

UN EXEMPLE DE DIMORPHISME CHEZ LES PERISPHINCTIDES DE
L'OXFORDIEN DE COTE D'OR : ANALYSE DE LA VARIABILITE
DE L'ESPECE *SUBDISCOSPHINCTES DIVIONENSIS* NOV.

par Henri Tintant*

RESUME

L'étude biométrique et ontogénétique d'un important échantillon de Périssphinctidés des "Calcaires à fossiles silicifiés" des environs de Dijon (Oxfordien moyen, zone à Transversarium, sous-zone à Schilli), a mis en évidence la présence d'une seule espèce dimorphe, *Subdiscosphinctes divionensis* nov.

La forme microconque atteint un diamètre maximal de 155 mm et montre une ouverture avec apophyses latérales. L'ornementation est isocostée, avec des côtes nombreuses et fines, au plus bifurquées. Ce morphe est très proche de *S. kreutzii* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz).

La forme macroconque dépasse 370 mm de diamètre et montre une ouverture simple. Ses tours internes sont identiques à la forme précédente, mais avec l'âge les proportions se modifient et l'ornementation devient variocostée. Les côtes se renforcent et s'espacent, montrent une division polyfurquée palmée, puis se transforment en bourrelets espacés sur la loge d'habitation. Cette forme diffère assez des rares macroconques connus dans ce groupe pour justifier la création d'une espèce nouvelle, qui doit être placée dans le genre *Subdiscosphinctes* Malinowska et dans la sous-famille des Périssphinctidés.

AN EXAMPLE OF DIMORPHISM IN OXFORDIAN PERISPHINCTIDAE OF COTE D'OR :
VARIABILITY OF SPECIES *Subdiscosphinctes divionensis* NOV.

SUMMARY

The biometric and ontogenetic study of an important sample of Perisphinctidae collected in the "Calcaires à fossiles silicifiés" (Middle Oxfordian, Transversarium zone, Schilli subzone), near Dijon, demonstrates the occurrence of a single dimorphic species, *Subdiscosphinctes divionensis* nov.

The microconch reaches a diameter of 155 mm and develops a peristome with lappets. The ribbing is isocostate, with numerous, fine and bifurcated ribs. This morph looks very like *S. kreutzii* (Siem) and *S. richei* (de Riaz).

* Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, et Centre de Paléogéographie et de Paléobiologie évolutives, Associé au C.N.R.S.
6, bd. Gabriel, 21000 DIJON.

The macroconch exceeds a diameter of 370 mm, and has a simple peristome. The inner whorls are very like the preceding, but proportions change with age and ribbing becomes variocostate. Ribs become stronger and more distant, with a polyfurcate, palmate division. On the body chamber, they become finally widge-shaped. This form is different enough from all the other known macroconchs of that group to deserve the naming of a new species, which should belong to the genus *Subdisco-sphinctes* Malinowska, in the subfamily Perisphinctinae.

Introduction

L'existence d'un dimorphisme très accentué, d'origine vraisemblablement sexuelle, dans la famille des Périssphinctidés (*Ammonitina*, Jurassique) a été reconnue de longue date et de nombreux exemples en ont été donnés (Callomon, 1963 ; Enay, 1966 ...). Il se traduit par la coexistence au même niveau, de formes microconques de taille réduite, à ouverture munie d'apophyses latérales et à ornementation isocostée, et de formes macroconques de taille beaucoup plus grande à ouverture simple et à ornementation variocostée. Mais la constitution de couples bien établis n'est pas toujours facile faute de matériel suffisant et d'études assez précises, comparables à celles effectuées par J. Palfreman (1966, 1967) pour les Oppélidés. Tel est l'objet de la présente communication, qui porte sur une population assez importante de Périssphinctidés de l'Oxfordien moyen des environs de Dijon.

Les formes étudiées proviennent toutes d'une formation mince et bien caractérisée, les "Calcaires à fossiles silicifiés", exploités autrefois en de nombreuses carrières de la région dijonnaise. Epaisse d'une vingtaine de mètres, cette formation est constituée par des calcaires micritiques, à grain fin, de couleur claire, en bancs réguliers d'environ 20 cm, assez riches en fossiles entiers ou brisés dont le test est couvert d'orbicules de silice.

Cette formation surmonte les "Calcaires à *Pholadomya lineata*", en petits bancs bien réglés, souvent séparés par de minces lits argileux, et dépourvus de silicifications. Cet horizon est caractérisé par la présence de *Dichotomosphinctes wartae* Buck., *Discosphinctes jelskii* (Siem), *Larcheria schilli* (Opp.), *L. larcheri* Tint.

Au-dessus des "Calcaires à fossiles silicifiés" viennent les "Calcaires et marnes à *Pholadomya cor*", avec rares ammonites de la zone à Hypselum. La zone à Bifurcatus n'a pas été identifiée et semble correspondre à une lacune stratigraphique (Tintant, 1961 ; Tintant et Feuillée, 1973).

Les "Calcaires à fossiles silicifiés", outre des pistes de vers, des serpules et de nombreux Lamellibranches (*Gryphaea dilatata*, *Ctenostreon proboscideum*, etc.) renferment d'assez nombreuses ammonites ; ils sont notamment caractérisés par l'abondance des *Larcheria* (Tintant, 1961) auxquelles sont associés *Perisphinctes* (*Perisphinctes*) *cuneicostatus* Arkell, et des Périssphinctidés involutes à côtes nombreuses et fines, habituellement rangés dans le genre *Discosphinctes* Dacqué. Ces formes montrent non seulement des microconques, mais aussi des grands macro-

conques atteignant jusqu'à 375 mm de diamètre, qui paraissent n'avoir jamais été décrits jusqu'ici, et qui montrent au cours de leur développement ontogénique d'importantes modifications morphologiques.

Depuis près de trente ans, j'ai poursuivi l'exploitation des gisements de ce niveau aux environs de Dijon (Carrière des Buttes-Chaumont, Talant, Corcelles-les-Monts, Gemeaux), et tout récemment une intéressante série de macroconques, venant de Vergy, m'a été communiquée par M. J.F. Bazin.

Grâce à ces récoltes, et au matériel trouvé dans les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, j'ai pu constituer un important échantillon comportant une trentaine d'individus microconques et une vingtaine de macroconques à tous les stades de leur développement.

Sur ces individus ont été mesurés les caractères habituels, hauteur H et épaisseur E du tour, diamètre de l'ombilic O, nombre des côtes primaires N et secondaires n, indice de division i. Le nombre des côtes a été compté par demi-tour, afin de permettre l'utilisation d'individus incomplets ; cette procédure met d'ailleurs mieux en évidence les changements de l'ornementation que le classique compte des côtes par tour.

Ces données quantitatives ont ensuite été traitées par les méthodes classiques de l'analyse statistique univariée et bivariée (voir Imbrie, 1956 ; Tintant, 1963). On a pu ainsi mettre en évidence l'homogénéité de la population étudiée, et définir de façon précise une espèce nouvelle. Dans l'exposé qui suit, j'étudierai d'abord les caractéristiques et la variabilité de cette espèce, puis je discuterai de son attribution spécifique, enfin de sa position générique et familiale. Cet ordre, inverse de celui généralement adopté, me paraît beaucoup plus logique, car ce n'est qu'une fois bien définies les caractéristiques d'une espèce que l'on peut étudier ses affinités génériques et sa place dans la classification

Famille *Perisphinctidae* Steinmann 1890

Sous-famille *Perisphinctinae* Steinmann 1890

Genre *Subdiscosphinctes* Malinowska 1972

Subdiscosphinctes divionensis sp. nov.

(Pl. I à VIII)

Holotype : spécimen n° E.V. 3, pl. IV, fig. 1

Provenance ; Vergy, Côte d'Or

Niveau : Calcaires à fossiles silicifiés ; sous-zone à Schilli; horizon à Larcheri.

Etymologie : de *Divio*, nom latin de la ville de Dijon.

Diagnose : Espèce dimorphe du genre *Subdiscosphinctes*. Forme macroconque de grande taille (jusqu'à 375 mm de diamètre), involute dans les tours internes, devenant de plus en plus évolutive avec l'âge. Section des tours comprimée, plus ou moins rectangulaire. Ornementation faite de côtes tranchantes, minces, très serrées dans les tours internes, proverses. Leur nombre augmente jusqu'au diamètre de 100 mm, où il atteint un maximum (environ 80), puis décroît régulièrement jusqu'à la loge d'habita-

tion. Bifurquées dans les tours internes, elles deviennent tri, puis quadrifurquées. Division de type monoschizotome, palmée. Sur la loge, longue d'un demi-tour, les côtes secondaires disparaissent et les primaires se transforment en bourrelets espacés. Ouverture simple.

Forme microconque atteignant 160 mm, identique aux tours internes de la forme macroconque, mais à section plus comprimée et ornementation isocostée le nombre des côtes primaires s'accroît jusqu'à l'ouverture où il peut dépasser 120. Ouverture munie d'apophyses latérales.

Dimensions : les dimensions de l'holotype et d'un certain nombre d'exemplaires sont indiquées dans le tableau 1. Chaque fois que cela a été possible, les mesures ont été prises sur chaque individu à plusieurs diamètres différents. Faute de place, nous n'avons pas donné les dimensions de tous les spécimens composant l'échantillon et qui ont servi aux calculs et à la construction des graphiques ci-dessous.

N°	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
Formes macroconques											
E.V. 3 (Holotype)	320	77	24	55	17	0,71	155	52	26		
	250	72	29	56	23	0,78	114	46	32		
	195	66	34				82	42	36		
	135						54	40	44		
	90						34	37	52		
	65						23	36	43		
E.V. 4	375	90	24	63	17	0,59	186	50	20		
T. 124	340	96	28	58	17	0,60	168	49	24		
	265	67	26	44	18	0,66	120	45			
	85						32	37	44		
T. 121	295	82	28	58	20	0,71	145	49	34	96	3,8
	240	65	27	54	22	0,82	107	45	38		3,2
	175	54	31				72	41	42		2,8
T. 31	290	85	29	60	21	0,71	145	50	34		3,6
	220	70	32	48	22	0,70	102	46	38		3,0
	155	50	33				66	43	42		
	101						40	39	48		
	80						30	37	52		
T. 125	270	73	27	69	25	0,94	119	44	35		3,0
	200	64	32				87	43	40		2,7
	140						56	40	40		
	105						38	37	55		
T. 120	245	75	30,5	56	23	0,74	104	42	30		3,3
	200	65	31,5	48	24	0,76	76	38	38		3,2
	145	53	36				55	37	45	2,5	

N° Formes macroconques (suite)	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
E.V. 2	230	72	31,5	52	22,5	0,72	98	41	28	75	3
	190	69	34	48	25	0,70	76	40	36	78	2,6
	140	52	37	40	29	0,77	56	39	52		2,4
	100						37	37	46		
	72								36		
T. 123	210	65	31	56	27	0,86	90	43	36		2,5
	180	58	32	42	23	0,73	70				2,4
	134	48	35	30	23	0,63			55		
E.V. 1	196	65	33	46	29	0,71	78	40	31	86	2,8
	152	51	33,5	42	28	0,80	60	39,5	46	96	2,8
	112	39	35	35	28	0,90	39	35	56		2,2
T. 113	195	58	25	40	20,5	0,69	88	45	28		2,8
	150	49	32	34	23	0,70	60	40			3,6
	90	39	43				35	38	52		2
T. 111	185	58	31	42	23	0,73	75	40	40		2,8
	112	40	36	30	26,5	0,75	35	31	53		2,1
	85						28	33	45		
	66	29	44	20	30	0,70	19	29	42		
T. 107	155	49	31	35	23	0,72	59	38	42		
	114	41	36				42	36	50		
Formes microconques											
T. 103	155	46	30	28	18	0,65	63	40	66		
	118	39	32	22	19	0,58	44	37			
	84	32	38	19	22,5	0,60	27	32	50		
T. 108	150	46	30	30	20	0,66	65	43	66		2
	118	39	33	22	19	0,56	42	35,5	54		1,7
	82						28	30	42		
T. 112	144	50	35	29	20	0,56	60	42	68		2
	114	35	31	25	22	0,71	52	45	56		1,8
	85	24	28	21	25	0,88					
T. 110	126	41	32,5	26	20	0,59	44	35	64		
	102	36	35	23	22	0,64	43	33	54		
T. 133	120	37	31	25	21	0,62	53	44	58		
	100	32	32	23	23	0,72	42	42	52		
	75	26	35	16	21	0,69	31	40	45		
T. 104	110	42	38	29	26	0,69	38	34	60		1,8
	80	32	40	24	30	0,75	24	30			1,6
	55	22	38	19	34	0,85	16,5	30	48		

N° Formes Microconques (suite)	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
T. 132	110	42	38	31	28	0,74	37	34	64		1
	78	31	40	24	31	0,77	25	32	46		1,8
	58	23	41	21	36	0,91	17	29	42		1,6
T. 140	110	37	35	24	22	0,65	43	39	58		
	92	33	35				32	34			
	60								38		
T. 105	94	36	38	23	25	0,70	30	32	48		
	75	29	39	20	28	0,73	25	33	42		
T. 131	95	34	36	26	27	0,76	32	34	50		
	76	29	36	22	27	0,76	26	33	40		
	55	19	34,5	16	29	0,84	17	31	38		
T. 130	93	36	39	29	27	0,70	30	32	55		
	70	29	41	19	27	0,65	22	31	50		
	55								35		
T. 135	91	31	34	24	28	0,78	30	33	54		
	73	27	37	19	26	0,70	24	31	45		
	54	20	37	13	25	0,75	19	35	40		
T. 109	35	14	40	9,5	27	0,70	9	2,27	27		
	24	9	37	7	30	0,78					

Tableau 1 - Dimensions de quelques spécimens de *Subdiscosphinctes divionensis* n.sp.

D - Diamètre. H - hauteur du tour. E - Epaisseur du tour.
O - Diamètre de l'ombilic (toutes ces valeurs en mm). h,
e, o - Les mêmes variables exprimées en fonction du dia-
mètre. N - Nombre des côtes primaires par demi-tour. n -
nombre des côtes externes par demi-tour. i - Indice de di-
vision des côtes.

Provenance des spécimens :

Carrière des Buttes-Chaumont : T. 104; T. 105, T. 111,
T. 123, T. 124, T. 130, T. 131, T. 132.

Talant - T. 103, T. 107, T. 108, T. 110.

Corcelles-les-Monts - T. 31, T. 112, T. 113, T. 120, T. 125,
T. 140, T. 109.

Vergy (L'Etang-Vergy) - E.V. 1, E.V. 2, E.V. 3, E.V. 4.

Chaux (route de Chaux au Meuzin) - T. 121, T. 135.

Tous ces exemplaires sont déposés dans les collections de
Paléontologie de l'Institut des Sciences de la Terre de
Dijon.

Forme microconque :

La distinction entre individus adultes de la forme microconque, et jeunes ou nucleus de la forme macroconque, est souvent impossible en l'absence de l'ouverture, d'autant plus que le mode de fossilisation de nos exemplaires ne permet généralement pas d'observer les cloisons.

Les apophyses jugales, caractéristiques des microconques chez les Périssphinctidés comme dans beaucoup d'autres familles, n'ont que très rarement été observées chez les *Subdiscosphinctes*. Dans la série étudiée ici, deux individus au moins montrent très nettement ces apophyses. Courtes et larges, elles sont précédées d'un sillon étroit, mais profond, bordé de part et d'autre par un mince bourrelet (pl. I, fig. 1 b ; pl. III, fig. I). Ce fait confirme la présence des formes microconques et permet d'en préciser les caractères.

Description de l'adulte microconque : les deux exemplaires (T 103 et T 112) munis du péristome mesurent respectivement 155 et 144 mm. On peut donc estimer que la taille maximale de l'adulte microconque doit être comprise entre 150 et 160 mm.

A ce stade, l'ombilic est relativement large (environ 42 % du diamètre) et très plat. La section du tour (fig. 5 a, b) au voisinage de l'ouverture, est très comprimée (rapport E/H inférieur à 0,60). Les flancs sont plats, la paroi ombilicale basse, mais abrupte, le rebord ombilical arrondi, la région ventrale étroite et arrondie.

L'ornementation consiste en côtes primaires très nombreuses (120 à 130 par tour), très fines, tranchantes, droites, mais fortement proverses. Elles prennent naissance sur la paroi ombilicale, qu'elles traversent en direction d'abord rétroverse, pour se recourber brusquement vers l'avant sur le rebord ombilical. La plupart des côtes se bifurquent vers le tiers supérieur de la hauteur du flanc, en donnant deux côtes secondaires fines, proverses, d'égale force, traversant la région ventrale en dessinant un léger sinus vers l'avant. La bifurcation est de type dissymétrique, la côte primaire se prolongeant sans discontinuité dans l'une des secondaires, et l'autre secondaire venant se placer en avant de celle-ci. Un certain nombre de côtes primaires restent simples, si bien que l'indice de division reste généralement inférieur à 2. Cependant, le nombre de ces côtes décroît avec l'âge et, dans le dernier quart de tour, la bifurcation est la règle. Je n'ai observé aucune côte trifurquée chez ces microconques.

La ligne de suture n'est pas clairement observable. La loge d'habitation semble mesurer un demi-tour. Elle porte généralement une constriction étroite et peu profonde, parallèle à l'ornementation.

Variations individuelles et variations de croissance : l'étude de la variabilité de la forme microconque a pu être effectuée à partir de 28 individus dont la taille varie de 35 à 155 mm. Les points représentatifs des mesures sont portés sur les figures 1 à 4. L'analyse de la croissance des caractères quantifiables (hauteur et épaisseur des tours, diamètre de l'ombilic) en fonction du diamètre, menée par les méthodes

de l'analyse bivariée, montre la grande homogénéité de l'échantillon étudié : les points représentatifs se distribuent en un nuage très dense ; les coefficients de corrélation sont toujours supérieurs à 0,96 ; les coefficients de dispersion relative sont de l'ordre de 7 %, valeur tout-à-fait comparable à celles obtenues dans d'autres groupes d'Ammonites (Tintant, 1963). Une seule exception est celle de l'épaisseur du tour ($r = 0,913$ et $D_a = 15,8$), mais ces valeurs plus élevées paraissent s'expliquer par la présence fréquente de légères déformations.

Relation	F	r	b	S_b	a	S_d	D_a	Z	Z'
D - H microconques	35	0,963	0,285	0,0138	6,29	7,35	7,66)	1,74 (NS)	0,40 (NS)
macroconques	31	0,979	0,256	0,0094	10,60	12,52	6,93)		
ensembles	66	0,985	0,269	0,0057	8,01	11,04	8,13)		
D - E microconques	34	0,913	0,176	0,0123	6,054	14,12	15,8)	1,23 (NS)	0,79 (NS)
macroconques	23	0,957	0,197	0,0119	7,88	19,51	10,5)		
ensemble	57	0,967	0,213	0,0071	7,88	13,44	13,4)		
D - O microconques	35	0,971	0,455	0,0183	-8,76	7,43	7,7)	0,81 (NS)	0,96 (NS)
macroconques	36	0,986	0,502	0,0139	-14,51	12,14	6,89)		
ensemble	71	0,989	0,489	0,0086	-12,17	10,25	7,31)		
E - H ensemble	57	0,970	0,698	0,0257	0,523	5,28	10,34		
D - N microconques	20	0,945	0,352	0,0257	17,19	12,25	11,77		
macroconques	29	-0,839	-0,121	0,0122	65,3	37,4	17,53		

Tableau 2 - Equations de croissance des dimensions de la coquille.

F - Effectif de l'échantillon. r - Coefficient de corrélation. b - Coefficient de pente. S_b - Erreur type sur b. a - Interception. S_d - Coefficient de dispersion absolue. D_a - Coefficient de dispersion relative. Z - Test de comparaison des pentes des droites de régression. Z' - Test de comparaison des positions des droites de régression.

Les variations en fonction du diamètre sont parfaitement linéaires dans tous les cas étudiés. Les paramètres des équations de croissance sont consignés dans le tableau 2. Mais cette isométrie n'empêche pas d'importantes variations dans les proportions de la coquille avec l'âge, par suite de fortes disharmonies de croissance.

C'est ainsi que la hauteur du tour (fig.1) montre une forte disharmonie minorante, le rapport $h = 100 H / D$ décroissant constamment, de 41 % pour des formes de 50 mm de diamètre à 32 % pour les grands individus de 150 mm. Cette variation est linéaire, sans brisure, sauf au voisinage de l'ouverture où la hauteur du tour diminue brusquement.

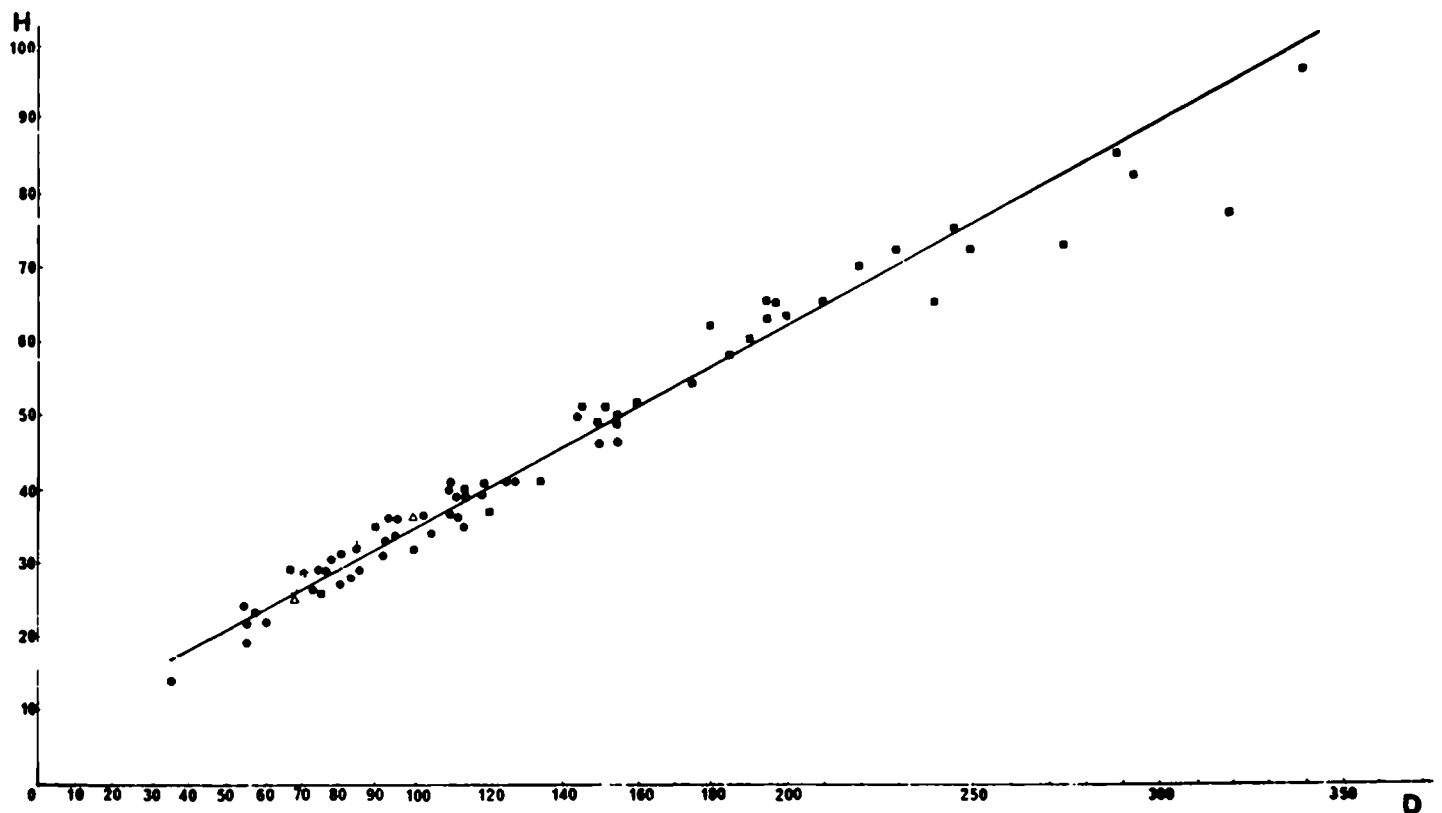


Fig.1 : Diagramme de dispersion des hauteurs du tour H en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. Cercles noirs : microconques. Carrés noirs : macroconques. Cercles blancs : *S. richei*. Triangles blancs : *S. kreutzii*. La droite représente l'équation de croissance ajustée à l'ensemble de l'échantillon.

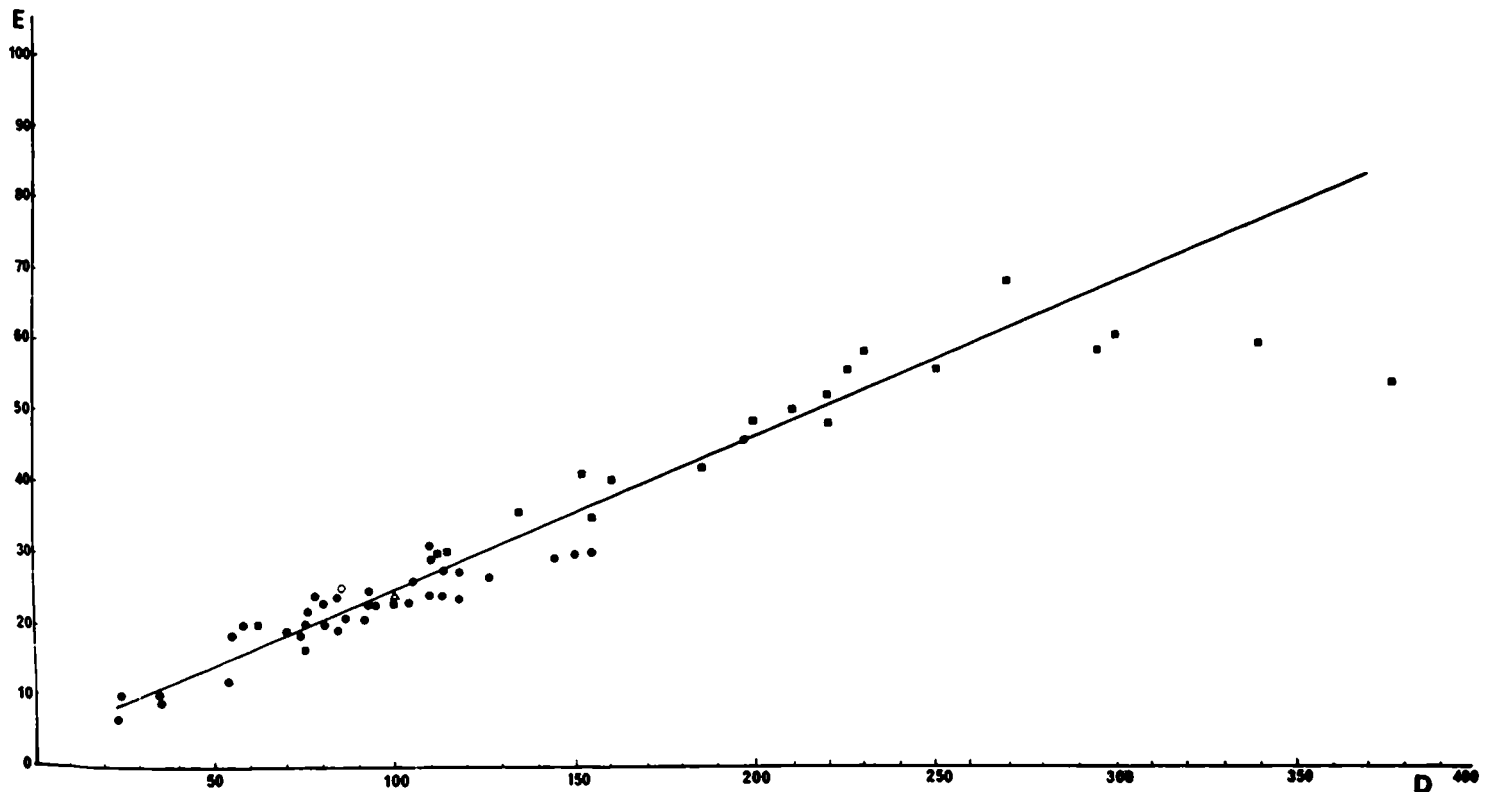


Fig.2 : Diagramme de dispersion de l'épaisseur du tour E en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. Noter la décroissance de l'épaisseur dans les formes de plus grand diamètre (adultes macroconques). Mêmes notations que fig.1.

L'épaisseur (fig.2) montre le même phénomène : décroissance disharmonique de e , qui passe de 28 à 24 % du diamètre entre 50 et 150 mm, et contraction de l'épaisseur au voisinage de l'ouverture.

La section du tour, résultante des croissances en hauteur et en épaisseur, montre également des modifications notables dans ses proportions, exprimées par le rapport E/H , et dans sa forme. Le premier décroît rapidement avec l'âge, passant de 0,80 chez les jeunes, de diamètre inférieur à 50 mm, à 0,70 chez les formes de 100 mm et plus. Sur la loge d'habitation, la constriction du tour s'accroît et se traduit par une compression notable, entraînant un rapport E/H inférieur à 0,60. A ces modifications dans les dimensions de la section s'ajoutent des modifications dans la forme ; chez le jeune, la section est trapézoïdale, sa plus grande épaisseur est située près du rebord ombilical et, de là, les flancs assez renflés convergent vers la région externe étroite et arrondie ; chez l'adulte, la section devient plus ou moins rectangulaire, les flancs sont plats et parallèles. Cette modification, très progressive, se produit plus ou moins tardivement suivant les individus (voir fig.5 b, d, e).

L'ombilic (fig.3) varie en sens inverse de la hauteur du tour, avec une forte disharmonie majorante : il passe de 28 % du diamètre chez les formes jeunes (diamètre inférieur à 50 mm) à plus de 40 % chez les grands adultes atteignant 150 mm. Il en résulte que son diamètre est inférieur à la hauteur du tour jusqu'à un diamètre de 90 mm, pour devenir supérieur à H au-dessus de cette valeur. On voit ici le danger d'une classification des espèces basée sur la comparaison des dimensions de l'ombilic et de la hauteur du tour, comme par exemple celle proposée par Klebelsberg (1907, p.166).

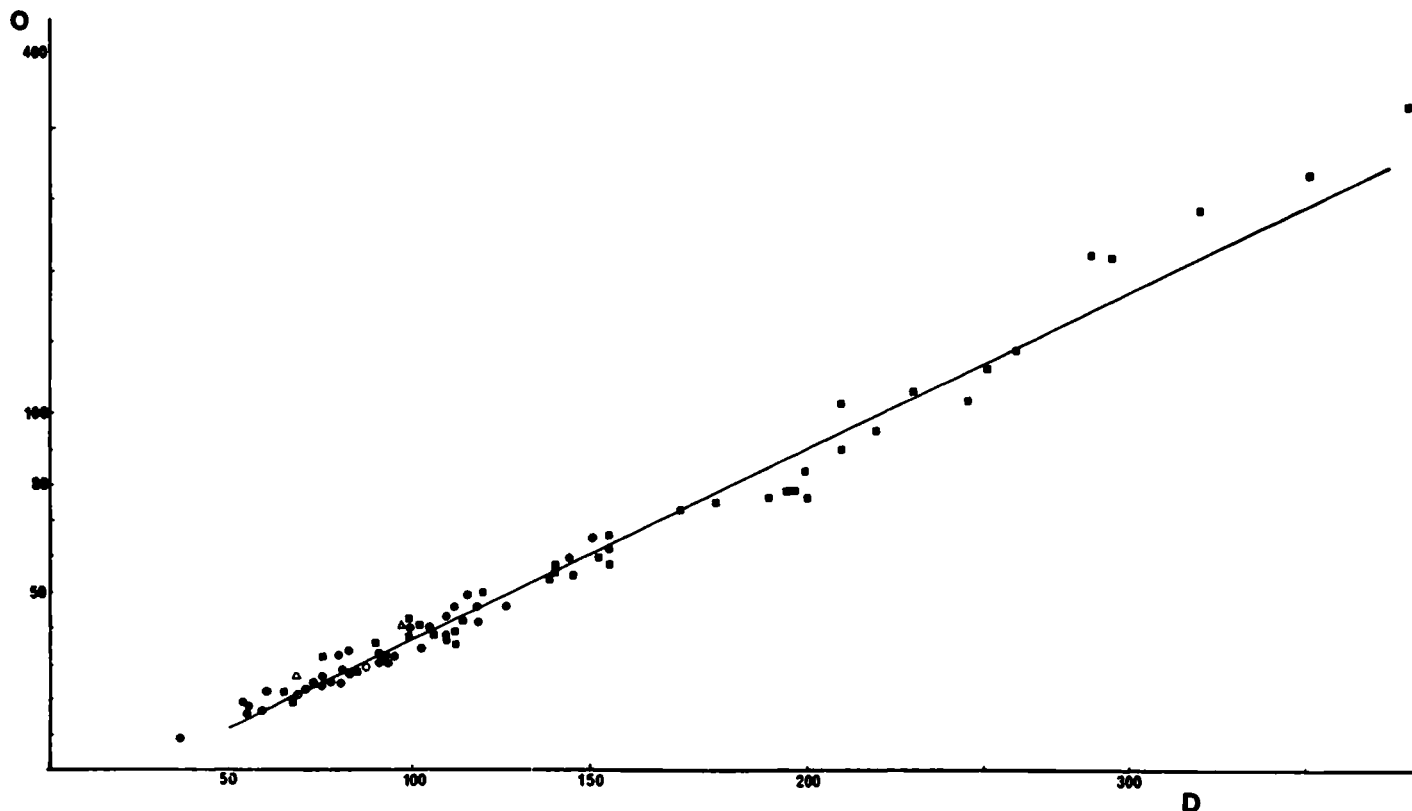


Fig.3 : Diagramme de dispersion du diamètre de l'ombilic O en fonction du diamètre de la coquille D (en mm), dans l'échantillon de *S. divio-nensis* sp.nov.
Même notations que figure 1.

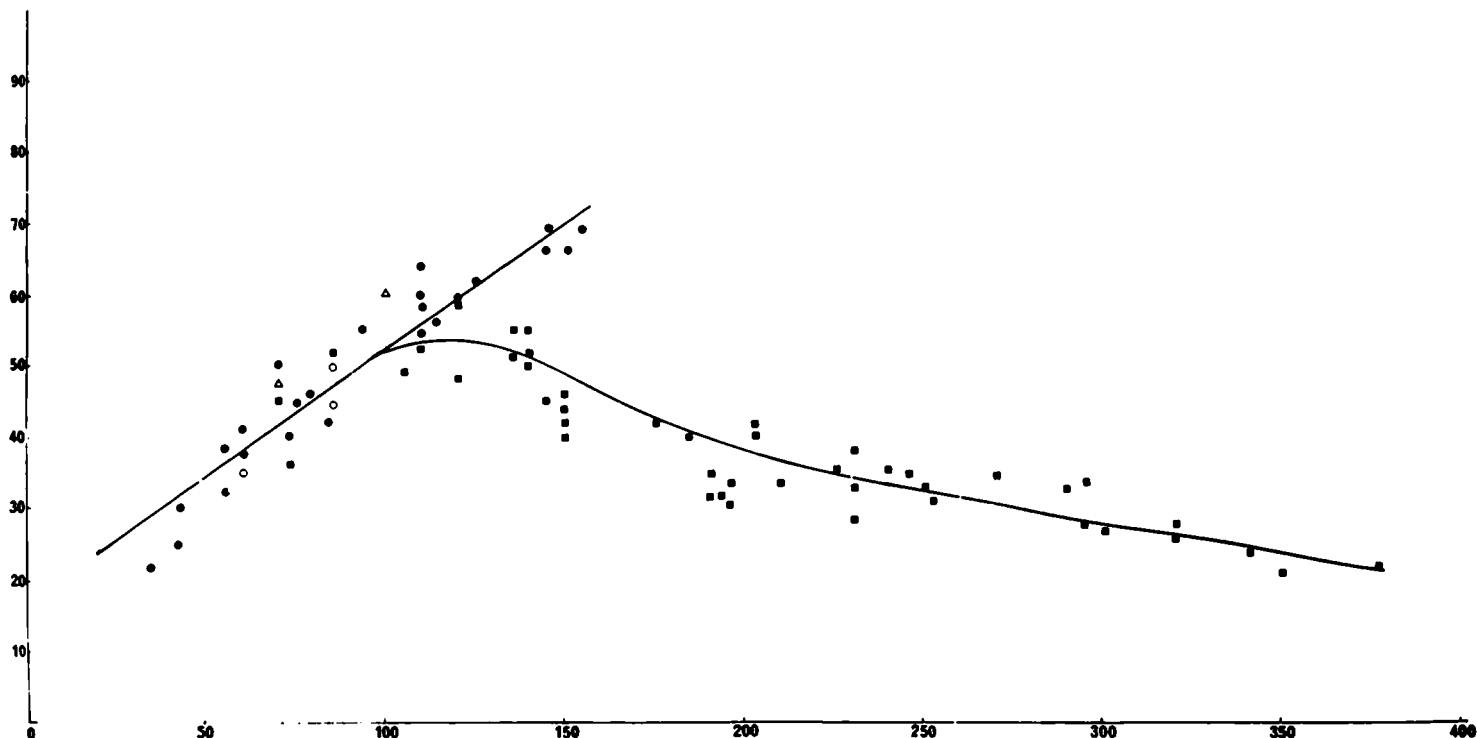


Fig.4 : Variation du nombre des côtes par demi-tour N en fonction du diamètre D (en mm) dans l'échantillon de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. La droite représente l'équation de croissance ajustée aux formes microconques. La courbe correspond à la variation moyenne du nombre des côtes chez les macroconques. Mêmes notations que fig.1.

L'ornementation enfin (fig.4) varie assez peu avec l'âge et reste toujours isocostée. On observe simplement un accroissement constant et linéaire du nombre des côtes primaires au cours de la croissance ; il passe d'une trentaine par demi-tour chez les petits individus ($D = 40$ mm) à plus de 60 chez les plus grands ($D = 150$ mm). En outre, chez les jeunes, les côtes primaires demeurant simples sont relativement nombreuses ($i = 1,5$ environ), et les secondaires se présentent souvent sous forme d'intercalaires. Chez les adultes, la bifurcation devient la règle et la liaison entre primaires et secondaires est plus nette. On n'observe aucune trace de trifurcation chez ces microconques. Comme il est de règle chez les Ammonites, la variabilité de l'ornementation est très supérieure à celle des caractères de la coquille. La dispersion relative est de l'ordre de 12 %.

Les constrictionnements généralement présentes sur la loge d'habitation paraissent plus rares ou même absentes chez les jeunes.

Il résulte de ces variations ontogéniques que l'allure des individus se modifie progressivement avec l'âge. Les jeunes montrent un ombilic assez étroit, une section trapézoïdale à flancs légèrement renflés, une costulation assez espacée. Les adultes au contraire présentent un ombilic large, une section plus comprimée à flancs plats, une costulation très dense. Il serait erroné d'attribuer à ces différences une valeur spécifique.

: Représentée par une vingtaine d'individus à divers stades de leur croissance, cette forme montre une variation ontogénique considérable, qui, à partir de tours internes identiques aux microconques décrits ci-dessus, conduit à de très grands individus dont le diamètre dépasse 375 mm et dont la morphologie est si différente que seule l'étude de séries complètes permet d'affirmer leur identité.

L'analyse statistique démontre que cette évolution individuelle est parfaitement continue, et ne fait que prolonger les tendances déjà notées chez les microconques. Les diagrammes (fig. 1 à 4) montrent bien que les dimensions des macroconques se placent exactement dans l'alignement de celles des microconques. Plus précisément encore, les équations de croissance calculées séparément, d'une part pour les microconques, d'autre part pour les macroconques, ne montrent aucune différence significative, ni pour les pentes, ni pour les intercepts (tableau 2). Enfin, les dimensions des tours internes des macroconques, lorsqu'elles ont pu être mesurées, se placent exactement au sein de celles des microconques de taille correspondante.

Il est très remarquable que la réunion en un seul ensemble des formes macroconques et microconques conduise à des coefficients de corrélation améliorés, et à une diminution de la dispersion relative. Il y a donc une parfaite homogénéité dans les dimensions des deux groupes. On retrouve ainsi, chez les grandes formes, les disharmonies de croissance déjà observées dans les microconques, et notamment l'accroissement constant du diamètre relatif de l'ombilic, qui finira par dépasser 50 % du diamètre total de la coquille chez les plus grands adultes, et la décroissance de l'épaisseur relative, qui donnera à ces individus une section très comprimée.

Ce n'est que sur la loge d'habitation que l'on observe des écarts importants par rapport à la linéarité : diminution de l'épaisseur et de la hauteur du tour, qui tend par suite à se contracter tendance corrélative, mais moins accentuée, à l'ouverture de l'ombilic.

Beaucoup plus frappantes sont les variations que subit l'ornementation. Dans les tours internes, jusqu'à un diamètre de 100 mm environ, cette dernière est indistinguishable de celle des microconques : même forme et même densité des côtes, même type de division. Mais au-delà de ce diamètre, au lieu de continuer à croître, le nombre des côtes se stabilise, passant par un maximum (50 à 45 côtes par demi-tour) pour un diamètre compris entre 100 et 150 mm, puis il décroît régulièrement pour tomber à 40 environ vers $D = 200$ mm, et finalement à moins de 25 dans les plus grands adultes, au-dessus de 300 mm (fig.4).

La décroissance du nombre des côtes à partir de 150 mm est assez régulière et pratiquement linéaire, mais elle montre une dispersion plus forte que celle des autres caractères ($r = 0,84$ et $D = 17,8$ %). Ceci s'explique d'une part par le fait que les courbes individuelles de costulation ne sont pas en réalité rigoureusement linéaires, d'autre part par les fortes variations que présente la position du pic de ces courbes, qui peut se produire à des diamètres variant de 80 à 150 mm.

Ces modifications dans la densité des côtes s'accompagnent de modifications dans leur force et dans le mode de division. A mesure qu'elles s'espacent, les côtes primaires se renforcent et perdent leur caractère tranchant pour devenir rondes et épaisses. Sur le dernier demi-tour, elles se transforment même en véritables bourrelets très saillants, identiques

à ceux rencontrés dans *Arisphinctes* ou dans *Decipia*. Simultanément, l'indice de division s'accroît ; d'abord apparaissent des intercalaires entre les côtes bifurquées, puis ces intercalaires se réunissent à celle-ci, donnant des faisceaux de 3 côtes monoschizotomes. La côte primaire s'épaissit avant le point de division et les côtes secondaires sortent progressivement de celle-ci suivant un dispositif très caractéristique que l'on peut qualifier de palmé (voir fig. 8b et pl. VI, fig. 1). Sur la fin du phragmocône, une quatrième côte externe apparaît fréquemment. Il n'y a pas d'intercalaire libre entre les faisceaux. A ce stade, la costulation est vigoureuse, aussi bien pour les primaires que pour les secondaires. Mais sur la loge d'habitation, les secondaires s'affaiblissent rapidement, et seuls persistent des bourrelets épais et espacés.

Ces variations permettent de distinguer, au cours de l'ontogenèse de l'espèce, les stades suivants :

- a) jusque vers 100 mm, les tours internes du macroconque sont absolument identiques aux microconques précédemment décrits, et ne peuvent en être distingués.
- b) entre 100 et 150 mm, les dimensions des deux formes restent identiques, mais les jeunes macroconques ne présentent naturellement aucune des modifications liées à la maturité des microconques. Par suite, la section reste notablement plus épaisse ($E/H = 0,70$). En outre, l'ornementation commence à se modifier. Le nombre de côtes primaires ne s'accroît plus, le maximum étant atteint ici ; ces côtes commencent à se renforcer, à s'espacer et on voit apparaître des intercalaires entre les faisceaux bifurqués. A ce stade, il est donc assez aisé de distinguer les jeunes macroconques des microconques de même diamètre (pl. II, fig. 1, pl. V).
- c) de 150 à 300 mm, l'ombilic s'accroît considérablement en valeur relative, passant de 40 % à près de 50 % du diamètre ; la section de modifie

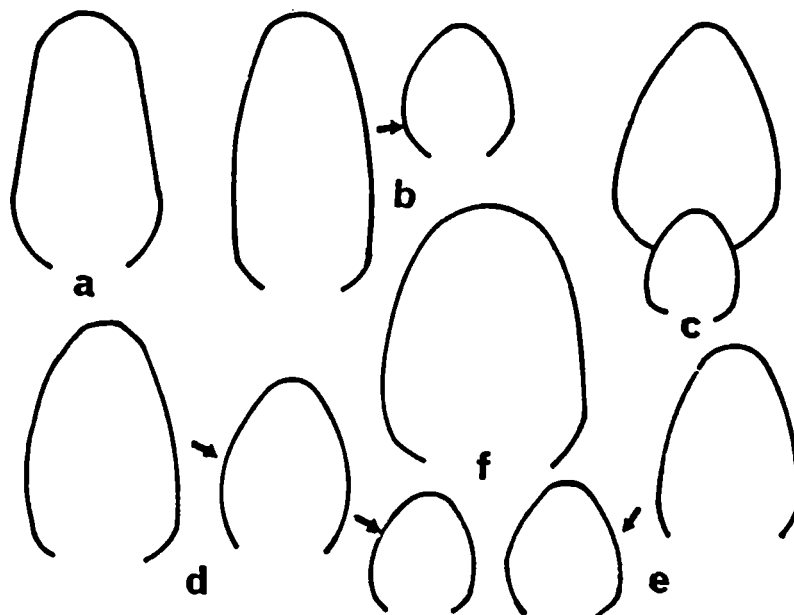


Fig.5 : Forme de la section chez quelques individus microconques de *S. divionensis* sp. nov. Noter les variations de la forme de la section avec l'âge chez un même individu. x 1.

a : T.103. b : T.111. c : T.104. d : T.110. e : T.107.

f : *Subdiscosphinctes* sp. nov. A, T.101.

peu. Les côtes primaires deviennent de plus en plus fortes et espacées. Elles s'épaississent nettement à leur extrémité distale, où elles se divisent régulièrement en trois, parfois en 4 côtes externes assez fortes. La division reste monoschizotome, palmée. Vers la fin de ce stade, l'indice de division approche de 4, mais les côtes secondaires commencent à s'atténuer (pl. IV, fig. 1-2 ; pl. VIII, fig. 2).

d) à partir d'un diamètre de 300 mm environ, c'est-à-dire sur le dernier demi-tour des plus grands exemplaires, correspondant sensiblement à la loge d'habitation, apparaît le stade final caractérisé par la disparition des côtes secondaires et la transformation des côtes primaires en bourrelets épais et espacés (pl. III, fig. 2). L'ombilic s'ouvre en s'écartant de la linéarité et devient très large (plus de 50 % du diamètre), la section très comprimée entre les bourrelets (fig. 6).

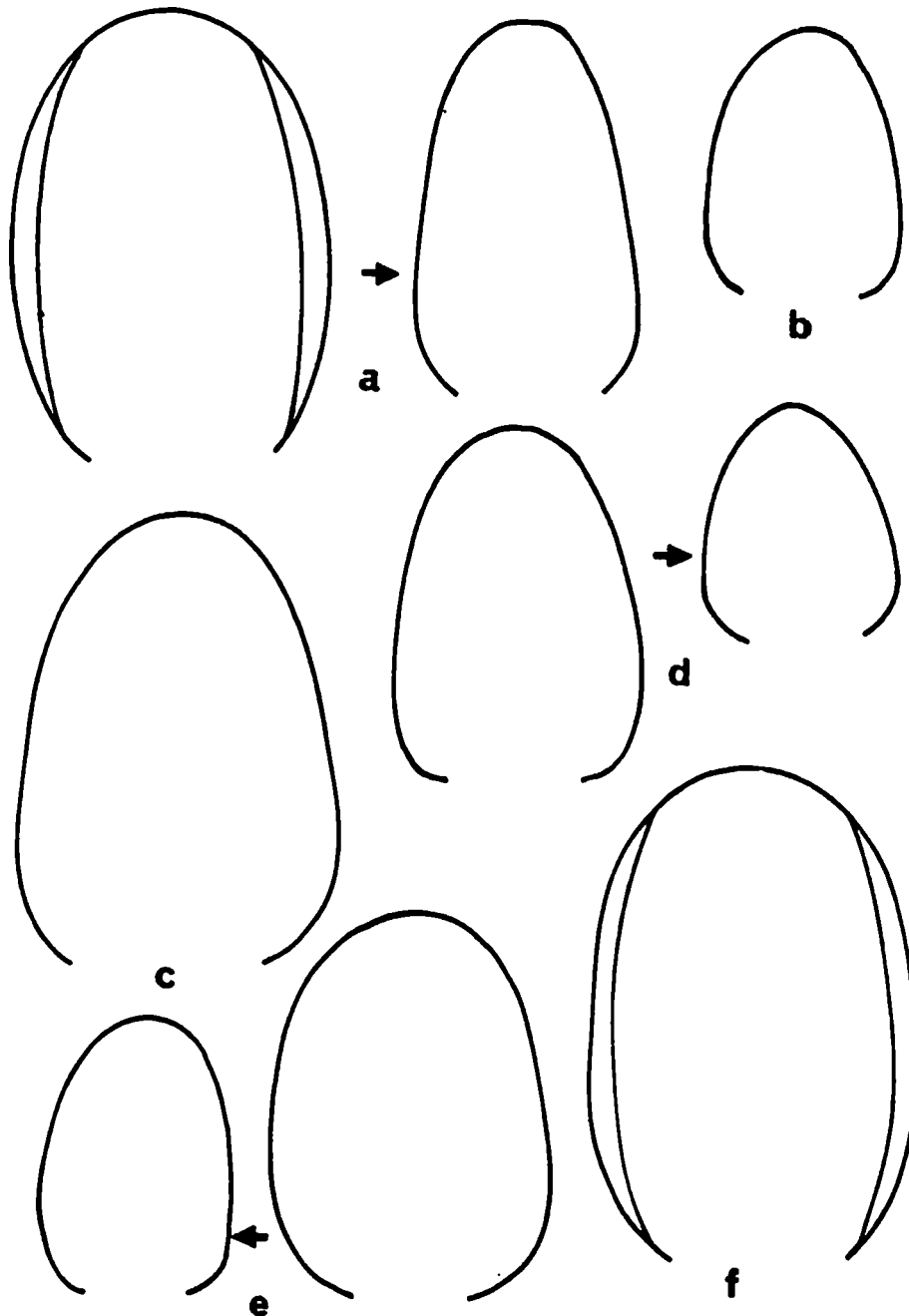


Fig.6 : Forme de la section chez quelques individus microconques de *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov. x 1.

a : T.124. b : T.108. c : T.31. d ; E.V.1. e : E.V.2. f : E.V.4.

Le péristome, conservé dans les deux plus grands exemplaires, est simple, incliné vers l'avant, avec une faible ondulation proverse au milieu des flancs.

Ce dernier stade n'est pas toujours présent, et nous possédons plusieurs individus munis de leur loge d'habitation se terminant par le stade c. Il s'agit sans doute de macroconques **non** adultes (pl. VI, fig. 1).

On observe d'autre part une assez grande variabilité dans la longueur des divers stades. Chez les formes typiques, le stade b, caractérisé par une costulation encore assez fine, dure relativement longtemps et le renforcement des côtes primaires, caractéristiques du stade c, n'intervient guère avant un diamètre de 180 à 200 mm (pl. IV, fig. 1, pl. V). Chez certains individus, au contraire, le stade b est plus bref et le stade c se manifeste nettement plus tôt, dès le diamètre de 150 mm (voir notamment l'exemplaire T.113, pl. IV, fig. 2).

L'exemplaire choisi comme holotype (E.V.3, pl. IV, fig. 1) est un grand macroconque montrant clairement la succession des différents stades du développement ontogénique. Les tours internes montrent, jusqu'au diamètre de 90 mm environ, une costulation particulièrement dense et fine (105 côtes au tour), avec un ombilic étroit et une section trapézoïdale. Ils offrent une très grande similitude avec l'exemplaire T. 110 (pl. II, fig. 2a, 6). Par suite, la section devient plus comprimée, l'ombilic plus large ; les côtes se renforcent et s'espacent ; elles s'épaississent à leur extrémité distale en donnant des faisceaux de 3 ou parfois 4 côtes. Sur le dernier demi-tour, l'ombilic est devenu très large (plus de 50 % du diamètre), les côtes primaires se renforcent encore tandis que les secondaires s'atténuent. Le stade final, caractérisé par les bourrelets espacés, débute sur la face non figurée de l'exemplaire 1/4 de tour avant la fin du dernier tour (abîmé sur la face figurée). Le péristome manque et la loge d'habitation (1/4 de tour) est incomplète. Celle-ci, lorsqu'elle est complète, mesure un peu plus d'un demi-tour (par exemple dans les exemplaires E.V.4 et T. 124).

Ligne de suture : généralement mal visible, elle n'a pu être observée que de façon incomplète sur un seul individu. Elle est par contre bien exposée sur un exemplaire des Deux-Sèvres, assez proche des formes bourguignonnes, dont il sera question plus loin.

Cette ligne de suture, constituée sur le plan habituel des Périssphinctidés est remarquablement découpée. Le lobe externe E est extrêmement long. Le lobe latéral est très étroit, très fin, un peu moins profond. Le lobe suspensif est très large et sensiblement de même longueur que le lobe latéral.

Attribution spécifique.

De l'étude précédente, il résulte clairement que toutes les formes étudiées appartiennent à une population homogène et représentent une espèce unique. Cette espèce présente un dimorphisme très net, conduisant à des formes apparemment bien distinctes, mais réunies par une série si continue qu'il est impossible de les séparer spécifiquement. Cet ensemble peut-il être rapporté à une espèce déjà connue ? Il semble que ce soient surtout les formes microconques qui aient retenu l'attention des paléontologistes. Une quarantaine d'espèces, très proches les unes des autres, ont été proposées dans l'Oxfordien moyen et supérieur, pour les formes du groupe qui nous intéressent, habituellement placées dans le genre

Discosphinctes Dacqué (= *Subdiscosphinctes* Malinowska). Décrites dans une optique typologique, souvent sur des individus uniques, basées sur de petites variations de l'involution, de la section, du nombre des côtes, ces espèces morphologiques sont difficilement comparables avec un échantillon étudié statistiquement dans l'esprit de la Systématique des populations. Une révision critique de toutes ces espèces, en vue d'en rechercher la validité et de dégager l'évolution du groupe, nécessiterait un travail considérable qui dépasse largement les limites de cette note. Un examen de la nombreuse littérature se rapportant aux *Subdiscosphinctes* montre que les espèces les plus proches de nos formes correspondent au groupe de *S. kreutzii* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz).

Subdiscosphinctes kreutzii (Siemiradzki, 1891, p. 41, pl. I, fig.4) est une forme à ombilic large, à section comprimée. Par ses dimensions, son holotype, refiguré récemment par W. Brochwicz-Lewinski (1972), se place dans le domaine de variation de l'échantillon bourguignon, mais en position un peu marginale. Il pourrait en représenter un variant très évoluée et à section comprimée comparable à nos grands exemplaires à apophyses latérales. La costulation et le mode de division sont identiques, cependant le nombre des côtes primaires dans la forme polonaise est notablement plus élevé que sur nos spécimens. Sur l'holotype au diamètre de 100 mm, on compte 62 côtes sur le dernier demi-tour, c'est-à-dire autant que sur nos grands exemplaires de 155 mm.

L'absence de renseignement sur la variabilité de la population polonaise ne permet pas une comparaison plus précise.

Subdiscosphinctes richei (de Riaz, 1898, p. 37, pl. XV, fig. 3), de l'Oxfordien moyen de Trept (Isère), dont R. Enay a refiguré l'holotype (1966, fig. 159-2) et plusieurs topotypes, est encore plus proche par ses dimensions. Rapportées sur nos diagrammes, celles-ci occupent une position très centrale. Par contre leur densité de costulation est un peu plus faible, et la section du tour est moins comprimée.

En fait, si on reporte sur un graphique les dimensions données par Enay pour les représentants des trois espèces *S. kreutzii*, *S. richei* et *S. mindove* (espèce réunie à juste titre par Brochwicz-Lewinski à *S. kreutzii*), on constate l'absence de toute discontinuité entre ces formes qui paraissent constituer un ensemble homogène, dont *S. kreutzii* représenterait les variants évoluées, à section comprimée et costulation dense, tandis que *S. richei* correspondrait aux formes les plus involuées, à section plus épaisse et costulation plus espacée. Les différences apparentes entre ces formes sont accentuées du fait que *S. richei* est généralement représenté par des individus de petite taille dans lesquels, par suite des disharmonies de croissance analysées précédemment, l'ombilic est plus étroit, la section moins comprimée et l'ornementation moins dense que dans les grands exemplaires.

La comparaison des holotypes des deux espèces *kreutzii* et *richei* avec notre échantillon, par la méthode du profil statistique (voir Tintant, 1963, p. 43), confirme l'absence de différences significatives (fig. 7). Seul le nombre de côtes chez *S. kreutzii*, et le rapport E/H chez *S. richei*, atteignent tout juste le seuil de signification de 5 %, mais restent loin du seuil de 1 %.

Il semblerait donc que toutes ces formes microconques pourraient être regroupées en une seule espèce biologique. Mais l'étude des formes macroconques va venir contredire cette impression.

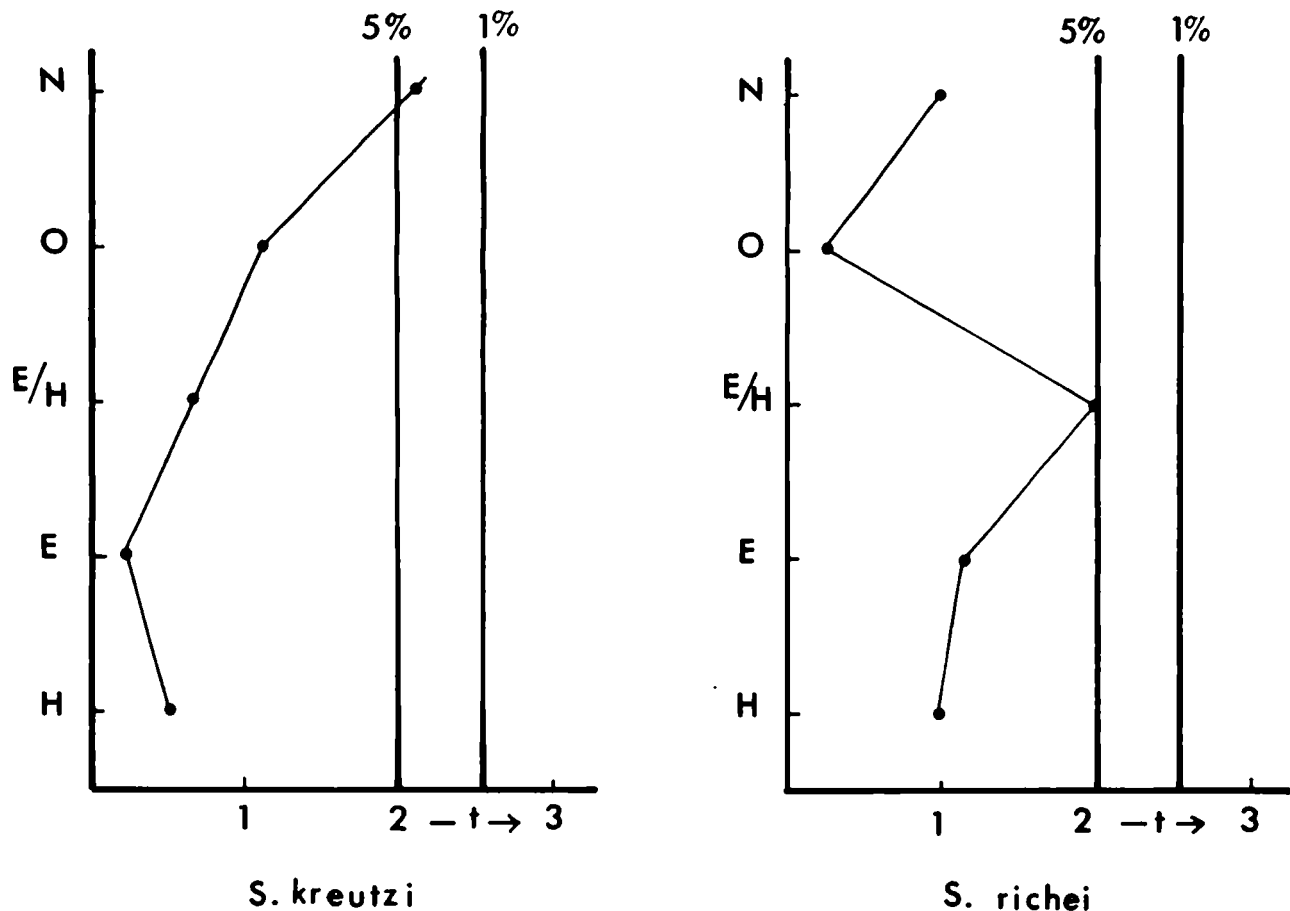


Fig. 7 : Profil statistique des holotypes de *Subdiscosphinctes kreutzi* (Siem.) et de *S. richei* (de Riaz) par rapport à l'échantillon de *S. divionensis* sp. nov.

La mise en évidence des formes macroconques de *Subdiscosphinctes* est le résultat des travaux récents de W. Brochwicz-Lewinski (1972, 1975) et de L. Malinowska (1972) sur l'excellent matériel provenant de l'Oxfordien du Jura de Czystochowa. Ces formes ne sont jusqu'ici connues que pour un très petit nombre d'espèces, parmi lesquelles figurent heureusement celles dont il vient d'être question. Je remercie Mme L. Malinowska et M. W. Brochwicz-Lewinski qui, lors d'un récent voyage en Pologne, m'ont permis d'examiner leur intéressant matériel.

La forme macroconque de *S. kreutzi* (Brochwicz-Lewinski, 1972, p. 478, tabl. 1, pl. I-IV) présente une évolution générale des dimensions et de l'ornementation assez semblable à celle de notre espèce : taille maximale comparable, bien qu'un peu plus faible (300 mm contre 375 mm) ; élargissement progressif de l'ombilic, renforcement et écartement des côtes primaires, augmentation du nombre des côtes secondaires, puis disparition de celles-ci sur la loge d'habitation. Mais il existe à côté de ces ressemblances des différences notables : d'une part, dans le stade polyfurqué, les côtes secondaires sont beaucoup plus nombreuses et l'indice de division atteint 8, alors que dans l'espèce bourguignonne il ne dépasse pas 4 ; d'autre part, sur la loge d'habitation, après la disparition des secondaires, les côtes primaires se réduisent à des nodosités plus espa-

cées, localisées dans la moitié inférieure des flancs, dont la partie supérieure est lisse. Malgré la similitude des microconques, il est donc impossible d'identifier notre forme à l'espèce polonaise.

Dans le même travail, Brochwicz-Lewinski décrit un autre macroconque qu'il identifie à *S. richeti* (de Riaz) (id., p. 482, pl. 6-1) et qui, malgré une taille plus faible ($D = 186$ mm) se rapproche assez de certains de nos exemplaires. Cependant, il ne montre pas sur sa loge d'habitation les côtes primaires en bourrelets caractéristiques de notre forme. Cette absence pourrait être due à une croissance incomplète d'une coquille non encore adulte. Mais, comparée à nos exemplaires au même stade, cette forme montre un ombilic plus étroit, une section beaucoup plus épaisse (strongly inflated), et des côtes internes demeurant beaucoup plus longtemps fines et serrées. En outre, l'indice de division semble nettement plus élevé.

Subdiscosphinctes borealis Malinowska (1972, p. 219, pl. XXV, fig. 1-2, t.f. 25, 26), de l'Oxfordien moyen de Zawodie (Pologne), est dépourvue, comme toutes les formes polonaises de ce groupe, du stade final à côtes simples si caractéristique de la loge d'habitation des formes bourguignonnes. En outre, il présente une section beaucoup plus épaisse ($E/H = 0,91$) jusqu'à l'ouverture, et des côtes plus fines et beaucoup plus serrées sur le dernier tour. Enfin, la division des côtes serait en partie du type dischizotome.

Une autre forme proche de l'espèce décrite ici est le grand exemplaire figuré par P. Dorn (1930, p. 144, pl. VII, fig. 2 seule) sous le nom de *Perisphinctes lucingensis* (Favre). On y retrouve sur le tour externe le même mode de polyfurcation palmée, mais les côtes semblent moins denses dans les tours internes, et la section est nettement plus épaisse. L'exemplaire est trop incomplet pour une détermination certaine.

Perisphinctes cracoviensis Siemiradzki (1891, p. 48, pl. III, fig. 1-4) montre, comme nos jeunes macroconques au même stade ($D = 160$ mm), une diminution de la densité des côtes primaires, et l'apparition d'un mode de trifurcation analogue. Il s'agit donc sans doute, contrairement à l'opinion de Brochwicz-Lewinski, d'un macroconque incomplet. En effet, chez tous les microconques de ce groupe, le nombre des côtes primaires s'accroît jusqu'à l'ouverture et la division reste dichotome. L'absence de renseignements sur l'adulte macroconque ne permet pas de situer avec précision cette espèce.

Sous le nom de *Subdiscosphinctes (Aureimontanites) cariovi* Brochwicz-Lewinski décrit et figure (1975, p. 92, pl. XXIII, fig. 1-2) le macroconque d'une autre espèce du même groupe, à tours internes plus évolués, à costulation moins dense et à loge marquée par une dégénérescence de l'ornementation, sans apparition de bourrelets. Cette forme s'écarte notablement des précédentes.

On doit enfin placer dans ce groupe des *Subdiscosphinctes* macroconques le *Perisphinctes castroi* Choffat (1893, p. 43, pl. X, fig. 4-6 (= *P. lusitanicus* Siemiradzki, 1899, p. 277), dont les tours internes montrent un ombilic très étroit ($\phi = 31\%$) et une costulation assez dense (70 côtes par tour à 104 mm de diamètre) et simplement bifurquée, alors que sur le fragment de tour externe conservé, on observe une division polyfurquée donnant des faisceaux de côtes secondaires nombreuses et fines, avec un indice de division dépassant 5.

Mais ici, les côtes primaires sont très courtes et le point de division est situé nettement en-dessous du milieu du flanc. Cette espèce est en outre beaucoup plus récente que les précédentes, puisqu'elle provient des couches 12 de Cabanas da Torres (massif du Montejunto, Portugal), qui correspondent au sommet de la zone à *Bimammatum*. Par sa position et son ornementation, cette espèce, malheureusement incomplètement connue, pourrait indiquer un passage vers les vrais *Lithacoceras*.

En résumé, si les microconques de *S. kreutzi*, *S. richei* et de la présente espèce sont très proches et semblent passer des uns aux autres de façon continue, il n'en va pas de même pour les macroconques correspondants qui montrent des différences fort importantes, justifiant pleinement une séparation spécifique fort discutable chez les jeunes. Cette situation s'explique facilement par le fait que les caractères spécifiques de ces espèces n'apparaissent qu'assez tard au cours du développement ontogénique, suivant le processus que les embryologistes qualifient de variation adulte (Delsol et Tintant, 1971). Chez les microconques, qui peuvent être considérés comme des individus néoténiques, la maturité sexuelle entraînant l'arrêt de la croissance se produit avant l'apparition des caractères permettant la détermination des espèces. Ce phénomène rend extrêmement difficile, voire impossible, une définition valable des taxons connus seulement à l'état de microconques. Dans les groupes où interviennent d'importantes modifications morphologiques au cours du développement individuel, il serait prudent de s'abstenir de créer des espèces nouvelles à partir de microconques ou de nucleus. Une espèce ne saurait être considérée comme bien définie que lorsque tous les stades de son développement sont connus et décrits.

Aucune espèce identique à notre échantillon n'ayant été figurée à ma connaissance, j'ai été obligé de proposer pour cette forme bourguignonne un nom nouveau.

Une réserve est pourtant nécessaire. Le macroconque attribué par Brochwicz-Lewinski à *S. richei* est basé entièrement sur son matériel polonais. Or, l'identité de cette forme avec l'espèce de Trept, connue seulement par des microconques de petite taille, reste problématique, en raison de ce qui vient d'être dit quant à la valeur taxonomique des microconques. Il n'est pas exclu qu'un jour la découverte à Trept de macroconques indiscutables de *S. richei* amène à modifier l'interprétation proposée par le paléontologiste polonais. Il me semble préférable, jusqu'à preuve du contraire, de me rallier à celle-ci, ce qui entraîne la création d'un nouveau taxon pour la forme bourguignonne.

Distribution de l'espèce et variations stratigraphiques ou géographiques. L'espèce *Subdiscosphinctes divionensis*, telle qu'elle vient d'être définie, est fréquente dans la région dijonnaise, où elle semble strictement localisée dans le niveau à *Larcheria larcheri*, correspondant à la formation des Calcaires à fossiles silicifiés.

En marge de l'échantillon décrit ci-dessous se place un bel exemplaire adulte (pl. VII, fig. 1a, 6) venant des Calcaires à fossiles silicifiés de Gemeaux (au Nord de Dijon), dont le dernier tour est bien conservé tandis que les tours internes sont partiellement visibles sur le moule externe. Ces derniers montrent une ornementation assez fine, bifurquée vers le 1/3 externe de la hauteur du tour, peu différente de celle des variants à costulation forte de *S. divionensis*. Cependant l'ombilic paraît un peu plus large. La trifurcation des côtes apparaît vers le diamètre de 120 mm et persiste jusqu'au début de la loge d'habitation qui porte sim-

plement de très forts bourrelets annulaires traversant la région ventrale. Cette forme diffère nettement de *S. divionensis* par ses côtes plus robustes, ses secondaires moins nombreuses et plus fortes (l'indice de division ne dépasse jamais 3) et par la section plus épaisse de la loge d'habitation. Sur ce seul exemplaire, un certain nombre de côtes primaires restent bifurquées. Mais même celles-ci montrent à leur sommet l'élargissement caractéristique du groupe. Il est impossible de dire s'il s'agit d'un variant extrême de l'espèce dijonnaise, ou d'une autre espèce.

Dans le niveau sous-jacent des Calcaires à *Pholadomya lineata*, on trouve une forme affine mais nettement différente dont je ne possède que deux exemplaires incomplets. L'ombilic est nettement plus étroit (tableau 3), la section plus épaisse, la costulation plus forte et plus espacée. Le plus grand exemplaire (pl. VI, fig. 2 a, b) présente un fragment de tour externe correspondant à un diamètre de 160 mm environ, qui montre une costulation trifurquée avec la disposition palmée caractéristique du groupe. A ce stade l'ombilic reste très étroit (32 %). Il s'agit certainement d'une forme différente de celle des Calcaires à fossiles silicifiés, encore que du même groupe. En attendant la découverte de matériel plus complet, je la laisse en nomenclature ouverte (*Subdiscosphinctes* sp. nov. A).

N°	D	H	h	E	e	E/H	O	o	N	n	i
T. 101	155						51	32			5
	126	47	37	37	29	0,79	40	32	48		2
	95	38	40	30	32	0,79	29	30,5	46		
T. 102	124	46	37	36	30	0,80	40	32	44	92	2
	90	36	40	29	32	0,80	28	31			1,8
T. 150	370	102	27,5	74	20	0,73	195	53	22		
	305	92	27	65	21	0,79	165	53	28	66	2
	225	67	30	52	24	0,78	110	49			2,5
	195						85	44	34		2,2
	125						58	42	42		2
	90						36	40	46		2
CH.	225	60	25,5	50	22	0,83	112	50	22		3,6
	100	38	38	32	32	0,84	37	37	40		2,2
	78	30	39	27	33	0,90	25	32	42		
	45						15	33	32		

Tableau 3 - Dimensions des exemplaires rapprochés de *Subdiscosphinctes divionensis*. Mêmes notations qu'au tableau 1.

Provenance :

Subdiscosphinctes sp. nov. A - Calcaires à *Pholadomya lineata*.

T. 101 - Buttes-Chaumont. T. 102 - Talant.

Subdiscosphinctes aff. *divionensis*. Calcaires à fossiles silicifiés. T. 150 - Gemeaux (Côte d'Or).

Subdiscosphinctes aff. *divionensis*. CH - Charconnay (Deux-Sèvres) près du pont de la Nat. 11 sur le canal de la Guirande. Niveau à Schilli.

Les tours internes de cette forme ressemblent étonnamment à ceux de *S. castroi* (Choffat), auquel je les avais jadis rapportés (Tintant, 1958, 1961), mais l'ornementation des tours externes est très différente dans ces deux formes, dont les âges sont assez éloignés.

Hors de la Côte d'Or, des formes macroconques très semblables, sinon identiques à *S. divionensis* ont été récoltés dans l'Oxfordien des environs de Nevers (Nièvre), au Pont-Saint-Ours, toujours associées à *Larcheria larcheri*.

Enfin E. Cariou m'a communiqué un exemplaire provenant de la zone à Schilli de Charconnay (Deux-Sèvres), qui paraît proche de notre espèce (pl. VIII, fig. 1). C'est un macroconque sans doute immature, montrant au diamètre de 225 mm une loge d'habitation longue d'un demi-tour. Sa ligne de suture est assez bien visible. Il diffère légèrement de nos exemplaires, non seulement par l'absence du stade final à côtes primaires en forme de bourrelets, mais aussi par sa section nettement plus épaisse à tous les stades, et par ses côtes plus espacées sur le dernier tour. Bien qu'appartenant sans aucun doute au même groupe, son identité spécifique avec *S. divionensis* ne peut être affirmée.

Attribution générique :

Ce groupe d'Ammonites, connu surtout par ses microconques, a été séparé de *Perisphinctes* par Dacqué (1914, p. 10), qui créa pour lui le genre *Discosphinctes*, dont l'espèce-type, désignée par Spath (1931, p. 445) est *Perisphinctes arussiorum* Dacqué (1905, p. 145, pl. XVII, fig.4). Ce genre est caractérisé par un ombilic étroit, une section comprimée et élevée, une ornementation faite de côtes fines et serrées, bifurquées assez bas, vers le milieu ou le 1/3 supérieur des flancs.

Arkell (1937, p.XLVIII) discute longuement ce genre qu'il conserve comme sous-genre de *Perisphinctes* et place dans la famille des Perisphinctinés, en insistant sur ses rapports étroits avec *Dichotomosphinctes*. La plupart des auteurs récents, au contraire, à la suite de Schindewolf (1925, p. 329) le rattachent au genre kimméridgien *Lithacoceras* Hyatt, et donc à la sous-famille des Ataxioceratinés. Ce point de vue est notamment adopté par O. Geyer (1961) et par R. Enay (1966), qui considèrent *Discosphinctes* comme un sous-genre de *Lithacoceras*.

En 1972, Brochwicz-Lewinski laisse les formes isocostées dans *Lithacoceras* s. st. et restreint le sous-genre *Discosphinctes* aux formes variocostées comme l'espèce-type et *D. cracoviensis*.

La même année, L. Malinowska (1972) dans une importante révision des Peri sphinctidés de l'Oxfordien moyen de Pologne, décrit un certain nombre de grands macroconques de Périsphinctidés à tours internes involutes et finement costulés, et propose pour eux le nouveau sous-genre *Subdiscosphinctes* (espèce-type : *S. kreutzii* Siemiradzki, interprété d'ailleurs de façon assez différente de celle proposée par Brochwicz-Lewinski, qu'elle laisse dans le genre *Lithacoceras*). Elle justifie cette création par l'allure des tours externes, ainsi que par l'involution plus faible des formes de ce groupe par rapport à *D. arussiorum*.

Enfin, dans un travail tout récent, reçu alors que la rédaction de cette note était presque terminée, Brochwicz-Lewinski (1975) modifie totalement sa position. Il accepte le genre *Subdiscosphinctes* Malinowska, qu'il subdivise en deux sous-genres : *Subdiscosphinctes* s. st. pour les

microconques, et *Aureimontanites* nov. subgen. (espèce-type : *Subdiscosphinctes borealis* Malinowska, 1972, p. 219, pl. 25-26) pour les macroconques.

Il est certain que le groupe d'espèces habituellement placées dans *Discosphinctes* constitue une unité naturelle qui joue un rôle important dans l'Oxfordien moyen et supérieur, et qui mérite d'être considérée comme un genre autonome. Il est regrettable que Spath ait choisi comme type de ce genre *P. arussiorum*, espèce mal connue et de niveau stratigraphique imprécis. La présence de côtes trifurquées, apparaissant dans la forme somalienne dès le diamètre de 100 mm, est rare chez les formes européennes, mais elle pourrait s'expliquer en admettant que le type, dont le diamètre avoisine 150 mm, correspond aux tours internes d'une forme macroconque. Cependant, si on y regarde de plus près, on constate une différence importante dans le mode de trifurcation (fig. 8).

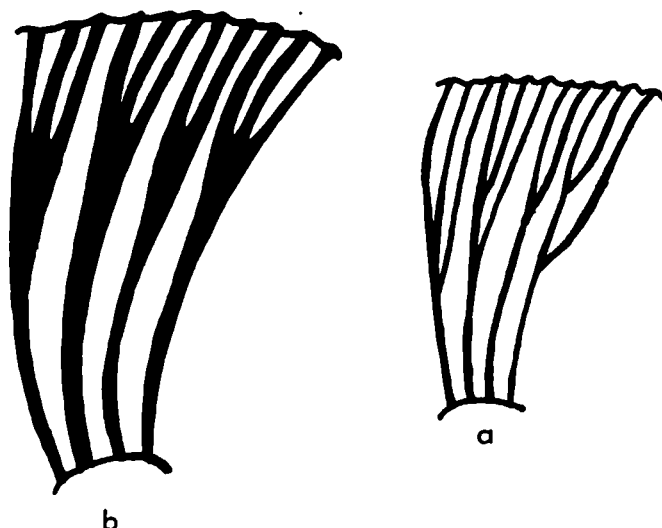


Fig. 8 : Type de division des côtes chez *Discosphinctes arussiorum* Dacqué (8a) et *Subdiscosphinctes divionensis* nov. sp. (8b).

Chez les formes européennes, la trifurcation apparaît par le jeu d'intercalaires d'abord libres, puis se réunissant aux côtes secondaires en donnant un faisceau monoschizotome tripartite, puis quadripartite. Ces côtes externes viennent se fondre, au même niveau, dans le sommet élargi de la côte interne, réalisant le dispositif que j'ai qualifié de palmé, très caractéristique du groupe (fig. 8b). Dans l'espèce africaine, au contraire, l'intercalaire vient se réunir à la côte interne bien en-dessous des deux secondaires initiales, réalisant une polyschizotomie virgatiforme (fig. 8a). Rarissime chez les Périssphinctinés oxfordiens, ce dispositif rappelle beaucoup plus ce qu'on observe chez les Ataxioce-ratinés kimméridgiens.

Cette observation me semble justifier la position adoptée par Malinowska et Brochwicz-Lewinski, d'autant plus que *S. kreutzi*, espèce-type du nouveau genre *Subdiscosphinctes*, a l'avantage d'être maintenant bien connu, tant sous sa forme microconque que sous sa forme macroconque.

Il est évident que ce genre doit être compris de façon assez large pour inclure, non seulement les formes microconques, mais aussi et surtout les macroconques. D'une part, en effet, les exemples étudiés ci-dessus montrent que seules ces dernières permettent une définition précise et complète des espèces, alors que les microconques sont souvent indéterminables spécifiquement. D'autre part, il est biologiquement absurde d'attribuer à deux genres ou sous-genres distincts, des formes considérées comme deux morphes, sexuels ou non, d'une même espèce.

C'est pourquoi je m'écarte ici de la solution proposée par Brochwic-Lewinski dans son dernier travail, me refusant à utiliser son nouveau sous-genre *Aureimontanites* pour les macroconques de *Subdiscosphinctes*. Comment en effet placer dans deux sous-genres différents les deux formes de *S. kreutzi*, dont cet auteur nous montre si clairement qu'elles appartiennent à une seule et même espèce. Dans ce cas, il faudrait d'ailleurs créer un nouveau nom spécifique pour la forme macroconque, puisque les règles de nomenclature interdisent d'étendre le même nom à deux sous-genres distincts. Cette solution, pourtant souvent préconisée par les Ammonitologues à la suite de Callomon (1963), est biologiquement inacceptable, car elle méconnaît profondément la nature des taxons fondamentaux que sont le genre et l'espèce, et les bases même de la classification (Tintant, 1976).

L'argument mis en avant par le paléontologiste polonais pour justifier sa position, à savoir que "le matériel disponible apparaît insuffisant pour une identification certaine des paires dimorphes" ne peut être retenu. Elle est contredite par les travaux même de l'auteur, qui montrent que, dans le cas d'un matériel suffisant, une analyse précise rend cette identification possible et permet une définition de genres assez large pour y inclure les deux morphotypes. Dans les cas fréquents où subsiste une indétermination, les deux formes pourront être décrites indépendamment au sein de ces genres. Il semble dans ce cas souhaitable que la forme microconque reste en nomenclature ouverte, en raison des incertitudes qui demeurent quant aux caractères définitifs de l'adulte.

Attribution familiale.

Arkell (1937) avait déjà souligné les rapports étroits de la forme microconque de *Subdiscosphinctes* avec le genre *Dichotomosphinctes* et notamment avec les espèces à côtes fines du groupe de *D. wartae* (Buk.). Les formes macroconques décrites par Brochwic-Lewinski, Malinowska et dans ce travail montrent, pour leur part, une grande similitude avec certains "sous-genres" macroconques des Perisphinctinés, et notamment avec *Arisphinctes* : leur loge d'habitation présente en effet la même dégénérescence de l'ornementation, avec disparition des côtes externes et transformation des côtes internes en forts bourrelets espacés ; ils s'en distinguent cependant par leurs tours internes plus involutes avec des côtes beaucoup plus fines et plus nombreuses, ainsi que par la disposition palmée des côtes du stade médian.

Ces ressemblances morphologiques, ainsi que la distribution stratigraphique du genre (Oxfordien moyen - supérieur), confirment son appartenance à la sous-famille des Périssphinctinés. Les ressemblances avec les *Lithacoceras* du Kimméridgien seraient donc le résultat d'une simple homéomorphie. Il n'est cependant pas exclu que certains lithacoceratidés dérivent des *Subdiscosphinctes* par l'intermédiaire de formes comme *S. castroi* (Chof.).

Il convient également de replacer dans les Périssphinctinés le genre *Larcheria* (Tintant, 1961) dont le microconque n'est pas connu avec certitude mais dont les tours internes sont difficilement distinguables de ceux de certains *Subdiscosphinctes* alors que l'adulte macroconque présente une morphologie bien différente. Ce genre, très localisé dans le sommet de l'Oxfordien moyen, n'a certainement aucun rapport direct avec *Lithacoceras*.

Les rapports exacts entre les nombreux genres ou sous-genres morphologiques tant microconques que macroconques, distingués dans les Périssphinctinés oxfordiens, sont encore loin d'être élucidés. La clarification nécessaire de leur systématique si embrouillée passe par la reconnaissance d'espèces biologiques naturelles, étudiées quantitativement à partir de séries nombreuses et stratigraphiquement bien calées. Ce n'est que lorsque de telles espèces seront décrites, avec tous les stades de leur développement individuel, que le problème du dimorphisme sera susceptible de trouver une solution scientifique.

Seules de telles espèces permettront de bien comprendre l'histoire évolutive des lignées, et autoriseront leur regroupement en genres et en familles basées sur des rapports réels de parenté et non pas sur de simples ressemblances morphologiques.

Références bibliographiques

- ARKELL W.J., 1937 - A monograph on the Ammonites of the english Coral-lian beds. Part.III, *Palaeont.Soc., London*, 105 (1936), p.XLVIII - LIV, 43-67, pl.E, F, XI - XIII.
- BROCHWICZ-LEWINSKI W., 1972 - Middle Oxfordian representatives of the genera *Lithacoceras* Hyatt, 1900, and *Liosphinctes* Buckman, 1925, from the Polish Jura Chain. *Acta Geol.Pol.*, 22 (3), p.473-497, 15 pl.
- BROCHWICZ-LEWINSKI W., 1975 - On the Oxfordian genus *Subdiscosphinctes* Malinowska 1972, and subgenus *Aureimontanites* nov. (Perisphinctidae, Ammonoidae). *Acta Palaeont. Pol.*, 20 (1), p.87-96, pl.XXI-XXIII.
- CALLOMON J.H., 1963 - Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. Leicester lit.phil.Soc.*, 57, p.21-56.
- CHOFFAT P., 1893 - Description de la faune jurassique du Portugal - Classe des Céphalopodes. 1ère série. Ammonites du Lusitanien de la contrée de Torres Vedras. *Mém. Dir. Trav. Geol. Portugal*, 82 p., 19 pl.
- DACQUE E., 1905 - Beiträge zur Geologie des Somalilands. Pt. II : Oberer Jura . *Beit. z. Pal. und Geol. Oester. Ung.*, 17, p.119-160, pl. XIV-XVIII.
- DACQUE E., 1910 - Dogger und Malm aus Ostafrika. *Beit. z. Geol. und Pal. Oester. Ung.*, 23, p.1-62, pl.I-VI.
- DELSOL M. et TINTANT H., 1971 - Discussions autour d'un vieux problème : les relations entre embryologie et évolution. *Revue Quest. Scient.*, 142 (5e série), t.32, p.85-101.
- DORN P., 1930 - Die Ammoniten-Fauna des untersten Malm der Frankenalb. I. Die Perisphincten. *Palaeontographica*, Abt. A, 73, p.107-172, pl.XV-XXX.
- ENAY R., 1966 - L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français - Etude stratigraphique. 2e partie : Contribution à la connaissance des Périssphinctidés. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon.*, 8 (2), 624 p., 39 pl.
- IMBRIE J., 1956 - Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 108 (2), p.211-252, 10 fig.
- GEYER O.F., 1961 - Monographie der Perisphinctidae des Unteren Kimmeridgium (Weisser Jura, Badenerschichten) in Süddeutschen Jura. *Palaeontographica*, Abt. A ; 117, p.1-157, pl.1-22.

- KLEBELSBERG R., von, 1912 - Die Perisphincten der Krakauer Unteroxfordien. Ein Beitrag zur Systematik der Oxford-Perisphincten. *Beit. z. Pal. und Geol. Gester. Ung.*, 25, (2-3), p. 151-222, pl.XVIII.
- MALINOWSKA L., 1972 - The middle Oxfordian Perisphinctidae of Zawodzie near Czestochowa (Poland). *Acta Palaeont. Pol.*, 17, (2), p.167-242, pl.I - XXX.
- PALFRAMAN D.F., 1966 - Variation and ontogeny of some Oxfordian Ammonites *Taramelliceras richei* (de Loriol) and *Creniceras renggeri* (Oppel) from Woodham, Buckinghamshire, *Palaeontology*, 9 (2), p.290-311, pl.48-52.
- PALFRAMAN D.F., 1967 - Variation and ontogeny of some Oxford Clas Ammonites : *Distichoceras bipartitum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orb.) from England, *Palaeontology*, 10 (1), p.60-94, pl.10-13.
- RIAZ A., de, 1898 - Description des Ammonites des couches à *Peltoceras transversarium* (Oxfordien supérieur) de Trept (Isère). *Masson édit. Paris*, 69 p., 19 pl.
- SCHINDEWOLF O.H., 1925 - Entwurf einer Systematik der Perisphincten. *Neues Jahrb. Geol. Palaeont.*, B.Bd.LII, abt.B, p.309-340, 4 fig.
- SIEMIRADZKI J., von, 1891 - Fauna kopalna warstw Oxfordkich i Kimmeridkich okregu Krakowskim i przylegluch czesciach Krolestwa Polskiego. *Akad. Umie. Krakow.*, 18, p.1-92, pl.I-V.
- SIEMIRADZKI J., von, 1899 - Monographische Beschreibung der Ammonitengattun Perisphinctes. *Palaeontographica Abt.A*, 45, p.69-352, pl.XX-XXVII.
- SPATH F.L., 1927-1933 - Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kaach (Cutch). *Mem. Geol. Surv. India. Paleont. Indica*, N.S. IX, 2, part.I-VI, 945 p., 130 pl.
- TINTANT H., 1958 - Sur la Stratigraphie de l'Oxfordien supérieur aux environs de Dijon (Côte d'Or). *C.R. Ac. Sci. Paris*, 246, p.2404-2507.
- TINTANT H., 1961 - Etude sur les Ammonites de l'Oxfordien supérieur de Bourgogne. I. Les genres *Platysphinctes* nov. et *Larcheria* nov., *Bull. Scient. de Bourgogne*, 19, p.109-145, pl.I-II.
- TINTANT H., 1963 - Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. *Public. Univ. Dijon*, 29, 500 p., 58 pl.
- TINTANT H., 1976 - Le polymorphisme intraspécifique en Paléontologie. *Haliotis*.
- TINTANT H. et P. FEUILLEE, 1973 - Stratigraphie et sédimentologie du Jurassique en Côte d'Or. *Inst. Sciences Terre Dijon*, 66 p., (ronéo).

Légende des planches

Planche I - *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : grand microconque adulte. Talant, T.103. x 1.
1a : vue latérale. 1b : face opposée, montrant l'ouverture et l'apophyse latérale.
- Fig.2 : microconque, à un stade plus jeune. Carrière des Buttes-Chaumont (Plombières-les-Dijon), T.130. x 1.
- Fig.3 : nucleus, montrant l'ombilic très étroit. Corcelles-les-Monts, T.106. x 1.

Planche II : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : macroconque incomplet, montrant les tours internes et l'apparition de l'ornementation trifurquée. Buttes-Chaumont. T.111. x 1.
- Fig.2 : microconque avec début de la loge d'habitation, très proche des tours internes du précédent. Buttes-Chaumont. T.104. x 1.

Planche III : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : grand microconque adulte, avec l'ouverture. Corcelles-les-Monts, T.112. x 1.
- Fig.2 : grand macroconque adulte, montrant le stade final à côtes en bourrelets et l'ouverture simple. Vergy (L'Etang-Vergy). E.V.4. x 0,5.

Planche IV : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : *Holotype*. Grand macroconque adulte, montrant tous les stades de l'ontogenèse. Le stade final, à côtes simples, incomplet sur cette face, est bien visible sur l'autre. Vergy (L'Etang Vergy). E.V.2. x 0,5.
- Fig.2 : Exemple macroconque immature, montrant les tours internes à ornementation fine et la loge d'habitation longue d'un demi-tour, ornée de côtes plus fortes que la moyenne. Corcelles-les-Monts, T.113. x 0,8.

Planche V : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : exemplaire montrant l'apparition du stade à côtes trifurquées (L'Etang Vergy). E.V.1.
1a : vue latérale, x 1 ; 1b : vue ventrale, x 0,75.

Planche VI : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : *Subdiscosphinctes divionensis* sp.nov.
Vue partielle d'un exemplaire complet, montrant la division monoschizotome palmée des côtes. Route de Chaux au Meuzin. T.121. x 0,5.

- Fig.2 : *Subdiscosphinctes* sp.nov.A.
Niveau à *Pholadomya lineata*, les Buttes Chaumont. T.101.
x 1.
2a : face montrant le stade à côte bifurquées.
2b : fragment de la face opposée montrant l'apparition de
la trifurcation.

Planche VII : *Subdiscosphinctes* aff. *divionensis* sp.nov.

- Fig.1 : grand macroconque adulte, à côtes plus fortes et indice de
division moins élevé que le type. Gemeaux. T.150.
1a : vue latérale. x 0,50
1b : vue ventrale. x 0,40.

Planche VIII :

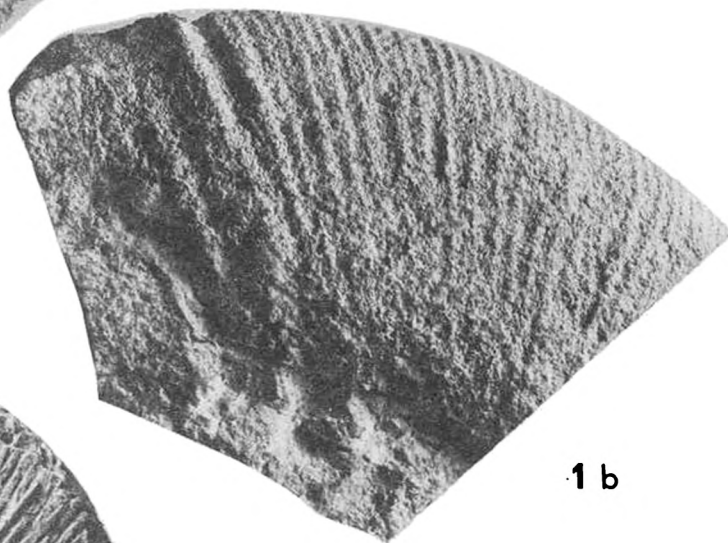
- Fig.1 : *Subdiscosphinctes* aff. *divionensis* sp.nov.
Forme différant du type par ses côtes plus fortes et plus
espacées sur la loge d'habitation, ainsi que par une sec-
tion plus épaisse.
Charconnay (Deux-Sèvres). Canal de la Guirande, pont sous
la R.N.11. Horizon à Dchilli. Coll. Institut Géologie Poi-
tiers. x 0,75.
Fig.2 : *Subdiscosphinctes divionensis* n.sp.
macroconque, dépourvu du stade final. Corcelles-les-Monts.
T.120. x 0,50.

Sauf indication contraire, tous les exemplaires figurés pro-
viennent des Calcaires à fossiles silicifiés des environs de Dijon
(Côte d'Or) et sont déposés dans les collections de l'Institut des
Sciences de la Terre de l'Université de Dijon.

Clichés A.Godon (Institut des Sciences de la Terre, Dijon).



1a



1 b



2



3

Planche 1



1



2 a



2 b

1



2





1



2

Planche IV



1a

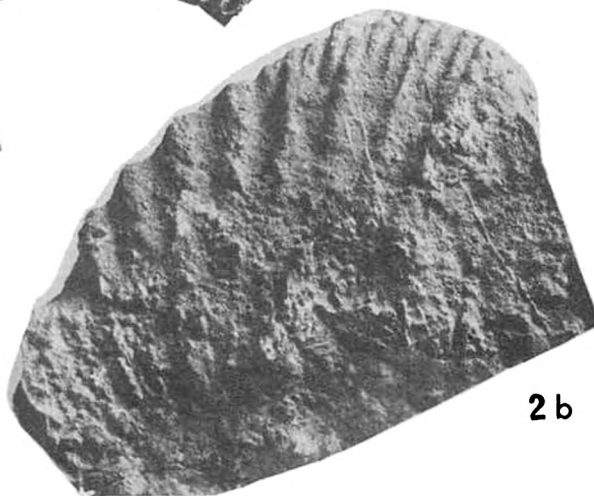


1b

Planche V



1



2 b



2 a

Planche VI



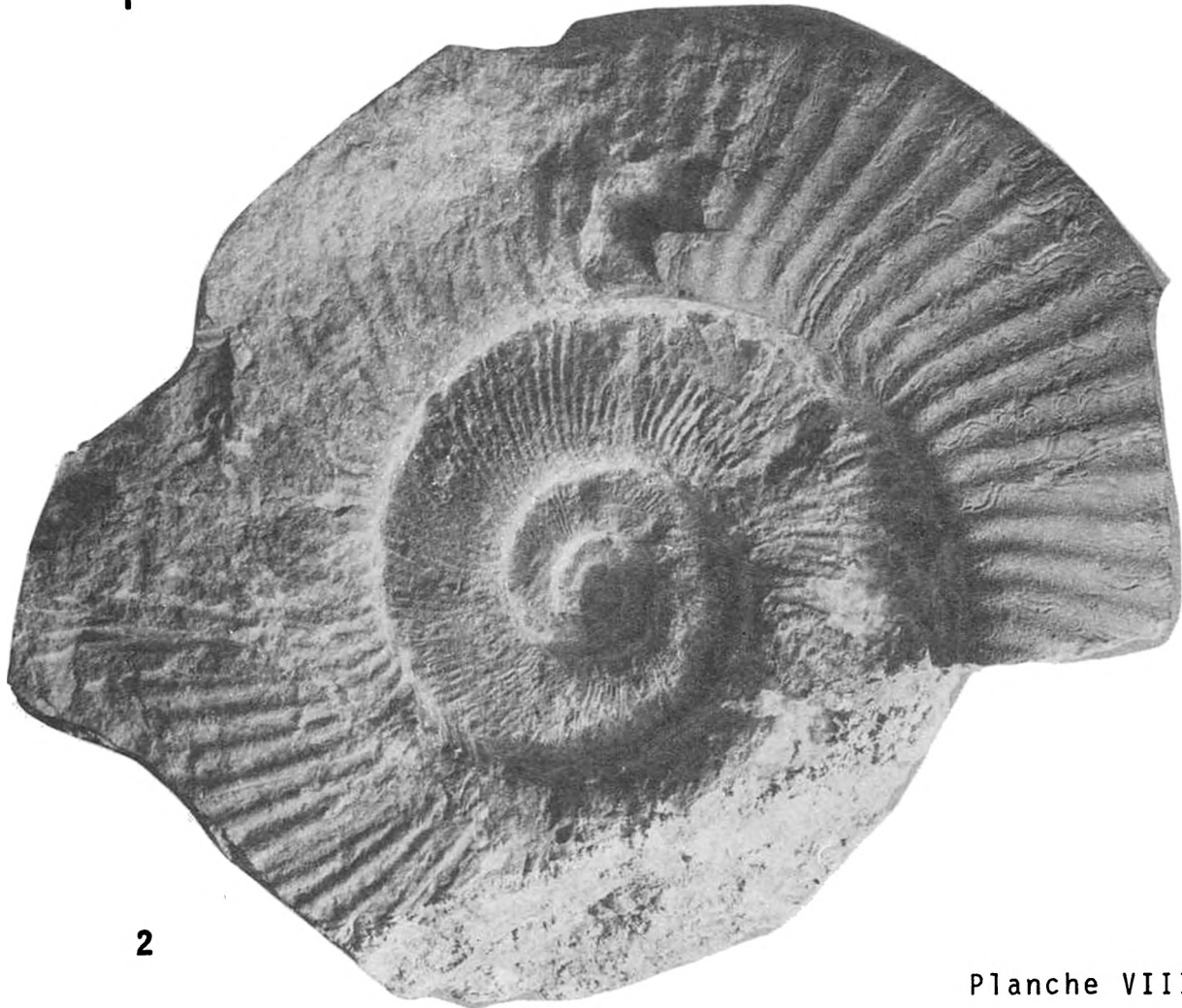
1a



1b



1



2

Planche VIII

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	142
<i>SUBDISCOSPHINCTES DIVIONENSIS</i> : DIAGNOSE	143
ANALYSE DE LA VARIABILITE DE L'ECHANTILLON	147
Forme microconque	147
Forme macroconque	152
ATTRIBUTION SPECIFIQUE	155
DISTRIBUTION DE L'ESPECE ET VARIATIONS STRATIGRAPHI- QUES ET GEOGRAPHIQUES	159
ATTRIBUTION GENERIQUE	161
ATTRIBUTION FAMILIALE	163
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	165