zone à Baylei).

La découverte récente d'une faune de Distichoceratinae associant formes microconques et macroconques dans un même banc dans l'horizon XII a permis de reculer dans le temps l'apparition des *Distichoceras s.s.* à ce niveau stratigraphique. Le *Distichoceras* macroconque le plus ancien connu actuellement est *Distichoceras quereilhaci* nov.sp., espèce qui se rattache à la lignée *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) et qui marque l'horizon XII à Baylei. Une forme microconque associée *Horioceras semseyi* (Loczy) est particulièrement bien représentée et représente également un excellent marqueur stratigraphique de ce dernier horizon. La sous-zone suivante à Leuthardti (horizons XIIIa et XIIIb) est caractérisée par l'espèce *Distichoceras aff. pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) et la sous-zone terminale du Callovien moyen (horizon à Rota), par de rares *Distichoceras zeissi* (Théobald).

Dans la sous-zone à Trezeense (Cariou, 1980) apparait, apparemment assez brusquement, une diversité plus grande avec huit taxons recensés. En raison des faciès condensés leur distribution relative n'est pas toujours parfaitement connue au niveau de l'horizon. A la base de la sous-zone à Trezeense (horizon XVa à Leckenbyi), on recueille: *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) et, probablement d'après le faciès, *Distichoceras* cf. *zieteni* (Par. & Bonar.). *Distichoceras* aff. *zeissi* (Théobald), forme déjà apparue dans l'horizon sous-jacent à Rota, pourrait persister à la base de l'horizon à Leckenbyi.

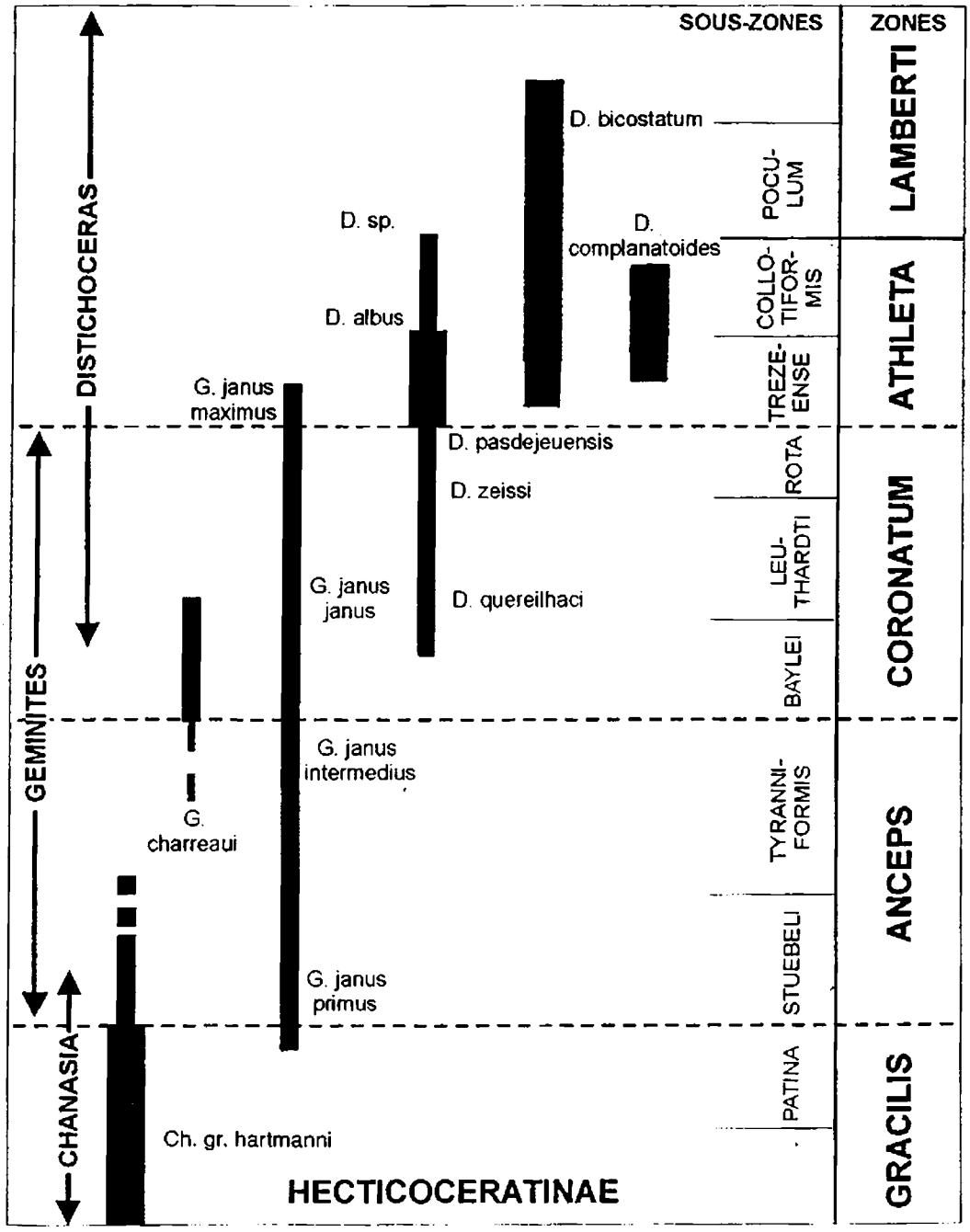


Fig. 100 Distribution stratigraphique des Distichoceratinae avec leur fréquence numérique relative

CALLOVIEN		CALLOVIEN moyen								CALLOVIEN supérieur				
Zones		ANCEPS				CORONATUM				ATHLETA		LAMBERTI		
Biohorizons	VII	VIII	IX	Xa	Xb	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI - XVII	XVIII	XIX	XX
G. janus primus		+												
G. janus intermedius			+	+										
G. janus janus							+	+						
G. janus maximus										+				
G. charreaui						+								
D. quereillaci								+						
D. pasdejeuensis										+				
D. albus										+				
D. cf. zieteni										+				
D. zeissi									+	+	+			
D. af. theobaldi										+				
D. complanatoides sp.3											+			
D. complanatoides sp.2										+	+			
D. complanatoides sp.1										+				
D. gr. bicostatum										+	+	+	+	+
D. gr. nodulosum												+		
D praenodulosum										+				
D. sp. A											+			
Horioceras sp.	+	+												
H. baugieri									+	+	+	+	+	+
H. semseyi							+							

Fig. 101 DISTRIBUTION BIOSTRATIGRAPHIQUE DES DISTICHOCERATINAE

Au sommet de la sous-zone à Trezeense (horizon XVb à Athleta) *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.) est encore présent à la base de ce dernier horizon. Il est accompagné de *Distichoceras albus* nov.sp qui, lui, est très nettement localisé dans l'horizon à Athleta. *Distichoceras* aff. *theobaldi* (Bourq. & Cont.) est peut être, toujours d'après le faciès pétrographique, restreint à cet horizon. C'est vraisemblablement de l'horizon à Athleta que doivent provenir les morphotypes 1 de l'espèce *D. complanatoides* . Du même niveau stratigraphique provient aussi de rares *Distichoceras bicostatum praenodulosum* (cette sous-espèce est peut être déjà présente dans l'horizon antérieur XVa à Leckenbyi).

La sous-zone à Collotiformis (horizons XVI-XVII à Piveteaui et à Collotiformis) est bien indiquée par d'assez nombreux *Distichoceras complanatoides* (Quenst.), morphotypes 2 et 3 associés à *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl) ainsi qu'un exemplaire unique de *Distichoceras* de préservation médiocre , (*D.* sp. A) pouvant être rapproché de l'espèce *zeissi* (Théobald). Le biohorizon XVIII à Nodulosum est bien défini par le morphotype *nodulosum* (Quenst.) de *Distichoceras bicostatum* ; ce morphotype est à rapprocher de *D. bicostatum praenodulosum* de l'horizon à Athleta: *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl) existe également à ce niveau. Cette dernière espèce persiste dans le secteur étudié jusque dans la sous-zone à Poculum avec la forme-type *Distichoceras bicostatum bicostatum* qui est présente à ce niveau dans toute l'Europe occidentale: France, Grande-Bretagne et Allemagne. L'extinction de cette espèce correspond à la disparition de la sous-famille des Distichoceratinae dans les régions précitées. Cette extinction se produit globalement dans la zone à Lamberti, mais des incertitudes subsistent. Les données bibliographiques les plus précises sont les suivantes:

-horizon à Lamberti (coupe de Mâlain, Cote d'Or, Bonnot & Marchand, 1996)

-horizon à Lamberti (coupes de Thuoux et de Savournon, Sud-Est de la France, Fortwengler & *al.*, 1997)

-zone à Lamberti (Yorkshire, Dorset *in* Palframan, 1967)

-sous-zone à Henrici (Ouest de la France, Cariou, 1980)

-sous-zone à Henrici (région de Stuttgart, données inédites du Dr. Dietl)

- horizons à Lamberti et Paucicostatum (Chatillonais), Bonnot & Courville, 1999

Nos observations dans le secteur de Craon ont montré que l'espèce *Distichoceras bicostatum* est associée à des *Quenstedtoceras lamberti* et qu'elle monte bien jusqu'à l'horizon du même nom. Pour résumer on constate que les formes macroconques de Distichoceratinae les plus récentes appartiennent à *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl) associées au microconque *Horioceras baugieri* (d'Orbigny) et qu'elles sont étroitement localisées, dans l'état actuel des connaissances, dans l'horizon à Lamberti mais qu'elles ne vont pas au delà de cet horizon.

En raison de la permanence des Distichoceratinae dans le secteur étudié il est possible de proposer une échelle biostratigraphique parallèle de biohorizons qui couvre l'ensemble du Callovien moyen et supérieur et qui s'avère d'une bonne précision, (Fig. 102), par rapport à l'échelle biostratigraphique standard subméditerranéenne. Les biohorizons à Primus et à Intermedius caractérisent respectivement les sous-zones à Stuebeli et à Tyranniformis de la zone à Anceps; ces formes sont toutefois rares. L'horizon à Semseyi, correspond strictement à l'horizon XII à Baylei; la relative abondance de cette forme microconque en fait un excellent biomarqueur déjà reconnu en Hongrie et peut être en Suisse. L'horizon à Janus caractérise bien la sous-zone à

BIOHORIZONS À DISTICHOCERATINAE

ETAGE	SOUS-ETAGE	ZONE	SOUS-ZONE	BIOHORIZON	
CALLOVIEN	SUPERIEUR	LAMBERTI	LAMBERTI		
			POCULUM	XX Schroederi XIX Subtense XVIII Nodulosum	NODULOSUM
		ATHLETA	COLLOTI-FORMIS	XVII Collotiformis XVI Piveteaui	COMPLANATOIDES 3 COMPLANATOIDES 2
			TREZEENSE	XVb Athleta XVa Leckenbyi	ALBUS-COMPLANATOIDES 1 PASDEJEUENSIS
	MOYEN	CORONATUM	ROTA	XIVb Pseudopel-toceras XIVa Rota	ZEISSI
			LEUTHARDTI	XIIIb Waageni XIIIa Leuthardti	JANUS
			BAYLEI	XII Baylei XI Villanyensis	SEMSEYI
		ANCEPS	TYRANNI - FORMIS	Xb Richei Xa Blyensis	INTERMEDIUS
			STUEBELI	IX Turgidum VIII Bannense	PRIMUS
	INFÉRIEUR	GRACILIS	PATINA	VIIb Kiliani	

* L'horizon à **COMPLANATOIDES** sensu Dietl, 1995 correspond probablement à l'horizon **ALBUS-COMPLANATOIDES 1** du CENTRE-OUEST de la FRANCE

Fig. 102 ECHELLE BIOSTRATIGRAPHIQUE PARALLELE DES DISTICHOCERATINAE

Leuthardti; l'espèce-type est représentée par d'assez nombreux spécimens. L'horizon à Zeissi indique précisément la sous-zone à Rota: l'espèce est associée aux derniers *Erymnoceras s.l.* dans la coupe de la Folie. L'horizon à Pasdejeuensis recouvre l'horizon XVa à Leckenbyi, c'est à dire la base du Callovien supérieur (sous-zone à Trezeense); l'espèce persiste, semble-t-il, à la base de l'horizon suivant à Athleta où elle est relayée par *Distichoceras albus* nov.sp. . L'horizon à Albus est l'équivalent exact du biohorizon XVb à Athleta; il renferme aussi *D. complanatoides* morphotype 1. C'est probablement à ce niveau que se place l'horizon à Complanatoides défini en Allemagne (Dietl, 1995). L'horizon à Complanatoides (sensu Dietl, 1995) correspondrait sensiblement aux morphotypes 1 de l'Ouest de la France. Cependant une correspondance précise avec les formes du Centre-Ouest de la France n'a pu être établie car les morphotypes allemands de Souabe-Franconie sont légèrement différents. Leur appartenance à la sous-zone à Collotiformis n'est pas prouvée; morphologiquement ils semblent intermédiaires entre *Distichoceras complanatoides* (type 1) de la sous-zone à Trezeense et le type 2 de l'horizon à Piveteaui (*cf.* p. 136 et suivantes). L'horizon à Complanatoides défini en Allemagne se situe donc à la limite des sous-zones à Athleta et à Collotiformis.

Il est possible de distinguer trois biohorizons successifs à partir de l'horizon à Athleta jusque dans la sous-zone à Collofiformis d'après la succession des transiants de l'espèce *complanatoides* . Dans le Centre-Ouest de la France l'horizon à Complanatoides 1 caractérise l'horizon à Athleta. Le biohorizon à Complanatoides 2 caractérise précisément l'horizon XVI à Piveteaui et l'horizon à Complanatoides 3 l'horizon XVII suivant, à Collotiformis. Enfin l'horizon à Nodulosum, (biohorizon XVIII), précédemment défini (Cariou, 1980), date avec précision la base de la sous-zone à Poculum de la zone à Lamberti du Callovien terminal.

VII PALEOBIOGEOGRAPHIE et PALEOENVIRONNEMENT DU CALLOVIEN de l' EUROPE DE l'OUEST

VII/1 SITUATION PALEOGEOGRAPHIQUE GENERALE

VII/2 FLUCTUATIONS DES PEUPLEMENTS AU COURS DU TEMPS

VII/2/1 Caractères généraux des peuplements locaux

2/1/1 Les peuplements au Callovien moyen

2/1/2 Les peuplements au Callovien supérieur

2/1/3 Spectres fauniques des ammonites du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

VII/2/2 Peuplements en Europe occidentale

VII/2/3 Conclusions

VII/3 SIGNIFICATION DES POPULATIONS A EFFECTIFS REDUITS

VII/3/1 Apport de l'étude des Distichoceratinae

VII/3/2 Cas des Phylloceratinae

VII/4 REPARTITION PALEOBIOGEOGRAPHIQUE DES DISTICHOCERATINAE

VII/4/1 L'aire d'apparition des Distichoceratinae

VII/4/2 La transgression faunique de *Distichoceras bicostatum* en Europe occidentale

VII/4/3 Paléobiogéographie générale des Distichoceratinae

VII/5 APPROCHE MORPHOFONCTIONNELLE

VII/5/1 Introduction

VII/5/2 Morphologie générale

VII/5/3 Signal morphologique et variations eustatiques

VII/5/4 Considérations sur les caractéristiques hydrodynamiques des Distichoceratinae

VII PALEOBIOGEOGRAPHIE ET PALEOENVIRONNEMENT DU CALLOVIEN DE L'EUROPE DE L'OUEST

VII/1 SITUATION PALEOBIOGEOGRAPHIQUE GENERALE

L'étage Callovien est marqué, selon les auteurs, par une grande transgression eustatique nettement exprimée en Europe (Hallam, 1978,1981) qui aurait un impact sur les associations fauniques. Le Callovien ouest-européen se situe dans une zone de recouvrement entre deux grands domaines paléobiogéographiques. D'une part le domaine boréal (Europe du Nord) et d'autre part le domaine téthysien, (Arkell, 1956). Ces deux domaines comportent respectivement deux bioprovinces adjacentes: la province subboréale englobant la Normandie et plus au Sud, la province subméditerranéenne (Cariou & *al.*, 1985) dont fait partie le secteur étudié (Anjou et Poitou). En règle générale dans les zones géographiques de recouvrement la biodiversité (générique et spécifique) des faunes ammonitiques est importante, selon les périodes, à cause des mélanges de faunes. La composition faunique de la province subméditerranéenne sera évoquée en insistant notamment sur les peuplements à effectif réduit dont font partie les Distichoceratinae. Le secteur de Montreuil-Bellay avec ses riches associations de la base du Callovien supérieur s'est montré particulièrement favorable à ce genre d'étude (cf. partie systématique p. 88). Une comparaison sera effectuée avec des populations de même âge de Normandie, du Dijonnais et de Souabe-Franconie.

De nombreux auteurs (Enay, 1980; Cariou, 1985) ont montré que les compositions qualitatives globales des faunes d'ammonites diffèrent peu entre deux provinces qui se jouxtent (dans la mesure où on y trouve les mêmes genres). Des éléments migrants peuvent transiter momentanément à travers les zones de recouvrement. Les différences portent sur les pourcentages nécessairement différents des éléments dominants ou accessoires.

Les peuplements des plateformes calloviennes européennes par les faunes ammonitiques ont déjà fait l'objet de très nombreuses études. La plupart des auteurs ont insisté sur l'importance de la bathymétrie et de la présence éventuelle de haut-fonds (Ziegler, 1967; Tintant & al., 1982; Marchand & *al.*, 1985; Elmi, 1985; Thierry, 1988; Cariou & Hantzpergue, 1993;). D'autres ont mis l'accent sur l'analyse morpho-fonctionnelle pour expliquer l'aire de distribution maximale de certains genres (Marchand, 1985). Dans un cadre paléobiogéographique plus dynamique on a récemment insisté sur les rapports entre les cortèges de dépôts définis par la stratigraphie séquentielle, (Vail & al. 1987; El Hariri & *al.* , 1992 ; Hantzpergue, 1995 et Marchand & Thierry, 1997) et les stratégies adaptatives des ammonites: morphologie, biodiversité, colonisation, etc., .

Il faut souligner en premier lieu l'importance des variations eustatiques dans le temps et surtout des phases transgressives qui sont le facteur déclenchant de la dynamique des peuplements (colonisation *stricto sensu*) et par conséquent d'adaptations morphologiques potentielles. En deuxième lieu, c'est la difficulté principale, la connaissance précise de la faune ammonitique globale d'un secteur donné est nécessaire. Ainsi l'extension paléobiogéographique vers le Sud des faunes subboréales (*Cadoceras* , *Chamoussetia* , *Kepplerites*) ou bien , à l'inverse vers le Nord des faunes téthysiennes, peut être souvent remise en question par rapport à des schémas parfois trop restrictifs faute de données suffisantes. L'analyse des assemblages ammonitiques de la zone à Athleta de Montreuil-Bellay est très significative de ce point de vue.

VII/2 FLUCTUATIONS DES PEUPLEMENTS AU COURS DU TEMPS

VII/2/1 Caractères généraux des peuplements locaux :

2/1/1: Peuplements au Callovien moyen:

- Composition faunique: la province subboréale est bien caractérisée en France par les faunes ammonitiques de Normandie. Ces dernières comportent des éléments majoritaires , Kosmoceratinae, Cardioceratidae (Cadoceratinae, Cardioceratinae), Proplanulitinae et des éléments accessoires comme les Oppeliidae. Cette dernière famille d'origine téthysienne correspond à des migrants dont l'importance numérique varie selon les niveaux. Les Distichoceratinae n'y sont pas connus actuellement au Callovien moyen. Au Nord de notre secteur et au sud de la Normandie, à hauteur du Perche, on a évoqué (Rioult, 1975), le rôle de barrière de "l'axe du Merlerault" qui séparerait la Normandie de l'Anjou et du Poitou, régions qui appartiennent à la province subméditerranéenne (Marchand, 1985). Sans nier l'effet local de filtre d'une zone de haut-fond dans les migrations fauniques, il convient de relativiser l'influence d'un axe positif de faible extension sur la répartition des ammonites en Europe, ammonites bien adaptées aux vastes plateformes externes. D'une part il s'agit d'une zone géographiquement très limitée dont on ignore très exactement l'environnement au Callovien moyen, notamment la bathymétrie, car la mer s'est avancée à cette époque très largement sur le massif armoricain. La région du Merlerault correspond cependant à une zone de haut-fond dont il est difficile de mesurer l'impact réel sur les migrations, (effet de seuil). Les faunes ammonitiques pouvaient passer plus à l'Est dans le bassin de Paris. Ainsi des *Cadoceras* sphérocônes boréaux en effectif extrêmement réduit sont connus au Callovien moyen et supérieur en Poitou ce qui montre l'existence de voies de dispersion vers le Sud malgré la présence de haut-fonds et de barrières physiques en général (non réduites au haut-fond précité); un cas identique est connu pour les *Cadoceras* du Dijonnais, (Courville *et al.*, 1996).

Dans la province subméditerranéenne les associations sont nettement plus diversifiées en genres et en espèces). Au Callovien moyen et supérieur les éléments majoritaires sont les Oppeliidae (Hecticoceratinae principalement), les Pseudoperisphinctinae, les Reineckeiinae et les Pachyceratidae. Les éléments secondaires sont les Kosmoceratinae subboréaux et les Peltoceratinae. Les niveaux inférieurs contiennent de plus d'autres sous-familles comme les Macrocephalitinae et les Proplanulitinae. Les Distichoceratinae constituent un groupe accessoire à effectif réduit avec le genre *Geminites* de même que les Phylloceratidae, les Phlycticeratinae et les Spiroceratidae. De rarissimes *Pseudoclydoniceras* (Clydoniceratidae) d'origine arabo-malgache sont également présents (Cariou 1989).

- Dynamique des peuplements: à partir du sommet du Callovien inférieur et au début du Callovien moyen le Centre-Ouest de la France montre l'arrivée des Kosmoceratinae, formes platycônes d'origine subboréale qui seront toujours présents par la suite dans les assemblages ammonitiques mais comme groupe à effectif réduit assimilable à une unité écologique (Thierry, 1988). On notera aussi la présence de très rares *Cadoceras* boréaux . Les apports de la province méditerranéenne ne sont pas non plus absents puisqu'on trouve aussi pendant cette période quelques *Phylloceras* , ces dernières formes caractérisant un domaine marin plus profond. Les Phylloceratidae forment au Callovien moyen les éléments dominants en domaine téthysien sur les talus continentaux qui constituent leur habitat naturel (Cariou & *al.*, 1985; Westermann, 1987 et Thierry, 1988). Périodiquement ils accompagnent les diverses transgressions épicontinentales, élargissant ainsi leur aire de distribution géographique (Fernandez-Lopez & *al.*, 1995).. Dès son individualisation à partir des *Chanasia* téthysiennes en domaine de plateforme ouverte, le genre subplatycône *Geminites* occupe des niches à bathymétrie moyenne (faciès à oolithes ferrugineuses *in* Contini & Thierry, 1984) tout comme les *Distichoceras* , typiquement platycônes, au sommet du Callovien moyen. L'environnement sédimentaire correspondant à des lithofaciès à oolithes ferrugineuses est

généralement considéré comme favorable aux faunes ammonitiques (bathymétrie très modérée, éléments nutritionnels importants,....). Ce sont typiquement des gisements de concentration liés à un faible taux de sédimentation. On constate cependant que les Distichoceratinae sont présents dans des faciès plus profonds de type marnes pyriteuses à ammonites.

2/1/2: Peuplements au Callovien supérieur:

- Composition faunique: au Callovien supérieur la province subboréale, (Grande-Bretagne, Normandie) présente une faune ammonitique globalement assez proche de celle du Callovien moyen, (Callomon, 1989). Il y a cependant un renouvellement des espèces et apparition de sous-familles nouvelles. Les éléments dominants sont les Kosmoceratinae et surtout les Cardioceratidae (par exemple le genre *Quenstedtoceras*). Il s'y ajoute les Aspidoceratidae abondants à certains niveaux (*Peltoceras*). Les éléments secondaires sont les Hecticoceratinae toujours présents dans les assemblages et les Pachyceratidae. Le groupe à effectif réduit des Distichoceratinae est relativement bien représenté avec l'espèce semi-cosmopolite *D. bicostatum* (Stahl). La composition faunique de la province subméditerranéenne est bien connue (Marchand, 1986). Dans la zone à Athleta du secteur de Montreuil-Bellay (Gérard & Contaut, 1936; Cariou, 1969), nous avons réalisé un inventaire systématique portant sur un nombre important de spécimens (plus de 10000 exemplaires). Trois types ont été définis:

Type A, Eléments dominants (plus de 20%): Pseudoperisphinctinae (surtout le genre *Orionoides*), Hecticoceratinae (genres/sous-genres *Orbignyceras, Sublunuloceras* , *Putealiceras* , etc....)

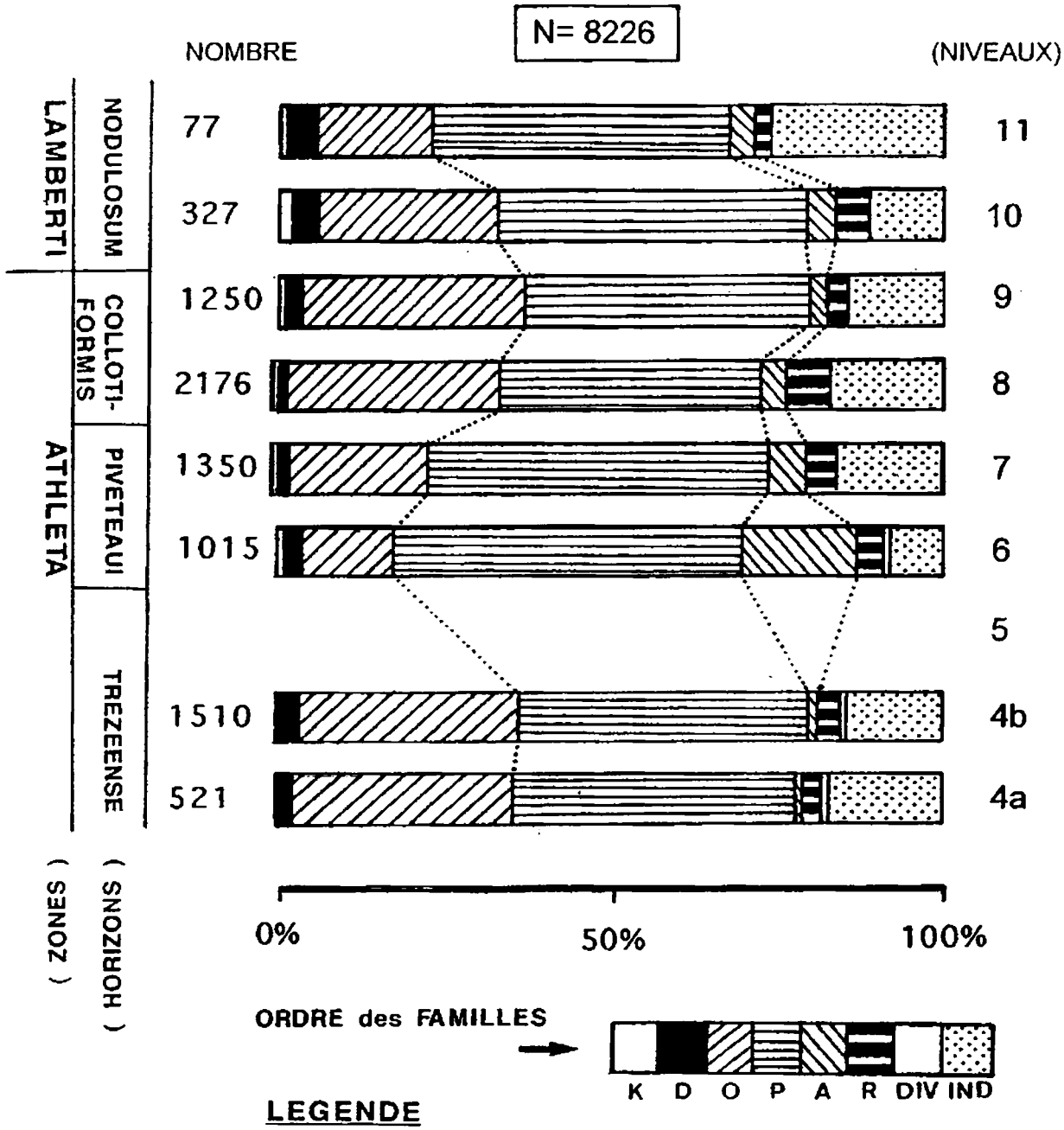
Type B, Eléments secondaires (10-20%): Reineckeiinae (*Collotia*) associés à des Peltoceratinae (genre *Peltoceras*), et des Pseudoperisphinctinae (genres *Pseudopeltoceras* , *Binatisphinctes*)

Type C , Groupes à effectif réduit: (0-10%): on constate la présence d'un nombre remarquable de sous-familles ou de genres dont certains ont un grand intérêt paléogéographique. La biodiversité des faunes d'ammonites est grande. Dans ce groupe on note, par ordre d'importance numérique décroissante:

Distichoceratinae (jusqu'à 4-5% de la faune totale), Kosmoceratinae, Oppeliinae (genres *Paralcidia* et *Petitclercia*), Taramelliceratinae, Phylloceratidae, Pachyceratidae, Phlycticeratinae, Aspidoceratidae (*Euaspidoceras*) et aussi des formes très rares, les genres *Securisites, Chamoussetia, Lytoceras* et *Oecoptychius* . Chez les ammonites de ce dernier groupe, il convient en effet de différencier les formes eudémiques (localisées dans leur habitat naturel) des formes adémiques (migrants amenés hors de leur habitat d'origine par les transgressions). Dans cet assemblage on retrouve également la plupart des différentes morphologies des coquilles: types platycônes, serpenticônes et oxycônes, mais les sphaerocônes sont rares.

- Dynamique des peuplements: au Callovien supérieur les phénomènes migratoires sont amplifiés par des phases transgressives de 3° ordre qui contrôlent vraisemblablement les circulations océaniques de surface, donc l'abondance du microplancton et des microorganismes. Les Kosmoceratinae subboréaux atteignent leur aire de distribution maximale vers le Sud. Dans le Centre-Ouest de la France, ils sont présents à tous les niveaux et peuvent parfois avoisiner 10% des populations. D'autres éléments très rares comme les *Chamoussetia* (Cadoceratinae) existent également à la base du Callovien supérieur, (découverte personnelle). Ils seront relayés par la suite par d'assez nombreux *Quenstedtoceras* au Callovien terminal y compris dans la sous-zone à Lamberti dont nous avons pu montrer l'existence en Poitou, (p. 68). La composition globale des assemblages ammonitiques montre l'apparition brusque des Peltoceratinae serpenticônes, d'origine téthysienne, concomitante avec un renouvellement, surtout au niveau spécifique, chez les Hecticoceratinae (Fig. 104). Les éléments téthysiens de la province méditerranéenne ne sont pas absents: les *Phylloceras* adultes sont assez bien représentés et plus rarement le genre *Lytoceras* . La biodiversité des ammonites est assez grande avec plus de 13 familles ou sous-familles d'ammonites

correspondant à un nombre encore bien plus élevé de genres et d'espèces. Les *Distichoceras* connaissent leur épanouissement maximum avec trois lignées spécifiques: l'une comprenant l'espèce *D. pasdejeuensis* et les deux autres avec les espèces *bicostatum* et *complanatoides* , c'est à dire une dizaine de taxons au total. Ils représentent près de 5% de la faune globale ou 15% des Oppeliidae (jusqu'à 17% dans l'horizon à Piveteaui).



LEGENDE

K	KOSMOCERATIDAE	D	DISTICHOCERATINAE
O	OPPELIIDAE (HECTICOCERATINAE)	P	PSEUDOPERISPHINTINAE
A	ASPIDOCERATIDAE	R	REINECKEIINAE
D	DIVERS	I	INDETERMINES

Fig. 103 Fréquence relative des populations ammonitiques de Montreuil-Bellay par familles (sous/ familles)

2/1/3 Spectres fauniques des ammonites du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

Nous ne décrirons que la composition globale de la faune ammonitique de Montreuil-Bellay par famille (ou sous-famille) pour avoir une idée des rapports entres les principaux groupes morphologiques d'ammonites, (fig. 24-103). On abordera par la suite l'analyse morpho-fonctionnelle des coquilles d'ammonites présentes et leurs liaisons éventuelles avec les environnements sédimentaires. Le spectre faunique (campagne 1995), porte sur 9465 macrofossiles dont un nombre important d'ammonites (N total= 8226) et c'est la raison pour laquelle on verra qu'il n'est pas directement comparable à deux études précédentes sur des spectres fauniques du même gisement (Cariou, 1993 et Bonnot, 1995) où le nombre d'échantillons est beaucoup plus faible.

En dehors des ammonites, les restes fossiles (N = 1239) concernent un nombre important de formes necto-pélagiques ou bien benthiques qui sont par ordre décroissant: gastéropodes (abondants dans les bancs 4a-b), bélemnites (bancs 5 à 8), brachiopodes (tous les niveaux), annelides, nautiloides et échinodermes. Sont également signalés des restes de Téleosauridae, des dents de Sélacéens, des écailles de poissons osseux (*Lepidotes*), des dents de raies, des restes de tortues marines et, parmi les éléments benthiques, ophiures, astéries, crinoides, éponges, algues (*Solenopora*) ainsi que des fragments de bois fossiles, soit au total 29 groupes différents.

a: Approche méthodologique:

Les fossiles ont été prélevés banc par banc sur une surface de 3-4m2, les bancs étant tous délimités par des truncatures d'érosion qui ont, par ailleurs, facilité l'extraction des ammonites. Ainsi ont été analysés neuf bancs successifs, (fig. 23) qui ont livré chacun plusieurs centaines (ou milliers) d'ammonites, (fig. 103). Sur le plan lithologique les bancs 3 et 5 correspondent à une très nette rupture dans la sédimentation; le faciès des marnes vertes peut varier très rapidement (fig. 4). Il peut s'enrichir en plaquettes calcaires à oolithes ferrugineuses ou bien disparaître localement (banc 3). Si le banc devient localement plus carbonaté, il peut passer latéralement à des calcaires argileux blanchâtres, (banc 5). Ces épisodes marneux sont associés à la disparition progressive des oolithes ferrugineuses. La faune contenue dans le banc 5 est très pauvre (coupe QZ, zone industrielle de Méron, secteur sud), mises à part les bélemnites: *Hibolites hastatus* (Blainv.). Ce banc peu fossilifère (probablement pour des raisons de préservation des fossiles) est tout à fait atypique et ne peut donc être retenu dans les comptages pour la raison précitée. S'il fallait le considérer au point de vue du spectre faunique, il serait nécessaire de disposer d'un nombre minimum de fossiles (au minimum une centaine), ce qui n'a malheureusement pas été le cas.

On a volontairement inclus le nombre d'ammonites indéterminées dans les comptages dans le but de vérifier l'impact de ce critère dans la validation des comptages. Le résultat est le suivant, en pourcentage d'indéterminés, (Pi):

banc 11= 22,5%, banc 10= 9,1%, banc 9= 13%, banc 8= 16,3%,

banc 7= 17,5%, banc 6= 10,2%, banc 4b= 12,7%, banc 4a= 14,7%

Soit une moyenne de 14,5% pour donner une valeur estimative. On constate que ce pourcentage d'indéterminés est assez constant dès que N > 500, ce qui tend à démontrer que le pourcentage est indépendant des conditions de fouille et du nombre d'ammonites recueillies. Le chiffre du banc11 doit être pondéré, car il correspond à la couche située sous la terre végétale, là où l'altération est importante

ce qui rend les déterminations peu fiables. On peut estimer que (Pi) oscille autour de 15%, (6 valeurs sur 8 sont comprises entre 10 et 20%). Pour résumer, ce résultat dépend par ordre d'influence:
1/ du nombre d'échantillons étudiés; 2/ de l'état de conservation (influence de l'altération) et 3/ de l'état de fragmentation plus ou moins élevé des fossiles (milieu de dépôt)

Un pourcentage d'indéterminés, même important, doit donc être envisagé dans ce type d'analyse car il est possible que plusieurs fragments appartiennent en fait à un même individu. En restant pratiquement constant le pourcentage d'indéterminés restreint cet inconvénient d'autant que les comptages portent sur des effectifs relativement importants.

b : Les résultats:

Les résultats concernent le nombre total des ammonites y compris les formes intéterminées dans chaque niveau. La répartition est la suivante en nombre d'individus er pourcentage:

Numéros des bancs	11	10	9	8	7	6	4b	4a
KOSMOCERATINAE	1	7	16	8	2	5	0	1
OPPELIIDAE	13	88	422	695	272	116	498	178
DISTICHOCERATINAE	3	11	20	19	7	24	43	12
PSEUDOPERISPHINCTINAE	35	156	541	861	695	532	655	217
ASPIDOCERATIDAE	3	15	35	68	70	180	19	3
REINECKEIINAE	1	15	34	157	62	31	51	19
DIVERS	0	0	0	0	0	2	8	3
INDETERMINES	21	35	182	368	242	125	266	8
N Total= 8226	77	327	1250	2176	1350	1015	1510	521

Numéros des bancs	11	10	9	8	7	6	4b	4a
KOSMOCERATINAE	1,3	2	1,3	0,3	0,1	0,5	0	0,2
OPPELIIDAE	20,7	30,1	35,3	32,8	20,6	13,8	35,8	36,4
DISTICHOCERATINAE	3,9	3,2	1,6	0,8	0,5	2,2	2,8	2,3
PSEUDOPERISPHINCTINAE	45,4	47,2	43,3	39,5	51,5	52,4	43,7	41,6
ASPIDOCERATIDAE	3,9	4,2	2,8	3,1	5,2	17,7	1,2	0,6
REINECKEIINAE	1,3	4,2	2,7	7,2	4,6	3	3,3	3,6
DIVERS	0	0	0	0	0	0,2	0,5	0,6
INDETERMINES	22,5	9,1	13	16,3	17,5	10,2	12,7	14,7
en **100%**								

Tab. 29: Comptage de la faune totale du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

La figure 103 montre les différents rapports entre cinq groupes bien représentés dans les différentes populations ammonitiques

L'analyse banc par banc montre que les ammonites se répartissent en trois groupes **A**, **B** et **C** dont l'évolution peut être différente: éléments majoritaires (type A), éléments secondaires (type B) et éléments à effectif réduit (type C: Kosmoceratinae et **Distichoceratinae**). Les Kosmoceratinae ont été choisis parmi d'autres en raison de leur origine adémique subboréale (province où ils sont eudémiques) et aussi de leur intérêt pour les corrélations stratigraphiques car ils sont migrants dans la province subméditerranéenne. Les Distichoceratinae ont été isolés parmi les Oppeliidae pour comparaison avec d'autres secteurs géographiques où ils sont relativement bien représentés, (Allemagne). Chez les Pseudoperisphinctinae (*Orionoides*) le dimorphisme n'a pas été pris en compte. Ce type d'analyse fine de données peut permettre aussi de mettre en évidence des phénomènes évolutifs, par exemple l'extinction progressive des Reineckeiinae au sommet de la zone à Athleta, dans la mesure où les caractéristiques mises en évidence sont retrouvées à une plus grande échelle géographique. Les Hecticoceratinae ont été choisis parce qu'ils représentent plus de 90% de l'effectif total des Oppeliidae; ils sont suivis des Distichoceratinae (8% environ) puis de divers Oppeliinae, dont les *Paralcidia* , les Taramelliceratinae et aussi des Phlycticeratinae (jusqu'à 2% du total).

On observe, de bas en haut, dans les bancs successifs:

- 3a-b Aucun comptage n'a pu être effectué dans la sous-zone à Rota faute de matériel.

- 4a-b (sous-zone àTrezeense): le genre *Orionoides* (Pseudoperisphinctinae) est dominant, plus de 40%, suivi des Oppeliidae (Hecticoceratinae environ 35%). Les Reineckeiinae sont présents (3,5%) avec les Distichoceratinae (2,5% du groupe *albus –pasdejeuensis*). Les *Peltoceras* apparaissent mais sont minoritaires (à peine 1%) et les *Kosmoceras* sont très rares (début de cortège transgressif).

- 6-7: horizon à Piveteaui avec *Orionoides* dominants (plus de 50% des faunes). Les Hecticoceratinae connaissent une réduction importante mais sont représentés, (environ 14-20% du total). Ces familles dominantes sont suivies par les *Peltoceras* qui connaissent là leur plus grand développement, (jusqu'à 17% dans le banc 6). Les Reineckeiinae sont présents (4% de la faune). Les Distichoceratinae et les Kosmoceratinae ne sont pratiquement pas représentés (moins de 1%).

- 8-9: horizon à Collotiformis avec des *Orionoides* encore dominants (40%) accompagnés de près par les Hecticoceratinae (34%). Les Reineckeiinae du genre *Collotia* sont relativement abondants (jusqu'à 7%) suivis des *Peltoceras* qui déclinent (3%). Dans les groupes à effectif réduit, les Distichoceratinae augmentent très légèrement en valeur comme les Kosmoceratinae (un peu plus de 1%).

- 10-11: horizon à Nodulosum: les tendances amorcées dans l'horizon précédent s'affirment. Les *Orionoides* dominent toujours (45%) accompagnés par les Hecticoceratinae qui déclinent (20-30% de la faune). Les *Peltoceras* sont encore présents (4%) avec les Reineckeiinae (*Collotia*) en nombre égal, mais en diminution. Chez les populations à effectif réduit les Distichoceratinae (*D. bicostatum* et le morphotype *D. nodulosum*) atteignent içi leur apogée (près de 4% de l'effectif total) avec les Kosmoceratinae redevenus un peu plus fréquents (2% de la faune totale).

Chez les Distichoceratinae après un pourcentage stable dans la sous-zone à Trezeense (7,5%) avec le groupe *pasdejeuensis*, le groupe est relayé dans l'horizon à Piveteaui par l'espèce *Distichoceras complanatoides* (jusqu'à 17%), puis plus haut dans la série (base de la zone à Lamberti) par de nombreux *D. bicostatum* (15% en moyenne) dans l'horizon à Nodulosum. De fait les

Distichoceratinae ne suivent pas forcément l'évolution des familles dominantes, et tendent à augmenter à la fin du Callovien alors qu'on est en phase de comblement de séquence.

Pour résumer on constate que les ammonites représentées dans la zones à Athleta et à Lamberti (partie basale) réagissent de trois manières différentes, (fig. 104).

Catégorie A (familles dominantes): les *Orionoides* fluctuent peu quelque soit le niveau stratigraphique, étant majoritaires dans tous les cas (40-50% de la totalité de la faune). Les Hecticoceratinae semblent plus sensibles aux variations de l'environnement (fluctuations eustatiques, modifications de l'espace disponible et autres facteurs, Collin & *al.* , 1999) et connaissent une baisse sensible (15-25% au lieu de plus de 30% en moyenne). Dans l'horizon à Piveteaui les Hecticoceratinae montrent une évolution antagoniste des *Peltoceras* qui connaissent là leur fréquence maximum. Ces grands types morphologiques ne subissent qu'une modification lente de leurs effectifs malgré diverses variations significatives de l'environnement, (Marchand, 1986; Cecca, 1993 et voir chapitre VII/5).

Catégorie B (familles secondaires): ces dernières montrent de brusques fluctuations dans leurs fréquences. Les Peltoceratinae connaissent un développement remarquable dans l'horizon à Piveteaui avec de nombreux *Peltoceras* gr. *baylei* ; les Reineckeiinae sont également plus fluctuants avec deux pics de fréquence. Ces derniers s'affirment dans la composition globale de la faune ammonitique avec le genre *Collotia* qui est bien représenté à deux niveaux précis de la série stratigraphique.

Les groupes à effectif réduit (type C) comme les Kosmoceratinae ou bien les Distichoceratinae tendent à augmenter faiblement à la fin du Callovien. Il est actuellement impossible, faute d'autres données, d'affirmer si ces variations de composition faunique sont d'ordre purement régional ou ont une valeur plus générale. Chez ces deux sous-familles on constate une augmentation relative des valeurs de bas en haut dans la série avec une signification différente puisque les Kosmoceratinae sont des migrants d'origine subboréale au contraire des Distichoceratinae qui sont eudémiques, (Callomon, 1989).

c : Discussion: Les spectres fauniques réalisés sur des effectifs abondants permettent d'extrapoler la validité des comptages plus modestes en lissant l'aspect aléatoire de ces derniers notamment pour les populations à effectif réduit. Nous avons procédé à un essai de comparaison (avec des valeurs ne prenant pas en compte les ammonites indéterminées) avec d'autres comptages effectués à Montreuil-Bellay (Cariou, 1993 et Bonnot, 1995) dans des niveaux équivalents.

- Comparaisons avec le comptage Bonnot, (1995):

Avec les groupes de type C, en raison des très faibles pourcentages obtenus, la présence d'un ou de plusieurs spécimens modifient grandement les valeurs: ainsi dans le banc 8 les Kosmoceratinae passent de 0,5% à 5,5% (comptage Bonnot) et, de la même façon, dans le banc 7 les Distichoceratinae de 0,6% à 5,2% (même comptage). Ces divergences ne nous semblent pas cependant fondamentales car elles dépendent grandement de l'aspect aléatoire de la découverte de quelques individus.

Avec les groupes dominants (type A) ou secondaires (type B) les divergences sont trop importantes et doivent être expliquées.

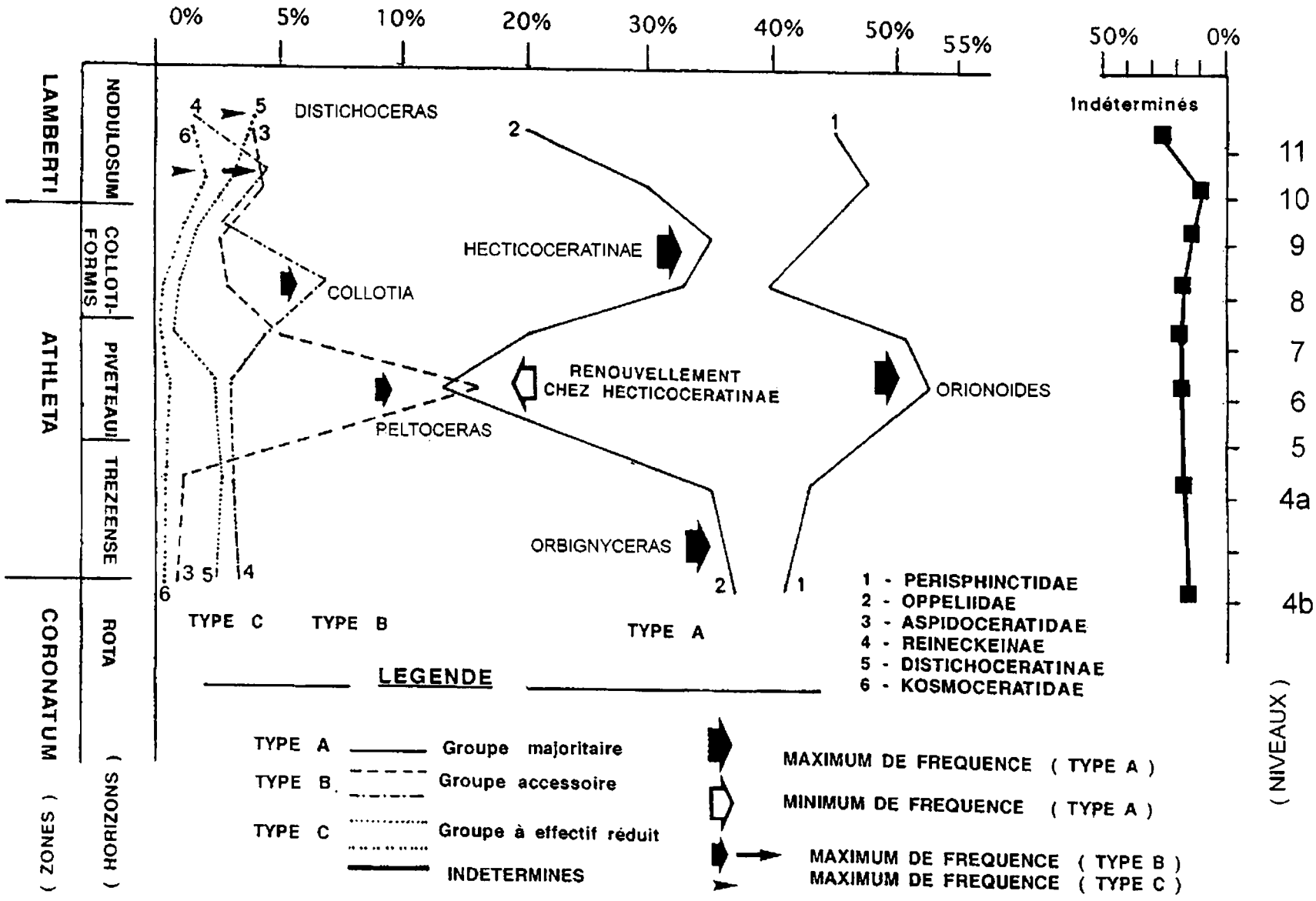


Fig. 104 Variations fauniques majeures chez les populations ammonitiques de Montreuil-Bellay

Banc 7 (= banc 5, Bonnot) N= Effectif	valeurs obtenues N= 1350	valeurs Bonnot N= 76
Oppeliidae (Hecticoceratinae)	24,5%	34,2%
Pseudoperisphinctidae	62,7%	32,9%
Aspidoceratidae (Peltoceratinae)	6,3%	15,8%

Tab. 30: le spectre faunique du comptage Bonnot, (1995)

La fiabilité des spectres fauniques concernant les populations à grand effectif doit se baser sur un échantillonnage suffisant; ce critère essentiel permet en effet de diminuer l'impact d'une sélection subjective (directe ou indirecte) des individus. Les divergences constatées ont principalement pour cause la faiblesse des effectifs dans le comptage Bonnot. Ainsi dans le banc 7, horizon à Piveteaui, les *Orioinoides* sont, et de loin, très majoritaires par rapport au Hecticoceratinae, (environ deux fois plus). Les Peltoceratinae bien que présents dans le banc 7 ne semblent pas aussi fréquents qu'indiqués par ce dernier auteur. Par expérience personnelle j'estime que pour un nombre minimal de 300 spécimens (c'est à dire un nombre voisin de celui utilisé dans les comptages micropaléontologiques de foraminifères) les spectres fauniques sont significatifs dans les niveaux les plus fossilifères (par exemple le banc 10 avec N=327). Avec des récoltes abondantes les variations fauniques aléatoires seront lissées par rapport aux effectifs réduits et les données obtenues sont, de ce fait, plus faciles à interpréter. Dans cette fouille ayant fourni de très nombreux échantillons on peut donc mettre en évidence localement des fluctuations significatives au sein de groupes appartenant à la catégorie C. Il est exact qu'en première approche les résultats obtenus avec un nombre même assez modeste d'individus mettent en évidence les grands changements de la composition des faunes mais ils ne seront pas aussi fiables que des comptages numériquement plus importants. Dans les deux cas on peut noter les évènements fauniques majeurs du banc 6, *i.e.* le maximum de fréquence des Peltoceratinae ou bien la constance des *Orionoides*, (fig. 104). Mais on ne peut préciser les niveaux relativement riches en *Collotia* (présence de deux pics de fréquence respectivement aux bancs 10-11 et 7-8); ni la succession chronologique des taxons à effectif réduit comme les Distichoceratinae, pourtant bien exprimée au banc 6 (*D. complanatoides*) et aux bancs 10-11 (*D. bicostatum* et *D.* morphotype *nodulosum*).

- L'étude de Cariou (1993) porte à la fois sur des niveaux comparables aux précédents, bancs 4b (N= 456) et 7 (N= 317) respectivement la sous-zone à Athleta et à Collotiformis et sur des niveaux, non étudiés ici, de la base de la zone à Lamberti, (horizons XIX et XX). En raison du nombre d'échantillons plus élevé que dans l'étude précédente les résultats, malgré certaines différences, s'accordent mieux avec les nôtres.

Pour la sous-zone à Trezeense les fréquences pour les *Peltoceras* et les Reineckeiinae sont assez différentes. Pour les premiers cela peut s'expliquer par le fait que le comptage englobe le niveau D7 qui n'a pas été pris en compte à cause du manque de matériel dans notre coupe de référence (coupe QZ, zone industrielle de Méron). Latéralement ce niveau peut se modifier légèrement et devenir localement très fossilifère; on conçoit que des variations de fréquence liées à ces variations de faciès,

soient alors envisageables. Pour les Reineckeiinae la différence constatée entre les pourcentages pourrait avoir la même origine. Ces deux variations doivent être complémentaires du déficit constaté également chez les *Orionoides* . On constate que les Hecticoceratinae sont, dans les deux cas, pratiquement identiques en valeur 45% pour environ 44%, (comptage Cariou). Les groupes à effectif réduit de ce comptage ne sont pas incompatibles avec nos données.

Pour la sous-zone à Collotiformis les différences sont encore marquées mis à part un groupe de type B, (Reineckeiinae). Dans les groupes majoritaires les Hecticoceratinae ne montrent aucune différence 24,5% pour 23% environ (comptage Cariou). Les *Orionoides* semblent faibles en valeur (environ 34%, comptage Cariou) alors que nous sommes dans l'horizon à Piveteaui (base de la sous-zone à Collotiformis), niveaux où ces formes représentent au minimum près de 50% de la faune. De fait une autre différence concerne les Reineckeiinae (un peu plus de 20%) qui ne dépassent pratiquement jamais 10% dans nos comptages ou ceux de Bonnot. Pour les groupes de type C (à effectif réduit) il n'y a pas de différences incompatibles avec nos résultats.

Tab. 31: Tableau comparatif des comptages à Montreuil-Bellay: sous-zone à Collotiformis

(N= effectif)	Comptage QZ N= 1350	Bonnot, 1995 N= 75	Cariou, 1993 N= 317
Pseudoperisphinctinae	62,7%	32,9%	33,8%
Oppeliidae	24,5%	34,2%	23,7%
Peltoceratinae	6,3%	15,8%	11,3%
Reineckeiinae	5,6%	10,5%	22,4%
Distichoceratinae	0,5%	5,5%	2,7%
Kosmoceratinae	0,6%	6,6%	3,8%

Nota: les Pseudoperisphinctinae correspondent au seul genre *Orionoides* qui est très majoritaire; les Oppeliidae sont représentés essentiellement par les Hecticoceratinae. Les valeurs du comptage QZ ne tiennent pas compte des indéterminés.

- Dietl (1993) propose un spectre faunique de l'horizon à Punctulatum (équivalent approximatif de l'horizon à Collotiformis) avec un nombre d'échantillons significatif (N = 411) provenant de Souabe-Franconie. La composition par famille est très différente de celle des niveaux équivalents de l'Ouest de la France mais l'assemblage est caractéristique également de la province subméditerranéenne. Si on compare seulement les Distichoceratinae, nous constatons une proportion relativement plus faible(4%) par rapport aux valeurs maximales obtenues en Anjou-Poitou (autour de 5-6%). Le reste de la faune est constitué, par importance décroissante, d'Hecticoceratinae qui sont dominants et, très proches les uns des autres en pourcentage, de Taramelliceratinae (index d'horizon), de Pseudoperisphinctinae et de Kosmoceratinae.

Pour résumer on peut dire que dans les deux cas considérés, chaque spectre faunique possède sa propre spécificité (recherche subjective de groupes étudiés paléontologiquement). Les variations de peuplement mises en évidence dans les spectres fauniques ont peut être une signification qui n'est pas seulement régionale. Pour le savoir il faudrait disposer d'autres comptages d'importance similaire dans d'autres sites géographiques. On a envisagé une signification plus globale (Marchand, 1986; Thierry, 1988; Cecca & *al.* , 1993), mais on ne peut tirer de conclusions définitives qu'en utilisant des populations avec un effectif comparable, de préférence suffisamment représentatif.

VII/2/2 Peuplements en Europe occidentale:

On a analysé plusieurs données paléontologiques relatives aux compositions fauniques du Callovien supérieur de Villers-sur-Mer (Normandie, province subboréale), du Dijonnais et de Souabe Franconie. - Cote d'Or et Haute-Marne: Bonnot (1995) dans sa thèse a étudié divers assemblages ammonitiques du Callovien supérieur, reclassés selon les normes adoptées ici:

Faune totale	Eléments dominants	Eléments secondaires	Effectifs réduits
LAMBERTI (zone)	Cardioceratinae, Hecticoceratinae, Pseudoperisphinctinae	Kosmoceratinae Reineckeiinae	Distichoceratinae Aspidoceratidae Taramelliceratinae
COLLOTIFORMIS (sous-zone)	Hecticoceratinae, Pseudo-perisphinctinae (*Orionoides*)	Kosmoceratinae Reineckeiinae et Peltoceratinae	Distichoceratinae (gr. *bicostatum-complanatoides*)
TREZEENSE (sous-zone)	Hecticoceratinae, Pseudo-perisphinctinae (*Orionoides*) et Peltoceratinae	Kosmoceratinae et Reineckeiinae	Cadoceratinae et Cardioceratinae

Tab. 32 : Assemblages ammonitiques du Dijonnais, (Bonnot, 1995)

La composition faunique globale est voisine de celle du Centre-Ouest de la France du moins pour la zone à Athleta avec une nette prédominance des Hecticoceratinae et des Pseudoperisphinctinae (ce qui est l'inverse dans notre secteur d'étude). Les Kosmoceratinae sont assez nombreux, les Reineckeiinae (quoique bien représentés par le genre *Collotia*) semblent moins importants numériquement qu'en Anjou et en Poitou. On constate que parmi les Oppeliidae, les Distichoceratinae sont toujours les représentants les plus nombreux parmi les formes à effectifs réduits. Localement les divers assemblages ammonitiques présentent des variations sur le haut-fond de Bourgogne comme le montre l'étude du Callovien supérieur (zone à Lamberti) de Chaignay (Côte d'Or), (Bonnot,1994). L'évolution des populations à effectifs réduits y est intéressante sur le plan des compositions fauniques. Les effectifs étudiés ici sont significatifs, (200 à 300 individus).

- Callovien supérieur de Chaignay (Côte d'Or), (Bonnot, 1995): tab. 33 : faune globale

Horizons (zone à Lamberti)	Eléments dominants	Eléments secondaires	Effectifs réduits
LAMBERTI	Cardioceratinae, Hecticoceratinae,	Pseudoperisphinctinae	Taramelliceratinae Distichoceratinae Aspidoceratidae, Kosmo ceratinae, Pachyceratidae
PRAELAMBERTI	Hecticoceratinae Aspidoceratidae	Kosmoceratinae Aspidoceratidae	Distichoceratinae Taramelliceratinae Cardioceratinae, Pseudoperisphinctinae

Tab. 33 : Assemblages ammonitiques de Côte d'Or, (Bonnot, 1995)

Par rapport à l'analyse précédente on constate l'apparition d'éléments subboréaux, les Cardioceratinae avec le genre *Quenstedtoceras* à égalité avec les Hecticoceratinae (près de 50% de la faune); il y aurait des variations sensibles des peuplements de Kosmoceratinae et d' Aspidoceratidae de part et d'autre du haut-fond bourguignon. Les Distichoceratinae appartiennent au groupe *bicostatum* (Stahl) et sont assez constants (de 4 à 7% des faunes totales). Dans le détail des assemblages trop restreints numériquement peuvent, de ce fait, montrer des variations de pourcentage importantes. Certains taxons inclus dans les effectifs réduits représentent alors dans des comptages particuliers des valeurs élevées qui sont assimilables à celles d'effectifs dominants ou secondaires. On remarque la prédominance des formes platycônes sur les formes serpenticones et la faiblesse du pourcentage des oxycônes.

- Villers-sur-Mer (Normandie): il y a peu de données paléontologiques sur la zone à Athleta car les affleurements actuels ne permettent plus de bonnes observations (Dugué, 1989; Bonnot, 1995). Les analyses fauniques concernent surtout la zone à Lamberti dont l'inventaire paléontologique est maintenant mieux connu. Faunes des sous-zones à Praelamberti et à Lamberti (*in* Bonnot, 1995):

sous-zones	Eléments dominants	Eléments secondaires	Effectifs réduits
LAMBERTI	Cardioceratinae, Aspidoceratidae	Hecticoceratinae,	Kosmoceratinae Distichoceratinae Pseudoperisphinctinae Oppeliinae
PRAELAMBERTI	Aspidoceratidae Cardioceratinae, Hecticoceratinae	Kosmoceratinae	Distichoceratinae Pseudoperisphinctinae Pachyceratidae

Tab. 34 : Assemblages ammonitiques de Normandie, (Bonnot, 1995)

L'assemblage faunique de l'horizon H4 (*sensu* Hébert , fig. 31), (sous-zone à Lamberti), avec un nombre important d'individus (N= 1985) a montré que la biodiversité ammonitique est plus faible dans cette sous-zone que dans la sous-zone à Trezeense de Montreuil-Bellay (13 familles/ sous-familles). Elle est sans doute un peu plus forte dans la sous-zone à Praelamberti avec *Distichoceras* du groupe *bicostatum* et son morphotype *nodulosum* et aussi le genre microconque *Horioceras* et aussi la présence d'autres groupes d'ammonites que dans la sous-zone supérieure à Lamberti. Les formes à effectifs réduits représentent moins de 8% de la faune totale. Les formes subboréales représentent sensiblement 50% de la faune globale dans la sous-zone à Lamberti.

- Souabe-Franconie: une donnée intéressante concernant une faune ammonitique du Callovien supérieur (zone à Athleta, sous-zone à Spinosum, horizon à Punctulatum) du Wurtemberg avec un nombre significatif d'exemplaires (N= 411), a été fournie par Dietl (1993), (Tab. 35).

Le cachet subméditerranéen est très net avec la présence de genres téthysiens comme les Phylloceratidae, les Haploceratidae associés à de nombreux Taramelliceratinae; il s'agit d'une zone de recouvrement faunique entre les provinces subboréale et subméditerranéenne. Les Distichoceratinae appartiennent aux espèces *bicostatum* et *complanatoides* accompagnées de la forme microconque *Horioceras* . Ils représentent 4% de la faune totale c'est à dire un pourcentage un peu plus faible que celui observé dans des niveaux sensiblement équivalents de l'Ouest de la France. Les populations à effectifs réduits représentent 12-13% de l'assemblage.

sous-zone	Eléments dominants	Eléments secondaires	Effectifs réduits
SPINOSUM	Pseudoperisphinctinae (*Orionoides*), Grossouvriinae Hecticoceratinae, Kosmoceratinae	Taramelliceratinae	Distichoceratinae Peltoceratinae Haploceratidae Phylloceratidae Calliphylloceratinae

Tab. 35 : Assemblages ammonitiques d'Allemagne, (Dietl, 1993)

VII/2/3 Conclusions:

Les comparaisons effectuées entre les différentes aires géographiques montrent bien que les peuplements sont constitués de taxons eudémiques dont c'est l'habitat naturel. Associés à ces taxons, il existe des migrants (éléments adémiques liés à des transgressions fauniques) dont l'importance numérique varie au cours du temps. Les taxons eudémiques sont à la base de l'individualisation des bioprovinces (ici provinces subboréale et subméditerranéenne). L'analyse d'Enay (1980) sur les similitudes des compositions fauniques globales dans les zones de recouvrement doit être nuancée lorsqu'on constate que la biodiversité est très différente dans certains secteurs. Ainsi la zone à Athleta a montré une biodiversité particulièrement élevée à Montreuil-Bellay, par rapport à toutes les données actuelles concernant le reste de l'Europe occidentale.

VII/3 SIGNIFICATION DES POPULATIONS A EFFECTIFS REDUITS

Nous étudierons deux groupes, l'un eudémique (les Distichoceratinae), et l'autre adémique (Les Phylloceratidae).

VII/3/1 Apport de l'étude des Distichoceratinae:

La totalité des faunes à effectif réduit peut atteindre parfois plus de 10% (c'est à dire l'équivalent d'un élément secondaire) et leur rôle est souvent sous-estimé dans les peuplements. Nous envisageons une approche globale qui consiste à envisager l'assemblage faunique comme un ensemble non dissociable. L'étude détaillée du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay a montré que les groupes à effectifs réduits constituent un pourcentage cumulé non négligeable de la faune totale.

Effectifs réduits en % par niveau (D4a à D11), en % pondérés (incluant divers et indéterminés):

Horizons	Nodulosum		Collotiformis		Piveteaui		Athleta	Leckenbyi
Niveaux	XVIII D11	---D10	XVII D9	--- D8	XVI D7	--- D6	XVb D5 --- D4b	XVa D4a
KOSMOCERATINAE	1,3	2	1,3	0,3	0,1	0,5	0	0,2
DISTICHOCERATINAE	3,9	3,2	1,6	0,8	0,5	2,2	2,8	2,3
ASPIDOCERATIDAE	3,9	4,2	2,8	3,1	5,2	17,7	1,2	0,6
REINECKEIINAE	1,3	4,2	2,7	7,2	4,6	3	3,3	3,6
DIVERS	7,5	3	4,3	5,4	5,8	0,2	4,7	5,5
Total %	17,9	16,6	12,7	16,8	16,2	23,6	12	12,2

Tab. 36: Spectre faunique du Callovien de Montreuil-Bellay

On obtient une moyenne de 16% pour le pourcentage cumulé des populations à effectifs réduits ce qui est équivalent d'un élément secondaire au sens strict. Il n'est donc pas possible de négliger un tel facteur. A l'intérieur de ce type de populations il existe des morphologies (sélectionnées pour des études comparatives morphofonctionelles) différentes de celles obtenues par la seule analyse des éléments dominants et accessoires. Ainsi un classement morphologique effectué en vue d'une étude morphofonctionnelle peut donc être modifié si on tient compte, en plus des formes dominantes, des groupes à effectifs réduits dont les morphologies peuvent être variables. C'est le cas de groupes confidentiels comme les oxycônes *Securisites* , *Petitclercia* ou bien de rarissimes *Pachyceras* sphaerocônes. On atteint là les limites de la modélisation des classements par morphologies. L'analyse d'un assemblage ammonitique important où la biodiversité est maximale (cas de la zone à Athleta de Montreuil-Bellay) permet de faire apparaître des genres ultra minoritaires qui passeraient inaperçus et qui évite une modélisation par trop généraliste. Pour des groupes numériquement plus importants comme les Kosmoceratinae, les fluctuations de pourcentage dans les peuplements indiquent des conditions momentanées favorables à la migration (phases transgressives), d'où l'intérêt de leur étude. Ils constituent une référence à l'échelle de l'Europe occidentale. En règle générale l'étude des peuplements par les spectres fauniques est complémentaire d'analyses morphofonctionnelles ayant pour but de mettre en évidence, à plus grande échelle, les relations entre l'eustatisme et la ségrégation morphologique.

VII/3/2 Cas des Phylloceratidae:

Dans les faunes d'ammonites du Callovien moyen et supérieur de l'Ouest de la France, on remarque la présence constante des Phylloceratidae (et très épisodiquement des Lytoceratidae). Ces deux familles sont intéressantes à étudier à divers titres; d'une part elles ne représentent que moins de 1% de la population ammonitique globale, d'autre part elles caractérisent généralement un domaine océanique plus profond (Marchand & Tintant, 1982). Les *Phylloceras* sont peu fréquents mais présents dans les associations du Callovien moyen et supérieur du secteur étudié avec des espèces déjà reconnues par ailleurs notamment *Calliphylloceras disputabile* (Zittel). La plupart des exemplaires recueillis sont des adultes macroconques pouvant atteindre une très grande taille (plus de 600mm de diamètre). Marchand, 1988, Fernandez-Lopez & Melendez, 1995 ont montré que la répartition de ces formes était liée aux variations eustatiques et qu'elles pouvaient localement atteindre des plateformes de moyenne profondeur en dehors de leur habitat naturel en domaine plus océanique. Les remarques que l'on peut faire avec le matériel du Centre-Ouest de la France concernent la paléoécologie et la taphonomie de ces formes.

Dans la région de Montreuil-Bellay le genre *Phylloceras* (déjà connu depuis le Toarcien), est assez bien représenté au Callovien moyen-supérieur avec le sous-genre *Calliphylloceras*, associé à de plus rares *Ptychophylloceras* . Dans les régions plus méridionales (Espagne) où les peuplements de Phylloceratidae sont plus importants, le rapport numérique entre les deux genres varie de 1 à 3. Les Phylloceratina à constrictions (et aussi les Lytoceratina) sont considérées comme pouvant vivre à des profondeurs s'échelonnant de -500m à -50m (Westermann, 1990), ce qui correspond globalement à la 6° catégorie de Ziegler (1967). Ils sont donc relativement moins profonds que les formes non constrictées. On considère que les spécimens adultes de ces formes peuvent en particulier envahir un domaine plus large (Westermann 1990, Westermann & Tsujita, 1999) que leur aire de dispersion normale incluant notamment les plateformes des aires de recouvrement faunique (avec ou non un transport *post mortem* des coquilles dont il est difficile d'apprécier l'ampleur).

Les Phylloceratina recueillis comportent une majorité de formes adultes et doivent être considérés comme " ademic" si on se réfère aux schémas de Fernandez-Lopez & Melendez (*op.cit.*, p. 299). Sur le plan taphonomique on constate aussi que les moules internes des Phylloceratina de la sous-zone à

Trezeense ne sont généralement pas colonisés par des organismes épizoaires intrathalames ou encroûtants (serpules, bryozoaires et thécidées) englobés dans le moule internes; l'autre face n'étant généralement pas préservée. Ils font donc partie de l'assemblage ammonitique normal, non remanié, de la sous-zone; ces associations fauniques possèdent une haute densité et une biodiversité maximale. Sur les plateformes néritiques ibériques le pourcentage de Phylloceratina est souvent inférieur à 10% (il peut toutefois atteindre 25%). Les genres les plus fréquents du Callovien regroupent les *Calliphylloceras* et les *Ptychophylloceras* qui ont une aire de dispersion assez large; on peut considérer qu'ils forment un élément minoritaire, mais constant de la faune. L'importance de ce type de population ammonitique par rapport aux familles dominantes a été évoquée plus haut. La présence de Phylloceratina et de Lytoceratina est liée soit à des transgressions (ce qui est le cas pour la sous-zone à Trezeense) soit à des variations significatives du niveau marin avec une réactivation des courants qui favorisent la dispersion plus ou moins importante des coquilles. Selon les auteurs espagnols les oxycônes lisses ou peu ornés à sutures complexes seraient liés à des environnements assez profonds (mode de vie necto-benthique), alors que les platycônes à forte ornementation et sutures plus simplifiées seraient plus adaptés à des environnements moins profonds de plateforme externe ou de rampe isolée (Tintant, 1982).

VII/4 REPARTITION PALEOBIOGEOGRAPHIQUE des DISTICHOCERATINAE

VII/4/1 L'aire d'apparition des Distichoceratinae

On a montré précédemment (Baloge & Cariou, 1993, 1997) que les Distichoceratinae dérivaient des *Chanasia* (Hecticoceratinae) en particulier du groupe *hartmanni* Zeiss. Le genre *Chanasia* est bien représenté dans la province subméditerranéenne dès la zone à Gracilis jusque dans tout le Callovien moyen. Elmi (1967) a séparé deux groupes morphologiques:

- groupe de *Chanasia navense* (Roman) à côtes externes fines et courbes
- groupe de *Chanasia hartmanni* Zeiss à côtes externes épaisses et plus rigides

Dans le groupe *navense* de nombreuses espèces sont signalées en France (Ardèche, Savoie, Anjou, Poitou et Sud-Est de la France), ou ailleurs en Europe de l' Ouest, (Allemagne, Pologne) et dans les Andes (Riccardi & *al.* ; 1989), c'est à dire une répartition très proche de celle de *Ch. hartmanni*.

Le groupe *hartmanni* comprend deux formes, une épaisse et une plus comprimée à côtes externes aplaties et spatulées. Zeiss (1956) a justement élevé au rang d'espèce cette dernière forme qui est très probablement à l'origine directe du sous-genre souche *Geminites* . Le groupe *hartmanni* comporte plusieurs espèces avec une répartition plus grande que *Geminites* . Sa répartition géographique semble plus vaste que pour le taxon précédent puisqu'on le trouve en France (Ardèche, Savoie, Centre-Ouest, Maconnais, Jura, etc...) mais aussi en Normandie, dans le Sud de l'Allemagne (Wurtemberg, Bavière), en Suisse et en Hongrie c'est à dire sur la marge nord téthysienne. Une citation de Stehn (1924) mentionne des formes voisines en Argentine mais l'attribution stratigraphique reste encore incertaine. *Chanasia hourcqi* (Collignon) citée à Madagascar et en Afrique du Nord est à rattacher à ce groupe morphologique. Quoiqu'il en soit le groupe *hartmanni* montre apparemment une aire de dispersion un peu plus large que le groupe *navense* : tous deux ont une origine téthysienne.

Le genre *Chanasia* se serait différencié (Elmi, 1967) à la fin du Callovien inférieur à partir d'Hecticoceratinae primitifs (*Prohecticoceras sensu* Elmi). Dès le Callovien inférieur il colonise les plateformes externes nord et sud téthysiennes surtout dans la Téthys méditerranéenne; son évolution s'effectue rapidement. Au Callovien moyen les *Chanasia* évolueront avec perte du sillon latéral (genre *Bonarellites* Elmi, 1967) . A la limite Callovien inférieur et moyen se produit une cladogénèse dans le groupe *hartmanni* avec l' apparition soudaine de la gémination des côtes externes, caractère discriminant des Distichoceratinae (*Geminites* et *Distichoceras*). Le genre *Chanasia* est sans conteste d'origine téthysienne. Les populations les plus nombreuses ont été rencontrées, à ce jour, sur les bordures nord et sud de la Téthys méditerranéenne. Elmi (*ibid.* , p.686) considère que le genre résulte "d'une différenciation locale à partir d'un groupe à faible potentialité évolutive". On notera que les " *Bonarellites* " qui relaient phylétiquement les *Chanasia* au point de vue évolutif, ont aussi la même répartition paléobiogéographique. L'origine des Distichoceratinae à partir de la Téthys méditerranéenne est très probable avec l' individualisation du nouveau sous-genre souche *Geminites* (encore morphologiquement proche des *Chanasia*). Ce dernier sous-genre est très localisé semble-t-il, d'après les données actuelles, (Centre-Ouest de la France et Jura). L'extension paléobiogéographique des Distichoceratinae recouvre sensiblement les mêmes aires géographiques. Les Distichoceratinae vont connaître au Callovien supérieur un accroissement de leur diversité morphologique (résultant de potentialités adaptatives) qui s'accompagne d'une brutale et importante extension de leurs aires géographiques. Ainsi en fin d'évolution, on verra l'espèce semi-cosmopolite *Distichoceras* gr. *bicostatum* (Stahl) être présente de façon incontestable à travers toute la Téthys depuis l'Amérique du Sud jusqu'à l'Himalaya et Madagascar (cf. modalités de leur migration, p. 276).

VII/4/2 La transgression faunique de *Distichoceras bicostatum* en Europe occidentale

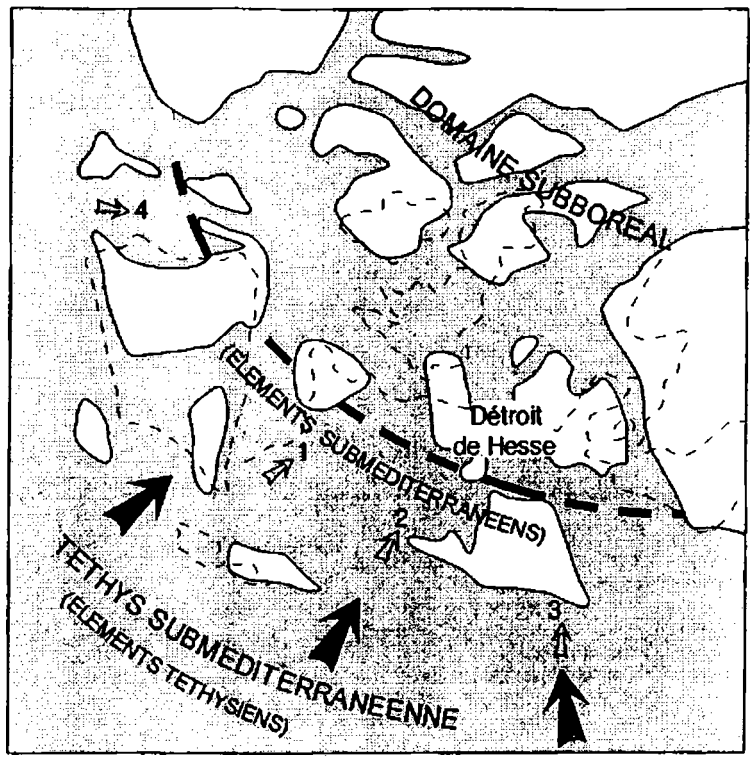
L'espèce *D. bicostatum* constitue un exemple-type parmi d'autres (Arkell, 1956; Marchand, 1986) de la colonisation par les Distichoceratinae des plateformes externes de l'Europe occidentale; en effet la répartition paléobiogéographique de cette espèce montre un déplacement constant vers le domaine subboréal depuis le Callovien moyen avec un maximum d'extension au Callovien supérieur.

Les voies de migration de l'espèce semi-cosmopolite *Distichoceras bicostatum* (Stahl) ont pu être multipliées pendant le Callovien supérieur en Europe occidentale. Geyssant (1994) a montré que la colonisation de la province subboréale, région du Yorkshire (Nord-Est de l'Angleterre) par les Aspidoceratidae au cours du Kimméridgien, a du s'effectuer par transgressions successives de formes téthysiennes issues de la province subméditerranéenne en particulier à partir du détroit de Hesse (fig.105a-b). L'auteur suggère ainsi une autre possibilité de pénétration de formes téthysiennes le long du biome franco-germanique (Hantzpergue, 1987), en dehors de l'axe de migration probable à partir de la Normandie et du Dorset (Sud de l'Angleterre). Un tel schéma s'accorderait bien avec les données actuelles sur les Distichoceratinae téthysiens qui sont particulièrement bien représentés dans le Yorkshire au Callovien supérieur; ce schéma pourrait aussi préciser les modalités de l'expansion de l'espèce semi-cosmopolite *Distichoceras bicostatum* vers la province subboréale pendant la zone à Lamberti. Malgré les différences paléogéographiques évidentes entre le Kimméridgien et le Callovien (Enay, 1993; Dercourt & al., 1993) les axes principaux de migrations pourraient être sensiblement les mêmes, d'autant que le détroit de Hesse a fonctionné dès le Lias et relativement durant tout le Jurassique moyen.

Au Callovien moyen les Distichoceratinae sont présents dans le Centre-Ouest de la France avec le sous-genre *Geminites* , les *Horioceras* et les premiers *Distichoceras s.s.* connus (Fig. 105a); on connait des représentants de ces divers taxons dans le Jura, probablement en Suisse, (communication personnelle du Dr. Dietl) et en Hongrie (présence d' *Horioceras* dans la région de Villany). Au Callovien supérieur des peuplements denses de Distichoceratinae sont connus dans les deux aires géographiques précédentes et également en Grande-Bretagne et en Souabe-Franconie, (Fig. 105b). Cette dernière région se situent par ailleurs dans la partie septentrionale de la province subméditerranéenne et correspond à une aire de recouvrement avec la province subboréale. Au sommet de la zone à Athleta (sous-zone à Collotiformis) on y connait des populations relativement nombreuses de Distichoceratinae associant des *Distichoceras complanatoides* (Quenst.), *Distichoceras bicostatum* (Stahl) et la forme microconque *Horioceras baugieri* (d'Orb.) comme dans l'Ouest de la France. Il est donc possible d'envisager une extension de l'aire de répartition des Distichoceratinae (notamment avec l'espèce *D. bicostatum* et le microconque *baugieri*) , vers la province subboréale, ce qui conduirait à une colonisation de régions plus septentrionales (Grande-Bretagne *s.l.*) dès le début de la zone à Lamberti.

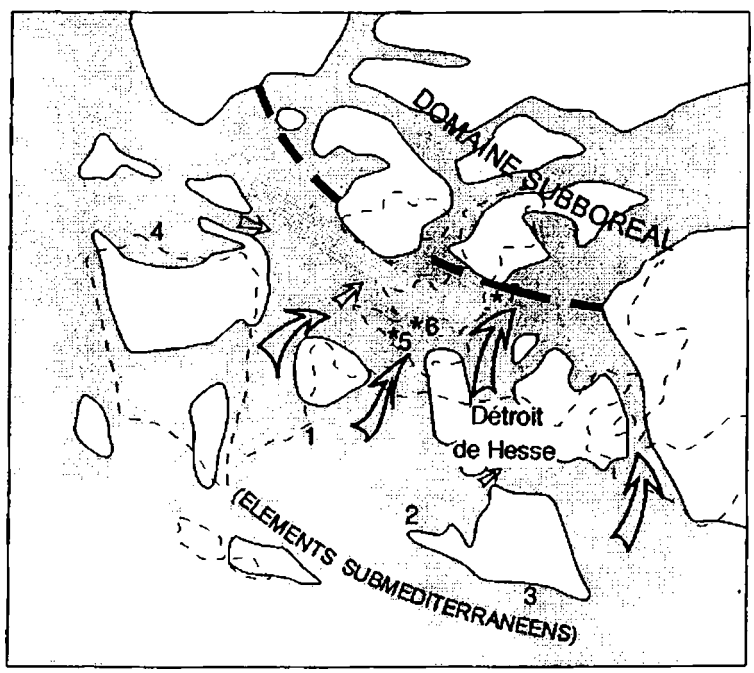
Cette extension s'effectuerait d'une part à partir de l'Ouest de la France; il y aurait eu migration à travers la Normandie le long du massif armoricain avec la colonisation du Dorset et de l'Oxfordshire (Grande-Bretagne), d'autre part à partir du pôle de Souabe-Franconie et de Hongrie une possible migration par le détroit de Hesse puisque les Distichoceratinae sont connus au Nord du Yorkshire. D'autres voies plus orientales de migration des faunes téthysiennes (Oppeliidae, Reineckeiinae, etc...) vers la province subboréale devaient donc exister notamment sur la plateforme russe au Callovien moyen/supérieur. De la même façon les faunes de la province subboréale pourront emprunter en sens inverse les mêmes voies (Kosmoceratinae, Cardioceratidae, etc...) pour une colonisation de la province subméditeranéenne. Des familles d'ammonites comme les Phylloceratidae moins biens adaptées à des conditions de milieux trop restrictives ne pouvaient, semble-t-il, emprunter de tels axes de migration. Les facteurs déclenchants des

CALLOVIEN MOYEN (Geminites janus)



a

CALLOVIEN SUPERIEUR (D. bicostatum)



b

1 - Centre-Ouest
2 - Suisse-Jura
3 - Hongrie
4 - Portugal
5 - Devonshire
6 - Oxfordshire
7 - Yorkshire

Limite septentrionale d'extension des Distichoceratinae

Distichoceratinae — Eléments téthysiens

Fig. 105 Les phases de colonisation des Distichoceratinae en Europe occidentale

déplacements fauniques, en dehors des contraintes biologiques internes, seraient l'eustatisme et plus spécialement les pulsations transgressives, (Enay, 1980).

Modalités de l'expansion de *D. bicostatum* : une forme semi-cosmopolite

La répartition paléogéographique de l'espèce *Distichoceras bicostatum* (Stahl) est très vaste puisqu'on la trouve aussi dans le domaine pacifique et dans une grande partie de la Téthys , (p.279). Une telle répartition géographique peut surprendre pour une forme platycône réputée, selon les auteurs, nageur moyen, localisée sur des plateformes néritiques à bathymétrie faible à modérée et de surcroit à potentiel évolutif limité (apparition de cloisons simplifiées chez les Distichoceratinae les plus récents). Un tel schéma ne peut plus être retenu à la suite de cette étude.

Sur le plan morphologique on note fréquemment des associations d'ammonites avec des morphologies diverses voire contrastées: formes serpenticônes (sub-), platycônes (sub-) et oxycônes (sub-) avec des milieux de vie probablement différents (Tab. 39). Ces assemblages sont le plus souvent normaux (sauf conditions particulières à préciser) et traduisent une prédominance de groupes numériquement bien représentés (éléments dominants et secondaires) dans une province donnée. Les spectres fauniques, s'ils sont suffisamment représentatifs (p.260), illustrent la répartition des groupes. Or une étude statistique plus détaillée peut montrer que les biotopes correspondants peuvent être aussi colonisés par des éléments minoritaires (à effectif réduit) avec parfois des morphologies *a priori* non compatibles. Ainsi chez les Distichoceratinae il existe une espèce proche des formes subserpenticônes (*D. zeissi*) associée aux autres formes de la sous-famille qui sont plutôt à morphologie platycône à subplatycône dominante. Toutes ces formes coexistent et ne correspondent nullement à des milieux de vie différents.

Sur le plan évolutif les Distichoceratinae montrent un potentiel évolutif en tout point comparable à celui des grandes familles. Ilest suffisant en tout cas pour une adaptation à des changements rapides de l'environnement. Ainsi au début de la transgression post-Rota et dans la sous-zone à Trezeense on observe l'apparition soudaine de nouvelles espèces ou sous-espèces chronologiques de Distichoceratinae (une dizaine de formes en associant macroconques et microconques). Cette brève crise du milieu se traduit par une modification du pool génétique (Chaline 1984) avec cladogénèses et, peut être, polymorphisme.

Sur le plan de la colonisation, l'expansion des Distichoceratinae serait liée aux variations eustatiques (évènement transgressifs) qui se sont succédées sur les plateformes nord-gondwaniennes et aussi aux potentialités biologiques de l'espèce *bicostatum* . Les environnements sédimentaires ont donc été très diversifiés: latitude, nutriments, paléocourants, etc.. . Ces variations eustatiques se résument en une succession de cortèges transgressifs de 3° ordre pas toujours synchrones à grande échelle et qui appartiennent à la grande transgression du Callovien supérieur avec une surface d'inondation maximale (MFS) remarquable , (Fig. 108) située dans la sous-zone à Trezeense. C'est grâçe à cette dernière phase transgressive qui se produit au Callovien terminal que l'espèce *bicostatum* pourra ainsi atteindre sa répartition paléobiogéographique maximale. Cariou & Hantzpergue (1993) ont indiqué que pour des populations à forte dispersion la spéciation pouvait être favorisée par les variations eustatiques du niveau marin que ce soit en milieu instable de mers épicontinentales (rôle des hauts-fonds) avec isolement relatif de certaines populations, ou en milieu stable et ouvert (plateformes peu profondes ou bassin à bathymétrie modérée) . Les vitesses d'évolution étant différentes dans les deux cas. Les Distichoceratinae qui possèdent des structures morphologiques adaptées auraient une bonne capacité de nage en dépit de leur aire ventrale subtabulée et seraint d'assez bons nageurs, (p. 20). Ils peuvent donc accompagner les groupes précédents dans leur extension géographique même dans des environnements relativement contraignants.

VII/4/3 Paléobiogéographie générale des Distichoceratinae

En France la répartition géographique des Distichoceratinae est assez générale avec l'espèce semi-cosmopolite *D. bicostatum* (forme macroconque et microconque *baugieri*). Des représentants sont connus, en dehors du Centre-Ouest de la France, dans la Sarthe, la Normandie, le Dijonnais, le Jura, le Sud-Est de la France et le Pays Basque. Cette sous-famille est présente presque partout où le Callovien supérieur est signalé; cependant les formes du Callovien moyen et de la base du Callovien supérieur (horizon à Trezeense) ont été trouvées jusqu'à présent seulement dans l'Ouest de la France et dans le Jura (région de Besançon). En Europe, (fig.110) on cite généralement la sous-famille des Distichoceratinae dans la zone à Lamberti.

En Europe occidentale les Distichoceratinae sont connus depuis longtemps dans le Callovien supérieur de nombreux pays d'Europe: Grande Bretagne (Arkell, 1939), Suisse (Jeannet, 1951), Allemagne et Hongrie (région de Villany, Loczy, 1915), *i.e.* sur la bordure nord de la Téthys méditerranéenne (Dercourt *et al.*, 1993) et le craton ouest-européen. Des représentants sont également connus en Espagne (Sequeiros & Cariou, 1984) et au Portugal (Arkell, 1956).

On les retrouve sur la bordure sud téthysienne, dans l'Ouest algérien (Elmi, 1971) et beaucoup plus à l'Est dans la province indo-malgache (Spath, 1928 et Basse, 1934). Ils sont aussi cités dans l' Himalaya central (Heim & Gansser, 1939) et au Tibet (Westermann & Wang, 1988). De plus Groschke & Hillebrandt (1985) les mentionnent en Amérique du Sud dans le Nord du Chili. et récemment Groschke & Zeiss (1990) les ont trouvé dans la Cordillière centrale andine. On peut noter que si les *Chanasia* sont connues dans les Andes (Riccardi & *al.* , 1989), aucun *Geminites* ni *Distichoceras* des groupes *pasdejeuensis* ou *zeissi-theobaldi* , n'est signalé à ce jour. Seule l'espèce *bicostatum* possède une réelle extension dans cette aire paléogéographique.

D'après les données biostratigraphiques actuelles, la répartition paléobiogéographique de la sous-famille est donc vaste (fig. 109), incluant à la fois les domaines téthysien et pacifique. Les nouvelles données permettent aussi d'envisager une différenciation précoce de la sous-famille vers la limite du Callovien inférieur à moyen dans la Téthys méditerranéenne (Dercourt & *al.*, 1991), peut être sur la marge nord-européenne avec le nouveau sous-genre *Geminites* qui va évoluer pendant le Callovien moyen avec des représentants peu nombreux. Vers la fin du Callovien moyen (horizon à Rota) et au Callovien supérieur dans la sous-zone à Trezeense une phase importante de réorganisation de la sous-famille (différenciation de *Distichoceras s.s.*) doit être reliée à une phase d'expansion avec des populations devenant plus nombreuses. Les différentes espèces de *Distichoceras* pourraient s'étendre d'une part vers l'Est, en suivant la marge Sud-Est de la Téthys jusqu'aux provinces indo-malgache et himalayenne, c'est à dire selon le rivage nord-gondwanien, et d'autre part vers l'Ouest par l'intermédiaire du "corridor hispanique" jusqu'au domaine pacifique (Cariou, 1984; Ziegler, 1988 , Elmi, 1993a et Dercourt & *al.* , 1993). Ce corridor jouerait le rôle d'une voie de passage probablement en domaine épicratonique peut être à la faveur d'une élévation eustatique. L'extension maximale de la sous-famille est atteinte dans la zone à Lamberti avec l'acmé de la lignée spécifique *bicostatum* dont les représentants colonisent des aires beaucoup plus périphériques par rapport au centre de différenciation supposé en Téthys subméditerranéenne, comme les provinces andine, indo-malgache et himalayenne. La paléobiogéographie des Distichoceratinae semble confirmer l'existence

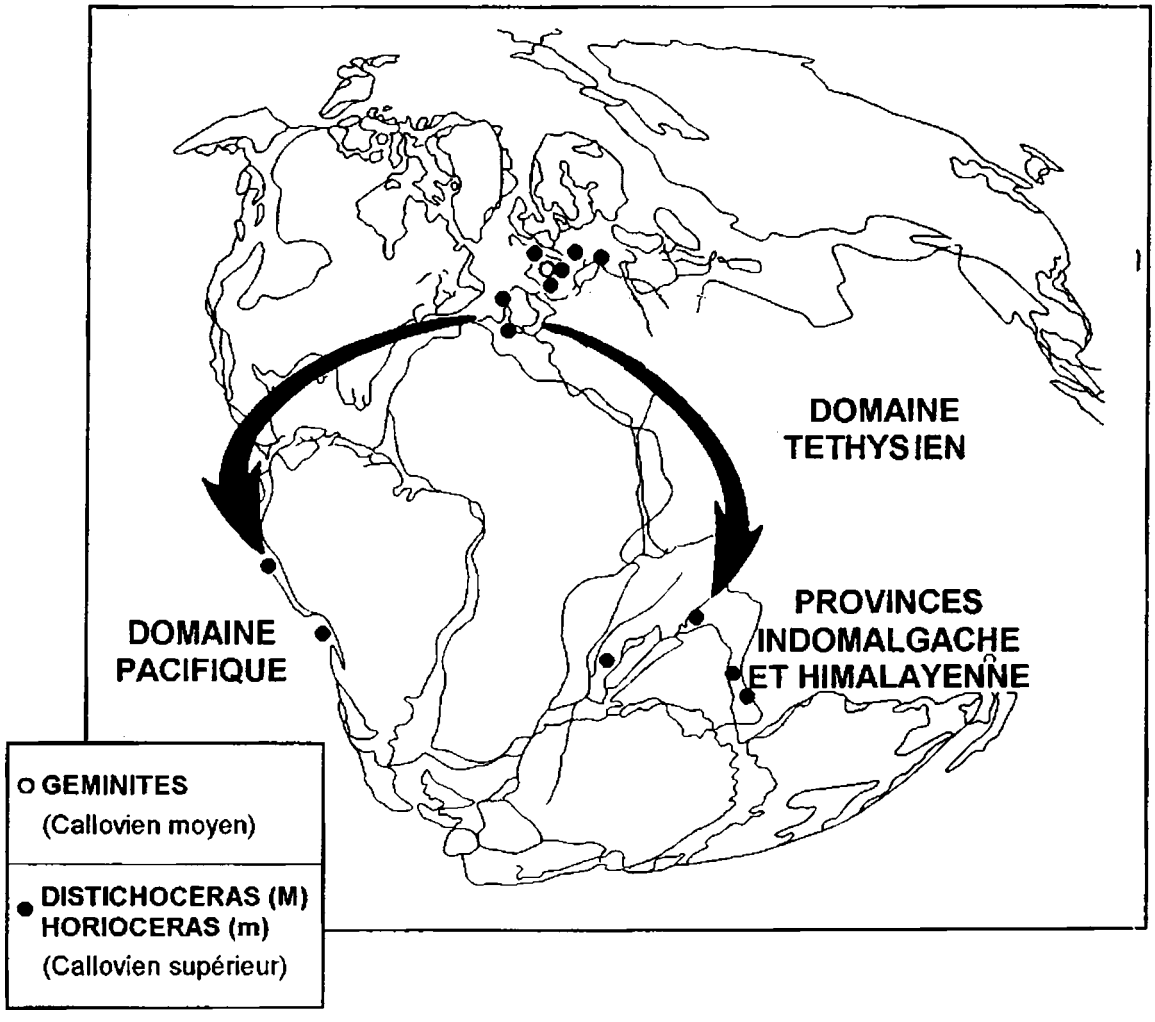
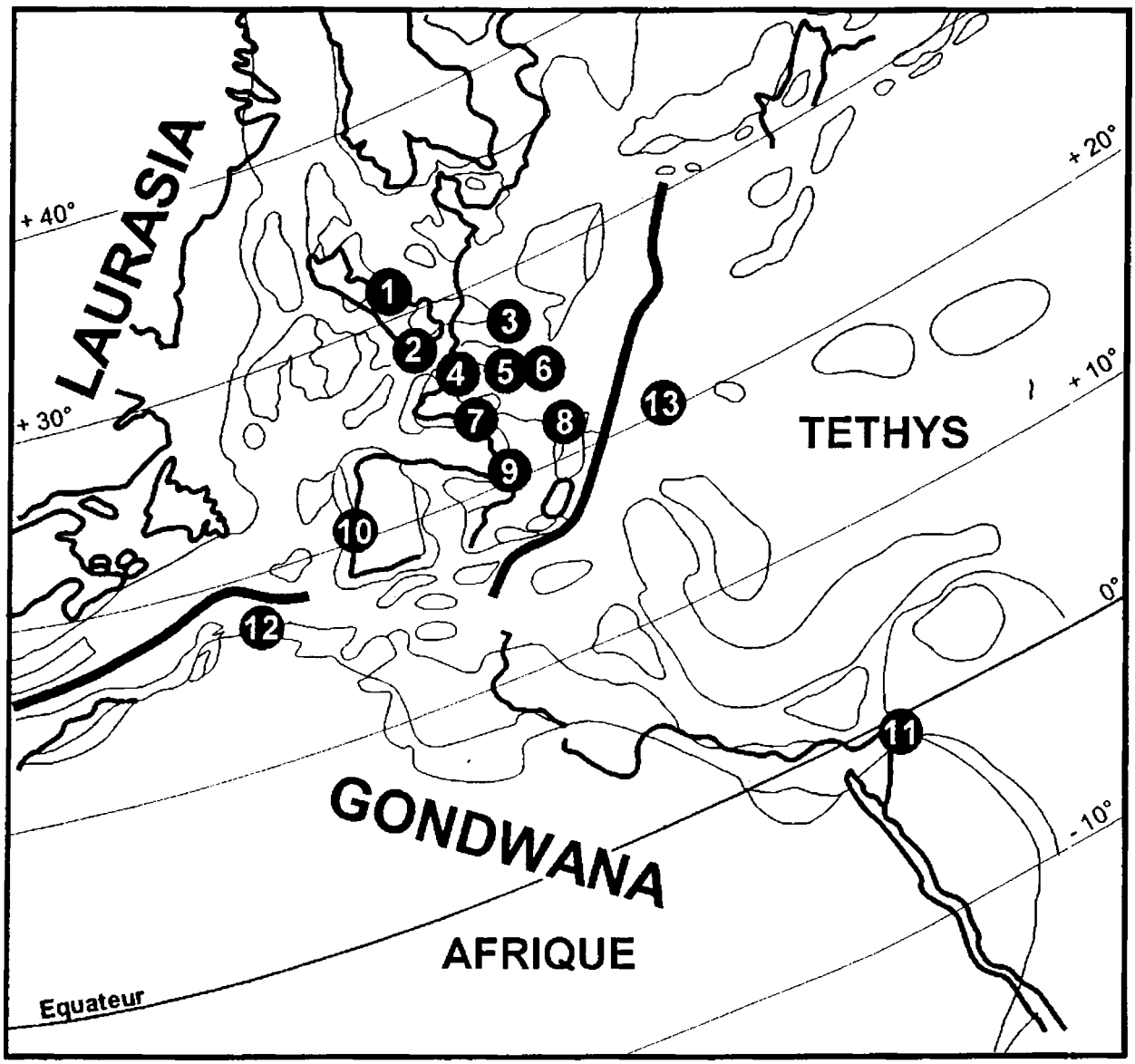


Fig. 109 Répartition paléobiogéographique mondiale des Distichoceratinae au Callovien moyen/supérieur

d'échanges marins épisodiques au moins dès le Callovien entre le domaine pacifique et la Téthys subméditerranéenne. Enfin au sommet de la zone à Lamberti une décimation brutale, probablement liée à une spécialisation trop poussée conduit à l'extinction complète des Distichoceratinae. Les Distichoceratinae confirment l'existence de grands courants migratoires qui ont eu lieu dans la Téthys pendant le Callovien (Enay, 1980, 1982). Ils font partie des groupes à effectifs réduits dont la présence constante a été maintes fois constatée depuis le Toarcien dans le domaine téthysien, (Enay, 1993; Cariou, 1989). La présence de représentants de Distichoceratinae dans le domaine pacifique alors que la sous-famille est essentiellement concentrée en Europe occidentale pose le problème des modalités de transgression faunique à grande échelle. Si les variations eustatiques jouent un grand rôle (Cecca, 1998), elles ne sont pas les seules en cause. On doit aussi envisager des contraintes biologiques spécifiques c'est à dire des potentialités adaptatives particulières (par exemple les sutures simplifiées , Oloriz & *al.* , 1997) qui joueraient aussi un rôle, encore mal connu, mais non négligeable. Les comparaisons avec le comportement des céphalopodes actuels (Boletzky, 1999) restent encore sujet de nombreuses hypothèses.



1 - YORKSHIRE
2 - OXFORDHIRE
3 - SOUABE-FRANCONIE
4 - NORMANDIE
5 - DIJONNAIS
6 - JURA-SUISSE
7 - CENTRE-OUEST FRANCE
8 - SUD-EST FRANCE
9 - PAYS BASQUE
10 - PORTUGAL
11 - ISRAEL
12 - ORANIE (ALGERIE-W)
13 - HONGRIE

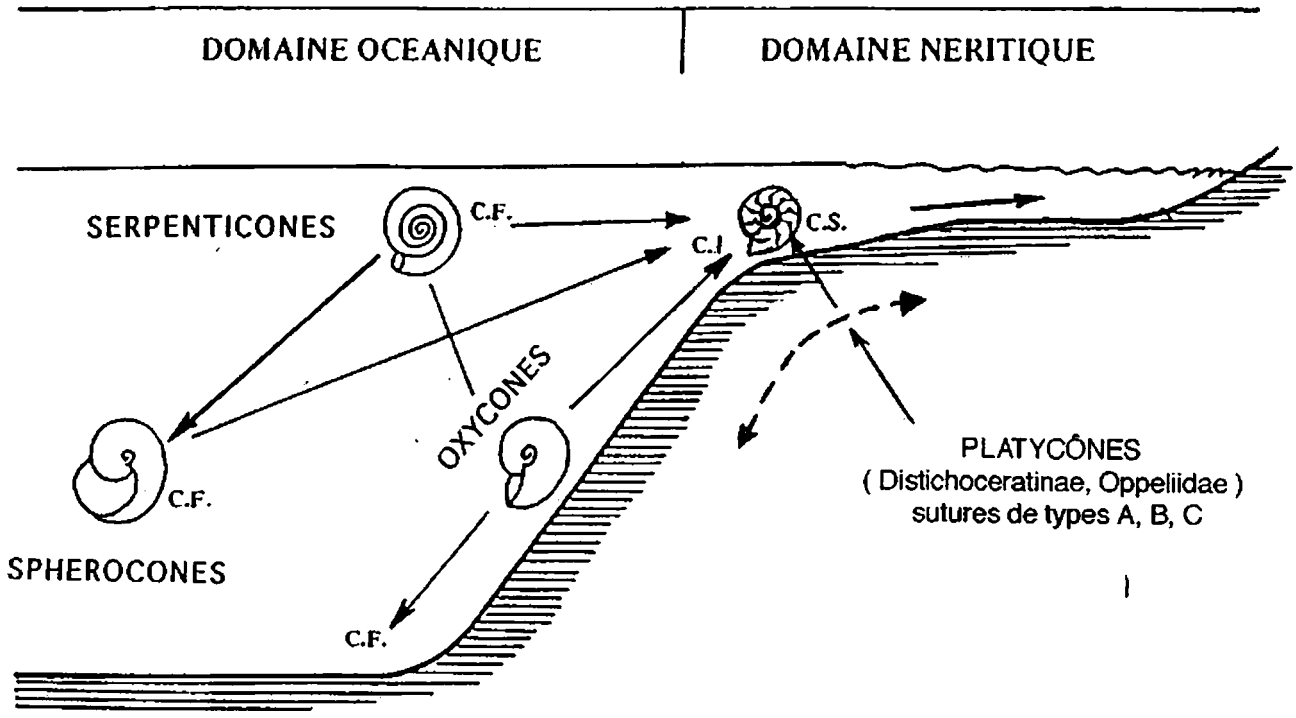
Fig. 110 Répartition paléobiogéographique des Distichoceratinae au Callovien moyen/supérieur en Europe

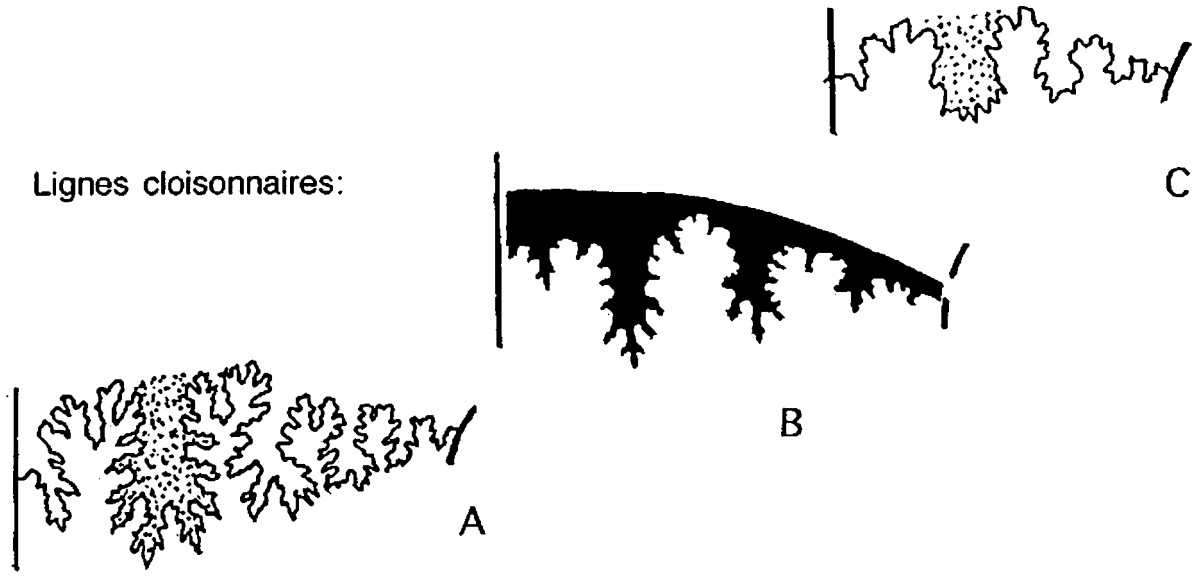
VII/5 APPROCHE MORPHOFONCTIONELLE

VII/5/1 Introduction

La morphologie des ammonites et les relations avec les habitats (profondeur de la tranche d'eau, latitude, etc...) ont été longuement discutés (Westermann, 1987; Landman & Geyssant, 1993). Les variations eustatiques ont été depuis longtemps l'objet d'interprétations parfois contradictoires, (Haq & *al.*, 1988 et Hardenbol & *al.*, 1999); leur impact sur les faunes ammonitiques a été souvent discuté, (Tintant & *al.* 1982; Marchand & Thierry,1986), (fig. 109). On a essayé de proposer (Marchand, 1993) une approche plus rigoureuse de l'étude de la morphologie des coquilles en redéfinissant les types morphologiques classiques par rapport aux adaptations (capacité de flottabilité et performance hydrodynamique). Dans ce type d'étude des ammonites on met aussi en évidence l'évolution de leur morphologie au cours du temps. Des analyses différentes concernant l'aspect purement morphologique des coquilles peuvent être aussi proposées; l'une d'elles consisterait à quantifier la morphologie (Reyment, 1973 ; Marchand & Thierry, 1986) pour la définition des types morphologiques. Une étude plus récente (Neige & *al.* , 1997) envisage de quantifier les paramètres morphologiques indépendamment de la taxonomie pour des études comparatives et aussi des faciès concernés (données physico-chimiques) . Enfin on devra aussi étudier de la capacité de nage des coquilles (pouvoir de pénétration dans l'eau) par modélisations (Reyment, 1973). Ce type d'analyse est encore très hypothétique compte tenu des données actuelles; il permet néanmoins de préciser la définition de certains assemblages (par exemple dans le cas où certaines formes de coquilles s'excluraient mutuellement).

Nous comparerons les Distichoceratinae dans les trois cas en vue de vérifier si ces données générales peuvent s'appliquer également à des populations à effectifs réduits.





C.F.= cloisonnement fort, très incisé (*Geminites*)
C.I. = cloisonnement intermédiaire (*D.* gr. *pasdejeuensis*)
C.S.= cloisonnement simplifié, faible (*D.* gr. *bicostatum*)

A= suture de *G. janus janus* (Callovien moyen, X2)
B= suture de *D. pasdejeuensis* (Callovien supérieur basal, X2)
C= suture de *D. bicostatum* (Callovien supérieur, X4)

Fig. 106 Répartition morpho-fonctionnelle des ammonites et lignes cloisonnaires, (adapté de Tintant & *al.* , 1982)

VII/5/2 Morphologie générale

Le tableau 37 regroupe les principales données sur les ammonites du Callovien (Marchand, 1982). Le schéma a été adapté pour les Distichoceratinae de façon à faire ressortir les morphologies platycônes et subplatycônes . On notera qu'à l'intérieur d'une famille (ou sous-famille) des évolutions potentielles de la forme générale de la coquille sont possibles. Ainsi chez les Macrocephalitinae il y une nette tendance à l'aplatissement du test par rapport à l'origine sphaerocône de cette famille. Les Cardioceratidae (Marchand, 1986) possèdent une coquille étonnamment variable avec des formes allant du pôle cadicône aux formes oxycônes et même platycônes. Certaines familles serpenticônes sont morphologiquement plus stables: Reineckeiinae, (Cariou, 1980) ou Aspidoceratindae, (Bonnot, 1995)

Les Distichoceratinae sont localisés dans le pôle platycône-subplatycône (tab. 37). Le genre *Geminites* est plus stable morphologiquement (subplatycône) que le genre *Distichoceras s.s.* qui peut varier du pôle platycône standard à des formes subplatycônes (*D. zeissi*) ou suboxycônes (section ogivale comprimée et tronquée chez *D. complanatoides*). Le tableau 38 indique les principaux caractères morphologiques chez les Distichoceratinae pour la taille, l'ornementation générale et les sutures. La sous-famille se singularise par des sutures à la fois incisées chez *Geminites* et, au contraire, simplifiées pour *Distichoceras s.s.* et *Horioceras* .

Dans la figure 110 on a ajouté le genre microconque *Horioceras* pour avoir un aperçu global de la sous-famille. *Geminites* et *Distichoceras* se distinguent respectivement par l'ornementation du phragmocône (forte chez le premier et faible chez le second); de même les sutures qui sont incisées chez *Geminites* et simplifiées chez *Distichoceras* . *Horioceras* se distingue par sa petite taille, l'absence d'ornementation et ses sutures qui sont les plus simplifiées de la sous-famille.

A la base du Callovien supérieur (zone à Athleta) tous les types morphologiques sont représentés; ces groupes possèdent en commun de nombreux caractères. Cette diversité morphologique maximale (déjà esquissée en bas nivau marin) est interprétée comme une réponse à une variation significative du niveau marin (transgression avec pour conséquence la colonisation de nouvelles aires qui s'ouvrent). Les variations eustatiques d'une certaine ampleur favoriseraient, selon les auteurs (Marchand, 1982), la diversification spécifique de sorte qu'on pourrait avoir une relation simple entre les niches écologiques et les morphologies, avec comme conséquence immédiate apparition ou disparition de taxons. Les morphologies ne constituent qu'un des facteurs de l'adaptation aux milieux; il existe d'autres facteurs plus complexes qui interviennent dans la réalité (par exemples les comportements) et qui ne peuvent être appréhendés par les seules études paléontologiques.

On constate qu'il y a une évolution continue de la morphologie des Distichoceratinae depuis la sous-zone à Trezeense jusqu'à la sous-zone à Lamberti. Le tableau 39 récapitule les principaux changements morphologiques. Malgré l'enroulement platycône qui caractérise généralement la sous-famille et qui n'est donc pas directement comparables aux formes serpenticônes décrits dans le travail de Neige, (1997) on note cependant que les sections épaisses subquadratiques à bord ombilical différencié (*D. zeissi* et *D. theobaldi*) ou subrectangulaires (*D.* gr. *pasdejeuensis*) sont prédominantes dans la sous-zone à Trezeense. Dans les sous-zones suivantes seule la morphologie platycône comprimée à suboxycône sera exprimée (respectivement lignée *bicostatum* et lignée

Morphologie	Serpenticône Subserpenticône	Sphérocône	Subplatycône	Platycône	Oxycône Suboxycône
			<----- - -**Distichoceratinae**----->		
			Geminites	*Distichoceras*	
Taille générale	souvent grande	moyenne à petite	souvent petite		souvent petite
Loge longueur	longue (> 1t)	moyenne 1/2 à 3/8t	courte (1/2t)		courte (1/2t)
Ornementation loge	forte souvent	non ou atténuée	moyenne puis absence	faible ou absence	faible ou absence
Ligne de suture	découpée lobe suspensif, (+/-)	découpée lobe (+/-) suspensif,	découpée lobe suspensif	simplifiée	simplifiée
Familles/ sous-familles et genres	Perisphinctidael Reineckeiinae	Macrocephali-tinae,Phyllo ceratidae, Car dioceratinae	Oppeliidae IHecticocera-tinae	Oppeliidae Kosmoceratinae Cardioceratinae	Oppeliidae Cardioce-ratinae

Tab. 37: Relations taille, morphologie et ligne de suture chez diverses ammonites (familles, sous-famillles) du Callovien, (adapté de Marchand, 1992)

	GEMINITES	DISTICHOCERAS	HORIOCERAS
Taille	Grande à moyenne	grande à moyenne	petite à moyenne
Loge	courte (1/2 t)	courte (1/2t)	courte (1/2t)
Ornementation phragmocône	forte	faible	faible
Ornementation loge habitation	forte puis atténuée	forte puis atténuée	faible
Suture	incisée type *Chanasia*	simplifiée	très simplifiée

Taille: grande > 50mm de diamètre; moyenne: 20-50mm de diamètre; petite: < 20mm de diamètre

Tab. 38 : Relations taille, morphologie et ligne de suture chez les Distichoceratinae

complanatoides). En faisant abstraction des espèces la section des Distichoceratinae se comprime au cours du temps, (fig. 76 et 111a). Les Hecticoceratinae et les Distichoceratinae qui se ressemblent sur le plan morphologique sont par ailleurs numériquementen augmentation vers le sommet de la zone à Athleta. Cette tendance est à paralléliser avec la courbe de l'espace disponible (Collin& al. , 1999) pour le même espace-temps, (fig. 108a). Par contre les formes serpenticônes à subserpenticônes (Pseudopérisphinctinae) ne suivent pas cette évolution et demeurent relativement stables en nombre. Des études récentes (Westermann, 1996, p. 607) ont insisté sur l'importance de la morphologie fonctionnelle et ont proposé des schémas qui souffrent cependant d'exceptions; ainsi la serpenticône est l'objet de contreverses, ces formes planctoniques et passives n'ont pas toujours une vaste répartition paléobiogéographique (Cecca, 1999)

La morphologie platycône et subplatycône des Distichoceratinae semble un peu moins sensible aux variations eustatiques que d'autres présentes chez les grandes familles d'ammonites (serpenticône et oxycône) dans la zone à Athleta, sans doute en raison de leur mode de vie necto-benthique et de leurs potientialités biologiques.

Distichoceratinae	Enroulement	Section (loge)	Sous-zone	Zone
gr. *bicostatum*	platycône	biconvexe aplatie	Lamberti	LAMBERTI
	platycône	biconvexe aplatie	Poculum	
gr. complanatoides	Platycône suboxycône	biconvexe aplatie ogivale tronquée	Collotiformis	ATHLETA
gr. pasdejeuensis	subplatycône	subrectangulaire subquadratique	Trezeense	

Tab.39 : Evolution de l'enroulement et de la section des Distichoceratinae

VII/5/3 SIGNAL MORPHOLOGIQUE ET VARIATIONS EUSTATIQUES

VII/5/3/1 Généralités

Au Callovien supérieur la dissémination et la diversification des Distichoceratinae (*Distichoceras* et *Horioceras*) notamment à partir de la sous-zone à Collotiformis, est étroitement liée à des transgressions . Le pic de diversification et d'abondance de la sous-famille coïncide par ailleurs avec un maximum de création d'espace disponible en Europe dans la sous-zone à Trezeense, (fig. 108), (Marchand & Thierry, 1997; Hardenbold & *al.* , sous presse) et probablement à une plus vaste échelle géographique. Cela a été également vérifié pour les faunes calloviennes des Pyrénées atlantiques (Canérot & *al.*, 1990), ou bien du Dijonnais (Marchand & Thierry, 1986). Des études générales sur la stratigraphie séquentielle (Vail, 1987, 1991; Van Wagoner, 1989, Galloway, 1989; Posamentier, 1992 et de Graciansky, 1998) ont analysé la nature, la disposition et la dynamique des cortèges transgressifs et régressifs. Ces auteurs ont conduit à l'établissement d'une charte séquentielle du Jurassique et d'une courbe synthétique des variations eustatiques (Haq & *al.* , 1987, 1988) dans les bassins européens.

3/1/1 Phénomènes évolutifs, évènements, mouvements fauniques et eustatisme:

L'impact des variations cycliques eustatiques sur l'évolution des ammonites a été traité par de nombreux auteurs. Brett (1998) a essayé d'analyser et de synthétiser les relations entre les deux phénomènes et de présenter une approche approfondie. Plusieurs analyses sont proposées dont certaines peuvent s'appliquer aux Distichoceratinae, comme la répartition semi-cosmopolite de l'espèce *bicostatum* et l'extinction soudaine de la sous-famille. Une comparaison plus précise sera faite avec le schéma des variations eustatiques pour l'Europe occidentale (Marchand & Thierry, 1997).

Un première remarque doit être faite concernant l'évolution des ensembles biotiques en cas de variations eustatiques; l'apparition de faunes nouvelles est interprétée comme une réponse biologique aux modifications des environnements causées par les phases régressives et transgressives (Gabilly & *al.* , 1985). Une communauté nouvelle remplace brusquement la communauté précédente (cas des Lamellibranches par exemple, Brett, 1998) ou succède à une autre dans un continuum évolutif (cas de certains ammonoidés). On peut aussi envisager un déplacement (cas fréquents des faunes necto-benthiques à évolution lente). Les changements évolutifs peuvent être dans certains groupes, selon Brett, réversibles (" symétriques") ou non ("asymétriques") . Chez les ammonoidés l'évolution est irréversible sauf cas particuliers par exemple la taille; on note en plus de nombreuses itérations chez certaines sous-familles (Cariou, 1980; Bonnot, 1995). Au Callovien supérieur on pourrait citer la tricarénation des Distichoceratinae. En général les changements évolutifs sont:

- soit écophénotypiques: la morphologie des formes nouvelles est liée à une modification de l'environnement sédimentaire avec mise en évidence possible de gradients ou de tendances. Ainsi chez les ammonites il y aurait une prépondérance de formes lisses, évolutes dans les faciès argileux de base de cycle opposée aux formes ornées, évolutes des faciès bioclastiques ou oolithique de fin de cycle. Toutefois ce schéma souffre de nombreuses exceptions. Les raisons précises de ces changements morphologiques ne sont pas encore très bien connues; selon Brett, il y a une relation entre la morphologie des coquilles et l'environnement sédimentaire. Notons que l'évolution des ornementations très vigoureuses (tuberculation chez *D. zeissi*) peut être comprise comme une adaptation à un mode de vie necto-benthique en milieu moins profond (par exemple la prédation)en phase de comblement (HST).

- correspondent à des acmés: une espèce (ou un taxon d'ordre supérieur) rare devient soudainement commune ou du moins assez répandue pendant un court intervalle-temps qui précède assez souvent son extinction. Il est possible d'avoir deux pics successifs dans les spectres fauniques, (cas des

familles majoritaires ou secondaires, fig. 107). La signification de ce type d'évènement biologique n'est pas très connue et de nombreuses hypothèses sont possibles. Ce phénomène est fréquent en cortège transgressif dans des séquences de 3° ou 4° ordre , (par exemple les fluctuations rapides en pourcentage des *Collotia* dans la coupe de Montreuil-Bellay, fig. 104). Il est à noter qu'une absence momentanée de représentants d'une espèce très commune pourrait dépendre du même facteur.

- sont liés à des modifications des peuplements par trangression faunique de communautés: cette notion est intéressante et a souvent été évoquée (Tintant, 1963; Enay, 1980, 1982; Cariou, 1980 ; Marchand, 1986 et Bonnot, 1995) à l'occasion de révisions paléontologiques de grandes familles (sous-familles) d'ammonites du Jurassique, (Kosmoceratinae, Perisphinctidae, Reineckeiinae). Le cas des groupes à effectifs réduits comme les Distichoceratinae a été par contre très peu évoqué. Dans ce cas l'apparition d'espèces exotiques, au sens de communautés, se fait par vagues successives (rôle des courants sous-marins, du climat, de l'abondance des nutriments, etc...) avec comme facteur déclenchant une variation significative du niveau marin, (par exemple celle de la base de la zone à Athleta). La migration est limitée dans le temps et suivie de colonisation; ainsi les Distichoceratinae dont le mode vie est probablement voisin de celui des Hecticoceratinae (particulièrement fréquents dans toute la Téthys méditerranéenne) recouvrent pratiquement les mêmes aires paléobiogéographiques. Si l'amplitude de la variarion eustatique est importante une aire isolée ou restreinte peut être momentanément connectée avec d'autres aires géographiques surtout au niveau de la surface d'inondation maximum d'une phase d'un cycle de 2°ordre qui , suppose-t-on, facilite le transit des ammonites (Bayer, 1985; Hantzpergue & Cariou, 1993). Ce phénomène peut se répéter; à long terme la somme de ces pics de transgression peut se traduire par un important changement climatique, (albedo). En conséquence les environnements marins de plateforme externe de profondeur faible à moyenne vont s'étendre géographiquement et ces nouvelles niches seront colonisées par des faunes bien adaptées à ces milieux. Les conditions favorables peuvent se répéter et induire des évolutions comparables (itérations).

Evolution itérative et cycles sédimentaires:

En haut niveau marin (phase thalassocratique de Gabilly & *al.*, (1985) et de Cariou & Hantzpergue, 1988) le rôle de la profondeur est prépondérant. Il a été montré que, dans les environnements de plateformes stables à façiès homogène et de moyenne profondeur, l'évolution est surtout anagénétique; cette dernière serait plutôt quantique en bas niveau marin de faible profondeur . Il y a donc une relation entre les changements évolutifs à long terme et les séquences (cycles) sédimentaires. Des tendances peuvent se dégager:

+ les ammonites sont généralement petites, très diversifiées morphologiquement à la base des cortèges transgressifs correspondant à des environnements sédimentaires variés. De plus le bas niveau marin favoriserait les processus paedomorphiques. Dans ces environnements contraignants le taux d'évolution est élévé.

+ les ammonites sont plutôt grandes, peu diversifiées morphologiquement surtout en cortèges de haut niveau marin de fin de cycle. Les formes péramorphiques dominent et le taux d'évolution est faible. Gould (1979) pense que les stratégies correspondraient au type "r" (en milieu instable) et au type "K" (en milieu stable et assez profond. Des exemples montrent qu'en cas de migration massive par des espèces compétitives (préadaptées) le taux d'immigration peut surpasser le taux d'évolution (l'espèce *D. bicostatum* évolue très lentement après sa phase de différenciation).

3/1/2 Cycles sédimentaires et extinctions fauniques.

Les études sur ce sujet sont très nombreuses; un aspect intéressant est la corrélation apparente d'une variation significative du niveau marin avec des extinctions fauniques affectant un ou plusieurs

groupes d'ammonites, (Branger & Gonnin, 1993) et des cladogénèses (cas des Reineckeiinae, in Gabilly & *al.*., 1985). Le cas des Distichoceratinae sera analysé en détail puisque la sous-famille disparait soudainement dans l'horizon à Lamberti. Pour certains auteurs, (Brett, 1998) une chute du niveau marin à l'échelle d'un cycle de 2° ordre peut conduire à une extinction importante dans des groupes numériquement bien représentés, (*a fortiori* pour un groupe à effectif réduit, même si cela n'est pas la seule cause de l'extinction). L'extinction serait de moins grande ampleur dans le cas de cycles de 3° ordre. Les causes seraient entre autres:

+ la réduction du nombre et des surfaces des plateformes et donc des biotopes (voire leurs télescopage) avec comme conséquence une compétition intraspécifique exacerbée par réduction du nombre de niches écologiques, d'où spéciation accrue, (Hoedemaecker, 1992).

+ la non-adaptation des migrants aux nouvelles conditions. Leur habitat devient très contraignant et trop spécifique; il correspond aux "perched faunas" de Johnson (1974). Ces formes très spécialisées deviennent de ce fait vulnérables. Ce type d'évolution se produit souvent lors d'une variation eustatique négative et significative à l'intérieur d'un cycle en phase de comblement de haut niveau marin, par exemple dans le cycle Ca.5 , (Marchand & Thierry, 1997). Ainsi on pourrait expliquer l'extinction apparemment soudaine des Distichoceratinae (*D. bicostatum*) dans la phase finale de leur expansion. Après leur migration à partir de leur aire de différenciation (Fig.109), (*i.e* Téthys subméditerranéenne), ils colonisent des aires très éloignées (provinces andine et himalayenne) et deviennent trop spécialisés (sutures simplifiées, ornementation réduite , etc...). Corrélativement leur extinction survient très rapidement. Il semble bien que la disparition de la dernière espèce des Distichoceratinae (*D. bicostatum*) s'effectue au Callovien terminal (horizon à Lamberti). Les extinctions sont généralement un phénomène rapide. Brett (ibid. p.257) donne comme exemple d'extinction rapide, la faune locale d'une série dévonienne des Appalaches (U.S.A); 70% d'espèces de cette dernière disparaissent à la suite d' une régression eustatique significative.

+ La spécificité de certains biotopes: il y aurait une relation entre certains environnements sédimentaires favorables en période de surface d'inondation maximale, par exemple les faciès condensés à oolithes ferrugineuses où, en dehors des processus sédimentaires de leur formation, l'abondance numérique des populations ammonitiques sont grandes et la biodiversité. La brutale disparition des environnement précédents (ou bien leur remplacement) pour cause eustatique serait non négligeable.

3/1/3 <u>Cycles eustatiques de 3°ordre du Callovien: changements morphologiques:</u>

Dans une synthèse sur les rapports entre les morphologies des ammonites et les cycles régressifs/transgressifs, Marchand & Thierry (1997) ont proposé des règles concernant les changements morphologiques qui surviennent chez les ammonites à la suite des variations eustatiques. Ces auteurs ont tenté de montrer un parallélisme entre ces changements et le découpage séquentiel en l'Europe occidentale (cycle de 3° ordre). Nous testerons leurs résultats sur un groupe à effectif réduit, les Distichoceratinae, par rapport aux grandes familles (sous-familles) d'ammonites qui ont servi de référence pour ce type d'étude, (fig. 108). Selon ces derniers auteurs:

+ les changements fauniques sont significatifs si la transgression présente une certaine amplitude (ennoyage généralisé des plateformes); les changements sont de tous ordres (disparition de taxons, changements morphologiques, modification des spectres fauniques, migration, endémisme, etc...);

+ par suite de l'élévation du milieu marin, il y a accéleration des trangressions fauniques au niveau de la zone de recouvrement de deux bioprovinces et homogénéisation du milieu par approfondissement ("rôle filtrant plus modeste des barrières": barrières moins effectives).

+ augmentation de la fréquence de la spéciation après une forte régression;

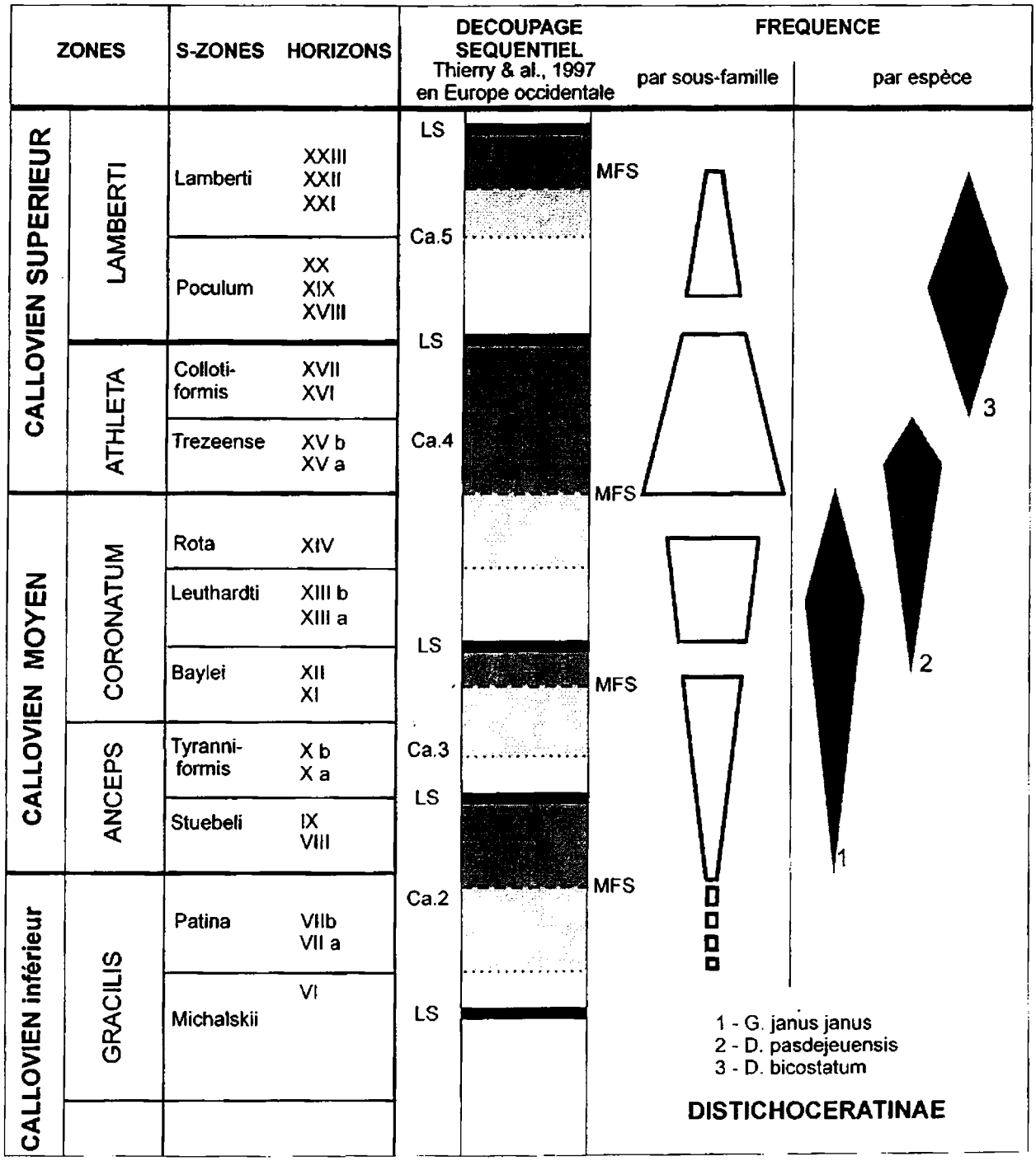


Fig. 107 Les Distichoceratinae dans leur contexte séquentiel

+ évolution convergente ou itérative si les conditions du milieu sont récurrentes, (convergence morphologique).

Pour ces derniers auteurs les changements morphologiques majeurs se produisent chez les ammonites quand la profondeur varie à la fois dans les domaines distal et proximal (variation eustatique sur l'ensemble de la plateforme). Il s'agit d'une contrainte externe interprété classiquement comme un "effet de seuil", (par diminution de la profondeur). A long terme on peut réduire cette notion à une influence prépondérante de ce dernier facteur qui favoriserait le développement de la diversification évolutive ou bien, au contraire, la disparition de certains taxons. Les facteurs internes (biologiques) contrôlent ce type de réponse, variable au demeurant, selon les espèces. Les analyses actuelles privilégient les liaisons potentielles entre la morphologie des coquilles et les variations eustatiques (Tintant & *al.* 1982; Neige & *al.*, 1997 et Westermann, 1987) au cours du temps.

Ce type d'approche morphofonctionnelle doit aussi être effectué en début de séquence lors de la chute brutale du niveau marin, époque où les adaptations morphologiques des espèces sont les mieux enregistrées. La répartition des différentes morphologies des coquilles varie au cours du temps, ce qui souligne leurs liens étroits avec les variations eustatiques; une analyse globale des morphologies d'ammonites de la sous-zone à Trezeense (N= 8226 spécimens) de Montreuil-Bellay a donné des résultats très significatifs, (Tab.40).

NIVEAU STRATIGRAPHIQUE	SERPENTICÔNE	PLATYCÔNE	OXYCÔNE	SEQUENCE
Sous-zone à Collotiformis	70-75%	20-25%	5%	Haut niveau marin (fin)
Sous-zone à Trezeense	55-60%	30%	10-15%	Haut niveau marin (début)
MODE DE VIE ---->	épipélagique	necto-benthique	benthique	

Tab. 40 : répartition des morphologies dans le Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

Le type serpenticône est toujours dominant (plus de 50% des individus) et traduit un domaine marin très ouvert avec un mode vie épipélagique car vivant dans la tranche d'eau de surface. On remarque que le milieu marin ouvert présente une phase de comblement au cours du temps entre les sous-zones à Trezeense et à Collotiformis. Cependant, dans cette séquence transgressive de haut niveau marin, la colonisation du secteur d'étude par les platycônes est bien réelle (25-30% de la faune) ce qui signifierait aussi qu'on à affaire à une plateforme externe à bathymétrie relativement modérée. L'association de formes serpenticônes et platycônes indique qu'on est dans une zone de recouvrement des aires de répartition faunique selon le schéma de Tintant, (1982). Ces modifications dans les peuplements apparaissent dans la phase de comblement (c'est à dire de régression relative) et sont probablement liées à la diminution de la profondeur. En se référant aux schémas des auteurs précédents sur la répartition des différentes morphologies des coquilles, le secteur étudié correspondrait à un bas de rampe à profondeur modérée où les coexistences des faunes sont favorisées et où la compétition entre les divers groupes d'ammonites est très ouverte. Toutefois si la profondeur de vie des ammonites est certainemernent différente selon les divers groupes, elles se retrouvent associées dans le milieu après leur mort.

VII/5/3/2 Les Distichoceratinae dans leur contexte séquentiel:

Sur le plan séquentiel l'évolution des Distichoceratinae se déroule sur plusieurs cycles de 3°ordre qui s'inscrivent dans une phase transgressive de 2°ordre du (cycles Ca2 à Ca 5), (Jacquin & *al.* , 1996). Cette dernière qui débute au Bathonien supérieur est largement amorcée au Callovien moyen (cycles Ca.2-3) et s'accélère au Callovien supérieur (cycles Ca.4-5). La figure 107 récapitule le découpage séquentiel du Callovien en Europe occidentale (Hardenbol & al. , sous presse; Marchand & Thierry, 1997) et la dynamique évolutive des Distichoceratinae macroconques. Ce découpage s'applique globalement aux séries du Centre-Ouest de la France et de l'Anjou, si on tient compte de la succession des discontinuités et des cortèges sédimentaires. Dans ce schéma on a figuré les principales fréquences numériques pour la sous-famille et le genre *Distichoceras* , que nous détaillerons par la suite. En ce qui concerne les cycles de 3°ordre on peut noter que le cycle Ca. 4 est le seul cycle qui couvre 4 sous-zones d'ammonites. Son haut niveau marin (CT et HST) dure une zone entière (zone à Athleta) plus une sous-zone (sous-zone à Rota). Cette période correspond à un maximum de transgression selon Hallam (1978). L'impact de cette transgression sur les ammonites en général a fait l'objet de très nombreuses études. Ses conséquences sur les Distichoceratinae seront étudiées en détail. On observe une succession de phases de réorganisation (par exemple l'apparition du premier *Distichoceras* s.s.) et de diverses cladogénèses (individualisation des espèces *pasdejeuensis* , *bicostatum* et *complanatoides*) avec à l'intérieur des diverses lignées spécifiques des évolutions plus ou moins graduelles, (Fig. 99). L'évolution des Distichoceratinae reflète donc bien les variations eustatiques à grande échelle observées dans le Callovien avec les grands groupes d'ammonites, (Cariou, 1980, Bonnot, 1995).

Le problème des formes microconques de la sous-famille des Distichoceratinae n'est pas encore résolu. Le genre *Horioceras* se modifie, semble-t-il, très faiblement au cours du temps, (cette morphologie va perdurer sur 11 horizons d'ammonites). Ce phénomène peut être assimilé à une période de quasi-stase comme chez *Oecoptychius* (Phlycticeratinae), (Schweigert, 1998). Comme souvent dans d'autres groupes les microconques sont faiblement diversifiés morphologiquement (Pseudoperisphintinae, Reineckeiinae, Kosmoceratinae, etc...). L'horizon à Semseyi (horizon XII , cortège trangressif) se signale en Poitou par sa richesse en formes microconques (avec plus de 66% de microconques dans la faune totale des Distichoceratinae) c'est à dire un ratio inverse par rapport aux populations de Normandie par exemple, (Douvillé, 1914). On a constaté sur les plateformes néritiques des faunes dites "normales" , associant formes macroconques et microconques (avec moins de 30% de microconques), au niveau des ruptures de pente en direction du bassin. La signification de ces phénomènes n'est pas encore très précise, (collecte plus ou moins subjective, conditions de fossilisation ou autres).

Une étude des taxons génériques *Chanasia* (Hecticoceratinae), *Geminites* et *Distichoceras* (Distichoceratinae) a été effectuée en vue de vérifier le moment de l'apparition, de l'acmé et de l'extinction de ces groupes respectifs, (fig. 107) par rapport au schéma séquentiel global du Callovien. Les données fournies par *Distichoceras* s.s. sont les plus fiables.

APPARITION:

On peut penser que l'individualisation des lignées ne coincide pas exactement avec le premier taxon connu. Les apparitions se produisent généralement en bas niveau marin, en limite de séquence ou à la suite d'un intervalle transgressif. Les données ne sont pas trop précises pour les *Chanasia* .

+*Chanasia* : apparition du genre dans l'intervalle transgressif du cycle Ca.1, d'après les données actuelles (Elmi, 1967), dans l'horizon à Pictava en Poitou.

+*Geminites* : apparition du sous-genre souche des Distichoceratinae à la limite du Callovien inférieur et moyen *i.e.* les horizons VII-VIII avec l'espèce *G. janus primus* . On peut retenir la sous-zone à

Patina pour l'âge de la divergence: intervalle transgressif du cycle Ca.2 .

+ *Distichoceras* : dans l'état actuel des connaissances l'apparition du sous-genre *s.s.* s'effectue dans l'horizon XII avec *D. quereilhaci* nov.sp. . Cette forme déjà spécialisée apparait à la fin de l' intervalle transgressif du cycle Ca.3 , c'est à dire sa surface d'inondation maximum.

En conclusion l'émergence stratigraphique de ces taxons de niveaux génériques s'observe dans les trois cas au sein d'un cortège transgressif.

ACME:

Les données sont plus fiables; ils se situent dans divers cortèges selon les trois genres précités. En général selon Brett, (1998) pour un taxon donné largement représenté, l'acmé correspond aussi à une biodiversité maximale des peuplements qui précède sa disparition. Il subsiste une incertitude sur la position de l'acmé dans les populations à effectif réduit vu leur faible représentation numérique (c'est le cas notamment de *Geminites janus*). C'est la raison pour laquelle ils ne sont pas directement corrélables aux variations eustatiques le plus souvent par insuffisance de données. On peut alors utilement comparer les Distichoceratinae aux Hecticoceratinae, beaucoup plus nombreux et qui sont phylétiquement et morphologiquement très voisins.

+ *Chanasia* : acmé possible dans l'horizon VI, cortège transgressif au niveau de la surface d'inondation maximale: elles sont aussi connues en Normandie (renseignement inédit, GFEJ, excursion de Normandie, 1975) au début d'un cortège transgressif.

+ *Geminites* : les données actuelles sont encore trop fragmentaires puisqu'elles donneraient un acmé dans l'horizon XIII à Waageni en cortège de bas niveau marin.

+ *Distichoceras* : explosion de formes dans l'horizon XV à Trezeense (phénomène de "blooming"): diversification maximale en cortège de haut niveau marin. Cette diversification pourrait être une réponse immédiate aux variations eustatiques (spéciation en bas niveau marin et colonisation en haut niveau). La transgression provoque une extension des plateformes externes et le milieu marin devient plus ouvert (présence de Globigerinidae pélagiques dans les biomicrites à oolithes ferrugineuses de la sous-zone à Trezeense mais surtout dans les micrites de la sous-zone suivante à Collotiformis). L'environnement n'est pas forcément profond car nous sommes en domaine épicratonique. En fin de phase de comblement du haut niveau marin on constate une diminution de la biodiversité liée, semble-t-il, à la différenciation des biotopes.

La diversification des Distichoceratinae varie par exemple beaucoup dans la zone à Athleta; elle est très grande au niveau de la surface d'inondation maximale de la séquence Ca. 4, (" Polytaxic maximum" in Hoedemaeker, 1992). Les populations sont représentées par quatre lignées dans la sous-zone à Trezeense et par deux lignées dans la sous-zone suivante à Collotiformis. Lors du passage des cycles Ca. 4- Ca. 5, en phase de comblement de haut niveau marin du cycle Ca.4, l'aire géographique des biotopes se fragmente; les milieux sédimentaires deviennent plus hétérogènes car la profondeur diminue relativement. Les effectifs des populations encore nombreuses se réduisent; *Distichoceras bicostatum* acquiert des cloisons de type "simplifié" au niveau de son acmé qui coincide avec des environnements désormais moins profonds. L'acquisition de sutures simplifiées pourrait correspondre à un type de milieu de vie associé à une phase de comblement de haut niveau marin, ce qui serait en conformité avec les interprétations de Westermann, (1990). D'après les données actuelles les espèces *pasdejeuensis* , *complanatoides* , *theobaldi* et *zeissi* ne sont pas connues hors de l' Europe occidentale dans la zone à Athleta; leurs acmés ont donc été estimés d'après les données connues de cette seule aire géographique, (Fig. 107) . D'une manière générale les acmés des espèces sont liés étroitement aux variations eustatiques et plus précisément aux transgressions sur les plateformes (Fig.108a), (Haq & *al.* , 1987; Collin & *al.* , 1999).

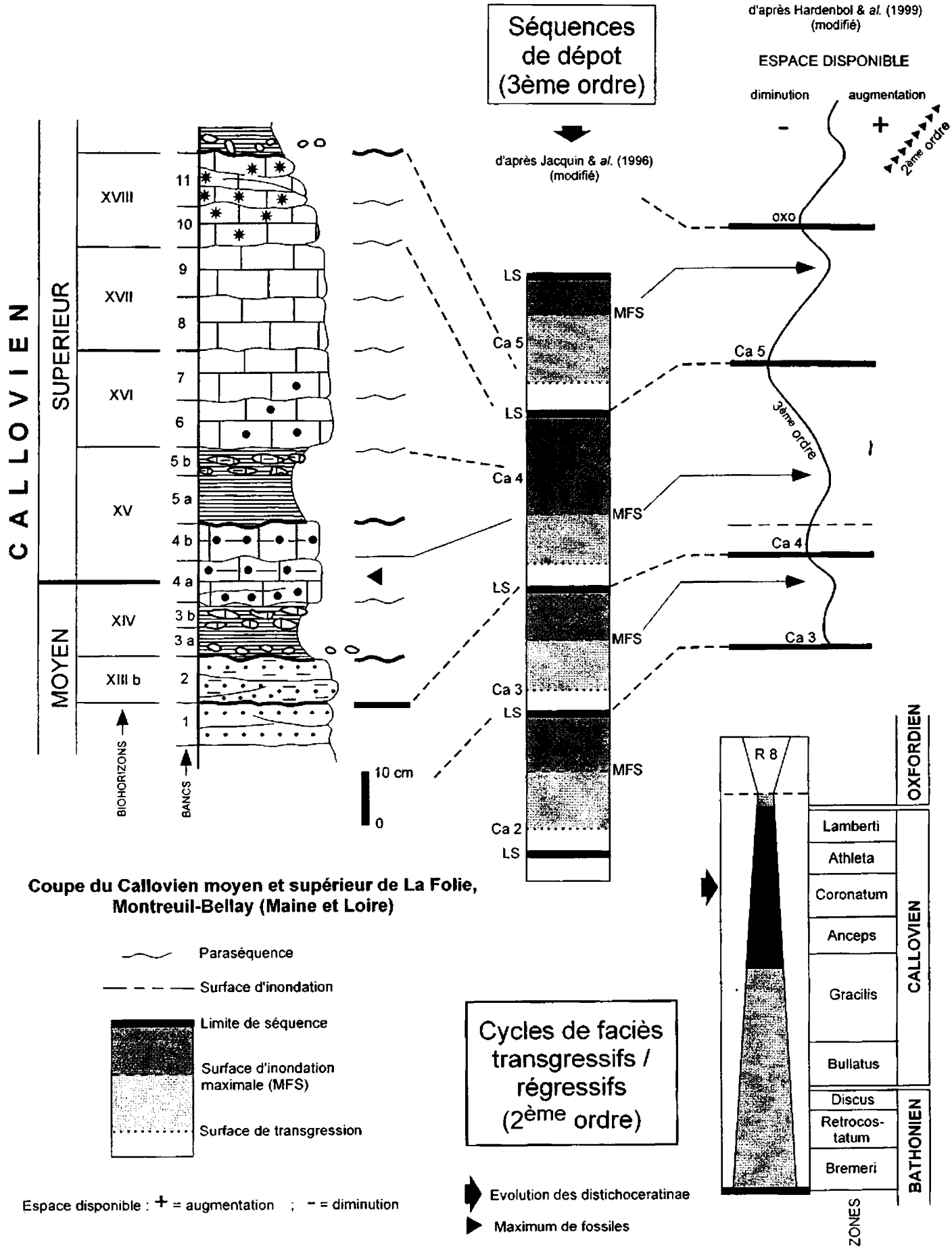


Fig. 108 **Le contexte séquentiel de la coupe de Montreuil-Bellay**

EXTINCTION :

Les extinctions génériques seraient plus liées à l'influence des surfaces d'inondation maximale des cycles qui semblent bien avoir un rôle direct sur la biodiversité (Hoedemaeker, 1992). Les extinctions se produisent entre la surface d'inondation maximale et la limite de séquence subordonnée, ainsi que de nombreuses études l'ont démontré (Brett, 1998; Hantzpergue & Cariou, 1993).

+ *Chanasia* : extinction dans l'horizon XI, haut niveau marin du cycle Ca.3.

+ *Geminites* : extinction dans l'horizon XV, cortège de haut niveau marin du cycle Ca.4 .

+ *Distichoceras* : extinction, d'après les données actuelles dans l'horizon à Lamberti de la sous-zone du même nom, cortège de haut niveau marin du cycle Ca.5 .

En cortège de haut niveau marin on peut supposer que le milieu devient plus contraignant et qu'il peut conduire à une extinction rapide de populations devenues vulnérables qui ne peuvent plus s'adapter à des conditions nouvelles d'environnement. Ce schéma semble se vérifier aussi pour diverses espèces de Distichoceratinae puisque l'espèce *bicostatum* et son morphotype *nodulosum* qui coexistent seuls dans ce cortège, y disparaissent brutalement. Il y a coincidence à l'échelle du 2° ordre entre l'extinction des Distichoceratinae et les cycles eustatiques, (Fig. 108a), (Jacquin & *al.* , 1996) à la fin de la phase transgressive T8 du cycle transgressif/régressif.

Pour conclure à propos des relations existant entre l'évolution des ammonites et les variations eustatiques on notera l'importance de la durée de vie relative des trois genres étudiés ou évoqués; 7-8 horizons pour les *Chanasia* , 8 horizons pour les *Geminites* et 11 horizons pour *Distichoceras s.s.* . Des modalités d'évolution corrélables aux cycles eustatiques s'observent dans plusieurs autres sous-familles d'ammonites (Reineckeiinae, Pseudoperisphinctinae, Kosmoceratinae). Il existe des relations manifestes entre les cycles eustatiques et la dynamique évolutive des populations ammonitiques. Malgré la faible représentation numérique des Distichoceratinae on peutmettre en relation la dynamique évolutive de la sous-famille avec des variations eustatiques significatives à l'échelle du 3°ordre. L'originalité des Distichoceratinae est d'avoir persisté jusqu'au Callovien terminal , malgré leurs petits effectifs, durant les divers cycles eustatiques et les modifications fréquentes du milieu qu'ils ont engendré.

VII/5/3/3 SIGNAL MORPHOLOGIQUE (FACTEURS DECLENCHANTS)

Une étude récente (Neige & *al.*, 1997) a essayé de quantifier la diversité morphologique des ammonites du Callovien supérieur dijonnais (zones à Athleta et à Lamberti). Un choix drastique concernant les genres d'ammonites et les mesures quantifiables a été effectué de façon à minimiser les contraintes taxonomiques en vue d'une modélisation des relations entre la morphologie des coquilles et les variations eustatiques. Le but est la caractérisation d'espaces morphologiques correspondant aux quatre types morphologiques: oxycône, serpenticône, platycône et sphérocône. Les paramètres de visualisation de l'ensemble de la coquille sont choisis et le nombre d'individus est figuré sur le schéma proposé. Les assemblages étudiés correspondent à des niveaux stratigraphiques précis. Les résultats obtenus (où la taxonomie est excluse) sont intéressants en ce sens qu'ils sont liés à la courbe eustatique du Callovien supérieur; ils sont également corrélables à d'autres critères numériques physico-chimiques.

On constate qu'il y a une évolution continue de la morphologie depuis la sous-zone à Trezeense jusqu'à la sous-zone à Lamberti, indépendamment des groupes d'ammonites; passage des formes subserpenticônes à section quadratique de la base aux formes suboxycônes à section ogivale comprimée de la sous-zone à Lamberti. D'après les auteurs les formes subserpenticônes auraient un mode de vie necto-pélagique et les suboxycônes seraient plutôt necto-benthiques. Le mode de colonisation des premiers serait de type "r" (colonisation massive) et celui des suboxycônes de type "K", (colonisation plus graduelle d'un biotope stable). Les évolutions morphologiques enregistrées sont interprétées comme des réponses rapides à des variations eustatiques significatives de 2°ordre. Ainsi les deux sous-zones à Trezeense et à Lamberti correspondraient à des pics transgressifs où le déplacement des espaces morphologiques est accéléré. Une étude similaire avec des populations à effectifs réduits n'est pas concevable puisque les résultats intéresseront tout d'abord les éléments dominants. On notera que les *Distichoceras* montrent une évolution assez comparable à celle indiquée par les espaces morphologiques dominants. Malgré l'enroulement platycône qui caractérise la sous-famille des Distichoceratinae (qui n'est pas directement comparable aux serpenticônes décrits dans le travail de Neige) on note cependant que les sections épaisses subquadratiques à bord ombilical différencié (chez *D. zeissi* et *D. theobaldi*) ou subrectangulaires (chez les espèces du groupe *pasdejeuensis*) sont prédominantes dans la sous-zone à Trezeense. Dans les sous-zones suivantes seule la morphologie subplatycône comprimée à suboxycône sera exprimée (lignée *complanatoides* et surtout lignée *bicostatum*). <u>En faisant abstraction des espèces la section des Distichoceratinae se comprime au cours du temps</u>, (fig. 78 et tab. 39). La sous-famille semble morphologiquement un peu plus sensible aux variations eustatiques que les grandes familles d'ammonites dans la zone à Athleta en raison de son mode de vie principalement necto-benthique.

VII/5/4 CONSIDERATIONS SUR LES CARACTERISTIQUES HYDRODYNAMIQUES DES DISTICHOCERATINAE:

On constate dans les spectres ammonitiques du gisement du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay la co-existence de formes platycônes (dont les Distichoceratinae), de formes serpenticônes et de rares formes oxycônes qui appartiennent selon l'interprétation de divers auteurs à des domaines marins différents (Ziegler, 1967, Tintant & *al.* , 1982; Westermann, 1990 et Marchand, 1993). Ces types morphologiques correspondent probablement à des caractéristiques hydrodynamiques très variées. Des études récentes de modélisation sur les déplacements horizontaux des ammonoidés (Chamberlain, 1981; Elmi, 1990) ont donné des résultats intéressants (souvent encore au stade de l'hypothèse) qu'il est cependant possible d'utiliser pour apprécier le comportement hydraulique des formes platycônes et également leur capacité de nage. Parmi les critères les plus importants pour l'obtention d'une bonne pénétration et d'une bonne stabilité de la coquille, on a cité l'allure de l'aire ventrale, le type de section , l'ornementation des flancs et la profondeur de l'ombilic, (Reyment, 1973). Il a été constaté qu'une coquille considérée comme moyennement performante pour un déplacement horizontal peut devenir plus efficace si elle possède certains caractères morphologiques améliorant l'écoulement et atténuant les turbulences (principe de la loi des Aires Elmi, 1990). Les *Distichoceras* platycônes et à un degré moindre les *Geminites* subplatycônes qui sont mieux profilés seraient des coquilles de ce type.

Chez *Geminites* l'aire ventrale est bien profilée, tricarénée avec une quille crénelée en fin de croissance qui doit jouer un rôle stabilisateur. La section est ogivale avec un bord ombilical plongeant. L'ornementation est globalement bien marquée (costulation primaire forte et aussi gémination). Chez les *Distichoceras* les caractères morphologiques sont un peu différents. La morphologie de l'aire ventrale montre une forme constante tabulée à subtabulée, monocarénée (sauf chez le morphotype *nodulosum* de *D. bicostatum*) encadrée par deux rangées de clavi alternants plus ou moins développés parfois fortement obliques, (cette dernière disposition qui élimine les turbulences de l'aire ventrale est importante pour les déplacement horizontaux). L'ornementation des flancs s'avère assez variable dans ce genre soit faible avec un stade géminé discret (*D. complanatoides*) , soit plus vigoureusement orné à côtes primaires plus marquées et à gémination plus accentuée (*D.* gr. *pasdejeuensis*) ou encore pourvu de tubercules (ou nodules) latéraux (*D.* morphotype *nodulosum* , *D. zeissi*). La morphologie est de type platycône à subplatycône voire suboxycône selon les différentes espèces, (Westermann, 1990). L'ombilic est généralement abrupt en fin de croissance, profond et involute. Malgré leurs différences morphologiques les deux genres seraient fonctionnellement très moyens en capacité de déplacement horizontal. Pour expliquer la présence de telles formes platycônes associées à des serpenticônes dominants (par exemple dans les peuplements ammonitiques de la zone à Athleta), un déplacement post-mortem des coquilles pourrait être envisagé dans un ensemble de biotopes mélangés et stratifiés. Mais il n'y a généralement pas de surfaces d'usure (sauf les troncatures d'usure de sommet de banc), ni d'organismes encroûtants ou de formes fossiles nécropélagiques (très rares dans les zones à faible recouvrement) dans la plupart des échantillons étudiés. Le transport des coquilles doit donc être assez faible et la faune d'ammonites est subautochtone, même si elle n'est pas une paléobiocoénose au sens strict. Les biotopes stratifiés correspondent donc au mélange des formes de la tranche d'eau totale, (planctonique, épipélagique et benthique).

Il convient tout d'abord de vérifier si les Distichoceratinae ne disposeraient pas de structures architecturales adaptées. Chez les ammonites pour éviter un décrochage de la couche-limite sur la coquille et les turbulences qui affecteraient la stabilité en cas de déplacement, le test doit nécessairement posséder des particularités morphologiques, (Elmi,1990 p.127).

Au niveau de l'ombilic il y a un rôle déstabilisateur des ombilics étroits, involutes et à rebord abrupt ce qui est généralement le cas chez *Distichoceras* , (sections, p. 191). Cependant ces effets négatifs sont contrebalancés par l'existence d'un mur ombilical parfois sous-cavé (*D. albus* , pl.7, fig.7), de bullae ombilicales (*id.* fig. 1) jouant un rôle d'évents ou même de gouttière ombilicale (*D. pasdejeuensis* , pl.5, fig. 12) qui peuvent atténuer les turbulences ombilicales. Tous ces caractères morphologiques sont des structures d'écoulement qui limitent probablement les décrochages et doivent améliorer la stabilité. Chez *Geminites* , l'allure inclinée et plongeante du mur ombilical est un critère généralement favorable en la matière d'autant que la costulation primaire se développe dès la suture ombilicale favorisant l'écoulement dans ce dernier genre au niveau de l'ombilic.

L'allure variable de l'aire ventrale chez les Distichoceratinae n'est pas toujours un élément favorable pour les déplacements horizontaux. *Distichoceras* devait disposer en effet d'une assez bonne stabilité hydrodynamique, étant monocaréné avec des clavi latéro-ventraux mais ne semble pas faire partie des nageurs véloces en raison de son aire ventrale subtabulée. Chez *Geminites* l'allure tectiforme de cette dernière devait être plus efficace: en effet la présence de trois carènes dont la médiane est une véritable quille (souvent crénelée) ferait de ce genre plus profilé un meilleur nageur. Dans les deux cas les clavi pouvaient jouer un grand rôle améliorant grandement l'écoulement grâçe aux espaces inter-clavi; de ce fait les décrochages de la couche limite sont évités à ce niveau.

La section transversale a longtemps été le critère morphologique le plus étudié pour apprécier l'efficacité des déplacements horizontaux de la coquille. L'opinion la plus répandue consistait à admettre que les tests oxyconiques assuraient la meilleure pénétration (facteur de vitesse) au détriment cependant de la stabilité latérale. Les études aérodynamiques qui ont généralisé les applications de la loi des Aires ont montré que les sections pincées à l'arrière étaient aussi très efficaces dans ce domaine. La section ogivale semble la plus fonctionnelle selon Elmi (*op. cit.*). Ainsi chez *Chanasia* (*Chanasia michalskii*) nageur considéré comme performant, la nage serait améliorée par la disymétrie de la section (disposition alternante des clavi), (*ibid.* , p.129) . Pour assurer une bonne pénétration de la coquille les sections peuvent donc être différentes et il n'y a pas, semble-t-il, de sections privilégiées; par contre l'écoulement en aval du flux doit être impérativement assuré par des structures morphologiques bien adaptées qui évitent les turbulences (*i.e.* les décollements de la couche-limite) contrairement à l'opinion de Ward (1983).

L'ornementation des flancs est également importante; par exemple chez les Distichoceratinae la gémination faciliterait l'écoulement du flux. En effet l'écoulement peut être favorisé par les gouttières créées par les côtes géminées qui pouvaient jouer un rôle d'évents et de canalisation du fluide. Les turbulences causées par les tubercules ventraux et les ombilics seraient plus facilement maitrisées par la morphologie même du flanc de la coquille. Il faut également constater chez les Distichoceratinae que dans le cas de stade géminé régulier les coquilles sont souvent platycônes avec des flancs subparallèles et des clavi forts (section subrectangulaire à subtrapézoidale chez *D.* gr. *pasdejeuensis* ou gr. *bicostatum*). Dans le cas d'une gémination plus discrète, les sections sont plus ogivales et comprimées avec des clavi faibles (*D.* gr. *complanatoides*). Chez le genre *Geminites* la forme de la section évolue également: les formes à section subrectangulaire (*G. janus intermedius*) sont plus anciennes que les formes mieux profilées et plus récentes du type ogival comprimé (*G. janus janus* et *G. janus maximus*). Globalement et avec les réserves qui s'imposent il y aurait une réduction de la performance hydrodynamique de la coquille au cours du temps. Les Distichoceratinae sont en général peu tuberculés ou noduleux (sauf *D. zeissi* et le morphotype

nodulosum): la présence de tubercules latéraux véritables s'avère un facteur déstabilisateur s'ils sont proches de l'ombilic. Dans la sous-famille ce type d'ornementation n'est présent qu'au tiers interne du flanc ce qui atténue la déstabilisation latérale et l'effet de trainée; de plus cette ornementation est souvent peu marquée par rapport à d'autres genres (sous-genres) serpenticônes (*Reineckeia, Collotia* et *Peltoceras*), (Ward, 1983).

En résumé les Distichoceratinae (en particulier le genre *Distichoceras*), réputés peu performants pour les déplacements horizontaux possèdent selon nous des structures morphologiques particulières permettant d'améliorer la nage avec comme conséquence une bonne adaptation à des habitats variés. Au cours de leur évolution les formes macroconques de Distichoceratinae peuvent réaliser plusieurs morphologies (platycônes/subplatycônes, voire suboxycône). Peut être ont ils colonisé des milieux de vie différents? Selon les interprétations les plus courantes (fig.107), (Tintant, 1982; Marchand, 1985; Westermann, 1990), les platycônes seraient restreints à une vie typiquement necto-benthique de plate-forme: un tel schéma serait trop simplificateur. Les morphologies très différenciées des formes macroconques et microconques supposent des caractéristiques hydrodynamiques différentes et peut être des habitats différents du moins en dehors des phases de reproduction. Le faible nombre d *'Horioceras* recueilli ne permet pas encore une argumentation dans ce sens. De plus un transport des coquilles même limité sur une rampe peut être aussi envisagé. En ce qui concerne les habitats, l'association recueillie dans la sous-zone à Trezeense dans le Centre-Ouest de la France si elle ne reflète pas l'image exacte du peuplement, en donne une idée cependant approchée. Dans cette sous-zone la rareté des oxycônes au sens strict (genres *Paralcidia, Securisites* et *Taramelliceras*) et des *Phylloceras* (en individus isolés et non au sens de " *biome à Phylloceras* " , Enay & Mangold, 1983) incite à situer les gisements locaux en bas de rampe de bathymétrie moyenne, (faciès à oolithes ferrugineuses). Ces bonnes performances hydrodynamiques liées à des contraintes biologiques internes expliqueraient la présence semi-cosmopolite de *D. bicostatum* à l'échelle mondiale au Callovien supérieur (à partir de la zone à Athleta).

Chapitre VIII CONCLUSIONS GENERALES

Un double intérêt se dégage de l'étude d'un groupe restreint comme les Distichoceratinae qui sont bien représentés dans le Centre-ouest de la France depuis la base du Callovien moyen jusque dans le Callovien supérieur. Tout d'abord cette étude s'inscrit dans la recherche d'une biozonation parallèle basée sur un groupe ubiquiste accessoire. Pour certains intervalles temps au moins, son pouvoir de résolution biostratigraphique est comparable à celui de la zonation standard subméditerranéenne. Les groupes minoritaires peuvent apporter, à certaines époques, d'utiles données biostratigraphiques en cas de défaillance d'autres groupes numériquement plus importants. D'autre part à l'occasion de la révision paléontologique de la sous-famille on a pu mettre en évidence un ensemble de taxons nouveaux (trois espèces et quatre sous-espèces au total) qui améliore grandement les connaissances de la sous-famille. Une conception populationnelle de l'espèce a permis de préciser la variabilité intraspécifique. Sur le plan du dimorphisme sexuel il y a lieu de ne plus considérer la morphologie *baugieri* comme dimorphe sexuel correspondant au seul groupe *bicostatum* , comme il est communément admis par les auteurs depuis Munier-Chalmas (1892), mais à l'ensemble des formes macroconques, *Distichoceras s.s.* et très probablement *Geminites* nov. subsp.. Les nouvelles données biostratigraphiques obtenues ont permis la mise en évidence d'un Callovien terminal plus complet que précédemment supposé dans le secteur de Craon.

Sur le plan systématique on a été conduit à restructurer complètement la sous-famille en précisant d'une part les relations entre les espèces par l'analyse de populations dans la mesure du possible et d'autre part en se basant sur une conception plus phylétique et non plus typologique des genres comme celle appliquée dans le tráité de Moore (1957). A cette occasion la sous-famille a été émendée (les genres *Chanasia* , *Petitclercia* , *Sindeites* , *Styracoceras* et *Concavites* en sont exclus): le genre *Subbonarellia* pourrait être maintenu dans cette dernière. La structure monophylétique de la sous-famille a été mise en évidence . Les Distichoceratinae dérivent des Hecticoceratinae par l'intermédiaire des *Chanasia* vers la limite Callovien inférieur-moyen. Cette opinion est confortée par la trouvaille, à ce niveau, d'un unique *Horioceras* microconque du groupe *baugieri* . En conséquence la différenciation de la sous-famille s'effectue donc beaucoup plus tôt que supposé précédemment. L'étude de l'ontogénèse a permis une meilleure compréhension des processus de la différenciation spécifique; il existe des phases de réorganisation des séquences ontogénétiques alternant avec des phases d'évolutions plus ou moins graduelles. On constate tout d'abord l'individualisation du sous-genre souche *Geminites* à partir des Hecticoceratinae avec deux espèces *janus* et *charreaui* dont l'une, la lignée *janus* , constituée de plusieurs sous-espèces chronologiques, (*primus* , etc...) , sera à l'origine du développement principal de la sous-famille. L' individualisation du genre *Distichoceras s.s.* avec la forme la plus ancienne connue du Callovien moyen (*D. quereilhaci*) sera à l'origine de trois lignées spécifiques (*pasdejeuensis* , *bicostatum* et *complanatoides*). Enfin l'espèce *D. bicostatum* , souvent citée par les auteurs, doit désormais être considérée comme marquant l'extinction des Distichoceratinae et non comme la principale référence de la sous-famille. L'extinction de cette dernière au Callovien terminal semble brutale.

L'évolution morphologique générale de la sous-famille se traduit dans la forme de la coquille qui se comprime et qui acquiert des lignes cloisonnaires qui se simplifient au cours du temps.

L'approche cladistique a permis de réfléchir sur la signification des caractères et des relations de parenté entre les espèces. Toutefois l'intérêt de cette méthodologie se révèle limitée dans l'étude des ammonoidés à cause du petit nombre de caractères discriminants et des itérations fréquentes qui s'expriment au cours de leur évolution.

L'histoire des Distichoceratinae semble largement influencée par les variations eustatiques du niveau marin (diversification, fréquence, apparition, extinction) qui modifie l'équilibre des biotopes. Ces formes spécialisées ne sont plus adaptées à des conditions bathymétriques plus fortes. En particulier leur extinction peut être mise en relation comme pour les Reineckeiinae et les Kosmoceratinae avec le maximum d'inondation (c'est à dire l'approfondissement des milieux de plateformes externes qui intervient à l'Oxfordien inférieur juste après leur disparition) de la phase transgressive du cycle transgressif/régressif de deuxième ordre T8.

Sur le plan paléobiogéographique la sous-famille apparait d'après les données actuelles dans la province subméditerranéenne vers la fin du Callovien inférieur (sous-genre *Geminites*). A partir de la fin du Callovien moyen et au cours du Callovien supérieur il y a une diversification importante et en même temps une extension des Distichoceratinae à très grande échelle géographique. Leurs représentants atteignent la province subboréale en Europe occidentale et aussi des aires géographiques très éloignées (par exemples les provinces andine, indo-malgache et himalayenne). La répartion paléobiogéographique semi-ubiquiste des Distichoceratinae à travers une grande partie de la Téthys présente un grand intérêt.

CHAPITRE X ANNEXES

REFERENCES

ALBERCH P., GOULD S.J., OSTER G.F. & WAKE D.B. 1979 - Size and shape in ontogeny and phylogeny, *Paleobiology*, 5, 3: 296-317.

ALBERCH P. 1980 - Ontogenesis and Morphological Diversification, *Amer. Zool*, 2 0: 653-667.

ARKELL W.J. 1956 - Jurassic Geology of the World, Oliver & Boyd (Eds.), London: 1-806.

ARKELL W.J., KUMMEL B. & WRIGHT C.W. 1957 - Cephalopoda, Mesozoic Ammonoidea: Treatise on Invertebrate Paleontology in MOORE R.C., (1957),Prt L, Mollusca, (4) *Geological Society of America*, University Kansas Press. Moore R.C.(Ed.): 81-472.

ARKELL W.J. 1939 - The ammonite succession at the Woodham Brick Company's pit, Akeman Street Station, Buckinghamshire and its bearing on the classification of the Oxford Clay, *Quaterly Journal of the Geological Society of London*, .XCV: 22-133, pl. VIII-XI

AURELL M., FERNANDEZ LOPEZ S. & MELENDEZ G. 1995 - The Middle-Upper Jurassic oolitic ironstone level in the Iberian Range (Spain). Eustatic implications. *Geobios*, M.S. 17 :549-561.

BALOGE P.A. 1968 - Etude stratigraphique et micropaléontologique du Jurassique des régions de Niort et de Saint Maixent (Deux-Sèvres), *Thèse Faculté des Sciences de Paris*: 1- 194 ,(inédit).

BALOGE P.A. & BROSSE R. 1992 - Le Jurassique en Anjou. *Bulletin de la société d'études scientifiques de l'Anjou*, 1 4 :35-47.

BALOGE P.A. & CARIOU E. 1993 - Origine, phylogénèse et biostratigraphie des Distichoceratinae (Ammonitina) du Callovien. *Paleovox* , 2: 59-60.

BALOGE P.A. & CARIOU E. 1997 - *Geminites* , nov.subgen., nouveau sous-genre discret à l'origine des Distichoceratinae (Ammonitina, Callovien), *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 3 2 4 : 939-946.

BALOGE P.A. & CARIOU E. 2000 - Les Distichoceratinae du Centre-Ouest de la France (Ammonitina): origine de la sous-famille, systématique, biostratigraphie et phylogenèse, *Paleontographica*, (sous presse).

BASSE E. 1934 - Etude du Sud-Ouest de Madagascar. *Mémoire de la Société géologique de France*, 2 4 : 1-157.

BAYER U. & McGHEE G.R. 1985 - Evolution in marginal epicontinental basins: The role of phylogenetic and ecological factors (ammonite replacements in the German Lower to Middle Jurassic), in BAYER & SEILACHER (Eds), Sedimentary and Evolutionary Cycles, *Lectures Notes in Earth Sciences*, Springer-Verlag, Berlin,.1 :164-220.

BOLETZKY S. 1999 - Biologie et biogéographie des céphalopodes actuels. *Bulletin de la Société géologique de France*, 170, 2: 362-369.

BONNOT A. & MARCHAND D. 1994 - Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France), III. La coupe de Chaignay: interprétation biostratigraphique, *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 46: 43-50.

BONNOT A. 1995 - Les Aspidoceratidae (Ammonitina) en Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur, *Thèse de Doctorat Université de Bourgogne*, Dijon : 1- 454, (inédit).

BONNOT A. 1996a - Le contact Dogger-Malm en Côte d'or France); les coupes-types de Mâlain: interprétation biostratigraphique, *Bulletin scientifique de.Bourgogne*, 48: 41-52

BONNOT A. 1996b - Découverte d'une nouvelle espèce du genre *Euaspidoceras* (Ammonitina, Aspidoceratidae) dans l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta, sous-zone à Collotiformis) de Montreuil-Bellay, (France, Maine et Loire), *Annales de Paléontologie*, 82, 2: 117-139.

BONNOT A. 1998 - Données nouvelles sur *Euaspidoceras ferrugineum* Jeannet, Ammonitina (Aspidoceratidae) du Callovien supérieur. *Annales de Paléontologie*, 84, 1: 53-69.

BONNOT A. & CARIOU E. 1999 - Réinterprétation de *Peltoceratoides athletoides* (Lahusen), 1883 , (Ammonitina, Aspidoceratidae). Conséquences sur la biozonation du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur. *Annales de Paléontologie*, 85, 2 : 155-171.

BONNOT A. & COURVILLE Ph. 1999 - Données nouvelles sur *Euaspidoceras depereti* (Collot, 1917), Ammonitina, Aspidoceratidae de la sous-zone à Scarburgense (Oxfordien inférieur), *Revue Paléobiologie*, Genève, 18, 1:259-271

BOURQUIN J. & CONTINI D. 1968 - Données nouvelles sur la stratigraphie et la paléogéographie du Callovien du Jura franc-comtois.*Bulletin de la Société géologique de France*, 7, X: 362-369.

BOURQUIN J. & CONTINI D. 1973 - Quelques observations sur le genre *Bonarellites* Elmi 1966 , Famille des Oppeliidae *Annales Scientifiques de l' Université de Besançon*, (3), Géologie., 18: 135-141.

BRANGER P. & GONNIN C. 1993 - Relation entre la distribution des ammonites jurassiques et la dynamique sédimentaire sur le seuil du Poitou du Toarcien au Bathonien. *In* Paléo -biochronologie en domaines marin et continental, Gayet (Ed.), *Paléovox*, 2: 64-65.

BRETT C.E. 1998 - Sequence Stratigraphy, Paleoecology and Evolution; Biotic clues and responses to Sea-level Fluctuations. *Palaios*, 13: 241-262.

BUCHER H. 1997 - Caractères périodiques et mode de croissance des ammonites: comparaison avec les gastéropodes. *Geobios*, Mémoire spécial, 20: 85-99.

BUCKMAN S.S. 1909-1912 - Type Ammonites. Yorkshire type Ammonites, vol. I & II, reprint 1972, Cramer & Swann (Eds), XCIII,1: v-xiii

BUISSON, A. & MARCHAND D. 1981 - Précisions sur le Callovien supérieur et l'Oxfordien de la région de Tournus (Saône et Loire),. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun*, 99: 5-18.

CALLOMON J.H. 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Transactions of the Leicester Litterary and.Philosophical Society*, 57: 21-56.

CALLOMON J.H. 1980 - Dimorphism in Ammonoids. In "The Ammonoidea". House, M.R. & Senior, J.R. (Eds), *Systematics Association, Academic press,* London *Special Volume,* 18: 257-273.

CALLOMON J.H., DIETL G., GALACZ A., GRADL H., NIEDERHOFER H.J. & ZEISS A. 1987 - Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Serie.B, 132: 1-53.

CALLOMON J.H. & WRIGHT J.K. 1989 - Cardioceratid and Kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire. *Palaeontology,* 32, 4: 799-836.

CALLOMON, J.H. & DIETL, G. 1991 - Proposed definition of the Callovian stage. 3rd *International Symposium on Jurassic Stratigraphy.* I.U.G.S. International Subcommission on Jurassic Stratigraphy, Poitiers, Résumés: 1-20.

CANEROT, J , VILLIEN A. & LE NOBLE J.L. 1990 - Sequence stratigraphy and sedimentary unconformities: Western Pyrenees (field data) and southern Aquitanian basin (subsur -face data): examples. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, VI: 995-1000.

CARIOU E. 1969 - Caractères de la faune et subdivisions du Callovien supérieur en Poitou (France) *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici,* LIV: 451-463.

CARIOU E. 1974a - La série callovienne du Nord-Ouest du Bassin d'Aquitaine, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* 279: 307-310.

CARIOU E. 1974b - La série callovienne du Nord-Ouest du Bassin d'Aquitaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* 279: 381-384

CARIOU E. 1980 - L'étage Callovien dans le Centre-Ouest de la France I° Partie, fasc.1, Stratigraphie, Paléogéographie, 38p., 32fig.,2pl., 2° Partie, fasc. 2-3, Les Reineckeidae, Systématique, dimorphisme et évolution. 790p., 244fig., 69pl. h.t. *Thèse de Doctorat de l'Université de Poitiers*, 325 : 1-828, (inédit)

CARIOU E. 1984a - Structure, origine et paléobiogéographie de la famille des Reineckeiidae, Ammonitina du Jurassique moyen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* 298: 248-254.

CARIOU E. 1984b- Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Tethys occidentale: dimorphisme et évolution. Etude à partir des gisements du Centre-Ouest de la France. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon, mém. HS,* 8 : 1-559.

CARIOU E. 1984c - Pour une conception phylétique des genres d'Ammonites: l'exemple des Reineckeiidae du Jurassique moyen. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, XXVI: 645-652.

CARIOU E., CONTINI D., DOMMERGUES J.L., ENAY R., GEYSSANT J., MANGOLD Ch. & THIERRY J. 1985a - Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France* ,8, I: 679-697.

CARIOU E. 1985b - Biostratigraphic subdivisions of the Callovian Stage in the Sub-tethyan Province of ammonites, correlations with the Subboreal scheme. In Michelsen, O. and Zeiss A., (Eds.), *International Symposium on Jurassic Stratigraphy.* Erlangen 1984, 2: 315-326.

CARIOU E. & SEQUEIROS L. 1987 - Les *Taramelliceras* (Ammonitina, Taramelliceratinae) du Callovien: découverte de formes ancestrales et origine progénétique présumée à partir du genre *Paralcidia* (Oppelliinae). *Géobios,* 20: 495-515.

CARIOU E. & HANTZPERGUE P. 1988 - Modalités et taux d'évolution des Ammonoidea en relation avec les environnements: exemples dans le Jurassique de la marge européenne de la Téthys. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris,* 307: 1037-1043.

CARIOU E. , BALUSSEAU B. & ENAY R. 1989 - Découverte de *Pseucoclydoniceras* (Ammonitina), genre callovien d'origine arabo-malgache, sur la marge nord téthysienne : signification paléobiogéographique. *Géobios*, 22: 683-688.

CARIOU, E. & HANTZPERGUE P. (coord), 1994 - 3° Symposium International de Stratigraphie du Jurassique, Poitiers, 1991. *Géobios, mém.spéc.* 17, 2vol.: 1-773.

CARIOU E. & HANTZPERGUE P. (coord.) 1997 - Groupe français d'étude du Jurassique, Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin centre de Recherche Elf Exploration Production,* Mémoire 17, 1- 440.

CECCA F. 1992- Ammonite habitatsin the Early Tithonian of Western Tethys. *Lethaia,* Oslo 25,3:257-267

CECCA F., FOZY I. 1 WIERZBOWSKI A. 1993- Ammonites et Paléoécologie: étude quantitative d'associations du Tithonien inférieur de la Téthys occidentale. *Géobios,* Mémoire Spécial, 15: 39-48.

CECCA F. 1998- Early Cretaceous (pre-Aptian) ammonites of the Mediterranean Tethys; palaeoecology and palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 138:305-323

CECCA F. 1999- Palaeobiogeography of Tethyan ammonites during the Tithonian (latest Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 147:1-37.

CHALINE J. 1984 - Le concept d'évolution polyphasée et ses implications. *Géobios,* 17: 783-795.

CHALINE J. & MARCHAND D. 1999- Quand l'évolution change le temps des êtres. *La Recherche,* 316: 56-59.

CHAMBERLAIN J.A. 1981 - Hydromechanical design in fossil cephalopods. In HOUSE M.R. & SENIOR J.R. (eds): The Ammonoidea. Systematic Association, Special Publication,

Academic press, 1 6:289-336

CHARPY N. & THIERRY J. 1976 - Dimorphisme et polymorphisme chez *Pachyceras* Bayle (Ammonitina, Stephanocerataceae) du Callovien supérieur (Jurassique moyen). *Haliotis*, 6: 185-218.

COLLIGNON M. 1958 - Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar; (Bathonien-Callovien). *Territoire de Madagascar, Service géologique Tananarive*, I I, pl. VI-XXXIII

COLLIN P.Y., COURVILLE Ph., LOREAU J.P. MARCHAND D. & THIERRY J. 1999 - Séries condensées et indice de préservation d'unité biostratigraphique: exemple de l'ennoiement de la plateforme bourguignonne (France) au Callovo-Oxfordien). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 3 2 8: 105-111.

CONTINI D. & THIERRY J. 1984 - Formations à oolithes ferrugineuses *in* Synthèse géologique du Sud-Est de la France, vol. 1 Stratigraphie et Paléogéographie, *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, (Debrand-Passard ed.), Orléans, n° 125: 218-221.

CORROY G. 1932 - Le Callovien de la bordure orientale du Bassin de Paris *Mémoire du Service de la Carte géolologique détaillée de la France* : 1-337.

COUFFON O. 1919 - Le Callovien du Chalet, commune de Montreuil-Bellay (Maine et Loire) , Grassin (Ed.), Angers : 1-97.

COUFFON O. 1934. Le Callovien et l' Oxfordien en Maine et Loire. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques d'Angers*. Editions de L'Ouest (Ed.), Angers, LXIII: 1-30.

COURVILLE Ph., MARCHAND D. & BONNOT A. 1996 - Cadoceratinae (ammonites d'origine boréale) dans le Callovien moyen et supérieur de la Haute-Marne et de la Côte d'Or. *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 4 8: 53-68.

COURVILLE Ph., THIERRY J. & CARIOU E. 1999 - Modalités évolutives du genre *Bullatimorphites* (Ammonitina) au Bathonien-Callovien (Jurassique moyen) en Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 3 2 8: 59-65.

DEBRAND-PASSARD S. & MARCHAND D. 1979 - Réflexions sur la répartition des ammonoidés dans l'Est et le Sud du Bassin parisien au Callovien supérieur (zone à Lamberti) et à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae). *Bulletin du Bureau de Recherche géologique et minière*, 2, 4: 103-112.

DELSOL M. 1977 - Embryogenesis, Morphogenesis, Genetics and Evolution. in Hecht M.K., Goody P.C. and Hecht B.M. "Major Patterns in Vertebrate Evolution". *Nato Advanced Study Institutes Series* , New-York, 1 4 : 119-138.

DELSOL M. & PLATIN J. 1997 - Ponctualisme et gradualisme à la lueur de la Zoologie contemporaine. *Geobios*, Mémoire spécial 2 0: 189-195.

DEVILLERS Ch. & MAHE J. 1979 - Mécanismes de l'évolution animale. Masson (Ed.), Paris.

DEVILLERS Ch. & CHALINE J. 1989 - La théorie de l'évolution: état de la question à la lumière des connaissances scientifiques actuelles. Dunod (Ed.), Paris.

DERCOURT J., ZONENSHAIN L.P., RICOU L.E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L., GRANDJACQUET C., SBORSHCHIKOV I.M., BOULIN J., SOROKHTIN O., GEYSSANT J., LEPVRIER C., BIJU-DUVAL B., SIBUET J-C., SAVOSTIN L.A., WESTPHAL M. & LAUER J-P. 1985 -Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20.000.000° s'étendant de l' Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'actuel. *Bulletin de la Société géologique de France* ,8, I: 637-652.

DERCOURT J., RICOU L.E.& VRIELYNCK B. (Eds) 1993 - Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Gauthier-Villars, Paris: 1- 307.

DERCOURT J., FOURCADE E., CECCA F., AZEMA J., ENAY R., BASSOULLET J.P. & COTTEREAU N. 1998 - Paleoenvironment of the Jurassic System in the Western and central Tethys (Toarcian, Callovian, Kimmeridgian, Tithonian): an overview. *Geobios, Mémoire Spécial* 1 7 : 625-644.

DIETL G. 1978 - Die heteromorphen Ammoniten des Dogger, (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde*, 3 3: 1-97.

DIETL G. 1991 - Subkommission für Jura Stratigraphie- Jahrestagung 1991 in Albstadt, Zollernalbkreis (7.5 - 10.5),.(Exkurzionfuhrer), Stuttgart: 1-41.

DIETL G. 1993 - Der *punctulatum* -Horizont ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornaten-Ton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura). *Geol.Bl., NO-Bayern* , 4 3, 1-3: 15-32.

DOMMERGUES J.L., DAVID B.& MARCHAND D. 1986 - Les relations ontogénèse-phylogénèse; applications paléontologiques. *Géobios* ,1 9, 3: 335-356.

DOMMERGUES J.L. 1988 - Can ribs and septa provide an alternative standard for age in ammonites ontogenetic studies? *Lethaia*, Oslo, 2 1: 243-256.

DOMMERGUES J.L. & MARCHAND D. 1988 - Paléobiogéographie historique et écologique: applications aux ammonites du Jurassique. (Historische und ökologische Paläobio-geographie - dargestellt am Biespiel jurassischer Ammoniten). *Cephalopods: Present and Past*, Wiedmann J. & Kullmann J. (Eds), Stuttgart: 351-364.

DOMMERGUES J.L., CARIOU E., CONTINI D., HANTZPERGUE & MARCHAND D. 1989 - Homéomorphies et canalisations évolutives: le rôle de l'ontogénèse. Quelques exemples pris chez les ammonites au Jurassique. (§ 7, CARIOU E. Reineckeidae calloviens de la Téthys, § 8, HANTZPERGUE P. Aspidoceratinae kimméridgiens). *Géobios*, 2 2: 5-48.

DOMMERGUES J.L. 1994 - The Jurassic ammonite *Coeloceras* : an atypical example of dimorphic progenesis elucidated by cladistics. *Lethaia*, Oslo, 2 7: 143-152.

DONOVAN D.T., CALLOMON J.H.& HOWARTH M.K. 1981 - Classification of the Jurassic Ammonitina. In "The Ammonoidea" House M.R. & Senior J.R.,(Eds), *Systematics Association.*, London, *Special Volume*, 1 8: 101-174.

DOUVILLE H. 1881 - Note sur la partie moyenne du terrain jurassique dans le bassin de Paris et sur le terrain corallien en particulier. *Bulletin de la Société géologique de*

France, 3, IX: 439-474.

DOUVILLE R. 1904 - Sur la coupe du Jurassique moyen de la plage de Villers-Sur-Mer. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, IV: 106-112.

DOUVILLE R. 1913 - Esquisse d'une classification phylogénique des Oppeliidés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, XIII: 56-75.

DOUVILLE R. 1914 - Etudes sur les Oppeliidés de Dives et Villers-sur-mer. *Mémoire de la Société géologique de France*, (*Paléontologie*), 21: 1-26.

EL HARIRI K, SADKI D., DOMMERGUES J.L. & MOUTERDE R. 1992 - Niveaux condensés, fluctuations eustatiques?Implications sur les faunes d'ammonites jurassiques dans le Haut -Atlas (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 314: 507-510.

ELMI S. 1967 - Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l' Ardèche. *Document du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 19, 1-3: 1- 845.

ELMI S. 1971 - Les zones d' Ammonites dans la série Bajocien supérieur-Callovien de l' Oranie (Ouest algérien), *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, 13: 28-37.

ELMI S. 1981 - Sédimentation rythmique et organisation séquentielle dans les ammonitico-rosso et les faciès associés du Jurassique de la Méditerranée occidentale. Interprétation des grumeaux et des nodules. *Rosso Ammonitico Symposium Proc.* (Roma, 1980) , Ed. Tecnoscienza, Roma: 251-299.

ELMI S. 1985 - Influences des hauts-fonds sur la composition des peuplements et sur la dispersion des ammonites. In Géodynamique des seuils et hauts-fonds. *Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Bulletin Section Sciences*, 9: 217-228.

ELMI S. 1990 - Réflexion sur les interactions entre l'évolution et l'adaptation des Ammonoidés et la dynamique des aires sédimentaires. *Cahiers de l'Institut Catholique de Lyon, serie Sciences*, 4: 153-159.

ELMI S. 1991 - Données expérimentales sur l'architecture fonctionnelle de la coquille des ammonoidés jurassiques. *Geobios, Mémoire Spécial* 13: 155-160.

ELMI S. 1993 a- Les voies d'échange faunique entre l'Amérique du Sud et la Téthys alpine pendant le Jurassique inférieur et moyen. *Document du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 125: 139-149.

ELMI S. 1993b - Loi des aires, couche-limite et morphologie fonctionnelle de la coquille des céphalopodes (Ammonoidés). *Geobios, mémoire spécial* 15 : 121-138.

EMERY D. & MYERS K.J. 1995- Sequence Stratigraphy. EMERY & MYERS (eds), Blackwell Science, Oxford.

ENAY R. 1976 - A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. *Haliotis*, Paris, 6: 97-118.

ENAY R. & MANGOLD Ch. 1980a - Synthèse paléogéographique du Jurassique français. *Document du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, volume Hors Série, 5 :1-210.

ENAY R. 1980b- Paléobiogéographie et ammonites jurassiques: "rythmes fauniques" et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *In Livre Jubilaire de la Société géologique de France*, Paris, Mémoire Hors série, 10: 261-281.

ENAY R. & MANGOLD Ch. 1982 - Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'Ammonites au Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, XXIV:1025-1046.

ENAY R. 1985 - Seuil et voies d'échanges: rôle dans la distribution et l'évolution des Ammonites jurassiques. *Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Bulletin Section Sciences*, 9: 203-215.

ENAY R. 1990 - Paléontologie des Invertébrés. Dunod (Ed.): 1-233.

ENAY R. 1993 - Les apports sud-téthysiens parmi les faunes jurassiques nord-ouest européennes: interprétation paléobiogéographique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 317: 115-121.

ENAY R., GUIRAUD R, RICOU L.E., CARIOU E., MANGOLD Ch., THIERRY J., BELLION Y. & DERCOURT J. 1993 - Callovian, Palaeoenvironments (162-158 Ma), In Dercourt J., Ricou L.E. & Vrielynck B. (Eds), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps, Explanatory Notes*,BEICIP-FRANLAB, Rueil-Malmaison, France: 81-96.

FAUGERAS Ph. 1985 - Stratigraphie, sédimentologie et paléoécologie comparées du Callovien dans le seuil du Poitou. *D.E.A. Faculté des Sciences de Poitiers*:1-67, (inédit).

FERNANDEZ-LOPEZ S. & MELENDEZ G. 1996 - Phylloceratina ammonoids in the Iberian Basin during the Middle Jurassic: a model of biogeographical and taphonomic dispersal related to relative sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120: 291-302.

FERNANDEZ-LOPEZ S. 1997 - Ammonites, taphonomic cycles and stratigraphic cycles in carbonate epicontinental platforms. *Cuadernos de Geologia iberica*, 23: 95-136.

FISCHER J.C. 1994 - Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny,(ENAY R., FISCHER J.C., GAUTHIER H., MOUTERDE R., THIERRY J. & TINTANT H.) vol.I Céphalopodes Jurassiques, Masson (Ed.), Paris.

FORTWENGLER D., MARCHAND D. & BONNOT A. 1997 - Les coupes de Thuoux et de Savournon (SE de la France) et la limite Callovien-Oxfordien. *Géobios*, Lyon, 30; 4: 519-540.

FOURNIER E. 1887 - Documents pour servir à l'étude géologique du détroit poitevin. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3, XVI: 113-161.

GABILLY J. 1971 - Méthodes et modèles en stratigraphie du Jurassique. Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1967, *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 75: 5-16.

GABILLY J. 1976 - Evolution et systématique des Phymatoceratinae et Grammoceratinae (Hildoceratacea, Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. *Mémoire de la Société géologique deFrance*, Nouvelle Série, LIV, 124:1-196.

GABILLY J. 1978 - Guide géologique régional: Poitou, Vendée et Charentes, 1° édition, Masson (Ed.), Paris,: 1-200.

GABILLY J., CARIOU E. & HANTZPERGUE P. 1985 - Les grandes discontinuités stratigraphiques au Jurassique: témoins d'évènements eustatiques, biologiques et sédimentaires. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, I: 391-401.

GABILLY J., CARIOU E. & HANTZPERGUE P. 1985 - Le détroit du Poitou au Jurassique: mythe ou réalité paléogéographique?. In Géodynamique des seuils et hauts-fonds, *Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Bulletin Section Sciences*, 9: 141-159.

GABILLY J. & CARIOU E. 1997 - Guide géologique régional: Poitou, Vendée et Charentes, 2° édition, Masson (Ed.), Paris,: 1-223

GALLOWAY W.E. 1989 - Genetic stratigraphic sequences in basin analysis: I Architecture and genesis of flooding-surface bounded depositional units. *Am.Assoc.Pet.Geol. Bull.*, Tulsa, OK., 73: 125-142

GERARD C. & CONTAUT H. 1936 - Les ammonites de la zone à *Peltoceras athleta* du Centre-Ouest de la France. *Mémoire de la Société géologique de France*, Nouvelle .Série, 13, 29: 1-100.

GEYSSANT J.R. 1994 - Colonisation par des ammonites méridionales des mers subboréales kimméridgiennes du Yorkshire. *Geobios*; Mémoire Spécial, 17: 245-254.

GOULD S.J. 1979.- Ontogeny and Phylogeny, *Harvard Univ.Press*, Cambridge: 1-501.

GOULD S.J. & VRBA E.S. 1982a- Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 1: 4-15.

GOULD S.J. & LEWONTIN R.C. 1982b-L'évolution biologique.*La Recherche*,139:1494-1502

GITTON J.L., INTES A., MARCHAND D. & ROUX M. 1980 - Mythe ou réalité de l'importance géologique de la flottaison post-mortem des coquilles de Nautiles et d'Ammonites: conséquences paléoécologiques. 8° *Réunion annuelle des Sciences de la Terre*, Marseille, *Société géologique de France* (Ed.), Paris :167.

GRACIANSKY P.C. de, HARDENBOL J., JACQUIN T. & VAIL P.R. Eds 1998 - Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral.*, Tulsa, OK, Spec.Publ., n° 60,: 1-786.

GROSCHKE M. & HILLEBRANDT v. A. 1985 - Trias und Jura in der mittleren Cordillera Domeyko von Chile (23°30' - 24°30'). *N.Jb.Geol.Paläont.Abh.*, 170: 129-166.

GROSCHKE M. & ZEISS A. 1990 - Die ersten Hecticoceraten und Distichoceraten (Ammonitina) aus dem Callovium der Zentral-Anden.*N.Jb.Geol.Paläont.Abh.*, 178: 267-283.

GROSCHKE M. & HILLEBRANDT v. A. 1993 - Die paläobiogeographischen Beziehungen zwischen Nordchile und Europa im mittleren Jura. *Geol.Bl.NO-Bayern* , 43:57-72.

GROSSOUVRE de A. 1891 - Sur le Callovien de l'Ouest de la France et sur sa faune. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3, XIX: 247-262.

HALLAM A. 1977 - Biogeographic evidence bearing on the creation of atlantic seaway in the

Jurassic. In: WEST R.M.: Paleontology and plate tectonics. Proc.Symp.North Amer. Paleont. Conv. II, Lawrence, Kansas. Milwaukee *Public.Mus.Spec.Publ. Biol. Geol.*, 2: 23-39.

HALLAM A. 1978 - Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeography,Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23: 1-32.

HANTZPERGUE P. 1987 - Les ammonites kimméridgiennes du haut-fond d'Europe occidentale (Perisphinctidae, Aulacostephanidae, Aspidoceratidae), Biochronologie, Systématique, Evolution, Paléobiogéographie. *Thèse de Doctorat, Université de Poitiers*, 447: 1-568, (inédit).

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*, 24, 1: 59-64.

HANTZPERGUE P. & CARIOU E. 1993 - Spéciation, longévité et modalités d'évolution des lignées d'ammonitinae en relation avec les environnements au Jurassique. *Géobios*, M.S., 15: 191-202.

HANTZPERGUE P. 1995 - Faunal trends and sea-level changes; biogeographic patterns of Kimmeridgian Ammonites on the Western European Shelf. *Geologische Rundschau*, 84 : 245-254

HAQ B.U., HARDENBOL J & VAIL P.R. 1987 - The chronology of fluctuating sea level since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.

HAQ B.U., HARDENBOL J & VAIL P.R. 1988 - Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level changes. *In*: WILGUS C.K., HASTINGS B.S., KENDAL C.G.St.C, POSAMENTIER H.W., ROSS C.A & VAN WAGONER J.C. Eds, Sea-level changes: an inte grated approach. *Soc.Econ.Paleontol. Mineral.*, Tulsa OK, Spec. Publ., 42 : 71-108.

HARDENBOL J., THIERRY J., FARLEY M.B., JACQUIN T., GRACIANSKY P.C. de & VAIL P.R. 1999 - Mesozoic-Cenozoic Sequence Chronostratigraphic Framework of European Basins. *SEPM sp.publ.*, 60: (sous presse).

HOEDEMAEKER Ph.J. 1992 - Lower Cretaceous Ammonite Biostratigraphy and Sequence Stratigraphy. *Sequence Stratigraphy of European Basins Colloque CNRS-IFP*, Dijon: 278-279.

HEIM A. & GANSSER A. 1939 - Central Himalaya. Geological observations of the Swiss expedition 1936. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft*, LXXIII, 1: 1-245.

JEANNET, A. 1951 - Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. *Beitrage zur Geologie der Schweiz, Geotechnische Serie.*, 13, 5: 1-240.

JOHNSON J.G. 1974 - Extinction of perched faunas: *Geology*, 2: 471-482.

LANDMAN N.H., DOMMERGUES J.L. & MARCHAND D. 1991 - The complex nature of progenetic species - examples from Mesozoic ammonites. *Lethaia*, Oslo, 2 4: 409-421.

LANDMAN N.H. & GEYSSANT J.R. 1993 -Heterochrony and Ecology in Jurassic and Cretaceous Ammonites. *Geobios*, Mémoire Spécial, 1 5: 247-255

LATIL J.L. & DOMMERGUES J.L. 1997 - Variabilité, ontogénèse et phylogénie des Lyellicera-tinae (Ammonites de l'Albien). *Revue de Paléeobiologie*, Genève, 1 6, 1: 101-113.

LAURIN, B., GARCIA J.P. & THIERRY J. 1990 - Hiérarchisation et datation des discontinuités sédimentaires; démarches et limites dans le Jurassique moyen de la plate-forme bourguignonne. *Bulletin de la Société géologique de France* , 8, VI: 975-983.

LEMOINE P. 1932 - Essai sur l'évolution du genre *Hecticoceras* dans le Callovien du Mont du Chat. *Travaux du Laboratoire de Geologie Lyon*, 1 9: 1-527.

LOCZY L.V. 1915 - Monographie der Villanyer Callovien-Ammoniten. *Geologica Hungarica*, 1: 255-302.

MAIRE V. 1938 - Sur quelques espèces oxfordiennes rares ou nouvelles. *Bulletin de la Société géologique de France* , 5, VIII: 43-61.

MANGOLD Ch. 1970 - Stratigraphie des étages Bathonien et Callovien du Jura méridional. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* , 4 1, 1: 1-376.

MANGOLD Ch. 1988 - Les *Pachyerymnoceras* (Pachyceratidés, Périsphinctacés, Ammonites) du Callovien moyen et supérieur de la région de Saida (Algérie occidentale). Origine phylétique et biogéographie des Pachycératidés. *Geobios*, 2 1, 5: 567-599.

MARCHAND D. 1982 -Rôle des ammonoidés pour les reconstitutions paléogéographiques,paléo -bathymétriques et paléotectoniques. Exemples pris dans le Callovien et l' Oxfordien d'Europe occidentale. *Bulletin de la Société géologique de France* ,7, XXIV: 1017-1023.

MARCHAND D. 1984 - Ammonites et paléoenvironnements: une nouvelle approche, *Géobios*, Mémoire Spécial 8: 101-107.

MARCHAND, D., THIERRY J.& TINTANT H. 1985 - Influence des hauts-fonds sur la morpho-logie et l'évolution des Ammonoidés. *In* Géodynamique des seuils et hauts-fonds, *Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Bulletin Section Sciences*, 9: 191-202.

MARCHAND D. 1986 b- L'évolution des Cardioceratidae de l'Europe occidentale dans leur con -texte paléobiogéographique. *Thèse de Doct. Univ. de Bourgogne*: 1-601, (inédit).

MARCHAND D. & THIERRY J. 1986a- Relations entre les évènements calloviens et l'évolution des peuplements d'ammonites en Europe occidentale. *Bulletin du Centre de Recherche Exploration Production Elf-Aquitaine*, Pau, 1 0, 2: 383-392.

MARCHAND D., FORTWENGLER D., DARDEAU G., GRACIANSKY de P.C. & JACQUIN T. 1990 - Les peuplements d'ammonites du Bathonien supérieur à l'Oxfordien moyen dans les Baronnies (Bassin du Sud-Est); comparaisons avec la plateforme Nord-Européenne.

Bulletin du Centre de Recherche Exploration Production Elf-Aquitaine, Pau, 14, 2: 465-479.

MARCHAND D. 1992 - Ammonites et paléoprofondeur: les faits, les interprétations. *Paleovox*, 1: 51-68.

MARCHAND, D.& THIERRY, J. 1997. Enregistrement des variations morphologiques et de la composition des peuplements d'ammonites durant le cycle régressif/transgressif de 2° ordre Bathonien inférieur-Oxfordien inférieur en Europe occidentale. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2, 168: 121-132.

McNAMARA K.J. 1982 - Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, 8, 2: 130-142

McNAMARA K.J. 1986 - A guide to the nomenclature of Heterochrony, *Journal of Paleontology*, 60, 1: 4-13.

MATYJA B.A. 1986 - Developmental polymorphism in the oxfordian ammonites. *Acta Geologica Polonica*, 36, 1-3: 37-68.

MOORE R.C. 1957. Treatise on Invertebrate Paleontology Prt L, Mollusca, (4) Cephalopoda, Mesozoic Ammonoidea: ARKELL W.J., KUMMEL B. & WRIGHT C.W., *Geological Society of America*, University Kansas Press. Moore R.C.(Ed.): 81-472.

MOUTERDE R., CHEVALLIER T., CORNA M. & SADKI D. 1990 - Variations eustatiques et évolution des ammonites au Lias et au Bajocien. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, VI: 985-988.

NEIGE P. & DOMMERGUES J.L. 1995 - Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Harpoceratinae (Plienbachian ammonites). *N.Jb.Geol.Paläont. Abh.*, Stuttgart, 196, 3, 411-438.

NEIGE P. 1996. Morphométrie des coquilles; applications ontogéniques, paléobiologiques et phylogénétiques. *Thèse Université de Bourgogne*, (inédit): 1-269.

NEIGE P., MARCHAND D. & BONNOT, A. 1997a- Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. *Geological Magazine*, Cambridge University Press, 134, 2: 261-264.

NEIGE P., MARCHAND D. & LAURIN, B. 1997b- Heterochronic differentiation of sexual dimorphs among Jurassic ammonite species. *Lethaia*, Oslo, 30 : 145-155.

OLORIZ F., PALMQVIST P. & PEREZ-CLAROS J. 1997 - Shell features, main colonized environments, and fractal analysis of sutures in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, Oslo, 30: 191-204.

ORBIGNY A. d' 1842-1851 - Paléontologie française, terrains jurassiques. I, Céphalopodes, Masson (Ed.), Paris: 1-642.

PALFRAMAN D.F.B. 1967 - Variation and ontogeny of some Oxford Clay ammonites: *Distichoceras bicostatum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orbigny), from England. *Palaeontology*, 10: 60-94.

PALFRAMAN D.F.B. 1969 - Taxinomy of sexual dimorphism in Ammonites; Morphogenetic evidence for *Hecticoceras brightii* (Pratt). In Sexual dimorphism in Fossil Metazoa

and taxinomic implications, International Union of Geological Sciences, A, 1:126-154.

PARONA C.F. & BONARELLI G. 1895 - Sur la faune du Callovien inférieur (Chanasien) de Savoie. Savoisienne Ed., Chambéry: 1-179. 1897 - Reimpression dans*Mémoire de l'Académie des Sciences et Belles-Lettres de Savoie*, 4, 6: 35-211.

PETITCLERC P. 1915 - Essai sur la faune du Callovien dans le département des Deux-Sèvres et, plus spécialement de celle des environs de Niort, Bon (Ed.), Vesoul: 1-151.

PEYRE Y. 1959 - Etude des organismes du Jurassique, présentant en section taillée l'aspect de filaments, *Revue de Micropaléontologie*, 1 1, 2: 80-87.

PICARD L. & HIRSCH F. 1987 - The Jurassic Stratigraphy in Israel and the Adjacent Countries. *The Israel Academy of Sciences and Humanities* :13-21.

POSAMENTIER W.H. 1992 - An overview of sequence stratigraphic concepts: uses and abuses. POSAMENTIER W.H., SUMMERHAYES C.P., HAQ B.U. & ALLEN G.P., Eds, Sequence Stratigraphy and facies associations . *Intern. Assoc. Sedimentologists*, Oxford UK, Spec.Publ. 1 8 : 3-18.

QUENSTEDT F.A. 1846-1849 - Petrefaktenkunde Deutschlands. Abt.1/1 Die Cephalopoden, Fues (Ed.), Tubingen : 1-580.

QUENSTEDT F.A. 1856-1857 - Der Jura, Laupp (Ed.),Tubingen :1- 842.

QUENSTEDT F.A. 1885-1887 - Die Ammoniten des Schwabischen Jura. 2, Der Braune Jura, Schweizerbart (Ed.), Stuttgart : 441-815.

RASPAIL J. 1901.- Contribution à l'étude de la falaise jurassique de Villers-sur-Mer (suite), Coupe de la falaise jurassique au promontoire d' Auberville. *Feuille des jeunes Naturalistes*: 4, 365: 145-172.

ROMAN F. 1924 - Etudes sur le Callovien de la vallée du Rhône. II, Paléontologie. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences Lyon*, Mémoire 5, 1: 39-124.

REY J., CUBAYNES R., FAURE Ph., HANTZPERGUE P. & PELISSIE T. 1988 - Stratigraphie séquentielle et évolution d'une plateforme carbonatée: le Jurassique du Quercy (Sud-Ouest de la France).*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 3 0 6: 1009-1015.

REYMENT R.A. 1973 - Factors in the distribution of fossils Cephalopods, pt.3; experiments with exact models of certain shell types. *Publ.Paleont.Inst.Univ. Uppsala*, 1 3 3: 1-44.

REYMENT R.A. 1973 - Factors in the distribution of fossil Cephalopods. *Bull.géol.Inst. Univ. Uppsala*, n.s.4, 2: 7-41.

RICCARDI A.G., WESTERMANN G.E.G & ELMI S. 1989 - The Middle Jurassic Bathonian-Callovian Ammonites zones of the Argentine-Chilean Andes. *Géobios*, 2 2, 5: 553-597.

RIDLEY M. 1993 - Evolution. Blackwell Science (Ed.), Cambridge : 1-670.

RIOULT M. & FILY G. 1975 - Le Jurassique sur la bordure occidentale du Bassin parisien: domaines sédimentaires et biogéographiques. Livret-guide excursion. Groupe français d' études du Jurassique , *Laboratoire de Géologie armoricaine, Univ. Caen*: 1-47..

RIOULT M., DUGUE O., JAN DU CHENE R., PONSOT C., FILY G., MORON J.M. & VAIL P.R. 1991 - Stratigraphie séquentielle des affleurements du Jurassique moyen-supérieur dans le bassin anglo-parisien, (Normandie, Maine, Dorset). *Bulletin du Centre de Recherche Exploration-Production Elf Aquitaine*, 1 5, 1: 101-194.

SCHINDEWOLF O.H. 1963 - Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. *Abh. Akad. Wiss. Lit.,Math., Naturw. Kl.* Mainz, Lief.III, NR.6: 285-432.

SCHINDEWOLF O.H. 1966 - Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. *Abh. Akad. Wiss. Lit.,Math., Naturw. Kl.* Mainz, Lief.V, NR.8: 376-379.

SCHLEGELMILCH R. 1985. Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. Fischer (Ed.), Stuttgart /New-York : 1-284.

SCHWEIGERT G. & DIETZE V. 1998 - Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* Hyatt - *Oecoptychius* Neumayr, (Strigoceratidae, Mitteljura). *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde*, Serie.B, 2 6 9: 1-59.

SEQUEIROS L. & CARIOU E. 1984 - Sintesis bioestratigrafica del Calloviense de Ricla (Zaragoza, Cordillera iberica). *Estudios geologicos*, 4 0: 411-419.

SMITH A.G., SMITH D.G.& FUNNELL B.M. 1994 - Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge University Press: 1-99.

SMITH A.B. 1994 - Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns. *Blackwell Scientific Publications* (Ed.): 1-222.

SPATH L.F. 1928 - Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). Part. II: Oppeliidae. *Memoir of the geological Survey of India : Palaeontologia indica* , N.S. 9, Memoir. 2: 73-161.

STAHL C.F. 1824 - Ubersicht über die Versteinerungen Württembergs. *KorrespBl. des Württemb. Landwirtsch.* Ver., 6, 7: 29-35 et 47-51.

TASSY P. 1998 - Willi Hennig et l'objet paléontologique. *Geodiversitas*, 2 1, 1: 5-23.

THEOBALD N. 1958 - *Distichoceras zeissi* n. sp. du Callovien de Palente près Besançon. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon*, 2 , Géol., 8: 3-7.

THIERRY J. 1982 - L'application des méthodes quantitatives en paléontologie des Ammonites. *Inter.Symp.Concept.Méth. Paléo.* Barcelona: 269-278.

THIERRY J. 1982 - Téthys, Mésogée et Atlantique au Jurassique; quelques réflexions basées sur les faunes d'Ammonites. *Bulletin de la Société géologique de France* , 7, XXIV: 1053-1067.

THIERRY, J. 1986 - Réflexions sur l'utilisation des méthodes de dénombrement dans l'étude des taphocoenoses à ammonites. *Bulletin du Museum d'Histoire naturelle de Paris*, 4, 8: 231-245.

THIERRY, J. 1988 - Provincialisme et / ou Ecologie des Ammonites du Callovien en France. *In*: 2nd International Cephalopod *Symposium, Cephalopods present and past*, Tübingen 1985, Wiedmann & Kulimann (Eds) Schweizerbach , Stuttgart: 387-402.

THIERRY, J., CARIOU, E., ELMI, S., MANGOLD, Ch., MARCHAND, D. & RIOULT, M. 1988 - Callovien. In Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin centre de Recherche Elf Exploration Production,* Mémoire 1 7: 63-78.

TINTANT H. 1972 - La conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières,* 7 7:. 77-87.

TINTANT H. 1976 - Le polymorphisme intraspécifique en Paléontologie (exemples pris chez les Ammonites). *Haliotis,* Paris, 6: 49-69.

TINTANT H. & MOUTERDE R. 1980 - Classification et phylogénèse des ammonites au Jurassique. *International Symposium, Conceptions and Method in Paleontology.* Barcelone: 85-101.

TINTANT H., MARCHAND D. & MOUTERDE R. 1982 - Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoidés;les radiations adaptatives du Lias.*Bulletin de la Société géologique de France* , 7, XIV: 951-961.

TINTANT H. 1983 - Autochtonie ou allochtonie chez les Céphalopodes. *Mémoires Géologie de l'Université de Dijon,* 6:257-268.

TOUCAS A. 1885 - Note sur les terrains jurassiques des environs de Saint-Maixent, Niort et Saint J.ean d' Angély. *Bulletin de la Société géologique de France* , 3, XIII: 420-437.

TSUJITA C.J. & WESTERMANN G.E.G 1998 - Ammonoid habitats and habits in the Western Interior Seaway: a case study for the Upper Cretaceous Bearpaw Formation of southern Alberta, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 1 4 4 : 135-160

TSYTOVITCH de X. 1911 - *Hecticoceras* du Callovien de Chézéry. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* , XXXVII: 1-84.

TURNER A. & PATERSON H. 1991 - Species and speciation: evolutionary tempo and mode in the fossil record reconsidered. *Geobios,* 2 4, 6: 761-769.

VAIL P.R., COLIN J.P., DU CHENE R.J., KUCHLY J.& MEDIAVILLA F. 1987 - La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassi -que du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France,* 8, 3: 1301-1321

VAIL P.R., AUDEMARD F., BOWMAN S.A., EISNER P.N.& PEREZ-CRUZ C. 1991 - The strati-graphic signatures of tectonics eutacy and sedimentology. EINSELE G., RICKEN W. & SEILACHER A. Eds, Cycles and events in stratigraphy, Springer Verlag Publishers, Berlin: 617-659.

VAN WAGONER J.C., POSAMENTIER H.W., MITCHUM R.M., VAIL P.R., SARG J.F., LOUTIT T.S. & HARDENBOL J. 1988- An overview of the fundamentals of sequence stratigraphy and key definitions. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists,* Special Publication, 4 2 : 39-45.

WAAGEN W. 1869 - Die formenreihe des *Ammonites subradiatus. Geognostisch Paläontolo-*

gischen Beitrragen, Munchen, 2: 179-256.

WARD P.D. 1980 - Comparative shell shape distribution in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic-Tertiary nautilids. *Paleobiology*, 6: 32-43.

WARD P.D. 1983 - L'extinction des Ammonites. *Pour la Science*, 74 : 58-69.

WELSCH J. 1903 - Etude des terrains jurassiques du Poitou. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, III: 785-881.

WESTERMANN G.E.G. 1990 -New developments in Ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids. Atti II Conv.Int. F.E.A., Pergola , Pallini & *al.* (Eds): 459-478.

WESTERMANN G.E.G & WANG YI-GANG 1988 - Middle Jurassic ammonites of Tibet and the age of the Lower Spiti shales. *Palaeontology*, 3 1, 2: 295-339.

WESTERMANN G.E.G. 1996 - Ammonoid Life and Habitat . In *mmonoid Paleobiology*, Landman N., Tanabe K., Davis R.A. (Eds), Topics in Geobiology, 1 3, Plenum Press, New York.: 607-707.

WESTERMANN G.E.G. 1998 - Life Habits of Nautiloids. In *Functionnal Morphology of the Invertebrate Skeleton*, Savazzi (Ed.): 263-298.

WESTERMANN G.E.G & TSUJITA C.J. 1998 - Life Habits of Ammonoids. In *Functionnal Morphology of the Invertebrate Skeleton*, Savazzi (Ed.): 299-325.

ZANY D , ATROPS F., MARCHAND D. & THIERRY J. 1990 - Nouvelles données biostratigraphiques sur les séries du Bathonien et du Callovien des environs de Digne (Alpes de Haute Provence). *Géologie Méditerranéenne*, XVII, 1 : 39-53.

ZEISS A. 1956 - *Hecticoceras* und *Reineckeia* im Mittel- und Ober-Callovien von Blumberg (Sud Baden) *Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, N.F., 8 0: 1-101.

ZEISS A. 1959 - Hecticoceratinae (Ammonoidea jurassica). *Fossilium Catalogus.*, 1 Animalia Gravenhage (Ed.), 9 6: 1-143.

ZIEGLER B. 1967 - Ammoniten Okologie am Beispiel des Oberjura. *Geologische Rundschau*, 5 6: 439-464.

ZIEGLER P.A. 1988 - Evolution of the Arctic-North atlantic and Western Tethys. *AAPG*, Tulsa, Oklahoma, *Memoir* 4 3.

ZIETEN C.H. von 1830-1833 Die Versteinerungen Wurtembergs. Stuttgart: 1-102.

LISTE DES FIGURES

fig. 1: Situation des coupes du Centre-Ouest de la France avec des Distichoceratinae.

fig. 2: Localisation des gisements de Distichoceratinae des départements de la Vienne, des Deux-Sèvres et du Maine-et-Loire.

fig. 3: Situation des coupes dans le secteur géographique de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire).

fig. 4: Variations lithologiques du niveau-repère 8 dans les sous-zones à Rota et Trezeense, secteur de Montreuil-Bellay, (extraits de coupes).

fig. 5: Paramètres mesurés chez les Distichoceratinae.

fig. 6 Détail de l'aire ventrale et des sutures chez les Distichoceratinae.

fig. 7: Courbe de croissance, paramètre (H), d'une population isochrone de Normandie de *D. bicostatum / H. baugieri* ,.

fig. 8: Droite de régression du paramètre (O) dans le groupe *D. pasdejeuensis* (*D. pasdejeuensis, D. albus* et *D.* aff. *pasdejeuensis*).

fig. 9: Histogramme de distribution (rapport o) chez *D. complanatoides* de Souabe-Franconie.

fig.10: Histogramme de distribution (rapport e) chez *D. complanatoides* de Souabe-Franconie.

fig. 11: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) histogrammes de distribution comparée du rapport (e) chez des populations non isochrones, géographiquement différentes.

fig. 12: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) médianes comparées du rapport (e) chez des populations non isochrones, géographiquement différentes (cf. fig. 11).

fig. 13: *Distichoceras bicostatum* (Stahl, 1824) histogrammes de distribution comparée du rapport (o) chez des populations non isochrones, géographiquement différentes.

fig. 14: *Distichoceras bicostatum / Horioceras baugieri* histogrammes de distribution comparée du rapport (h) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

fig. 15: *Distichoceras bicostatum / Horioceras baugieri* histogrammes de distribution comparée du rapport (o) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

fig. 16: *Distichoceras bicostatum / Horioceras baugieri* :histogrammes de distribution comparée du rapport (e) chez une population isochrone de Normandie (phragmocônes).

fig. 17: Intervalle de divergence morphologique (idm) chez une population isochrone de *D. bicostatum* (M) / *H. baugieri* (m), pour D < 16mm.

fig. 18: Biozonation du Callovien moyen et supérieur .

fig. 19: Echelle stratigraphique standard du Callovien (Province subméditerranéenne).

fig. 20: Situation paléogéographique du matériel étudié, (Europe occidentale).

fig. 21 Paléogéographie du Callovien moyen-supérieur du Centre-Ouest de la France (Cariou, 1980).

fig. 22: Légende des coupes géologiques.

fig. 23: Coupe stratigraphique du Callovien moyen et supérieur de La Folie (coupe RY), secteur de Montreuil-Bellay.

fig. 24: Biostratigraphie du Callovien moyen/supérieur de Montreuil-Bellay (horizons XIIIb à XVI).

fig. 25: Biostratigraphie comparée du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay (horizons XVII à XX).

fig. 26: Coupe de La Grève (Saint-Laon, Vienne), (LM, RC).
fig. 27: Coupe de Saint-Jouin-de-Marnes (Deux-Sèvres), (GZ).
fig. 28: Coupes de La Grimaudière- Craon (Vienne), (GF, GS).
fig. 29: Coupe de Craon (Vienne) : limite callovo-oxfordienne.
fig. 30 : Coupe de Cherves (Vienne), (HB) .
fig. 31 : Coupe du Grand Breuil, (LK, SA), (zone à Coronatum): barre sommitale.
fig. 32: Coupe stratigraphique du Grand Breuil: limite callovo-oxfordienne, (SA).
fig. 33 : Coupe de Rouillé, (Vienne), (CA, CR).
fig. 34: Localisation stratigraphique des Distichoceratinae de Normandie.
fig. 35: Localisation stratigraphique des Distichoceratinae de Souabe-Franconie.
fig. 36: Liste des abbréviations utilisées en Systématique.
fig. 37a-c : Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Geminites janus primus* et *Geminites charreaui* . Comparaison avec *Chanasia hartmanni* .
fig. 38a-c: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Geminites janus intermedius* .
fig. 39a-c : Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Geminites janus janus* .
fig. 40a-c: Variations des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Geminites janus maximus*
fig. 41a-c: Droites de régression comparée des paramètres H, E et O chez le genre *Geminites* .
fig. 42a-c: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras quereihaci* et *D.* aff. *pasdejeuensis* .
fig. 43a-c: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras pasdejeuensis* et variations individuelles de ces paramètres par rapport au diamètre chez *D. zieteni* .
fig. 44a-c : Histogrammes de distribution des rapports h, e et o chez *Distichoceras pasdejeuensis* du Centre-Ouest de la France.
fig. 45a-c : Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras albus*
fig. 46a-c: Histogrammes de distribution des paramètres h, e et o chez *Distichoceras albus* du Centre-Ouest de la France.
fig. 47a-c : Droites de régression comparée des paramètres H, E et O dans la lignée spécifique *pasdejeuensis* (*D. quereilhaci* , *D. pasdejeuensis* et *D. albus*). Variations individuelles de ces paramètres par rapport au diamètre chez *D. zieteni* .
fig. 48a-c : Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o chez *Distichoceras pasdejeuensis* et *D. albus* .
fig. 49a-b : Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras complanatoides* du Centre-Ouest de la France .
fig. 50a-c : Histogrammes de distribution des rapports h, e et o chez *Distichoceras complanatoides* du Centre-Ouest de la France.
fig. 51a-b : Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras complanatoides* de Souabe-Franconie .
fig. 52a-c : Histogrammes de distribution des rapports h, e et o chez *Distichoceras complanatoides* de Souabe-Franconie.
fig. 53a-b : Courbes de croissance comparée des paramètres H, E et O chez *Distichoceras complanatoides* du Centre-Ouest de la France et d' Allemagne.
fig. 54a-c : Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o chez *Distichoceras complanatoides* du Centre-Ouest de la France et d'Allemagne.

fig. 55: Aire de distribution des paramètres H, E chez les sous-espèces 1, 1A, 2 et 3 de *Distichoceras complanatoides* de l'Ouest de la France et d'Allemagne.

fig. 56: Variation de l'enroulement (paramètre O) chez *D. complanatoides* ; aires de dispersion et définition des types 1A (Allemagne) et 1 (Centre-Ouest de la France)

fig. 57 a-b: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras bicostatum* du Centre-Ouest de la France.

fig. 58a-b: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras bicostatum* de Souabe-Franconie.

fig. 59a-b : Droites de régression comparée des paramètres H, E et O chez *Distichoceras bicostatum* du Centre-Ouest de la France et de Souabe-Franconie.

fig. 60a-c: Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o chez *Distichoceras bicostatum* du Centre-Ouest de la France et de Souabe-Franconie.

fig. 61a-b: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras* morphotype *nodulosum* du Centre-Ouest de la France.

fig. 62a-b: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *Distichoceras nodulosum* de Souabe-Franconie.

fig. 63a-b: Droites de régression comparée des paramètres H, E et O chez *Distichoceras* morphotype *nodulosum* du Centre-Ouest de la France et de Souabe-Franconie.

fig. 64a-b: Droites de régression comparée des paramètres H, E et O entre *Distichoceras* morphotype *nodulosum* et *Distichoceras bicostatum* de Souabe-Franconie.

fig. 65a-c: Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o entre *Distichoceras* morphotype *nodulosum* et *Distichoceras bicostatum* de Souabe-Franconie.

fig. 66a-c: Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o chez *Distichoceras nodulosum* du Centre-Ouest de la France et de Souabe- Franconie.

fig. 67a-b: Variations individuelles des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D. theobaldi*

fig. 68a-c: Variations individuelles comparées des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *Distichoceras theobaldi* et *D.* gr. *zeissi*

fig. 69a-c: Histogrammes de distribution comparée des rapports h, e et o chez *Distichoceras theobaldi* et *Distichoceras zeissi* .

fig. 70a-c: Variations individuelles des paramètres H, E et O en fonction du diamètre chez *D. zeissi*.

fig. 71a-c: Droites de régression comparée des rapports H, E et O chez *Distichoceras s.l.*

fig. 72a-c: Variations individuelles comparée des paramètres H, E et O par rapport au diamètre chez *Distichoceras zeissi* et *Geminites charreaui* .

fig. 73a-c: Droites de régression des paramètres H, E et O chez *H. semseyi*

fig. 74a-c: Histogrammes de distribution comparée des rapports h , e et o chez *Horioceras semseyi* (Loczy) et *Horioceras baugieri* (d'Orb.)

fig. 75a-c : Droites de régression comparées entre *Horioceras semseyi* et *H. baugieri*

fig. 76a-d : Histogrammes comparés des rapports h, e et o chez *D. quereilhaci* et *H.semseyi* : 76d Reconstitutions synthétiques de *H. semseyi* (Loczy) et de *H. baugieri* (d'Orb.)

fig. 77a-c : Droites de régression comparée des paramètres H, E et O chez *Horioceras baugieri* (d'Orb.) du Centre-ouest de la France (77a-b) et d'Allemagne (77c-d)

fig. 78: Allure de la section chez les Distichoceratinae

fig. 79: Lignes cloisonnaires chez *Geminites* ,*Chanasia* et *Bonarellites*

fig. 80: Lignes cloisonnaires chez *Distichoceras* gr. I (*D. pasdejeuensis*)
fig. 81: Lignes cloisonnaires chez *Distichoceras* gr. II (*D. bicostatum*) et *Horioceras* (*H. baugieri*)
fig. 82: La gémination chez les *Geminites*
fig. 83: La gémination chez les *Distichoceras*
fig. 84: Légendes des cartouches ontogéniques
fig. 85: Ontogénèse comparée de la lignée spécifique *Geminites janus*
fig. 86: Ontogénèse comparée et passage de la lignée *janus* à la lignée *pasdejeuensis*
fig. 87: Ontogénèse chez les *Distichoceras* du groupe II (lignée *bicostatum*)
fig. 88: Ontogénèse comparée et passage de *Chanasia* au sous-genre *Geminites*
fig. 89: Ontogénèse comparée et passage de la lignée *pasdejeuensis* aux *Distichoceras* de la lignée *bicostatum*
fig. 90: Individualisation de l'espèce *complanatoides* à partir de la lignée *D. bicostatum*
fig. 91: Ontogénèse comparée chez les formes microconques et passage de *Jeanneticeras girodi* aux *Horioceras* de la lignée *baugieri* ; ontogénèse de *Horioceras semseyi*
fig. 92: Les caractères liés (aire ventrale, ornementation latérale) chez les Distichoceratinae
fig. 93: La tuberculation latérale chez les Distichoceratinae
fig. 94: Caractères et états de caractères chez les Distichoceratinae (matrice 1D)
fig. 95: Grille matricielle de l'analyse cladistique (matrice 1 A)
fig. 96: Cladogramme Hennig des Distichoceratinae
fig. 97 : Clagogramme général des Distichoceratinae
fig. 98: Schéma phylétique des Distichoceratinae
fig. 99: Les processus évolutifs chez les Distichoceratinae
fig. 100 : Distribution stratigraphique des Distichoceratinae avec leur fréquence numérique
fig. 101: Extension biostratigraphique des Distichoceratinae
fig. 102 : Echelle biostratigraphique parallèle des Distichoceratinae
fig. 103: Fréquence relative des populations ammonitiques du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay par familles (sous-familles)
fig. 104: Variations fauniques majeures chez les populations ammonitiques de Montreuil-Bellay
fig. 105: Les phases de colonisation des Distichoceratinae en Europe occidentale
fig. 106 : Répartition morpho-séquentielle des ammonites et lignes cloisonnaires
fig. 107 : Les Distichoceratinae dans leur contexte séquentiel
fig. 108 : Le contexte séquentiel de la coupe de Montreuil-Bellay
fig. 109 : Répartition paléobiogéographique mondiale des Distichoceratinae au Callovien moyen / supérieur
fig. 110: Paléobiogéographie des Distichoceratinae au Callovien moyen supérieur en Europe occidentale

LISTE DES TABLEAUX

Tab. 1: Mesures de *Geminites janus primus* Baloge & Cariou
Tab. 2: Mesures de *Geminites janus intermedius* Baloge & Cariou
Tab. 3: Mesures de *Geminites janus janus* (Zeiss)
Tab. 4: Mesures de *Geminites janus maximus* Baloge & Cariou
Tab. 5: Mesures de *Geminites charreaui* Baloge & Cariou
Tab. 6: Mesures des *Distichoceras quereilhaci* Baloge & Cariou
Tab. 7: Mesures des *Distichoceras aff. pasdejeuensis* Gér. & Cont.
Tab. 8: Mesures des *Distichoceras pasdejeuensis* Gér. & Cont.
Tab. 9: Mesures des *Distichoceras albus* Baloge & Cariou
Tab.10: Mesures des *Distichoceras aff. zieteni* Par. & Bon.
Tab.11: Mesures des *Distichoceras* gr. *complanatoides* (Quenst.) du Centre-Ouest de la France
Tab. 12: Tableau récapitulatif des types de *Distichoceras complanatoides* (Quenst.)
Tab.13: Mesures de *Distichoceras bicostatum* (d'Orb.)
Tab.14: Mesures de *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum*
Tab. 15: Mesures de *Distichoceras bicostatum praenodulosum* Baloge & Cariou
Tab. 16: Mesures de *Distichoceras theobaldi* (Bourq. & Con.)
Tab. 16a: Mesures de *Distichoceras* gr. *zeissi*
Tab. 17 : Mesures de *Distichoceras* sp. A (*D.* cf. *zeissi*)
Tab. 18: Tableau récapitulatif des paramètres H, E et O chez *Distichoceras s.l.*
Tab. 19: Mesures de *Horioceas semseyi* (Loczy)
Tab. 20: Mesures de *Horioceras baugieri* (d'Orb.)
Tab. 21: Mesures de *Horioceras aff. baugieri* (d'Orb.)
Tab. 22: Mesures de *Horioceras cf. baugieri* (d'Orb.)
Tab. 23 : Tableau récapitulatif des sections chez les Distichoceratinae
Tab. 24 : Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Geminites*
Tab. 25: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr. I (*pasdejeuensis*)
Tab. 26: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr. II (*bicostatum*)
Tab. 27: Tableau récapitulatif des éléments ontogéniques chez *Distichoceras* gr. III (*theobaldi -zeissi*)
Tab. 28: Synthèse des éléments ontogéniques chez *Horioceras* et *Jeanneticeras*
Tab. 29 : Comptage de la faune totale du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay (tab.29a comptage numérique, tab.29b comptage en pourcentage)
Tab. 30 : Le spectre faunique du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay, (comptage Bonnot, 1995)
Tab. 31: Tableau comparatif des comptages à Montreuil-Bellay
Tab. 32: Les peuplements du Callovien supérieur du Dijonnais et de Haute-Marne
Tab. 33: Les peuplements du Callovien supérieur de Chaignay (Côte d'Or)
Tab. 34: Les peuplements du Callovien supérieur de Normandie
Tab. 35: Les peuplements du Callovien supérieur de Souabe-Franconie

Tab. 36: Les populations à effectifs réduits du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

Tab. 37: Relation taille, morphologie et lignes de suture chez diverses ammonites (familles, sous-familles du Callovien, adapté de marchand, 1992)

Tab. 38: Relation taille, morphologie et lignes de suture chez les Distichoceratinae

Tab. 39: Evolution de l'enroulement et de la section des Distichoceratinae

Tab. 40: Evolution des morphologies des ammonites du Callovien supérieur de Montreuil-Bellay

Planche 1

Fig. 1-2 *Chanasia hartmanni* Zeiss

Spécimen AD/103, Pamproux (Deux-Sèvres), collection Baloge, horizon VIII à Bannense. (1): vue latérale d'un exemplaire adulte utilisé pour comparaison entre *Chanasia* et *Geminites*. Ornementation similaire des tours internes, costulation externe de même style et même évolution ontogénique du mur ombilical. (2): aire ventrale tricarénée et tectiforme.

Fig. 3-4 *Geminites janus primus* subsp.nov., holotype

Spécimen CR/c3/2, carrière de Rouillé (Vienne), collection Baloge, horizon VIII à Bannense. (3). Individu avec loge: vue latérale montrant la gémination irrégulière et le renforcement des clavi. (4): côté ventral tricaréné et tectiforme.

Fig. 5-6 *Geminites janus intermedius* subsp.nov., holotype

Spécimen LUS/1, La Grimaudière (Vienne), collection Baloge, horizon IX à Turgidum. (5): exemplaire adulte avec une gémination régulière de la costulation externe et des clavi marqués. Présence d'une taeniola ombilicale. (6): côté ventral tricaréné avec la crénulation caractéristique au niveau de la loge d'habitation.

Fig. 7 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/440 , Saint Laon (Vienne), collection Charreau, sous-zone à Leuthardti: vue latérale d'une forme juvénile montrant la gémination du phragmocône.

Fig. 8 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/441 , Saint Laon (Vienne), collection Charreau, sous-zone à Leuthardti: vue latérale d'une forme adulte à forte costulation

Fig. 9 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/192 , Saint Laon (Vienne), collection Baloge, sous-zone à Leuthardti: vue latérale d'une forme juvénile montrant le début de la gémination sur le phragmocône.

Fig. 10 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/212, Saint Laon (Vienne), collection Baloge, sous-zone à Leuthardti: vue latérale d'une forme juvénile à forte costulation.

Toutes les photographies sont en grandeur naturelle (X1), sauf indication contraire.

La flèche indique la fin du phragmocône.

Planche 1

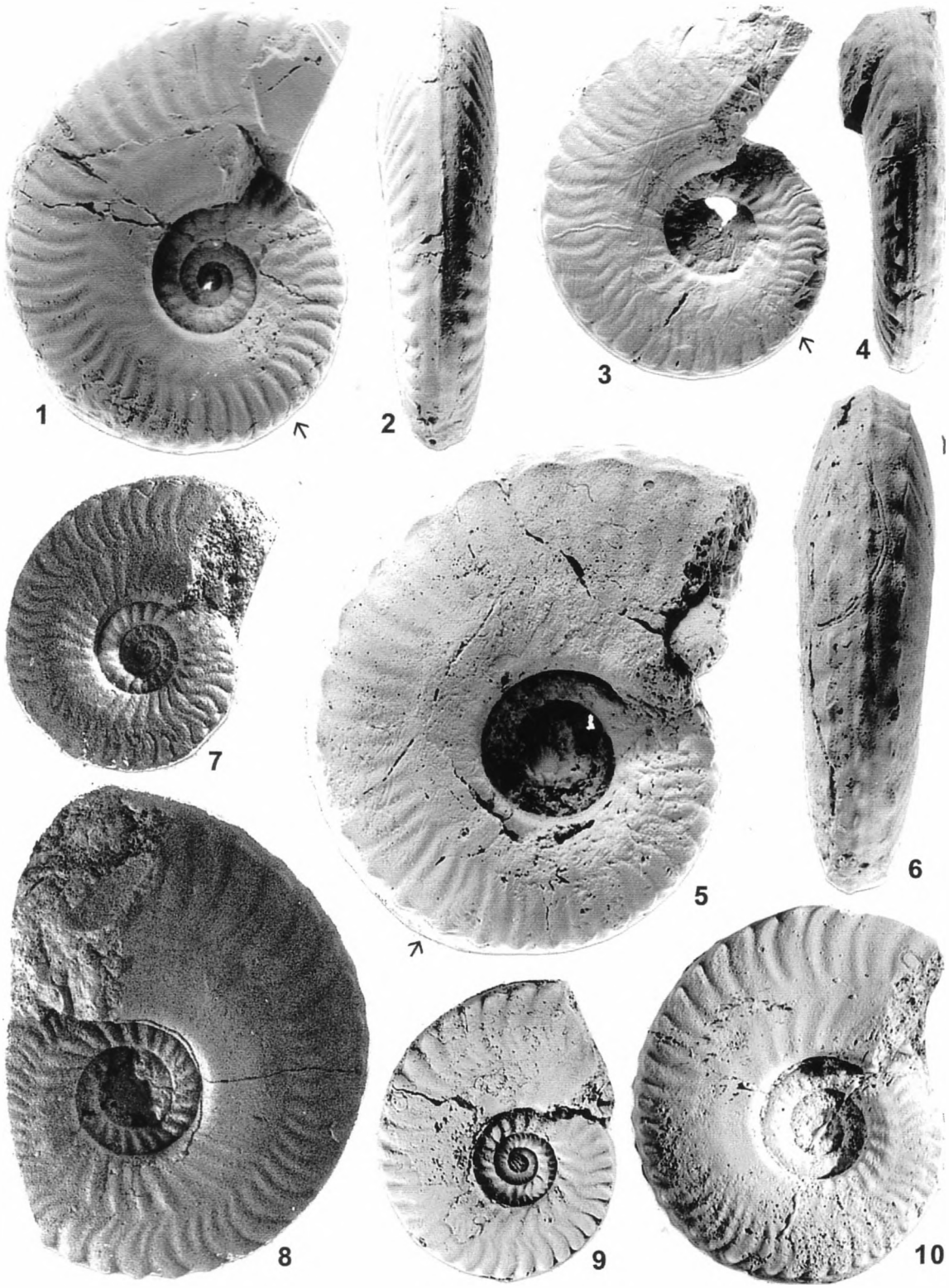


Planche 2

Fig. 1 à 3 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/15, Saint Laon (Vienne), collection Baloge, sous-zone à Leuthardti. (1): vue latérale d'un spécimen adulte plus complet que l'holotype de Tsytovitch et montrant mieux l'évolution de la costulation. A la fin du phragmocône apparition des côtes secondaires géminées; la costulation s'affaiblit dans la deuxième partie de la loge. Le mur ombilical croit régulièrement, (X 0,8). (2): côté ventral tricaréné caractéristique avec une quille médiane très marquée, (X 0,8). (3): vue détaillée de la gémination et des tours les plus internes lisses suivis par l'apparition des côtes primaires saillantes et proverses, (X 1,5).

Fig. 4 *Geminites janus janus* (Zeiss)

Spécimen LM/442, Saint Laon (Vienne), collection Charreau, sous-zone à Leuthardti. Vue latérale d'un spécimen adulte.

Fig. 5 *Geminites janus maximus* subsp.nov.

Spécimen BIZ/300, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Bizien, sous-zone XV à Trezeense: aire ventrale tricarénée aplatie à comparer à celle caractéristique et plus tectiforme de *G. janus janus* (Pl. 2, fig. 2), (Phragmocône, X1,5).

Planche 2

Planche 3

Fig. 1-2 *Geminites janus maximus* subsp.nov., holotype
Spécimen GF/155, Craon (Vienne), collection Baloge, sous-zone XV à Trezeense. (1): exemplaire adulte évolute et incomplet (2): vue ventrale et orale.

Fig. 3-4 *Geminites janus maximus* subsp.nov.
Spécimen BIZ/300, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Bizien, sous-zone XV à Trezeense. (3): vue latérale d'un phragmocône bien conservé montrant la gémination. (4): aire ventrale tricarénée caractéristique.

Fig. 5 *Geminites charreaui* nov.sp., holotype
Spécimen CHR/100, La Grimaudière (Vienne), collection Charreau, sous-zone à Baylei (probablement horizon XI à Villanyensis, d'après le faciès). Phragmocône: vue latérale montrant la gémination discrète et les tubercules latéraux saillants. Les côtes secondaires en éventail ne sont pas aussi régulières que celles de *Distichoceras* aff. *zeissi*, (pl.8, fig. 5).

Fig. 6 *Geminites charreaui* nov.sp.
Spécimen CHR/101, La Grimaudière (Vienne), collection Charreau, probablement le même niveau stratigraphique que l'holotype, sous-zone à Baylei (horizons XI-XII). Côté ventral montrant une tricarénation bien marquée.

Fig. 7 *Geminites charreaui* nov.sp.,
Spécimen RI/11/3, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Baylei et probablement horizon XI à Villanyensis d'après le faciès. Phragmocône: vue latérale montrant la gémination discrète, (X 1,5).

Fig. 8 *Geminites janus janus* (Zeiss)
Spécimen MN/617, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone XIIIa-b à Leuthardti. Forme adulte: vue latérale d'une face mal préservée mais démontable, montrant très bien les tours internes. Début du stade géminé vers 25-30mm de diamètre.

Planche 3

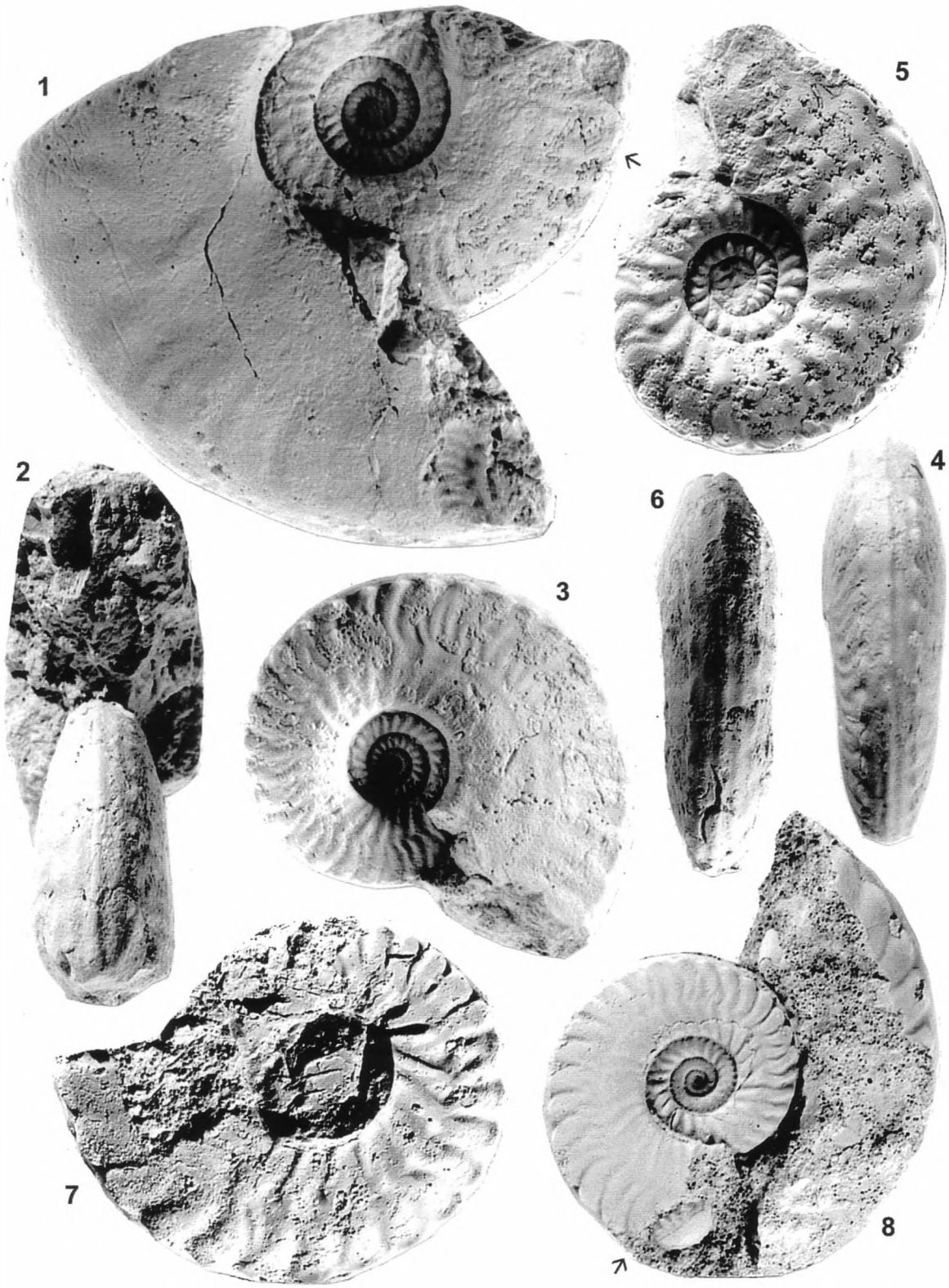


Planche 4

Fig. 1 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/88, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu juvénile avec les clavi très bien conservés.

Fig. 2 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/59, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte avec stade à clavi proéminents.

Fig. 3 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/61A, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte.

Fig. 4 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/102, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte.

Fig. 5 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/30, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte complet avec ses apophyses jugales.

Fig. 6 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/18, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte.

Fig. 7 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/19, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte.

Fig. 8 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/103, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte de grande taille un peu écrasé.

Fig. 9 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/11/1, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte de grande taille.

Fig. 10 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/25, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte de grande taille.

Fig. 11 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/55, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte avec léger sillon spiral.

Fig. 12 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/11, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Forme adulte: aire ventrale avec une fine carène et un épaulement latéro-ventral, (X2).

Fig. 13 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/89, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte avec une fine carène.

Fig. 14 *Horioceras semseyi* (Loczy)
Spécimen SA/104, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte montrant les clavi.

Fig. 15 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.
Spécimen SA/24, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte avec un stade éogéminé suivi d'une costulation falciforme.

Fig. 16 *Horioceras baugieri* (d'Orbigny)
Spécimen MN/261, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone XV à Trezeense. Vue latérale d'un exemplaire adulte typique pour comparaison avec *Horioceras* cf. *baugieri* .

Fig. 17-18 *Horioceras* cf. *baugieri* (d'Orbigny).
Exemplaire unique VIL/1, Les Maisons Blanches (Deux-Sèvres), collection Villier, horizons VII-VIII à Kiliani-Bannense.(17): vue latérale d'un *Horioceras* adulte proche de *Horioceras baugieri* (d' Orb.). (18): vue ventrale à clavi pointus.

Fig. 19 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.
Spécimen SA/105, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Tours internes avec sillon latéral.

Fig. 20 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.
Spécimen SA/20, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Phragmocône juvénile.

Fig. 21 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.
Spécimen SA/50, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Vue ventrale d'une forme juvénile avec clavi.

Fig. 22 *Distichoceras quereilháci* nov. sp.
Spécimen SA/50, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Vue ventrale de la forme précédente (Fig; 21) montrant la tricarénation.

Planche 4

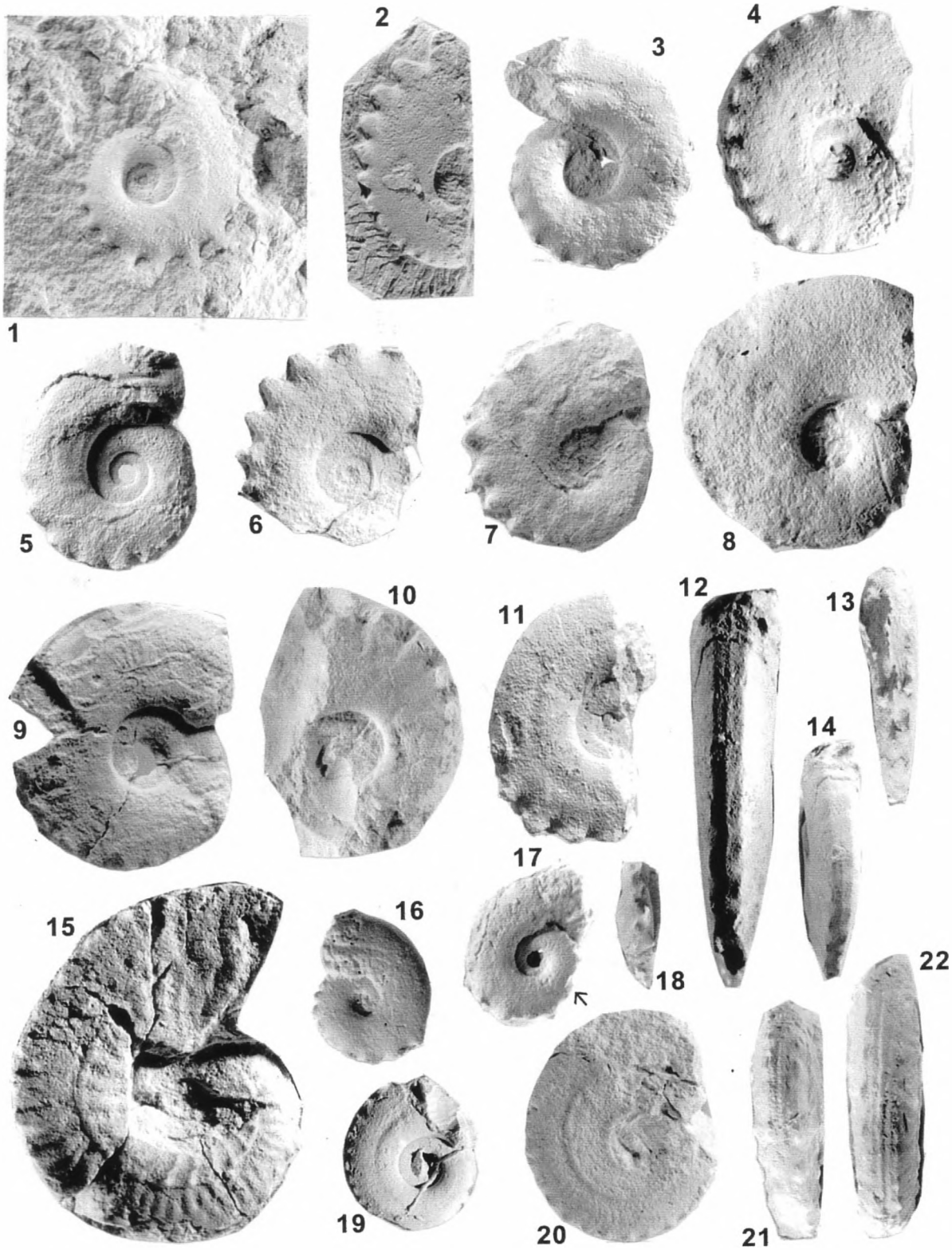


Planche 5

Fig. 1 *Distichoceras* aff. *zieteni* Parona & Bonarelli

Exemplaire PDJ/3b/1, Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres), collection Cariou, horizon XV à Trezeense. Individu adulte,original, avec de petits tubercules pointus au point de division des côtes. Ce caractère est souvent lié à une ornementation renforcée.

Fig. 2 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.

Spécimen SA/8, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Phragmocône juvénile à sillon marqué.

Fig. 3 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.

Spécimen SA/50, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Individu adulte à stade éogéminé développé.

Fig. 4 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.

Spécimen SA/ I.A/7, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei.Phragmocône juvénile à costulation forte.

Fig. 5 *Distichoceras quereilhaci* nov. sp.

Spécimen SA/NR/2, Le Grand Breuil près Rouillé (Vienne), banc 10b, collection Baloge, horizon XII à Baylei. Phragmocône juvénile à costulation externe parfois multidivisée.

Fig. 6 *Distichoceras* aff. *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)

Spécimen GS/233, La Grimaudière (Vienne), collection Baloge, horizon XIIIb à Waageni. *Distichoceras* juvénile proche de l'espèce *pasdejeuensis* à stade éogéminé suivi du stade caractéristique à côtes falciformes.

Fig. 7 *Distichoceras* aff. *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)

Spécimen LM/444 , Saint-Laon (Vienne), collection Charreau, horizon XIIIb à Waageni probable d'après le faciès. Fragment de loge à tubercules épineux au niveau du sillon spiral médian.

Fig. 8 *Distichoceras bicostatum* cf. morphotype *nodulosum* (Quenst.)

Spécimen LM/446, Saint-Laon (Vienne), collection Baloge, horizon XVIII à Nodulosum probable. Phragmocône: tours internes pour comparaison avec pl.10, fig. 14.

Fig. 9 *Distichoceras* aff. *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)

Spécimen RL/2, Chenay (Vienne), collection Baloge, horizon XIII à Waageni probable d'après le faciès. Forme juvénile à stade éogéminé bien marqué.

Fig. 10 *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)

Spécimen MN/708, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Echantillon avec loge pour comparaison avec *D.* aff. *pasdejeuensis* montrant la costulation falciforme caractéristique.

Fig. 11 *Distichoceras* aff. *quereilhaci* nov. sp.

Echantillon BRE/1, carrière du Grand Breuil près de Lusignan (Vienne), collection Cariou, horizon XII à Baylei (banc 10b ?). Fragment de phragmocône pouvant être comparé aux tours internes de *D. pasdejeuensis* qui sont identiques.

Fig. 12 *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)

Spécimen MN/1764, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Forme adulte, complète, de grande taille à costulation affaiblie. Bord ombilical perlé.

Planche 5

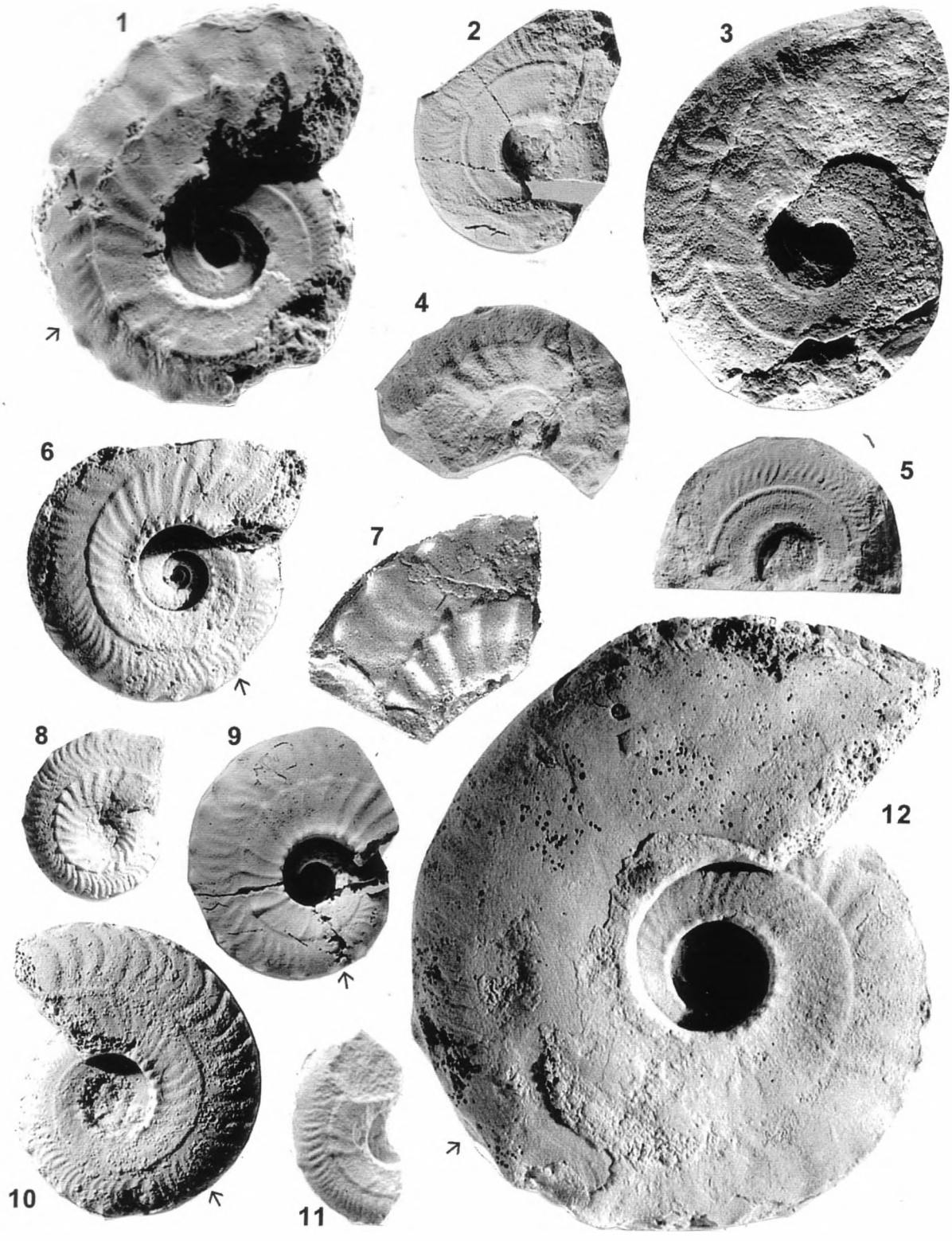


Planche 6

Fig. 1-2 *Distichoceras albus* nov.sp., holotype
Spécimen CHR/47735, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Charreau, horizon XV à Trezeense. (1): vue latérale d'un adulte montrant la costulation fine sur le phragmocône et l'aspect lisse de la loge. Les clavi saillants occupent surtout la première moitié de la loge. Le spécimen appartient au type "c". (2): côté ventral caractéristique avec une quille médiane sinueuse.

Fig. 3-4 *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)
Spécimen CHR/47098, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Charreau, horizon XV à Trezeense. (3): vue latéraled'un adulte, montrant l'ornementation typique du phragmocône: côtes falciformes marquées, sillon spiral médian et bord ombilical perlé. (4): côté ventral avec une quille médiane proéminente.

Fig. 5 *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)
Spécimen HU/2, Antoigné (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Fragment de loge d'un adulte montrant de larges côtes presque radiales. Ce type d'ornementation peut être comparé à la vue latérale de *Distichoceras* aff. *zeissi* Théobald, (voir pl.8, fig.5).

Fig. 6 *Distichoceras pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)
Spécimen MN/589, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Spécimen adulte presque complet avec une section arrondie en fin de loge. La costulation falciforme s'atténue à la fin du phragmocône.

Planche 6

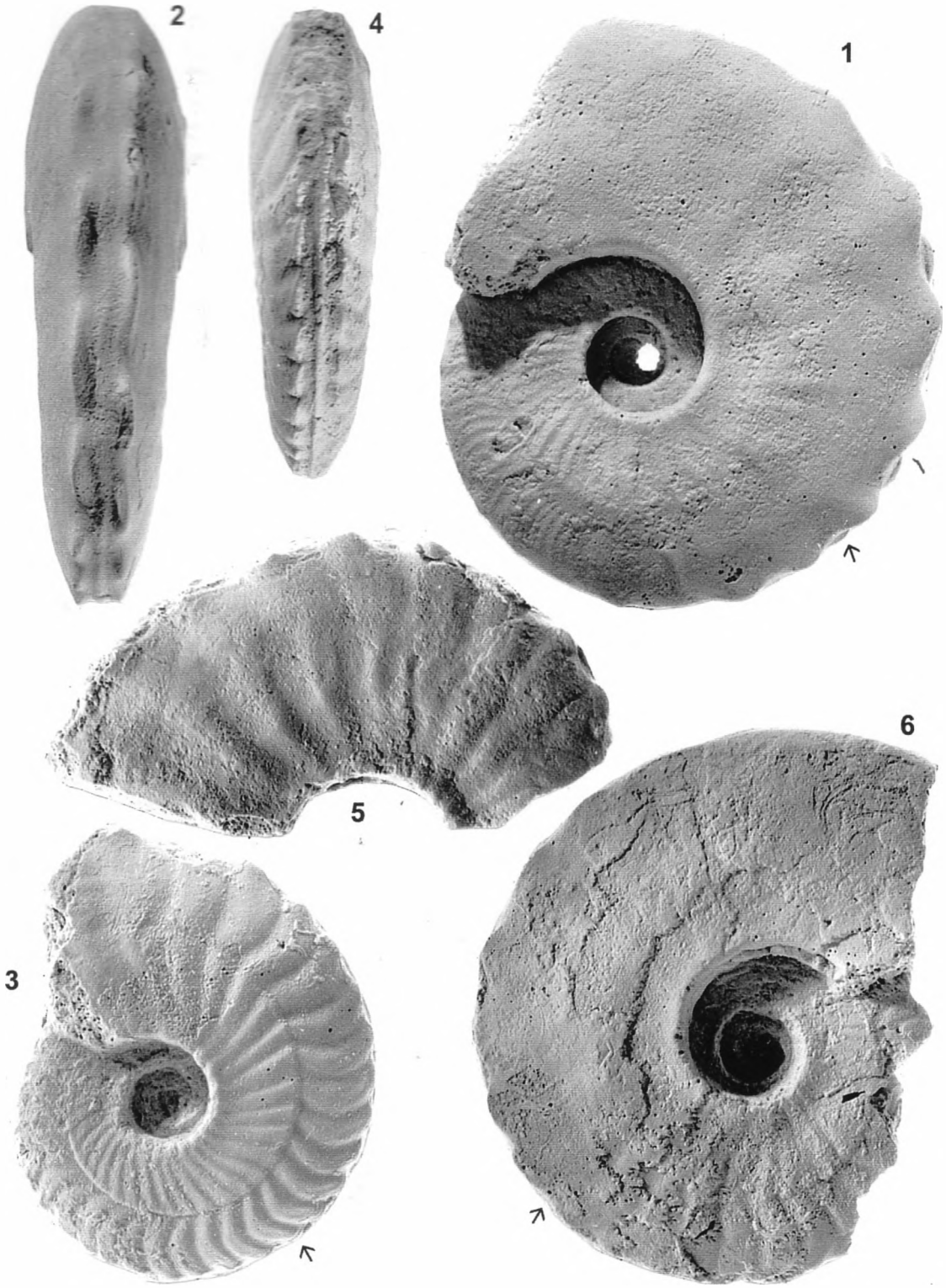


Planche 7

Fig.1 *Distichoceras albus* nov.sp.
Spécimen MN/1768, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Vue latérale d'un exemplaire adulte avec loge, très bien préservé avec une costulation fine dans la deuxième moitié de la loge; type morphologique "c".

Fig.2-3 *Distichoceras albus* nov.sp.
Spécimen MN/1046, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. (2): Spécimen juvénile complet très bien préservé avec la constriction terminale du péristome. Voir la position des clavi sur l'ensemble du test; type morphologique "c". (3): vue latérale montrant les clavi saillants.

Fig. 4 *Distichoceras* gr. *pasdejeuensis* (Gér. & Cont.)
Spécimen CHR/47103, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Charreau, sous-zone XV à Trezeense. Phragmocône: tours internes à clavi fins et espacés avec le début des côtes primaires aplaties. Echantillon utilisé pour comparaison avec la forme figurée précédemment, pl. 5, fig. 11.

Fig. 5-6 *Distichoceras albus* nov.sp.
Spécimen MN/1064, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. (5): vue latérale d'un exemplaire adulte avec loge, comprimé avec une ornementation atténuée appartenant au type "a", (X 0,8). (6): côté ventral tabulé et monocaréné, (X 0,8).

Fig.7-8 *Distichoceras albus* nov.sp
Spécimen MN/1227, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. (7): Spécimen adulte avec loge: une ornementation fine et affaiblie et des clavi saillants; type morphologique "b". (8): aire ventrale montrant l'épaisseur du spécimen et la force des clavi.

Planche 7

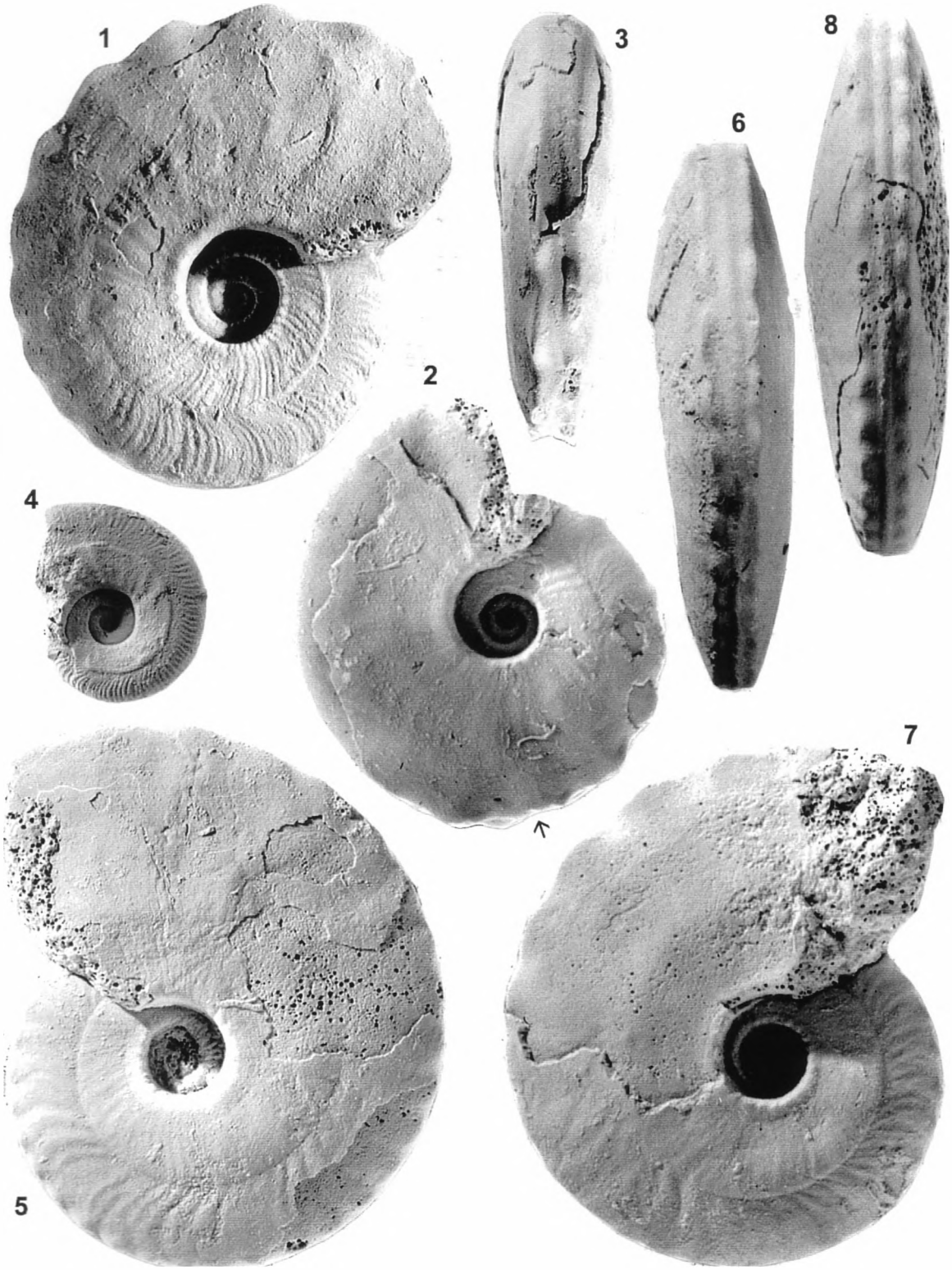


Planche 8

Fig. 1-2 *Distichoceras* sp. A (cf. *zeissi* Théobald)
Spécimen FSP/101, localité inconnue des Deux-Sèvres, de la Vienne (ou du secteur de Montreuil-Bellay ?), collection Faculté des Sciences de Poitiers, probablement de la sous-zone à Collotiformis d'après le faciès. (1): vue latérale d'une loge d'un grand exemplaire adulte, évolute, mal préservé, proche de l'espèce *zeissi* . Noter les larges côtes tendues et le mur ombilical élevé. (2): vue ventrale montrant les clavi de direction très oblique et la carène médiane sinueuse.

Fig. 3 *Distichoceras* aff. *theobaldi* (Bourquin & Contini)
Spécimen HV/7, Le Chalet, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. Vue latérale d'une forme juvénile assez complète, montrant les fortes côtes primaires dans la deuxième moitié de la loge.

Fig. 4 *Distichoceras* aff. *zeissi* Théobald
Spécimen RY/I.9/1, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XIV à Rota. vue latérale d'un spécimen adulte à tubercules larges et saillants et à côtes secondaires subtriangulaires.

Fig. 5-6 *Distichoceras* aff. *zeissi* Théobald
Spécimen BIZ/301, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Bizien, horizons à Rota/Leckenbyi. (5): vue latérale d'un adulte montrant des tubercules larges et saillants et les côtes secondaires en éventail. (6): côté ventral unicaréné avec les clavi saillants et alternants.

Fig. 7-8 *Distichoceras* aff. *theobaldi* (Bourquin & Contini)
Spécimen MN/1038, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XV à Trezeense. (7): vue latérale d'une loge d'un spécimen à côtes primaires bien marquées et associées deux par deux. (8): côté ventral caractérisé par un seul et gros clavus.

Planche 8

Planche 9

Fig. 1 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen MN/1350, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'un spécimen adulte complet avec le stade final arrondi.

Fig. 2 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen MN/1578, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Adulte àection du tour finale arrondie montrant les deux fausses carènes.

Fig. 3 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen QZ/D2/5, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon à Nodulosum. Individu adulte à ornementation faible et à section finale ogivale très comprimée. Stade géminé réduit: morphotype 3.

Fig. 4 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen MN/928, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Phragmocône involute montrant la costulation externe multidivisée; voir la figure de Quenstedt, 1885, pl. 75, fig.25).

Fig. 5 à 7 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen HO/c3/18, Pas-de-Jeu (Deux-Sèvres), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. (5): vue latérale d'un jeune spécimen involute presque complet avec une zone à clavi très réduite. (6): aire ventrale montrant le stade à petits clavi et l'aspect du côté ventral, tout d'abord unicaréné puis tricaréné. (7): même côté ventral, plus proche du péristome ou s'effectue le passage entre l'aire ventrale tricarénée à bicarénée.

Fig. 8 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen HU/7, La Motte-Bourbon (Vienne), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Spécimen adulte montrant des clavi petits mais marqués au point de division des côtes d'où partent les côtes secondaires multidivisées. Comparer ce type d'ornementation avec celui de *Distichoceras* aff. *zieteni*, pl.5, fig. 1.

Fig. 9 *Distichoceras complanatoides* (Quenstedt)

Spécimen QZ/c1-3/3, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale montrant un sillon spiral médian marqué et des côtes secondaires multidivisées parfois dédoublées.

Fig. 10 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)

Spécimen QZ/D2/9, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'un individu adulte avec un sillon spiral médian marqué et une costulation externe régulièrement géminée.

Fig. 11 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)

Spécimen MN/1924, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'une forme juvénile avec loge, montrant la gémination régulière et une costulation primaire marquée.

Fig. 12 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)

Spécimen MN/c2/1, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'un variant adulte de grande taille avec une ornementation très grossière. Bord ombilical incliné.

Planche 9

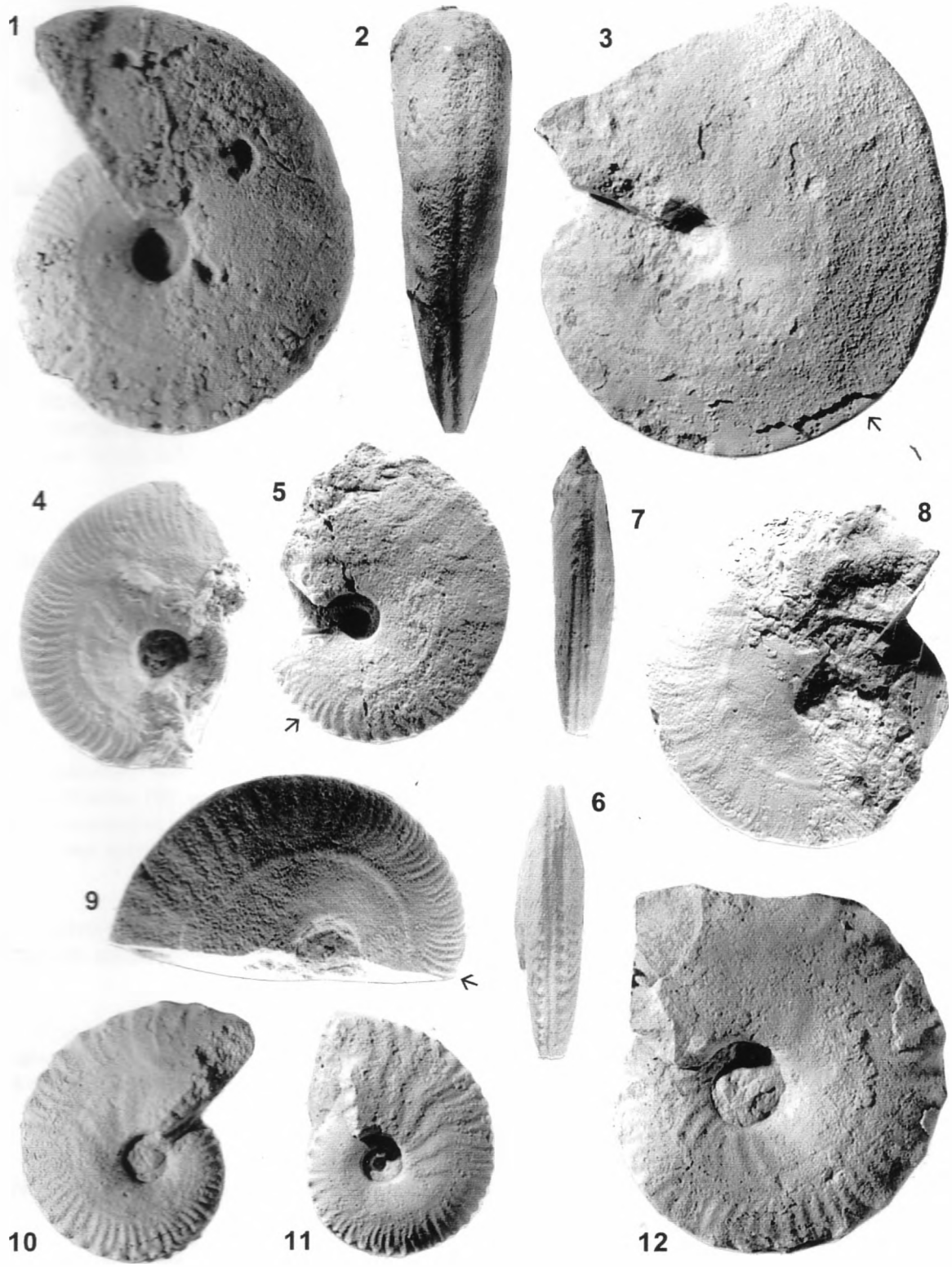


Planche 10

Fig. 1 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)
Spécimen FLE/10, N°62790, collection Museum de Stuttgart, horizon à Flexispinatum. Vue latérale d'un individu complet avec sa loge à gémination régulière.

Fig. 2 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)
Spécimen LM/445, Saint Laon (Vienne), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'un individu juvénile avec loge.

Fig. 3 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)
Spécimen MN/2102, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon à Collotiformis. Vue latérale d'un individu adulte morphologiquement très proche de la figuration de d'Orbigny.

Fig. 4-5 *Distichoceras bicostatum praenodulosum* nov.subsp.
Spécimen CHR/47253B, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Charreau, sous-zone à Trezeense. (4): vue latérale d'un spécimen adulte moins tuberculé que les exemplaires CHR/47253 et que l'holotype MN/1850. (5): vue ventrale sans tricarénation finale.

Fig. 6 *Distichoceras bicostatum* (Stahl)
Spécimen LM/446, Saint Laon (Vienne), collection Baloge), sous-zone à Collotiformis. Vue latérale d'un individu adulte à gémination régulière.

Fig. 7-8 *Distichoceras bicostatum praenodulosum* nov.subsp.
Spécimen CHR/47253, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Charreau, sous-zone à Trezeense. (7): vue latérale d'une loge avec une tendance à la tuberculation au point de division des côtes. (8): aire ventrale sans la tricarénation finale.

Fig. 9-10 *Distichoceras bicostatum bicostatum* (Stahl)
Spécimen MN/712, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Collotiformis. (9): vue latérale d'un exemplaire adulte presque complet utilisé pour comparaison de l'ornementation avec l'espèce *complanatoides* (pas de côtes multidivisées chez la première forme) (10): vue ventrale.

Fig. 11 *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenst.)
Spécimen RC/89, Saint Laon (Vienne), collection Baloge, horizon XVIII à Nodulosum. Vue latérale, adulte montrant bien les nodules et leur position par rapport à l'ensemble de la coquille.

Fig. 12 *Distichoceras bicostatum* aff. morphotype *nodulosum* (Quenst.)
Spécimen RD/145, Craon (Vienne), collection Baloge, horizon XVIII à Nodulosum (?). Vue latérale d'un individu avec loge, atypique, de grande taille tendant vers la livrée *nodulosum* . Variant à clavi très nombreux.

Fig. 13 *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenst.)
Spécimen QZ/C2/47, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, horizon XVIII à Nodulosum. Vue latérale caractéristique d'un phragmocône juvénile.

Fig. 14-15 *Distichoceras bicostatum* morphotype *nodulosum* (Quenst.)
Spécimen GDC/10604, Le Grouin-du-Cou (Vendée), côte atlantique, collection Cariou, horizon XVIII à Nodulosum. (14): vue latérale montrant les nodules typiques au point de division des côtes. (15): aire ventrale montrant la nette tricarénation finale sur la loge, (phragmocône)

Fig. 16 *Distichoceras nodulosum praenodulosum* nov.subsp., Holotype. Spécimen juvénile MN/1850, Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), collection Baloge, sous-zone à Trezeense. Vue latérale montrant bien les tubercules et l'évolution de la costulation vers la livrée *nodulosum* .

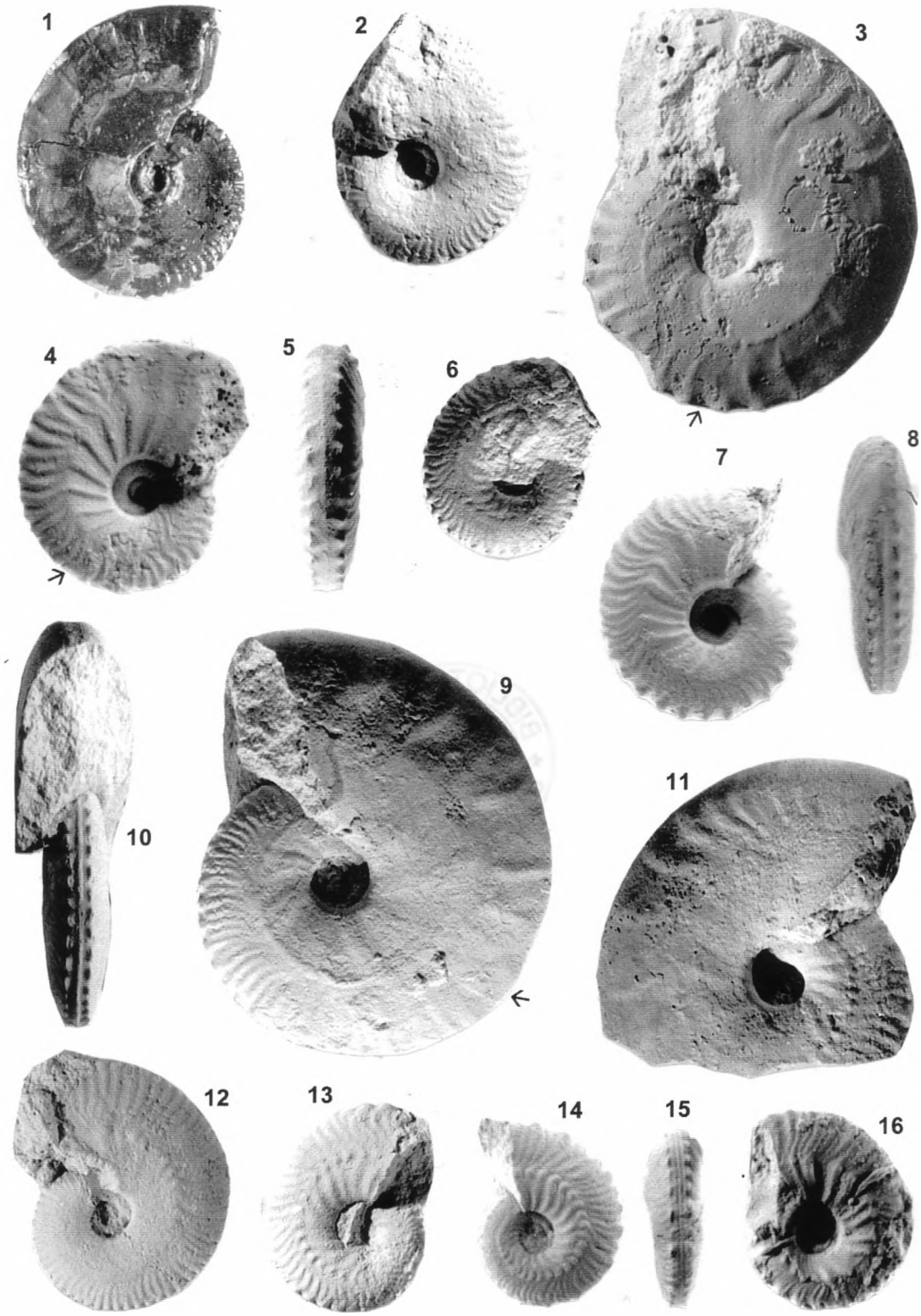



Planche 10