LE GENRE *TORNQUISTES* *(AMMONITINA, PACHYCERATIDAE)* Á l'OXFORDIEN INFÉRIEUR ET MOYEN EN EUROPE OCCIDENTALE

par

JACQUES THIERRY & NOËLLE CHARPY

Geobios, n° 15, fasc. 5 p.619-677, 5 fig., 13 tabl., 13 pl. Lyon, octobre 1982

LE GENRE *TORNQUISTES* *(AMMONITINA, PACHYCERATIDAE)* Á L'OXFORDIEN INFÉRIEUR ET MOYEN EN EUROPE OCCIDENTALE

par

JACQUES THIERRY * & NOËLLE CHARPY **

RÉSUMÉ

Tornquistes LEMOINE, considéré jusqu'à présent comme un sous-genre de *Pachyceras*, est élevé au rang de genre dans la famille des *Pachyceratidae* BUCKMAN. Localisé dans le sommet de l'Oxfordien inférieur et la base de l'Oxfordien moyen, ce genre montre l'existence de six espèces dont l'une *T. multicostatum* est nouvelle. Ces espèces sont regroupées en deux sous-genres, *Tornquistes s. str.* et un nouveau sous-genre *Pachytornquistes*. Certaines espèces sont polymorphes et pour la première fois un dimorphisme macroconque-microconque est prouvé. Les rapports phylétiques, la répartition stratigraphique, la distribution paléobiogéographique du genre et leurs conséquences sont abordés en conclusion.

ABSTRACT

Tornquistes LEMOINE, considered still now as a subgenus of *Pachyceras* is up graduated to a genus level in the family *Pachyceratidae* BUCKMAN. The study of this genus, only known in the upper part of Lower Oxfordian and the lower part of the Middle Oxfordian, shows six species ; one of them, *T. multicostatum*, is new. These species are put in two sub-genus, *Tornquistes s. str.* and a new subgenus, *Pachytornquistes*. Some species are polymorph and for the first time, macroconch-microconch dimorphism is proved. Phyletic connections, stratigraphic repartition, paleobiogeographic distribution and their consequences are pointed out in conclusion.

MOTS-CLÉS : *AMMONITINA, STEPHANOCERATACEAE, PACHYCERATIDAE*, JURASSIQUE SUPÉRIEUR, OXFORDIEN, EUROPE OCCIDENTALE, SYSTÉMATIQUE, DIMORPHISME, STRATIGRAPHIE, PALÉOBIOGÉOGRAPHIE.

KEY-WORDS : *AMMONITINA, STEPHANOCERATACEAE, PACHYCERATIDAE*, UPPER JURASSIC, OXFORDIAN, WESTERN EUROP, SYSTEMATIC, DIMORPHISM, STRATIGRAPHY, PALAEOBIOGEOGRAPHY.

* Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon et Centre de Paléobiologie et Paléogéographie évolutive associé au CNRS, 6 bd Gabriel, 21100 Dijon.

** Département des Sciences de la Terre, Faculté des Sciences d'Abidjan, B.P. 4322, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

TABLE DES MATIÈRES

I — Introduction 620

II — Historique 621

III — Méthodes d'études et options taxinomiques 621

IV — Systématique 623

Genre *Tornquistes* LEMOINE, 1910 623

- Sous-genre *Tornquistes* LEMOINE, 1910..... 630

T. (Tornquistes) romani (DOUVILLE, 1912), microconque..... 630

T. (Tornquistes) helvetiae (TORNQUIST, 1894), morphe *helvetiae*, microconque . 632

T. (Tornquistes) helvetiae (TORNQUIST, 1894), morphe *kobyi*, microconque.... 634

T. (Tornquistes) multicostatum nov. sp., morphe *multicostatum*, microconque .. 636

T. (Tornquistes) multicostatum nov. sp., morphe *nodosum*, microconque 637

- Sous-genre *Pachytornquistes* nov. subgen..... 638

T. (Pachytornquistes) oxfordiense (TORNQUIST, 1894), microconque 638

T. (Pachytornquistes) oxfordiense (TORNQUIST, 1894), macroconque 639

T. (Pachytornquistes) liesbergense (DE LORIOL, 1896), microconque 640

T. (Pachytornquistes) tornquisti (DE LORIOL, 1896), morphe *tornquisti*, microconque 641

T. (Pachytornquistes) tornquisti (DE LORIOL, 1896), morphe *tornquisti*, macroconque 642

T. (Pachytornquistes) tornquisti (DE LORIOL, 1896), morphe *tuberculatum*, microconque 643

T. (Pachytornquistes) tornquisti (DE LORIOL, 1896), morphe *tuberculatum*, macroconque 644

V - Conclusions 645

1 - Distribution stratigraphique 645

2 - La systématique du genre *Tornquistes* ... 645

3 - Paléobiogéographie 647

4 - Place du genre *Tornquistes* dans la phylogénie des *Pachyceratidae* et des *Ammonitina* .. 647

VI - Références bibliographiques 649

I — INTRODUCTION

Dans le traité de paléontologie des invertébrés réservé aux Ammonoïdés W.J. Arkell (1957) considère que la famille des *Pachyceratidae* renferme deux ensembles bien distincts par leur âge et leur morphologie. Le premier, défini par le groupe des *Erymnoceras*, correspond aux genres et sous-genres du Callovien moyen (*Erymnoceras* HYATT, 1900 ; *Erymnocerites* JEANNET, 1951 ; *Rollierites* JEANNET, 1951) ; le second, représentant le groupe des *Pachyceras* renferme des ammonites du Callovien supérieur (*Pachyceras* BAYLE, 1878 et *Pachyerymnoceras* BREISTROFFER, 1947) et de l'Oxfordien moyen (*Tornquistes* LEMOINE, 1910).

Des travaux récents sur une partie de cette famille d'ammonites (N. Charpy, 1976 ; N. Charpy & J. Thierry, 1976) appuyés par des observations stratigraphiques précises et des études biométriques ont montré qu'au Callovien supérieur le genre *Pachyceras* se subdivise en deux sous-genres (*Pachyceras* BAYLE et *Pachyerymnoceras* BREISTROFFER), présentant tous deux un dimorphisme macroconque-microconque, voire même un polymorphisme. A l'Oxfordien, l'étude des formes rapportées à *Tornquistes* apparaît nettement plus difficile pour plusieurs raisons : matériel peu abondant, difficultés du repérage stratigraphique, variabilité morphologique importante, rapports parfois peu évidents avec les formes calloviennes. En effet, pendant un laps de temps assez long, correspondant à une partie de l'Oxfordien inférieur, les Pachycératidés sont très difficilement identifiables (ammonites pyriteuses de très petite taille et réduites à l'état de nuclei, coquilles écrasées et à l'état d'empreintes dans des marnes) ou totalement absents (lacune fréquente d'une partie ou de tout l'Oxfordien inférieur en Europe occidentale). Ils réapparaissent sporadiquement et de façon brutale avec les *Tornquistes* qui sont assez fréquents dans le sommet de

l'Oxfordien inférieur et la base de l'Oxfordien moyen ; ils ne dépassent jamais la zone à Plicatilis.

La présente étude n'a donc pas la prétention d'être une révision exhaustive de ces formes oxfordiennes mais une mise au point à la lumière d'un certain nombre de résultats nouveaux pour le groupe : découverte du dimorphisme macroconque-microconque, précisions sur la morphologie de la ligne de suture, validité et position stratigraphique des « espèces » décrites.

II — HISTORIQUE

En 1894, A. Tornquist décrit trois nouvelles espèces d'Ammonites de l'Oxfordien moyen du Jura Suisse qu'il place dans le genre *Macrocephalites* ; P. de Loriol (1896) en étudiant les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur du Jura bernois reprend les espèces de A. Tornquist et en crée d'autres qu'il range aussi dans le genre *Macrocephalites*.

Ce n'est qu'en 1910 que P. Lemoine (p. 21-23) reconnaît que les formes d'A. Tornquist et de P. de Loriol diffèrent des *Macrocephalites* non seulement par l'âge mais aussi par la forme générale et surtout l'ornementation : il les sépare de ces derniers et les range dans le genre *Tornquistes*, dédié à leur inventeur. Ce nom doit s'appliquer selon lui « à un groupe très spécial d'espèces décrites par Tornquist (1894) de l'Oxfordien suisse »...« Ce groupe comprendrait les espèces suivantes : *T. helvetiae* (TORNQUIST), qui en serait le type, *T. oxfordiensis* (TORNQUIST), *T. tornquisti* (DE LORIOL). J'y joindrais *T. hermione* (D'ORBIGNY), *T. arenosus* (WAAGEN), etc... Plusieurs de ces espèces devraient d'ailleurs être réunies. Le genre est caractérisé par un aspect globuleux, des côtes peu nombreuses pouvant former de véritables tubercules au niveau de l'ombilic ». Toutefois, P. Lemoine ne fait pas de rapprochement entre *Pachyceras* et *Tornquistes* puisqu'à cette époque le premier est rattaché aux *Cardioceratidae* et le second aux *Stephanoceratidae* (proche de « *Stepheoceras* » = *Erymnoceras)*.

La famille des Pachycératidés est due à S.S. Buckman (1918, pl. 13) qui y inclut *Erymnoceras, Pachyceras, Macrocephalites* et *Tornquistes*. L.F. Spath (1933 p. 222) en exclut justement le genre *Macrocephalites* BUCKMAN mais y adjoint *Christolia* ROLLIER, 1909 (= *Protophites* EBRAY, 1860) qui « serait un *Pachyceras* dégénéré », tandis que F. Roman (1938 p. 219) conserve *Pachyceras* et *Tornquistes* parmi les *Cardioceratidae*. E. Basse (1952) et G.E.G. Westermann (1956, p. 264) font de même. Les rapports entre *Cardioceratidae* et *Pachyceratidae* sont encore soulignés par A. Jeannet (1951) qui conserve même *Cadoceras* FISCHER dans cette dernière famille. Enfin, M. Breistroffer (1947) ne fut jamais suivi dans sa proposition injustifiée de substituer au terme de *Pachyceratidae* celui d'*Erymnoceratidae* et en 1957 W.J. Arkell rétablit la famille des *Pachyceratidae*.

Nous acceptons comme telle cette dernière dans le présent travail en tenant compte des grandes analogies de structure de la ligne de suture de ses représentants, de la morphologie générale des coquilles, de l'existence d'un dimorphisme macroconque-microconque comparable, et de leur répartition géographique et stratigraphique.

III — MÉTHODES D'ÉTUDES ET OPTIONS TAXINOMIQUES

Un ensemble d'un peu plus de 200 individus a été rassemblé ; ils proviennent de récoltes personnelles des auteurs et de collections anciennes. En Bourgogne où ces formes sont assez abondantes il a été possible de constituer des topodèmes riches de quelques dizaines d'individus parfaitement repérés stratigraphiquement. Des individus isolés, mais eux aussi bien repérés dans l'espace et dans le temps, ont été inclus dans cette étude grâce aux récoltes de R. Enay et J.P. Bourseau pour le Jura et la Drôme et d'E. Cariou pour le Poitou ; quelques individus isolés (Hérault, Bouches-du-Rhône, Gard, Var, Alpes Maritimes, Ardèche, Isère, Ain, Calvados), mais moins précisément repérés dans le temps, ont été conservés pour illustrer le maximum de variabilité du groupe. Enfin, tous les types ou formes figurés que nous avons pu retrouver dans les collections ont été inclus dans cet ensemble afin de les comparer.

En plus d'une étude morphologique ordinaire faisant intervenir l'observation directe des caractères (taille des coquilles adultes, caractères différenciels du phragmocône et de la loge d'habitation, variations de forme et d'ornementation au cours de la croissance, ligne de suture, etc...), nous avons fait intervenir des méthodes quantitatives utilisant les caractères biométriques classiques utilisés chez les Ammonites.

Comme beaucoup pourraient le penser, ces méthodes statistiques ne sont pas une fin en soi : agissant par effet de similitude, elles permettent de regrouper les individus en un certain nombre de « paquets » morphologiques qu'il faudra ensuite interpréter en fonction de l'ensemble des connaissances. Les limites d'utilisation de ces méthodes sont bien claires dans cette étude où notre but essentiel était de montrer l'existence et les rapports d'un certain nombre de « morphologies » sans prétention d'une quelconque phylogénie, trop prématurée compte-tenu des imprécisions stratigraphiques et de la relative rareté des récoltes qui marquent encore ces ammonites oxfordiennes.

La variabilité et l'homogénéité de chaque groupe obtenu par l'analyse morphologique classique ont été testées sur les paramètres de l'analyse univariée (moyenne, variance, coefficient de variabilité, etc...) et de l'analyse bivariée (coefficient de corrélation, axe principal réduit, etc...) ; des comparaisons ont été établies entre chaque groupe (tests t de Student et F de Snedecor) : tous les groupes morphologiques ainsi établis s'avèrent très proches les uns des autres. Cette proximité morphologique est aussi confirmée grâce à l'utilisation des analyses multivariées : analyse en composantes principales et distances généralisées. Cette dernière méthode s'avère particulièrement bien adaptée au type de problèmes que nous avions à traiter ici, à savoir les rapports entre chaque groupe morphologique (J. Thierry, 1978, p. 95).

Les résultats peuvent se résumer ainsi (fig. 1) :

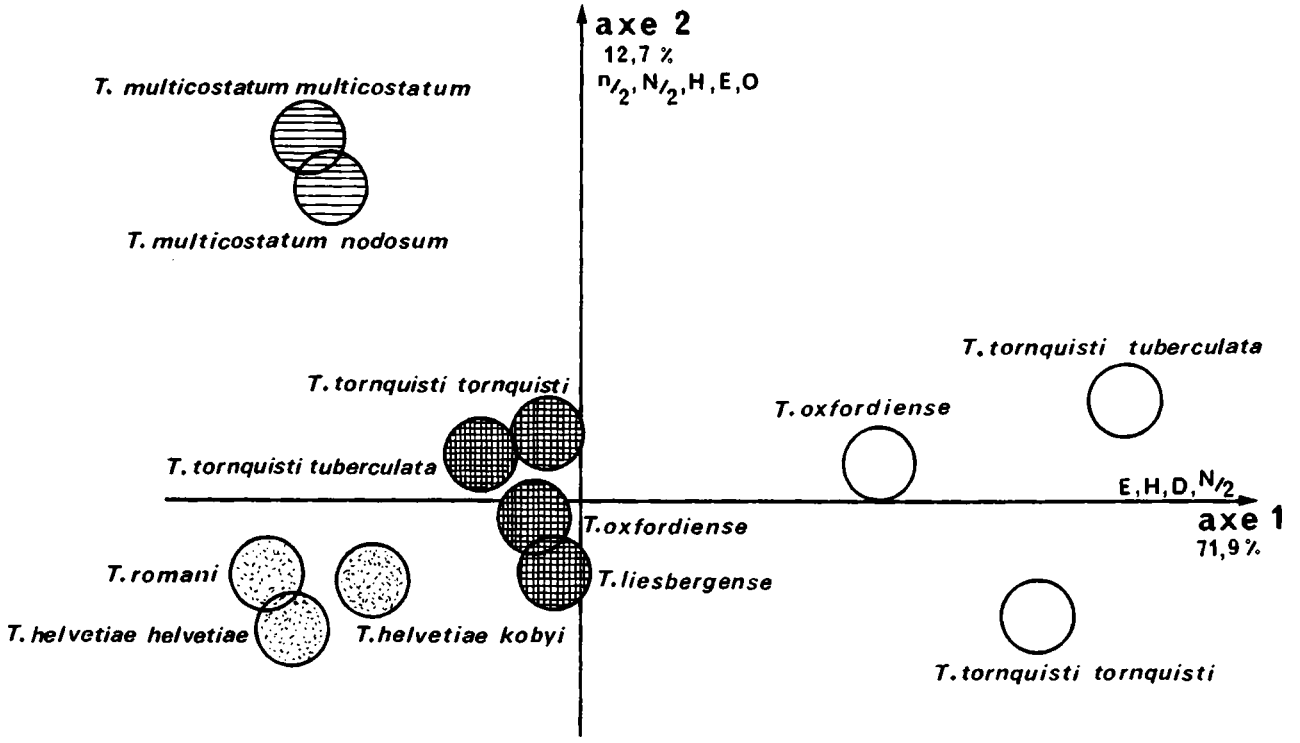


Fig. 1 — **Résultats de l'analyse multivariée des distances généralisées :**
La proximité des groupes morphologiques en fonction de 6 variables mesurées sur 224 individus est visualisée par la projection de ces groupes sur les deux premiers axes canoniques. On voit nettement la séparation des formes microconques (ronds avec figurés) et des formes macroconques (ronds blancs). On peut voir qu'un très net regroupement apparaît avec : coquilles comprimées à petit ombilic et côtes peu nombreuses (pointillé) ; coquilles à ombilic moyen et côtes peu nombreuses (quadrillé) ; coquilles à grand ombilic et côtes très nombreuses (rayures horizontales). Le chiffre indique le pourcentage de dispersion dû à l'axe ; les lettres indiquent les variables ayant le plus d'influence dans cette dispersion, sur chaque axe (D = diamètre, H = hauteur du tour, E = épaisseur du tour, O = largeur de l'ombilic, N/2 = nombre de côtes primaires ou de tubercules par demi tour, n/2 = nombre de côtes secondaires par demi tour) avec dans l'ordre de gauche à droite l'intensité de leur influence.

Generalized distances multivariate analysis results :
The nearness of morphological groups according to 6 measured datas on 224 specimens is seen by plotting these groups on the two first canonical axis. One can see clearly the segregation between microconches (screen rounds) and macroconches (white rounds). Among that, clear groups appear, with : compressed shells with narrow umbilicus and few ribs (stippled rounds) ; depressed shells with medium-sized umbilicus and few ribs (cross-ruled rounds) ; large umbilicus shells with many ribs (horizontal lined rounds). The numbers indicate the importance of each datas in the dispersion on each axis ; the letters indicate, in connection with their action, the datas having the most important weight on the considered axis (D = diameter, H = whorl hight, E = whorl width, O = ombilicus diameter, N/2 = number of internal ribs or tubercles per half whorl, n/2 = number of external ribs per half whorl).

- ségrégation très nette entre des groupes renfermant des individus adultes de grande taille et des individus adultes de taille moyenne ; nous avons interprété ceci comme l'existence de morphes macroconques et microconques ;

- ségrégation assez nette entre des groupes à section des tours comprimée et des groupes à section des tours déprimée ; notre interprétation conduit à l'existence de deux sous-genres, *Tornquistes* LEMOINE et *Pachytornquistes* nov. au sein du genre *Tornquistes* ;

- ségrégation entre des groupes à côtes fines et des groupes à côtes moyennes ou fortes, disposées sur le test de façon plus ou moins dense, avec ou sans apparition de tubercules ombilicaux. A ce niveau les différences sont plus subtiles et de nombreux individus sont intermédiaires entre plusieurs groupes. Dans l'exposé qui suit, ces différences morphologiques ont été utilisées pour définir ces groupes, soit comme des espèces, soit comme un polymorphisme intraspécifique au sein des deux sous-genres définis sur l'importance de l'épaisseur des tours. Toutefois d'autres solutions peuvent être envisagées ; nous les aborderons dans les conclusions.

IV — SYSTÉMATIQUE

Ordre **AMMONOIDEA** ZITTEL, 1884

Sous-ordre **Ammonitina** HYATT, 1889

Super Famille **STEPHANOCERATACEAE** NEUMAYR, 1875

Famille **Pachyceratidae** BUCKMAN, 1918

Genre **Tornquistes** LEMOINE, 1910

ESPÈCE-TYPE : *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) = « *Macrocephalites helvetiae* » TORNQUIST, 1894, p. 8-10, pl. I, fig. 1 a-d. Désignation par P. Lemoine, 1910.

SYNONYMIE (1) :

1910 - *Tornquistes* LEMOINE, p. 22-23.
1912 - *Tornquistes* LEMOINE : R. Douvillé, p. 35.
1928 - *Tornquistes* LEMOINE : Spath, p. 218-219.
1938 - *Tornquistes* LEMOINE : Roman, p. 221,pl. XX.
1940 - *Tornquistes* LEMOINE : Arkell, pl. XXI.
1957 - *Tornquistes* LEMOINE : Arkell, p. 297, fig. 357 a-b.
1977 - *Tornquistes* LEMOINE : Bourseau, p. 82.
1977 - *Tornquistes* LEMOINE : Rocha, p. 125.

(1) *Herznachites* JEANNET (1951) doit sans doute être mis en synonymie avec *Tornquistes* (renseignements inédits de R. Gygi et D. Marchand) ; l'exemplaire figuré (1951, pl. 7, fig. 3) est manifestement une forme macroconque devant être rattachée à *Tornquistes* par son ornementation, la forme de sa section et sa ligne de suture.

DIAGNOSE

Coquille de taille moyenne à grande, globuleuse ou comprimée, caractérisée essentiellement par une vigoureuse ornementation sur les tours internes pouvant diminuer d'intensité sur la fin du phragmocône et la loge d'habitation ; tendance au déroulement ellipticône de la loge d'habitation. Chez certaines espèces ou morphes, les côtes, prenant naissance dans la région de l'ombilic, forment de véritables tubercules. La loge d'habitation s'étend sur 3/4 de tour. Ligne de suture disposée radialement à 8 lobes dont 5 ombilicaux ; absence de lobe latéral interne U_n ; première selle latérale droite et haute. Existence d'un dimorphisme macroconque - microconque opposant des coquilles de grande taille (300 mm de diamètre) à ornementation évanescente sur la loge d'habitation et des coquilles de taille moyenne (150 mm de diamètre) conservant leur costulation jusqu'au péristome ; les tours internes (phragmocônes) de ces dimorphes sont identiques par leur forme et leur ornementation.

DISCUSSION

Tornquistes se distingue de *Pachyceras* par son ornementation plus forte allant jusqu'à la tuberculisation près du rebord ombilical et ses côtes moins nombreuses ; la ligne de suture est plus complexe (5 lobes ombilicaux au lieu de 3) et plus découpée secondairement. Parmi les espèces groupées dans ce genre par P. Lemoine (1910) à la suite des descriptions d'A. Tornquist (1894) et de P. de Loriol (1896), seules les espèces suivantes doivent être conservées : *T. helvetiae, T. oxfordiense, T. tornquisti, T. kobyi, T. liesbergense, T. leckenbyii* ; nous y adjoindrons une espèce nouvelle *T. multicostatum*. « *T. hermione* »

d'ORBIGNY doit être considérée comme un « *nomen oblitum* » (voir plus loin). « *T. arenosus* » (WAAGEN) est un *Pachyceras* comme vient de le montrer l'un d'entre nous (J. Thierry, 1980).

R. Douvillé (1912) considère *Tornquistes* comme un sous-genre de *Pachyceras* car il pense en avoir trouvé les premiers représentants dans le Callovien supérieur de Villers-sur-Mer. D'après nos observations, ces derniers sont en fait des individus adultes et complets du genre *Pachyceras* (N. Charpy, 1976 ; N. Charpy & J. Thierry, 1976).

L.F. Spath (1928, p. 223) admet l'interprétation de R. Douvillé et suggère que *T. oxfordiense* a une origine commune avec les *Mayaitidae* en raison de la ressemblance de la ligne de suture. Or à cette époque, celle-ci était inconnue dans sa totalité tant pour *Tornquistes* que pour les *Mayaitidae* ; l'un d'entre nous (J. Thierry, 1975) a montré qu'il fallait définitivement séparer ces deux groupes qui ont une suture totalement différente.

W.J. Arkell (1957) considère aussi *Tornquistes* comme un sous-genre de *Pachyceras*.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'identité de structure de la ligne de suture (absence de lobe U_n), la morphologie des tours internes, la distribution géographique et le parallélisme d'organisation entre formes macroconques et formes microconques chez *Pachyceras, Pachyerymnoceras* et *Tornquistes* nous incitent à considérer ce dernier comme proche de *Pachyceras* et à l'élever au rang de genre.

Ce genre serait considéré comme un « grade » au sein de la lignée *Erymnoceras - Pachyceras - Tornquistes*. Les différences morphologiques avec *Pachyceras* sont assez nettes : absence du pincement ventral ou du bord ventral anguleux très net chez *Pachyceras*, présence de tubercules chez *Tornquistes* et absence totale chez *Pachyceras*, nombre de lobes ombilicaux plus nombreux chez *Tornquistes*. Cette séparation est aussi (peut-être provisoirement) justifiée par la coupure stratigraphique existant entre les deux genres : *Pachyceras* est connu jusque dans la zone à Lamberti du Callovien supérieur (sous-zone à Lamberti) alors que *Tornquistes* n'apparaît au plus tôt que dans la zone à Cordatum (sous-zones à Bukowski et Costicardia) de l'Oxfordien inférieur ; aucun *Pachyceras* ou *Tornquistes* n'est connu jusqu'à présent dans la zone à Mariae.

Fig. 2 — **Lignes de suture chez *Tornquistes* LEMOINE.**

a - Premiers stades de l'ontogenèse suturale chez *Tornquistes* sp. Oolite ferrugineuse, Oxfordien moyen, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale ; Hauteville-les-Dijon, Côte-d'Or. De bas en haut et respectivement vers 5 mm, 12 mm, 15 mm et 30 mm de diamètre.

b et c - Avant-dernières lignes de suture de *T. (T.) romani* R. DOUVILLE, microconque (pour la fig. c, cf. pl. 4, fig. 1 a-b). Oolite ferrugineuse, Oxfordien moyen des environs de Dijon.

d - Avant-dernière ligne de suture de *T. (T.) romani* (DOUVILLE) relevée sur l'holotype (cf. pl. 9, fig. 1) et d'après R. Douvillé (1912, text-fig. 54).

e - Ligne de suture de « *Macrocephalites* » *liesbergensis* DE LORIOL, d'après la figure de cet auteur, 1896, pl. 6, fig. 1a.

f - Ligne de suture de « *Macrocephalites* » *helvetiae* TORNQUIST (d'après la figure de cet auteur, 1894, pl. I, fig. 1d).

g - Avant-dernières lignes de suture de *T. (P.) liesbergense* DE LORIOL, microconque. La Gravière, près Bezaudun, Alpes-Maritimes, Oxfordien moyen.

h - Ligne de suture du phragmocône de *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tuberculata* macroconque (cf. pl. 7, fig. 3 et pl. 9, fig. 2) à un diamètre de 145 mm.

i - Dernières lignes de suture de *T. (P.) oxfordiense* (TORNQUIST), microconque ; diamètre voisin de 95 mm. Oolite ferrugineuse, Oxfordien moyen, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale, Talant, Côte-d'Or.

f - Dernières lignes de suture vers un diamètre de 100 mm de *T. (T) multicostatum* nov. sp. morphe *nodosum* microconque (cf. pl. 6, fig. 2 a-b).

k - Ligne de suture de « *Macrocephalites* » *tornquisti* DE LORIOL (d'après la figure de cet auteur, 1896, pl. 3, fig. 2).

Suture-lines in *Tornquistes* LEMOINE

a - First stages of sutural ontogeny in *Tornquistes* sp. Ironshot-oolite, Middle Oxfordian, Plicatilis zone, Vertebrale subzone ; Hauteville-les-Dijon, Côte d'Or. From below to top and respectively, near 5 mm, 12 mm, 15 mm and 30 mm diameter.

b and c - Penultimate suture-lines of *T. (T.) romani*, (DOUVILLE), microconch (for fig. c, see pl. 4, fig. 1 a-b). Ironshot-oolite, Middle Oxfordian near Dijon.

d - Penultimate suture line of *T. (T.) romani* (DOUVILLE) drawn on holotype (see pl. 9, fig. 1) and according to Douvillé's figure (1912, text-fig. 54).

e - Suture line of « *Macrocephalites* » *liesbergensis* DE LORIOL, according to de Loriol's figure (1896, pl. 6, fig. 1a).

f - Suture line of « *Macrocephalites* » *helvetiae* TORNQUIST according to author's figure (1894, pl. I, fig. 1 d).

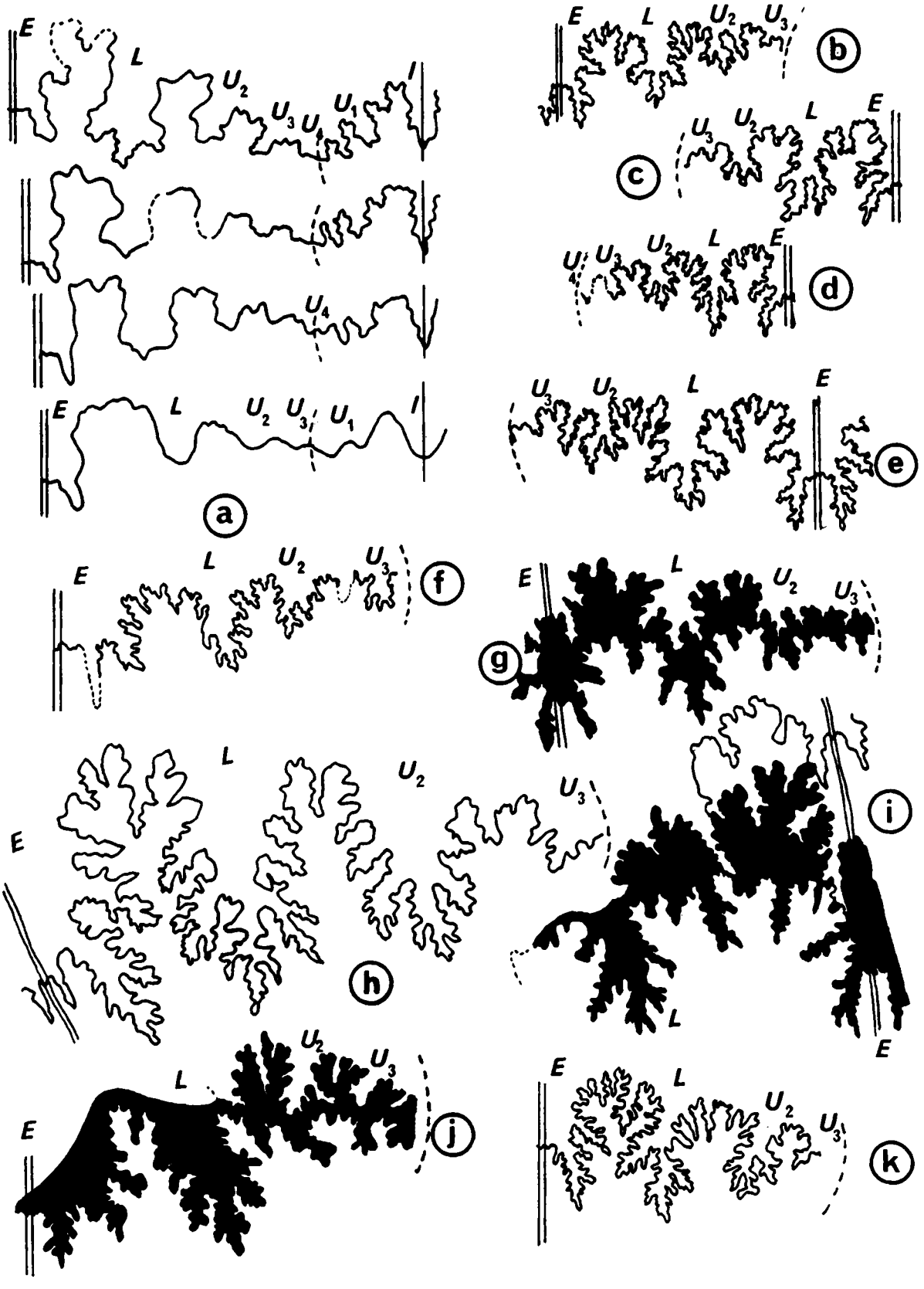
g - Penultimate suture line of *T (P.) liesbergense* (DE LORIOL) microconch, Middle Oxfordian ; La Gravière, near Bezaudun, Alpes-Maritimes.

h - Phragmocône suture line near 145 mm diameter of *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL), morphe *tuberculata*, macroconch (see pl. 7, fig. 3 and pl. 9, fig. 2).

i - Last suture lines near 95 mm diameter of *T. (P.) oxfordiense* (TORNQUIST) microconch. Ironshot oolite, Middle Oxfordian, Plicatilis zone, Vertebrale subzone, Talant, Côte-d'Or.

j - Last suture lines near 100 mm diameter of *T. (T.) multicostatum* nov. sp. morphe *nodosum* microconch (see pl. 6, fig. 2 a-b).

k - Suture line of « *Macrocephalites* » *tornquisti* DE LORIOL, according to author's figure (1896, pl. 3, Fig. 2).


E
L
U2
U3
U1
I
a
U4
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k

LIGNE DE SUTURE

Ce caractère a trop souvent été délaissé par les ammonitologues ; les quelques descriptions anciennes sont de peu d'intérêt puisqu'elles ne montrent que le tracé externe des cloisons avec un lobe ventral relativement large et découpé, un lobe latéral aux caractères identiques et deux lobes ombilicaux plus courts et moins découpés. Il faut avouer que l'état de conservation (moules calcaires avec phragmocône recristallisé) ne se prêtait guère à de bonnes observations. Nous avons pu améliorer ces observations grâce à de nouveaux spécimens et surtout étudier l'ontogenèse suturale (fig. 2a) : elle montre sans ambiguité l'absence de lobe interne U_n et l'apparition de 4 lobes ombilicaux. Si chez les formes adultes la disposition des selles et des lobes est radiale on constate que dans les petits nucleus (diamètre compris entre 15 et 35 mm) les lobes ombilicaux sont légèrement descendants, dessinant l'ébauche d'une disposition évocant un lobe suspensif ; toutefois le nombre de lobes, leur découpage et leur disposition descendante n'est jamais aussi prononcée que chez les *Perisphinctaceae*.

DIMORPHISME

Le dimorphisme macroconque-microconque chez *Tornquistes* est prouvé ici pour la première fois. En effet, jusqu'à présent, *Tornquistes* avait été considéré comme un morphe macroconque (J.H. Callomon, 1963, p. 32-33) ; la forme microconque correspondante était inconnue. Deux propositions de formes microconques avaient été faites, la première (J.H. Callomon, *op. cit.*) suggère « *Quenstedtoceras' ? mariae* » figuré par O. Haas (1955, pl. 18, fig. 22-25) : ce nom est donné à un moule d'un demi-tour de spire, apparemment non cloisonné, provenant du Mont Hermon en Syrie, d'un niveau douteux, peut-être de l'Oxfordien inférieur (ou du Callovien supérieur). Les côtes primaires forment des tubercules à un diamètre où ils ne sont jamais développés chez *Tornquistes* ; avec A. Zeiss (1974, p. 273) nous le rapportons volontiers au sous-genre *Pachyerymnoceras* (à moins qu'il ne s'agisse d'un *Erymnoceras s. str.*) bien qu'il soit difficile de juger sur un fragment dont la position stratigraphique est très imprécise.

J.P. Bourseau (1977, p. 86) propose de son côté de considérer *Protophites* EBRAY comme microconque de *Tornquistes*. Bien que l'ornementation des tours internes soit quelque peu comparable, cette hypothèse ne peut être retenue. La taille des coquilles adultes est trop différente et disproportionnée (microconque 5 à 6 fois plus petit que le macroconque). La forme géniculée de la loge d'habitation de *Protophites* avec un enroulement typiquement scaphitoïde, un bourrelet péristoméal et un rostre, l'absence de tubercules ombilicaux, à la fin du phragmocône, ne concordent pas avec ce qu 'on connaît chez *Tornquistes*. Enfin, bien que la ligne de suture d'*Oecoptychius* NEUMAYR, forme proche de *Protophites* soit comparable à celle de *Pachyceras* par l'absence d'un lobe latéral interne (O. Schindewolf, 1966, p. 184, 186 et fig. 270), elle s'éloigne nettement de celle de *Tornquistes* qui a un nombre plus grand de lobes ombilicaux et des selles plus étroites et plus découpées.

Nous pensons, compte-tenu de ce que nous avons déjà observé pour le genre *Pachyceras* (N. Charpy, 1976 ; N. Charpy & J. Thierry, 1976) et grâce à l'étude présentée ici, que tous les *Tornquistes* figurés jusqu'à ce jour sont des microconques : les caractères de taille (120 à 160 mm) et de persistance d'ornementation jusqu'au péristome sont assez significatifs. Les formes macroconques, inconnues jusqu'ici et que nous décrivons pour la première fois ci-après, sont de très grande taille (jusqu'à 300 mm et plus de diamètre) et montrent des tours internes à ornementation comparable à ceux de *Tornquistes* ; elles deviennent totalement lisses sur la loge d'habitation. Récoltés dans les mêmes niveaux, mais beaucoup plus rares que les morphes microconques, ils ont pu être confondus avec d'autres genres d'ammonites dont les formes macroconques atteignent des tailles semblables et sont totalement lisses tels que *Cardioceras* et *Pachycardioceras* appartenant aux *Cardioceratidae*.

SUBDIVISION DU GENRE

Comme nous l'avons expliqué plus haut, cette subdivision est basée sur les résultats de l'analyse morphologique classique et sur ceux de l'analyse biométrique. La taille des coquilles, l'ornementation et la forme de la section des tours sont les critères essentiels de discrimination des espèces.

Au total six espèces regroupées en deux sous-genres composent ce genre : certaines sont représentées par les dimorphes macroconque et microconque, d'autres ne sont connues que par leur morphe microconque ; enfin il y a parfois un polymorphisme chez certaines formes microconques compte-tenu de la présence ou de l'absence de tubercules ombilicaux.

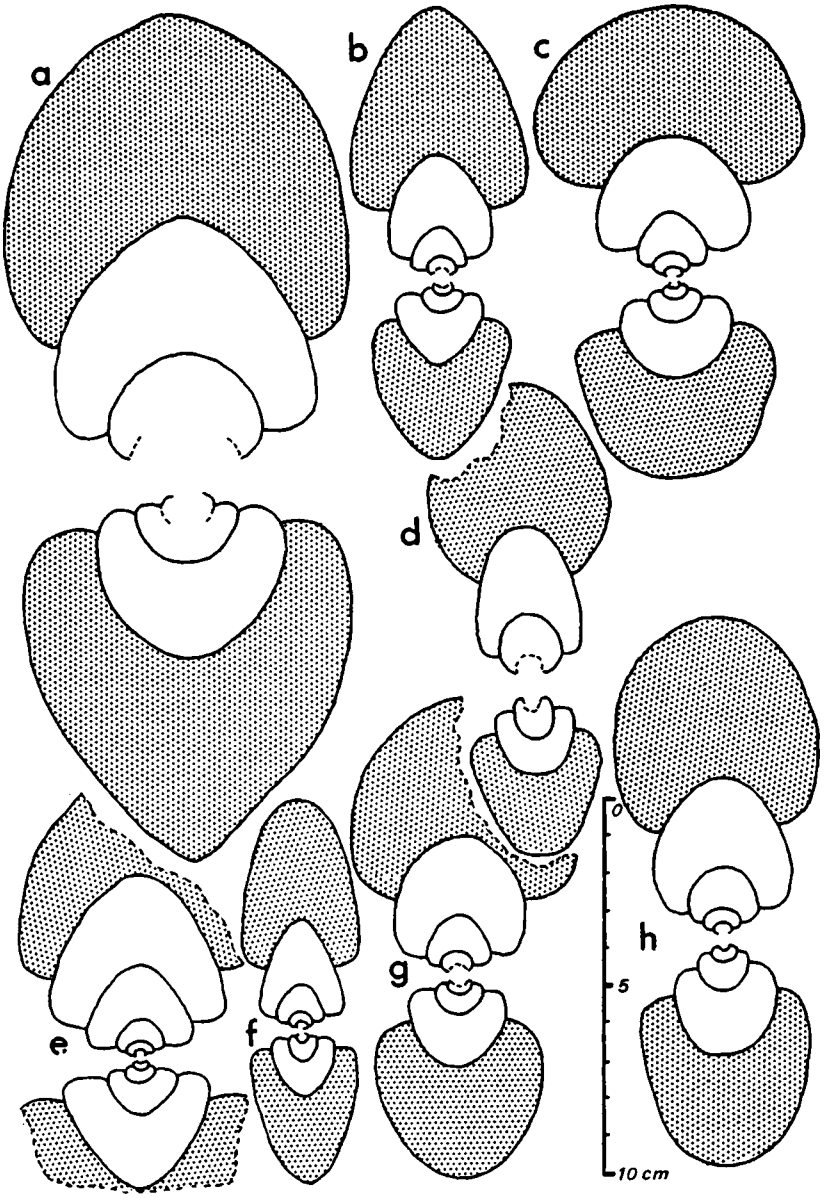


Fig. 3 — **Section des tours chez *Tornquistes* LEMOINE**
a - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti* macroconque (cf. pl. 8, fig. 1 et pl. 9, fig. 3). Section reconstituée au conformateur.**b** - *T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *kobyii* microconque. Oolite ferrugineuse de l'Oxfordien moyen des environs de Dijon.**c** - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti* microconque. Même provenance.**d** - *T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *helvetiae* microconque. Calcaires argileux de l'Oxfordien moyen des Alpes-Maritimes.**e** - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tuberculata* macroconque (d'après l'individu figuré ici pl. 7, fig. 3 ; pl. 9 fig. 2).**f** - *T. (T.) romani* (DOUVILLE) microconque. Oolite ferrugineuse de l'Oxfordien moyen des environs de Dijon.**g** - *T. (P.) oxfordiense* (TORNQUIST) microconque. Même provenance.**h** - *T. (T.) multicostatum* nov. sp. morphe *multicostatum* nov. Section reconstituée par conformateur sur l'individu figuré ici, pl. 3, fig. 1 a-b.
N.B. : Toutes les sections sont réduites de moitié.

Whorl section in *Tornquistes* LEMOINE
a - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti* macroconch. (see pl. 8, fig. 1 and pl. 9, fig. 3). Section reconstructed with formagage.**b** -*T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *kobyii* microconch. Middle Oxfordian, iron-shot oolite, near Dijon.**c** - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti* microconch. Same place.**d** - *T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *helvetiae* microconch. Middle Oxfordian, marly limestone from Alpes Maritimes. **e** - *T. (P.) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tuberculata* macroconch (after figured specimen pl. 7, fig. 3 ; pl. 9, fig. 2). **f** - *T. (T.) romani* (DOUVILLE) microconch. Middle Oxfordian, iron-shot oolite, near Dijon. **g** - *T. (P.) oxfordiense* (TORNQUIST) microconch. Same place. **h** - *T. (T.) multicostatum* nov. sp. morphe *multicostatum* nov. Section reconstructed with formagage (see pl. 3, fig. 1 a-b).
N.B. All sections are half reduced.

On distinguera :

■ Section du tour fortement comprimée ; hauteur du tour nettement plus grande que l'épaisseur ou légèrement inférieure ; section ogivale haute ou moyennement basse ; bord ventral bien marqué ou légèrement arrondi.

.....sous-genre *Tornquistes* LEMOINE

▲Ornementation de côtes fines à moyennes, évanescentes sur la moitié ombilicale des flancs ; taille adulte entre 120 et 150 mm ; forme microconque.

.....*Tornquistes (Tornquistes) romani* (DOUVILLE)

▲Ornementation de côtes moyennes persistant sur la moitié ombilicale des flancs avec ou sans apparition de tubercules près du rebord ombilical.

• Côtes secondaires peu nombreuses et espacées, proverses. Côtes primaires épaisses, allongées et proéminantes, sans tubercules dans les tours internes, devenant faiblement tuberculées un peu avant la fin du phragmocône ; taille adulte voisine en moyenne de 150mm; forme microconque :

.....*Tornquistes (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *helvetiae*

• Côtes primaires très nettement tuberculées près du rebord ombilical sur la fin du phragmocône et la loge d'habitation ; taille adulte comprise entre 120 et 140 mm ; forme microconque :

.....*Tornquistes (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) morphe *kobyii*

• Côtes primaires et secondaires nombreuses et denses, proverses ; taille adulte comprise entre 120 et 150 mm ; forme microconque.

Pas de tubercules périombilicaux :

.....*Tornquistes (Tornquistes) multicostatum* nov. sp., morphe *multicostatum*

Des tubercules périombilicaux :

.....*Tornquistes (Tornquistes) multicostatum* nov. sp., morphe *nodosum*.

■ Section des tours moyennement à fortement déprimée ; hauteur du tour subégale à l'épaisseur ou nettement plus petite ; section ogivale basse ; bord ventral le plus souvent arrondi, parfois faiblement marqué par un pincement.

.....sous-genre *Pachytornquistes* nov. subgen.

▲Ornementation de côtes moyennes, droites, sans tubercules, évanescentes sur la moitié ombilicale des flancs.

• Coquille adulte de taille moyenne (170 à 200 mm).

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense* (TORNQUIST) microconque.

• Coquille adulte de grande taille (jusqu'à 300 mm) ; loge d'habitation totalement lisse, forme macroconque :

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense* (TORNQUIST) macroconque.

▲Ornementation de côtes moyennes, droites, sans tubercules, persistantes jusque sur le flanc de la loge d'habitation ; taille adulte comprise entre 110 et 130 mm ; forme microconque :

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) liesbergense* (DE LORIOL)

▲Ornementation de côtes droites vigoureuses, sans tubercules, persistantes sur la moitié ombilicale des flancs ; bord ventral toujours arrondi

• Taille adulte comprise entre 100 et 120 mm ; loge d'habitation costulée :

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti*, microconque.

• Taille adulte dépassant 300 mm ; loge d'habitation lisse :

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tornquisti*, macroconque.

▲Ornementation de côtes droites légèrement tuberculées près du bord ombilical vers la fin du phragmocône ; bord ventral faiblement marqué et section légèrement en toit.

• Taille adulte comprise entre 100 et 110 mm ; loge d'habitation costulée :

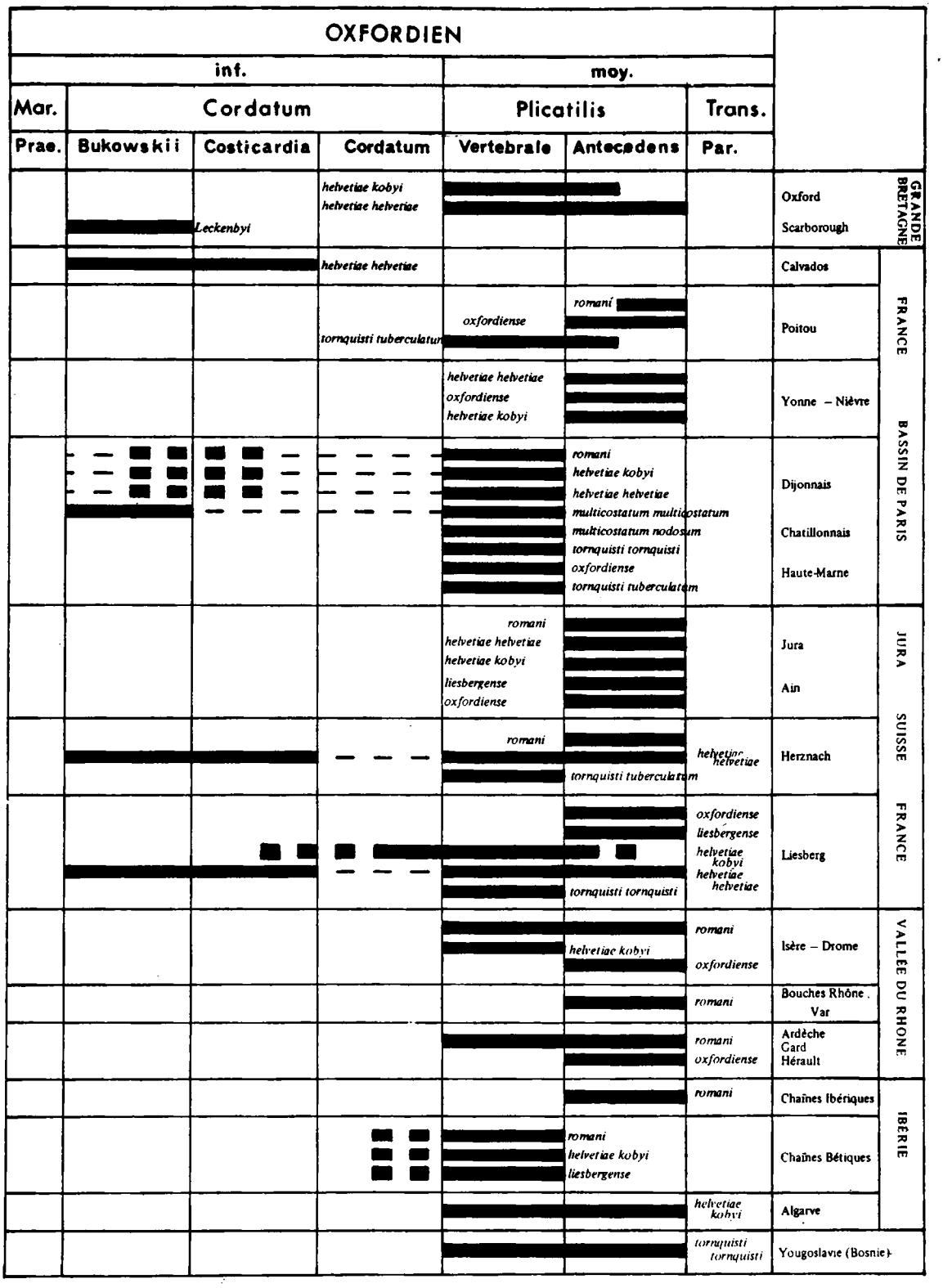
.....*Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tuberculatum* microconque.

• Taille adulte dépassant 300 mm ; loge d'habitation lisse :

.....*Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti* (DE LORIOL) morphe *tuberculatum* macroconque.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE

Ce genre est restreint au sommet de l'Oxfordien inférieur et à la base de l'Oxfordien moyen : de la



Tabl. 1 — **Distribution stratigraphique et géographique des différentes espèces et des différents morphes du genre *Tornquistes*.**
Stratigraphical and geographical distribution of different species and morphs of genus *Tornquistes*.

zone à Cordatum à la zone à Plicatilis ; il est totalement inconnu jusqu'à présent dans la zone à Mariae et dans la zone à Transversarium.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Assez abondant dans le centre de l'Europe Occidentale (France, Suisse), *Tornquistes* est beaucoup plus rare vers le Sud et n'est connu par quelques individus isolés qu'au Portugal (Algarve), en Espagne (chaînes subbétiques et ibériques) et jusqu'en Afrique du Nord, en Italie et en Yougoslavie. Vers le Nord et l'Est quelques spécimens atteignent la partie méridionale de l'Angleterre et la Pologne. Cette répartition peut être qualifiée de submésogéenne.

Sous-genre **TORNQUISTES**, LEMOINE, 1910

ESPÈCE-TYPE : *Tornquistes (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) = *« Macrocephalites » helvetiae* TORNQUIST, 1894, p. 8-10, pl. I, fig. 1 a-d.

DIAGNOSE : coquilles de taille moyenne (de 120 à 150 mm) à enroulement très involute ou moyennement involute, tendant à se relâcher chez l'adulte au niveau de la fin du dernier tour et de la loge d'habitation. Section plus ou moins comprimée et étroite, marquée ou arrondie, pouvant aller jusqu'à une section aigüe chez les espèces les plus comprimées ; flancs obliques, plats ou faiblement arrondis, se raccordant au mur ombilical vertical par un rebord plus ou moins arrondi. Ombilic étroit à moyennement large, toujours assez profond, s'ouvrant à la fin de la loge d'habitation. Ornementation de côtes fines à moyennes, peu nombreuses ou denses, persistantes ou évanescentes plus ou moins tôt dans la moitié ombilicale des flancs. Apparition ou non de tubercules ombilicaux dans le dernier demi-tour du phragmocône et sur la loge d'habitation ; les tours internes en sont toujours dépourvus.

Toutes les espèces rangées dans ce sous-genre sont des morphes microconques ; les morphes macroconques sont encore inconnus.

Tornquistes (Tornquistes) romani (DOUVILLE, 1912)

microconque

(Pl. 1, fig. 1 ; pl. 2, fig. 3 ; pl. 3, fig. 2 ; pl. 7, fig. 2 ; pl. 4, fig. 1a, b ; pl. 9, fig. 1; text-fig. 2 b, c, 3 f.)

SYNONYMIE :

Vu 1850 - *Ammonites hermione* d'ORBIGNY : d'Orbigny, p. 572 *pars*.

Vu 1850 - *Ammonites hermione* d'ORBIGNY : d'Orbigny, p. 350 *pars*.

1898 - *Pachyceras lalandei* (d'ORBIGNY), DE LORIOL, p. 30.

Vu 1910 - *Tornquistes hermione* (d'ORBIGNY) : Lemoine, p. 22, fig.

Vu 1912 - *Pachyceras lalandei* (d'ORBIGNY), mutation *Romani* : R. DOUVILLE, p. 50- 51, texte-fig. 54 ; pl. III, fig. 14.

Vu 1938 - *Pachyceras lalandei* (d'ORBIGNY) : Poinsot, p. 29.

Vu 1956 - *Pachyceras (Tornquistes) lalandei* (d'ORBIGNY) : Tintant, p. 56.

Vu 1966 - *Pachyceras (Tornquistes) romani* (R. DOUVILLE) : Enay, p. 249, 250 et 252.

Vu? 1967 - *Pachyceras* sp. : Cariou *& alii.*, p. 638.

Vu 1967 - *Pachyceras (Tornquistes) romani* (R. DOUVILLE) : Cariou *& alii*, p. 643 et 650.

Vu 1967 - *Pachyceras (Tornquistes) lalandei* (d'ORBIGNY) : Cariou *& alii.*, p. 645.

non? 1973 - *Pachyceras (Tornquistes)* grupo *romani* (R. DOUVILLE) : Sequeiros, p. 101- 106, text.fig. 1 ; pl. III, fig. 1-3 ; pl. IV, fig. 1-2 ; pl. V, fig. 2-3 ; pl. VI, fig. 1.

non? 1974 - *Pachyceras (Tornquistes)* sp. grupo *romani* (R. DOUVILLE) : Sequeiros, p. 54-58, text. fig. II 15 ab, II 24ab, II 24a 26 ; pl. IV, fig. 156 ; pl. V, fig. 2-4.

Vu 1977 - *Pachyceras (Tornquistes)* aff. *romani* (R. DOUVILLE) : Bourseau, p. 84-84; pl. II, fig. 2-3 a, b.

HOLOTYPE

Tornquistes (Tornquistes) romani (R. DOUVILLE) = *Pachyceras lalandei* (d'ORBIGNY), mutation *romani* R. DOUVILLE.

Coll. Roman ; Département des Sciences de la Terre de l'Université de Lyon (n° 11635) ; la Desidière, Saint-Loup (Hérault).

REMARQUE : En toute rigueur, suivant le principe d'antériorité, cette espèce devrait être placée sous le nom de *« hermione »*, plus ancien et rapportée à A. d'Orbigny. Toutefois, en vertu de l'article 23b du

code international de nomenclature zoologique, « *hermione* » doit être considéré comme un « *nomen oblitum* » puisqu'il est resté inemployé comme synonyme plus ancien pendant plus de cinquante ans. De plus, A. d'Orbigny ne fait que citer cette espèce à la fin de la Paléontologie Française (p. 572) dans la liste des espèces rapportées à l'Oxfordien ; dans son prodrome il ne donne qu'une description très succincte (p. 350).

Diagnose émendée

Coquille de taille moyenne, très involute, à section comprimée et élevée, flancs légèrement bombés se raccordant doucement au ventre et au rebord ombilical arrondi ; côtes simples, proverses, non tuberculées, évanescentes sur le bord ombilical ; loge d'habitation scaphitoïde avec atténuation de l'ornementation.

Description

L'ornementation de type mousse des phragmocônes est faite de côtes primaires simples à peine perceptibles sur le bord ombilical : elles se divisent au tiers interne du flanc en s'infléchissant légèrement vers l'avant. Il y a environ 25 côtes secondaires par demi-tour, peu marquées, fines et régulièrement espacées qui traversent la zone ventrale. L'ombilic est profond et étroit avec un rebord doux, un mur vertical ou oblique et lisse. La section est toujours mince, très ogivale (fig. 3f) mais présente une certaine variabilité : à côté d'individus très fortement comprimés (rapport E/H < 0,90) avec un bord ventral étroit et des flancs hauts, plats et obliques (pl. 1, fig. 1 ; pl. 10, fig. 2 et pl. 4, fig. 1ab), il existe des coquilles moins comprimées (rapport E/H voisin de 1) avec un bord ventral plus large et des flancs légèrement bombés ; en même temps chez ces derniers l'ornementation est plus grossière (pl. 2, fig. 3 ; pl. 7, fig. 2).

T (T.) romani adulte atteint 110 à 125 mm de diamètre ; la loge d'habitation occupe 3/4 de tours de spire et le péristome est légèrement sinueux (J.P. Bourseau, 1977, p. 83-84 ; pl. 11, fig. 3a).

La cloison est typique (fig. 2b, c, d) : tous les éléments visibles (selles S_1 - S_2 - S_3 et lobes U_1 - U_2) sont porportionnellement développés et très découpés. Comme chez *Pachyceras*, il existe une nette prédominance de la première selle latérale ; la partie interne de la suture est inconnue.

Dimensions de quelques spécimens (2)

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Holotype n° 11635	121,5	50,5	44	31,2	6	20	Hérault
D.S.T. Lyon - adulte	100,1	44,3	40	17,3	6	20	
pl. 9, fig. 1							
n° S3, E.M. Paris	100,3	51,5	38,3	9,6	6	22	
adulte	79,2	44,5	36,3	5,9	6	20	Deux-Sèvres
pl. 1, fig. 1 ; pl. 10, fig. 2	75	41,3	35	4,8	6	20	
n° 15 A ; I.S.T. Dijon	77,5	39,7	31,5	7,2	7	27	Bourgogne
Phragmocône	67,3	36,6	30,8	5	5	26	
pl. 4, fig. 1a-b							
n° J 14745 ; M.H.N. Bâle	72,9	35,8	33,4	9,2	5	18	Herznach
Phragmocône	51	32,8	31,2	7,1	5	17	(Suisse)

Tabl. 2 —

Discussion

Tornquistes (Tornquistes) romani a été considéré par R. Douvillé (p. 50-51) comme une « mutation » de l'espèce callovienne *P. (P.) lalandeanum* (d'Orbigny) en raison de la grande ressemblance de l'enroulement et de l'ornementation.

Toutefois une différence considérable entre ces deux formes réside dans le dessin de la ligne de suture. Celle de *T. romani* figurée par R. Douvillé (1912, p. 52, fig. 54) est très typique des *Tornquistes* : selle S haute, bifide et asymétrique, premier lobe latéral profond et trifide, deuxième lobe ombilical large et trifide ; tous les éléments y sont proportionnellement développés. Elle est totalement distincte de celle de *P. (P.) lalandeanum* (d'Orbigny) (J. Thierry, 1975).

(2) Dans les tableaux de mesures, chaque individu a été mesuré à deux diamètres séparés par 1/4 de tour de spire pour les variables D (diamètre), H (hauteur du tour), E (épaisseur du tour), O (diamètre de l'ombilic), N/2 (nombre de côtes internes ou de tubercules ombilicaux), n/2 (nombre de côtes externes).

Toutefois, *T. (T.) romani* qui est plus récent que *P. (P.) lalandeanum*, apparaît comme une espèce ayant conservé les caractères des formes ancestrales (compression des tours, costulation de type mousse). Elle présente aussi certaines analogies avec *T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) pour l'enroulement et la section, mais en diffère par une ornementation beaucoup plus atténuée. *T. (T.) oxfordiense* (TORNQUIST) montre le même type d'ornementation, mais sa section est nettement plus épaisse. Les variants les plus épais de *T. (T.) romani* ressemblent à *T. (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL), mais ils en diffèrent par un ombilic plus étroit et l'ornementation non persistante sur la loge d'habitation.

Pour en revenir à « *T. hermione* » (d'ORBIGNY), les collections de cet auteur renferment seulement deux individus sur la douzaine signalés. Le n° 3546e provenant de Nantua (Ain) est sans ambiguité un phragmocône de *T. romani* ; le n° 3546a est un nucleus ferruginisé, mal conservé, provenant de Neuvizy (Ardennes). Il s'agit manifestement d'un *Tornquistes* par son ornementation de côtes droites passant sur le ventre, son ombilic étroit et sa section globuleuse (caractère général à tous les nuclei de *Tornquistes* au-dessous de 25 mm de diamètre) ; la ligne de suture est très nette et il semble bien que ce soit sur cet échantillon que P. Lemoine l'ait relevée en 1910 (fig. 40, p. 223). Comme cela est déjà signalé plus haut et compte-tenu que l'usage prévaut ici sur les règles strictes de nomenclature, « *hermione* » doit être abandonné au profit de « *romani* ».

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE (3) :

En France, cette espèce est essentiellement connue dans l'Oxfordien moyen, zone à Plicatilis. Dans l'Hérault, les Bouches-du-Rhône, le Gard, le Var (La Turbie), l'Ardèche, l'Ain et l'Isère, elle occupe la sous-zone à Antecedens mais peut apparaître dès la sous-zone à Vertebrale dans la Drôme et le Gard (Cazalet-Durfort). En Poitou, elle est présente dans l'horizon à Tenuiserratum du sommet de la sous-zone à Antecedens. En Bourgogne, elle existe dans les niveaux à oolites ferrugineuses datés du sommet de la sous-zone à Vertebrale ; toutefois, cette oolite ferrugineuse peut contenir à sa base des éléments de la zone à Cordatum.

En Suisse (Herznach), *T. (T.) romani* semble se placer dans la sous-zone à Antecedens, mais peut sans doute apparaître dès la sous-zone à Vertebrale.

Les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon contiennent le moulage d'une ammonite provenant de l'Oxfordien des environs de Palerme ; celle-ci est manifestement un *Tornquistes* à section des tours comprimée, très comparable à l'espèce *romani*. Même si la position stratigraphique de cet échantillon est incertaine, elle prouve l'extension vers le Sud de ce genre. Nous l'avons aussi récolté dans les chaînes ibériques (Arino) en plusieurs exemplaires dans la sous-zone à Antecedens.

Tornquistes (Tornquistes) helvetiae

(TORNQUIST, 1894)

morphe *helvetiae*, microconque

(Pl. 3, fig. 3 ab ; pl. 11, fig. 2-4 ; pl. 12, fig. 1 ; text-fig. 2f, 3d)

SYNONYMIE

?	1885 -	*Aspidoceras nicolisi* NICOLIS & PARONA, p. 39 ; pl. I, fig. 5.
	1894 -	*Macrocephalites helvetiae* TORNQUIST, p. 8 ; pl. I, fig. 1a, d.
	1910 -	*Tornquistes helvetiae* TORNQUIST : Lemoine, p. 22.
non, Vu	1912 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Douvillé R., p. 51-53 ; pl. III, fig. 3.
	1938 -	*Tornquistes helvetiae* (TORNQUIST) : Roman, p. 220 ; pl. XX, fig. 205.
Vu	1938 -	*Tornquistes* aff. *helvetiae* (TORNQUIST):Poinsot, p. 29.
?	1956 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (NICOLIS & PARONA) : Arkell, p. 175.
	1966 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Enay, p. 252.
	1967 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Cariou *& alii*, p. 646.
?	1967 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (NICOLIS & PARONA) : Cariou *& alii*, p. 150.
?	1979 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (PARONA) : Bourseau, Charvet, Enay, p. 127 ; pl. I, fig. 5.

(3) Nous tenons à remercier D. Marchand pour les précisions stratigraphiques qu'il a bien voulu nous fournir tout au long de la réalisation de ce travail.

code international de nomenclature zoologique, « *hermione* » doit être considéré comme un « *nomen oblitum* » puisqu'il est resté inemployé comme synonyme plus ancien pendant plus de cinquante ans. De plus, A. d'Orbigny ne fait que citer cette espèce à la fin de la Paléontologie Française (p. 572) dans la liste des espèces rapportées à l'Oxfordien ; dans son prodrome il ne donne qu'une description très succincte (p. 350).

Diagnose émendée

Coquille de taille moyenne, très involute, à section comprimée et élevée, flancs légèrement bombés se raccordant doucement au ventre et au rebord ombilical arrondi ; côtes simples, proverses, non tuberculées, évanescentes sur le bord ombilical ; loge d'habitation scaphitoïde avec atténuation de l'ornementation.

Description

L'ornementation de type mousse des phragmocônes est faite de côtes primaires simples à peine perceptibles sur le bord ombilical : elles se divisent au tiers interne du flanc en s'infléchissant légèrement vers l'avant. Il y a environ 25 côtes secondaires par demi-tour, peu marquées, fines et régulièrement espacées qui traversent la zone ventrale. L'ombilic est profond et étroit avec un rebord doux, un mur vertical ou oblique et lisse. La section est toujours mince, très ogivale (fig. 3f) mais présente une certaine variabilité : à côté d'individus très fortement comprimés (rapport E/H < 0,90) avec un bord ventral étroit et des flancs hauts, plats et obliques (pl. 1, fig. 1 ; pl. 10, fig. 2 et pl. 4, fig. 1ab), il existe des coquilles moins comprimées (rapport E/H voisin de 1) avec un bord ventral plus large et des flancs légèrement bombés ; en même temps chez ces derniers l'ornementation est plus grossière (pl. 2, fig. 3 ; pl. 7, fig. 2).

T (T.) romani adulte atteint 110 à 125 mm de diamètre ; la loge d'habitation occupe 3/4 de tours de spire et le péristome est légèrement sinueux (J.P. Bourseau, 1977, p. 83-84 ; pl. 11, fig. 3a).

La cloison est typique (fig. 2b, c, d) : tous les éléments visibles (selles S_1 - S_2 - S_3 et lobes U_1 - U_2) sont porportionnellement développés et très découpés. Comme chez *Pachyceras*, il existe une nette prédominance de la première selle latérale ; la partie interne de la suture est inconnue.

Dimensions de quelques spécimens (2)

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Holotype n° 11635	121,5	50,5	44	31,2	6	20	Hérault
D.S.T. Lyon - adulte	100,1	44,3	40	17,3	6	20	
pl. 9, fig. 1							
n° S3, E.M. Paris	100,3	51,5	38,3	9,6	6	22	Deux-Sèvres
adulte	79,2	44,5	36,3	5,9	6	20	
pl. 1, fig. 1 ; pl. 10, fig. 2	75	41,3	35	4,8	6	20	
n° 15 A ; I.S.T. Dijon	77,5	39,7	31,5	7,2	7	27	Bourgogne
Phragmocône	67,3	36,6	30,8	5	5	26	
pl. 4, fig. 1a-b							
n° J 14745 ; M.H.N. Bâle	72,9	35,8	33,4	9,2	5	18	Herznach
Phragmocône	51	32,8	31,2	7,1	5	17	(Suisse)

Tabl. 2 —

Discussion

Tornquistes (Tornquistes) romani a été considéré par R. Douvillé (p. 50-51) comme une « mutation » de l'espèce callovienne *P. (P.) lalandeanum* (d'Orbigny) en raison de la grande ressemblance de l'enroulement et de l'ornementation.

Toutefois une différence considérable entre ces deux formes réside dans le dessin de la ligne de suture. Celle de *T. romani* figurée par R. Douvillé (1912, p. 52, fig. 54) est très typique des *Tornquistes* : selle S haute, bifide et asymétrique, premier lobe latéral profond et trifide, deuxième lobe ombilical large et trifide ; tous les éléments y sont proportionnellement développés. Elle est totalement distincte de celle de *P. (P.) lalandeanum* (d'Orbigny) (J. Thierry, 1975).

(2) Dans les tableaux de mesures, chaque individu a été mesuré à deux diamètres séparés par 1/4 de tour de spire pour les variables D (diamètre), H (hauteur du tour), E (épaisseur du tour), O (diamètre de l'ombilic), N/2 (nombre de côtes internes ou de tubercules ombilicaux), n/2 (nombre de côtes externes).

Toutefois, *T. (T.) romani* qui est plus récent que *P. (P.) lalandeanum*, apparaît comme une espèce ayant conservé les caractères des formes ancestrales (compression des tours, costulation de type mousse). Elle présente aussi certaines analogies avec *T. (T.) helvetiae* (TORNQUIST) pour l'enroulement et la section, mais en diffère par une ornementation beaucoup plus atténuée. *T. (T.) oxfordiense* (TORNQUIST) montre le même type d'ornementation, mais sa section est nettement plus épaisse. Les variants les plus épais de *T. (T.) romani* ressemblent à *T. (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL), mais ils en diffèrent par un ombilic plus étroit et l'ornementation non persistante sur la loge d'habitation.

Pour en revenir à « *T. hermione* » (d'ORBIGNY), les collections de cet auteur renferment seulement deux individus sur la douzaine signalés. Le n° 3546e provenant de Nantua (Ain) est sans ambiguité un phragmocône de *T. romani* ; le n° 3546a est un nucleus ferruginisé, mal conservé, provenant de Neuvizy (Ardennes). Il s'agit manifestement d'un *Tornquistes* par son ornementation de côtes droites passant sur le ventre, son ombilic étroit et sa section globuleuse (caractère général à tous les nuclei de *Tornquistes* au-dessous de 25 mm de diamètre) ; la ligne de suture est très nette et il semble bien que ce soit sur cet échantillon que P. Lemoine l'ait relevée en 1910 (fig. 40, p. 223). Comme cela est déjà signalé plus haut et compte-tenu que l'usage prévaut ici sur les règles strictes de nomenclature, « *hermione* » doit être abandonné au profit de « *romani* ».

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE (3) :

En France, cette espèce est essentiellement connue dans l'Oxfordien moyen, zone à Plicatilis. Dans l'Hérault, les Bouches-du-Rhône, le Gard, le Var (La Turbie), l'Ardèche, l'Ain et l'Isère, elle occupe la sous-zone à Antecedens mais peut apparaître dès la sous-zone à Vertebrale dans la Drôme et le Gard (Cazalet-Durfort). En Poitou, elle est présente dans l'horizon à Tenuiserratum du sommet de la sous-zone à Antecedens. En Bourgogne, elle existe dans les niveaux à oolites ferrugineuses datés du sommet de la sous-zone à Vertebrale ; toutefois, cette oolite ferrugineuse peut contenir à sa base des éléments de la zone à Cordatum.

En Suisse (Herznach), *T. (T.) romani* semble se placer dans la sous-zone à Antecedens, mais peut sans doute apparaître dès la sous-zone à Vertebrale.

Les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon contiennent le moulage d'une ammonite provenant de l'Oxfordien des environs de Palerme ; celle-ci est manifestement un *Tornquistes* à section des tours comprimée, très comparable à l'espèce *romani*. Même si la position stratigraphique de cet échantillon est incertaine, elle prouve l'extension vers le Sud de ce genre. Nous l'avons aussi récolté dans les chaînes ibériques (Arino) en plusieurs exemplaires dans la sous-zone à Antecedens.

Tornquistes (Tornquistes) helvetiae

(TORNQUIST, 1894)

morphe *helvetiae*, microconque

(Pl. 3, fig. 3 ab ; pl. 11, fig. 2-4 ; pl. 12, fig. 1 ; text-fig. 2f, 3d)

SYNONYMIE

?	1885 -	*Aspidoceras nicolisi* NICOLIS & PARONA, p. 39 ; pl. I, fig. 5.
	1894 -	*Macrocephalites helvetiae* TORNQUIST, p. 8 ; pl. I, fig. 1a, d.
	1910 -	*Tornquistes helvetiae* TORNQUIST : Lemoine, p. 22.
non, Vu	1912 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Douvillé R., p. 51-53 ; pl. III, fig. 3.
	1938 -	*Tornquistes helvetiae* (TORNQUIST) : Roman, p. 220 ; pl. XX, fig. 205.
Vu	1938 -	*Tornquistes* aff. *helvetiae* (TORNQUIST):Poinsot, p. 29.
?	1956 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (NICOLIS & PARONA) : Arkell, p. 175.
	1966 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Enay, p. 252.
	1967 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST) : Cariou *& alii*, p. 646.
?	1967 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (NICOLIS & PARONA) : Cariou *& alii*, p. 150.
?	1979 -	*Pachyceras (Tornquistes) nicolisi* (PARONA) : Bourseau, Charvet, Enay, p. 127 ; pl. I, fig. 5.

(3) Nous tenons à remercier D. Marchand pour les précisions stratigraphiques qu'il a bien voulu nous fournir tout au long de la réalisation de ce travail.

REMARQUES CONCERNANT LE TYPE

Le type a disparu, il provenait des terrains à chailles de Fringeli (Suisse), entre Moutier et Délémont. Parmi tous les individus provenant de cette région et que nous avons pu examiner au Musée de Porrentruy ou au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle, aucun ne correspond exactement à la description d'A. Tornquist. Celui qui en serait le plus proche est l'individu numéroté J 19574 du Musée de Bâle. Toutefois, si ses mensurations sont comparables à l'espèce figurée son ornementation est différente (côtes proverses, nombreuses et bifurquées vers la moitié des flancs) sans apparition de tubercule : nous l'avons rapporté à *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi* (voir ci-après et pl. 2, fig. 1 ab). Le seul exemplaire complet en notre possession et qui montre les mêmes caractères que la figure d'A. Tornquist provient de Coulanges (Pont-Saint-Ours, Nièvre) ; nous le figurons ici à titre de comparaison (pl. 11, fig. 2 et pl. 12, fig. 1), mais nous ne pouvons le prendre comme néotype provisoire compte-tenu de sa situation géographique par rapport à la découverte originale. La récolte de matériel nouveau dans la localité-type devrait permettre le choix d'un néotype.

DIAGNOSE

Coquille adulte de taille moyenne (120 à 140 mm de diamètre) avec 1/2 à 3/4 de tour de loge d'habitation ; forme assez involute dont la hauteur du tour est un peu plus faible que l'épaisseur ou subégale ; flancs faiblement bombés, ombilic élevé presque vertical et lisse avec rebord arrondi ; ornementation formée de côtes fortes, épaisses et tuberculées au niveau de l'ombilic sur la fin du phragmocône et la loge d'habitation, inclinées vers l'avant sur la partie ventrale et persistantes sur les tours internes et la loge d'habitation.

DESCRIPTION

La taille atteint 140 mm, la plus grande épaisseur du tour se situe au niveau du rebord ombilical. Sur la loge d'habitation les côtes primaires sont espacées, élevées et tuberculées ; il existe de 5 à 9 côtes de ce type dans le dernier demi-tour. Les côtes secondaires prennent naissance assez loin du bord ombilical, presque au milieu du flanc, par dédoublement des primaires, avec parfois des côtes intercalaires. Toutes ces côtes sont légèrement proverses sur les flancs sans toutefois montrer un aspect de chevron en traversant la région ventrale.

Le phragmocône, vers 40 à 50 mm, a un aspect légèrement plus globuleux que la loge d'habitation ; les côtes primaires, plus nombreuses et élevées que sur la loge, s'épaississent sans toutefois former de vrais tubercules sur le bord ombilical ; l'ornementation se renforce peu à peu au cours de la croissance et les tubercules apparaissent seulement vers 70 à 80 mm. L'ombilic, étroit sur le phragmocône, s'ouvre brusquement au début de la loge d'habitation.

DIMENSIONS DE QUELQUES SPÉCIMENS :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
I.S.T. Dijon	140,6	53	46,9	43,5	9	22	
Col Adulte	117,4	45,5	42	35,6	8	22	
pl. 11, fig. 2 ; pl. 12, fig. 1	100,2	41,7	39,7	25,8	8	25	Bourgogne
I.S.T. Dijon n° 1B	76,7	34,6	35,8	18,1	6	17	
Phragmocône	63,9	29,4	32,1	13,8	6	17	
pl. 3, fig. 3a-b							

Tabl. 3 —

DISCUSSIONS ; RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Depuis sa création par A. Tornquist, cette espèce n'a plus jamais été figurée. La figure originale montre seulement la fin du phragmocône et une grande partie de la loge d'habitation, les tours internes sont totalement inconnus. Dans les individus que nous avons pu examiner, seulement une dizaine montre une ornementation et une forme de la section assez comparable (pl. 3, fig. 3ab par exemple). Un matériel plus abondant serait nécessaire, mais il nous semble bien que la morphologie « *helvetiae* » n'est qu'une forme extrême de la morphologie « *kobyi* ». Le premier ne se distingue du second que par des côtes primaires plus aigües tendant vers le tubercule au niveau du rebord ombilical et par des côtes secondaires moins nombreuses ; la section est presque identique avec un

bord ventral bien marqué dans les deux formes. Nous les avons conservées au rang de morphe, ce qui laisse la possibilité de les mettre en synonymie dans l'avenir.

W.J. Arkell (1956, p. 175) considère « *Aspidoceras* » *nicolisi* NICOLIS & PARONA (1885, p. 39 ; pl. I, fig. 5) comme un « *Pachyceras* ». Il en fait un élément boréal de la zone à Transversarium des Alpes du Sud. A l'inverse de J.P. Bourseau, J. Charvet & R. Enay (1979), nous considérons que « *A. nicolisi* » est beaucoup plus proche de *T. helvetiae* que de *T. kobyi* par sa section et son ornementation. Nous le plaçons donc provisoirement en synonymie avec *T. (T.) helvetiae* TORNQUIST. L'espèce « *nicolisi* » est plus ancienne qu'« *helvetiae* » et en vertu du principe d'antériorité, elle devrait prendre sa place. Toutefois, suivant l'article 23b du code international de nomenclature zoologique, « *nicolisi* » doit être considéré comme un « *nomen oblitum* » puisqu'il est resté inemployé conne synonyme plus ancien pendant plus de cinquante ans.

R. Douvillé (1912, p. 47 ; pl. II, fig. 7) décrit et figure un exemplaire de *P. (T.) helvetiae* TORNQUIST dans la zone à Lamberti de Villers-sur-Mer. Adulte et complet, il atteint 80 mm de diamètre et présente un aspect renflé, une section trapue, une ornementation peu accentuée : c'est en fait un adulte complet de *P. (P.) lalandeanum* d'ORBIGNY variant *crassum* morphe microconque (N. Charpy & J. Thierry, 1976).

Cet auteur figure, d'autre part, un échantillon provenant de l'Oxfordien moyen d'Etivey (Yonne) sous le nom de *P. (T.) helvetiae*. D'après la figuration cette coquille s'apparente beaucoup plus, par son ornementation tuberculée, à *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi* (voir ci-dessous).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

En Suisse (Liesberg, Anwill), ce morphe apparaît dans les « Terrains à chailles » qui peuvent appartenir aux sous-zones à Bukowskii et Costicardia (Oxfordien moyen, zone à Cordatum), mais qui peuvent aussi atteindre la zone à Plicatilis. En Bourgogne, (région dijonnaise), il est présent dans l'oolite ferrugineuse de la zone à Plicatilis (sous-zone à Vertebrale), mais celle-ci contient aussi à sa base une importante faune de la zone à Cordatum (sommet de la sous-zone à Bukowskii et base de la sous-zone à Costicardia). Dans le Jura, l'Yonne et la Nièvre, *T. (T.) helvetiae* n'apparaît que dans la sous-zone à Antecedens. Dans le Calvados, on connaît *T. (T.) helvetiae* dans les couches à oolites ferrugineuses, couronnant les falaises des Vaches noires, et datées des sous-zones à Bukowskii et Costicardia (zone à Cordatum).

Les collections du musée d'Oxford renferment un fragment de loge d'habitation (n° J1580) d'un individu de grande taille (150 à 160 mm de diamètre) dont la costulation rappelle fortement *T. (T.) helvetiae* ; il provient des Corallian beds, près d'Oxford et serait de la zone à Plicatilis.

Tornquistes (Tornquistes) helvetiae

(TORNQUIST, 1896)

morphe *kobyi*, microconque

(Pl. 2, fig. 1 ab, 2 ab ; pl. 7, fig. 1 ab ; pl. 8, fig. 2 ab ; text-fig. 2b)

SYNONYMIE

Vu 1896 -	*Macrocephalites kobyi* DE LORIOL, p. 20-22 ; pl. IV, fig. 1 ; pl. V, fig. 1.
1910 -	*Tornquistes kobyi* (DE LORIOL) : Lemoine,p. 22.
1912 -	*Pachyceras (Tornquistes) tornquisti* var. *kobyi* (DE LORIOL) : R. Douvillé, p. 52,pl. III, fig. 2.
1912 -	*Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (DE LORIOL) : R. Douvillé, p. 51 *pars* ; pl. III,fig. 13.
Vu 1938 -	*Tornquistes tornquisti* var. *kobyii* (DE LORIOL) : Poinsot, p. 30.
? 1940 -	*Pachyceras (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL) : Arkell, p. 215, text-fig. 75.
Vu 1956 -	*Pachyceras (Tornquistes) kobyii* (DE LORIOL) : Arkell, p. 275.
Vu 1966 -	*Pachyceras (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL) : Enay, p. 249 et 250.
Vu 1967 -	*Pachyceras (Tornquistes) kobyii* (DE LORIOL) : Cariou *& alii*, p. 639 et 643.
? 1973 -	*Pachyceras (Tornquistes)* grupo *kobyi* (DE LORIOL) : Sequeiros, p. 100-103, text-fig. 1 ; pl. I, fig. 1-4 ; pl. II, fig. 1-4 ; pl. IV, fig. 4-5 ; pl. V, fig. 1, 4-5.
? 1973 -	*Pachyceras (Tornquistes)* posible nov. sp. Sequeiros, p. 106-108 ; pl. IV, fig. 3 ; pl.VI, fig. 2.
? 1974 -	*Pachyceras (Tornquistes)* sp. grupo *P. kobyi* (DE LORIOL) : Sequeiros, p. 48-54, text-fig. II - 7 à 13, text-fig. II 24 à 26 ; pl. III, fig. 4 ; pl. IV, fig. 2-5.

? 1974 - *Pachyceras (Tornquistes)* posible nov. sp., Sequeiros, p. 59-60, text-fig. II, 2-1.

Vu 1977 - *Pachyceras (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL) : Bourseau, p. 84-85 ; pl. II, fig. 1 ac.

Vu 1977 - *Pachyceras (Tornquistes) helvetiae* (TORNQUIST), morfotipo *kobyi* : Rocha, p. 125 ; pl. 4, fig. 5-34.

REMARQUE CONCERNANT LE TYPE. Le créateur de l'espèce n'a pas désigné d'holotype ; nous proposons comme lectotype *Pachyceras (Tornquistes) kobyi* (DE LORIOL) = « *Macrocephalites* » *kobyi* DE LORIOL 1896, pl. IV, fig. 1. Liesberg, Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle (n° J22790), collection Koby.

DIAGNOSE

Coquille de taille moyenne à section peu renflée et tours ogivaux ; la hauteur est à peu près égale à l'épaisseur, l'ombilic est très ouvert chez l'adulte, assez fermé chez le jeune. L'ornementation est composée de côtes primaires épaisses, nombreuses et non tuberculées dans les tours internes ; vers la fin du phragmocône et surtout sur la loge d'habitation elles se renflent et simulent un faible tubercule ombilical allongé d'où partent de nombreuses côtes secondaires nettement proverses.

DESCRIPTION

Les phragmocônes présentent une ressemblance assez frappante avec ceux de *T. (T.) helvetiae* et de *T. (T.) romani* en ce qui concerne la forme générale : l'enroulement est très involute jusqu'à 75-80 mm de diamètre, où commence la loge d'habitation de l'adulte avec un déroulement très net. La section est nettement ogivale et il peut exister une grande variabilité dans l'épaisseur du tour.

Sur le phragmocône, des côtes épaisses et rigides traversent le bord ventral sans aucune modification ; les côtes primaires partent d'un rebord ombilical arrondi et lisse, sans présenter de tubercules et se bifurquent très rapidement au 1/3 du flanc. L'ornementation s'accentue environ 1/4 de tour avant la loge d'habitation : les côtes primaires s'épaississent jusqu'à former de faibles tubercules allongés suivant la côte primaire à partir du bord ombilical. Ils donnent naissance à deux ou trois côtes secondaires. Il existe en moyenne 6 à 8 côtes primaires par demi-tour. Au niveau de ce même point de division, une ou deux côtes s'intercalent de telle sorte qu'il existe une vingtaine de côtes secondaires par 1/2 tour. Elles sont légèrement inclinées vers l'avant à partir du milieu du flanc, formant ainsi un chevron sur le bord ventral. Cette ornementation est caractéristique du morphe *kobyi* et le distingue nettement du morphe *helvetiae* alors que les proportions des dimensions des coquilles restent les mêmes.

L'ombilic commence à s'ouvrir avant le début de la loge d'habitation. Celle-ci se déjette de plus en plus du tour précédent et sa section est beaucoup plus arrondie avec un enroulement nettement ellipticône. Elle occupe 2/3 de tour et l'individu adulte peut atteindre 150 à 180 mm de diamètre.

DIMENSIONS DE QUELQUES SPÉCIMENS :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Adulte n° MA 23	165,2	60,4	52,4	53,9	8	25	
I.S.T. Dijon	139,3	55,2	49,8	37,4	8	26	
Phragmocône n° MA 2	83,5	41,4	37,2	11,6	5	20	Bourgogne
I.S.T. Dijon	69,9	34,7	33,4	9,9	5	19	
Pragmocône n° 76072	100,2	50,7	45,7	12,5	7	20	
D.S.T. Lyon	80,3	49,9	40,1	7,6	7	20	Jura
	70,6	37,6	38,5	6,9	5	18	
Lectotype	136	56,2	54,7	40	5	19	Suisse
M.H.N.B. n° J 22790 pl. 7, fig. 1a-b	113,1	47,1	50	27,9	5	10	(Liesberg)

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Très voisin du morphe *helvetiae* par sa forme générale, le morphe *kobyi* s'en distingue surtout par la fin de son phragmocône et sa loge d'habitation, ses côtes secondaires épaisses et plus nombreuses se divisant haut sur les flancs et moins tranchantes, sa section légèrement plus épaisse.

R. Douvillé (1912, pl. III, fig. 13) attribue à *T. helvetiae* une forme provenant d'Etivey (Yonne) qui, par son ornementation plus dense et moins vigoureuse, nous semble plus proche du morphe *kobyi*. Cependant, il existe des intermédiaires entre ces deux morphes et certains individus sont difficiles à rattacher à l'un ou à l'autre. R. Douvillé considère comme variété de l'espèce *tornquisti* les exemplaires que De Loriol attribue à *kobyi*. Bien que, là aussi, des intermédiaires puissent être mis en évidence, les deux types morphologiques sont suffisamment nets pour être conservés séparés à partir de la section et de l'ornementation.

T. kobyi figuré par W.J. Arkell (1940, fig. 75) et provenant des environs d'Oxford (Angleterre), par sa section plus épaisse, son ornementation plus marquée et moins dense, serait un variant extrême tendant vers *T. (T.) tornquisti* (DE LORIOL) ou vers *T. (T.) oxfordiense* (TORNQUIST) ; il n'atteint pas toutefois la forme très surbaissée de la section de ces deux espèces.

L'exemplaire n° F 12519 du Sedgwick Museum à Cambridge est manifestement un *Tornquistes* dont les proportions et l'ornementation sont proches de *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi*. Cité ici en synonymie et déjà déterminé par W.J. Arkell, cet individu montre l'extension maximum vers le Sud (Tunisie) de ce genre d'ammonites.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

En Bourgogne (Etivey, Yonne), ce morphe est présent dans une oolite ferrugineuse datée du sommet de la sous-zone à Vertebrale (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis) ; dans la région dijonnaise sa position semble identique avec toujours cette possibilité d'une apparition dès la zone à Cordatum. Dans le Jura, il est cité dans la sous-zone à Antecedens alors que dans la Drôme il est dans la sous-zone à Vertebrale.

En Suisse (Liesberg), il peut être placé dans un intervalle de temps allant du sommet de la zone à Cordatum jusqu'à la base de la zone à Plicatilis.

En Angleterre, l'exemplaire d'Arkell de la Berkshire oolite près d'Oxford se place dans la sous-zone à Vertebrale et la base d'Antecedens (J.C. Cope *& alii* 1980).

Au Portugal (Algarve), *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi* se place dans la zone à Plicatilis.

Tornquistes (Tornquistes) multicostatum nov. sp.

morphe *multicostatum*

microconque

(Pl. 3, fig. 1 ab ; pl. 10, fig. 3 ; pl. 11, fig. 3 ; pl. 13, fig. 1 ab ; text-fig. 3 h)

HOLOTYPE :

La collection de l'I.S.T. Dijon possède tous les individus ayant servi à décrire cette espèce ; nous proposons comme type l'individu I.S.T. n° H.M. 5 adulte et complet provenant de l'oolite ferrugineuse oxfordienne de Bellevue (Haute-Marne).

DIAGNOSE

Coquille adulte pouvant atteindre un diamètre de 170 mm, caractérisée par une ornementation de côtes primaires grossières mais non tuberculées et de côtes secondaires fines et nombreuses légèrement proverses ; section moyennement comprimée, subogivale à arrondie ; ombilic moyen à large à rebord arrondi, s'ouvrant fortement chez l'adulte.

DESCRIPTION

Le phragmocône, à un diamètre de 50 à 70 mm, présente l'aspect très involute typique du genre *Tornquistes*. La section est sub-ogivale bien que la plus grande épaisseur, mesurée dans la région ombilicale, soit légèrement supérieure à la hauteur. Le bord ventral est arrondi. L'ombilic est étroit à moyen et le rebord ombilical lisse et arrondi. L'aspect des tours internes en-deçà de 60 à 70 mm est inconnu, mais il semble proche de celui de *T. helvetiae*. A 90-100 mm de diamètre, le phragmocône de *T. (T.) multicostatum* diffère uniquement de celui de *T. (T.) helvetiae* par la largeur de l'ombilic et par l'ornementation : les côtes primaires sont très bien marquées dès le rebord ombilical et au nombre de 9 par 1/2 tour. Elles ne forment pas un vrai tubercule mais donnent une impression de « pincement » très accentué. Ces côtes se divisent en 2 ou, plus souvent, 3 côtes très fines. Entre ces faisceaux de côtes secondaires issus des côtes primaires, il existe parfois une côte intercalaire portant ainsi à 30 ou 35 le nombre de côtes externes par demi-tour. Elles s'infléchissent assez nettement vers l'avant à partir du milieu du flanc, et franchissent la région ventrale sans la moindre modification.

La loge d'habitation occupe 1/2 à 2/3 de tour, elle présente un net déroulement. La même ornementation que sur le phragmocône, bien que plus accentuée, est présente : côtes primaires grossières et côtes secondaires fines et nombreuses.

DIMENSIONS DE QUELQUES INDIVIDUS

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Holotype	153,1	63,2	66,4	46,9	9	38	Bourgogne
HM5 Adulte	130,5	51,9	53,9	35,2	9	37	
I.S.T. Dijon							
HM4	119,1	45,5	49,3	35,8	9	31	
I.S.T. Dijon	106	44,2	46	25	10	31	
pl. 13, fig. 1a-b	95,9	39,5	40,4	18,4	10	29	

Tabl. 5 —

DISCUSSION ET POSITION STRATIGRAPHIQUE

Par son ornementation *(T.) multicostatum* diffère de toutes les autres espèces de *Tornquistes*. Par sa forme générale, il serait proche de *T. (T.) helvetiae* morphe *helvetiae*, mais celui-ci présente un bord ventral plus aigu. Il se rapproche aussi de *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi* par sa section tendant à s'arrondir, mais s'en éloigne par son ornementation et son ombilic large.

Une douzaine d'individus provenant essentiellement de l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale et zone à Cordatum, sous-zone à Bukowskii) du Nord de la Bourgogne (Etrochey, Châtillonnais ; région de Latrecey, Haute-Marne) ont été examinés. Ils sont provisoirement placés dans un taxon du rang espèce ; la découverte d'autres individus, hors de la Bourgogne permettra de confirmer cette place ou de rattacher *T. (T.) multicostatum* morphe *multicostatum* à *T. (T.) helvetiae* dont il ne constitue peut-être qu'un morphe à côtes nombreuses et grand ombilic.

Parmi les formes déjà connues, seul « *Pachyceras* » *leckenbyi* ARKELL, 1946 (Sedgwick Museum n° J5567) s'en rapproche quelque peu par la forme de sa section et la largeur de l'ombilic. Il s'en éloigne toutefois par son ornementation moins dense et plus vigoureuse. Il faut remarquer ici que *P. leckenbyi* doit être rangé dans le genre *Tornquistes*, il en constitue alors le représentant certain le plus âgé puisqu'il provient des « Lower Calcareous Grit » de Scarborough, datés de la base de la zone à Cordatum (J.C. Cope *& alii*, 1980).

Tornquistes (Tornquistes) multicostatum nov. sp.
morphe *nodosum*
microconque
(Pl. 6, fig. 2 ab ; text-fig. 2 f)

HOLOTYPE

Individu n° MA 23, coll. Marion, I.S.T. Dijon. Niveau à oolites ferrugineuses (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) de Daix, près de Dijon.

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Holotype	173,3	62	52,7	57,3	8	27	Daix
MA 23 adulte	146,7	55,3	46	44	7	29	(Côte-d'Or)
I.S.T. Dijon							
pl. 6, fig. 2a-b							

Tabl. 6 —

DIAGNOSE

Coquille adulte atteignant 150 mm de diamètre ; ombilic large, section sub-ogivale sur le phragmocône, devenant arrondie sur la loge d'habitation. Ornementation de côtes nombreuses ; les côtes primaires possèdent un tubercule assez net, près du bord ombilical, à partir duquel prennent naissance deux à trois côtes secondaires proverses.

DESCRIPTION ET DISCUSSIONS :

Ce morphe n'est représenté pour l'instant qu'en

Bourgogne par une demi-douzaine d'individus. La section des tours plus ogivale et la présence de tubercules ombilicaux le séparent du morphe *multicostatum*, mais il présente tous les autres caractères de l'espèce : ombilic large, côtes nombreuses et proverses. Comme pour *T. (T.) helvetiae* morphe *helvetiae* et *T. (T.) helvetiae* morphe *kobyi*, nous avons séparé deux morphes suivant la présence ou l'absence de tubercules.

Ici encore les différences morphologiques avec d'autres espèces telle que *T. T. helvetiae* sont très faibles, mais compte-tenu des imprécisions stratigraphiques et de la rareté des spécimens, nous préférons les décrire séparément. Rien n'empêchera dans l'avenir de réunir ces diverses « espèces » et « morphes » s'il est prouvé qu'il y a variation continue et qu'il s'agit uniquement de variants.

POSITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Niveaux à oolites ferrugineuses de l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) des environs de Dijon : Talant, Daix, Hauteville.

Sous-genre **PACHYTORNQUISTES** nov. subgen.

ESPÈCE-TYPE : *Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti* = « *Macrocephalites tornquisti* » DE LORIOL, 1896, p. 22 ; pl. II, fig. 2 ; pl. III, fig. 1-2.

DIAGNOSE

Coquille de taille moyenne (microconque de 120 à 150 mm) à grande (macroconque de 300 à 350 mm) à enroulement très involute. Bord ventral arrondi ou légèrement marqué, en continuité avec les flancs bombés et le mur ombilical, séparé des flancs par un rebord lui-même très arrondi. Section toujours moyennement à fortement déprimée et large. Ombilic étroit et profond tendant à s'ouvrir à la fin de la loge d'habitation. Ornementation de côtes moyennes à fortes, droites, pouvant prendre un tubercule près du rebord ombilical. Ornementation persistante sur la moitié externe des flancs et la loge d'habitation des formes microconques, évanescente à partir du bord ombilical chez les formes macroconques.

Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense
(TORNQUIST, 1894)
microconque
(Pl. 1, fig. 2 ab ; pl. 10, fig. 1, 4 ; pl. 11, fig. 1 a,b ; pl. 12, fig. 2-3 ; text-fig. 2i, 3g)

SYNONYMIE

1894 - *Macrocephalites oxfordiensis* TORNQUIST, p. 20-25 ; pl. II, fig. 1 a-c.

1910 - *Tornquistes oxfordiensis* (TORNQUIST) Lemoine, p. 22.

1912 - *Pachyceras (? Tornquistes) oxfordiense* (TORNQUIST) : R. Douvillé, p. 53-54.

*Vu*1919 - *Pachyceras (Tornquistes) tornquisti* var. *kobyi* (DE LORIOL) : Petitclerc, p. 9, pl. II.

? 1973 - *Pachyceras (Tornquistes)* grupo *kobyi* (DE LORIOL) *pars.* sous-groupe 3 : Sequeiros, p. 100 ; pl. II, fig. 1 ; pl. 5, fig. 5.

? 1974 - *Pachyceras (Tornquistes)* sp. grupo *P. kobyi* (DE LORIOL) *pars.* sous-groupe 3 Sequeiros, p. 52 ; pl. IV, fig. 4.

*Vu*1977 - *Pachyceras (Tornquistes)* aff. *oxfordiense* (TORNQUIST) : Bourseau, p. 82-83 ; pl. 10, fig. 1 a-b.

REMARQUE CONCERNANT LE NÉOTYPE

L'holotype étant perdu, nous proposons comme néotype un individu (n° L1) provenant des terrains à chailles de Liesberg, conservé à l'école de Porrentruy et figuré ici pl. 11, fig. 1 ab.

DIAGNOSE ÉMENDÉE

Coquille de taille moyenne (130 à 160 mm) à section déprimée et ornementation de côtes nombreuses et légèrement proverses, non tuberculées, évanescentes sur la moitié ombilicale des flancs. Le phragmocône a une section nettement arrondie sur le ventre et des flancs bombés, l'ombilic est étroit et profond avec un rebord net mais arrondi. La loge d'habitation conserve une région ventrale arrondie, mais se comprime légèrement et se déjette nettement de la spirale ; l'ornementation y est encore plus douce et plus atténuée, voire inexistante.

DESCRIPTION

T. (P.) oxfordiense présente une section d'épaisseur importante et une ornementation très simplifiée et atténuée. L'adulte peut atteindre de 170 à 180 mm de diamètre. Sur le phragmocône les côtes sont droites et, à leur naissance, il n'y a aucune trace de tubercule. Elles se bifurquent rapidement et des côtes intercalaires descendant très bas sur les flancs prennent naissance à ce niveau ; toutes légèrement proverses, elles traversent le bord ventral arrondi. L'enroulement est

très involute dans les tours internes, et le déroulement ne débute qu'avec la loge d'habitation : une nette diminution de la hauteur et un resserrement du tour sont visibles. La loge présente la même ornementation que le phragmocône, les côtes s'épaississent mais restent simples et atténuées, elles vont même parfois jusqu'à disparaître totalement comme chez *T. (T.) romani*. Une certaine variabilité peut s'observer dans l'épaisseur des tours ; le lectotype est un variant assez déprimé, mais d'autres exemplaires peuvent être nettement plus comprimés (pl. 1, fig. 2 ab, ou pl. 10, fig. 1 et pl. 12, fig. 3).

DIMENSIONS DE QUELQUES SPÉCIMENS

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
L1 E.C. Porrentruy	132,5	57,5	59,9	28,9	6	21	Liesberg
Adulte ; Néotype pl. 11, fig. 1a-b	111,4	53,4	60,3	19,8	6	21	
n° 77172	145,7	54,6	57,2	40,5	7	22	Montagnieu
D.S.T. Lyon adulte	123,4	56,1	56,3	25,9	7	20	(Ain)
n° 76071	107,4	45,4	50	28,5	7	20	St-Hilaire de
D.S.T. Lyon	83,3	39,9	46,5	17,9	6	19	Bens (Isère)
J3	92,4	40,2	43	18,3	6	21	Ornans
I.S.T. Dijon	81,1	37,7	42,2	15	7	22	(Jura)
MA 3A	110,6	53,8	54	16,8	7	20	Talant
I.S.T. Dijon	90,5	45,6	50,3	12,9	7	22	(Côte-d'Or)

Tabl. 7 —

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Par la forme de sa section et son ornementation *T. (P.) oxfordiense* diffère nettement de *P. (T.) helvetiae* morphes *helvetiae* et *kobyi* : sa spire est en effet toujours nettement plus déprimée et à contour rarement ogival (sauf vers la fin de la loge d'habitation où un léger pincement ventral peut exister). Son ornementation est nettement plus discrète ; elle ne présente jamais de tubercules ombilicaux et tend à disparaître très tôt dans la moitié ombilicale des flancs.

P. De Loriol (1896, pl. VI, fig. 1) figure lors de la description de son espèce « *liesbergensis* », un individu qui en diffère par sa section, son ombilic plus ouvert et son ornementation : celui-ci nous semble être plus proche de *T. (P.) oxfordiense*.

P. Petitclerc (1918, p. 9, pl. II) rapporte à *T. tornquisti* variété *kobyi* un individu ne s'identifiant pas totalement à *T. kobyi* ou à *T. tornquisti*, mais qui nous semble plus proche de *T. (P.) oxfordiense* par son épaisseur et son ornementation simple.

L. Sequeiros (1974, p. 52) parle de *Tornquistes* sp. groupe *kobyi* et sous-groupe 3 pour des individus semblables à ceux dont il est question ici et intermédiaires pour l'épaisseur entre *T. kobyi* et *T. liesbergense* ; compte-tenu d'une ornementation comparable du phragmocône nous les rapportons avec doute à *T. (P.) oxfordiense*, si ce n'est même au genre *Tornquistes*.

SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

Dans les environs de Dijon, quelques exemplaires proviennent des niveaux à oolites ferrugineuses de l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) ; dans l'Yonne un exemplaire a été trouvé (cf. pl. 10, fig. 1 et pl. 12, fig. 3) dans la base des calcaires argileux à spongiaires de la zone à Plicatilis (sous-zone à Antecedens), près d'Arcy-sur-Cure. Dans le Jura méridional (Ain, Isère), dans la Drôme, lePoitou et en Suisse (Liesberg), cette espèce est bien cantonnée dans des couches de même âge. Sa position stratigraphique est identique dans le Gard (coll. Collot, I.S.T. Dijon) et le Jura septentrional (coll. Petitclerc, Sorbonne).

Les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon renferment un exemplaire provenant des calcaires oxfordiens supérieurs de la région de Palerme (Sicile). Comme pour *T. (T.) romani* cité plus haut, cet individu qui est manifestement un *Tornquistes* à section d'épaisseur moyenne, prouve l'extension méridionale du genre même si sa position stratigraphique est incertaine.

Tornquistes (Pachytornquistes) sp. cf. **oxfordiense**
macroconque
(Pl. 4, fig. 2 ab.)

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Individu unique, collection de l'Institut des Sciences

de la Terre de l'Université de Dijon (MA 1a), oolite ferrugineuse oxfordienne de Marsannay-le-Bois (Côte-d'Or), zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale.

DESCRIPTION

Coquille de grande taille, très involute, montrant à son plus grand diamètre, une section subogivale très arrondie sur le bord ventral et une ornementation simple et atténuée. Il s'agit d'un phragmocône entièrement cloisonné jusqu'à 134 mm de diamètre. L'ombilic est étroit et profond. Les côtes primaires sont simples, très espacées, peu marquées sur le bord ombilical ; sur la partie la plus jeune du phragmocône, les côtes secondaires et intercalaires s'infléchissent faiblement vers l'arrière, puis deviennent proverses, formant une sorte de chevron très atténué sur le bord ventral. La suture montre des éléments dont la taille décroit régulièrement du bord ventral au bord ombilical. Celle-ci est très semblable à ce qu'on observe chez l'ensemble des Pachyceratidés.

DIMENSIONS DU TYPE :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
MA 1a Holotype	134,3	58,7	57	22,2	8	22	Marsannay-le-Bois
I.S.T. Dijon	109,6	57,7	56,5	18	8	25	(Côte-d'Or)
pl. 4, fig. 2a-b							

Tabl. 8 —

DISCUSSION

Le phragmocône ne dépassant jamais un diamètre de 70-80 mm chez tous les *Tornquistes* décrits comme formes microconques, cet individu est vraisemblablement une forme macroconque. Sa section assez ogivale tend à le rapprocher de *T. (T.) helvetiae* ou de *T. (P.) oxfordiense.*

L'aspect adouci des côtes externes sur le bord ombilical et leur nombre assez élevé ainsi que la hauteur du tour sensiblement identique à l'épaisseur rapprochent plutôt cet individu de *T. (P.) oxfordiense* dont nous en faisons provisoirement l'équivalent macroconque.

Cet individu ne peut pas être confondu avec les formes macroconques des Cardioceratidés tels que *Cardioceras* et *Pachycardioceras*. La forme de la section ne montre jamais de pincement ventral et la costulation est très différente. Quant à la ligne de suture elle est beaucoup moins profondément découpée.

Tornquistes (Pachytornquistes) liesbergense
(DE LORIOL, 1896)
microconque
(Pl. 6, fig. 1 ; text-fig. 2 e,g)

SYNONYMIE

Vu 1896 - *Macrocephalites liesbergensis* DE LORIOL, p. 22-23 *pars* ; pl. V, fig. 2 ; pl. VI, fig.1-1a

Vu 1966 - *Pachyceras (Tornquistes) liesbergensis* (DE LORIOL) : Enay, p. 249 et 250.

Vu 1967 - *Pachyceras (Tornquistes) liesbergensis* (DE LORIOL) : Cariou *& alii*, p. 643.

? 1973 - *Pachyceras (Tornquistes) liesbergensis* (DE LORIOL : Sequeiros, p. 105 ; pl. III, fig. 4 ; pl. VI, fig. 3.

? 1974 - *Pachyceras (Tornquistes) liesbergensis* (DE LORIOL) : Sequeiros, p. 58-59 ; text-fig. II, 18, 24 à 26 ; pl. V, fig. 3.

TYPE. L'auteur n'a pas désigné d'holotype, nous proposons comme lectotype *Tornquistes (Pachytornquistes) liesbergense* = « *Macrocephalites* » *liesbergensis* DE LORIOL, 1896, p. 22 ; pl. V, fig. 2, M.H.N. de Bâle n° J22792.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : Coquille globuleuse, de taille moyenne, très renflée, à tours très embrassants à bord ventral et flancs nettement arrondis ; ombilic profond et étroit à bord arrondi ; ornementation constituée de côtes droites ne montrant ni inflexion vers l'avant, ni tubercules, persistantes jusque sur la loge d'habitation.

DESCRIPTION : La coquille est assez renflée, mais moins que chez *T. (P.) tornquisti* décrit ci-après ; les tours sont très embrassants, un peu aplatis sur les flancs de la loge d'habitation, arrondis sur le bord ventral. L'ombilic, profond et étroit, est légèrement élargi dans le dernier tour qui se déjette de la spirale. Les côtes primaires sont droites et partent du pourtour de l'ombilic (environ 7 par demi-tour) ; elles se bifurquent rapidement au 1/3 ou au 1/4 de la hauteur du tour et traversent le bord ventral sans s'infléchir. Cette ornementation persiste sur la loge d'habitation et il n'existe aucune trace de tubercule sur le bord ombilical.

N'ayant consulté, en plus de l'holotype, qu'un moulage et deux spécimens en mauvais état, nous n'avons pu relever la ligne de suture. P. De Loriol en a donné une description et un dessin très satisfaisants (pl. VI, fig. 1 a). Elle semble identique par ses éléments subégaux et assez découpés à celle observée chez d'autres *Tornquistes*.

DIMENSIONS DE QUELQUES SPÉCIMENS :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
n° 11627	117,2	55	55	26,6	7	20	France
D.S.T. Lyon Adulte	103,7	52,1	51	20,9	7	20	(isère)
Holotype n° J 22792	126,1	62,4	60,6	21,7	7	19	Suisse
M.H.N.B. - Adulte pl. 6, fig. 1a-b	99,6	50,3	56,9	15,9	6	16	(Liesberg)

Tabl. 9 —

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

L'espèce créée par P. De Loriol a été conservée ici pour un petit nombre d'individus correspondant exactement à la figuration qu'il en donne (pl. V, fig. 2) ; en fait ils sont intermédiaires entre *T. (P.) oxfordiense* et *T. (P.) tornquisti*.

T. (P.) liesbergense en diffère par ses tours de spires moins renflés et parfois faiblement aplatis sur les flancs, son ombilic à peine plus ouvert et moins profond, mais s'en rapproche par son ornementation de côtes droites sans tubercules. La loge d'habitation de *T. (P.) liesbergense* ne présente pas le resserrement caractéristique observé chez *T. (P.) oxfordiense*. Il faut souligner que pour les trois espèces dont il est question ici, les petits phragmocônes sont souvent très difficiles à séparer sur le seul critère de la section ; l'ornementation légèrement différente reste le meilleur critère de distinction.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

Connue uniquement dans le Jura Suisse et le Jura méridional français, cette espèce est localisée dans la zone à Plicatilis, sous-zone à Antecedens.

Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti
(DE LORIOL, 1896) morphe *tornquisti*
microconque
(Pl. 1, fig. 3 ; pl. 5, fig. 1, 2 a-b ; pl. 13, fig. 2 ; text-fig. 2 k, 3 c)

SYNONYMIE

Vu 1896 - *Macrocephalites tornquisti* DE LORIOL, p. 22 ; pl. II, fig. 2 ; pl. III, fig. 1-2.

1910 - *Tornquistes tornquisti* (DE LORIOL) : Lemoine, p. 22.

non 1912 - *Pachyceras (Tornquistes) tornquisti* var. *kobyi* (DE LORIOL) : Douvillé, p. 52-53 ; pl. III, fig. 2.

non 1919 - *Pachyceras (Tornquistes) tornquisti* var. *kobyi* DE LORIOL : Petitclerc, p. 9 ; pl. II.

1979 - *Pachyceras (Tornquistes)* cf. *tornquisti* (DE LORIOL) : Bourseau, Charvet, Enay, p. 127.

HOLOTYPE

Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti (DE LORIOL) = « *Macrocephalites* » *tornquisti*, pl. II, fig. 2 ; pl. III, fig. 1,2. Collections de l'École Cantonale de Porrentruy (Suisse).

DIAGNOSE

Coquille de taille moyenne à section épaisse, renflée, à tours très embrassants ; ombilic étroit et profond ; côtes régulières, épaisses et droites sur les flancs, sans tubercules, persistantes sur la moitié ombilicale des flancs et la loge d'habitation.

DESCRIPTION

T. (P.) tornquisti morphe *tornquisti* est caractérisé par un aspect très globuleux : les tours sont épais et renflés, très embrassants. Le bord ombilical est très arrondi et l'ombilic profond. Les côtes primaires sont au nombre de 7 par demi-tour. Elles débutent sur le pourtour de l'ombilic sans renflement sensible ; la plupart se bifurquent rapidement et il s'y ajoute des côtes intercalaires. On compte 15 à 20 côtes externes par demi-tour ; elles franchissent la région ventrale en s'infléchissant légèrement vers l'avant.

Tous les individus observés sont des phragmocônes avec loge d'habitation incomplète. La fin de la loge d'habitation est inconnue, mais on peut estimer que l'adulte atteint 170 mm de diamètre.

DIMENSIONS DE QUELQUES SPÉCIMENS :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
Holotype	103,6	51,6	64,2	15,1	8	16	Liesberg
E.C. de Porrentruy	86,3	41,5	59,4	11,2	8	17	(Suisse)
pl. 1, fig. 3 ; pl. 10, fig. 2							
MA IB	60	29,6	41,2	10,2	7	19	Talant
I.S.T. Dijon	48,5	22,7	34,7	9	7	17	(Côte-d'Or)
pl. 5, fig. 2a-b							

Tabl. 10 —

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

T. (P.) tornquisti morphe *tornquisti* est voisin de *T. (P.) oxfordiense* (TORNQUIST), mais s'en distingue par des tours de spires plus serrés, des côtes massives et rigides et un ombilic encore plus étroit. Par son aspect globuleux et cette ornementation, *T. (P.) tornquisti* morphe *tornquisti* se distingue facilement de toutes les autres espèces de *Tornquistes*.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

En Bourgogne, *P. (T.) tornquisti* se rencontre dans les niveaux à oolites ferrugineuses de l'Oxfordien moyen (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) ; en Suisse (Liesberg), il semble être du même âge.

Sa découverte récente en Yougoslavie montre l'extension du genre vers le Sud-Est de l'Europe (J.P. Bourseau, J. Charvet & R. Enay, 1979) et confirme sa position dans la zone à Plicatilis.

Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti
(DE LORIOL, 1896) morphe *tornquisti*
macroconque
(Pl. 8, fig. 1 ; pl. 9, fig. 3 ; text-fig. 3a)

HOLOTYPE

Les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon renferment 2 exemplaires de grande taille dimorphes de *T. (P.) tornquisti* morphe *tornquisti* microconque : nous proposons de prendre comme holotype celui figuré ici et provenant de l'oolite ferrugineuse oxfordienne (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) de Marsannay-le-Bois, Côte-d'Or.

DIAGNOSE

Coquille dont la taille adulte dépasse nettement 300 mm, à section épaisse arrondie au niveau des tours internes, puis légèrement pincée ventralement, avant la loge d'habitation et à nouveau ronde sur celle-ci ; l'ornementation est composée de côtes simples, droites et massives, sans tubercules, disparaissant totalement sur la loge d'habitation qui présente un net déroulement .

DESCRIPTION

Ce morphe n'est connu que par deux individus : le premier est un phragmocône d'une taille de 177 mm, il provient de l'oolite ferrugineuse d'Etrochey, Côte-d'Or (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) ; le second, pris ici comme holotype, d'un diamètre de 284 mm, montre sur 1/2 tour le début de la loge d'habitation, celle-ci s'étendait certainement encore sur 1/4 de tour. L'enroulement est très involute, les tours internes présentent une section très surbaissée et épaisse identique à celle observée chez *T. (P.) tornquisti* morphe *tornquisti* microconque jusqu'à 80 mm de diamètre. Puis un faible pincement sur le bord ventral s'amorce pour persister jusque vers 180 mm de diamètre environ. Au-delà, la section s'arrondit à nouveau peu avant le début de la loge d'habitation qui montre d'une part un déroulement et d'autre part une diminution de la hauteur et de l'épaisseur du tour. Adulte et presque complet, cet individu devait atteindre une taille de 350 mm. L'ombilic étroit et profond dans les tours internes s'élargit au début de la loge d'habitation ; l'ornementation visible sur le phragmocône est composée de côtes primaires simples, se divisant rapidement ; elles sont droites jusqu'au milieu du flanc puis s'infléchissent légèrement vers l'avant. Il n'existe aucune trace de tubercule sur le bord ombilical qui est lisse et arrondi. Cette ornementation s'atténue au cours de la croissance pour disparaître sur la loge d'habitation. La portion de ligne de suture visible est identique à celle décrite plus haut pour les autres espèces.

DIMENSIONS DES DEUX SPÉCIMENS DÉCRITS :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
XVIA Holotype	263,7	121,8	106,6	56,8	0	0	Marsannay-le-Bois (Côte-d'Or)
I.S.T. Dijon	242,5	110,5	118,2	48,9	5	17	
pl. 8, fig. 1							
MA 4A	176,8	94,2	89,1	24,7	7	22	
I.S.T. Dijon	140,1	71,4	81,7	23,1	7	20	

Tabl. 11 —

DISCUSSION

Comme les précédentes, cette forme macroconque du genre *Tornquistes* était jusqu'à présent inconnue et nous la décrivons ici pour la première fois. Par sa section épaisse et son ornementation simple, il semble bien que nous soyons en présence du dimorphe macroconque de *T. (P.) tornquisti* morphe *tornquisti* dont il est contemporain (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale). Actuellement cette forme macroconque n'est connue qu'en Bourgogne. Toutefois (renseignements inédits communiqués par R. Gygi & D. Marchand) il semble que « *Herznachites helveticus* » JEANNET, 1951, qui est un *Tornquistes*, puisse être rapproché de cette forme.

Comme pour le morphe macroconque de *T. (P.) oxfordiense* décrit plus haut, il est impossible de rattacher ces individus aux Cardioceratidés macroconques dont ils diffèrent par de nombreux caractères : section des tours et aspect du bord ventral, morphologie de l'ombilic, ornementation et ligne de suture.

Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti
(DE LORIOL, 1896) morphe *tuberculatum*
microconque
(Pl. 5, fig. 3)

TYPE

L'individu (n° XIIB) ayant servi à définir ce morphe appartient à la collection de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon et provient d'Etrochey en Côte-d'Or (Oxfordien moyen, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale).

DIAGNOSE

Coquille de taille moyenne à section épaisse dont la région ventrale présente un assez net pincement ; ornementation de côtes rigides, persistantes sur la loge d'habitation portant de légers tubercules vers la fin du phragmocône.

DESCRIPTION

L'individu adulte atteint une taille de 110 mm et la loge d'habitation occupe 3/4 de tour. Comme dans toutes les formes précédentes, l'enroulement est très involute et le dernier tour se déjette nettement des autres. L'ombilic étroit et profond présente un rebord ombilical vertical et lisse. Les côtes primaires prennent naissance à partir de tubercules peu marqués et se bifurquent rapidement. De plus, il existe des côtes intercalaires. Toutes ces côtes sont droites et franchissent le bord ventral sans modification. Celui-ci, par son aspect légèrement pincé, distingue ce morphe de tous les autres, bien que la section reste très déprimée. L'épaisseur du tour diminue considérablement du bord ombilical au bord ventral. Le flanc forme un angle d'environ 45° avec le plan de symétrie de l'animal et la section observée a un aspect « en toit ». Si l'adulte présente cette morphologie ventrale si caractéristique les phragmocônes sont difficiles à reconnaître de ceux des autres, car l'épaisseur et la valeur du pincement sont parfois très variables.

DIMENSIONS DU TYPE :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
n° XIIB Adulte	109,7	50,1	64,6	27,1	6	18	Bourgogne
I.S.T. Dijon	96,8	50,2	61,3	15,5	5	16	
pl. 5, fig. 3							

Tabl. 12 —

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

T. tornquisti morphe *tuberculatum* n'a encore jamais été décrit, ni figuré. Pour simplifier la nomenclature et ne pas créer un nouveau taxon, nous l'avons considéré comme un simple morphe de *T. (P.) tornquisti* (ce procédé a déjà été utilisé ici pour séparer les morphes *helvetiae* et *kobyi*). Il s'en rapproche par sa grande épaisseur du tour, ses côtes droites, son ombilic peu ouvert et son enroulement très involute. Le caractère de distinction entre les deux morphes *tornquisti* et *tuberculatum* est le pincement du bord ventral, marqué dès les tours internes et s'accusant de plus en plus chez l'adulte de *tuberculatum*, ainsi que l'apparition des tubercules ombilicaux (une telle distinction morphologique, pincement ventral et tubercules ombilicaux, a pu s'observer chez les morphes *helvetiae* et *kobyi*).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

Présent en France (Bourgogne et Poitou) et en Suisse (Herznach), 33 individus ont été attribués à ce morphe. En Bourgogne, il existe dans la zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale ; en Poitou, il occupe le même niveau mais semble déborder sur la sous-zone à Antecedens.

Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti
(DE LORIOL, 1896) morphe *tuberculatum*
macroconque
(Pl. 7, fig. 3 ; pl. 9, fig. 2 ; text-fig. 2 h, 3 c)

TYPE

Le seul exemplaire connu et figuré ici provient de l'oolite ferrugineuse de Bourgogne (Talant, près de Dijon ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) et appartient à la collection de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon.

DIAGNOSE

Coquille de grande taille connue par un phragmocône d'épaisseur forte, à bord ventral pincé et côtes droites assez marquées formant des tubercules sur le bord ombilical.

DESCRIPTION

Nous ne connaissons qu'un seul individu en mauvais état (une face est érodée) mais montrant une section épaisse et fortement pincée sur le bord ventral. L'aspect des tours internes ainsi que celui de la loge d'habitation sont inconnus. Il s'agit d'un phragmocône de 310 mm de diamètre montrant une cloison de type *Tornquistes* (text-fig. 3e), mais dont la section et l'ornementation ne correspondent à aucune forme déjà décrite. Les côtes primaires au nombre de 5 par demi-tour forment un véritable tubercule sur le bord ombilical, ces côtes se divisent rapidement au 1/4 du flanc en une vingtaine de côtes secondaires ; elles s'infléchissent vers l'avant et donnent un léger aspect de chevron sur le bord ventral. L'ombilic, large et assez profond, montre un rebord vertical. Les sutures très rapprochées et l'ouverture de l'ombilic annoncent le début de la loge d'habitation à partir de 180-190 mm ; l'adulte complet dépassait certainement 300 mm.

DIMENSIONS DU TYPE :

	D	H	E	O	N/2	n/2	Provenance
MA 3A	170	85,2	100	37,2	5	20	Talant
I.S.T. Dijon pl. 7, fig. 3	141,4	66	84	32,6	5	20	(Côte-d'Or)

Tabl. 13 —

DISCUSSION

La section épaisse et pincée, la présence de tubercules rapprochent cet individu qui est manifestement une forme macroconque de *T. (P.) tornquisti* morphe *tuberculatum*. Il ne s'apparente à aucune autre forme déjà décrite et c'est pourquoi, bien qu'il soit unique, nous suggérons d'en faire la forme macroconque du morphe *tuberculatum*. Comme lui, il est du même âge (zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale) et a été trouvé dans une localité où son microconque est présent. Nous retrouvons chez le macroconque la même association de caractères, c'est-à-dire apparition de tubercules ombilicaux et pincement du bord ventral.

V — CONCLUSIONS

1 - DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE

Dans l'état actuel de nos connaissances, *Tornquistes* n'est vraiment connu en abondance et avec certitude qu'à la base de l'Oxfordien moyen : zone à Plicatilis, sous-zones à Vertebrale et Antecedens. Les espèces décrites semblent plus diversifiées et mieux représentées dans la sous-zone à Vertebrale (*T. romani, T. helvetiae, T. kobyi, T. multicostatum, P. oxfordiense, P. tornquisti*) que dans la sous-zone à Antecedens (*T. romani, P. oxfordiense, P. liesbergense*). Aucun représentant du genre n'a été signalé dans la zone à Transversarium.

Tornquistes existe aussi dans le sommet de l'Oxfordien inférieur (zone à Cordatum, sous-zone à Bukowskii et Costicardia), mais nous n'en avons pas encore la quasi certitude. Ceci est dû en partie aux conditions de gisement de certains niveaux fossilifères tels que l'oolite ferrugineuse de Bourgogne qui, bien que datée dans son ensemble de la zone à Plicatilis, montre très souvent à sa base des formes de la zone à Cordatum (sous-zones à Bukowskii et Costicardia). Un tel doute sur l'âge exact des formes récoltées anciennement persiste par exemple pour les formes helvétiques. Deux exemplaires anciens pourtant semblent appartenir sans discussion à cette zone, c'est d'une part *T. leckenkyii* décrit par W.J. Arkell (1946, p. 298 ; pl. LXVII, fig. 2 ab ; pl. LXVIII, fig. 13) des « Lower Calcareous Grit » de Scarborough, et d'autre part *T. helvetiae* cité plus haut dans les couches à oolites ferrugineuses des falaises des Vaches Noires en Normandie. Il faut aussi citer « *P. lalandeanum* » et « *P.* sp. A » figurés par L. Malinowska dans l'Oxfordien inférieur de la région de Czestochowa (coupe de Jasna Gora). Dans cette région, la zone à Cordatum est représentée par de minces niveaux stromatolithiques où les ammonites sont mal conservées et la zone à Lamberti est absente ou très mal individualisée ; il semble bien que ces deux ammonites (1963, pl. XXXI, fig. 146 et 146) puissent être rapportées à *Tornquistes romani* avec toutefois un certain doute. Quant à *Pachyceras bukowskii* ROZYCKI, 1953 (= *Macrocephalites* f. indet. Bukowski, 1887, p. 127 ; pl. 26, fig. 16) et *Pachyceras insociale* (BUKOWSKI) (= « *Sphaeroceras* » *insociale* BUKOWSKI, 1887, p. 125 ; pl. 26, fig. 14), il ne peut s'agir de *Pachyceratidae* mais de formes de position systématique incertaine comparables respectivement à « *Macrocephalites greppini* » DE LORIOL (1900, p. 57 ; pl. IV, fig. 17-18 ; *non M. greppini* DE LORIOL, 1898, p. 71 ; pl. V, fig. 15 = *Quenstedtoceras* sp.) et à « *Sphaeroceras* » *chapuisi* DE LORIOL (1900, p. 59 ; pl. IV, fig. 19, 19a, 20).

La zone à Mariae est totalement dépourvue de *Pachyceratidae* alors que ces derniers ont été abondants dans tout le Callovien moyen et supérieur sans interruption, depuis la zone à Coronatum jusqu'à la zone à Lamberti, tant en Europe occidentale qu'au Moyen Orient et en Afrique du Nord (A. Gill, J. Thierry & H. Tintant, travail en cours). Aucune réponse satisfaisante n'est encore possible. On pourrait avancer que la zone à Mariae est souvent absente, mais si tel est fréquemment le cas, quand elle existe bien développée en Normandie, dans la Sarthe, le Berry, et le Jura, plus réduite en Poitou, dans les Ardennes et le Var, aucun *Pachyceratidae* indiscutable n'y a été signalé. Nous sommes pourtant au beau milieu de leur aire de dispersion géographique au Callovien supérieur et à l'Oxfordien moyen. L'exemple le plus frappant est celui de la Normandie où, très abondants dans la zone à Lamberti, ils ne réapparaissent que timidement dans la zone à Cordatum. On aurait pu voir un *Pachyceratidae* dans « *Macrocephalites* » *greppini* DE LORIOL, cité plus haut ; mais les figurations de cet auteur ne sont pas satisfaisantes et le matériel de petites ammonites pyriteuses des « Marnes à *Creniceras renggeri* » du Jura, trop incomplet pour statuer définitivement.

Il reste à se demander si, à la base de l'Oxfordien inférieur, les *Pachyceratidae* n'ont pas été se réfugier dans une autre région du globe (Mésogée ? ou Téthys ?) parce qu'ils ne disposaient pas en Europe Occidentale des milieux propres à leur développement. A cette époque jusqu'ici réputée calme, n'oublions pas que les plates-formes carbonatées ouest-européennes sont soumises à de grandes modifications (mouvements tectoniques ? transgressions ?) qui modifient profondément la distribution des systèmes sédimentaires, la bathymétrie et bien d'autres éléments influant sur la prolifération et la distribution des faunes d'ammonites.

2 - LA SYSTÉMATIQUE DU GENRE *TORNQUISTES*

Dans l'optique choisie ici, le genre *Tornquistes* a été séparé en deux sous-genres et six espèces ; celles-ci sont à leur tour subdivisées en morphes microconques ou macroconques et en morphes tuberculés ou non tuberculés. Au total ce découpage aboutit à une douzaine de groupes morphologiques. Ceci est très satisfaisant d'un point de vue purement descriptif puisque

rien n'est perdu de l'ensemble de l'information morphologique. Mais d'un point de vue strictement biologique ceci n'est-il pas criticable ? N'est-on pas en droit de penser que les « espèces » morphologiques décrites comme telles ici n'ont pas de réalité biologique ?

Si nous nous référons uniquement aux caractères morphologiques, il est souvent très difficile de placer un individu dans l'un ou l'autre des groupes établis. Cette proximité des groupes morphologiques était nettement soulignée par les résultats du calcul des distances généralisées (cf. ci-dessus paragraphe III et fig. 1) ; elle est encore plus nette avec l'analyse factorielle en composantes principales (fig. 4). On y retrouve très clairement les regroupements *romani - helvetiae* d'une part, *oxfordiense - liesbergense* et *tornquisti* d'autre part ; ces deux ensembles sont d'autre part fortement chevauchants. Seul *multicostatum* est plus nettement séparé.

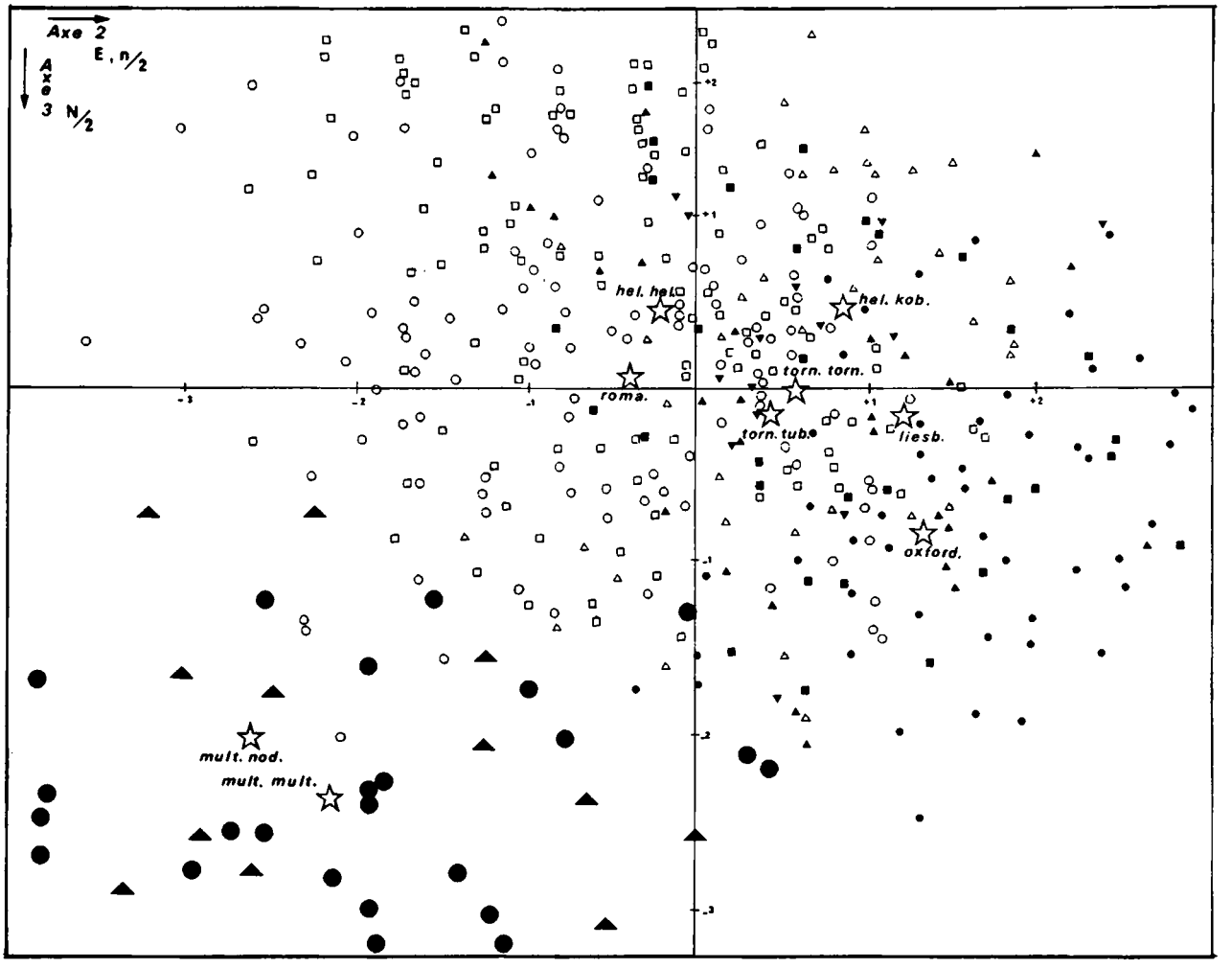


Fig. 4 — **Analyse en composantes principales.** Projection sur les deuxième et troisième axes des points individus de l'ensemble des formes microconques du genre *Tornquistes* : ronds blancs, *T. romani* ; carrés blancs, *T. kobyi* ; triangles blancs, *T. helvetiae* ; ronds noirs, *T. oxfordiense* ; carrés noirs, *T. liesbergense* ; triangles noirs, *T. tornquisti*. les gros ronds et triangles noirs représentent *T. multicostatum*. Les étoiles sont les centres de gravités des nuages de chaque espèce ; leur nom est porté en abrégé à côté.

Principal component analysis. Plotting of the whole microconch of *Tornquistes* on the second and third axis : white rounds, *T. romani* ; white squares, *T. kobyi* ; white triangles, *T. helvetiae* ; black rounds, *T. oxfordiense* ; black squares, *T. liesbergense* ; black triangles, *T. tornquisti*. The big and black rounds and triangles represent *T. multicostatum*. The stars are the gravity center of each species plotting ; the species name is put near it.

Si nous reprenons maintenant la distribution stratigraphique de ces groupes, on constate que *multicostatum* (avec *leckenbyi*) est la forme la plus ancienne (zone à Cordatum) alors que toutes les autres sont plus jeunes (zone à Plicatilis).

Ces observations pourraient être une confirmation de l'espèce *multicostatum* et la justification de la création de ce nouveau taxon. Ce serait aussi la possibilité d'admettre la conspécificité de toutes les autres formes les plus jeunes de *Tornquistes* de la zone à Plicatilis. Nous serions alors en présence d'une espèce, très variable et polymorphe, qu'il faudrait appeler *T. helvetiae*. Nous adoptons ainsi une conception nettement plus biologique de l'espèce développée chez les ammonites par de nombreux auteurs (H. Tintant, 1963 ; W.J. Kennedy & W.A. Cobban, 1976 ; J. Thierry, 1978).

3 - Paléobiogéographie

Tornquistes est donc l'ultime genre de la famille des *Pachyceratidae*. A l'Oxfordien inférieur (?) et moyen, période de son acmé précédant sa brusque disparition, son aire de dispersion géographique est considérablement réduite par rapport à ce qu'elle était au Callovien moyen au moment de l'apparition du genre *Erymnoceras* et de la famille des *Pachyceratidae*. On assiste là à un très bel exemple de restriction de l'aire géographique au cours du temps (fig. 5 et J. Thierry, 1976).

Bien représentés dans le centre de l'Europe Occidentale (France, Suisse), le genre est très rapidement limité vers le Nord, le Sud et l'Est. Au Sud, il ne dépasse pas l'Afrique du Nord (Tunisie), la péninsule Ibérique (Chaînes bétiques en Espagne et Algarve au Portugal), la Sicile et la Yougoslavie où il n'est présent qu'à quelques unités. En Angleterre, il atteint le Yorkshire ; en Pologne, sa présence est probable mais non confirmée.

Par comparaison avec d'autres groupes contemporains, *Tornquistes* déborde largement vers le Sud la limite d'extension méridionale des *Cardioceratidae*, de même vers le Nord, mais moins nettement, il dépasse la limite méridionale des *Oppeliidae*. Cette distribution géographique est franchement submésogéenne ; les exemplaires les plus proches du domaine téthysien sont ceux de Pologne, de Yougoslavie et d'Italie du Nord. Ils sont toutefois assez internes par rapport au bord sud de l'extrême avancée téthysienne sur l'Europe Occidentale ; les marges téthysiennes plus orientales où de l'Oxfordien inférieur et moyen est connu (Pontides, R. Enay, 1976 ; Dobrogea, A. Barbulescu, 1979) n'ont, jusqu'à ce jour, livré aucun *Tornquistes*.

4 - Place du genre *Tornquistes* dans la phylogénie des *Pachyceratidae* et des *Ammonitina*.

a) Évolution des caractères morphologiques

Les tours internes des représentants de la famille des *Pachyceratidae* montrent toujours une section coronatiforme et un enroulement cadicône. Ce type de morphologie persiste jusque sur la loge d'habitation d'*Erymnoceras* et d'*Erymnocerites* aussi bien chez les formes macroconques que microconques. Avec *Pachyceras* et *Pachyerymnoceras* le phragmocône prend plus ou moins tôt une section ogivale avec un bord ventral souvent très anguleux, voire aigu comme chez les formes macroconques de *Pachyceras lalandeanum* d'Orbigny. La section coronatiforme est donc repoussée plus ou moins loin dans les tours internes ; elle persiste plus longtemps chez *Pachyerymnoceras* que chez *Pachyceras*. Des observations tout à fait comparables sont faites chez *Tornquistes* et *Pachytornquistes*. Il n'est pas tenu compte ici des modifications morphologiques intervenant sur la fin des loges d'habitation des individus adultes : contraction du tube spiral par diminution de la hauteur et de l'épaisseur du tour avec fréquent retour à une section ronde dans le dernier quart de tour de spire. La forme de la section semble donc évoluer par palingenèse : les tours internes, c'est-à-dire le jeune, conservent les caractères ancestraux ; les caractères nouveaux apparaissent sur la fin du phragmocône et remontent peu à peu vers les tours internes au cours de l'évolution. Si cette modalité évolutive joue fortement entre *Erymnoceras* et *Pachyceras*, elle est moins nette entre *Pachyceras* et *Tornquistes* ; ces derniers peuvent soit conserver la section comprimée de *Pachyceras* comme *T. romani* ou faire un léger retour vers des formes à section moins comprimée tel *T. helvetiae* ou au contraire fortement déprimée comme *P. tornquisti*.

L'ornementation montre par contre une certaine constance puisqu'elle est toujours vigoureuse avec des côtes internes fortes se divisant en côtes externes plus ou moins nombreuses et de direction plus ou moins proverse. A signaler la tendance à l'effacement des côtes internes vers la fin des phragmocônes des formes macroconques aussi bien chez *Pachyceras* que chez *Tornquistes* ; cette atténuation ne doit pas être confondue avec la disparition presque totale de l'ornementation sur les loges d'habitation des grands

macroconques adultes. Chez les formes microconques, l'ornementation reste toujours assez vigoureuse, sauf chez *T. romani* et *P. oxfordiense* qui par ce caractère rappellent les formes microconques de *P. lalandeanum*. Encore une fois l'ornementation semble suivre des modalités palingénétiques ; ceci est particulièrement net pour l'apparition des tubercules chez *Tornquistes* : toujours absents chez *Erymnoceras*, ils apparaissent timidement chez certains *Pachyerymnoceras* et peuvent être développés chez *Tornquistes*.

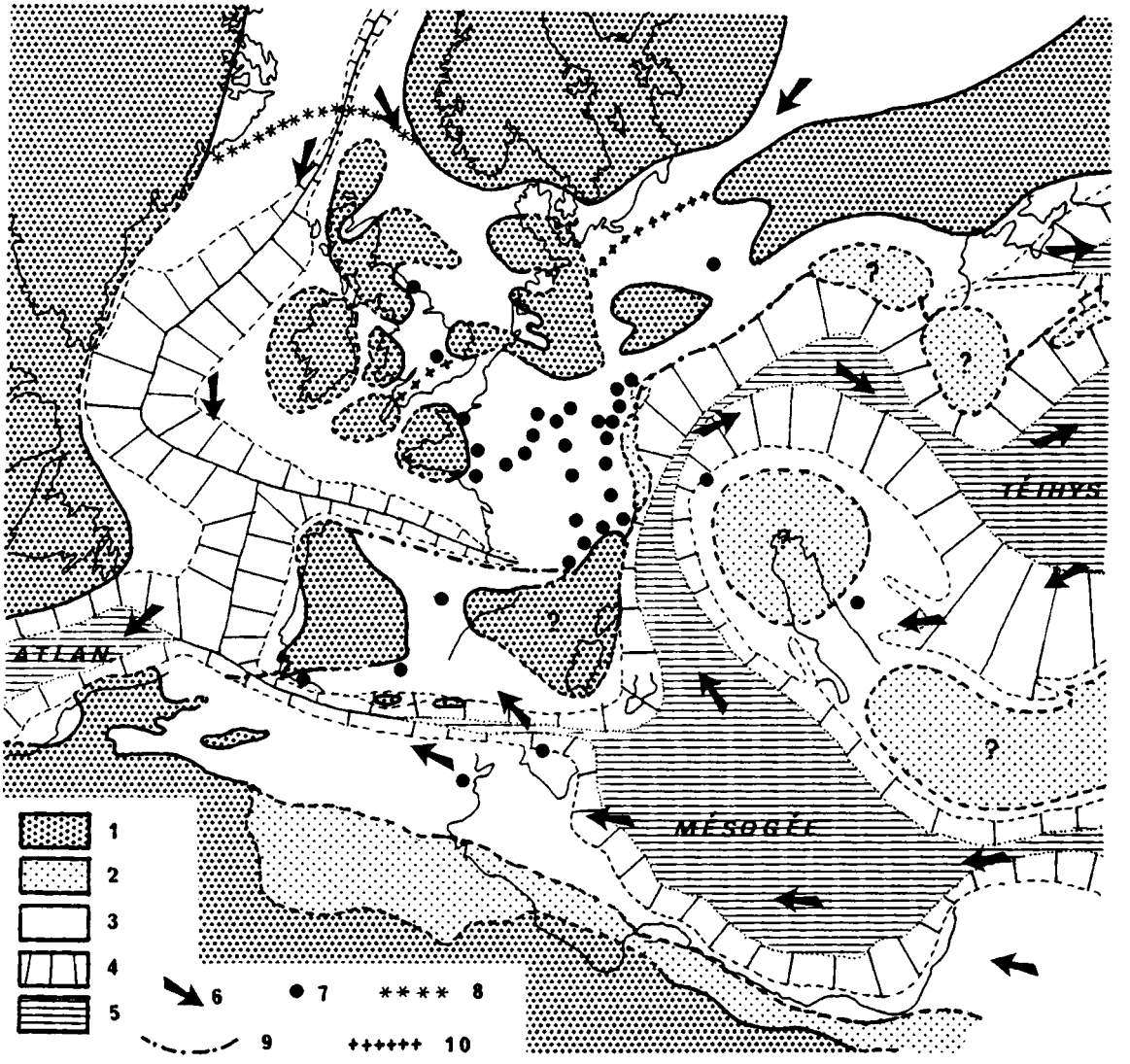


Fig. 5 — **Distribution géographique du genre *Tornquistes* à l'Oxfordien inférieur et moyen.** La paléogéographie, légèrement modifiée est empruntée à B. Biju-Duval, J. Dercourt & X. Le Pichon, 1977. 1 - Régions dépourvues de sédiment, vraisemblablement émergées. 2 - Régions de mers épicontinentales pouvant aller jusqu'à l'émersion (Apulie, Anatolie, bord nord-téthysien) ou soumises à un régime de dépôts fluvio-continental (bord nord africain). 3 - Mers épicontinentales. 4 - Marge continentale. 5 - Région de croûte océanique. 6 - Principaux courants marins. 7 - Gisements de *Tornquistes*. 8 - Limite nord d'extension des coraux hermatypiques. 9 - Limite sud d'extension des *Cardioceratidae*. 10 - Limite nord d'extension des Oppeliidés.

Lower and Middle Oxfordian geographical distribution of genus *Tornquistes*. The paleogeography, slightly modified, is from B. Biju-Duval, J. Dercourt & X. Le Pichon, 1977. 1 - Without sediment emerged area. 2 - Epicontinental seas, temporarely emerged areas (Anatolia, Apulia and northern margin of the Tethys) or continental sediments (nord-african ridge). 3 - Epicontinental seas. 4 - Continental margin. 5 - Oceanic crust area. 6 - Main marine currents. 7 - Outcrops with *Tornquistes*. 8 - Northern extension of hermatypic corals. 9 - Southern extension of *Cardioceratidae*. 10 - Northern extension of Oppeliidés.

La ligne de suture est d'une étonnante stabilité. D'une part, elle ne montre jamais l'apparition du lobe latéral interne U_n ; d'autre part, elle présente un lobe ombilical U_1 bifide placé immédiatement au-delà de la soudure ombilicale. Enfin le nombre de lobes ombilicaux reste toujours fixé à 4, ce qui amène une suture complète à 7 lobes. Chez *Erymnoceras, Pachyceras* et *Pachyerymnoceras*, le début de l'ontogenèse suturale est fort bien connu et l'existence d'un lobe U_1 bifide incontestable (O. Schindewolf, 1965, fig. 266-268 ; J. Thierry, 1975 ; T.A. Lominadze, 1976, fig. 1-2 et 1979, fig. 4). Chez *Tornquistes*, nous n'avons pas les tout premiers stades ontogéniques, mais le dessin de la suture à 5 mm de diamètre est comparable à celui des autres genres de *Pachyceratidae* aux mêmes dimensions (cf. ci-dessus fig. 2a).

b) **Les *Pachyceratidae*, dans les *Stephanocerataceae* ou dans les *Perisphinctaceae* ?**

Ne tenant aucun compte des caractères de la ligne de suture, W.J. Arkell place les *Pachyceratidae* dans les *Stephanocerataceae* ; la forme générale des coquilles rassemble en effet toute une série de caractères qu'on retrouve chez les représentants de cette superfamille : enroulement cadicône à sphérocône, section des tours coronatiforme pouvant se comprimer, ornementation de côtes divisées passant sur le bord ventral avec parfois apparition de tubercules ombilicaux ou latéraux.

A la suite des études d'O. Schindewolf, il apparaît que *Tulitidae* et *Pachyceratidae*, rangés parmi les *Stephanoceratacea* n'ont pas de lobe latéral interne U_n. Pour cette raison, G.E.G. Westermann (1956, p. 9) les place dans les *Perisphinctaceae*. Cette solution est aussi adoptée par T.A. Lominadze (1976) qui appuie son affirmation sur l'aspect bifide du lobe U_1. Enfin tout dernièrement, J.H. Callomon (1981, p. 149 et 153), sans argument plus convaincant, les place aussi dans les *Perisphinctaceae*. On ne manque pas en effet d'être frappé par deux faits. D'une part, la très grande ressemblance du dessin et de l'ontogenèse suturale de certains Perisphinctidés du Callovien (O, Schindewolf, 1966, fig. 306) et des *Pachyceratidae* : absence d'U_n, U_1 bifide, maximum de 4 lobes ombilicaux. Cette ressemblance maintenant retrouvée chez tous les *Pachyceratidae* serait un bon argument pour les placer dans les *Perisphinctaceae*. L'apparition brutale du genre *Erymnoceras* au Callovien moyen avec l'impossibilité de le faire dériver d'un groupe connu de *Stephanocerataceae* est encore un argument appuyant ce rattachement. Remarquons toutefois que les *Pachyceratidae* ne présenteront jamais un vrai lobe suspensif comme beaucoup d'autres *Perisphinctidae* ; ce caractère serait peut-être à mettre en parallèle avec un milieu de vie différent de celui des *Perisphinctidae* compte-tenu d'une part de leur distribution géographique et d'autre part des systèmes biosédimentaires auxquels ils sont associés.

VI — RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARKELL W.J. (1934-1947) - A monograph of the English Corallian Beds. *Paleont. Soc.*, London, vol. 94-99, p. 215-298.

ARKELL W.J. (1956) - Jurassic Geology of the World. *Oliver and Boyd. édit.*, Edimbourg, 806 p., 102 fig., 28 tabl., 42 pl.

ARKELL W.J. (1975) - « Mesozoïc *Ammonoïdea* » *in* R.C. MOORE : Treatise on Invertebrate Paleontology, part. L, *Mollusca* 4, *Cephalopoda, Ammonoïdea. University of Kansas Press édit.*, Tulsa, 400 p., 434 fig.

BARBULESCU A. (1979) - Céphalopodes de l'Oxfordien inférieur en Dobrogea centrale. *Rev. Roum. Geol. Geophys. et Geogr. Geol.*, Bucarest, t. 23, n° 1, p. 103-110.

BASSE E. (1952) - Céphalopodes, *in* PIVETEAU J. : « Traité de Paléontologie ». *Masson édit.*, Paris, t. II, p. 461-755, 102 fig., 37 pl.

BIJU-DUVAL B., DERCOURT J., LE PICHON X. (1977) - From the tethys ocean to the mediterranean seas : a plate tectonic model of the evolution of the western alpine system. *In : « Int. Symp. Struct. Hist. Medit. bassins »*, Split, Yugoslavia, p. 143-163, 8 pl. h.t. ; *Edit. Technip*, Paris.

BOURSEAU J.P. (1977) - L'Oxfordien moyen à nodules des terres noires de Beauvoisin (Drôme). Ammonites de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie ; milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, Lyon, n° 15, p. 1-116, 12 pl.

BOURSEAU J.P., CHARVET J. & ENAY R. (1979) - Faune oxfordienne dans les Dinarides internes au Nord de Sarajevo (Bosnie orientale, Yougoslavie). *Geobios*, Lyon, vol. 12, fasc. 1 , p. 123-131, 2 fig., 1 pl.

BREISTROFFER M. (1947) - Notes de nomenclature paléozoologique. *Procès verb. Mens. Soc. Sci. Dauphiné*, Grenoble, t. XXVI, n° 295.

BUCKMAN S.S. (1918) - Yorkshire type Ammonites. Vol. II part IX, *W. Wesley & Son Edit.*, London, p. V-X, I-IV, 10 pl., n° 68-74.

CHARPY N. (1976) - Le genre *Pachyceras (Ammonitina, Pachyceratidae*, Callovien supérieur à Oxfordien moyen). *Thèse Doct. 3ème cycle, Université de Dijon*, 151 p. ronéot., 37 fig., 9 pl.

CHARPY N. & THIERRY J. (1976) - Dimorphisme et polymorphisme chez *Pachyceras* BAYLE (*Ammonitina, Stephanocerataceae*) du Callovien supérieur (Jurassique moyen). *Haliotis*, Paris, 15 p., 6 fig., 5 pl.

CALLOMON J.H. (1963) - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. Leicester Lit. Phil. Soc.*, Leicester, vol. 57, p. 21-56, pl. I.

CARIOU E., ENAY R. & TINTANT H. (1967) - Les faunes oxfordiennes d'Europe méridionale. Essai de Zonation. In « Coll. Juras., Luxembourg 1967 », *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75, p. 635-664, 3 fig., 2 pl.

COPE J.C., DUFF K.L., PARSONS C.F., TORRENS H.S., WIMBLEDON W.A., WRIGHT J.K. (1980) - A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two : Middle and Upper Jurassic. *Geol. Soc.*, London, special report n° 15, 109 p., 15 fig.

DONOVAN D.T., CALLOMON J.H. & HOWARTH M.K. (1981) - Classification of the Jurassic *Ammonitina. In* « The *Ammonoïdea* », M.R. House & J.R. Senior Edit., Academic Press London. *The Syst. Assoc.* Spec., vol. 18, p. 101-155.

DOUVILLE R. (1912) - Étude sur les Cardioceratidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, n° 45, t. 19, fasc. 2, p. 1-77, pl. 1-11.

ENAY R. (1966) - L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français. Étude stratigraphique. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, Lyon, n° 8, 2 t., 323 p., 90 fig.

ENAY R. (1976) - Faunes anatoliennes (*Ammonitina*, Jurassique) et domaines biogéographiques nord et sud-téthysiens. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, n° 2, 7ème série, t. XVIII, p. 533-541, 4 fig.

HAAS O. (1955) - Revision of the Jurassic Ammonite Fauna of Mount Hermon, Syria. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, New-York, n° 108, 260 p., 30 pl.

JEANNET A. (1951) - Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. *Beitr. Geol. Schweiz. Géotechn.*, Bern, Ser. 13, 240 p., 544 fig., 107 pl.

KENNEDY W.J. & COBBAN W.A. (1976) - Aspects of Ammonite biology, biogeography and biostratigraphy. *Spec. Pap. Paleont.*, n° 17, 94 p., 11 pl. H.T., 5 tabl., 24 text. fig., *Paleont. Assoc. Edit.*, Londres.

LEMOINE P. (1910) - Ammonites du Jurassique supérieur du cercle d'Analalava (Madagascar). *Ann. Paléont.*, Paris, t. V, p. 137-168, fig. 1-45, pl. 16-20.

LOMINADZE T.A. (1976) - Concerning the status of the family *Pachyceratidae. Bull. Acad. Scien. Georgian*, SSSR, t. 84, n° 3, p. 745-748, 2 fig.

LOMINADZE T.A. (1979) - Complication patterns of the lobe line of Callovian Ammonitoïdes. *Bull. Acad. Scien. Georgian*, SSSR, t. 94, n° 3, p. 733-736, 4 fig.

LORIOL P. de (1896) - Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura bernois. 1ère partie. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Zurich, vol. XXIII, p. 1-77, pl. I-X.

LORIOL P. de (1898) - Étude des Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou zone à *Ammonites renggeri* du Jura Bernois. 1ère partie. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Zurich, vol. XXV, p. 1-115, pl. I-VII.

LORIOL P. de (1900) - Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou zone à *Ammonites renggeri* du Jura lédonien. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Zurich, vol. XXVII, 195 p., pl. I-VI.

MALINOWSKA L. (1963) - Stratigraphy of the Oxfordian of the Czestochowa Jurassic on the base of Ammonites. *Inst. Geol. Wydaw. Geol.*, Varsovie, vol. 36, 165 p., 16 fig., 41 pl.

MOUTERDE R. *& alii* (1971) - Les zones du Jurassique en France. *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 6, p. 76-103.

NICOLIS E. & PARONA C.F. (1885) - Note stratografiche et paleontologiche sul Giura Superiore della Provincia di Verona. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, vol. IV, p. 1-96, 2 pl.

ORBIGNY A. d' (1850) - Prodrome de paléontologie stratigraphie universelle des animaux Mollusques et Rayonnés. vol. 1, *Masson édit.*, Paris, 394 p.

PETITCLERC P. (1918) - Note sur un *Pachyceras* du Rauracien inférieur des environs d'Ornans (Doubs). *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, Besançon, n° XXXI, 9 p., 2 pl.

POINSOT H. (1938) - Contribution à l'étude du Callovien et de l'Oxfordien des environs de Dijon. *Bull. Scient. Bourgogne*, Dijon, t. XIII, 47 p., 4 fig.

ROCHA R.B. da (1977) - Estudo estratigrafico e paleontologico do Jurassico do Algarve ocidental. *Ciencias da Terra*, Lisboa 2, 178 p., 6 pl.

ROMAN F. (1938) - Les Ammonites jurassiques et crétacées Essai de Genera. *Masson édit.*, Paris, 554 p., 496 fig., 52 pl.

ROZYCKI S.Z. (1953) - Gorny Dogger i dolny Malm. Jury Krakowsko-Czestochowskief. *Inst. Geol. Wydaw Geol.*, Varsovie, vol. 17, 412 p., 62 fig., 1 tabl.

SCHINDEWOLF O.H. (1966) - Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. IV-V. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Math. Nat. Kl.*, Wiesbaden, p. 137-238, 58 fig., et p. 390-417, 67 fig.

SEQUEIROS L. (1973) - Algunos *Pachyceras (Tornquistes)* de la zona subbetica. *Cuad. Geol.*, Granada, t. 4, p. 99-109, 2 fig., 6 pl.

SEQUEIROS L. (1974) - Paleobiogeographia del Calloviense y Oxfordiense en el Sector central de la zone Subbetica. *Seccion de Geologia édit.*, Granada, 2 t., 275 p., 122 fig., 32 pl.

SPATH L.F. (1928-1933) - Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India, Paleont. Indica*, Calcutta, vol. IX, mém. 2, parts, I-XI, 945 p., 130 pl.

THIERRY J. (1975) - Ontogenèse de la ligne de suture et origine des *Mayaitidae* SPATH, 1928, de l'Oxfordien moyen de la province indo-malgache. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, t. 280, sér. D, p. 1543-1546, 1 fig.

THIERRY J. (1976) - Paleobiogéographie de quelques *Stephanocerataceae (Ammonitina)* du Jurassique moyen et supérieur ; une confrontation avec la théorie mobiliste. *Geobios*, Lyon, vol. 9, fasc. 3, p. 291-331, 9 fig.

THIERRY J. (1978) - Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). *Mém. Univ. Dijon*, n° 4, 490 p., 175 p., 36 pl.

THIERRY J. (1980) - *Pachyceras arenosum* (WAAGEN) *(Ammonitina, Pachyceratidae)* du Callovien du Kutch : nouvelles définition et position systématique. *Geobios*, Lyon, vol. 13, fasc. 5, p. 759-765, 1 pl.

TINTANT H. (1956) - Observations sur l'Oxfordien aux environs de Villecomte (Côte-d'Or). *Bull. Scient. Bourgogne*, Dijon, t. XXII, p. 55-57.

TINTANT H. (1963) - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. *P.U.F. édit.*, Paris, 500 p., 92 fig., 58 pl. H.T.

TORNQUIST A. (1894) - Uber Macrocephaliten im Terrain à Chailles. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Zurich, vol. XXI, p. 1-27, pl. 1-2.

WESTERMANN G.E.G. (1956) - Philogenie der *Stephanocerataceae* und *Perisphinctaceae* des Dogger. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, t. 103, p. 233-279, 3 tabl., 9 fig.

WESTERMANN G.E.G. (1964) - Evolution and taxonomy of *Pachyceratidae* and *Mayaitidae*, as suggested by septal patterns (Jurassic *Ammonitina*). *In : « Internat. Geol. Congr. Report, 22d sess.*, New-Delhi, part. VIII, Proc. Sect. 8, Paleont. Strat., p. 1-15, 4 fig.

ZEISS A. (1974) - Die Callovien Ammoniten Aethiopiens und ihre zoogeographische Stellung. *Paleontographica*, Stuttgart, t. 48, n° 314, p. 269-282, 1 pl., 3 fig.

Manuscrit définitif reçu le 6.04. 1982

PLANCHE 1

Fig. 1 — ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** (R. DOUVILLÉ). Individu microconque presque complet avec loge d'habitation montrant le déroulement caractéristique et la simplification de la ligne de suture. Niort - Deux Sèvres, France ; zone à Plicatilis. Collection Ecole des Mines, Paris (voir la vue frontale pl. 10, fig. 2) (x 1).

Nearly complete microconch with body chamber showing caracteristical uncoiling and suture line simplification. Niort (Deux-Sèvres, France), Plicatilis zone. Coll. Ecole des Mines, Paris (see pl. 10, fig. 2 for oral view) ; x 1.

Fig. 2a-b — ***Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Individu microconque complet. Trept, Isère, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Enay, F.S. Lyon n° 11626. a - vue latérale, b - vue orale (x 1).

Complete microconch. Trept (Isère) ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. F.S. Lyon, Coll. Enay n° 11626 ; a - lateral view, b - oral view ; x 1.

Fig. 3 — ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti.*** Individu microconque complet. Holotype, figuré par de Loriol (1894, pl. II, fig. 2). Liesberg, Suisse ; zone à Plicatilis. Musée cantonnal de Porrentruy, Coll. Koby. Vue orale de la pl. 5, fig. 1 (x 1).

Incomplete microconch. Holotype, figured by de Loriol (1894, pl. II, fig. 2). Liesberg (Suisse) ; Plicatilis zone. Musée cantonnal de Porrentruy, Koby coll. (see pl. 5, fig. 1 for lateral view) ; x 1.

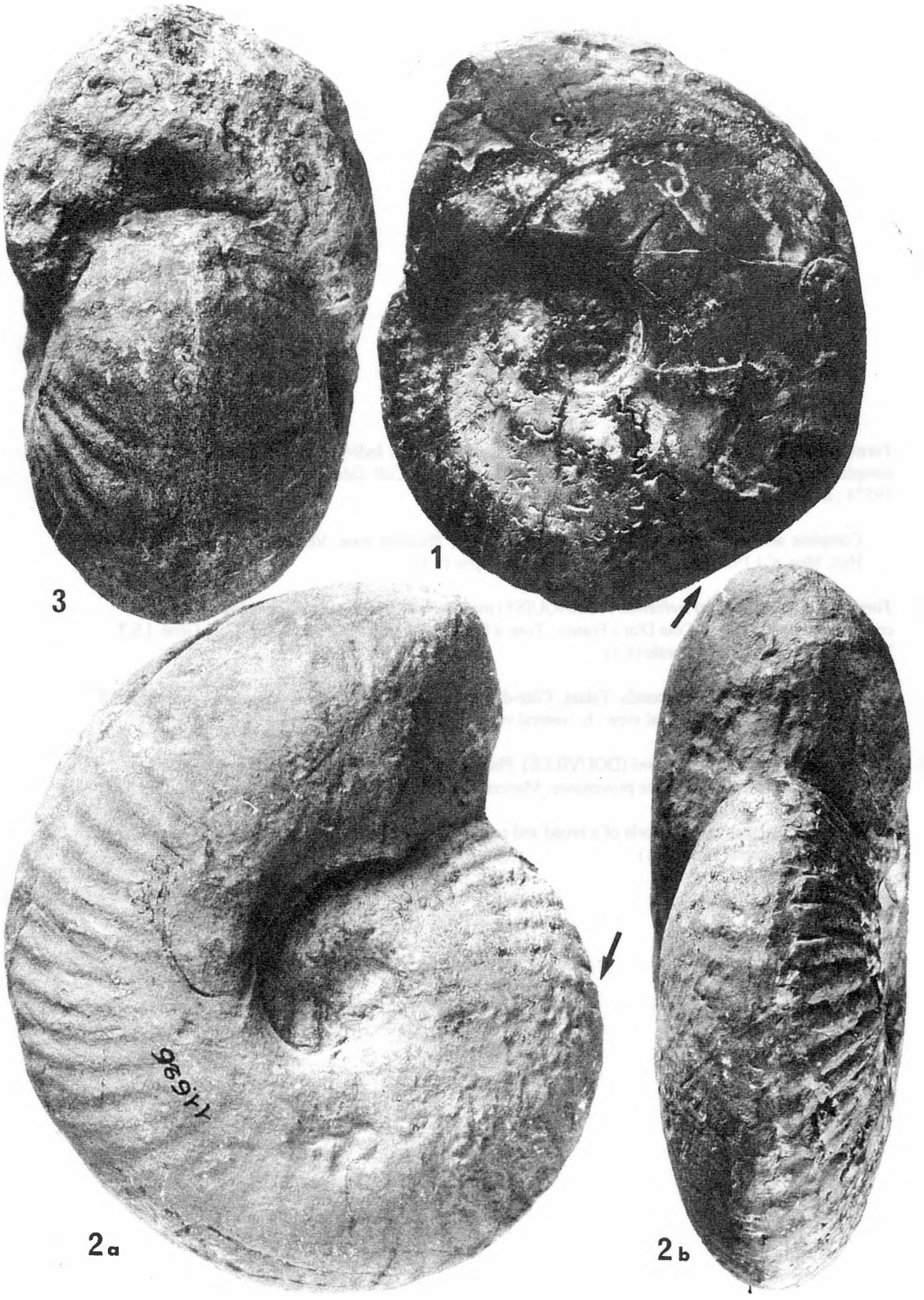

3
1
2a
A 1696
2b

PLANCHE 2

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe *kobyi*. Individu microconque adulte et complet. Anwill, Suisse ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Géné. Mus. Hist. Nat. Bâle, n' J 19574 ; a : vue latérale, b : vue ventrale (x 1).

Complete and adult microconch, Anwill, Switzerland ; Plicatilis zone, Vertebral~ subzone. Basel Nat. Hist. Mus. n' J 19574 ; a : lateral view ; b - ventral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***kobyi.*** Individu microconque adulte et complet, n' XIV B. Talant, Côte D'or - France ; Zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Géné. I.S.T. Dijon, a : vue latérale, b : ventrale (x 1).

Complete and adult microconch, Talant, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone I.S.T. Dijon, Géné. Coll. ; a : lateral view ; b : ventral view (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** (DOUVILLÉ). Phragmocône entièrement cloisonné d'un variant à section large et côtes fortes. Même provenance, Marion coll. Vue orale de l'individu de la pl. 3, fig. 2 (x 1).

Completely septate inner whorls of a broad and coarse ribbing variant. Same origin, Marion coll. (see pl. 3, fig. 2, for lateral view) (x 1).

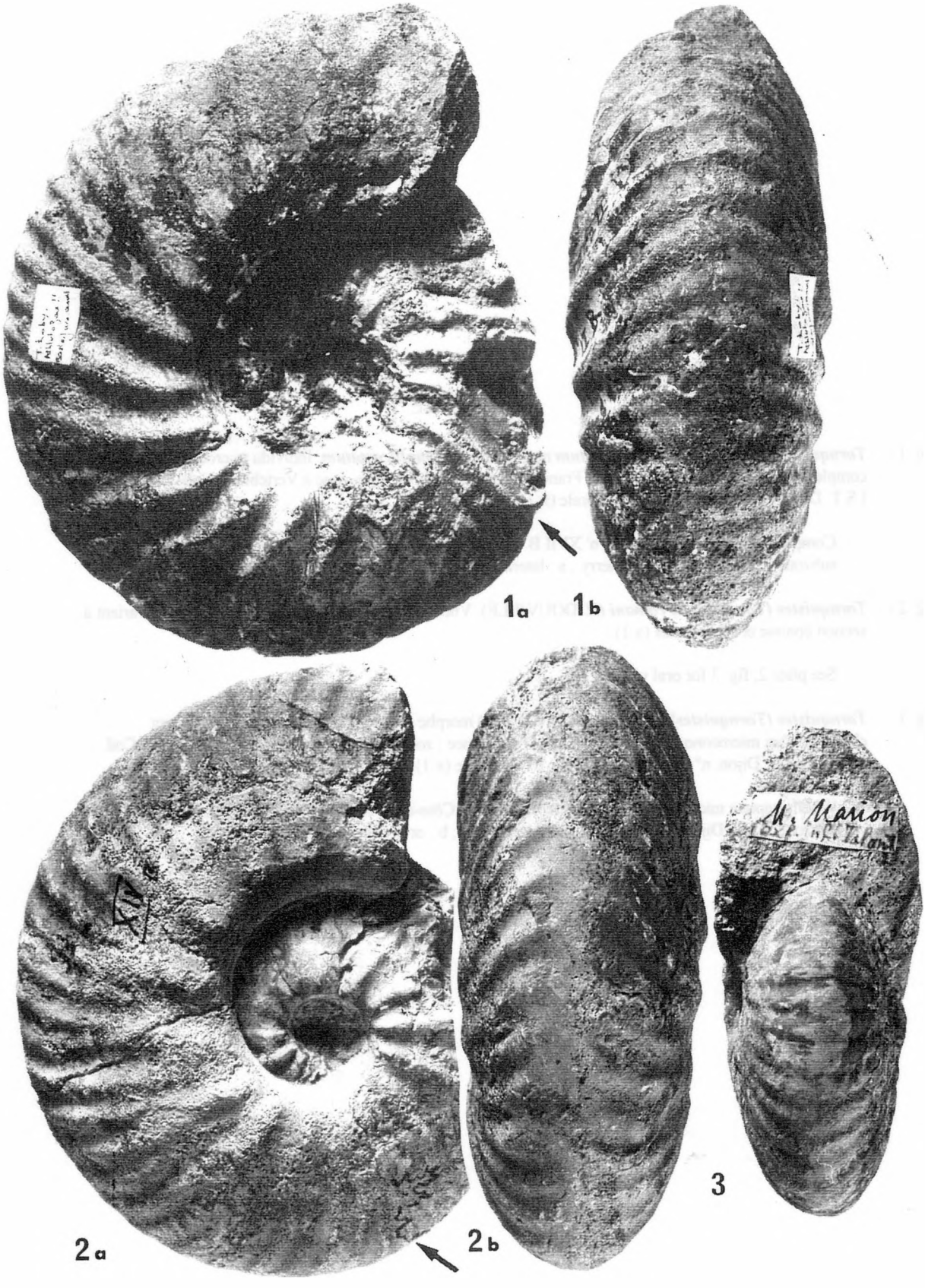

1a
1b
2a
2b
3

PLANCHE 3

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) multicostatum*** nov. sp. morphe ***multicostatum.*** Individu microconque adulte et complet. n' XVII B. Cerilly (Côte D'or, France) ; Zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Thierry, I.S.T. Dijon ; a . vue latérale ; b . vue orale (x 1).

Complete and adult microconch, n' XVII B. Cerilly, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Coll. Thierry ; a : lateral view, b : oral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani (R.*** DOUVILLÉ). Vue latérale de l'individu figuré pl. 2, fig. 3 ; variant à section épaisse et côtes fortes (x 1).

See plate 2, fig. 3 for oral view (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***helvetiae.*** Phragmocône entièrement cloisonné d'un microconque. Hauteville, Côte D'or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Thierry, I.S.T. Dijon, n° IB ; a : vue latérale, b : vue orale (x 1).

Wholly septate microconch inner whorls. Hauteville, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrate subzone. I.S.T. Dijon, Thierry Coll. ; a : lateral view ; b : oral view (x 1).

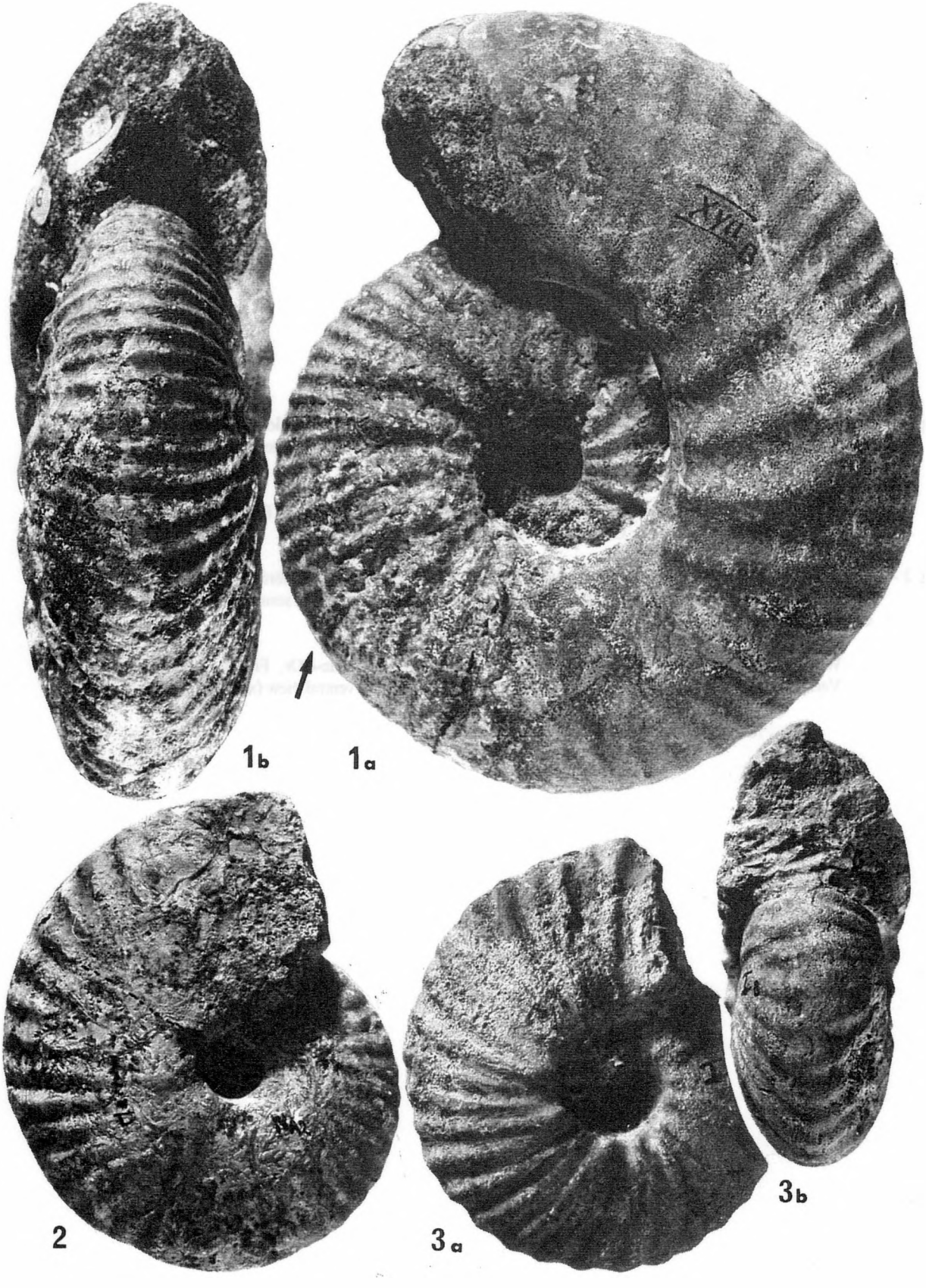

1b
1a
2
3a
3b

PLANCHE 4

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** *(R.* DOUVILLÉ). Phragmocône entièrement cloisonné d'un individu microconque, n' 15 A. Daix, Côte-d'Or - France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Thierry, I.S.T. Dijon ; a : vue latérale, b : vue ventrale (x 1).

Wholly septate Microconch inner whorls, n' 15 A. Daix, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone.I.S.T. Dijon, Thierry Coll. ; a : lateral view, b : ventral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Phragmocône entièrement cloisonné d'un individu macroconque. Marsannay-le-Bois, Côte-d'Or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Marion, I.S.T. Dijon ; a : vue latérale ; b : vue ventrale (x 1).

Wholly Macroconch septate inner whorls. Marsannay-le-Bois, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone, I.S.T. Dijon, Marion Coll. ; a : lateral view, b : ventral view (x 1).

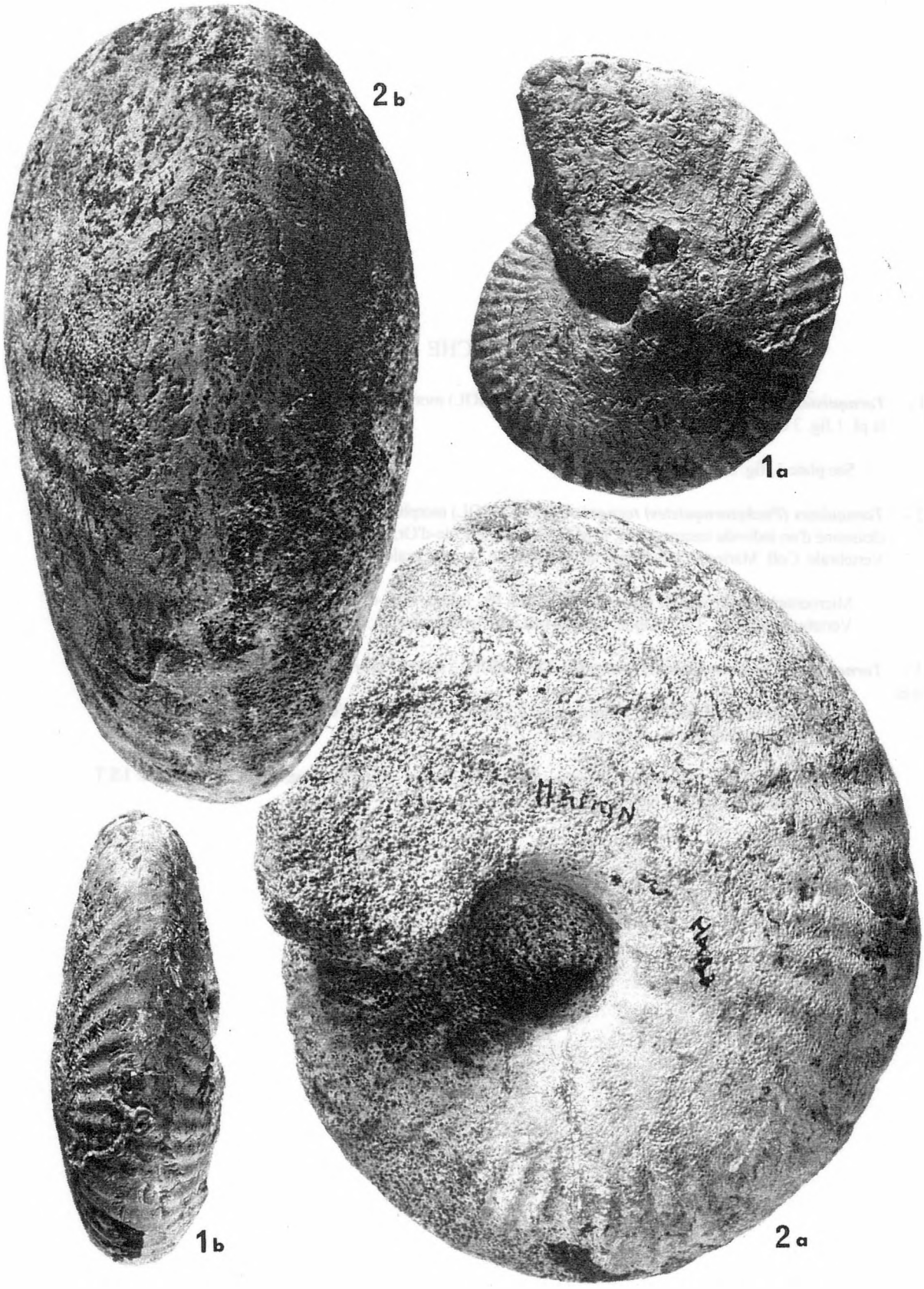

2b
1a
1b
2a

PLANCHE 5

Fig. 1 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti***. vue latérale de l'individu de la pl. 1,fig. 3 et pl. 12, fig. 2 (x 1).

See plate 1, fig. 3 for oral view (~(1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti***. Phragmocône entièrement cloisonné d'un individu microconque, n' MA 1B. Talant, Côte-d'Or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Marion, I.S.T. Dijon ; a : vue latérale ; b : vue orale (x 1).

Microconch wholly septate inner whorls, n' MA IB. Talant, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Marion coll. ; a : lateral view, b ; oral view (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tuberculatum***. Individu microconque adulte et

complet. Etrochey, Côte-d'Or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Beaudoin, I.S.T. Dijon ; a - vue latérale ; b : vue orale (x 1).

Adult and complete microconch. Etrochey, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Beaudoin Coll.; a : lateral view ; b : oral view (x 1).

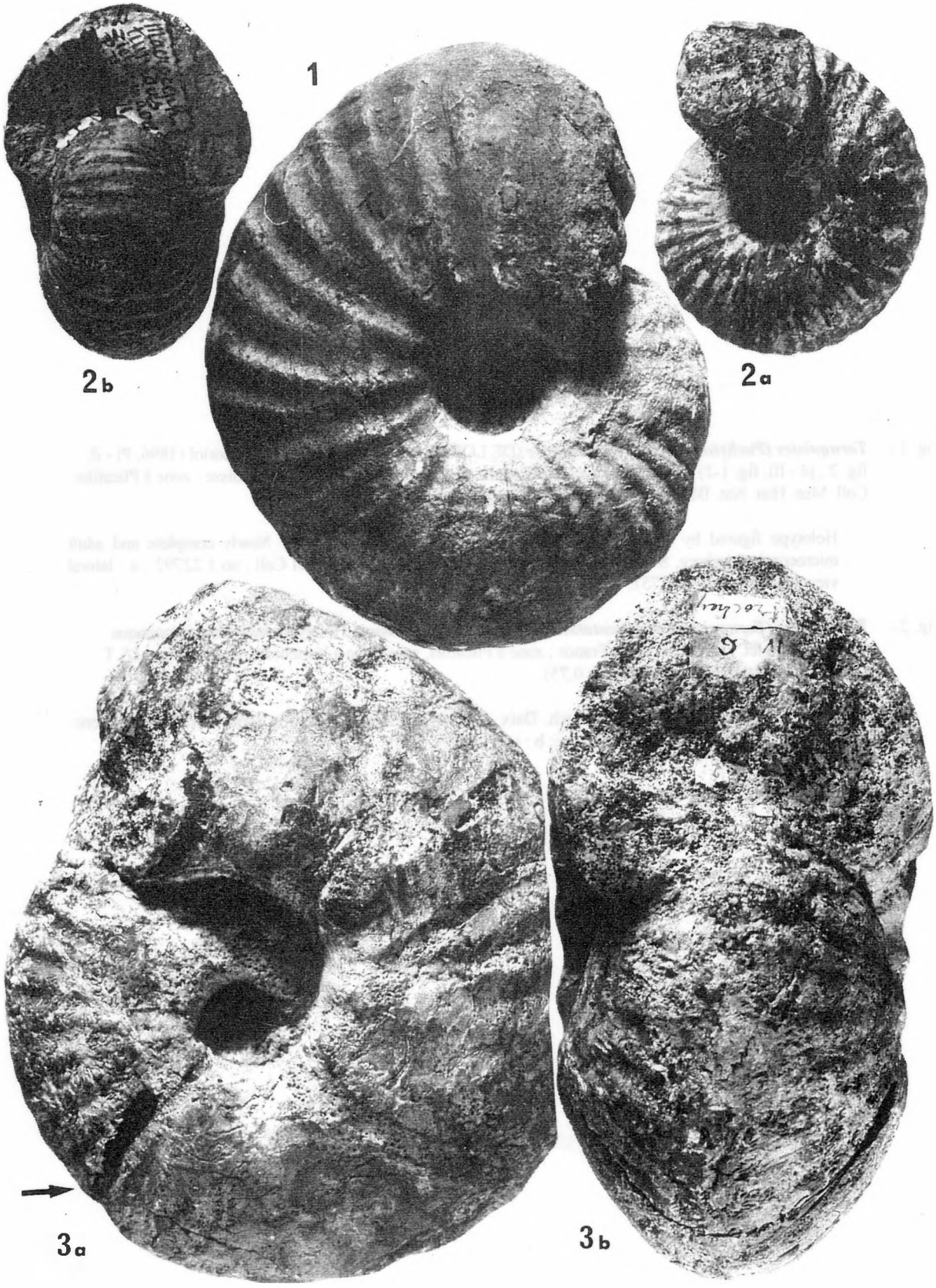

1
2b
2a
3a
3b

PLANCHE 6

Fig. 1 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) liesbergense*** (DE LORIOL), holotype figuré par De Loriol (1896, Pl - il, fig. 2 ; pl - III, fig. 1-2). Individu microconque, adulte et presque complet. Liesberg, Suisse ; zone à Plicatilis. Coll. Mus. Hist. Nat. Bâle no J 22792 ; a : vue latérale ; b : vue orale (x 0,75).

Holotype figured by De Loriol (1896, pl. 11, fig. 2 ; pl. III, fig. 1-2). Nearly complete and adult microconch. Liesberg, Switzerland ; Plicatilis zone. Nat. Hist.Mus. Basel Coll., no J 22792 ; a : lateral view ; b : oral view (x 0,75).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) multicostatum*** nov. sp. morphe ***nodosum.*** Holotype. Individu microconque adulte et complet. Daix, Côte-d'Or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coll. Marion, I.S.T. Dijon ; a : vue latérale, b : vue orale (x 0,75).

Holotype. Complete and adult microconch. Daix, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Marion Coll. ; a : lateral view ; b : oral view (x 0,80).


1b
1a
2a
2b

PLANCHE 7

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***kobyi.*** Lectotype figuré par De Loriol (1896, Pl. IV,fig. 1-la). Individu microconque adulte et complet. Liesberg, Suisse ; zone à Plicatilis. Coli. Koby, Mus. Hist. Nat. Bâle n' J 22790 ; a : vue latérale, b : vue orale (x 0,75).

Holotype, figured by De Loriol (1896,pl. IV, fig. 1-la). Adult and complete microconch. Liesberg (Switzerland) ; Plicatilis zone. Nat. Hist. Mus. Basel, Koby Coli., n' J 22790 ; a : lateral view, b : oral view (x 0,75).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** (DOUVILLÉ). Vue ventrale de l'individu figuré pl. 2, fig. 3 et pl. 3, fig. 2 (x 1).

See pl. 2, fig. 3 and pl. 3, fig. 2 for ventral and lateral view (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tuberculatum.*** Phragmocône entièrement cloisonné d'un individu macroconque. Talant, Côte D'or, France ; zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. Coli.
Marion, I.S.T. Dijon (x 0,75).

Macroconch wholly septate inner whorls. Talant, Côte-d'Or, France Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Marion Coli. (x 0,75).

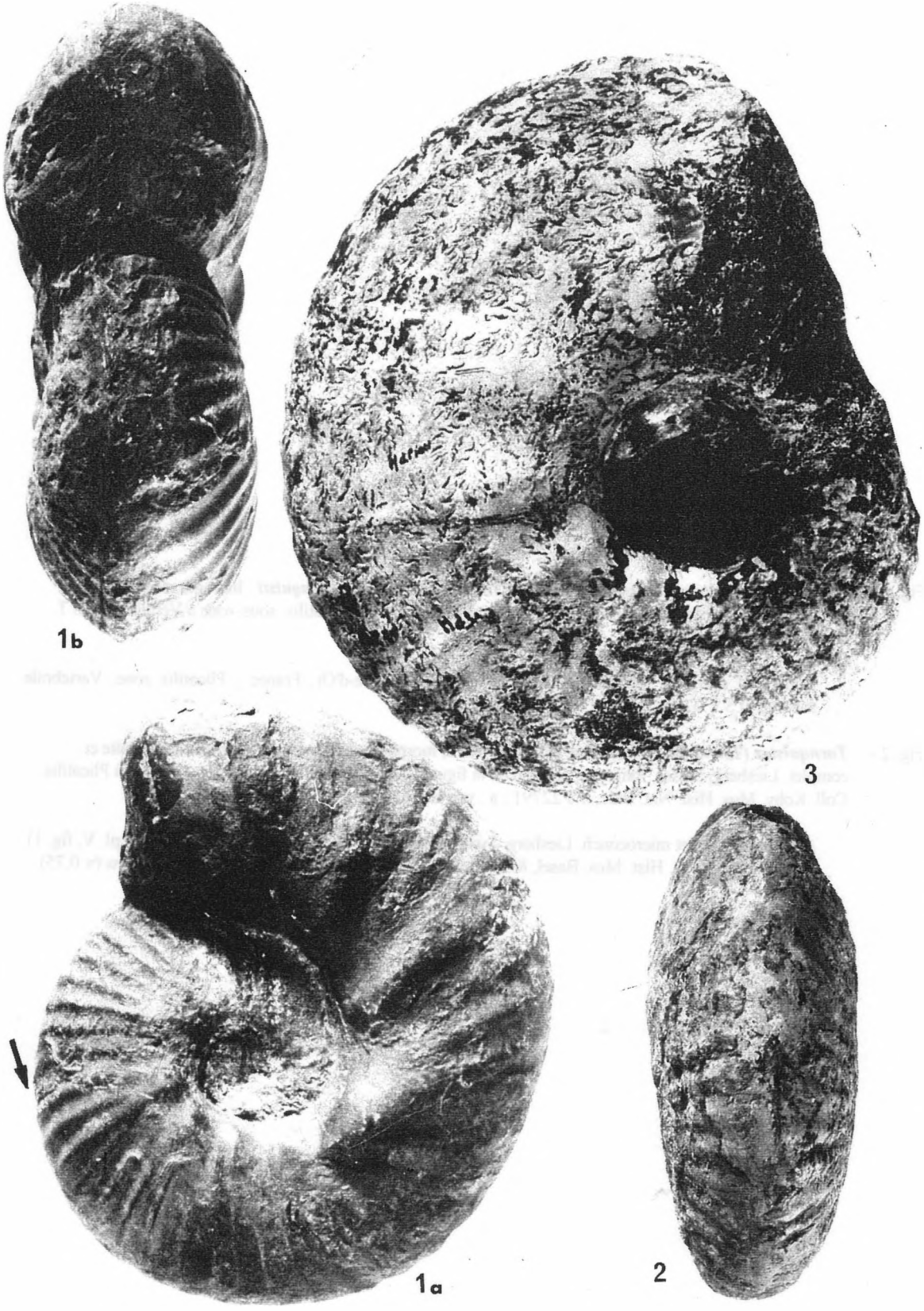

1b
3
1a
2

PLANCHE 8

Fig. *1* - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti***. Individu macroconque, adulte et complet. Marsannay-le-Bois, Côte-d'Or, France ; Zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. I.S.T. Dijon, Coll. Marion (x 0,75).

Adult and complete microconch. Marsannay-le-Bois, Côte-d'Or, France ; Plicatilis zone, Vertebrale subzone. I.S.T. Dijon, Marion Coll. (x 0,75).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***kobyi***. Individu microconque, adulte et complet. Liesberg, Suisse. Paratype, original de la figure de de Loriol (1896, pl. V, fig. 1). Zone à Plicatilis. Coll. Koby, Mus. Hist. Nat. Bâle, n' J 22791 ; a : vue latérale ; b : vue ventrale (x 0,75).

Adult and complet microconch. Liesberg. Switzerland. Original of de Loriol's figure (1896, pl. V, fig. 1). Plicatilis zone. Nat. Hist. Mus. Basel, Koby Coll. n' J 22791 ; a : lateral view ; b : ventral view (x 0,75).

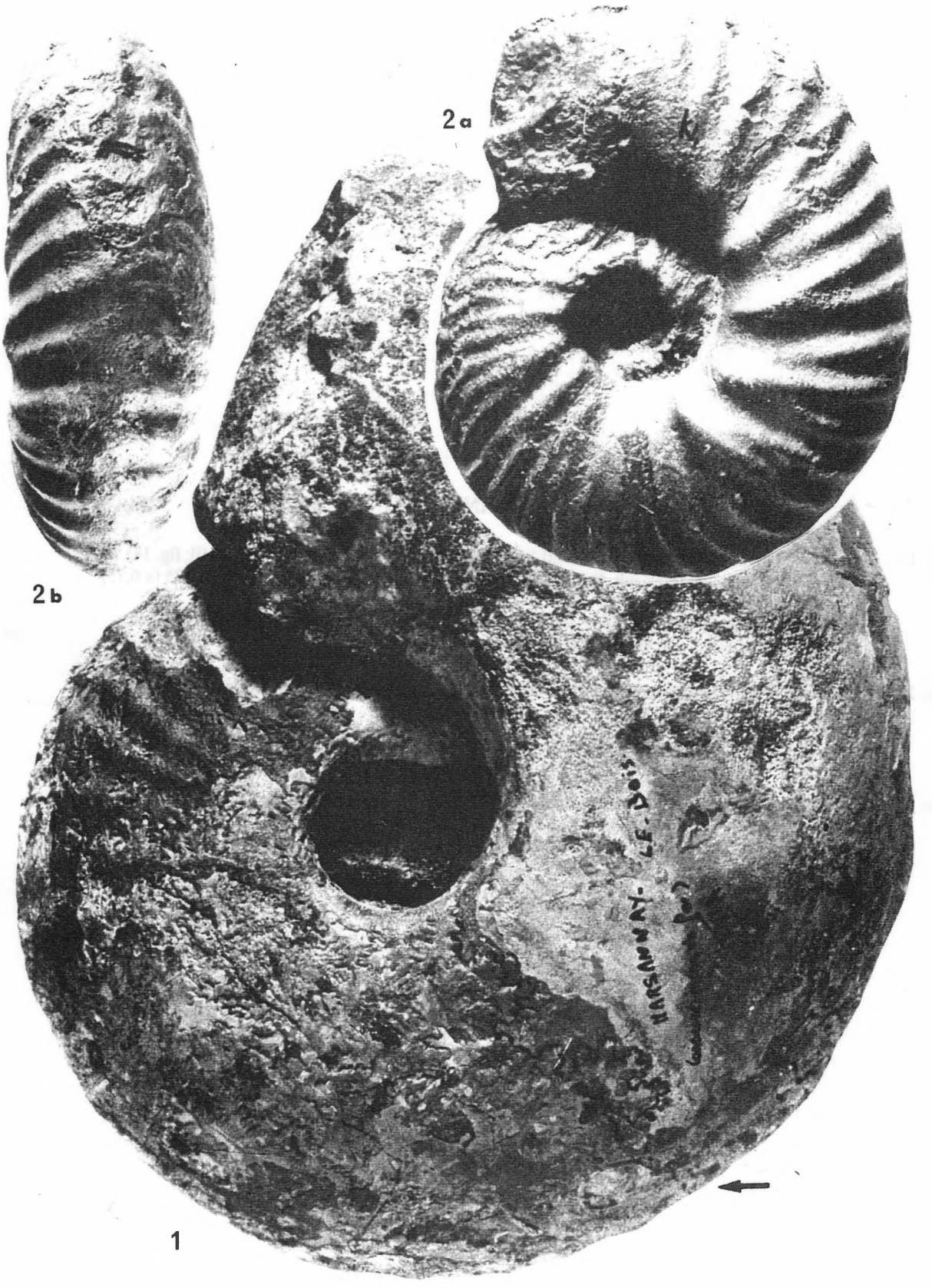

2a
2b
1

PLANCHE 9

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** (DOUVILLÉ). Holotype figuré par Douvillé (1912, pl. III, fig. 14). La Désidière, près Saint-Loup (Hérault, France) ; zone à Plicatilis. Coll. Roman, F.S. Lyon n* 11635 (x 0,75).

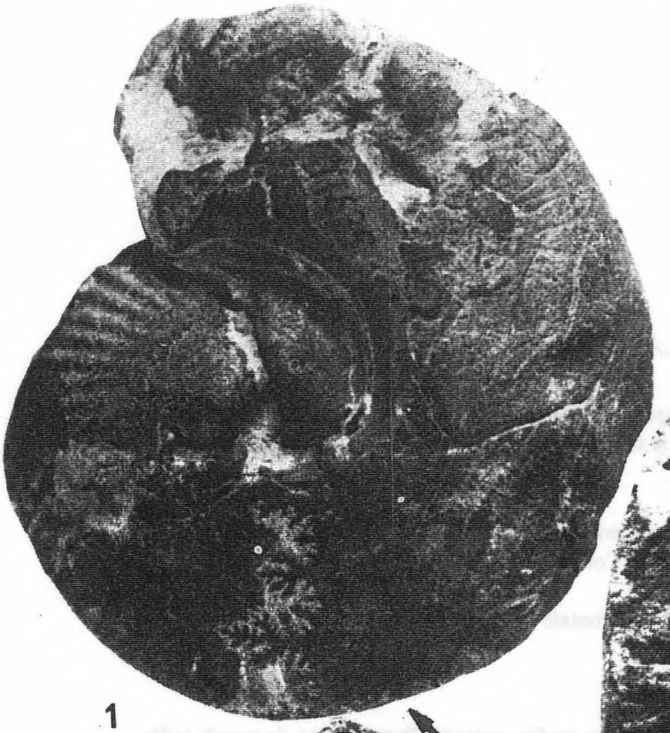
Holotype figured by Douvillé (1912, pl. III, fig. 14). La Désidière, près Saint-Loup, Hérault, France ; Plicatilis zone. F.S. Lyon, Roman Coll. n' 11635. (x 0,75).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tuberculatum.*** Vue orale de l'individu figuré pl. 7, fig. 3 (x 0,75).

For lateral view, see pl. 7, fig. 3 (x 0,75).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti*** macroconque. Vue orale de l'individu figuré pl. 8, fig. 1 (x 0,75).

For lateral view, see pl. 8, fig. 1 (x 0,75).



1



2



3

PLANCHE 10

Fig- 1 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Microconque, adulte et complet. Calcaires argileux à spongiaires ; zone à Plicatilis, sous-zone à Antecedens ; Arcy-sur-Cure, Yonne, France. I.S.T. Dijon, Coll. Thierry. (x 1).

Adult and complete microconch. Marly limestone with sponges. Plicatilis zone, Antecedens subzone ; Arcy-surCure, Yonne, France. I.S.T. Dijon, Thierry Coll. (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) romani*** (DOUVILLÉ). Vue frontale de l'individu figuré pl. 1, fig. 1 (x 1).

For lateral vîew, see pl. 1, fig. 1 (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes (Tornquistes) multicostatum*** nov. sp. morphe ***multicostatum***. Phragmocône de grande taille d'un individu microconque sans doute adulte. Oolite ferrugineuse, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale Etrochey, Côte D'or, I.S.T. Dijon, Col]. Thierry. (x 1).

Adult microconch wholly septate inner whorls. Iron-shot oolits, Plicatilis zone, Vertebrale subzone Etrochey, Côte-d'Or, France. I.S.T. Dijon, Thierry Coll. (x 1).

Fig. 4 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Tours internes entièrement cloisonnés d'un microconque, n' HM 12 ; vue orale montrant les tours internes très globuleux et l'apparition de la section subogivale. Daix, Côte D'or, zone à Plicatilis, sous-zone à Vertebrale. I.S.T. Dijon, Coll. Thierry. (x 1).

Microconch wholly septate inner whorls showing the rounded venter and the beginning of subogival section, n' HM 12. Plicatilis zone, Vertebrale subzone ; Daix, Côte-d'Or, France. I.S.T. Dijon, Thierry Coll. (x 1).


1
2
3
4

PLANCHE 11

Fig. 1 - ***Tornquistes (Tornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Lectotype, individu adulte et complet, à section épaisse. Terrains à chailles de Liesberg, Suisse, zone à Plicatilis. Musée de Porrentruy, n' LI, coll. KobY ; a : vue latérale ; b : vue ventrale (x 1).

Lectotype, complete and adult specimen with thick section. « Terrains à chailles », Liesberg, Switzerland Plicatilis zone. Porrentruy Museum n' LI, Koby Coll ; a : lateral view, b : ventral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***helvetiae***. Vue ventrale d'un individu microconque, adulte et complet. Coulanges près Pont-Saint-Ours (Nièvre). Oolite ferrugineuse de l'Oxfordien moyen, zone à Plicatilis. I.S.T. Dijon, Coll. Panthier, n' C 01 (x 1).

Lateral view of an adult and complete microconch. Coulanges, près Pont-Saint-Ours (Nièvre, France). Iron shot oolite, Plicatilis zone. I.S.T. Dijon, Coll. Panthier (x 1).

Fig. 3 - ***Tornquistes*** *(Tornquistes) multicostatum nov. sp.* morphe ***multicostatum***. Vue ventrale de l'individu figuré pl. 10,fig. 3 (x 1).

Sec pl. 10, fig. 3, for lateral view (x 1).

Fig. 4 - ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***helvetiae***. Vue ventrale de l'individu figuré pl. 3, fig. 3 (x 1).

For lateral view, sec pl. 3, fig. 3 (x 1).

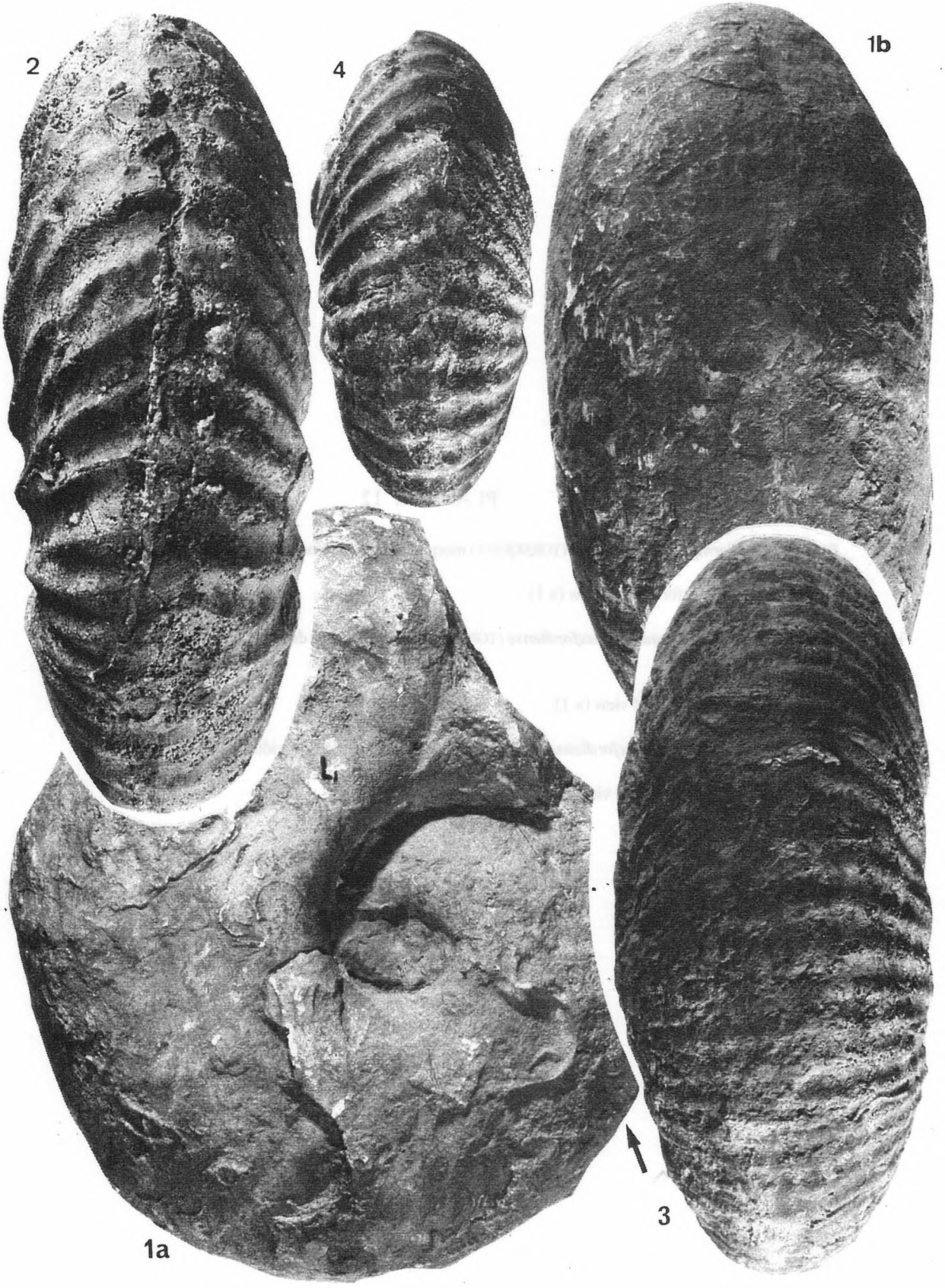

2
4
1b
L1
1a
3

PLANCHE 12

Fig. *1* ***Tornquistes (Tornquistes) helvetiae*** (TORNQUIST) morphe ***helvetiae***. Vue latérale de l'individu figuré Pl. 11, fig. 2 (x 1).

See pl. 11, fig. 2, for ventral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Vue latérale de l'individu figuré, pl. 10, fig. 4 (x 1).

See pl. 10, fig. 4 for oral view (x 1).

Fig. *3* - ***Tornquistes (Tornquistes) oxfordiense*** (TORNQUIST). Vue ventrale de l'individu figuré pl. 10, fig. 1 (x 1).

See pl. 10, fig. 1 for lateral view (x 1)

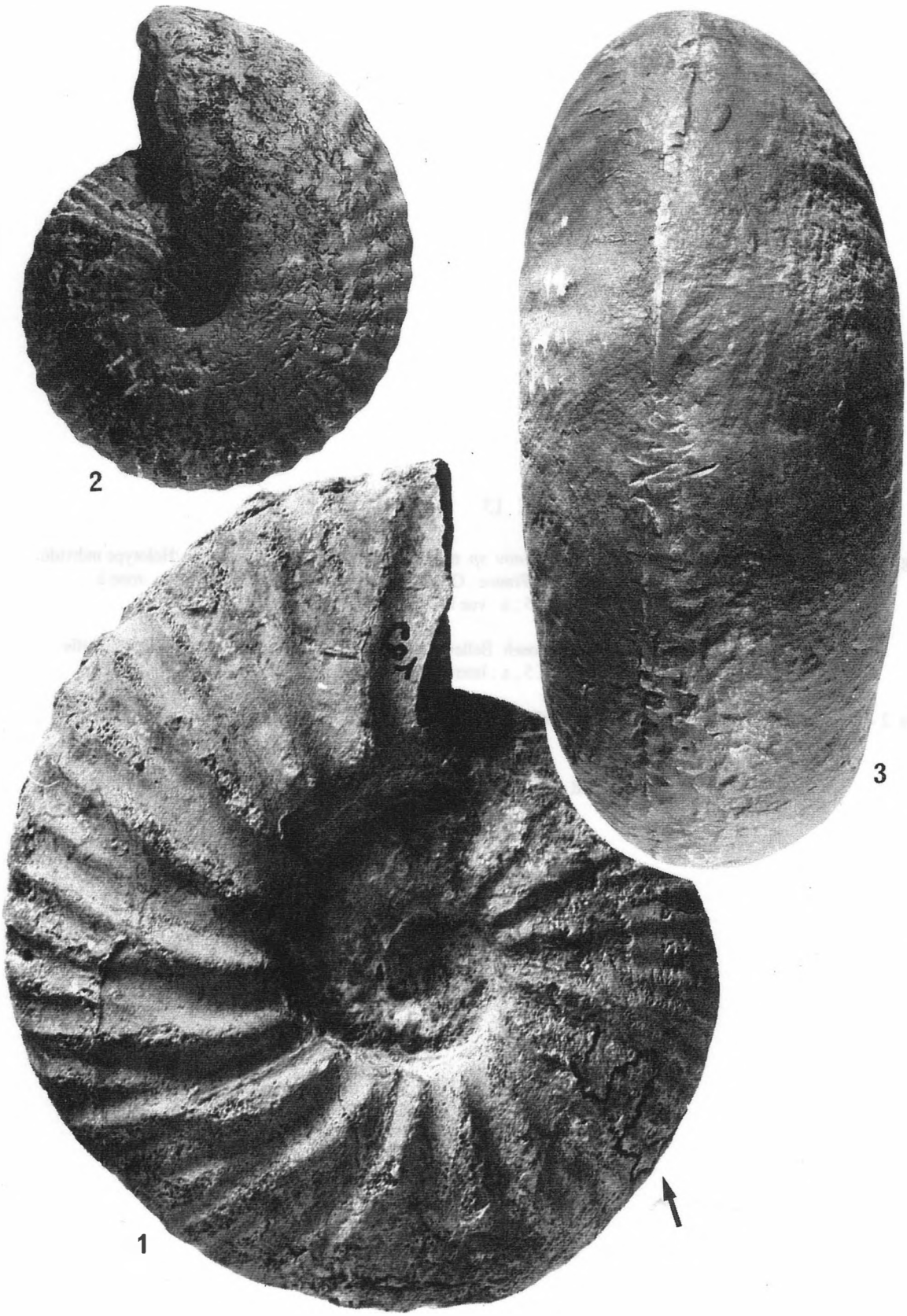

2
3
1

PLANCHE 13

Fig. 1 ***Tornquistes (Tornquistes) multicostatum*** *nov. sp.* morphe ***multicostatum*** microconque. Holotype individu adulte et complet. Bellevue, Haute-Marne, France ; Oolite ferrugineuse de l'Oxfordien moyen, zone à Plicatilis. COll. Géné, I.S.T. Dijon n' HM 5 ; a : vue latérale, b : vue orale (x 1).

Holotype. Complete and adult microconch. Bellevue, Haute-Marne, France ; Iron shot oolit, Plicatifis zone. I.S.T. Dijon, Géné Coll., n' HM 5 , a : lateral view, b : oral view (x 1).

Fig. 2 - ***Tornquistes (Pachytornquistes) tornquisti*** (DE LORIOL) morphe ***tornquisti***. Vue ventrale de l'individu figuré pl. 1, fig. 3 et pl. 5, fig. 1 (x 1).

See pl. 1, fig. 3 for oral view and pl. 5, fig. 1, for lateral view (x 1)


2
1b
1a