

Prodactylioceras davoei (Sow.) (Ammonitina), en Bourgogne Paléontologie et dynamique du peuplement.

par Jean-Louis DOMMERGUES *

RÉSUMÉ : L'étude du niveau à *Prodactylioceras davoei* du Carixien bourguignon montre le remplacement pour un bref instant des faunes subboréales à *Aegoceras* par un peuplement bien différent dominé par un *Prodactylioceras* issu d'un phylum mésogéen. L'acquisition des caractères originaux de *P. davoei* paraît d'ailleurs directement liée à la conquête du domaine subboréal. *P. davoei* est une espèce homogène malgré une variabilité assez forte des caractères de l'ornementation et de la taille des individus adultes. L'expansion géographique de *P. davoei* est interprétée comme consécutive à une modification du contexte écologique.

ABSTRACT : The study of the beds containing *P. davoei* in the Carixian of Burgundy shows the replacement during a short period of time of the subboreal fauna (with *Aegoceras*) by a very different association dominated by a *Prodactylioceras* issued from a mesogean phylum. In fact the acquisition of the original characteristics of *P. davoei* seems to be directly linked to the invasion of the subboreal province. *P. davoei* is an homogenous species in spite of a high variability of the ornamental characteristics and of the size of the adult. The geographic expansion of *P. davoei* is interpreted as consecutive to modification of the ecologic context.

INTRODUCTION

En Bourgogne à plusieurs occasions au cours du Carixien, l'évolution des lignées autochtones d'Ammonitidae est interrompue par l'apparition massive d'espèces à affinités mésogéennes. Ces ingressions éphémères ne sont en général pas l'amorce de colonisations durables. Au Carixien supérieur un tel événement est particulièrement net ; il s'agit de l'apparition de *Prodactylioceras davoei* (Sow.). L'étude systématique de nombreux gisements très fossilifères de la zone à *Davoei* permet une analyse détaillée d'un tel phénomène qui est probablement contrôlé par des modifications écologiques.

A. BIOSTRATIGRAPHIE

L'apparition de *P. davoei* en Bourgogne se situe à un niveau biostratigraphique très précis, après les derniers peuplements d'*Aegoceras* gr. *capricornus* (Schlot.) et avant les premiers *Oistoceras* (fig. 1) ; elle fournit un repère stratigraphique particulièrement commode : l'horizon à *Davoei* qui peut être étendu sans risque à l'ensemble de la France et au Sud de l'Allemagne (Schlatter 1977). Par contre, dans les régions ouvertes sur le protoatlantique, Portugal (étude en cours) et Dorset (Spath 1936) le problème apparaît plus complexe ; au sud de l'Angleterre notamment

les faunes de *Prodactylioceras* gr. *davoei* sont plus diversifiées et se répartissent sur une durée un peu plus importante. Ces faits résultent sans doute du fonctionnement d'une voie de peuplement « atlantique » plus progressive et amorcée plus précocement qu'une voie « alpine » d'où sont probablement issues les formes bourguignonnes. Ces deux voies ont pu d'ailleurs contribuer conjointement au peuplement de la province (et notamment du Sud de l'Angleterre) lors de l'acmé du groupe. Ainsi l'horizon à *Davoei* événement bref et isochrone en Bourgogne ne correspond sans doute qu'à une partie de la durée de vie totale de l'espèce dont l'enracinement phylétique précis et l'éventuel devenir évolutif sont inconnus. Ce fait limite la valeur chronostratigraphique de cet horizon non basé, comme il serait souhaitable, sur un gradient évolutif mais sur une simple modification locale des faunes.

* Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, Laboratoire de Paléogéographie et Paléobiologie évolutives, associé au C.N.R.S. n° 157, 6, Boulevard Gabriel 21100 Dijon et Laboratoire de Géologie des Facultés catholiques de Lyon, 25, Rue du Plat 69288 Lyon Cédex.

En Bourgogne, l'apparition brutale de *P. davoei* interromp localement l'évolution de la lignée des Liparoceratides capricornes au passage du sous-genre *Aegoceras* à *Oistoceras*. En fait, on observe un changement complet de la faune (fig. 1). Les Liparoceras capricornes disparaissent presque totalement ; seuls quelques très rares fragments d'*Aegoceras* sp. ou *Oistoceras* sp. ont été récoltés dans l'horizon à Davoei. Par contre les *Becheiceras* (Liparoceratidae involutes), toujours rares avec les formes capricornes deviennent assez abondants jusqu'à 12 % de la faune. Les quelques *Lytoceras* gr. *fimbriatum* (Sow.) et *Tragophylloceras loscombi* (Sow.) qui accompagnent les *Aegoceras* et *Oistoceras* disparaissent totalement. Ainsi la faune de l'horizon à Davoei est-elle composée en Bourgogne d'environ 90 % de *P. davoei* et de 10 % de *Becheiceras*. L'injection brutale d'éléments à affinités mésogéennes au sein de faunes typiquement subboréales est un phénomène qui peut être observé à plusieurs autres occasions au cours du Carixien en Bourgogne : soit les horizons à Pettos, Venarense, Fimbriatum et finalement Davoei (fig. 1). Ces événements évoquent des « transgressions », au sens biogéographique du terme, d'espèces mésogéennes vers la province subboréale ; ils ne correspondent pas en général à des modifications des faciès sédimentaires ou de la composition des faunes benthiques. Le niveau à *P. davoei* fait toutefois exception ; il est marqué par l'apparition en nombre d'un lamellibranche benthique absent partout ailleurs du Carixien bourguignon : *Oxytoma inaequivalvis* (Sow.). Ce fait remarquable est un indice qui permet de supposer que l'apparition de *P. davoei* est liée à une perturbation temporaire du contexte écologique généralement favorable aux *Aegoceras*.

Dans le cas qui nous intéresse (mais sans doute également pour les niveaux à Pettos et Venarense) le terme de « transgression » n'est pas parfaitement approprié ; en effet, il ne s'agit pas ici d'une simple extension de l'aire géographique occupée par une espèce donnée. Si le groupe des Coeloceratinae parmi lesquels s'enracine *P. davoei* est largement représenté au cours du Lias moyen en Mésogée, l'espèce en question n'est par contre connue avec certitude qu'en domaine subboréal. Il apparaît donc que dans ce cas l'expansion géographique n'a pas été évolutivement neutre mais au contraire s'est accompagnée d'un processus de spéciation.

Des études ultérieures devront préciser les modalités d'acquisitions des nouveaux caractères à partir du groupe souche mésogéen. Il est intéressant de noter qu'en mésogée au Carixien supérieur les Coeloceratinae sont particulièrement abondants notamment avec le groupe de *Productylioceras* (*Avevoniceras*) *italicum* (Fuc.) qui présente de grandes affinités avec *P. davoei*. D'ores et déjà l'analyse en cours de *Productylioceras* du groupe de *davoei* récoltés au Portugal dans un contexte stratigraphique proche de celui de la Bourgogne (sous-zone à Capricornus) révèle des formes moins avancées vers l'acquisition des caractères propres à *P. davoei*. Certaines structures caractéristiques des formes mésogéennes (notamment l'ornementation épineuse des tours internes) s'observent encore bien qu'affaiblies chez certains variants de ce peuplement qui apparaît donc comme un jalon évolutif parmi les *Productylioceras* gr. *davoei* d'affinité « atlantique ».

En Bourgogne l'acmé de *Productylioceras* gr. *davoei* (Sow.) semble correspondre à un événement bref ; en effet, l'interruption d'observation affectant la lignée des *Aegoceras* ne correspond pas à un hiatus évolutif important ; les derniers *A. (Aegoceras)* gr. *capricornus* (Schlot.) et les premiers *A. (Oistoceras)* gr. *ligulinum* (Simp.) sont des formes assez proches qui ne sont probablement pas séparées par une durée importante. Il faut également tenir compte de la perturbation écologique (soulignée par la venue des *P. davoei*) qui a pu induire un rapide réajustement adaptatif des *Aegoceras*.

B. LES STADES DE CROISSANCE ET LE PROBLEME DU DIMORPHISME

1. — L'analyse d'un lot de sections axiales m'a permis de mettre en évidence plusieurs stades de croissance bien distincts chez *P. davoei*. Pour chaque section j'ai établi un diagramme représentant les modifications des taux de croissance pour chaque caractère par demi-tour ; la figure 2 donne l'un de ces diagrammes particulièrement caractéristique. La succession des différents stades s'est révélée assez constante chez tous les individus.

a) Un premier stade comprend la protoconque et environ la totalité du premier tour de spire. Cette première partie de la coquille spiralée est caractérisée par la stabilité des dimensions de la section (hauteur et épaisseur) et par la mise en place de l'ombilic ; en fait on peut presque comparer ce premier stade à un tube enroulé autour de la protoconque. Chez de très nombreuses ammonites ce stade s'achève par la constriction népionique ; sur les échantillons calcaires dont j'ai disposé il ne m'a pas été possible de mettre en évidence cette constriction. Toutefois, ce premier épisode de la croissance peut aisément être assimilé au stade prénépionique décrit chez d'autres ammonites (Fhierry 1978).

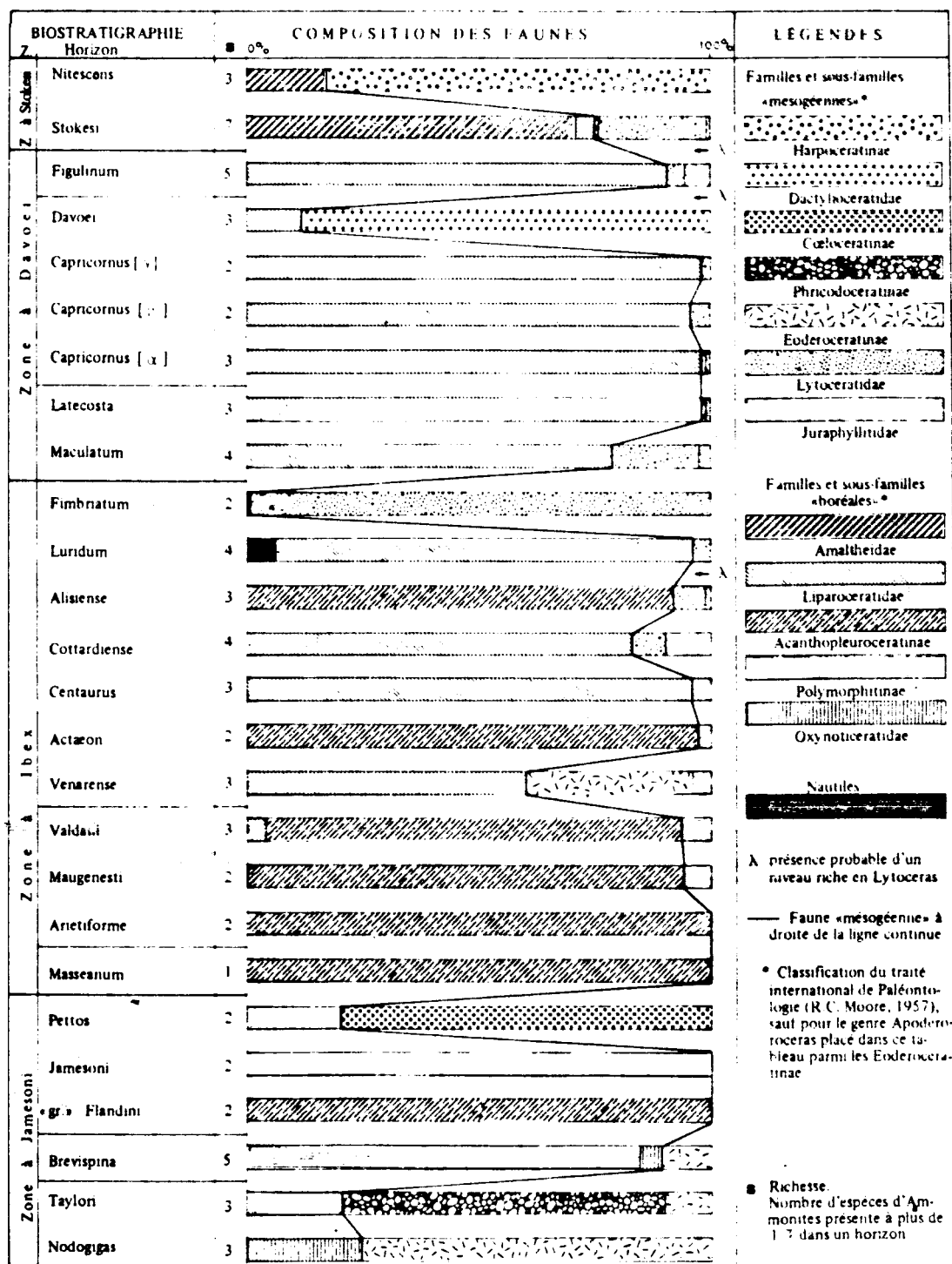


Fig. 1. - Les modifications de la composition des faunes d'Ammonites au Carixien et Domérien basal en Bourgogne.

b) Un deuxième stade va du point A (fig. 2) au point B. Il correspond à une période d'équilibrage et de mise en place des divers taux de croissance. Les courbes d'accroissement convergent d'ailleurs toutes vers le point B (soit aux environs de 2,5 à 3 mm de diamètre). A partir de ce point la coquille a acquis à peu près son mode de croissance futur. Un tel épisode de la croissance peut être défini comme le stade postnépionique.

c) Au-delà du point critique B les courbes de croissance divergent sensiblement avant de se regrouper ultérieurement vers C soit aux environs de 15 mm de diamètre. Cette phase de la croissance passe donc par un point où la coquille tend à devenir particulièrement évoluée et discoïde. D'autre part, dès la fin de ce stade (vers le quatrième tour de spire) la densité du cloisonnement du phragmocône va se relâcher; toutefois ce n'est qu'au début de la période suivante que ce phéno-

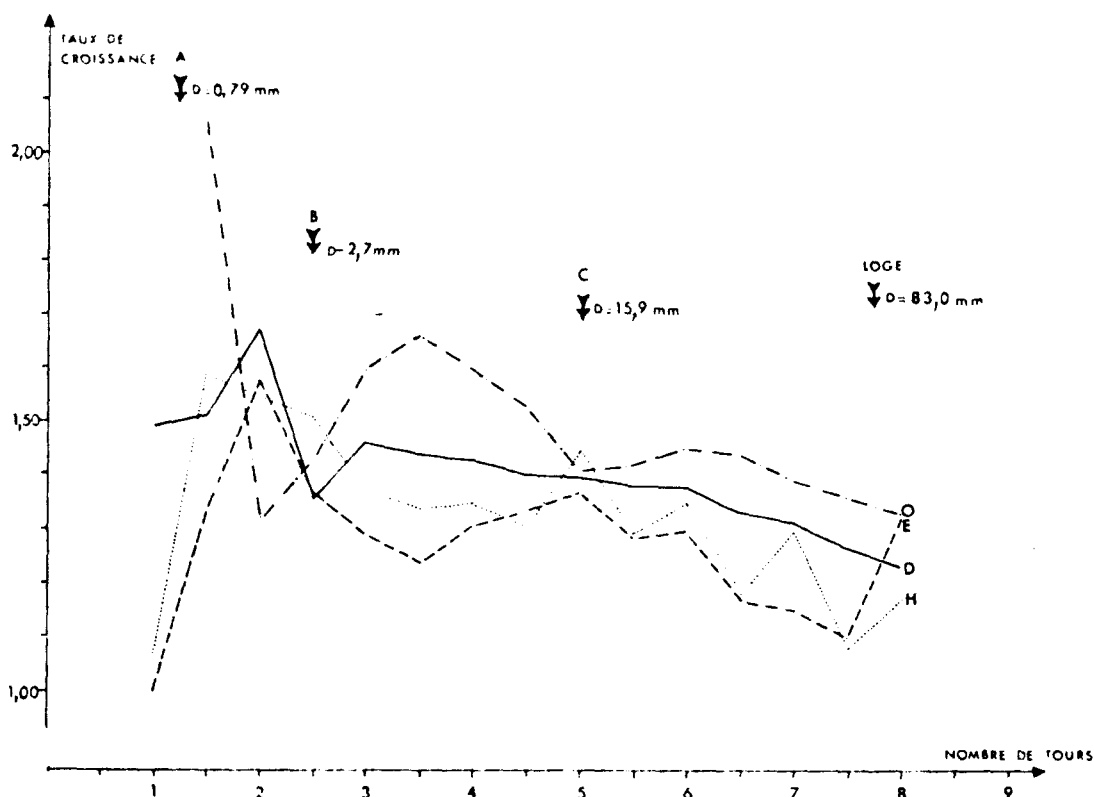


Fig. 2 Ontogénie des taux d'accroissement chez *Productylloeceras davoei* (Sow.) pour les principaux caractères dimensionnels D, H, E et O : Loge = amorce de la loge d'habitation au stade adulte.

mène se développera pleinement. Il convient de préciser que les modifications affectant le cloisonnement sont décalées adapicalement de $3/4$ à 1 tour par rapport à l'ouverture ; la loge d'habitation est en effet assez longue chez *P. davoei*. Ainsi l'amorce de l'espacement des cloisons que l'on observe sur le troisième tour correspond en fait à une coquille avant déjà atteint ou presque quatre tours (cf. supra) donc déjà en fin du troisième stade de croissance. Cette phase de croissance correspond au stade néanique (cf. Thierry 1978).

d) Aux environs du point C les courbes de croissance vont se chevaucher momentanément avant de diverger à nouveau mais cette fois de façon nettement moins accusée que lors du stade néanique. La coquille va néanmoins tendre à reprendre une morphologie évolutive et discoïde. Au début de ce stade l'espacement des cloisons du phragmocône atteindra son maximum puis diminuera ensuite progressivement avant de se stabiliser vers la fin du stade. Cette période de la croissance qui mène progressivement la coquille à sa morphologie définitive correspond au stade éphébique.

e) Enfin, les derniers centimètres de la coquille présentent souvent une augmentation sensible de la hauteur et surtout de l'épaisseur. Cet élargissement de la section précède l'arrêt définitif de la croissance auquel correspond souvent un télescopage des cloisons du phragmocône. Ce dernier stade marque l'acquisition de la morphologie adulte définitive.

f) Ainsi les cinq stades de croissance connus classiquement chez les Ammonitina (Thierry 1978) ont pu être mis en évidence chez *P. davoei* : soit les stades pré-népionique, post-népionique, néanique, éphébique et adulte.

g) Afin de préciser la représentation des différents stades au sein des peuplements bourguignons de *P. davoei*, j'ai étudié un échantillon de 142 sections équatoriales réalisé à partir des récoltes du gisement de Remilly-en-Montagne. Tous les individus étudiés possédaient au moins partiellement leur loge d'habitation. L'examen de telles sections et notamment du phragmocône permet de définir assez aisément le stade de croissance atteint par chaque individu. La très grande majorité des coquilles (85 %) a atteint ou presque le stade adulte. La fraction restante de la population (fig. 3, histogramme B) est composée d'individus au stade éphébique, aucun exemplaire est au stade néanique. Ainsi les populations bourguignonnes de *P. davoei* doivent-elles être considérées comme adultes ou subadultes. Or l'excellent état de conservation des coquilles et notamment la présence presque systématique des loges d'habitation (particulièrement vulnérables chez les formes évolutives) évoque un peuplement sub-autochtone n'ayant pas subi de transport post-mortem important. L'absence des formes juveniles est donc surprenante ; plusieurs hypothèses peuvent l'expliquer ; elle est peut-être due à une prédation visant essentiellement les jeunes et, laissant alors toutes leurs chances aux rescapés d'atteindre

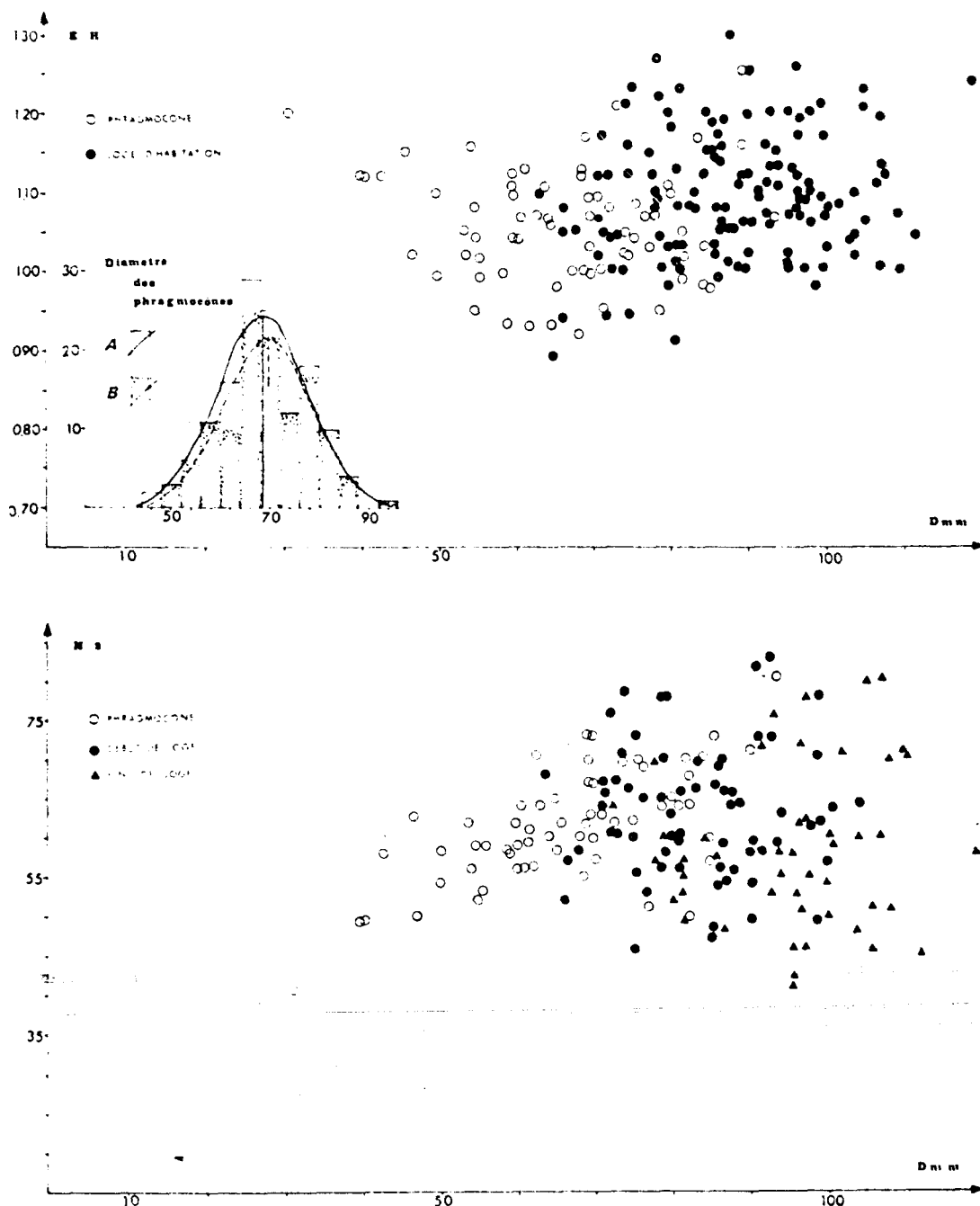


Fig. 3 -- Diagrammes de dispersion pour les variables E.H et N/2. Histogrammes de fréquences pour le diamètre des phragmocônes,
 A. — histogramme correspondant à l'échantillon complet, tous stades de croissance inclus.
 B. — histogramme limité à la fraction adulte de l'échantillon. Gisement de Rémilly-en-Montagne (Côte-d'Or).

l'âge adulte ou peut-être à une ségrégation des classes d'âge en essaims comme cela s'observe chez les Céphalopodes actuels. Pour cette dernière hypothèse il n'est malheureusement pas possible de préciser la localisation d'éventuels essaims juvéniles.

2. — A partir de l'échantillon de sections équatoriales décrit précédemment, j'ai pu également obtenir des informations sur la variabilité de la taille adulte chez *P. davoei*. En effet, le diamètre des phragmocônes facilement mesurable sur section est directement lié à la taille de l'individu. Les histogrammes de la figure 3 illustrent les résultats de cette étude. Les distributions des fréquences (tabl. 1a), que ce soit pour l'histogramme comprenant la totalité de l'échantillon ou pour celui limité aux formes adultes, s'ajustent à une distribution gaussienne. Il est donc impossible de mettre en évidence chez *P. davoei* un dimorphisme portant sur la taille adulte. Cette caractéristique est pourtant connue classiquement chez les Dactyloceratinae du Toarcien (Guex 1973) et dès le Lias moyen chez certains Coeloceratinae mésogéens (Fantini-Sestini 1975). Cette absence de dimorphisme chez *P. davoei* apparaît donc plutôt comme un fait original par rapport aux formes voisines et correspond peut-être à une adaptation particulière liée à la « transgression ». Il convient toutefois de noter que la variabilité de la taille adulte est assez forte chez *P. davoei* ($V = 12,93\%$) en effet les diamètres des phragmocônes adultes varient presque du simple au double (de 50 à 94 mm) sur l'échantillon étudié.

Prodaetlyhoceras davoiei (Sow.) est une espèce extrêmement abondante en Bourgogne ; elle a pu être récoltée dans la totalité des gisements du Carixien supérieur. Cependant, seuls trois gisements de Côte-d'Or, Remilly-en-Montagne, Saint-Romain et Rouvres-sous-Meilly ont livré des faunes à la fois abondantes et fossilisées sans déformation ; des différences de conservation subsistent toutefois (fréquence ou rareté des loges d'habitation) et imposent des interprétations nuancées des analyses biométriques. L'échantillon de Remilly-en-Montagne est le plus complet et le plus riche. Dans ce chapitre, il servira de base à la description de l'espèce ; les deux autres populations seront données à titre de comparaison.

1. — L'échantillon de Remilly-en-Montagne.

Le gisement de Remilly-en-Montagne (cf. Dommergues 1979) m'a fourni un matériel très abondant. L'étude biométrique correspond à 105 individus qui m'ont livré 208 groupes de mesure ; il faut souligner que la conservation des coquilles étant très complète, 67 % de ces mesures se rapportent à des loges d'habitation souvent adultes.

a) Analyse univariée

La distribution des principaux indices morphologiques *h*, *e* et *o* se révèle homogène (cf. fig. 4 et tabl. 1a). Toutefois les histogrammes ne s'ajustent pas à des courbes de Gauss ce qui est dû au mélange de plusieurs stades de croissance assez différents ; on constate notamment que les mesures prises sur phragmocône s'éloignent toujours sensiblement des classes modales en donnant un aspect asymétrique aux histogrammes. La variabilité sans être très élevée souligne néanmoins l'influence des variations de croissance. L'abondance des mesures prises sur les loges d'habitation implique des valeurs moyennes assez faibles pour *h*, *e* et plutôt forte pour *o*.

b) Analyse bivariate

L'observation des diagrammes de dispersion (fig. 4) révèle des disharmonies de croissance et des ruptures de pente très nettes pour *H* et *E*, moins accusées pour *O*. Ces particularités sont la conséquence des successions de stades de croissance, en l'occurrence ici éphébique à adulte. J'ai ainsi été conduit à calculer deux axes principaux réduits (fig. 4) pour chaque caractère ; afin d'opérer une ségrégation la plus naturelle possible entre les individus j'ai traité séparément les phragmacônes et les loges d'habitation ; ce qui en pratique revient presque à séparer les mesures effectuées au stade adulte de celles prises au stade éphébique. La taille des individus adultes variant presque du simple au double, les droites ainsi obtenues se chevauchent nécessairement. Dans tous les cas les corrélations sont fortes, parfois même très fortes (tabl. 1 b).

La hauteur du phragmocône croît avec une disharmonie minorante assez marquée ; celle de la loge au contraire montre une disharmonie légèrement majorante.

Pour l'épaisseur on observe un schéma similaire mais dans ce cas la rupture de pente est encore plus accusée. On constate également que les mesures prises aux plus petits diamètres s'écartent significativement de l'axe principal réduit des phragmacônes ; la rareté des très petits exemplaires ne permet toutefois pas le calcul d'un troisième axe.

Pour l'ombilic on ne note pratiquement pas de différence entre l'axe des phragmacônes et celui des loges. Par contre la croissance générale montre une disharmonie majorante très accusée.

Ainsi l'étude de la croissance sur diagramme de dispersion confirme les données de l'analyse univariée en montrant que les *nucleus* présentent les hauteurs et les épaisseurs relatives les plus importantes de l'échantillon.

Le diagramme *E/H* en fonction de *D* (fig. 3) illustre la croissance de ce paramètre : chez les phragmacônes *E/H* diminue régulièrement jusqu'aux environs de 60 mm puis se stabilise vers 70 mm (zone de principal passage entre phragmacônes et loges). Le rapport augmente ensuite au-delà de 80 mm au moment où les loges deviennent majoritaires.

L'ornementation s'avère le caractère le plus variable chez *P. davoiei*. Le diagramme de dispersion de *N/2* en fonction de *D* (fig. 3) illustre les variations assez complexes que subit la densité de la costulation avec l'âge. Elle croît d'abord régulièrement en demeurant peu variable sur les phragmacônes jusqu'aux environs de 60 mm de diamètre (pl. I, fig. 1a). Plus tard la variabilité augmente considérablement ; ainsi la majorité des loges d'habitation adultes montre sur

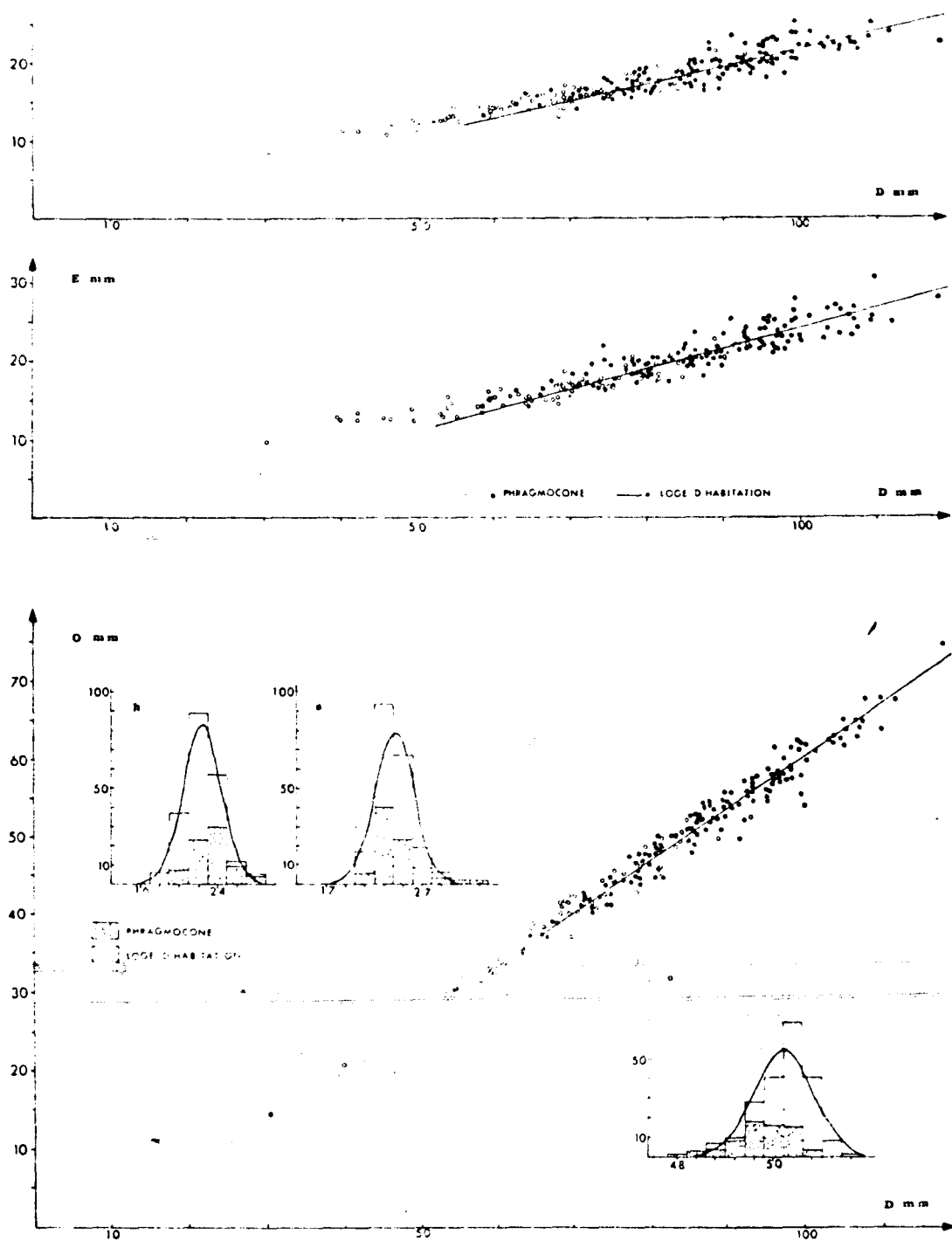


Fig. 4. Diagrammes de dispersion et histogrammes des fréquences pour les variables D, E, O et les indices h, e, o.

Gisement de Rémilly-en-Montagne (Côte d'Or).

leur partie finale une baisse très sensible de la densité de la costulation (pl. I, fig. 1a et pl. III fig. 3a) ; une telle modification n'est toutefois pas systématique car chez une minorité d'individus la densité ne décroît pas de façon aussi accusée (pl. II, fig. 1 et 2). Il en résulte une très forte variabilité adulte sans qu'il soit possible de mettre en évidence de discontinuité nette. *Prodactylioceras davoei* se distingue essentiellement des formes mésogéennes par l'acquisition de tubercules latéraux-ventraux aigus sur le test, se prolongeant sur les flancs par une ride étroite qui s'estompe vers l'ombilic ; quelques côtes convergent vers ces tubercules. Cette structure originale est fortement variable comme d'ailleurs l'ensemble des caractères ornementaux : elle peut être développée sur la quasi totalité de la spire (à l'exception de l'extrême fin de la loge où elle s'estompe) ou bien n'être réellement développée que sur un secteur limité de la coquille, en général alors sur les tours moyens (pl. I, fig. 2). La force et la densité de cette tuberculisation sont indépendantes et également très variables. Ainsi la population, homogène dans son ensemble, inclut-elle des individus de morphologie bien différente. Certains sont presque totalement dépourvus de tubercules (pl. III, fig. 2) à l'exception de quelques

timides ébauches sur les tours moyens ; d'autres au contraire peuvent présenter une tuberculisation dense et vigoureuse étendue sur une section plus ou moins importante de la spire (pl. III, fig. 1). Autant que la figuration permet d'en juger, le type de Sowerby (1822, p. 71, pl. 350) s'intègre parfaitement à cette variabilité. La conception large de l'espèce que propose Quenstedt (1883-89, pl. 38), grâce à sa nomenclature trinominale couvre la variabilité observée chez les peuplements bourguignons de *P. davoei* ; en effet les formes décrites par Quenstedt comme respectivement *Ammonites Davoei enode* et *A. Davoei nodosissimus* (Quenstedt 1883-88, pl. 38, fig. 10 et 11) correspondent à des variants extrêmes. Par contre les formes anglaises *P. dorsetense* Spath et surtout *P. rectiradiatum* (Wingrave) dont la position stratigraphique paraît légèrement antérieure à *P. davoei*, sont sans doute originales. Le stade épineux des tours internes et l'absence de tuberculisation au-delà chez *P. rectiradiatum* rappelle les *P. (Aveyroniceras)* mésogéens mais aussi les formes portugaises. Il convient de préciser ici que les exemplaires mésogéens cités par les auteurs (? Geczy 1976, Dubar 1978...) sous le nom de *Prodactylioceras enode* (Quenst.) sont sans doute distincts de la forme du Quenstedt qui n'est qu'un variant extrême de l'espèce subboréale, *Prodactylioceras davoei*. Ce fait est confirmé par la présence sur les tours moyens du type de Quenstedt de quelques ébauches de tubercules dont la forme est caractéristique de *P. davoei* (cf. supra).

L'ornementation des tours internes des *P. davoei* bourguignons peut être étudiée en détail sur plusieurs individus. En général on ne note pas d'ornementation originale autre que l'amorce de la tuberculisation typique de l'espèce (pl. I, fig. 3). Toutefois chez certains individus on voit se développer à divers degrés de fines épines latéro-ventrales portées par les côtes au niveau du recouvrement par le tour suivant (pl. III, fig. 4 et 5). Il s'agit dans ce cas d'un rappel de l'ornementation originelle des tours internes des formes mésogéennes, *Prodactylioceras (Aveyroniceras)* parmi lesquelles s'enracine *P. davoei*.

L'ensemble des résultats obtenus pour la population de Remilly-en-Montagne permet de conclure à l'homogénéité de l'échantillon. L'analyse bivariée montre néanmoins une croissance instable et très souvent disharmonique ; ainsi la morphologie et l'ornementation peuvent être sensiblement différentes aux divers stades de croissance.

2. — L'échantillon de Saint-Romain

A Saint-Romain (cf. Donnergues 1979), le niveau à *Prodactylioceras davoei* livre une faune abondante et assez bien fossilisée ; malheureusement les conditions d'exploitation ne permettent en général pas d'obtenir des exemplaires complets. Ainsi sur les 103 groupes de mesure obtenus à partir de 81 exemplaires, 41 % seulement se rapportent à des loges d'habitation.

a) Analyse univariée

Comme pour l'échantillon précédent le mélange des stades de croissance entraîne une variabilité assez forte et une distribution anormale des fréquences (cf. tabl. 1c). Toutefois, malgré une certaine asymétrie les histogrammes montrent bien l'homogénéité de la population. Les données relatives aux phragmocônes étant les plus abondantes on obtient des valeurs moyennes de *h* et *e* plus fortes qu'à Remilly-en-Montagne ; au contraire la moyenne de *o* est nettement moins élevée.

b) Analyse bivariée

Le calcul séparé d'axes principaux réduits pour les loges d'habitation et les phragmocônes permet d'éviter une bonne partie des anomalies dues au mélange des stades de croissance qui rendaient difficiles l'interprétation des données de l'analyse univariée (cf. tabl. 1d). Ainsi, les modalités de la croissance se révèlent très proches de celles décrites pour le gisement précédent. On remarque toutefois que la rupture de pente entre phragmocônes et loges est en général un peu plus accusée, fait qui est en partie dû à la présence de nombreux phragmocônes de très petites tailles ainsi qu'à la disharmonie majorante particulièrement accusée des loges pour *E* et *H*.

En conclusion, la population qui est composée en majeure partie de phragmocônes parfois de très petite taille paraît homogène. Les modalités de croissance sont pratiquement identiques à celles de l'échantillon de Remilly-en-Montagne.

e	24,20	4,42	2,08	8,53	61,45	4	HS
o	58,89	9,35	3,06	5,19	30,71	6	HS
Phragmocône A	68,17	86,18	9,28	13,62	11,12	10	NS
Phragmocône B	69,37	80,27	8,96	12,92	7,54	9	NS

Tableau 1 a

H-D Loge	0,37	0,23	-0,06	0,015	5,27	6,26
H-D Phragmocône	0,93	0,19	2,91	0,009	5,11	7,50
E-D Loge	0,89	0,26	-1,94	0,010	5,80	6,42
E-D Phragmocône	0,88	0,21	2,48	0,012	6,42	9,40
O-D Loge	0,98	0,68	-7,16	0,012	2,99	2,91
O-D Phragmocône	0,99	0,67	-6,26	0,014	2,72	3,55

Tableau 1 b

Paramètres Caractères	M	S ²	S	V %	χ^2	ν	
h	23,34	3,34	1,85	7,94	27,1	3	HS
e	25,98	8,01	2,83	10,89	137,9	6	HS
o	56,66	11,61	3,41	6,01	29,27	6	HS

Tableau 1 c

Paramètres Caractères	R	b	a	Sb	Sd	Da %
H-D Loge	0,91	0,25	-2,03	0,016	4,60	4,93
H-D Phragmocône	0,95	0,20	2,66	0,007	4,78	7,15
E-D Loge	0,82	0,30	-4,67	0,027	5,85	6,28
E-D Phragmocône	0,81	0,21	3,24	0,016	7,67	12,25
O-D Loge	0,96	0,63	-3,21	0,027	3,30	3,13
O-D Phragmocône	0,98	0,66	-6,99	0,014	2,31	3,35

Tableau 1 d

Paramètres Caractères	M	S ²	S	V %	χ^2	ν	
h	23,85	4,13	2,03	8,51	9,68	2	HS
e	25,79	7,63	2,76	10,70	13,01	4	S
o	55,98	9,45	3,07	5,48	4,64	5	NS

Tableau 1 e

Paramètres Caractères	R	b	a	Sb	Sd	Da %
H-D Loge	0,93	0,23	-0,06	0,015	5,27	6,26
H-D Phragmocône	0,93	0,18	3,84	0,010	4,43	7,16
E-D Loge	0,89	0,26	-0,89	0,021	6,62	7,83
E-D Phragmocône	0,80	0,21	3,08	0,018	7,45	11,99
O-D Loge	0,98	0,62	-3,37	0,023	3,46	3,65
O-D Phragmocône	0,99	0,67	-7,30	0,016	2,30	3,35

Tableau 1 f

Tabl. 1 — Paramètres biométriques, analyses uni-variée et bivariable pour les échantillons de *Proclitus davidi* Sow. de :

a-b : Remilly-en-Montagne (Côte-d'Or)

c-d : Saint-Romain (Côte-d'Or)

e-f : Rouvres-sous-Meilly (Côte-d'Or)

M : moyenne

S² : variance

S : écart type

V% : coefficient de variabilité (exprimé en %)

ν : degré de liberté

NS : test non significatif, probabilité supérieure à 5 %

S : test significatif, probabilité comprise entre 1 et 5 %

HS : test hautement significatif, probabilité inférieure à 1 %

R : coefficient de corrélation entre deux variables X et Y

b : coefficient de pente de l'axe principal réduit

a : ordonnée à l'origine de l'axe principal réduit

Sb : erreur type sur la pente

Sd : coefficient de dispersion absolue autour de l'axe principal réduit

Da % : coefficient de dispersion relative autour de l'axe principal réduit (exprimé en %)

3. — L'échantillon de Rouvres-sous-Meilly

A Rouvres-sous-Meilly, j'ai pu récolter en champ un échantillon de 41 exemplaires qui m'ont fourni 80 groupes de mesures. Comme à Saint-Romain la proportion des loges d'habitation demeure faible, 40 % de la population. Toutefois, les phragmocônes de très petites tailles sont beaucoup plus rares.

a) Biométrie

En raison de la grande similitude de répartition des divers stades de croissance au sein des échantillons de Rouvres-sous-Meilly et de Saint-Romain les conclusions proposées lors de l'étude de ce dernier gisement demeurent en général valables pour Rouvres. La valeur moyenne de h et celle de e sont ici aussi relativement fortes alors que celle de o reste faible. Les paramètres des axes principaux réduits sont également très proches à Saint-Romain et à Rouvres-sous-Meilly. La disharmonie majorante de la croissance des loges pour H et E apparaît toutefois moins accusée.

Il s'agit ici encore d'une population homogène dont les modalités de croissance sont comparables à celles de Remilly-en-Montagne et de Saint-Romain.

4. — Comparaison entre les échantillons bourguignons

Pour les trois échantillons j'ai comparé les valeurs moyennes des indices h, e, o par test t de Student et les coefficients de pente des caractères H, E, O en fonction de D par test Z de Snedecor. Les résultats sont regroupés sur les profils statistiques de la figure 5.

Il apparaît immédiatement que les coefficients de pente sont dans leur ensemble remarquablement semblables ; seule la pente de (O-D) pour Remilly s'isole nettement. Ce qui est probablement dû à la légère tendance au déroulement qui affecte les extrémités des loges adultes particulièrement nombreuses à Remilly. Le problème apparaît plus complexe pour la comparaison des valeurs moyennes. En effet, ici, les résultats sont essentiellement fonction de la réparti-

tion des différents stades de croissance dans chaque échantillon ; de ce fait les peuplements de Saint-Romain et de Rouvres où les mesures au stade éphébique sont abondantes apparaissent statistiquement proches, alors que la population de Remilly où le stade adulte est mieux représenté s'isole nettement.

La synthèse de l'ensemble de ces données permet de conclure à l'homogénéité et à l'identité des différents échantillons bourguignons de *Productylioceras davoiei* (Sow.). L'étude paléontologique confirme donc les données biostratigraphiques en suggérant que le dépôt de *P. davoiei* correspond à un événement bref et synchrone à l'échelle régionale.

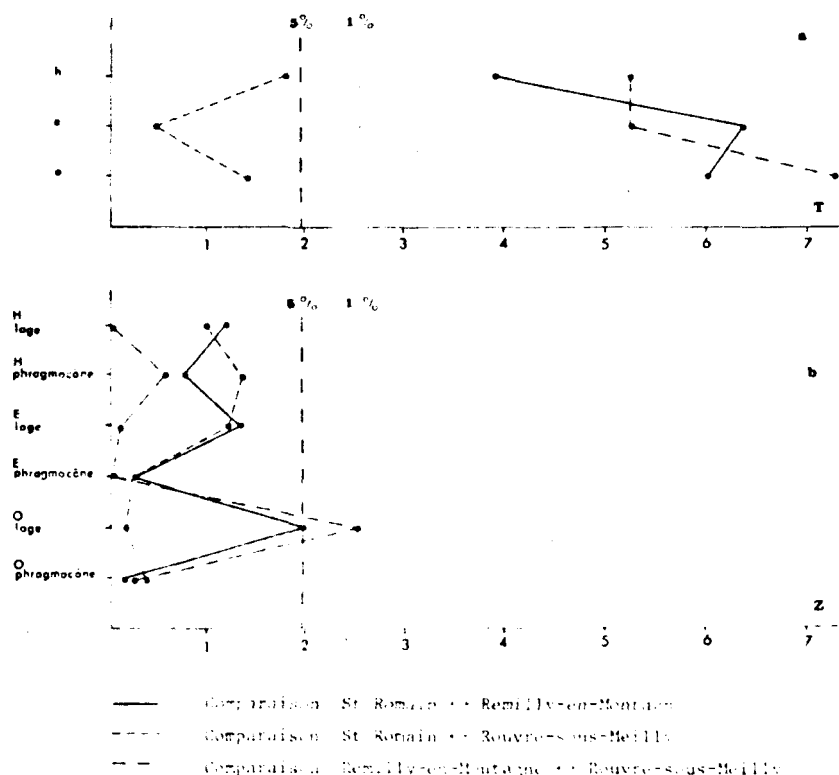


Fig. 5 — Comparaison entre les échantillons de *P. productylioceras davoiei* (Sow.) :

a — pour les valeurs moyennes des indices h , e , a (test U) ;

b — pour les coefficients de pente de h , e , a en fonction de Z , axes principaux réduits séparés pour les loges et les phragmocônes (test Z).

D. LA LIGNE DE SUTURE

La fossilisation calcaire des *Productylioceras* bourguignons ne permet pas d'étudier l'ontogénie de la ligne de suture. Il est cependant possible d'obtenir quelques lignes isolées mais complètes à partir de nucleus (fig. 6, A₁). Les lignes ainsi

obtenues sont tout à fait comparables à celles données par Schindewolf (1962, p. 557, fig. 143) pour *P. davoiei* et *P. nodosissimus* (Quenst.) La ligne est abondamment et profondément découpée. Le lobe externe est large, profond et très nettement bifide. La large selle externe est profondément incisée mais dans son ensemble demeure massive, car aucune des incisions n'apparaît nettement dominante. Le lobe latéral constitue l'élément le plus caractéristique ; il est large et profondément bifurqué ; une selle secondaire le sépare en deux parties à peu près égales sur presque toute sa longueur. Il est suivi par des lobes ombilicaux U_2 et U_3 de forme simple et aiguë et en général peu profonds. Sur la région dorsale on note un lobe U_1 fortement divisé puis un lobe interne profond et étroit. Les lignes de suture de deux *Productylioceras* (*Avevoniceras*) gr. *meneghinii-bettonii* du Domerien inférieur portugais sont données à titre de comparaison (fig. 6, B₁, B₂). Les caractères fondamentaux décrits chez *P. davoiei* se retrouvent sans difficulté chez cette forme plus tardive d'affinité mésogène.

Par sa ligne de suture comme d'ailleurs par l'ensemble de ses caractères morphologiques fondamentaux, *P. davoei* apparaît comme phylétiquement très proche des *Reynesocoloceras* et *Prodactylioceras* (*Avevroniceras*) mésogéens tels que les conçoit Geczy (1976). Une telle conception est également proche de celles proposées par Fischer (1971), Schmidt-Elfing (1972) et finalement Geczy (1976). L'hypothèse proposée par Wiedenmayer (1977, p. 124) d'une origine phylétique très différente, « Xipheroceratine » passant par « *Metaderoceras* » *beirense* Mousterde ne me paraît pas devoir être retenue. En effet, si la ligne de suture de *P. davoei* présente une très grande similitude avec celles des *Xipheroceras* (ce que reconnaissait déjà Schindewolf 1962, p. 504, fig. 97), ce caractère primitif n'est pas propre à *P. davoei* mais appartient à l'ensemble des *Reynesocoeloceras* et *Prodactylioceras*. Ceci est confirmé par les lignes de suture figurées par Fischer (1971, p. 107, fig. 4^{a-i}) à partir d'un matériel provenant du Monte di Cetona (Italie) ; il faut toutefois préciser ici que si la numérotation des lobes donnée par Fischer pour *Prodactylioceras italicum* (Fuc.) (fig. 4^{d-f}) est indiscutable, celles correspondant à *Coeloceras fallax* (Fuc.) (fig. 4^{a-b}) et *C. indunense* (Men.) (fig. 4^{e-i}) doivent être réinterprétées ; en effet le lobe latéral est ici aussi très probablement largement bifide et comprend l'élément noté U₁ sur les fig. 4^{a-b} et 4^{e-i}. Les lignes de suture données par Geczy (1976) pour des faunes hongroises permettent également de retrouver les caractères fondamentaux des *Reynesocoeloceras* et *Prodactylioceras*.

Dans tous les cas « *Metaderoceras* » *beirense* Mousterde et les formes voisines (notamment *M. venarensis* (Oppel) ne peuvent pas être considérées comme des ancêtres possibles pour *P. davoei*. En effet, ces formes présentent des morphologies et des lignes de suture incompatibles avec *P. davoei*. On remarque notamment le lobe latéral d'ouverture très étroite et de structure nettement trifide chez *M. beirense* et ses alliées (cf. fig. 6, C₁) ainsi que le U₁ peu ou pas divisé. Les détails ornementaux originaux propres à *P. davoei* résultent sans doute d'adaptations à un nouvel environnement et ne doivent pas masquer l'importance des caractères fondamentaux notamment ceux de la suture qui relient *Prodactylioceras davoei* aux *Coeloceratinae* mésogéens.

CONCLUSIONS

Si l'apparition de *P. davoei* en domaine subboréal, et notamment en Bourgogne, évoque les « transgressions » faunistiques observées actuellement par les biogéographes, plusieurs points essentiels distinguent toutefois cet événement des phénomènes actuels. Il ne s'agit pas ici en effet d'une simple extension de l'aire géographique occupée par une espèce, on note ainsi les particularités suivantes :

- *P. davoei* est une forme originale et nouvelle dont les caractères néoformés paraissent corrélatifs du processus même de son expansion géographique.
- La présence de *P. davoei* s'accompagne de modifications profondes du cortège faunistique accompagnant, aussi bien pélagique que benthique.

De tels faits suggèrent que la conquête du domaine subboréal par *P. davoei* correspond à une modification brève et réversible des conditions écologiques. Cette modification, défavorable aux groupes traditionnellement installés, aurait été mise à profit par le phylum mésogéen des *Coeloceratinae* grâce à quelques modifications adaptatives acquises sans doute rapidement. Ce fait suggère un potentiel évolutif élevé capable de s'exprimer en un temps bref.

La relative fréquence de telles « transgressions » au cours du Carixien en Bourgogne souligne l'instabilité écologique des milieux épicontinentaux du domaine subboréal à cette époque.

- LAM A. éd. : Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier Sc. Publ. Co., Amsterdam, p. 297-307, 3 fig.
- ENAY R. (1980). — Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques : « Rythmes fauniques » et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. In : Livre jubilaire S.G.F. 1830-1980. *Mém. h. sér. Soc. géol. France*, Paris, n° 10, p. 261-281, 6 fig.
- ENAY R. (1983). — Spéciation phylétique dans le genre d'ammonite téthysien *Semiformiceras* SPATH du Tithonique inférieur des chaînes bétiques (Andalousie, Espagne). *Colloques internationaux du C.N.R.S.*, n° 330, modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, p. 115-123, 4 fig.
- ENAY R., BIZON J., MASCLÉ G., MOREL Y., PERRIER R. et BIJU-DUVAL B. (1982). — Faunes du Jurassique supérieur dans les séries pélagiques de l'escarpement de Malte (Mer Ionienne). Implications paléogéographiques. *Rev. I.F.P.*, Paris, vol. 37, n° 6, p. 733-757, 7 text. fig., pl. I-IV.
- ENAY R. et GEYSSANT J. R. (1975). — Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 86, p. 34-55, 4 text.-fig.
- ENAY R., LE NIDRE Y. M., MANGOLD C., MANIVIT J. et VASLET D. (1985). — The Jurassic of Central Saudi Arabia. New data on lithostratigraphic units, paleoenvironments, Ammonites faunas, ages and correlations. Prof. Papers Dep. Minist. Miner. Ress., Riyadh, 72 p. dactyl., 3 fig., 6 pl. (sous presse).
- ENAY R. et MANGOLD C. (1982). — Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'Ammonites du Jurassique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXIV, n° 5-6, p. 1025-1046, 11 fig.
- ENAY R. et MANGOLD C. (1985). — The Ammonite succession from Toarcian to Kimmeridgian in Saudi Arabia : Correlation with the European Fauna. In : Symposium in Tübingen, Sept. 1984, p. 641-651, 3 fig.
- ENAY R., MARTIN C., MONOD O. et THIEULOY J. P. (1971). — Jurassique supérieur à Ammonites (Kimmeridgien-Tithonique) dans l'autocône du Taurus de Beysehir (Turquie méridionale). *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar.*, Budapest, vol. LIV, fasc. 2, p. 397-422, 2 fig.
- FAUGÈRES J. C. et MOUTERDE R. (1979). — Paléobiogéographie et paléogéographie aux confins atlantico-mésogéens. Données fournies par le Lias sud-rifain (Maroc). 7^e Réunion annuelle Sc. Terre, Lyon, Soc. géol. France éd., Paris, p. 183.
- GABILLY J., CARIOU E. et HANTZPERGUE P. (1985). — Les grandes discontinuités stratigraphiques au Jurassique : témoins d'événements eustatiques, biologiques et sédimentaires. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 8^e sér., t. I, n° 3, p. 391-401, 6 fig., 1 tabl.
- GEÇZY B. (1973). — The origin of the Jurassic faunal provinces and the Mediterranean plate tectonics. *Ann. Univ. Sc. Budap. R. Eötvös*, Budapest, 16, p. 99-114, 3 fig.
- GEÇZY B. (1984). — Jurassic Ammonites Provinces of Europe. *Acta Geol. Hung.*, Budapest, 27, 1-2, p. 67-71.
- GEYSSANT J. R. (1979). — Évolution systématique et dimorphisme d'un nouveau genre d'ammonite : *Baeticoceras* (Ammonitina, Simoceratinae) dans le Tithonique supérieur des Cordillères bétiques. *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt. A, Bd. 166, p. 1-36, 28 fig., 4 pl.
- GEYSSANT J. R. (1982). — L'équilibre intermittent : une modalité d'évolution présente chez les Simoceratidae (Ammonites du Tithonique). 8^e Réunion annuelle Sc. Terre, Paris, Soc. géol. France, éd., Paris, p. 275.
- GEYSSANT J. R. (1985). — Diversity, in mode and tempo, of evolution within one Tithonian ammonite family, the Simoceratids. 2nd intern. Cephalopod Symp., Tübingen, 15 p. dactyl., 3 fig.
- GILL G. A. et TINTANT H. (1975). — Les Ammonites calloviennes du Sud d'Israël. Stratigraphie et relations paléogéographiques. *C. R. somm. Soc. géol. France*, Paris, fasc. 4, t. XVII, p. 103-106, 2 fig.
- HALLAM A. (1978). — Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeogr. Palaeoclimat., Palaeoecol.*, Amsterdam, t. 23, p. 1-32, 11 fig.
- HALLAM A. (1981). — A revised sea level curve for the early Jurassic. *Journ. Geol. Soc.*, vol. 138, part 6, p. 735-743, 3 fig.
- HOWARTH M. K. (1973). — Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ammonites. In HALLAM A. éd. : Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier Scient. Publ. Co., Amsterdam, p. 275-282, 4 fig., 1 pl.
- LEWY Z. (1983). — Upper Callovian Ammonites and Middle Jurassic geological history of the Middle East. *Isr. Geol. Surv. Bull.*, Jerusalem, n° 76, 56 p., 11 fig., pl. 1-8.
- MANGOLD C. (1979). — Le Bathonien de l'Est du Subbétique (Espagne du Sud). *Cuad. Geol.*, Granada, 10, p. 271-281, 7 fig.
- MANGOLD C., ELMI S. et GABILLY J. (1971). — Les faunes du Bathonien dans la moitié sud de la France. Essai de zonation et de corrélations. Coll. Jurassique Luxembourg, 1957, *Mém. B.R.G.M.*, Fr., n° 75, p. 103-132, 1 tab.
- MANGOLD C., ELMI S. et TOUAHRIA A. (1978). — Le Callovien moyen et supérieur d'Oranie : corrélations entre les provinces-subboréale et téthysienne. 6^e Réunion annuelle Sc. Terre, Orsay, Soc. géol. France éd., Paris, p. 310.
- MARCHAND D., PÉLISSÉ T., PEYBERNES B. et THIERRY J. (1983). — Biozonation par Ammonites du Callovien et de l'Oxfordien du Causse Méjean oriental (Lozère, France). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 296, sér. II, p. 913-916, 2 fig.
- MATTEI J. (1974). — Analyse des termes fossilifères domériens dans les Causses sud du Massif central français. Essai d'étude biostratigraphique. 2^e Coll. Jurassique Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75, p. 547-566.
- MEISTER C. (1982). — Distribution stratigraphique des Ammonites carixiennes des Causses (France) : remarques préliminaires. *Bull. Géol. Lausanne*, 262, p. 73-83.
- NEUMAYR M. (1872). — Ueber Jura-Provinzen. *Verhandl. k. k. Geol. Reichsanst.*, Wien, n° 3, p. 54-57.
- NEUMAYR M. (1883). — Ueber klimatische Zonen während der Jura- und Kreidezeit. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien (MN. Kl.)*, vol. XLVII, p. 277.
- NICOLIS E. et PARONA C. F. (1885). — Note stratigraphica e paleontologica sul Giura superiore della provincia di Verona. *Boll. Soc. geol. Italiana*, Roma, vol. IV, 97 p., 2 fig., pl. III-IV.
- OLORIZ-SAEZ F. (1978). — Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). *Paleontologia-Bioestratigrafia. Tesis Doct. Univ. Granada*, n° 184, t. I, 758 p. ; t. II, 57 pl.
- POZARYSKA K. et BROCHWICZ-LEWINSKI W. (1975). — The nature and origin of Mesozoic and early Cenozoic marine faunal provinces. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, H. 44, p. 207-216, 3 fig.
- SAPUNOV I. G. (1974). — Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic Ammonite faunas. Colloque Jurassique, Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75, (1971), p. 263-270, 2 fig.
- SASONOV N. T. (1964). — Stratigraphie des dépôts jurassiques de la plate-forme russe. Colloque Jurassique, Luxembourg, 1962. Inst. Gd. Ducal, Sect. Sc. Nat. Phys. Math., Luxembourg, p. 787-805, 4 tabl.
- SEQUEIROS L. (1975). — Paleobiogeografía del Calloviense y Oxfordiense en el sector central de la zona subbética. Vol. II - Estudio paleontológico : Los Ammonites de Edad calloviense y oxfordiense del sector central de la zona subbética. Tesis Doct. Univ. Granada, n° 65, 361 p., 140 fig., pl. 1-XXXI.
- SEQUEIROS L. (1977). — Oxfordian Ammonite genus *Passendorferia* BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973 from Malaga (Subbetic zone, Spain). *Acta geol. pol.*, Warszawa, vol. 27, n° 3, p. 357-368, 6 fig., 4 tabl., pl. I-IV.
- SMITH A. G. (1971). — Alpine deformation and the oceanic areas of the Tethys, Mediterranean and Atlantic. *Bull. Geol. Soc. America*, New York, vol. 82, p. 2039-2070, text. fig. 11-16.
- SPATH L. F. (1950). — A new Tithonian Ammonoid Fauna from Kurdistan, Northern Iraq. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, Geology, vol. I, n° 4, p. 95-137, pl. 6-10.
- THIERRY J. (1976). — Essai de taxonomie et de phylogénie de la famille des Macrocephalitidae (Ammonitina, Stephanocerataceae, Jurassique moyen). 4^e Réunion annuelle Sc. Terre, Paris, Soc. géol. France éd., Paris, p. 375.
- THIERRY J. (1978). — Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen) : Systématique et évolution, biostratigraphie, biogéographie (Europe et domaine indo-malgache). *Mém. géol. Univ. Dijon*, n° 4, 490 p., 36 pl.

- THIERRY J. (1982). — Téthys, Méditerranée et Atlantique au Jurassique : quelques réflexions basées sur les faunes d'Ammonites. *Bull. Soc. géol. France*, (7), t. XXIV, n° 5-6, p. 1053-1067.
- THIERRY J. et CHARPY N. (1982). — Le genre *Tornquistes* (Ammonitina, Pachyceratidae) à l'Oxfordien inférieur et moyen en Europe occidentale. *Géobios*, Lyon, n° 15, fasc. 5, p. 619-677, 5 fig., 13 tabl., 13 pl.
- TINTANT H. (1963). — Les Kosmocerotidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. *Publ. Univ. Dijon*, t. XXIX, 500 p., 92 fig., pl. I-LVIII. Pres. Univ. France, Paris.
- TINTANT H., MARCHAND D. et MOUTERDE R. (1932). — Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoidés : les radiations adaptatives du Lias. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXIV, n° 5-6, p. 951-961.
- UHLIG V. (1911). — Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. *Mitt. Geol. Ges.*, Wien, vol. 4, n° 3, p. 329-448.
- ZEISS A. (1968). — Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. *Bayer. Akad. Wissens. Abh.*, München, N.F., H. 132, 190 p., 17 fig., 6 tabl., 27 pl.
- ZEISS A. (1974). — Die Callovien-Ammoniten Athiopiens und ihre zoogeographische Stellung. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 48, 314, p. 269-282, 3 fig., pl. 37.
- ZIEGLER B. (1963). — Leitfossilien und Faziesfossilien. *Vierteljahrsh. Naturf. Ges.*, Zürich, vol. 108, n° 3, p. 217-242, 40 fig.
- ZIEGLER B. (1967). — Ammoniten Ökologie und Beispiel des Oberjura. *Geol. Rundschau*, Stuttgart, vol. 56, p. 439-464, 20 fig.
- ZIEGLER B. (1971). — Biogeography der Tethys. *Jh. Ges. Naturkd. Württ.*, Stuttgart, vol. 126, p. 229-243, 10 fig.
- ZIEGLER B. (1974). — Grenzen der Biostratigraphie im Jura und Gedanken zur Stratigraphische Methodik. 2^e Colloque Jurassique, Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75 (1971), p. 35-67, 24 fig.