

LE GENRE *RICHTERELLA* AVRAM (AMMONITINA, PÉRISPHINCTIDÉS)
DANS LE TITHONIQUE INFÉRIEUR DE LA BORDURE ARDÉCHOISE
(SUD-EST DE LA FRANCE) : DIMORPHISME ET VARIABILITÉ

par

FABRIZIO CECCA *

RÉSUMÉ

Le dimorphisme au sein du genre *Richterella* AVRAM est confirmé sur la base d'un matériel récolté en Ardèche (Le Pouzin, Broyon), principalement dans les niveaux de la zone à Fallauxi. Le microconque, *R. richteri* (OPPEL), est dépourvu d'oreillettes latérales mais un rostre ventral, dû à la forte inflexion vers l'avant des côtes secondaires, est présent. Le macroconque correspond à « *Lemencia* » *praerichteri* DONZE & ENAY. Ces deux formes sont donc réunies dans la même espèce, *R. richteri* et *a fortiori*, dans le même genre, *Richterella*. Le microconque, généralement mieux conservé que le macroconque dans le matériel étudié, montre une variabilité de l'ornementation plus importante que celle admise jusqu'ici. Les formes ardéchoises montrent plus d'affinités avec celles d'Espagne qu'avec celles de Roumanie. Le cadre stratigraphique et le contexte faunique de *Richterella* en Ardèche, sont discutés.

ABSTRACT

Dimorphism in the genus *Richterella* AVRAM is confirmed on the basis of material collected in Ardeche (South east France) principally in the beds of the Fallauxi zone, from the localities of Le Pouzin and Broyon. The microconch, *R. richteri* (OPPEL), lacks lateral lappets but a ventral horn, formed by the strongly projected forward secondary ribs, is present. The macroconch is « *Lemencia* » *praerichteri* DONZE & ENAY. These two forms are united in the same species, *R. richteri*, and then in the same genus, *Richterella*. The microconch, which is generally better preserved than macroconch in the studied material, shows a greater variability of ribbing than previously thought, due to the poor illustrations of the lectotype of *richteri* (reproduced here) which showed only dichotomous ribs. The genus *Richterella* loses its original dimorphic sense and since its origins and its possible derivations are unknown, it became a taxon defined on morphological bases. The forms from Ardeche bear a greater resemblance to the Spanish ones than they do to the Roumanian forms. The stratigraphical and faunal contexts of *Richterella* in Ardeche are discussed in this work.

MOTS-CLÉS : AMMONITINA, PÉRISPHINCTIDÉS, *RICHTERELLA*, JURASSIQUE, TITHONIQUE, PALÉONTOLOGIE, DIMORPHISME, BIOSTRATIGRAPHIE, ARDÈCHE (FRANCE).

KEY-WORDS : AMMONITINA, PERISPHINCTIDS, *RICHTERELLA*, JURASSIC, TITHONIAN, PALEONTOLOGY, DIMORPHISM, BIOSTRATIGRAPHY, ARDECHE (FRANCE).

* Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, Lyon I et Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, associé au CNRS (UA 11), 27-43, bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne, Cedex.

TABLE DES MATIÈRES

I — Introduction	p. 34	1 - Les exemplaires de la zone à Semiforme .	p. 39
1 - <i>Ammonites richteri</i> OPPEL et <i>Lemencia praerichteri</i> DONZE & ENAY	p. 34	2 - Les populations de la base de la zone à Fallauxi : dimorphisme et variabilité	p. 39
2 - Le taxon <i>Richterella</i> AVRAM	p. 35	a - Dimorphisme	p. 40
II — Cadre stratigraphique et faunique	p. 35	b - Variabilité	p. 41
1 - La série tithonique de la bordure ardéchoise	p. 36	3 - Comparaisons des formes ardéchoises et de celles provenant de Roumanie et d'Espagne méridionale	p. 41
2 - Le cadre biochronologique de référence .	p. 38	IV — Conclusions	p. 43
3 - Le contexte faunique	p. 38	V — Références bibliographiques	p. 43
III — Les formes ardéchoises	p. 39		

I — INTRODUCTION

Ammonites richteri OPPEL, 1865 figurée pour la première fois par K.A. Zittel en 1868 (pl. 20, fig. 9-12) est une espèce fréquemment citée dans la littérature concernant les faunes du Tithonique inférieur, en raison aussi de sa vaste répartition géographique au sein de la Téthys.

Récemment elle est devenue l'espèce-type du genre *Richterella* AVRAM qui, depuis sa création en 1974, a fait l'objet de diverses publications sur sa position taxinomique (Sapunov, 1977 ; Oloriz, 1978a,b).

Cette espèce a été citée en Ardèche par A. Toucas (1890) et par G. Mazenot (1939) mais sur la base de déterminations erronées (Le Hégarat, 1973), sauf pour l'un des deux exemplaires figurés par Toucas (*ibid.*) celui de la pl. 14, fig. 2, provenant du Pouzin. De cette même localité provient l'holotype de *Lemencia praerichteri* DONZE & ENAY, forme qui a joué un rôle important pour les discussions et les interprétations du taxon *Richterella*.

1 - AMMONITES RICHTERI OPPEL ET LEMENCIA PRAERICHTERI DONZE & ENAY.

G. Mazenot (1939) a désigné le lectotype de l'espèce d'Oppel en choisissant l'exemplaire figuré par K.A. Zittel (1868) à la pl. 20, fig. 9, et provenant de Willamowitz (Carpates) (un moulage est reproduit ici - pl. 1, fig. 1).

L'espèce se caractérise par la section du tour ovale, fortement comprimée, la région ventrale légèrement pincée et dépourvue de sillon, la hauteur du tour qui, chez le lectotype, est à peine plus grande que le diamètre ombilical et par sa costulation essentiellement dichotome fortement projetée en avant. Mais le trait le plus caractéristique est le chevron que les côtes secondaires dessinent sur la région ventrale en raison de leur forte inflexion.

Il faut signaler que la figuration originale du type (Zittel, 1868, pl. 20, fig. 9), puis les refigurations ultérieures (Mazenot, pl. 21, fig. 4 ; Le Hégarat, 1973, pl. 6, fig. 3), ne montrent pas la présence de côtes simples et d'une côte polygyrate, dont j'ai pu constater la présence sur un moulage conservé dans les collections de la Faculté des Sciences de Lyon, figuré ici pl. 1, fig. 1. Ceci a amené tous les auteurs à considérer cette espèce comme pourvue de côtes uniquement dichotomes.

Le péristome n'est pas connu, ni chez les lectotype et paralectotypes, ni chez les exemplaires figurés après K.A. Zittel.

L. praerichteri (holotype in DONZE & ENAY, 1961, pl. 21, fig. 1 ; refiguré ici Fig. 4), provenant du Pouzin, montre tous les caractères ornementaux typiques des Périssphinctidés macroconques : costulation dichotome qui devient plus compliquée vers le stade adulte avec l'acquisition de côtes polygyrates et intercalaires, puis espacement et augmentation de la costulation secondaire. L'enroulement est plus rapide que

chez *richteri*. Sur la région ventrale un chevron est présent. Ce caractère, ainsi que la région ventrale dépourvue de sillon siphonal (Donze & Enay, 1961, p. 158) séparent *praerichteri* de toutes les autres formes de *Lemencia*.

Si l'on met à part l'ornementation adulte de cette dernière forme, la forte ressemblance entre les deux espèces fait penser à une relation de dimorphisme, déjà envisagée par E. Avram (1974). Cependant, la méconnaissance du péristome de *richteri* ne rend pas évidente son éventuelle attribution à une forme microconque et, bien que de nombreuses exceptions existent, chez les Périssphinctidés il est toujours difficile de reconnaître le microconque si les oreillettes ne sont pas conservées. *Ammonites richteri* pourrait donc faire partie de ces exceptions ou, à la limite, être une forme qui, par rapport à *L. praerichteri*, n'a pas atteint le stade adulte.

2 - LE TAXON RICHTERELLA AVRAM

En 1974, sur la base d'un matériel collecté dans des olistolithes englobés dans un flysch de l'Hauterivien supérieur-Barrémien des Carpates orientales de Roumanie, E. Avram propose le nom de *Richterella* pour le groupe de *A. richteri* OPPEL autrefois attribué aux genres *Berriasella* UHLIG ou *Kossmatia* UHLIG. Le nouveau taxon est conçu par son auteur comme un sous-genre dimorphique regroupant des formes probablement microconques à côtes dichotomes et plus rarement simples, dont les macroconques correspondants seraient les formes du genre *Lemencia* DONZE & ENAY restreint aux seules espèces *L. pseudorichteri* DONZE & ENAY et *L. praerichteri* DONZE & ENAY.

La création de ce taxon est aussi fonction de l'interprétation que E. Avram donne du genre *Lemencia*. L'espèce-type *L. pseudorichteri*, microconque, a été mal comprise par l'auteur roumain : les côtes secondaires décrivent sur la région ventrale un sinus et non pas un véritable chevron. D'ailleurs E. Avram a décrit et figuré avec ce nom des formes macroconques très proches de *praerichteri* (*L. pseudorichteri doftanensis* in Avram, 1974, p. 15, pl. 1, fig. 2 ; pl. 2, fig. 1-2).

Ce même auteur, en 1976, représente le même matériel plus d'autres exemplaires qu'il n'avait pas figurés auparavant, avec le reste de la faune tithonique provenant des olistolithes.

En 1977, I.G. Sapunov élève *Richterella* au rang de genre en excluant toutes relations avec *Lemencia*, dans lequel *praerichteri* trouverait sa place, et propose la sous-famille des Richterellinae. Mais ses arguments s'appuient sur un matériel insuffisant (trois exemplaires, comme il apparaît dans sa monographie sur les ammonites du Jurassique supérieur de Bulgarie, parue en 1979) et sur des relations phylétiques tout à fait hypothétiques. Le genre *Ammerfeldia* ZEISS, que Sapunov considère être l'ancêtre de *Richterella* en raison de ses côtes fortement infléchies en avant, n'est d'ailleurs connu que par un seul individu (Zeiss, 1968, p. 97). L'utilisation de cette sous-famille ne s'impose pas.

F. Oloriz (1978a), sur la base d'un matériel provenant d'Espagne méridionale, propose le genre *Richteria* ayant encore comme espèce-type *A. richteri* OPPEL. En accord avec les règles de nomenclature zoologique, seul le nom proposé par E. Avram en 1974 doit être retenu valide. Toutefois la conception du taxon n'est pas la même que celle de Avram : bien que *praerichteri* soit placé dans le même genre que *richteri*, Oloriz refuse toute hypothèse sur les possibles relations de dimorphisme entre les deux espèces qui en plus représenteraient deux tendances évolutives distinctes (Oloriz, 1978a,b). Les relations dimorphiques avec *Lemencia* sont d'ailleurs rejetées (Oloriz, 1978b) car ses formes typiques (« vraies *Lemencia* » in Enay & Geyssant, 1975) apparaissent dans des niveaux plus récents.

En conclusion, il me semble que la définition correcte du dimorphisme dans ce groupe ainsi que la position générique de *praerichteri* soient à la base du désaccord entre les auteurs.

Le matériel que j'ai pu collecter en Ardèche, où *richteri* et *praerichteri* se retrouvent associés dans la même couche, permet maintenant d'apporter des précisions.

II — CADRE STRATIGRAPHIQUE ET FAUNIQUE

Les formes étudiées proviennent essentiellement de deux localités de l'Ardèche : Le Pouzin et Broyon (Fig. 1). La première est bien connue en littérature

étant la localité-type de l'Ardescien, terme créé par A. Toucas (1890) pour désigner la partie supérieure du Tithonique, la deuxième est connue depuis les travaux

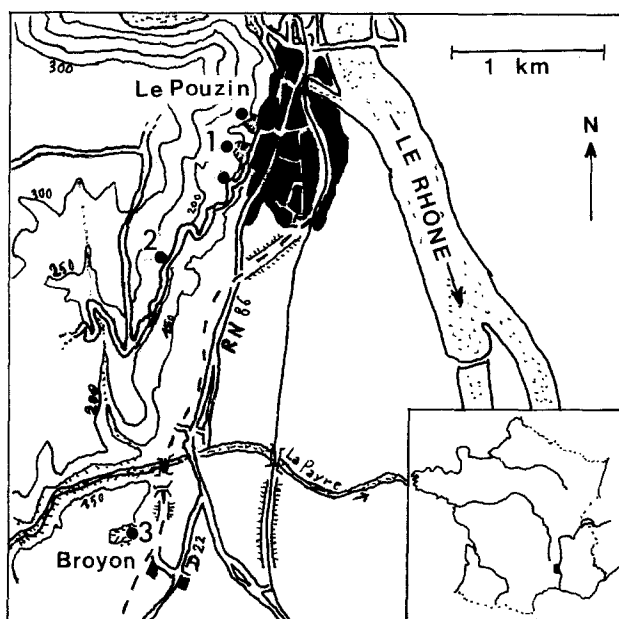


Fig. 1 — Localisation des profils examinés : 1) « Le Pouzin 1 » ; 2) « Le Pouzin 2 » (Maison Chautard) ; 3) Broyon. Les points à côté des numéros marquent les affleurements principaux.

Location of the studied sections : 1) « Le Pouzin 1 » ; 2) « Le Pouzin 2 » (Maison Chautard) ; 3) Broyon. The points beside numbers indicate principal outcrops.

de G. Le Hégarat et J. Remane (1968) et de G. Le Hégarat (1973).

Récemment, R. Enay & F. Cecca (1986) ont présenté de nouvelles données sur ces localités dans une note analysant les populations du genre *Haploceras* d'Espagne méridionale et d'Ardèche de laquelle s'inspire l'étude présentée ici. Les profils étudiés sont les mêmes mais on remarquera quelques différences, à la suite de nouvelles collectes, pour ce qui concerne les abondances fauniques du profil « Le Pouzin 1 ». Ce même profil (Fig. 2) réunit les faunes provenant de trois coupes, levées près du Pouzin, qui offrent la même succession de bancs. Un quatrième profil, appelé « Le Pouzin 2 » (Fig. 2) correspond aux niveaux visibles près de la Maison Chautard. La corrélation avec les précédents est réalisée par le banc 8 qui correspond à la base du niveau 1 du profil « Le Pouzin 1 ». Le profil de Broyon n'est pas reproduit ici mais les exemplaires de *Richterella* collectés, provenant tous d'un seul niveau noduleux intercalé dans une brèche (banc 9 in Enay & Cecca, 1986, fig. 6 équivalent au niveau BR 11 in Le Hégarat, 1973, tabl. 19)

corrélable avec le niveau 13 du profil « Le Pouzin 1 », ont été comptabilisés sur le diagramme de répartition des faunes (Fig. 2).

1 - LA SÉRIE TITHONIQUE DE LA BORDURE ARDÉCHOISE

Dans cette partie de la bordure ardéchoise la série tithonique comprend trois unités lithologiques : de bas en haut :

a) calcaires massifs avec rognons et nodules de silex (jusqu'à la base du niveau 1 du profil « Le Pouzin 1 » et jusqu'au niveau 7, inclus, du profil « Le Pouzin 2 », Fig. 2) ;

b) calcaires noduleux et pseudonoduleux (niveaux de 1 à 13 du profil « Le Pouzin 1 », Fig. 2) ;

c) calcaires blancs micritiques (au-dessus du niveau 13, Fig. 2).

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

Depuis A. Toucas (1890) les Calcaires massifs sont attribués à la zone à *Hybonotum* du Tithonique basal mais il a été démontré (Enay & Cecca, 1986), sur la base de la présence de formes typiques de *Haploceras* (*Volanites*) *verruciferum* (ZITTEL), que ces calcaires s'étendent jusque dans la zone à *Semiforme* qui inclut aussi la base des Calcaires noduleux (« Le Pouzin 1 », niveau 1) où *H. verruciferum* est encore présent.

Il est opportun de signaler que la base de la zone à Fallauxi a été tracée entre les bancs 2 et 3 du profil « Le Pouzin 1 » sur la base de la présence et de la fréquence de formes typiques de *Richterella richteri* (OPPEL) dans le banc 3 [l'abondance de ces formes à la base de la zone à Fallauxi a déjà été observée en Espagne méridionale par R. Enay (renseignement oral) et par F. Oloriz (1978a)]. En fait *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) apparaît seulement dans le banc 8.

La plus grande partie des Calcaires noduleux appartient à la zone à Fallauxi dont la limite supérieure ne peut actuellement être tracée dans ce secteur ; les ammonites manquent dans les Calcaires blancs qui s'étendent jusqu'à la partie moyenne de la zone B à Calpionelles et qui avec la brèche du sommet (= « Le Pouzin 1 », niveau 13) représente l'Ardésien selon A. Toucas.

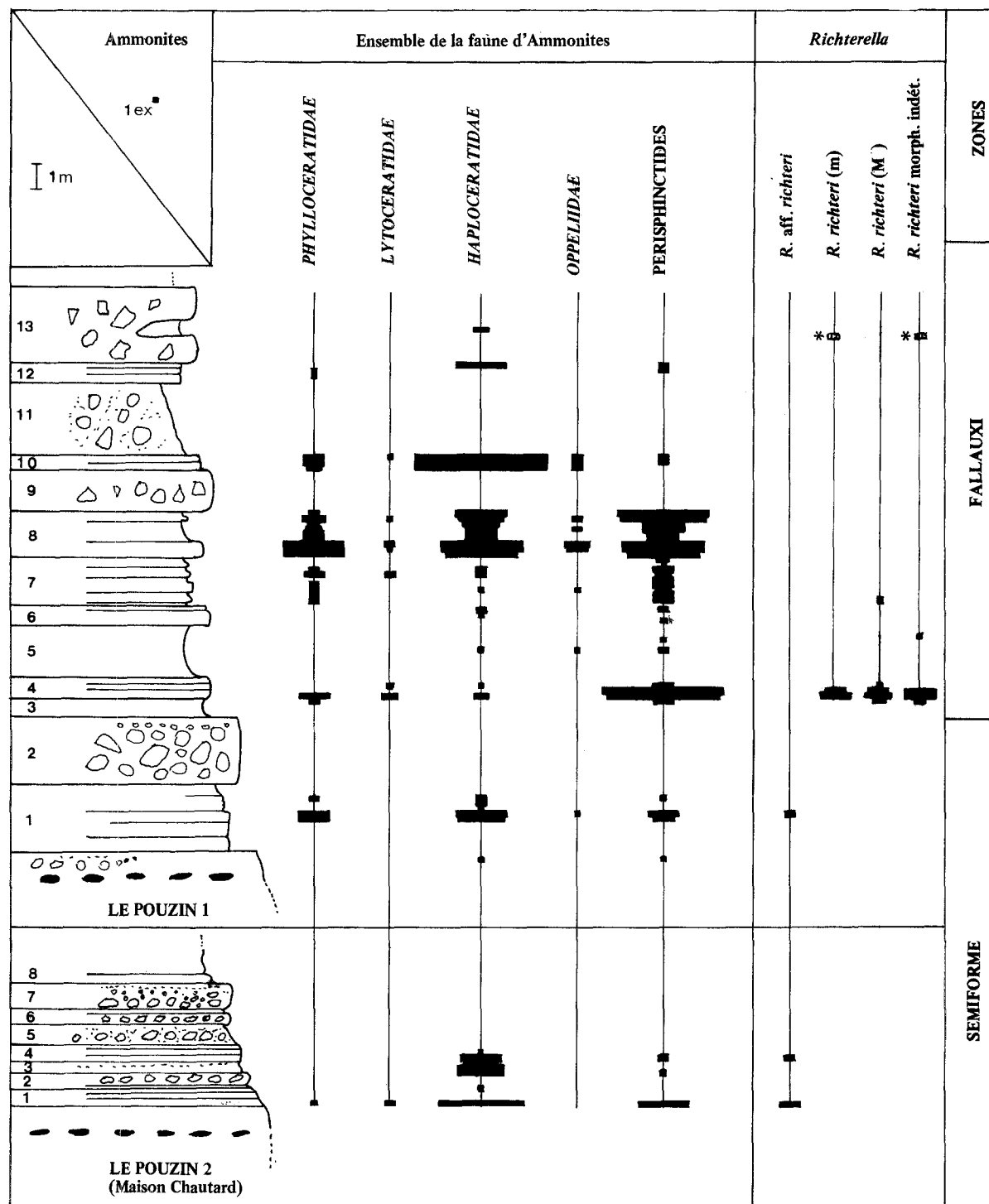


Fig. 2 — Répartition de la totalité de la faune d'ammonites par famille et de *Richterella* dans les profils « Le Pouzin 1 » et « Le Pouzin 2 ». L'astérisque indique les exemplaires de Broyon (niveau nodulaire intercalé dans la brèche du niveau 9), représentés en hachuré dans leur position stratigraphique, déduite par corrélation, par rapport au profil du Pouzin.

Distribution of the total ammonite fauna for each family and of *Richterella* in the profiles of « Le Pouzin 1 » and « Le Pouzin 2 ». The asterisk indicates specimens of Broyon (from a nodular bed interbedded in the breccia of the level 9), represented by hatching, in their stratigraphical position, deduced by correlation, with respect to the Le Pouzin profile.

2 - LE CADRE BIOCHRONOLOGIQUE DE RÉFÉRENCE

La zonation établie en 1973 pour le Tithonique téthysien par R. Enay & J.R. Geyssant (1975) est ici adoptée.

Bien qu'en Ardèche les espèces méditerranéennes à valeur biochronologique n'aient pas la répartition continue reconnue en Espagne méridionale, leur présence permet quand même de caractériser de manière satisfaisante les niveaux considérés dans cette étude.

La zonation proposée par F. Oloriz en 1976 (1978a) diffère de la précédente seulement par le remplacement des index, sauf pour ce qui concerne la zone à Fallauxi ; à sa place ont été créées la zone à Richteri, à la base, et la zone à Admirandum/Biruncinatum, au sommet. Comme il a déjà été souligné par R. Enay & F. Cecca (1986) ces unités biochronologiques pourraient être considérées comme des sous-zones de la zone à Fallauxi.

3 - LE CONTEXTE FAUNIQUE

Le problème de l'Ardeskien n'est pas la seule source d'intérêt de la région du Pouzin. A. Toucas, dès 1890, avait figuré des formes téthysiennes strictes ou méditerranéennes telles que *Haploceras verruciferum* (ZITTEL), *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) et, enfin, *Richterella richteri* (OPPEL).

Ces espèces ne sont jamais présentes dans une succession continue de bancs, mais seulement à certains niveaux précis et leurs répartitions verticales sont nécessairement différentes de celles constatées dans leur aire géographique habituelle. La présence discontinue de ces formes traduit des influences téthysiennes épisodiques : à partir des marges de la Téthys elles s'étendent plus ou moins largement sur le domaine épicontinental à plusieurs reprises au cours des zones à Semiforme et Fallauxi. Ceci rejoint les observations de K.W. Barthel (1962) sur les « afflux téthysiens » reconnus en Franconie.

Concernant *Richterella*, plus de 50 exemplaires ont été collectés *in situ*. Leur distribution par zones est donnée par la Fig. 2. La plus grande partie du matériel (85 %) provient des niveaux de la zone à Fallauxi, le reste provenant de la zone à Semiforme. Au-dessus du banc 4 du profil « Le Pouzin 1 », *Richterella* se rencontre très rarement. Beaucoup de fragments, non considérés dans cette étude, se retrouvent toutefois dans la brèche à ciment marneux du niveau 11. Cependant à Broyon le genre réapparaît dans un niveau noduleux intercalé dans une brèche (Enay & Cecca, 1986, fig. 6) corrélable avec la brèche du niveau 13 de « Le Pouzin 1 » (Fig. 2). Au-dessus de ce niveau les ammonites disparaissent.

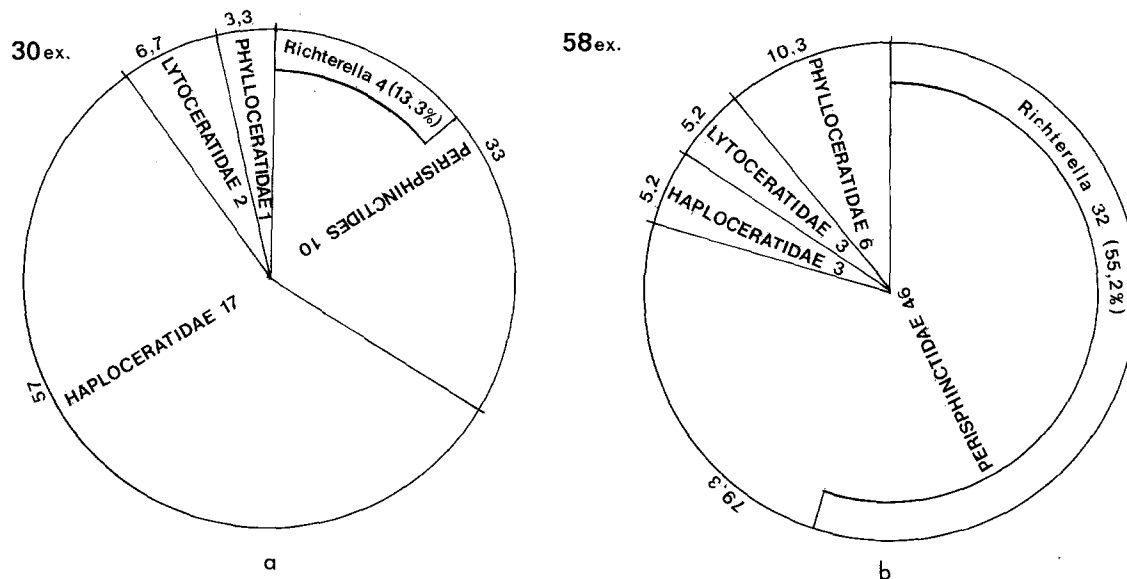


Fig. 3 — Diagrammes circulaires de répartition faunique : 3a, « Le Pouzin 2 », niveau MC1, zone à Semiforme ; 3b, « Le Pouzin 1 », niveau CA4a, zone à Fallauxi. Pour chaque famille il est indiqué à l'intérieur des secteurs correspondants le nombre de spécimens, à l'extérieur leur importance relative. Pour *Richterella* ces deux valeurs figurent dans l'aire correspondante.

The circular diagrams of faunal distribution : 3a, « Le Pouzin 2 », bed MC1, Semiforme zone ; 3b, « Le Pouzin 1 », bed CA4a, Fallauxi zone. For each family, the number of specimens found is given within the corresponding sector of the pie-chart ; the number outside the circle indicates their contribution to the total fauna as a percentage. For *Richterella* both these values are given in the corresponding area.

Les diagrammes circulaires de la Fig. 3 montrent la composition des peuplements dans deux niveaux avec *Richterella*. Le premier (Fig. 3a), de la zone à Semiforme, met en évidence la prépondérance des Haploceratidae (57%) dans l'association dont *Haploceras (Volanites) verruciferum* (ZITTEL) représente 40% alors que *Richterella* seulement 13%. Par contre le deuxième, de la zone à Fallauxi, montre une situation inverse où les Périssphinctidés sont largement dominants (79%) avec *Richterella* qui représente 55% de l'association (Fig. 3b). C'est d'ailleurs de ce niveau (base du banc 4 du profil « Le Pouzin 1 ») que provient 60% du matériel examiné dans cette étude.

Si l'on se réfère aux schémas de B. Ziegler (1967), le facteur bathymétrique pourrait être invoqué pour expliquer les différences de ces deux spectres fauniques ; celui de la zone à Semiforme à *Haploceras* dominants traduirait une profondeur d'environ 200 m

voire plus, tandis qu'une profondeur plus faible pourrait être estimée par celui de la zone à Fallauxi à Périssphinctidés dominants. L'absence d'organismes benthiques rend difficile une estimation plus précise.

En tout cas la composition des peuplements successifs, déduite par l'examen de la Fig. 2, varie de manière considérable dans les divers niveaux et d'autres facteurs ont pu jouer conjointement avec la profondeur. D'ailleurs la situation paléogéographique de l'Ardèche à cette époque (bordure de la plate-forme européenne confinant avec le bassin subalpin) pourrait rendre compte de ces « instabilités » fauniques. Les brèches apportées par les courants turbides témoignent d'une activité intermittente de la marge de la plate-forme, ce qui a pu traduire, au Tithonique, des variations brusques des conditions environnementales.

III — LES FORMES ARDÉCHOISES

L'observation d'une succession de ce groupe, permettant d'en étudier l'évolution, n'est pas possible à cause de la rareté et de la mauvaise conservation du matériel de la zone à Semiforme ainsi que du manque de faunes à ammonites à partir des niveaux plus élevés de la zone à Fallauxi. Par contre l'observation dans un même niveau, qui permet la compréhension du dimorphisme et de la variabilité intraspécifique, a pu être réalisée grâce à un matériel abondant provenant de la base de la zone à Fallauxi.

1 - LES EXEMPLAIRES DE LA ZONE À SEMIFORME

Rares et fragmentaires dans la quasi-totalité des cas, les exemplaires provenant des niveaux de cette zone ne peuvent pas donner une idée précise des rapports avec les formes typiques récoltées dans les couches plus récentes. D'ailleurs aucun individu appartenant indiscutablement au groupe *richteri* et provenant de cette zone n'a jamais été figuré, bien que sa présence dans ces niveaux ait été signalée par R. Enay & J.R. Geysant (1975) en Espagne méridionale.

Malgré leur mauvais état de conservation et leur rareté, les formes d'Ardèche, presque toutes provenant de la coupe levée près de la Maison Chautard (profil « Le Pouzin 2 », Fig. 2), montrent quand même des caractères assez différents de ceux connus en littérature.

L'individu le plus complet (pl. 1, fig. 9), probablement microconque, est plus évolue que le lectotype de *richteri* et l'épaisseur du tour est légèrement plus forte. Le chevron est un peu moins prononcé, les côtes secondaires étant moins brusquement projetées en avant sur les flancs. Les autres exemplaires, fragmentaires, montrent les mêmes caractères ; cependant des costulations plus denses ont été observées.

F. Roman (1897, pl. 1, fig. 5) a figuré du Bas Languedoc un fragment attribué à l'espèce d'Oppel qui se distingue de ces formes ardéchoises par le chevron encore moins marqué et par une section moins élevée à flancs bombés.

Dans tous les cas ce matériel ne peut donner aucun élément pour ce qui concerne la reconnaissance du dimorphisme et pour le rattachement à l'espèce d'Oppel. C'est pourquoi j'ai déterminé ces formes comme *Richterella* aff. *richteri* (OPPEL).

2 - LES POPULATIONS DE LA BASE DE LA ZONE À FALLAUXI : DIMORPHISME ET VARIABILITÉ

Dans l'ensemble la conservation du matériel n'est pas très satisfaisante. Souvent, les exemplaires, surtout dans les phragmocônes, sont pyritisés et généralement les observations plus fines peuvent être effectuées sur la chambre d'habitation. Sauf de rares cas, la cloison n'est jamais convenablement conservée.

a - Dimorphisme

Parmi les Périssphinctidés les dimorphes sont généralement identifiables sur la base des critères suivants :

- la taille, plus grande chez le macroconque ;
- l'évolution et la modification ontogénétique de l'ornementation montrant un nombre plus élevé de stades ornementaux chez le macroconque ;
- présence d'oreillettes latérales chez le microconque ;
- souvent, l'enroulement plus rapide chez les macroconque.

Mais leur utilisation nécessite de disposer d'individus adultes et complets c'est-à-dire présentant des caractères acquis en fin de croissance :

- l'approximation des dernières cloisons ;
- le déroulement du dernier tour ou de la fin de la chambre d'habitation.

Dans le matériel étudié je n'ai jamais pu observer l'éventuelle approximation des cloisons. Cependant l'individu figuré à la pl. 1, fig. 4, est sûrement un adulte : au diamètre de 50 mm le rapport diamètre ombilical/ diamètre est de 0,35, tandis qu'à 56 mm, près du diamètre maximum (58 mm), ce rapport est de 0,39. Ceci, corrélé au rapport hauteur du tour/diamètre, qui à 50 mm est de 0,38 et à 56 mm de 0,35 indique un déroulement du tour qui s'accompagne d'une diminution de la hauteur, ainsi que d'une costulation plus dense et plus irrégulière.

Mise à part la partie terminale du dernier tour, affectée par les modifications de fin de croissance, cet exemplaire est tout à fait comparable au type de *richteri* qui se distingue, seulement, par un diamètre plus grand. Aucune trace d'oreillette n'est présente sur l'ouverture conservée. En revanche il est facile d'observer que, en raison de la forte inflexion des côtes secondaires, un rostre prolonge la région ventrale.

Richterella richteri est donc une forme dépourvue d'oreillettes latérales mais qui doit être considérée comme microconque en raison de la présence, dans les mêmes bancs, de *praerichteri* dont l'attribution à la forme macroconque ne fait pas de doute (voir p. 34).

Les relations dimorphiques entre ces deux formes sont donc confirmées mais il faut ajouter que l'identification des deux dimorphes demeure très difficile, surtout au-dessous d'un certain diamètre où les caractères sont les mêmes.

Sur la base du matériel étudié, les caractères permettant de distinguer les dimorphes dans le groupe *richteri* sont :

- l'enroulement, plus rapide chez le macroconque que chez le microconque et, indépendamment de l'ouverture de l'ombilic, plus ou moins grand en fonction de la variabilité ;
- la complication de l'ornementation chez le microconque, par l'acquisition de côtes polygyrates et par le rapprochement des côtes primaires en fin de croissance, se réalise toujours à diamètres inférieurs par rapport au macroconque ;
- chez le microconque adulte au voisinage du péristome la région ventrale perd son aspect « pincé ».

b - Variabilité

Concernant le microconque la variabilité porte principalement sur les caractères de l'ornementation.

Les formes à costulation principalement dichotome sont très fréquentes et représentent le type dominant à l'intérieur de la population. Mais un certain nombre d'individus, associés dans le même banc, s'éloignent progressivement et vraisemblablement sans coupures nettes de ce type principal. On a ainsi des formes à costulation dichotome avec rares côtes intercalaires (pl. 1, fig. 5) ou rares côtes simples (pl. 1, fig. 7), puis des formes à côtes simples nombreuses (pl. 1, fig. 10) et d'autres développant des côtes polygyrates vers la fin de la chambre d'habitation avec (pl. 1, fig. 4) ou sans (pl. 1, fig. 8) côtes simples.

Les mauvaises figurations du lectotype de *richteri* ont certainement faussé les interprétations des auteurs qui ont traité de ce groupe. Ainsi les « sous-espèces » de F. Oloriz (1978a), créées pour les formes développant des côtes polygyrates et/ou intercalaires (*R. richteri toucasi*) et pour celles développant des côtes simples (*R. richteri alterna*), perdent toute signification puisque ces caractères sont présents dans le lectotype.

Il faut tout de même remarquer que beaucoup d'auteurs ont toujours attribué une grande valeur taxinomique à la présence de côtes polygyrates chez les Périssphinctidés, justifiant ainsi la multiplication de genres, espèces, etc. Or, je crois qu'il faut évaluer ce caractère avec prudence : un exemplaire microconque de *R. richteri* récolté à Broyon (pl. 1, fig. 12) montre une succession de côtes dichotomes et rares côtes simples sur un flanc, tandis que sur l'autre sont présentes deux côtes polygyrates. La présence simultanée de ces deux types de costulation sur un même individu est une preuve de leur faible valeur taxinomique.

L'apparition et la disparition des côtes polygyrates ont été rapprochées de l'expression d'un gène dominant ou récessif à travers les diverses lignées périshinctidiennes (Callomon *in* Donovan & alii, 1981, p. 127) ; on peut *a fortiori* penser que cela ait la même signification à l'intérieur d'une même population d'une même espèce où le pourcentage d'individus avec un nombre plus ou moins grand de côtes polygyrates dépendrait du caractère dominant ou récessif de ce gène.

Les variations du mode de division des côtes à l'intérieur de cette population de *R. richteri* ne sont que l'expression de la variabilité de l'espèce. Il en est de même pour les autres caractères dimensionnels (hauteur du tour, ouverture de l'ombilic, etc.).

Par rapport au microconque, la variabilité du macroconque n'a pas pu être évaluée de manière satisfaisante. Bien que de nombreux exemplaires aient été collectés, l'holotype de *praerichteri* reste le plus complet et le mieux conservé (Fig. 4).

Dans ma collection les individus ayant atteint le stade à côtes effacées sont rares et très fragmentaires, tandis que d'autres individus montrant le début de l'espacement des côtes sont plus fréquents. Puisque ces exemplaires, comme ceux figurés à la pl. 1, fig. 3, 6, possèdent une bonne partie de la chambre d'habitation, je les ai considérés comme des individus immatures.

L'espacement des côtes peut être très progressif, comme dans l'holotype de *praerichteri*, ou très brusque (pl. 1, fig. 6) mais au-dessus de 75-80 mm de diamètre, il est désormais bien affirmé. Cet espacement fait suite à la complication de l'ornementation secondaire qui acquiert des divisions polygyrates avec un nombre variable de côtes intercalaires. Au-dessous d'un diamètre de 50-55 mm la costulation est essentiellement dichotome.

Par rapport à l'holotype, des variations importantes du diamètre ombilical ont été également observées.

3 - COMPARAISONS DES FORMES ARDÉCHOISES ET DE CELLES PROVENANT DE ROUMANIE ET D'ESPAGNE MÉRIDIONALE

Les nombreux exemplaires figurés des Carpates orientales de Roumanie par D. Patrulius & alii (1970) et par E. Avram (1974, 1976) ne sont pas facilement assimilables, du point de vue morphologique, à ceux d'Ardèche. L'épaisseur du tour et/ou l'ouverture de l'ombilic sont, de façon générale, plus grandes.

Deux hypothèses peuvent être formulées :

1) différenciation, dans les Carpates orientales, d'une population pouvant constituer soit une véritable sous-espèce géographique, soit une espèce indépendante ;

2) décalage stratigraphique entre les formes roumaines et ardéchoises.

La première hypothèse pourrait être confirmée si l'exacte position stratigraphique de ces faunes était connue. Bien que *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) soit présent dans le même olistolithe que les formes attribuées à *Richterella* (Avram, 1974, 1976), il est difficile d'affirmer une identité d'âge ou non, étant donné leur mode de gisement. Quoi qu'il en soit, la première hypothèse reste quand même plausible.

Seul l'exemplaire macroconque figuré à la pl. 1, fig. 3 montre des affinités avec l'holotype de *Lemencia pseudorichteri doftanensis* AVRAM, forme immature difficilement séparable, à mon avis, de *praerichteri*.

Les exemplaires d'Espagne méridionale montrent en revanche de plus grandes affinités avec ceux d'Ardèche.

Les individus les plus proches de ceux figurés par F. Oloriz (1978a) proviennent de Broyon. Ceux du Pouzin, légèrement plus anciens, se distinguent seulement par un point de bifurcation des côtes un peu plus bas mais, d'après son texte, l'auteur espagnol signale la présence de tels morphotypes dans ses populations.

En ce qui concerne les exemplaires constituant les types de *R. striata* (Oloriz, 1978a, pl. 51, fig. 4) et de *R. sp. 1* (*ibid.*, pl. 51, fig. 5), leur mauvais état de conservation ainsi que la mauvaise qualité des figurations, ne permettent aucune comparaison avec le matériel que j'ai étudié. Pour ce qui est des « sous-espèces » *R. richteri alterna* et *R. richteri toucasi* j'ai déjà souligné plus haut (p. 40) qu'on ne peut pas retenir ces noms.

D'autres exemplaires de *R. richteri* sont cités de nombreux gisements téthysiens mais il s'agit dans la quasi-totalité des cas d'exemplaires isolés qui ne permettent pas de bonnes comparaisons.

En définitive *R. richteri* semble être relativement homogène sur une bonne partie de son aire de répartition géographique, ce qui n'interdit pas la possible différenciation de populations pouvant constituer des sous-espèces géographiques, ce qui pourrait être le cas des formes roumaines. *R. richteri* serait alors une espèce polytypique.

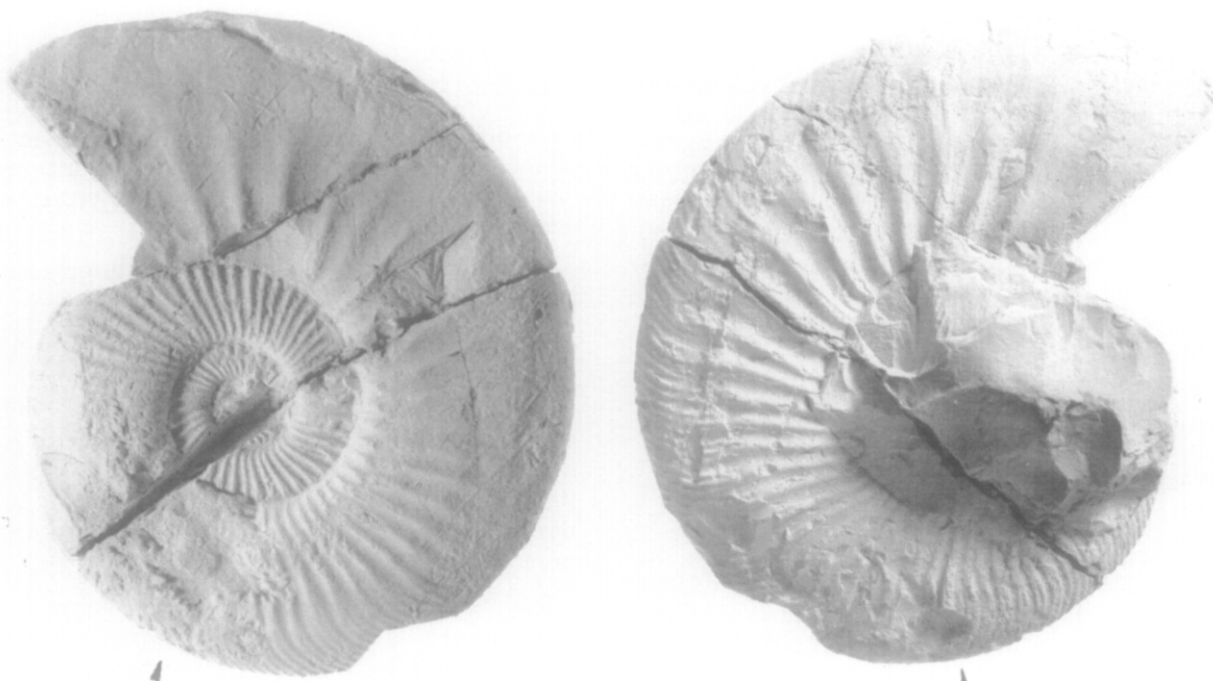


Fig. 4 — Refiguration de l'holotype de *Lemencia praerichteri* DONZE & ENAY, 1961, p. 164, pl. 21, fig. 1a,b. Le Pouzin (Ardèche). FSL 14657, Coll. De Riaz. x 1. La flèche indique le début de la chambre d'habitation. Photo N. Podevigne.

Second illustration of the holotype of *Lemencia praerichteri* DONZE & ENAY, 1961, p. 164, pl. 21, fig. 1a,b. Le Pouzin (Ardèche). The arrow indicates the beginning of the body chamber.

IV — CONCLUSIONS

La réalité du dimorphisme sexuel est actuellement admise par de nombreux auteurs mais, en ce qui concerne le traitement taxinomique des dimorphes, il existe deux tendances principales : l'une utilisant une nomenclature parallèle où les dimorphes sont rangés dans deux sous-genres différents (sous-genres dimorphes), l'autre regroupant macroconque et microconque dans une même espèce, conçue comme espèce biologique, et donc dans le même sous-genre ou genre.

La nomenclature parallèle, à mon avis, est nécessaire lorsque la reconstitution du couple dimorphe reste incertaine. Dans le cas du groupe *richteri* / *praerichteri*, j'ai pu démontrer qu'il s'agit bien d'un couple dimorphe représentant une seule et même espèce. Par priorité le nom spécifique utilisable est *richteri* OPPEL.

Cependant, ce procédé a l'inconvénient de ne pas mettre en évidence les différentes morphologies exprimées par les deux dimorphes. En accord avec les règles de nomenclature, après le binome spécifique j'ai indiqué, en suivant l'exemple de J. Thierry & N.

Charpy (1982) et de E. Cariou (1984), le nom de *praerichteri* en précisant qu'il s'agit de la forme macroconque, soit : *Richterella richteri* (OPPEL), forme *praerichteri* macroconque.

Du point de vue générique, *richteri* OPPEL est l'espèce-type du genre *Richterella* AVRAM et, *a fortiori*, son dimorphe macroconque doit être placé dans le même genre.

Puisque à l'origine *praerichteri* avait été attribué à *Lemencia* le couple *richteri*/*praerichteri* pourrait être inclus dans ce genre, *Richterella* devenant ainsi un synonyme de *Lemencia*. Mais d'une part *Lemencia* a été défini pour des formes morphologiquement distinctes de *richteri* (DONZE & ENAY, 1961, p. 164 soulignent d'ailleurs que *praerichteri* présente des caractères qui l'éloignent des autres espèces de *Lemencia*) et d'autre part ses relations phylétiques avec cette espèce ne sont pas connues.

La restriction du genre *Lemencia* aux seules espèces *pseudorichteri* DONZE & ENAY et *praerichteri* DONZE

& ENAY, pour en faire l'équivalent macroconque du groupe *richteri*, est due à la confusion faite par E. Avram (1974) entre l'espèce-type du genre, *L. pseudo-richteri*, microconque, et les macroconques proches de *praerichteri* (voir p. 35). F. Oloriz (1978b) l'avait déjà remarqué sans reconnaître toutefois les relations de dimorphisme entre *richteri* et *praerichteri* qui, pour lui, représenteraient deux tendances évolutives distinctes.

Richterella, conçu par E. Avram comme un sous-genre dimorphe, perd ainsi sa signification dimorphique et puisque ses origines, ou ses éventuelles

filiations, ne sont pas connues, il reste actuellement un taxon défini sur des bases purement morphologiques. Toutefois, ses caractères le séparent nettement des autres genres du même âge et son individualité et son originalité morphologiques me poussent à le considérer comme un genre autonome justifiant ainsi son utilisation pour les formes étudiées.

Seule une étude précisant ses rapports phylétiques avec les autres taxons de Périssphinctidés (qui, pour le Tithonique, il faut bien le dire, sont dans la grande majorité des cas des taxons morphologiques) pourra correctement définir son statut taxinomique.

Remerciements

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur R. Enay qui a bien voulu relire le manuscrit et apporter ses conseils et ses critiques, Madame J.R. Geyssant pour ses observations et

ses suggestions, ainsi que Mademoiselle A. Ross pour les traductions en anglais.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AVRAM E. (1974) - Position et valeur taxonomique du groupe « *Berriasella* » *richteri* (OPPEL). *Dati de seama*, Inst. Geol., Bucarest, LX (1972-1973), 3, Paléont., 11-22, pl. I-III, 4 text-fig.
- AVRAM E. (1976) - Les fossiles du flysch éocénacé et des calcaires tithoniques des hautes vallées de la Doftana et du Târlung (Carpates Orientales). In : Contributions à la paléontologie du Jurassique terminal et Crétacé des Carpates. *Mém. Inst. Géol. Géophys.*, Bucarest, XXIV, 5-73, pl. I-X, 18 text-fig.
- BARTHEL K.W. (1962) - Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch.*, München, Math. Naturw. Kl., N.S., 105, 30 p., 5 pl., 4 text-fig.
- CARIOU E. (1985) - Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Téthys occidentale. Dimorphisme et évolution. Étude à partir des gisements du Centre-Ouest de la France. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, H.S. 8 (1984), fasc. 1, p. 1-460, 244 fig., 70 tabl., ; fasc. 2, 461-599, 69 pl.
- DONOVAN D.T., CALLOMON J.H. & HOWARTH M.K. (1981) - Classification of the Jurassic Ammonitina. In : M.R. HOUSE & J.R. SENIOR (eds.), « The Ammonoidea ». *Academic Press*, London and New York, *Systematic Assoc.*, Special Volume, 18, 101-155, 5 text-fig.
- DONZE P. & ENAY R. (1961) - Les Céphalopodes du Tithonique inférieur de la Croix-de-Saint-Concours près Chambéry (Savoie). *Trav. Lab. Géol. Lyon*, N.S. 7, 236 p., 22 pl., 59 text-fig.
- ENAY R. & GEYSSANT J.R. (1975) - Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, 86, 39-55, 4 text-fig.
- ENAY R. & CECCA F. (1986) - Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'Ammonites téthysien *Haploceras* ZITTEL, 1868 in G. PALLINI édité : Commemorazione di Don Raffaele Piccinini. *Atti Convegno Pergola*, 25-28 ottobre 1984. Roma.

- LE HÉGARAT G. (1973) - Le Berriasien du Sud-Est de la France. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **43** (1971), 2 fasc., 576 p., 55 pl., 70 text-fig.
- LE HÉGARAT G. & REMANE J. (1968) - Tithonique supérieur et Berriasien de la bordure cévenole. Corrélation des Ammonites et des Calpionelles. *Geobios*, Lyon, **1**, 7-70, pl. 1-10, 16 tab.
- MAZENOT G. (1939) - Les Palaeohoplitidae tithoniques et berriasiens du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, N.S., **XVIII**, Mém. 41, 303 p., pl. I-XL.
- OLORIZ F. (1978a) - Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el Sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). Paleontologia. Bioestratigrafia. *Tesis Doctorales Univ. Granada*, **184**, t. 1, 758 p., 29 text-fig. ; t. II, pl. 1-57.
- OLORIZ F. (1978b) - *Richterella* AVRAM (1974) y *Richteria* OLORIZ (1976) paradigma de supuesta equivalencia. *Tecniterrae*, Madrid, **23**, 1-6.
- PATRULIUS D., AVRAM E. & MATEI V. (1970) - Nota asupra unei faune a Tithonicului inferior (zona Contiguus) din Carpatii orientali (valea Doftanei). *St. cerc. geol., geof., geogr.*, Bucuresti, sér. Géol. **15**, 1, 135-148, pl. I-V, 5 text-fig.
- ROMAN F. (1897) - Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc. *Ann. Univ. Lyon*, **XXXIV**, 1-345, pl. 1-9, 49 text-fig.
- SAPUNOV I.G. (1977) - Richterellinae subfam.n. (Perisphinctidae, Ammonoidea ; Tithonian). *C.R. Acad. bulg. Sci.*, Sofia, **30**, 1, 105-107.
- SAPUNOV I.G. (1979) - Les fossiles de Bulgarie. III. 3 Jurassique supérieur, Ammonoidea. *Publ. Acad. bulg. Sc.*, Sofia, 263 p., pl. I-LIX, 16 text-fig. (résumé français).
- THIERRY J. & CHARPY N. (1982) - Le genre *Tornquistes* (Ammonitina, Pachyceratidae) à l'Oxfordien inférieur et moyen en Europe Occidentale. *Geobios*, Lyon, **15**, 5, 619-677, pl. 1-13, 13 tabl., 5 text-fig.
- TOUCAS A. (1890) - Etude de la faune des couches tithoniques de l'Ardèche. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, (3), **XVIII**, 560-629, pl. 13-18, 1 tabl., 1 text-fig.
- ZEISS A. (1968) - Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch.*, München, Math.-Naturw. Kl., N.S., **132**, 191 p., 27 pl., 6 tabl., 17 text-fig.
- ZIEGLER B. (1967) - Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geol. Rundschau*, Stuttgart, **56**, 439-464, 20 text-fig.
- ZITTEL K.A. (1868) - Palaeontologische studien über die Grenzsichten der Jura und Kreide-Formation im Gebiete der Karpathen, Alpen und Apenninen. I. Die Cephalododen der Stramberger Schichten. *Palaeont. Mitt. Mus. Bayer. Staat*, München, **2**, 1-118, 24 pl., + Atlas.

PLANCHE

PLANCHE 1

- Fig. 1 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un moulage du lectotype (figuré *in* Zittel, 1868, pl. 20, fig. 9). Les tirets indiquent les côtes simples, l'astérisque la côte polygyrate.
Lateral view of a lectotype mould. The dashes indicate the simple ribs, the asterisk the polygyrate rib.
- Fig. 2 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un individu complet, avec la bouche conservée, de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 110, Coll. Cecca.
Lateral view of a complete specimen with mouth preserved.
- Fig. 3 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **praerichteri macroconque**. Vue latérale d'un individu immature de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 184, Coll. Cecca.
Lateral view of an immature specimen.
- Fig. 4 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un adulte, montrant le rostre ventral, de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 180, Coll. Cecca.
Lateral view of an adult showing the ventral horn.
- Fig. 5 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un adulte de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 107, Coll. Cecca.
Lateral view of an adult.
- Fig. 6 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **praerichteri macroconque**. Vue latérale d'un individu incomplet ayant atteint le début du stade adulte, de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 161 181, Coll. Cecca.
Lateral view of an incomplete specimen having just reached maturity.
- Fig. 7 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un individu incomplet de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 115, Coll. Cecca.
Lateral view of an incomplete specimen.
- Fig. 8 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un individu de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi, montrant la bouche partiellement conservée et deux côtes polygyrates - F.S.L. n° 162 108, Coll. Cecca.
Lateral view of a specimen showing the partially preserved mouth and two polygyrate ribs.
- Fig. 9 — *Richterella aff. richteri* (OPPEL), ? forme **microconque**. Vue latérale d'un individu incomplet du niveau 1 du profil « Le Pouzin 2 », zone à Semiforme - F.S.L. n° 162 229, Coll. Cecca.
Lateral view of an incomplete specimen.
- Fig. 10 — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vue latérale d'un individu de la base du niveau 4 du profil « Le Pouzin 1 », zone à Fallauxi, montrant des nombreuses côtes simples et la bouche partiellement conservée - F.S.L. n° 162 182, Coll. Cecca.
Lateral view of a specimen showing numerous simple ribs and the partially preserved mouth.
- Fig. 11 a-b — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vues latérale et ventrale d'un individu incomplet du niveau nodulaire intercalé dans la brèche du niveau 9 de la coupe de Broyon (Enay & Cecca, 1986), zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 228, Coll. Enay.
Lateral and ventral views of an incomplete specimen from the nodular level interbedded in the breccia of bed 9 of the profil Broyon.
- Fig. 12 a-c — *Richterella richteri* (OPPEL), forme **microconque**. Vues latérales et ventrale d'un individu du niveau nodulaire intercalé dans la brèche du niveau 9 de la coupe de Broyon (Enay & Cecca, 1986), zone à Fallauxi - F.S.L. n° 162 120, Coll. Enay et Cecca.
La fig. 12a montre la présence de deux côtes polygyrates, tandis que la fig. 12b montre une succession de côtes dichotomes et de rares côtes simples.
Lateral and ventral views of a specimen from the same bed than fig. 11. Fig. 12a shows the presence of two polygyrate ribs whilst fig. 12b shows a series of dichotomous ribs and rare simple ribs.

Tous les exemplaires sont figurés en vraie grandeur. Les flèches indiquent le début de la chambre d'habitation. Les photographies ont été réalisées par Noël Podevigne du Département des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I.

