

DIMORPHISME ET POLYMORPHISME CHEZ *PACHYCERAS* BAYLE
(AMMONITINA, STEPHANOCERATACEAE) DU CALLOVIEN
SUPERIEUR (JURASSIQUE MOYEN)

par Noelle Charpy et Jacques Thierry*

RESUME

Les Ammonites rapportées au genre *Pachyceras* Bayle 1878 et récoltées dans la zone à Lamberti (Callovien supérieur, Jurassique moyen) à Villers-sur-Mer (Calvados) peuvent être séparées en quatre groupes morphologiques dimorphes. Ces "morphes" peuvent être associés par "couples" suivant la dénomination désormais classique chez les Ammonites, de "formes macroconques" et de "formes microconques", ces dimorphes peuvent à leur tour se scinder en deux autres groupes séparant nettement un type à "tours minces" et un type à "tours épais". Les conséquences de ce "polymorphisme" conduisent à une grande simplification de la systématique de ce genre. Les espèces devant être conservées *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (macroconque), *P. (P.) lalandeanum* (microconque), *Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *jarryi* (macroconque), *P. (P.) jarryi* (microconque) sont décrites. La validité du sous-genre *Pachyerymnoceras* Breistroffer 1947 est discutée.

DIMORPHISM AND POLYMORPHISM IN *Pachyceras* BAYLE (*Ammonitina*,
Stephanocerataceae) FROM UPPER CALLOVIAN (MIDDLE JURASSIC)

SUMMARY

The Ammonites of the genus *Pachyceras* Bayle 1878 from the Lamberti zone (Upper Callovian, middle Jurassic) of Villers-sur-Mer could be separated into four morphological groups. These "morphes" could be associated in "pairs" corresponding to the now classical ammonite denominations "microconch" and "macroconch". These dimorphs may still be separated into two other groups based on the character of the thickness of the whorls. The consequences of this polymorphism lead to a great simplification of the systematics of the genus. The species retained in this work *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (macroconch), *P. (P.) lalandeanum* (microconch), *Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *jarryi* (macroconch), *P. (P.) jarryi* (microconch) are described. The validity of *Pachyerymnoceras* Breistroffer 1947 as a subgenus is discussed.

* Institut des Sciences de la Terre et Centre de Paléogéographie et Paléobiologie évolutives associé au CNRS, n° 157, 6 boulevard Gabriel 21000 DIJON.

Introduction

Aucun paléontologiste n'oserait actuellement douter de l'existence d'un dimorphisme chez les Ammonites. Mis en évidence dans la deuxième moitié du 19e siècle et accepté par la plupart des chercheurs de cette époque (d'Orbigny 1847, Munier Chalmas 1892, Glangeaud 1897 pour ne citer que les principaux), ce concept fut fortement controversé ou totalement ignoré au début du 20e siècle (Spath 1928, Roman 1938).

Depuis un peu plus d'une dizaine d'années de nombreux travaux, souvent étayés par les méthodes biométriques, ont parfaitement concrétisé l'existence d'un tel dimorphisme : H. Makowski (1962), J.H. Callomon (1963), H. Tintant (1963), G.E.G. Westermann (1964) sont les principaux artisans du renouveau de cette théorie.

Dès lors de nombreux paléontologistes ont cherché à "regrouper par couples" la plupart des ammonoïdés mésozoïques. Les conséquences de ces regroupements sont multiples même si le problème d'attribution du sexe mâle ou femelle à l'un ou l'autre des membres du couple reste (et restera) insoluble. Entre autre la systématique des Ammonites est considérablement simplifiée et la mise en évidence de lignées évolutives parallèles de microconques et de macroconques s'avère très utile en stratigraphie.

Parmi les ammonoïdés jurassiques, la superfamille des Stéphanocé-ratacés a déjà fait l'objet de nombreuses études : H. Makowski (1962), à côté d'autres groupes, s'intéresse plus spécialement au genre *Quenstedtoceras* (*Cardioceratidae*) tandis que H. Tintant et G.E.G. Westermann se préoccupent respectivement de la famille des *Kosmoceratidae* et de la famille des *Otoitidae*. De son côté J.H. Callomon (1963) tente de dresser un tableau le plus complet possible du dimorphisme sexuel chez l'ensemble des Ammonites jurassiques. En ce qui concerne les *Pachyceratidae*, il pense qu'au Callovien moyen le genre *Erymmoceras* Hyatt 1900 qu'il considère comme "la forme macroconque" s'associe parfaitement avec le genre *Rollierites* Jeannet 1951, représentant "la forme microconque"; nous n'aborderons pas ici l'étude de ces deux genres. Au Callovien supérieur, *Pachyceras* Bayle 1878 serait la forme macroconque associée à *Pachyerymmoceras* Breistoffer 1947 forme microconque. Enfin à l'Oxfordien le genre *Tornquistes* Lemoine 1910 serait la forme macroconque, la forme microconque étant encore mal connue. D'un point de vue taxinomique, cet auteur considère les dimorphes comme des espèces différentes appartenant à des sous-genres différents ; cette hypothèse est quelque peu différente de celle de G.E.G. Westermann (1964) ou de D.F.B. Palframan (1969) qui admettent l'identité spécifique (et donc infra générique et générique de tels dimorphes).

Choix du matériel et méthodologie.

Dans son travail sur les Cardioceratidés de Villers, R. Douvillé (1912) avait reconnu, dans le seul horizon libellé H 1-3 des falaises des Vaches Noires, pas moins de 7 espèces rapportées au genre *Pachyceras* ; l'une d'entre elles, *Pachyceras radiatum* Douvillé est d'ailleurs un *Quenstedtoceras* et n'est qu'un variant de l'espèce *Q. (Lamberticeras) lamberti* (Sowerby), (D. Marchand 1969). Ses espèces étaient essentiellement définies par les caractères de l'épaisseur, de l'ornementation et du dessin de la ligne de suture.

Notre choix s'est donc porté sur un lot de 150 individus provenant tous de cet horizon des marnes et argiles du Callovien supérieur (zone à Lamberti) des falaises de Dives et Villers-sur-Mer (Calvados). Nous disposons ainsi d'un échantillon d'effectif important, tiré d'une population sensiblement isochrone regroupant des individus très bien conservés et autorisant une étude biométrique appuyée sur les méthodes statistiques. La fossilisation exceptionnelle du matériel normand a permis de mesurer sept caractères sur la totalité des individus (fig.1).

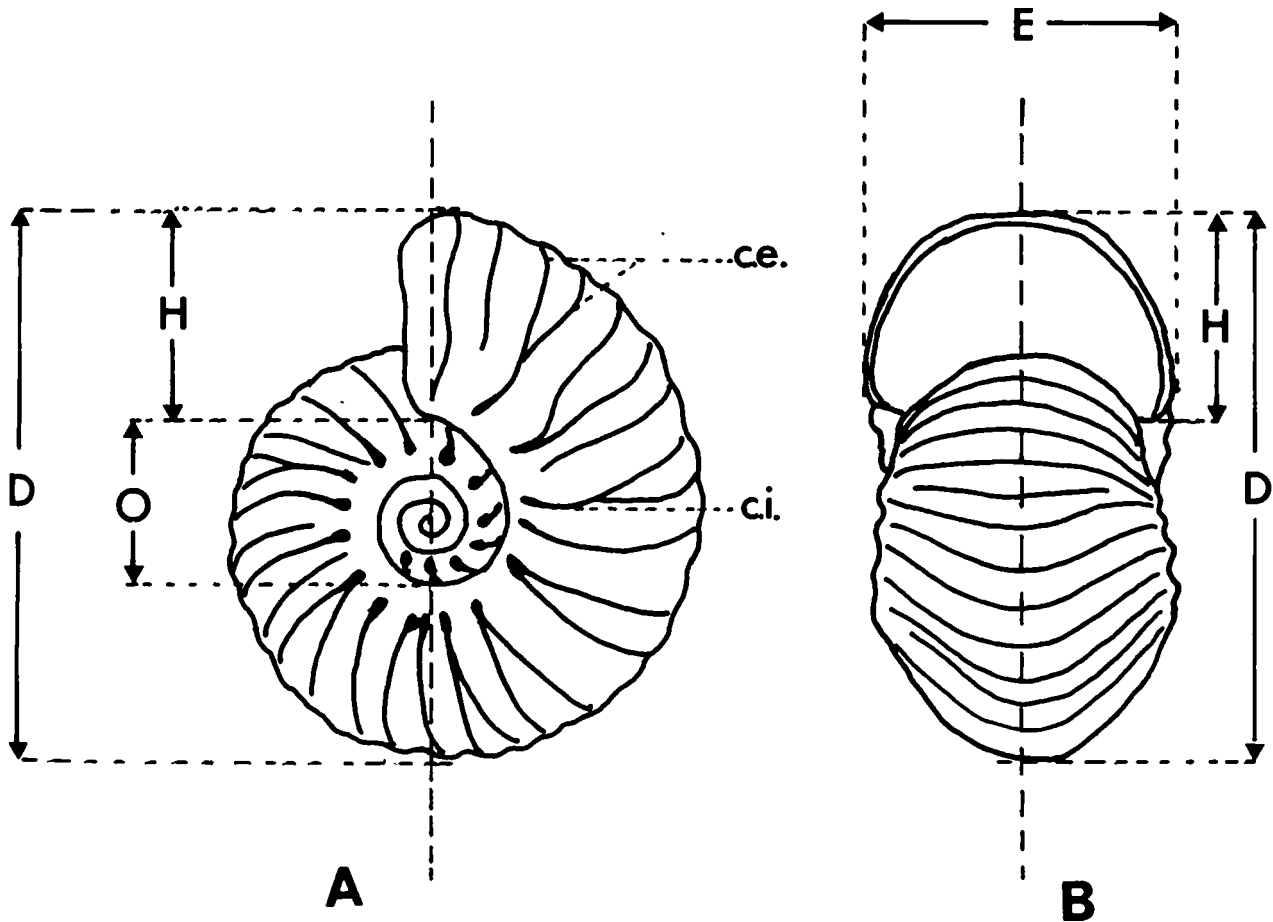


Fig. 1 - Caractères mesurables -

H - hauteur du tour au-dessus de la suture ombilicale ; E - épaisseur du tour entre les côtes ; O - diamètre de l'ombilic ; D - diamètre de la coquille.

Ci - Côtes internes ; Ce - Côtes externes (sur chaque exemplaire on a compté le nombre de côtes par demi-tour soit : $N/2$ côtes internes, et $n/2$ côtes externes. L'indice de division i utilisé est le rapport des côtes externes à celui des côtes internes calculé pour les 5 côtes internes précédant le diamètre indiqué).

Trois groupes de méthodes statistiques ont ensuite été utilisés successivement : l'analyse univariée a permis de contrôler et de tester l'homogénéité des variables mesurées et des rapports utilisés ainsi que de calculer les paramètres de position, de dispersion et de forme des histogrammes de fréquence ; l'analyse bivariée a montré l'intensité de la corrélation existant entre les caractères pris deux à deux ; l'analyse multivariée nous a suggéré l'importance relative de chacune des variables mesurées au sein de la variabilité totale de l'échantillon tout en regroupant les individus par affinités morphologiques sous l'influence des 7 caractères agissant tous en même temps.

Analyse morphologique classique

Dès la première approche notre échantillon a montré la juxtaposition de deux types de formes (fig.2). D'une part, correspondant à ce que

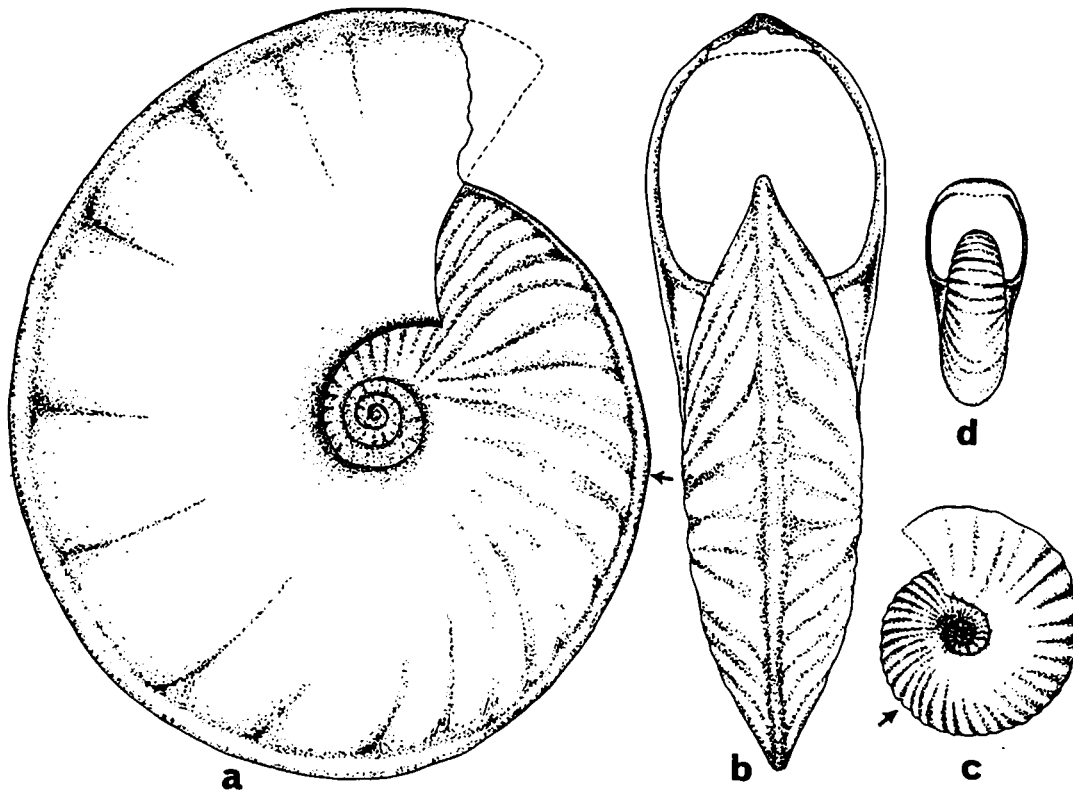


Fig. 2 - Reconstitution de *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque (a-b) d'après l'exemplaire n° 3180 b Collection d'Orbigny M.N.H. Paris et microconque (c-d) d'après l'exemplaire n° J 19560 Collection M.N.H. Bâle.

J.H. Callomon appelle "forme macroconque", nous avons regroupé des individus de grande taille, avec un phragmocône cloisonné jusqu'à 200 ou 210 mm suivi d'une loge d'habitation s'étendant sur 1/2 à 3/4 de tour ; l'individu complet atteint 270 à 300 mm de diamètre. Aucun spécimen de Villers n'était conservé jusqu'à la bouche, mais nous en possédons un magnifique exemplaire provenant de la Sarthe (Coll. d'Orbigny) qui nous a permis d'établir la figure 2 ; le phragmocône montre une ornementation de côtes épaisses et espacées tandis que la loge d'habitation devient peu à peu lisse ; l'ombilic s'ouvre fortement et le tour se resserre (contraction) vers l'ouverture ; en section les tours internes (jusque vers 100 à 140 mm) montrent un aspect subogival assez arrondi sur l'avant-dernier tour et sur la loge d'habitation (de 140 à 250 mm), le bord ventral se pince très nettement donnant un ventre assez aigu, sur le dernier quart de tour (de 250 à 300 mm) la section redevient ronde et la loge se contracte, (ci-dessous fig. 4). D'autre part, correspondant aux "formes microconques" nous avons pu distinguer des individus adultes de plus petite taille environ 100 à 120 mm, cloisonnés jusque vers 70 à 80 mm, possédant une loge d'habitation sur 1/2 à 3/4 de tour et montrant une ornementation de côtes assez fortes, ne s'atténuant que légèrement sur la loge d'habitation au voisinage du bord ombilical mais restant toujours nettement visible sur le bord ventral ; en section (cf. ci-dessous fig. 4) on constate que la forme des tours internes des individus microconques est arrondie à subogivale, identique à celle des individus macroconques au même diamètre.

Analyse statistique

Cette ségrégation en deux groupes morphologiques dont la distinction était essentiellement basée sur la taille et l'ornementation, s'est retrouvée dans les résultats d'une analyse multivariée en composantes principales (fig. 3).

Valeurs propres	3,589	1,696	1,174	0,279
Composantes principales	P1	P2	P3	P4
Diamètre	-0,9655	-0,1844	+0,1081	+0,0320
Hauteur	-0,9237	-0,2438	+0,0898	+0,2047
Epaisseur	-0,9248	+0,0506	+0,0731	+0,1748
Ombilic	-0,8809	+0,1061	+0,1135	-0,4464
Côtes internes	-0,2981	+0,5222	-0,7797	+0,0171
Côtes externes	-0,1576	-0,6455	-0,7259	-0,0435
Indice de division	+0,2204	-0,9485	+0,0371	-0,0604
Pourcentage de la variance totale : poids de la composante	51,12	24,24	17,8	4
Pourcentage cumulé	51,12	73,56	92,13	96,11

Tableau 1 - Résumé des résultats de l'analyse en composantes principales effectuée sur l'échantillon de Villers-sur-Mer (150 individus - 7 variables). Seules les 4 premières variables qui assurent 96,11 % de la variabilité, ont été reportées.

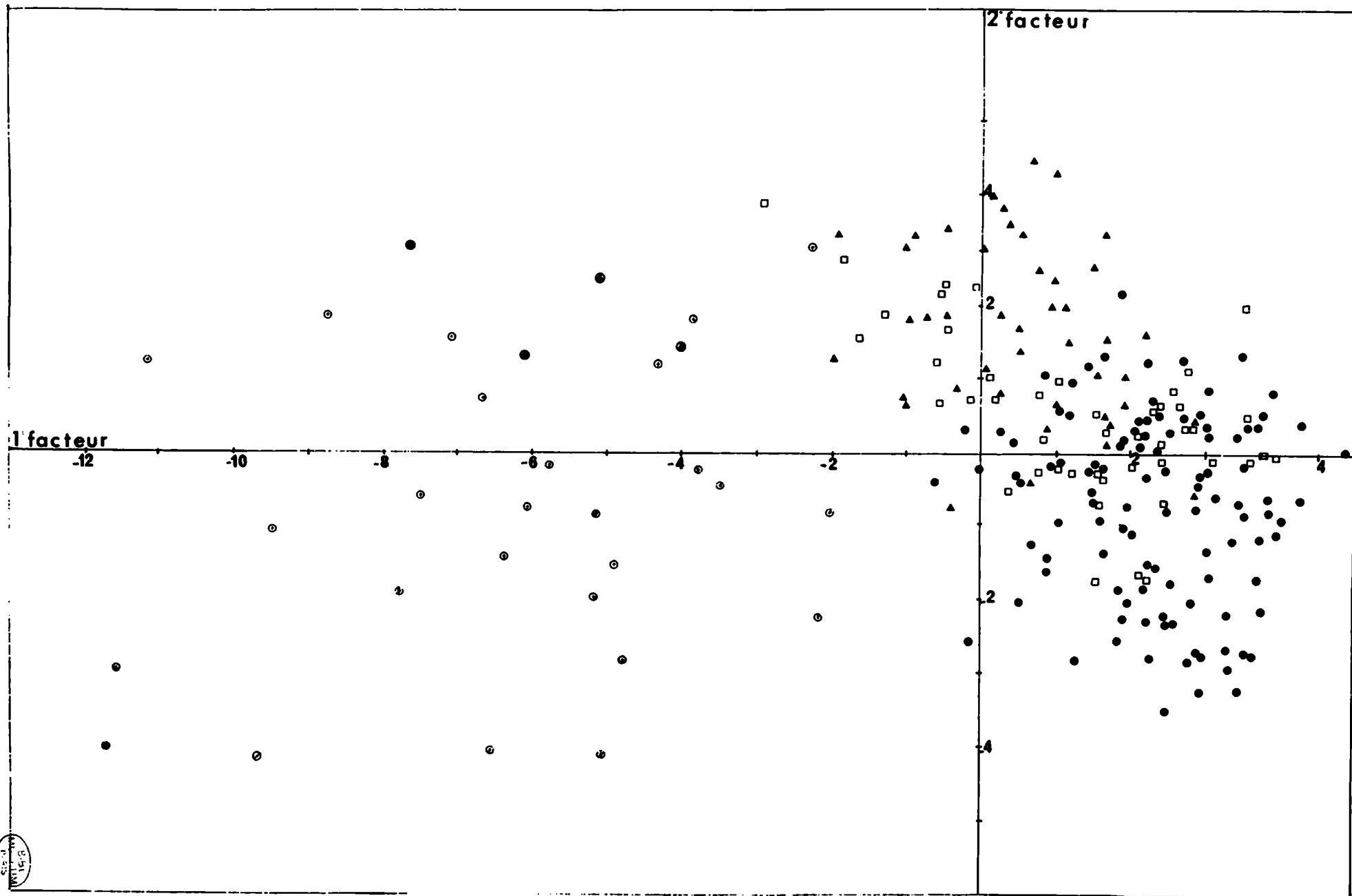


Fig. 3 - Diagramme en composantes principales. Selon les facteurs 1 et 2 - Les triangles noirs représentent l'espèce *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douv.) microconque. Les carrés blancs représentent *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, formes épaisses. Les ronds noirs *Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum* microconque formes minces. Les triangles cernés figurent *Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douv.) macroconque, et les points noirs cernés *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orb.) macroconque.

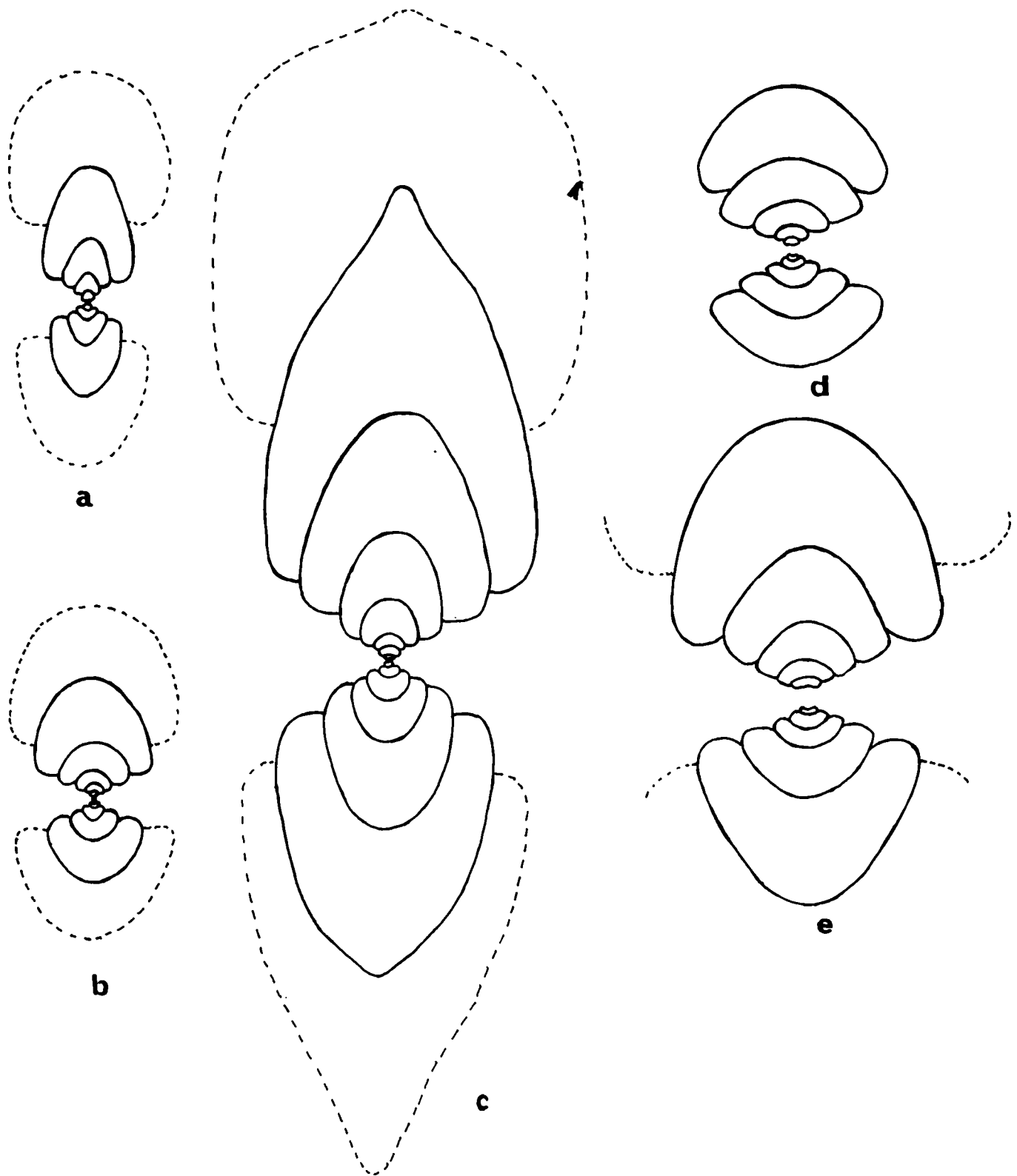


Fig. 4 - Sections

a - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, forme mince.

b - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque, forme épaisse

c - *P. (Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque.

Pour ces trois représentations la loge d'habitation a été figurée en pointillé ; d'autres exemplaires complets nous ont permis de la dessiner.

d - *P. (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) microconque adulte

e - *P. (Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) macroconque. La loge d'habitation qui nous est inconnue n'a pas été figurée. Le pointillé indique la trace du tour suivant visible sur la coquille.

On constate, à l'examen du tableau 1, que les variables dimensionnelles (diamètre, hauteur, épaisseur, ombilic) présentent, dans la première composante P1, des valeurs de même signe et sensiblement égales : elles sont donc très fortement liées à la croissance. Par contre les variables non dimensionnelles (côtes internes, côtes externes et indice de division) ne sont pas liées à la croissance. Le poids total de la première composante atteint 91,12 %. La deuxième composante montre elle aussi que c'est encore un caractère de l'ornementation qui a le facteur le plus élevé ; les variables dimensionnelles ne semblent intervenir que dans les 3ème et 4ème composantes.

Ceci montre clairement que les caractères de la taille et de l'ornementation sont les plus importants pour discriminer les groupes morphologiques. Implicitement, une classification morphologique simple se réfère d'ailleurs à ces caractères que l'oeil humain apprécie nettement au premier examen.

Au sein de chacun des deux "sous échantillons" constitués d'une part par les formes macroconques, et d'autre part par les formes microconques, il nous est apparu clairement la juxtaposition de deux types morphologiques très nettement individualisés à partir du critère de

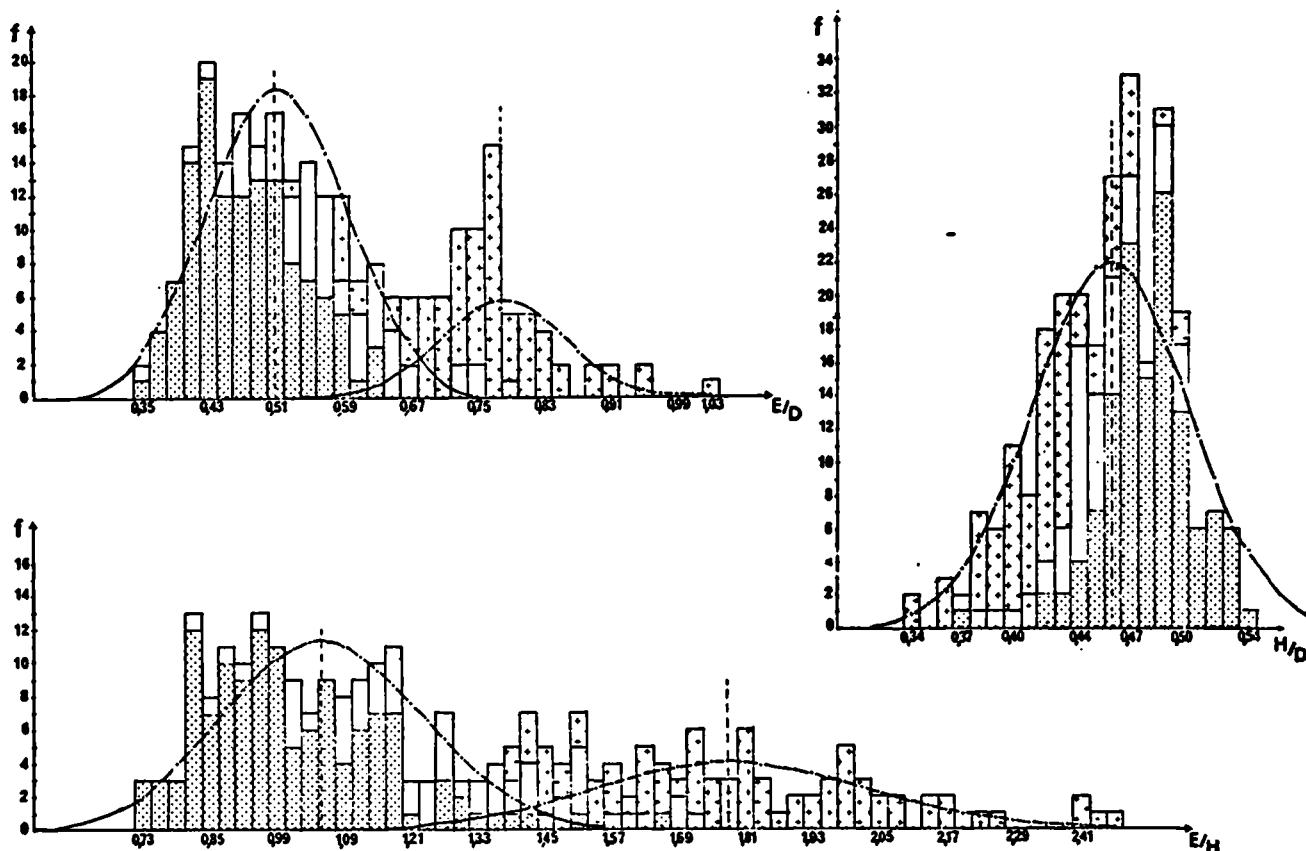


Fig. 5 - Histogrammes et courbes de fréquence pour les formes microconques des rapports : Epaisseur/Diamètre E/D - Epaisseur/Hauteur E/H - Hauteur/Diamètre H/D.

Les figurés sont les suivants : pointillés pour *P.(Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque mince. Hachures pour *P.(Pachyceras) lalandeanum* (d'Orbigny) microconque épais. Croix pour *P.(Pachyerymnoceras) jarryi* (Douvillé) microconque.

l'épaisseur du tour (fig. 4). On peut distinguer tant chez les macroconques que chez les microconques (et surtout chez ces derniers qui sont beaucoup mieux représentés en nombre d'individus), la présence de formes minces à tours assez élevés, à côté de formes très épaisses à tours très surbaissés montrant un aspect de tubercules sur les flancs. Les formes épaisses sont cependant nettement moins nombreuses que les formes minces et ne représentent que 30 % de chaque sous-échantillon. De plus, entre les formes minces et les formes épaisses, il existe toute une série d'individus en faible nombre mais dont la forme de la section est exactement intermédiaire. Certains se rattachent assez nettement aux morphes minces et d'autres aux morphes épais. Ceci apparaît très clairement sur les histogrammes de fréquence où les caractères de l'épaisseur et de l'ombilic sont présents séparément ou conjointement (fig. 5 - remarquer plus spécialement les rapports épaisseur/diamètre E/D et épaisseur/hauteur E/H démontrant nettement l'importance de ces deux caractères ; pour les autres caractères (H/D et nombre de côtes externes) la distribution est unimodale).

De même, dans les diagrammes de dispersion de l'analyse bivariable, ces deux types de formes sont apparus nettement individualisés ; la taille et l'épaisseur des tours restant le critère fondamental de distinction (fig. 6) : les quatre types morphologiques se dispersent en quatre nuages distincts et denses, reliés par les formes intermédiaires.

Interprétation des résultats.

Comparaison entre les espèces décrites par Douvillé et les types morphologiques obtenus.

A l'issue de l'étude morphologique et statistique nous constatons que notre échantillon renferme quatre groupes, ou morphes, séparés très nettement les uns des autres par les caractères de la taille, de l'ornementation de l'épaisseur des tours et de la forme de l'ombilic.

Nous avons déjà signalé que R. Douvillé (1912) avait admis dans ce même niveau la présence de six espèces du genre *Pachyceras* : est-il possible de les conserver ? Cet auteur n'avait pas fait de distinction entre formes microconques et formes macroconques ; les critères qu'il utilisait étaient cependant l'ornementation et l'épaisseur du tour. C'est ainsi qu'il rapportait à l'espèce *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) aussi bien des formes de grande taille (texte fig. 32, p.33, pl.II, fig.1, 1a) entièrement cloisonnées jusqu'à 200 mm que des formes adultes de petite taille (pl.II, fig.2, 2a, fig.3, 3a, fig.5, 5a) cloisonnées jusqu'à 45 mm ; il constate bien chez certains grands spécimens des modifications morphologiques au cours de la croissance (stades I à V) montrant un pincement du bord ventral et une atténuation de la costulation, mais ne parle pas de la loge d'habitation puisqu'elle n'est pas conservée chez les individus qu'il possède. A côté de cette espèce il signale *Pachyceras crassum* Douv., *P. crassicostratum* Douv., *P. (Tornquistes) helvetiae* (Tornq.), *P. villersensis* Douv. et *P. jarryi* (Eudes-Desl.). Contrairement à l'espèce précédente les individus figurés sont tous de petite taille ou de taille moyenne, avec une loge d'habitation parfaitement bien conservée, montrant d'assez fortes modifications de l'ornementation (*P. crassicostratum* Douv. pl.II, fig.6, *P. (T.) helvetiae* (Tornq.) pl.II, fig.7, *P. crassum* Douv. pl.I, fig.1 et 2, 2a).

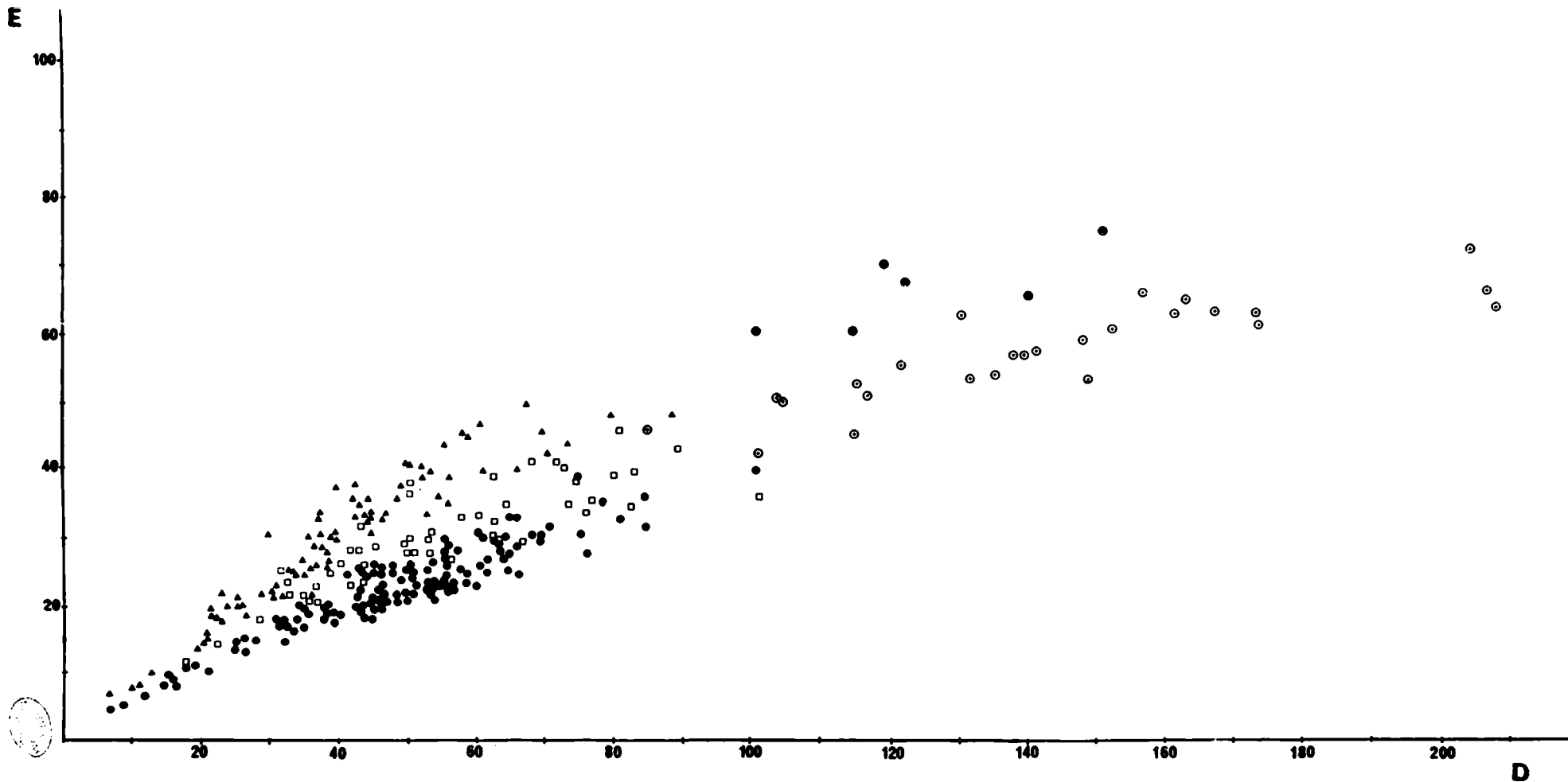


Fig. 6a. Diagramme de dispersion -
 Variations de l'épaisseur en fonction du diamètre de la coquille $E = f(D)$
 (Même figurés que fig. 3).

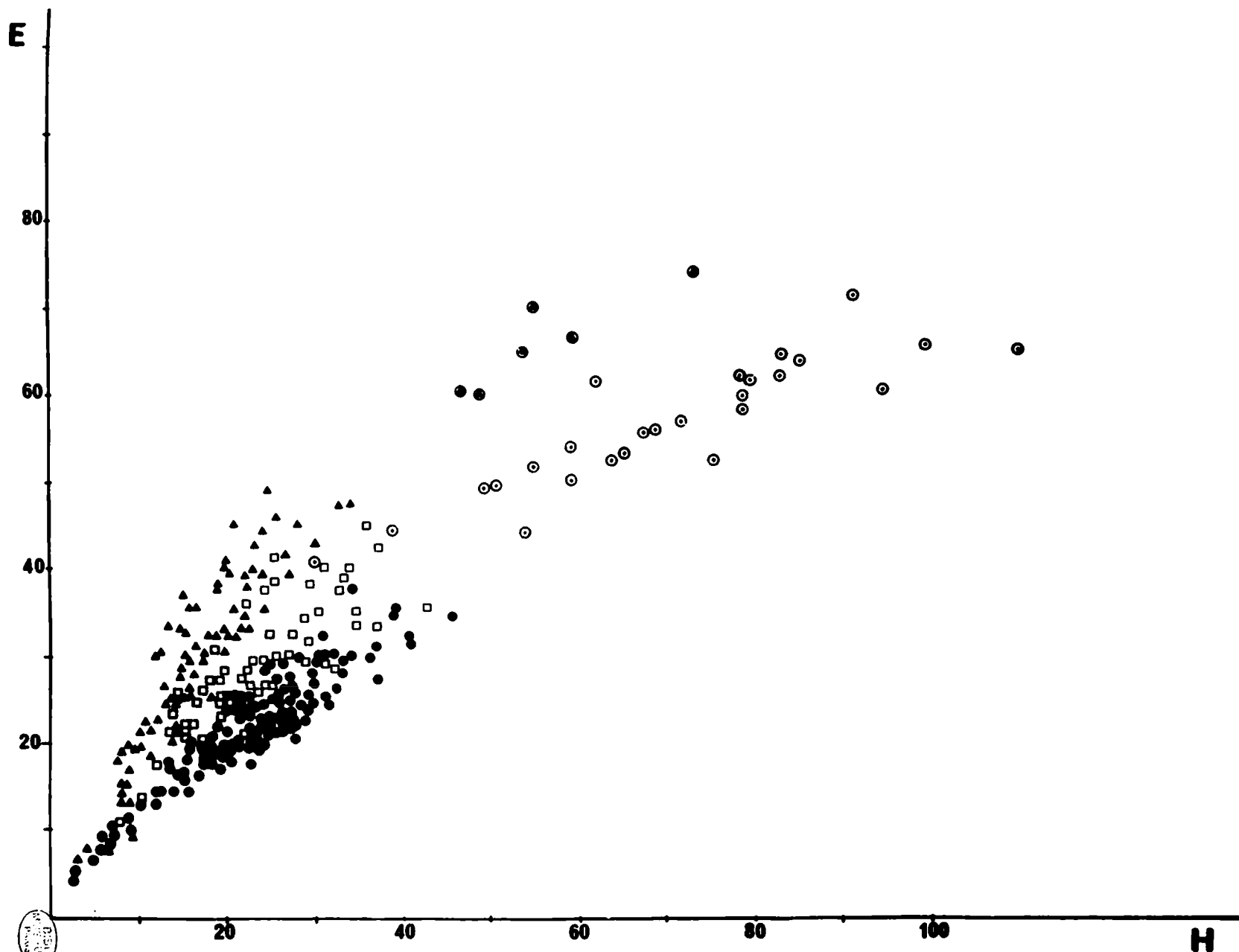


Fig. 6b - Diagramme de dispersion -
Variations de l'épaisseur en fonction de la hauteur de la coquille $E = f(H)$
(Mêmes figurés que fig. 3).

Si nous examinons les histogrammes de distribution des caractères et notamment ceux des rapports E/D et E/H, nous constatons une très nette bimodalité (fig.5) : le pic situé vers la gauche au niveau de la valeur E/D = 0,45 correspond aux "morphes" à coquille mince, à section ogivale, rapportés par Douvillé à l'espèce *P. lalandei* (d'Orb.); le second pic situé vers la droite au niveau de E/D = 0,75 se rapporte aux morphes épais avec ébauches de tubercules latéraux et coquille très surbaissée rattachés à *P. jarryi* (Eudes-Desl.). Les quatre autres "espèces" *P. crasscostatum* Douv., *P. (T.) helvetiae* (il y a ici une grave erreur de détermination car *T. helvetiae* n'existe qu'à l'Oxfordien), *P. crassum* Douv. et *P. villersensis* Douv., n'apparaissent pas : elles se situent entre les deux pics (*P. crassum* et *P. crasscostatum*) ou au niveau des pics (*P. villersensis*). Enfin, à l'examen des types de Douvillé que nous avons retrouvés à l'Ecole des Mines de Paris, il apparaît très clairement que cet auteur a déterminé ses espèces à partir de phragmocônes (*P. lalandei*, *P. jarryi*, *P. villersensis*, *P. crassum* pars.) soit à partir de loges d'habitation (*P. (T.) helvetiae* et *P. crasscostatum*) sans soupçonner que la loge d'habitation des uns pouvait être celle des autres. Il nous semble donc nécessaire étant donné que celles-ci entrent parfaitement dans la variabilité de l'espèce, de placer en synonymie avec *P. lalandei* les espèces *P. crassum*, *P. crasscostatum* et *P. (T.) helvetiae* ; *P. villersensis* tombe en synonymie avec *P. jarryi* pour la même raison. Les autres histogrammes et les autres rapports montrent soit un étalement des valeurs ne permettant pas un ajustement à une courbe de Gauss (rapports O/D, O/E, O/H) soit une distribution régulière s'adaptant parfaitement à une courbe normale (rapport H/D) ; la costulation montre aussi des distributions très homogènes.

La séparation en quatre groupes morphologiques de l'échantillon de Villers-sur-Mer est donc confirmée tant par l'analyse univariée que par l'analyse bivariée (fig. 6) et par l'analyse multivariée (fig. 3).

Implications taxinomiques .

Il apparaît donc que toute synonymie établie, deux taxons spécifiques peuvent être conservés. L'espèce *P. lalandeanum* (d'Orb.) est représentée par deux groupes dimorphes dont seuls jusqu'à présent les individus dits macroconques étaient figurés (d'Orbigny 1847, p.477, pl.175, fig.1 et 2 ; Douvillé 1912, text fig.32, pl.II, fig.1 et ci-dessous pl. II, fig.2 a-c) ; les individus microconques complets étaient encore inconnus jusqu'à ce jour (ci-dessous pl. IV et pl.V, fig.1 a-c). Au contraire l'espèce *P. jarryi* (Eudes-Desl.) n'a jamais été figurée autrement que sous sa forme microconque (Eudes-Deslongchamps 1889, p.26, pl.I, fig.1 à 4 ; Douvillé 1912, p.37, pl.I, fig.3-4-5-8-10 et ci-dessous pl.V fig.2 a-c - 3 a-c) alors que nous avons pu mettre en évidence un groupe macroconque dimorphe (ci-dessous pl.III).

Une autre difficulté apparaît encore si nous voulons rattacher ces espèces à un genre puisque *P. jarryi* a été désignée comme type du genre *Pachyerymoceras* Breistroffer 1947 (d'ailleurs considéré comme sous-genre d'*Erymoceras* par Arkell 1957) tandis que la première est conservée dans le sous-genre *Pachyceras* Bayle 1878. Enfin, plus récemment dans sa tentative de désignation des formes microconques et macroconques chez les Ammonites jurassiques J.H. Callomon (1963, p.32) admettait que *Pachyerymoceras* Breistroffer était le sous-genre dimorphe de *Pachyceras* Bayle.

Quelle solution doit-on choisir pour la dénomination spécifique de nos quatre groupes morphologiques ? et dans quel genre (ou sous-genre) doit-on les ranger ?

. Première solution - Chaque morphotype (groupe morphologique) est assimilable à une espèce différente.

Etant donné que seule la forme macroconque des individus à tours minces correspond à l'espèce *P. lalandeanum* décrite par d'Orbigny, il faut donc créer un nouveau nom d'espèce pour la forme microconque. Inversement, seule la forme microconque des individus à tours épais s'identifie à l'espèce *P. jarryi* de Eudes-Deslongchamps, il est donc là aussi nécessaire d'inventer un nouveau nom d'espèce pour la forme macroconque. Ceci nous conduit alors à admettre l'existence de quatre espèces contemporaines. Mais sous quel nom de genre doit-on les ranger ? Si nous admettons la validité du genre *Pachyerymnoceras* Breistroffer désignant les figures de Eudes-Deslongchamps 1889 comme génotype sans aucune diagnose (il est cependant vraisemblable que le caractère de la forme des tours internes très surbaissés avec des ébauches de tubercules est pour cet auteur un caractère fondamental rappelant le genre *Erymnoceras*), nous devons placer la forme macroconque correspondante dans ce genre, soit :

<i>Pachyceras lalandeanum</i> (d'Orb.)	macroconque
<i>Pachyceras</i> n. sp.	microconque
<i>Pachyerymnoceras</i> n. sp.	macroconque
<i>Pachyerymnoceras jarryi</i> (Eudes-Deslongchamps)	microconque

Cette solution ne peut être retenue ; elle aurait tout d'abord le désavantage d'alourdir la nomenclature en créant deux espèces nouvelles et ensuite de ranger sous le même nom de genre des formes microconques et des formes macroconques allant ainsi à l'encontre des tendances actuelles (G.E.G. Westermann 1964) ; il faudrait enfin élever *Pachyerymnoceras* au rang de genre.

Or nous avons vu lors de l'analyse biométrique que, à l'intérieur des groupes macroconques ou microconques, les formes minces et les formes épaisses sont réunies par des individus intermédiaires assurant un passage continu depuis des spécimens à tours assez minces et subogivaux jusqu'à des spécimens à tours épais, surbaissés avec ébauches de tubercules (cf. fig.5 histogrammes E/D et E/H, fig.4, coupes transversales et planches photos).

. Deuxième solution - Microconque et macroconque sont des sous-genres distincts.

Selon J.H. Callomon 1963 admettant l'existence d'un dimorphisme sexuel entre formes macroconques et microconques, les dimorphes sont rangés ensemble dans le même genre et représentent chacun un sous-genre différent. Dans un tel cas il faudrait alors créer un nouveau sous-genre pour les microconques de *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.) et un autre nouveau sous-genre pour les macroconques de *Pachyerymnoceras jarryi* (Eudes-Desl.) ; par voie de fait il faudrait comme dans la solution précédente créer deux espèces nouvelles soit :

<i>Pachyceras</i> (<i>Pachyceras</i>) <i>lalandeanum</i> (d'Orb.)	macroconque
<i>Pachyceras</i> (nov. subgen) n.sp.	microconque
<i>Pachyceras</i> (nov. subgen) n.sp.	macroconque
<i>Pachyceras</i> (<i>Pachyerymnoceras</i>) <i>jarryi</i> (Eudes-Desl.)	microconque

Ici encore la nomenclature est considérablement alourdie par l'introduction de quatre nouveaux taxons et cette conception va totalement à l'encontre des résultats de l'analyse biométrique et des concepts de la taxinomie moderne. Tout comme la précédente cette solution ne peut être retenue.

. Troisième solution - Microconques et macroconques présentant un dimorphisme (non sexuel).

Dans ce cas qui ne serait qu'une variante de la solution précédente on pourrait conserver le nom de genre *Pachyceras* pour désigner les formes macroconques et celui de *Pachyerymnoceras* pour les formes microconques sans tenir compte de la bimodalité du caractère de l'épaisseur des tours. Cette solution aurait l'avantage de conserver des taxons connus dont le caractère de l'épaisseur des tours (et donc de la forme de la section) présenterait une grande variabilité avec un dimorphisme (non sexuel) portant sur ce caractère bien que les formes minces soient cependant toujours prédominantes sur les formes épaisses, nettement plus rares. On serait alors amené à diviser le genre *Pachyceras* en deux sous-genres renfermant chacun une espèce dimorphe soit :

Pachyceras (Pachyceras) lalandeanum (d'Orbigny) macroconque
à section mince ou épaisse

Pachyceras (Pachyerymnoceras) jarryi (Eudes-Desl.) microconque
à section mince ou épaisse

Ceci est illogique puisqu'on serait obligé de désigner sous le nom de *Pachyerymnoceras* des individus microconques à section mince, subogivale ne présentant jamais la morphologie typique du genre de Breistroffer (cf. fig.4 et pl.V, fig.2 a-c, 3 a-c) ; inversement, on placerait dans le genre *Pachyceras* des formes macroconques à section très épaisse et surbaissée présentant tout à fait la morphologie du genre de Breistroffer.

Il ne faut pas oublier que chez *P. jarryi* le développement ontogénique de la coquille montre dès le nucléus (cf. coupes transversales fig. 4) des tours épais "erymnoceratiformes" alors que chez *P. lalandeanum* cet aspect est vite remplacé par une section subogivale qui se pince sur le bord ventral. Cette différenciation est très nettement suffisante pour placer ces deux espèces au moins dans deux sous-genres différents et est à rejeter cette troisième solution.

. Quatrième solution - Identité spécifique des quatre morphotypes ou polymorphisme intraspécifique.

L'analyse biométrique a fort bien montré l'homogénéité parfaite de l'échantillon de *Pachyceras* de Villers-sur-Mer pour tous les caractères étudiés sauf pour l'épaisseur des tours (histogrammes très nettement bimodaux) et pour la taille de l'ombilic (histogrammes dissymétriques mais pas nettement bimodaux) : quatre types morphologiques seraient mieux représentés que d'autres mais seraient reliés entre eux par des formes intermédiaires (peut-être moins favorisées?) assurant une variation continue au sein d'une population homogène. Nous possédons un lot d'effectif suffisamment important et regroupant des individus récoltés dans le même niveau lithologique pour penser que nous sommes en présence d'un échantillon sensiblement isochrone, parfaitement représentatif de la population dont il est extrait. Cette population représenterait alors une

seule et même espèce constituée d'individus dimorphes (microconques et macroconques), eux-mêmes dimorphes (formes minces et formes épaisses) : le niveau H 1-3 de Villers-sur-Mer ne renfermant plus alors qu'une seule espèce. En utilisant la nomenclature préconisée par G.E.G. Westermann (1964) ou D.F.B. Palframan (1969), on aurait :

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype mince

(= *Ammonites lalandeanum* d'Orb., 1947, pl.175, fig.1-2)

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype épais macroconque

(cf. ci-dessous pl.III et text.fig.4c)

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype mince

(cf. ci-dessous pl.IV et pl.V, fig.1 a-c et text.fig.4 a-b)

Pachyceras lalandeanum (d'Orb.) morphotype épais microconque

(= *Pachyceras jarryi* Eudes-Desl.) in Douvillé 1912, pl.I, fig. 3-4-5-7-8-10-12).

Cette dernière solution aurait l'avantage de simplifier considérablement la systématique des ammonites de ce groupe, mais générerait vraisemblablement de nombreux paléontologistes ou stratigraphes.

D'autre part, il n'est pas du tout certain que le "polymorphisme" constaté à un certain niveau (échelle temporelle) et dans une certaine localité (échelle spatiale), soit constant au sein de cette "espèce" et puisse se retrouver au cours de l'évolution de cette famille d'Ammonites et puisse donc être mis en évidence dans d'autres gisements du même âge, ou plus anciens ou plus récents. Dans l'état actuel de nos connaissances, et pour les raisons indiquées ici cette quatrième solution n'est pas plus acceptable que les précédentes.

Cependant nous pouvons avancer les remarques suivantes :

- d'autres échantillons du même âge provenant de la zone à Lamberti de Herznach (Jura d'Argovie), de la Sarthe et des environs de Dijon (Côte d'Or) ne montrent pas la coexistence des quatre morphotypes : ils ont un effectif nettement plus faible et montrent soit un, deux ou trois des morphotypes, les dimorphes macroconques et microconques sont toujours présents. La récolte d'un matériel plus abondant permettra de tous les identifier ou non.

- Actuellement nous connaissons encore très mal la faune de *Pachycerati-dae* de la base du Callovien supérieur (zone à Athleta). Il semble pourtant que d'après les quelques individus que nous avons pu observer provenant des Deux-Sèvres (collection E. Cariou à Poitiers), d'Israël (collection Gill à Dijon, matériel en cours d'études par H. Tintant) ou d'Algérie (collection Ch. Mangold à Oran) ainsi que les quelques exemplaires figurés par divers auteurs (W.J. Arkell, Djebel Tuwaiq, Arabie, 1952, O. Hass, Mont Hermon, Syrie, 1955, R. Imlay, Arabie Séoudite, 1970, A. Zeiss, Ethiopie 1974) que cette famille présente déjà à cette époque des dimorphes macroconques et microconques s'apparentant fort bien à ceux figurés ici.

A l'Oxfordien inférieur cette famille est encore plus mal connue et seuls quelques individus (tel que *P. lalandeanum* d'Orb. in de Loriol 1901, pl.III, fig.5) peuvent être rapportés à ce genre. Par contre à l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis) elle apparaît de nouveau très florissante avec le genre *Tornquistes* Lemoine 1910. Ce dernier est considéré par J.H. Callomon (1963, p.33) comme une forme macroconque ; or, nous

199

possédons en Bourgogne une très riche faune de ce genre dont la taille adulte maximum atteint 200 mm et dont la loge d'habitation est entièrement costulée : chez les Stephanocerataces ces caractères se rapportent plutôt à des individus microconques. Dans les mêmes niveaux nous avons pu récolter plusieurs grands exemplaires dépassant 350 mm de diamètre, montrant une loge d'habitation totalement lisse et des tours internes très semblables à ceux du genre *Tornquistes* tant par la forme de la section que par la costulation : ces individus, encore mal connus et en très petit nombre nous apparaissent comme des formes totalement nouvelles représentant le dimorphe macroconque des *Tornquistes* désormais considérés comme des microconques. Une fois de plus c'est le dimorphisme microconque-macroconque qui apparaît le plus nettement. Nous proposons donc d'adopter une cinquième solution, faisant intervenir ce dimorphisme sans compliquer la systématique.

. Cinquième solution - Formes minces et formes épaisses appartiennent à des espèces différentes rangées dans deux sous-genres.

Dans l'état actuel de nos connaissances sur ce groupe d'Ammonites la nomenclature que nous proposons serait une variante de la première solution ; elle aurait l'avantage de ne pas créer de nouveau genre, ni de nouvelle espèce : *Pachyceras* et *Pachyerymnoceras* seraient conservés comme des génomorphes ne possédant chacun (au niveau de la zone à Lamberti du Callovien supérieur) qu'une seule espèce présente à la fois sous sa forme microconque et sa forme macroconque, soit :

- Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orb.) macroconque
(= *Ammonites lalandeanum* d'Orb.), 1847, p.175, fig.1-2
- Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orb.) microconque
(ci-dessous pl.IV et pl.V, fig.1 a-c, text.fig. 4 a-b)
- Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *jarryi* (Eudes-Desl.) macroconque
(ci-dessous pl.III et text.fig. 4 e)
- Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *jarryi* (Eudes-Desl.) microconque
(= *Pachyceras jarryi* Eudes-Desl. 1889 in Douvillé 1912, pl.I, fig.3-4-5-7-8-10-12).

Ce choix est renforcé par le fait que les tours internes des deux sous-genres ainsi définis sont totalement différents(cf. fig.4) : chez *Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *lalandeanum* (d'Orb.), microconque et macroconque, les tours jeunes sont ogivaux ou à peine arrondis sur le ventre ; chez *Pachyceras* (*Pachyerymnoceras*) *jarryi* (Eudes-Desl.), microconque et macroconque, les tours jeunes sont très surbaissés, à section coronatiforme, rappelant singulièrement la forme de la section du genre *Erymnoceras*.

Conclusions

Actuellement en cours, la révision de ce groupe d'Ammonites jurassiques permettra vraisemblablement d'adopter cette nomenclature très simple et d'un usage commode tant pour le paléontologiste que pour le stratigraphe.

Cette systématique des Ammonites mettant en évidence des couples de dimorphes macroconques et microconques a l'avantage en outre de souligner l'existence de deux lignées évolutives parallèles se suivant assez bien depuis le Callovien supérieur (zones à Athleta et Lamberti) jusqu'à

l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis) avec cependant une lacune d'observation au niveau de l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae).

Une première lignée est constituée par des individus de grande taille (300 à 350 mm), à loge d'habitation se développant sur 2/3 à 3/4 de tour et perdant son ornementation, dites formes "macroconques" ; une seconde lignée, parallèle à la précédente, est composée d'individus de petite taille (100 à 200 mm) avec loge d'habitation s'étendant sur 1/2 à 2/3 de tour et costulée jusqu'à l'ouverture, dites formes "microconques". Ce dimorphisme peut sans inconvénient être considéré comme un "dimorphisme sexuel".

Le second dimorphisme observé, portant sur la forme de la section des tours plus ou moins épais et avec ou sans tubercules, est constaté très tôt dans la croissance des individus (fig.4) ; ce critère semble un bon argument pour séparer ces deux groupes au niveau spécifique.

Les résultats obtenus au cours de cette étude, nous suggèrent quelques réflexions sur les modalités de l'évolution chez les Pachyceratidés. Pour de nombreux auteurs tels que W.J. Arkell (1952) ou G.E.G. Westermann (1964), le genre *Pachyceras* Bayle du Callovien supérieur dérive du genre *Erymnoceras* Hyatt du Callovien moyen par l'intermédiaire de *Pachyerymnoceras* Breistroffer ; puis à l'Oxfordien inférieur *Pachyceras* donne naissance à *Tornquistes* Lemoine. Or nous venons de constater que *Pachyerymnoceras* et *Pachyceras* sont contemporains ; ce fait n'est pas très gênant car on peut très bien envisager une telle dérivation en admettant que le genre *Pachyerymnoceras* persiste encore pendant un certain temps après l'apparition de *Pachyceras*. Nos connaissances sur les Pachyceratidés de la base du Callovien supérieur (zone à Athleta) sont encore trop incomplètes mais d'après les quelques échantillons en notre possession il semble bien que la filiation *Erymnoceras* - *Pachyerymnoceras* - *Pachyceras* - *Tornquistes* soit possible. Quoi qu'il en soit les caractères de la ligne de suture (absence du lobe latéral interne U_n , le nombre de lobes auxiliaires et leur découpage secondaire) sont tellement identiques que ces quatre genres (ou sous-genres) doivent être rangés dans une même famille. Enfin, il faut remarquer que si cette filiation est correcte, c'est jusqu'à présent la seule famille de Stephanoceratacés qui montre des caractères à évolution palinogénétique : les tours internes de *Pachyerymnoceras* et de *Pachyceras* rappellent fortement par leur aspect coronatiforme ceux de leur ancêtre *Erymnoceras*. Au contraire tous les autres Stephanoceratacés (Kosmoceratidés, Cardioceratidés, Tulitidés et Sphaeroceratidés) montrent les caractères évoluant par protérogenèse : l'adulte innove un caractère qui peu à peu gagne le jeune au cours de l'évolution du groupe.

De nouvelles recherches sur du matériel provenant de la base du Callovien supérieur pourraient vraisemblablement résoudre ces problèmes de phylogénie.

A N N E X E

Description des espèces de *PACHYCERAS* de la zone à Lamberti de Villers-sur-Mer (Calvados)

PACHYCERAS (*PACHYCERAS*) *LALANDEANUM* (d'Orbigny) - Forme microconque
(pl.IV, fig.1 a-c, 2 a-c, 3 a-c, pl.V, fig.1 a-c et text.fig.3 a-b).

Synonymie :

- 1847 *Ammonites lalandeanum* d'Orbigny, Pal.Franc.Terr.Jurass.p.47, pars. CLXXV, fig.4-5.
- 1878 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) : Bayle, Explic.Carte Géol.France, t.IV, pl.XLIII, fig.1-2.
- 1890 *Pachyceras lalandeanus* (d'Orb.), Eudes-Deslongchamps. Fossiles de la coll. Jarryi, p.112
- 1901 *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.), de Loriol, Oxf.Juras.Bernois.Mem. Soc.Géol.Suisse, n° 28, p.11, pl.II, fig.5.
- 1912 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.), Douvillé Cardioceratidés de Villers, pars.p.44-47, pl.II, fig.2-3-5.
- 1912 *Pachyceras crassum* Douvillé, ibid.pars.p.42-44, pl.I, fig.2-9-11, pl.II, fig.4.
- 1912 *Pachyceras crassicostatum* Douvillé, ibid.p.48-49, pl.II, fig.6.
- 1912 *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (Tornq.) Douvill, ibid.pars.p. 47-48, pl.II, fig.7.
- ? 1916 *Pachyceras* sp.Douvillé, Massif Moghara, Mém.Acad.Sciences t.54, p. 70, pl.VIII, fig.4-5
- 1938 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) Roman, Ann.Juras.et Crét. p.221, pl. XX, fig.207.
- 1963 *Pachyceras lalandeanum* (d'Orb.) Malinowska, Jurass.Czestochowa, p. 152-153, pl.XXXI, fig.146.
- ? 1963 *Pachyceras* sp. A.Malinowska, ibid. p.153, pl.XXXI, fig.145.
- 1974 *Pachyceras cf.lalandeanum* (d'Orb.) Zeiss.Callov.Am.Ethiop. p.272- 273, pl.37, fig.2-3-4.

Holotype :

La collection d'Orbigny (Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) renferme plusieurs exemplaires dont cet auteur s'est servi pour créer son espèce ; il n'a pas désigné l'holotype et nous proposons de prendre comme holotype celui qui se rapproche le plus de sa figuration (n° 3180) provenant de Villers-sur-Mer incomplet sans loge d'habitation et de désigner comme lectotype l'individu n° J 19560 plus complet de la collection du Muséum des Sciences Naturelles de Bâle).

Diagnose :

Coquille de petite taille à ornementation formée de grosses côtes à peine sensible au pourtour de l'ombilic, se marquant davantage au niveau de la région ventrale qu'elles franchissent en s'infléchissant légèrement vers l'avant. Section ogivale. Ombrilic profond s'ouvrant avec l'apparition de la loge d'habitation. Celle-ci est caractérisée par de grosses côtes espacées évanouissantes près du bord ombilical.

Description :

La coquille est renflée et même globuleuse à un diamètre de 15 mm ; les côtes sont à peine marquées et l'ombilic est profond et étroit. En augmentant de taille les tours se compriment : il en résulte une section plus ou moins ogivale. Les côtes, simples, deviennent épaisses, arrondies, séparées par des dépressions de même forme et même grandeur. Sur le bord ventral, elles sont légèrement inclinées vers l'avant, mais passent sans modification sur l'autre flanc. L'ombilic est très profond chez les formes assez épaisses et le rebord ombilical est net avec un mur ombilical vertical ; chez les formes plus minces il est moins profond, et beaucoup plus étroit, avec un rebord ombilical arrondi. L'épaisseur du tour est inférieure ou dépasse de peu la hauteur. La ligne de suture montre des éléments subégaux, décroissant régulièrement de grandeur vers l'ombilic ; elle possède trois lobes ombilicaux (absence de lobe latéral interne U_n), ce qui donne finalement une ligne de suture extrêmement simple.

Ces individus sont adultes à un diamètre de 100 mm et l'apparition de la loge d'habitation entraîne une ouverture assez nette de l'ombilic. Cette loge occupe en général 1/2 à 2/3 de tour et elle se caractérise par des côtes très marquées et espacées.

Mensurations de quelques individus très typiques :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
1. Holotype coll. d'Orb. M.H.N. Paris n° 3180 (phragmocône)	61,2 49,7	27,4 23,5	26,6 20,5	10,5 9,5	0,97 0,80	6 7	20 20	8,2 2,8
2. Lectotype M.H.N. Bâle n° J19560 (adulte)	87,3 70,9	39 37,5	35,5 31,2	19,9 15	0,91 0,83	5 5	17 17	3,4 3,4
3. E.N.S.G. Nancy n° 119 (phragmocône)	60,4 50	27,9 22,1	32,4 27,3	12,1 11	1,16 1,23	6 6	20 20	9,2 3,2
4. Collection I.S.T. Dijon	82,4 71,3	33,5 31,4	39,3 40,2	19,7 15,3	1,17 1,28	5 5	15 15	3 3

Rapports et différences :

Pachyceras lalandeanum (d'Orbigny) d'après la description donnée par les auteurs correspond à une forme de grande taille à section ogivale. Selon notre conception nous plaçons dans cette espèce des individus adultes à un diamètre moindre (100 mm) auxquels un autre nom d'espèce a été donné par divers auteurs. Ainsi *Pachyceras crassum* Douvillé (1912, pl.I, fig.1-2-9 et pl.II, fig.4) apparaît comme un variant extrême de *P. lalandeanum* (d'Orb.) dont il ne diffère que par une épaisseur légèrement plus forte ; l'ombilic est plus large, la suture est identique ; par contre la section qu'il rapporte à son espèce *P. crassum* (p.42, fig.45) s'apparente beaucoup plus par ses tours très surbaissés à une autre espèce *P. jarryi* (Eudes-Desl.) ; *P. crassum* a été créé par Douvillé d'après le critère d'une section plus épaisse et trapue que *P. lalandeanum*. D'autre part il a créé l'espèce *P. crassicostatum* (p.48-49, pl.II, fig.6) et décrit une forme déjà

connue, *P. (Tornquistes) helvetiae* (Tornquist) (p.47, pl.II, fig.7), en se basant uniquement sur le fait que ces individus ont une loge d'habitation dont l'ornementation est différente des phragmocônes. Il ne pense pas que ces dernières pourraient être les loges d'habitation des espèces précédemment décrites. *P. crassicostatum* et *P. (Tornquistes) helvetiae* tombent en synonymie avec *P. lalandeanum* (d'Orb.) forme microconque. Il en est de même pour *P. crassum* compte tenu des critères morphologiques, de l'analyse biométrique et de l'examen de la ligne de suture. *Pachyceras distinctum* Spath (1928, pl.XX, fig.1 a-b, pl.XXXVIII, fig.7) semble avoir une section se rapprochant fortement de *P. lalandeanum* (d'Orb.), cependant la présence de tubercules ombilicaux le rapproche plutôt d'une forme mince de *P. jarryi*.

Situation géographique :

- France : Calvados (Dives et Villers-sur-Mer), Sarthe (Mamers, Marolles), Côte d'Or (Talant, Magny-les Villers)
- Suisse : Jura d'Argovie (Herznach)
- Afrique du Nord, Allemagne du Nord, Angleterre, Arabie, Indes.

Age :

Callovien supérieur : zone à Lamberti.

Matériel examiné :

Collection d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Faculté des Sciences de Paris, de Lyon, de Dijon, ENSG Nancy, Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle.

PACHYCERAS (PACHYCERAS) LALANDEANUM (d'Orbigny) - Forme macroconque (pl.I, fig.1 a-c, pl.II, fig.1 a-b, 2 a-c et text.fig.4 c).

Synonymie :

- 1847 *Ammonites lalandeanum* d'Orbigny, Pal.Fr.Terr.Jurass.pars. p.477, pl.CLXXV, fig.1-2.
- 1912 *Pachyceras lalandei* (d'Orb.) Douvillé, Cardioceratidés, p.44-47, text. fig.32, p.34, pl.II, fig.1-2.
- 1928 *Pachyceras indicum* Spath, Fauna of Kach, p.221, pl.XIX, fig.7, pl. XX, fig.2
- 1965 *Pachyceras cf. lalandeanum* (d'Orb.) Maubeuge, Faunes cosmopolites, p.243-246, pl.V.

Holotype :

Ammonites lalandeanum d'Orbigny, 1847, Pal.Fr.Terr.Jurass.pl.CLXXV. Collections d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, n° 3180a.

Diagnose :

Coquille d'un diamètre pouvant atteindre 300 mm à section ogivale dont la région ventrale présente un pincement très net jusqu'à montrer une section tranchante avec atténuation de l'ornementation ; loge d'habitation parfaitement lisse à section des tours ronde.

Description :

A un diamètre de 100 mm, il n'y a encore aucune trace de l'apparition de la loge d'habitation. Les caractères de l'individu à ce stade sont les mêmes que ceux décrits chez la forme *P. lalandeanum* (d'Orb.) microconque : hauteur du tour importante à bord ventral arrondi, ombilic peu ouvert, ornementation formée de côtes épaisses bifurquées intercalées de côtes simples intermédiaires passant d'un flanc à l'autre sans déformation. Des modifications morphologiques apparaissent aux environs de 150 à 180 mm de diamètre. En général les individus tendent à se comprimer et à se pincer de plus en plus dans la région ventrale qui finit par devenir ainsi tout à fait tranchante. Toutefois il existe des formes où ce pincement est encore inexistant à ce diamètre et ne se produit que beaucoup plus tardivement. D'autre part certaines sont pincées nettement plus tôt. L'ornementation tend à se modifier sur la loge d'habitation : les côtes tendent à s'altérer jusqu'à présenter de faibles ondulations ou bien deviennent rigides, épaisses et espacées. La ligne de suture de ces formes est identique à celle de la forme microconque. Les plus grands individus de Villers-sur-Mer en notre possession sont cloisonnés jusqu'à 200-210 mm et la trace de la loge d'habitation est visible sur au moins 3/4 de tour ; ceci laisse supposer des formes complètes et une taille d'environ 300 mm. Aucun individu de Villers-sur-Mer ne possède sa loge d'habitation mais la collection d'Orbigny renferme un magnifique exemplaire complet (n° 3180 b, cf. ci-dessus fig.2) provenant de Mamers (Sarthe) cloisonné jusqu'à 170 mm montrant une loge d'habitation sur plus de 3/4 de tour et atteignant alors un diamètre de 295 mm.

Mensurations de quelques individus :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
Holotype coll. d'Orb.	136,8	68,6	56,3	21,1	0,82	7	21	2,8
Mus.Hist.Nat.Paris n° 3180 a (phragmocône)	114,5	55,1	52	17,9	0,94	6	19	3,2
Musée Hist.Nat.Bâle n° J19555 (phragmocône)	206,8 171,9	99,3 82,9	63,9 62,4	35,4 31,5	0,64 0,75	9 9	32 34	4 4
I.S.T. Lyon n° 11631 (phragmocône)	140,5 116,1 100,4	71,8 59,3 30,1	57,1 50,3 41,6	21,2 17,9 15,6	0,80 0,85 0,83	7 6 6	22 20 21	3 2,8 3,2

Discussion :

D'Orbigny dans sa description du type de cette espèce donne les mesures d'un individu de 210 mm de diamètre que nous avons retrouvé dans sa collection. De son côté Douvillé décrit la loge d'habitation d'un *Pachyceras lalandeanum* de 250 mm de diamètre. Très généralement ce sont des individus de cet aspect qui étaient désignés comme *P. lalandeanum* (P.L. Maubeuge 1965, p. 243 à 246). L'individu figuré par Spath (1928, Faune du Cutch, pl.XIV, fig.7, pl.XX, fig.2 a-d) sous le nom de *P. indicum* s'apparente nettement à *P. lalandeanum* macroconque tant par son aspect général

que par sa grande taille (200 mm). Il doit être considéré comme synonyme de cette espèce ; son auteur la considère d'ailleurs comme une race indienne de l'espèce européenne.

Situation géographique et stratigraphique :

P. lalandeanum macroconque n'est à notre connaissance signalé avec certitude qu'à Villers-sur-Mer (Calvados), Mamers et Marolles (Sarthe), en Côte d'Or, en Suisse (Herznach) et aux Indes où il caractérise la zone à Lamberti du Callovien supérieur.

PACHYCERAS (PACHYERYMNOCERAS) JARRYI (Douvillé) - Forme microconque (pl. V, fig.2 a-c, fig.3 a-c et text.fig.4 d).

Synonymie :

- 1889 *Stephanoceras sublaevis* Eudes-Deslongchamps, Foss.Coll.Jarryi, p. 26, pl.I, fig.1-2-3-4.
1912 *Pachyceras jarryi* (Eudes-Desl.), Douvillé, Cardioceratidés, p.37, pl.I, fig.3-4-5-7-8-10-12.
1912 *Pachyceras villersensis* Douvillé, ibid. p.41-42, pl.I, fig.6.
1912 *Pachyceras crassum* Douvillé, ibid.pars. p.42, text.fig.45.
1918 *Pachyceras rugosum* (Leck.) Buckman, type Amm. t.II, pl.115.
1974 *Pachyerymnoceras jarryi* (Eudes-Desl.) *subsp.ethiopicum*.Zeiss.Callo. Amm.Ethiop.p.275, pl.37, fig.1-6-7.

Holotype :

Les exemplaires de Eudes-Deslongchamps ont été perdus lors de la dernière guerre. Douvillé a parfaitement figuré cette espèce, cependant nous n'avons pu retrouver aucun des individus de cette espèce étudiée par cet auteur dans les collections de l'Ecole des Mines ou de la Sorbonne à Paris. Nous proposons de désigner comme néotype l'exemplaire complet de Villers-sur-Mer figuré ici et provenant des collections de l'I.S.T. de l'Université de Lyon n° 11632.

Diagnose :

Espèce caractérisée par des tours internes présentant une ressemblance frappante avec certains *Erymnoceras* : section épaisse, large et surbaissée, ombilic en entonnoir avec rebord ombilical très marqué où s'individualisent de petits tubercules ; côtes partant des tubercules et s'infléchissant vers l'avant sur le bord ventral légèrement anguleux ; "aspect erymnoceratiforme" s'atténuant chez l'adulte où l'ornementation devient plus grossière mais persiste jusqu'à l'ouverture de la loge d'habitation.

Description :

A 10 mm de diamètre cette espèce présente une section des tours extrêmement surbaissée, l'ombilic est déjà assez large et bordé d'une rangée de tubercules ou de plis qui la fait ressembler tout à fait à un représentant du genre *Erymnoceras*. De là partent de faibles ondulations inclinées vers l'avant. A ce stade le bord ventral présente un aspect légèrement en toit. A un diamètre un peu plus grand (20 mm), *P. jarryi* montre toujours une section surbaissée et un ombilic en entonnoir avec

mur ombilical oblique ; sur le bord ombilical de véritables tubercules s'individualisent et les côtes sont bien marquées, une à deux par tubercule. Le rebord ombilical a un aspect perlé et n'est jamais recouvert par le tour suivant, ce qui donne un ombilic profond en escalier. Vers 55 à 60 mm les mêmes caractères sont toujours observables, mais la section du tour varie quelque peu, elle devient beaucoup moins surbaissée et présente un pincement beaucoup moins net dans la région ventrale. *P. jarryi* microconque est adulte et complet à un diamètre de 90 cm environ, l'ombilic à ce stade très profond s'ouvre encore plus et présente toujours sa rangée de tubercules ; la loge d'habitation occupe environ 1/2 à 3/4 de tour. Elle est ornée de gros tubercules ombilicaux assez émoussés au nombre de 6 ou 7 par 1/2 tour, d'où part soit une côte simple soit une côte se bifurquant au milieu du flanc, soit deux côtes divisées à partir du tubercule ; il existe de plus des côtes intercalaires ; elles sont dans tous les cas épaisses et assez espacées.

La ligne de suture de *P. jarryi* est simple ; elle comprend trois lobes ombilicaux (sans lobe latéral interne U_n) ; elle est pauvre en éléments, mais les divers lobes (sauf U_2 et I) et celles sont très larges et fortement découpées. Cette suture est très semblable à celle de *P. lalandeanum* microconque.

Mesures :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	I
Néotype I.S.T. Lyon n° 11632 (adulte)	66,2 56	27,4 22,8	39,9 38,2	19,4 16,2	1,46 1,68	7 6	18 17	2,4 2,4
I.S.T. Lyon n° 11632 (phragmocône)	44,2 38,7	21 17,8	32,4 30,5	11,4 10,2	1,54 1,71	6 9	18 17	3 2,4

Rapports et différences :

L'espèce *P. jarryi* (Eudes-Deslongchamps 1890 in Douvillé 1912) a servi à Breistroffer (1947) pour créer le genre *Pachyerymocer* et certains auteurs en ont fait un intermédiaire entre *Erymocer* et *Pachycer*. De plus dans les déterminations d'individus de Villers-sur-Mer *P. jarryi* a très souvent été étiqueté sous le nom de *Erymocer coronatum*.

Douvillé en 1912 avait créé une nouvelle espèce *Pachycer villersensis* (p.41, pl.I, fig.6) d'après un unique individu de 30 mm de diamètre ; sa détermination était basée sur une légère différence d'ornementation ; des tubercules peu accentués, une "carène ombilicale émoussée" et une ligne de suture voisine de celle de *P. jarryi* ; en fait, comme le montre l'analyse biométrique *P. villersensis* semble être un simple variant de *P. jarryi*.

Enfin, les formes épaisses de *P. lalandeanum* microconque figurées par Douvillé sous le nom de *P. crassum* sont très voisines par l'aspect de la section, cependant elles ne présentent jamais de tubercules ombilicaux.

PACHYCERAS (PACHYERYMNOCERAS) JARRYI (Douvillé) - Forme macroconque
(pl.III, fig.1 a-c, 2 a-c et text.fig.4 e)

Holotype :

La collection Raspail (Faculté des Sciences de Paris) contient trois spécimens de grande taille (*Pachyceras* sp. de Villers-sur-Mer (Calvados) parmi lesquels nous proposons de choisir l'holotype de la forme macroconque que nous figurons ici.

Diagnose :

Forme épaisse de grande taille à section légèrement pincée sur le bord ventral ; tour interne très surbaissé "erymnoceratiforme" ; ombilic profond à bord ombilical tuberculé, s'atténuant au cours de la croissance.

Description :

Cette espèce n'est représentée jusqu'à présent que par trois individus à l'état de phragmocône. En section *P. jarryi* macroconque présente des tours internes vers 50 à 60 mm de diamètre très surbaissés, deux fois plus larges que hauts d'aspect "erymnoceratiforme" qui sont très vite recouverts par des tours en ogive large assez identiques à ceux de *P. lalandeanum* macroconque mais nettement plus larges avec un bord ombilical anguleux.

A un diamètre de 120 mm, le resserrement des lignes de suture annonce la loge d'habitation : la trace de celle-ci est d'ailleurs visible indiquant un individu adulte d'une taille d'environ 250 mm ; l'épaisseur est forte (70 mm pour une hauteur de 55 mm). Le rapport E/H est de 1,25 alors que ce même rapport au même diamètre n'est jamais supérieur à 1,1 chez *Pachyceras lalandeanum* macroconque. Comme pour celui-ci la section se pince jusqu'à devenir nettement anguleuse mais assez peu tranchante sur le bord ventral ; l'ombilic est semblable à celui de *P. jarryi* microconque : il est profond et en entonnoir avec un rebord ombilical beaucoup plus émoussé et arrondi. L'ornementation est aussi du même type avec des côtes épaisses partant d'un tubercule beaucoup moins net cependant, que chez le microconque.

Mesures :

	D	H	E	O	E/H	N/2	n/2	i
Holotype F.S. Paris	118,3	55,3	70	22,9	1,29	8	20	22,4
coll.Raspail	100,1	49,1	60	20	1,26	7	18	2,4
(phragmocône)								
F.S. Paris	150	73,5	74,5	20,3	1,02	5	23	4,6
coll.Raspail	121,5	59,2	67,1	18,2	1,13	6	21	3,6
(phragmocône)								

Rapports et différences :

A stade *P. jarryi* macroconque ressemble fortement à *P. lalandeanum* macroconque : le seul caractère permettant la distinction est la section nettement plus forte et l'ombilic plus profond et plus large laissant deviner des tours internes tuberculés "erymnoceratiformes".

Situation géographique, âge, liste du matériel examiné :

Comme nous l'avons déjà signalé, seuls nous sont connus les trois exemplaires de Villers-sur-Mer provenant de la Collection Raspail ; cette espèce est comme les précédentes caractéristique de la zone à Lamberti du Callovien supérieur de Normandie.

Ouvrages cités

- ARKELL W.J., 1956 - Jurassic geology of the world. Eindhburgh. London.
- ARKELL W.J., BRANKAMP R.A. et STEINECKE M., 1952 - Jurassic Ammonites from jebel Tuwaiq. *Central Arabia. Phil.Trans.Roy.Soc. (B)*, 236.
- ARKELL W.J., KUMMEL B., WRIGHT C.W., 1957 - Treatise on Invertebrate Paleontology. Ed.R.C. Moore. Part.4. Mollusca 4 - Cephalopoda, Ammonoidea. Mesozoic Ammonoidea. L 80 - L 436. *Kansas Univ.Press*.
- BAYLE, 1878 - Fossiles principaux des Terrains. Atlas. Explic. de la Carte Géol.de France. Tome IV.
- BUCKMAN, 1918 - Yorkshire type Ammonites. t.II, part XVIII, 177 pl. Londres.
- BREISTROFFER M., 1947 - Notes de nomenclatures paléozoologiques. *Proces. Ver.Mem.Soc.Sci.Dauphiné*, 26 (195), Grenoble (Biron).
- CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans.Leicester Lit.Philos.Soc.*, 57, p.21-56, pl.1, 9 text.fig.
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1889 - Rapports sur les fossiles Oxfordiens de la Collection Jarryi. Notes Paléontologiques Ibid. 1 art. II, 80 p., 1 pl.
- DOUVILLE R., 1912 - Les Cardioceratidés de Villers. *Mém.Soc.Géol.Fr., Paléont.*, 29 (2), mém.45, 77 p., 11 pl.
- DOUVILLE H., 1916 - Les terrains secondaires dans le Massif du Moghara , à l'Est de l'Isthme de Suez, d'après les explorations de M. Couyat-Barthoux. *Mém.Acad.Sciences, Inst. de France*, 54, 2e série 1918, p.1 à 184, 21 pl.
- GLANGEAUD P., 1897 - Sur la forme de l'ouverture de quelques Ammonites. *Bull.Soc.Géol.France*, sér.III, 25-99-107.

- HAAS O., 1955 - Revision of the jurassique Ammonite fauna of Mount Hermon. Syria. *Bull.Amer.Mus.Nat.Hist.*, 108, p.1-260, pl.1-30, New-York.
- IMLAY R.W., 1970 - Some jurassic Ammonites from Central Saudi Arabia. *Geol.Surv.Prof.Paper* 643 D. p.1-15, 3 tabl., 3 pl., pl.1-4 Washington.
- LEMOINE P., 1910 - Ammonites du Jurassique supérieur du cercle d'Analalava (Madagascar). *Annales de Paléontologie*, (t.V et VI) 52 p., 8 pl.
- LORIOU P. de, 1898-99 - Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura Bernois. *Mém.Soc.Pal.Suisse*, 23 (1896) 25-26, 220 p., 12 pl.
- MAKOWSKI H., 1962 - Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Paleont. Polo.* 12, 92 p., 20 pl. Warszawa.
- MALINOWSKA L., 1963 - Stratigraphy of the Oxfordian of the Czestochowa Jurassic on the Basse of Ammonites. *Instytut Geologiczny*. 26 fig., 41 pl., t.XXXVI, p.152-153.
- MARCHAND D., 1969 - Les Quenstedtoceras de la zone à Quenstedtoceras lamberti en France. Univ. de Dijon. Thèse de 3e cycle. Sér.Paléontologie n° 18.
- MAUBEUGE P.L., 1965 - Le problème des faunes cosmopolites dans le Jurassique Meso-Européen. Absence d'espèces d'Ammonites américaines dans le Jura suisse septentrional. *Bull.Acad.et Soc.Lorraine des Sciences*, 5 (n° IV), 195, p.243-246, 2 pl.
- MUNIER-CHALMAS E., 1892 - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *Bull. Soc.Géol.Fr.* (3e sér.), 20, p.170.
- ORBIGNY A. d', 1842-1851 - Paléontologie française. Terrains jurassiques. t.I, 642 p., 234 pl.
- PALFRAMAN D.F.B., 1969 - Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites. Morphogenetic Evidence in Hecticoceras brightii (Pratt.). *Int.Union of Geol.Sci.*, sér.A, n° 1, Stuttgart 1969, pl.6-8, text.fig. p. 126-154.
- ROMAN F., 1938 - Les Ammonites Jurassiques et Crétacées. Essai de Genera. *Masson édit.* Paris, 554 p., 52 pl., 496 fig.
- SPATH L.F., 1928 - Revision of the jurassic cephalopod fauna of Kach (Cutch). Part.III *Mém. Geol.Survey of India. Paleontologica Indica*. 9, Mém. n° 2, pl.XX) XLVII, 945 p., 130 pl. Calcutta.
- TINTANT H., 1963 - Les Kosmocerotidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale. Essai de Paléontologie évolutive. *Publ. Univ. de Dijon. Faculté des Sciences* 29, 490 p., Atlas.

- TORNQUIST A., 1893 - Fragmente einer Oxford Fauna von Mtern in Deutsch.
Ostafrika nach dem von Dr.Stuhlmann Gesammelten Material. *Wiss.Ant.*
10 (2) Hambourg 1893.
- WESTERMANN G.E.G., 1964 - Sexual dimorphism and taxonomy in Jurassic Ammonitina : a revision of the Otoitidae (including Sphaeroceratinae).
Geol.Soc.Amer.Spec.Paper, 76, p.178-170.
- WESTERMANN G.E.G., 1969 - Evolution and Taxonomy of Pachyceratidae and Mayaitidae, as suggested by septal patterns (Jurassic, Ammonitina), in International Geological Congress.Report to the 22^d session India 1964, part VIII, Proceedings of section 8 Paleontology and Stratigraphy New Delhi 1964, p.1-15.
- ZEISS, 1974 - Die Callovien Ammoniten Athiopiens und ihre zoogeographisch Stettung. 1 pl. (37), 3 text.fig. p.269-282. *Palaont.Zeil.*148, n° 3/4 Stuttgart.

Légende des planches

Pl. I -

fig. 1 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). M.H.N. Bâle J 20605 (x 0,75).

Pl. II -

fig. 1 a-b - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). M.H.N. Bâle J 19555 (x 0,75).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) - forme macroconque (phragmocône). I.S.T. Lyon 11 631 (x 0,75).

Pl. III -

fig. 1 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyerymmoceras*) *jarryi* (Douvillé) - forme macroconque (phragmocône) holotype F S Paris, coll. Raspail (x 0,75).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyerymmoceras*) *jarryi* (Douvillé) - forme macroconque (phragmocône). P S Paris, Coll. Raspail (x 0,75).

Pl. IV -

fig. 1 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) - microconque (Adulte). M.H.N. Bâle J 19560 Lectotype (x 1).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) microconque - forme mince (phragmocône). F S Paris (x 1).

fig. 3 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) macroconque - forme épaisse (Adulte). I.S.T. Dijon (x 1).

Pl. V -

fig. 1 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyceras*) *lalandeanum* (d'Orbigny) microconque - forme épaisse (phragmocône). ENSG Nancy n° 119 (x 1).

fig. 2 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyerymmoceras*) *jarryi* (Douvillé) microconque - (Adulte) - néotype. I.S.T. Lyon n° 11632 b (x 1).

fig. 3 a-b-c - *Pachyceras* (*Pachyerymmoceras*) *jarryi* (Douville) microconque (phragmocône). I.S.T. Lyon n° 11632 a (x 1).

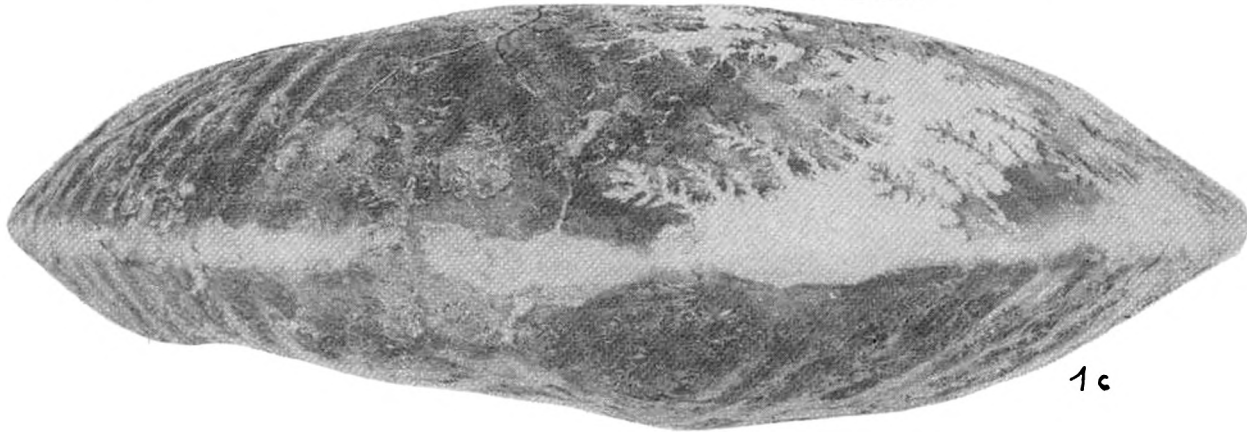
N.B. Tous les échantillons figurés proviennent du niveau H₁₋₃ des falaises des Vaches Noires - Villers-sur-Mer (Calvados), et sont déposés (originaux ou moulages) dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon ou dans les Universités indiquées. Les flèches indiquent la fin du phragmocône.



1a



1b



1c

Planche I



1a



1b



2a



2b



2c



1a



1b



1c



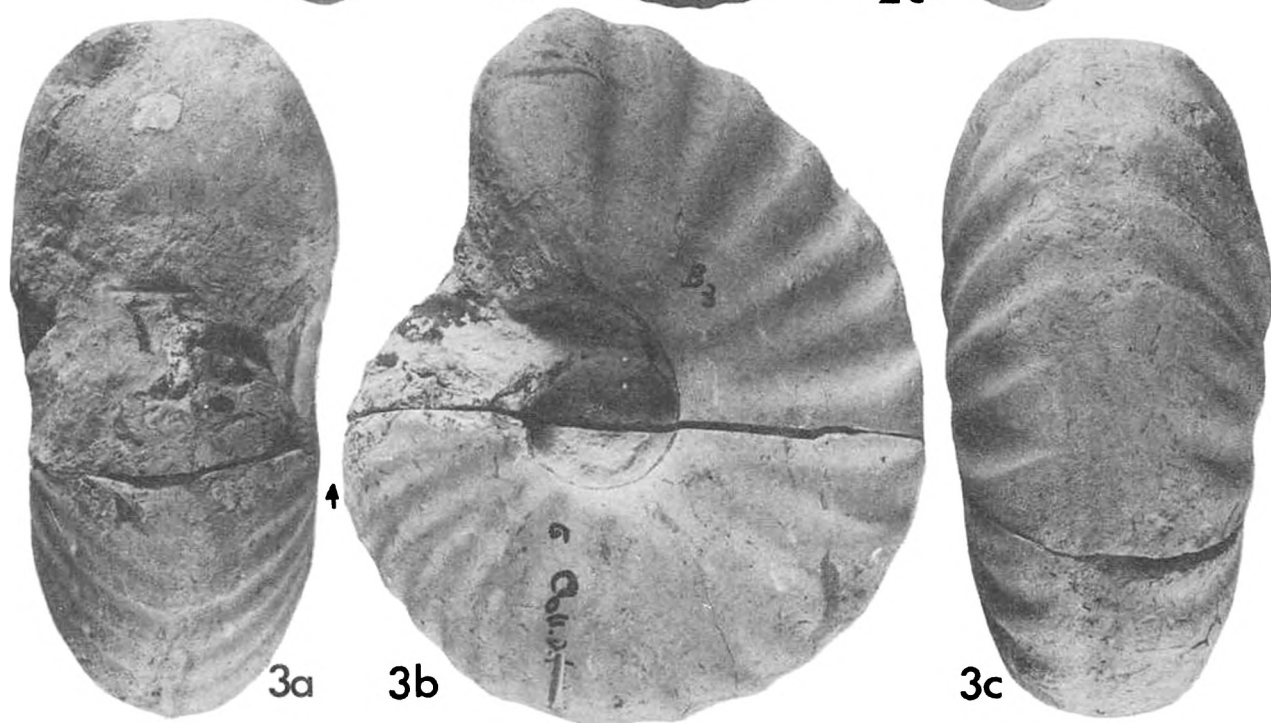
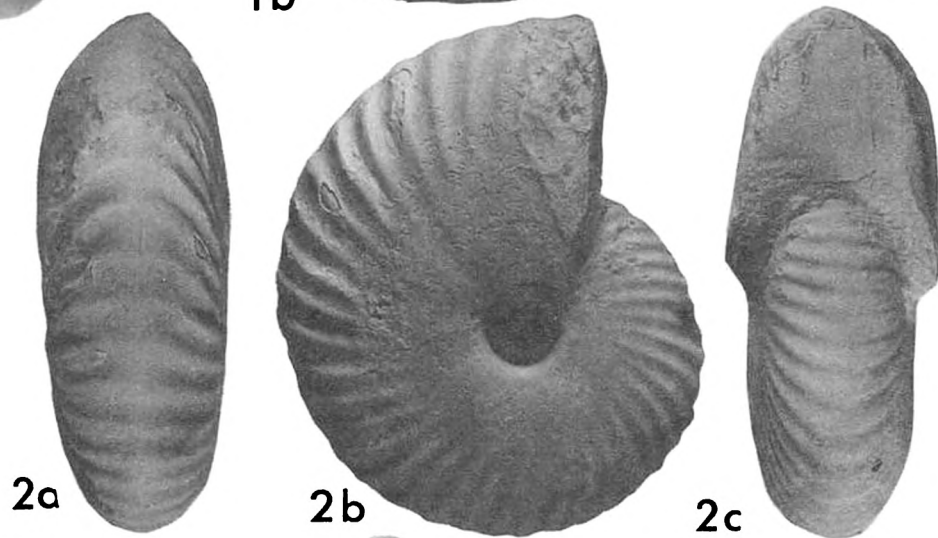
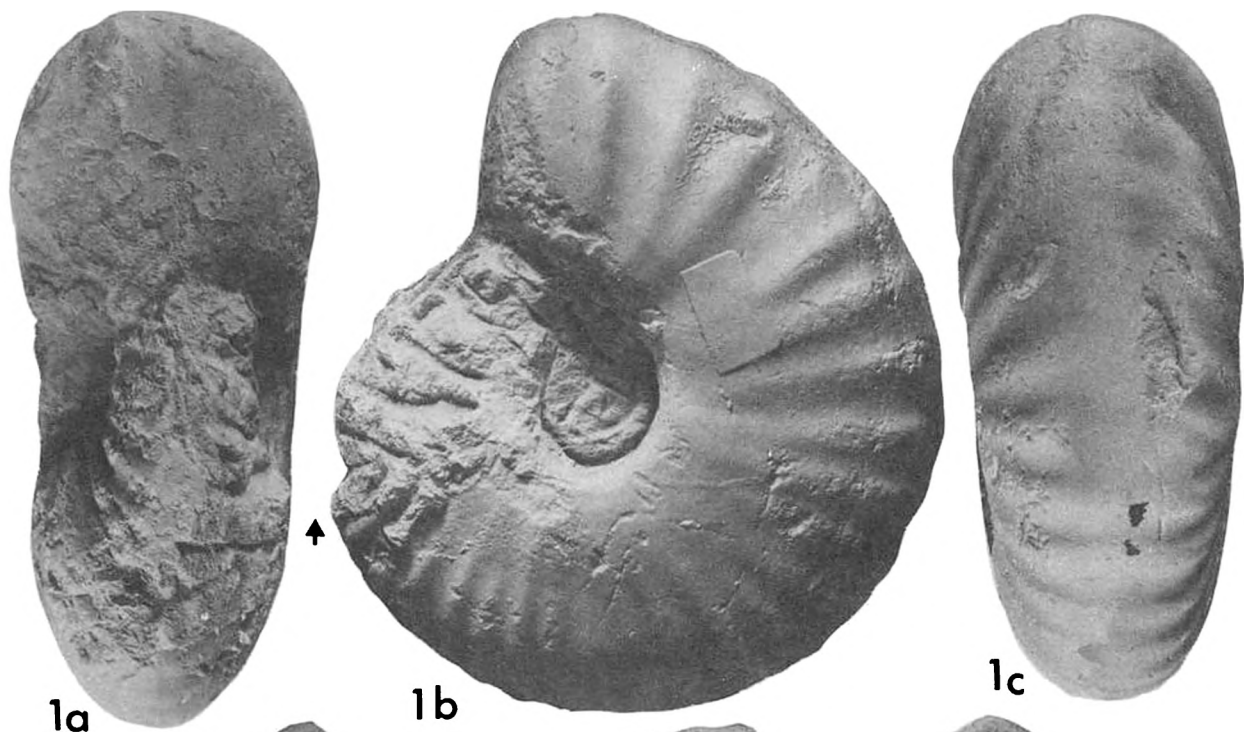
2a



2c



2b





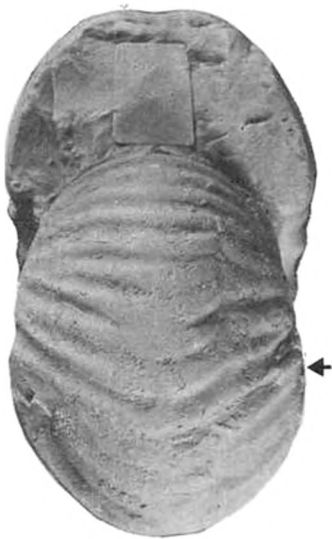
1a



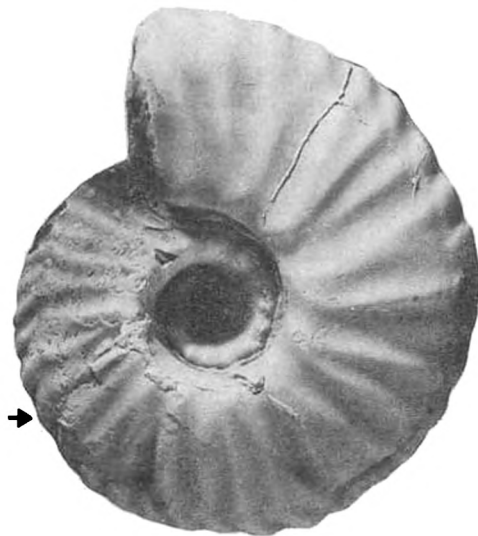
1b



1c



2a



2b



2c



3a



3b



3c

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	186
CHOIX DU MATERIEL ET METHODOLOGIE	186
ANALYSE MORPHOLOGIQUE	188
ANALYSE STATISTIQUE	189
INTERPRETATION DES RESULTATS	193
CONCLUSIONS	200
ANNEXES : Description des espèces de <i>Pachyceras</i> du Callovien supérieur de Villers-sur-Mer (Calvados)	202
OUVRAGES CITES	209