



HAL
open science

La lumachelle à Cardinia (Bivalves) et Alsatites (Ammonites) du " Revers de Côte Dure " dans l'Hettangien de la couverture sédimentaire du Massif du Rochail (Oisans, Isère, France).

Jean-Louis Dommergues, Alain Guiffroy, Thierry Dumont, Francis Chevalier

► **To cite this version:**

Jean-Louis Dommergues, Alain Guiffroy, Thierry Dumont, Francis Chevalier. La lumachelle à Cardinia (Bivalves) et Alsatites (Ammonites) du " Revers de Côte Dure " dans l'Hettangien de la couverture sédimentaire du Massif du Rochail (Oisans, Isère, France).. *Revue de Paléobiologie*, 2011, 30 (1), pp.193-221. hal-00741451

HAL Id: hal-00741451

<https://hal.science/hal-00741451v1>

Submitted on 19 Aug 2019

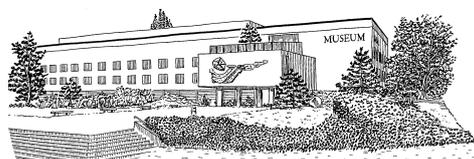
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 30, N° 1, 2011



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

La lumachelle à *Cardinia* (Bivalves) et *Alsatites* (Ammonites) du « Revers de Côte Dure » dans l'Hettangien de la couverture sédimentaire du Massif du Rochail (Oisans, Isère, France)

Jean-Louis DOMMERGUES¹, Alain GUIFFRAY², Thierry DUMONT³ & Francis CHEVALIER⁴

Résumé

Ce travail est consacré à l'étude d'une faune de l'Hettangien moyen (Chronozone à Liassicus, Sous-Chronozone à Laqueus) qui, relativement peu diversifiée, mais très abondante et bien préservée, caractérise un niveau lumachellique spectaculaire dans la série du Jurassique inférieur, globalement peu fossilifère, de la couverture sédimentaire, du massif du Rochail (Bassin subalpin, zone dauphinoise). Cette faune, qui provient du Revers de Côte Dure (Villard-Notre-Dame, Isère, France), est essentiellement composée de bivalves (e.g., *Cardinia*, «*Astarte*») et d'ammonites (e.g., *Alsatites*, *Saxoceras*), mais elle livre aussi, surtout au sommet du banc lumachellique, des rhynchonelles et des gastéropodes. Les bivalves (4 espèces) et les ammonites (2 espèces) sont étudiés dans des optiques systématique, stratigraphique, paléocéologique et paléobiogéographique. Deux biohorizons successifs ont pu être mis en évidence au sein de la sous-Chronozone à Laqueus : à la base, le biohorizon à *Alsatites laqueus* est caractérisé par d'abondants *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) associés à de nombreux bivalves (= lumachelle à *Cardinia*). Il est surmonté par un biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. qui a livré des *Saxoceras* originaux – qui correspondent peut-être à une espèce nouvelle – et quelques ultimes représentants du groupe d'*A. laqueus*. Ce biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. est nouveau pour l'échelle biostratigraphique du NW de l'Europe. Il s'intercale très probablement entre les biohorizons à *A. laqueus* et à *A. laqueolus* au sein de la sous-chronozone à Laqueus. En termes paléocéologiques, les principales espèces de bivalves et d'ammonites correspondent probablement à des formes opportunistes (stratégie r) capables de coloniser un biotope devenu temporairement favorable. La faune présente globalement de nettes affinités NW européennes.

La lumachelle à *Cardinia* est particulièrement fossilifère au niveau du « Revers de Côte Dure », mais elle constitue un niveau repère, peu épais, mais facilement repérable. Il peut être ponctuellement suivi sur plus d'un 1 km de distance vers le SE du gisement principal. Le dépôt de ce banc lumachellique est clairement associé à une surface de transgression (ou d'ennoiement) sans doute en partie contrôlée par la tectonique synsédimentaire distensive marquant le début du rifting téthysien, très active dans le bassin de Bourg-d'Oisans au cours du Lias inférieur.

Mots-clés

Ammonites, Bivalves, Jurassique inférieur, Stratigraphie, Paléocéologie, Paléobiogéographie, Variations du niveau marin, Tectonique synsédimentaire.

Abstract

The shelly limestone (= coquina) with *Cardinia* (bivalves) and *Alsatites* (Ammonites) from the “Revers de Côte Dure” in the Middle Hettangian of the sedimentary cover of the Rochail massive (Oisans, Isère, France).- This work is dedicated to a poorly diversified but abundant and finely preserved middle Hettangian (Liassicus Chronozone, Laqueus Subchronozone) fauna which characterises a remarkable very fossiliferous bed within the usually hardly fossiliferous Triassic and Early Jurassic sedimentary cover of the Rochail massif (Subalpine basin, Dauphinois zone). This fauna, collected in the “Revers de Côte Dure” section (Villard-Notre-Dame, Isère, France), is chiefly constituted by bivalves (e.g., *Cardinia*, “*Astarte*”) and ammonites (e.g., *Alsatites*, *Saxoceras*) but some rhynchonellids and gastropods are also present. Bivalves (4 species) and ammonites (2 species) are considered according to taxonomical, stratigraphical, palaeoecological and palaeobiogeographical viewpoints. Two successive biohorizons can be identified within the fossiliferous episod. At base, the *Alsatites laqueus* biohorizon is characterized by many *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856)

¹ UFR Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement, Université de Bourgogne, CNRS/uB, UMR 5561, Biogéosciences Dijon, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France. E-mail : Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr

² Société des Naturalistes de l'Ain, Section Sciences de la Terre, 340 Montée Neuve, F- 01700 Miribel. E-mail : alain.guiff-ray003@orange.fr

³ CNRS, Laboratoire de Géodynamique des Chaînes Alpines, UMR 5025, Observatoire de Grenoble, Université Joseph Fourier, Maison des Géosciences, 1381, rue de la Piscine, F- 38400 Saint-Martin d'Hères, France. E-mail : thierry.dumont@ujf-grenoble.fr

⁴ GSR Northern North Sea asset, Total E&P Norge A.S, P.O. Box 168, N-4001 Stavanger. E-mail : francis.chevalier@ep.total.no

associated with plentiful bivalves (= shelly limestone with *Cardinia*). This first biostratigraphical unit is followed by the *Saxoceras* sp. indet. biohorizon which yields some peculiar *Saxoceras* – perhaps a new species – associated with few late *Alsatites laqueus*. The *Saxoceras* sp. indet. biohorizon is a new unit for the NW European biostratigraphical scale and it is probably intercalated between the *A. laqueus* and the *A. laqueolus* biohorizons within the Laqueus subchronozone. In Palaeoecological terms, the most significant bivalves and ammonites species are perhaps opportunist taxa (r-strategy) able to colonise a temporarily propitious biotope. In Palaeobiogeographical terms, faunas clearly indicate NW European affinities. The “shelly limestone with *Cardinia*” faunal assemblage is especially plentiful and diversified in the “Revers de Côte Dure” main section but the bed can be identified and followed up to about one kilometre eastward. Moreover, the fossiliferous bed can be clearly understood as an unusual deposit associated with a transgressive surface in an active synsedimentary extensional tectonic setting, which marks the onset of the Tethyan rifting in the Dauphiné area.

Keywords

Ammonites, Bivalves, Early Jurassic, Stratigraphy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Sea-level changes, Synsedimentary tectonics.

INTRODUCTION

La présence de fossiles, et en particulier celle d’ammonites, dans les séries sédimentaires du Jurassique inférieur de l’Oisans est connue et discutée depuis le début du XIX^e siècle. D’après TERMIER & KILLIAN (1893, p. 273) la première mention de coquilles d’origine marine (ammonites et bélemnites) dans le secteur des Deux-Alpes (Montagne de Rachas) peut être attribuée à BARRAL (1813). Ce travail, curieusement intitulé «Mémoire sur les roches coquillères trouvées à la cime des Alpes dauphinoises, et sur les colonnes d’un temple de Sérapis à Pouzzol», a été lu à la Société des Sciences et Arts de Grenoble en avril 1812. Plus tard, ces premières observations ont été complétées par LORY (1860-1864, 1878) qui a proposé des déterminations plus précises pour les faunes découvertes par BARRAL. Il faut ensuite mentionner TERMIER & KILLIAN (1893) qui ont encore affiné les déterminations et précisé les âges dans le Jurassique inférieur. Après cette première phase d’intérêt pour la paléontologie de l’Oisans, il faut presque attendre un siècle pour voir paraître la synthèse du «Jurassique de la zone dauphinoise entre Durance et Rhône» publiée en 1988 par BARFÉTY. Cet ouvrage, pour partie consacré aux séries de l’Oisans, complète un important travail de cartographie géologique. Il accorde une attention particulière aux taxons d’intérêt biostratigraphique, donne des listes fauniques associées à des coupes et comprend des illustrations photographiques d’un certain nombre d’espèces repère, mais il ne s’agit pas à proprement parler d’une publication paléontologique. La monographie de CORNA *et al.* (1997) est par contre entièrement dédiée à l’étude des faunes d’ammonites de l’Hettangien, du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur des séries situées au nord du massif des Écrins (e.g. Plateau d’Emparis, secteur des Deux-Alpes, Haute Romanche). Elle ne concerne donc qu’une partie des faunes de l’Oisans. Le présent travail consacré aux séries fossilifères de la couverture sédimentaire du Massif du Rochail (à l’ouest de la basse vallée du Vénéon) constitue donc un complément à la publication de CORNA *et al.* (1997). Elle traite de faunes de l’Hettangien moyen demeurées jusqu’à présent

inédites et prend en compte à la fois les bivalves et les ammonites. Ces faunes correspondent à des niveaux qui sont manquants, non fossilifères ou non observés dans les gisements situés au nord du massif des Écrins. De plus, une attention particulière est portée au contexte séquentiel et paléotectonique des dépôts fossilifères dans un secteur où le rôle de paléofailles structurant un système complexe de blocs basculés est essentiel.

CADRES GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

Le gisement étudié, dit du «Revers de Côte Dure» (RCD), se rattache à la zone dauphinoise au sein du domaine externe des Alpes occidentales françaises (Fig. 1), Il est situé (06°01’22,44 E, 45°00’20,25 N) vers 2320 m d’altitude sur la commune de Villard Notre Dame, au sud de Bourg d’Oisans (Isère, France) et en rive gauche de la basse vallée du Vénéon (Fig. 2). Les couches fossilifères du RCD sont exposées de part et d’autre d’une petite cascade le long de l’un des ruisseaux qui descend du cirque glaciaire situé entre le Grand Renaud à l’ouest, le Pic du Col d’Ornon au sud et les Rochers du Renaud à l’est (Fig. 2-4).

Ces affleurements appartiennent à la couverture sédimentaire mésozoïque du massif cristallin externe du Rochail, au sud du massif des Grandes Rousses et à l’est du Taillefer (Fig. 2). Ces massifs sont les vestiges de blocs basculés plurikilométriques ayant fonctionné au Jurassique, pendant le rifting téthysien (LEMOINE *et al.*, 1981; BARFÉTY & GIDON, 1983; LEMOINE *et al.*, 2000; DUMONT *et al.*, 2008). On peut distinguer dans la série mésozoïque dauphinoise du secteur étudié les ensembles suivants :

- i) Pré-rift: dolomies orangées du Trias, peu épaisses (moins de 30 m) et coiffées par des tufs basaltiques passant localement à des coulées de plusieurs dizaines de mètres d’épaisseur («Spilites»). Les dolomies et les basaltes se sont mis en place au niveau de la mer.
- ii) Syn-rift: alternances marno-calcaires du Lias-Dogger, caractérisées par de très importantes variations d’épaisseur et de paléobathymétrie liées au développement du système de blocs basculés (BARFÉTY, 1988; DUMONT,

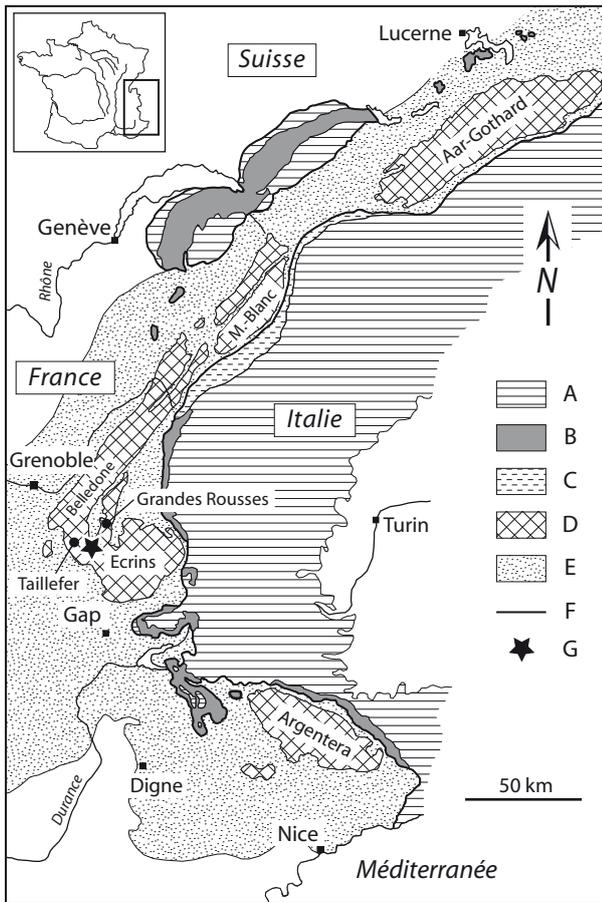
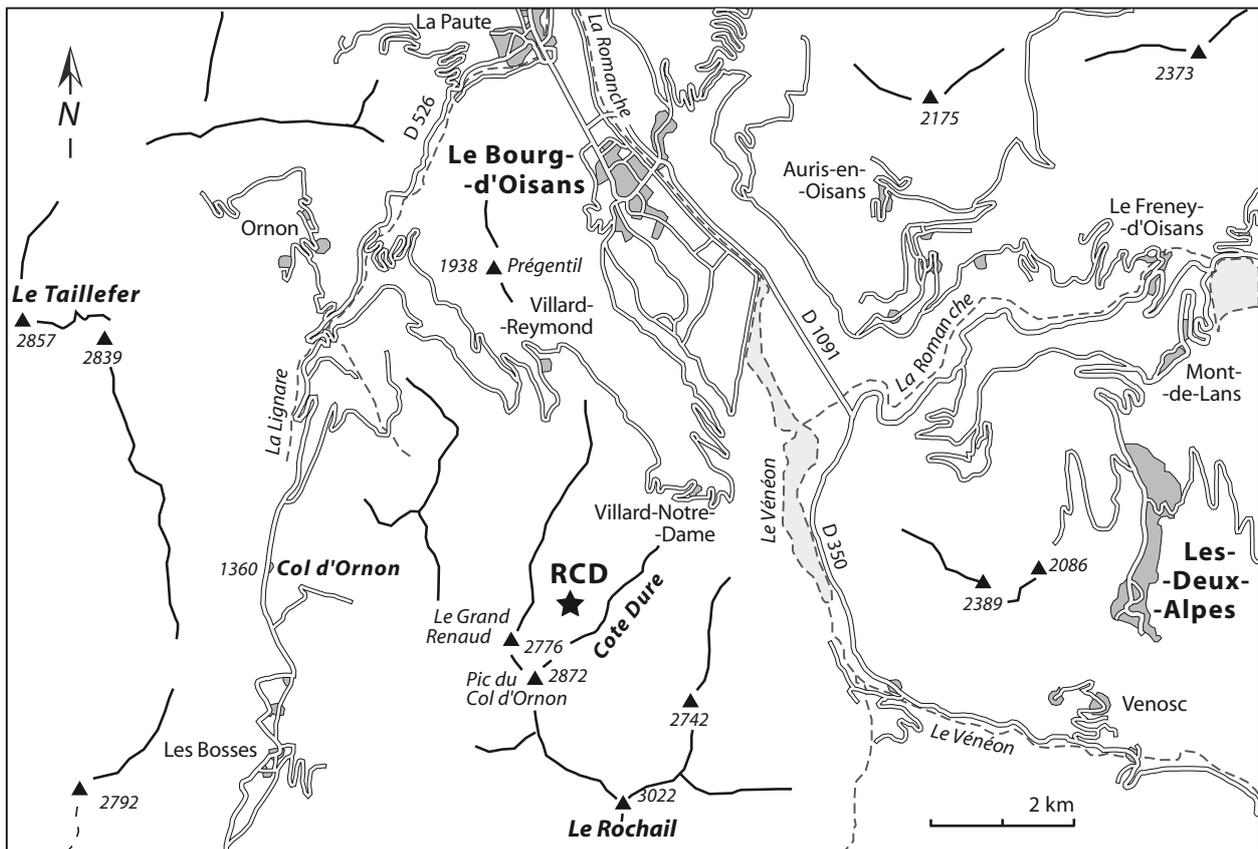


Fig. 1: Localisation du secteur étudié dans le Massif du Rochail (Isère, France) par rapport aux contextes géographique, géologique et structural des Alpes occidentales. **A.** Domaine interne à l'exclusion des zones subbriançonnaise et valaisanne. **B.** Zone subbriançonnaise (s.l.). **C.** Zone valaisanne. **D.** Massifs cristallins externes. **E.** Domaine externe à l'exclusion des massifs cristallins externes. **F.** Chevauchement pennique frontal (s.l.). **G.** Localisation approximative du gisement RCD, au nord du massif cristallin du Rochail et entre les massifs cristallins externes du Taillefer et des Écrins.

Fig. 2: Localisation précise de la coupe du «Revers de Côte Dure» = RCD (06° 01' 22, 44 E – 45° 00' 20,25 N), au sud du Bourg-d'Oisans, Villard-Notre-Dame, Isère, France. Le gisement principal est approximativement situé entre le village de Villard-Notre-Dame et le Pic du Col d'Ornon (2872 m).



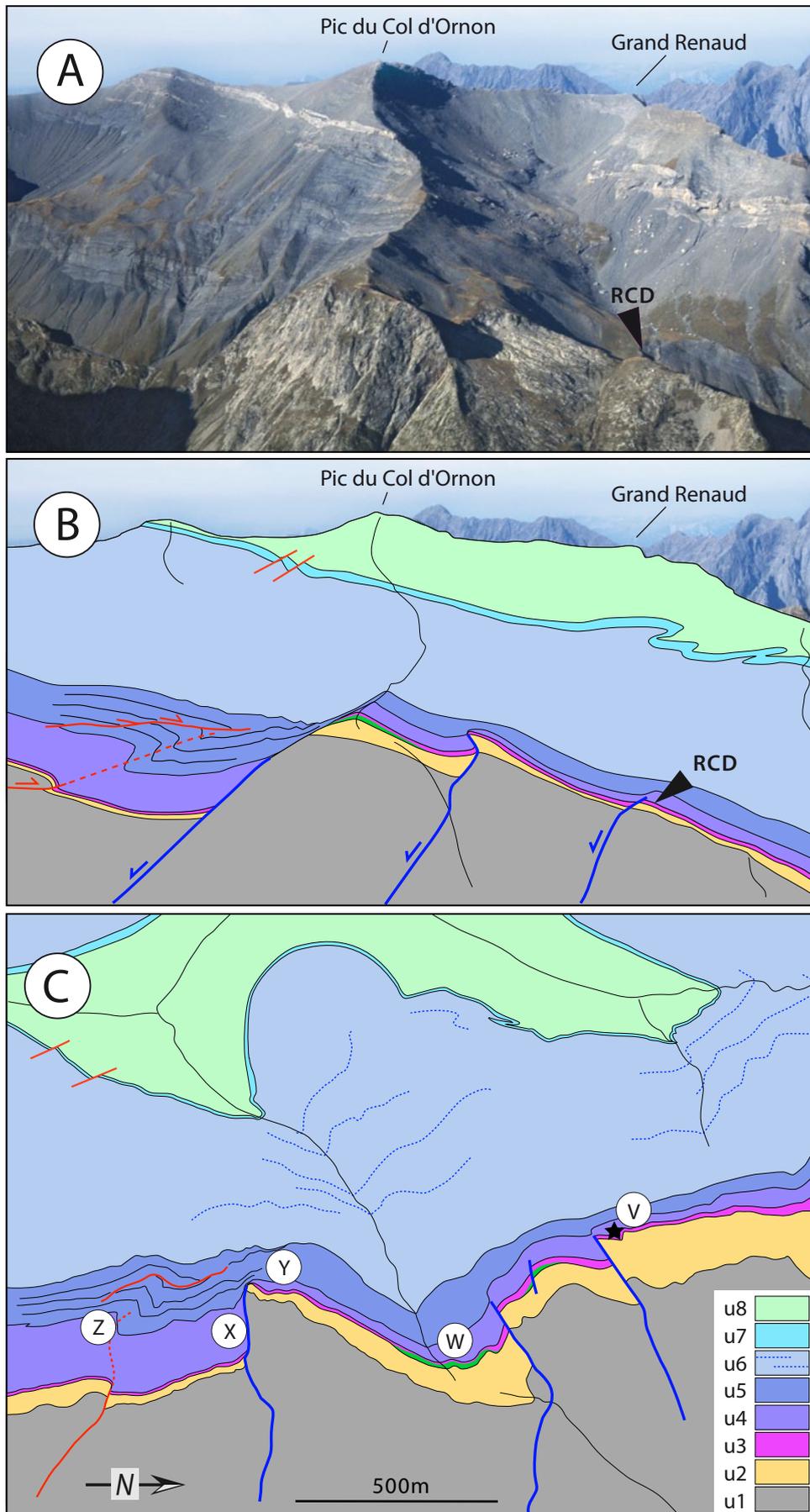


Fig. 3: Contexte sédimentaire et paléotectonique local du socle et de la couverture sédimentaire du secteur étudié au NW du massif du Rochail. **A.** photographie aérienne prise depuis le NE. **B.** interprétation géologique de la photographie précédente. **C.** Carte géologique correspondante. **U1-U8.** Les principales unités géologiques. **U1.** Socle cristallin hercynien (gneiss). **U2.** Dolomies orangées du Trias, localement surmontées par des coulées de "Spilites" (figurées en vert cru). **U3.** Série subtidale essentiellement bioclastique (e.g. calcaires à entroques) de l'Hettangien inférieur à moyen *pro parte*. La lumachelle à *Cardinia* est située au toit de cette série. **U4 et U5.** Marnes et micrites hémipélagiques de l'Hettangien supérieur et du Sinémurien inférieur. L'unité 4 est affectée par les failles normales synsédimentaires figurées en bleu (e.g. faille de la Jassirette) mais l'unité 5 scelle ces failles. **U6.** Marnes et calcaires marneux hémipélagiques du Sinémurien inférieur *pro parte* à l'Oxfordien, contenant localement des intercalations de calcaires resédimentés à crinoïdes (« calcaires du Petit Renaud »; surcharges pointillées bleues). **U7.** Calcaires pélagiques à *Calpionelles* de Tithonique. **U8.** Marnes du Berriasien. **V-Z.** Localisation de plusieurs points remarquables pour leurs intérêts paléontologiques et/ou tectono-sédimentaires. **V.** Localisation du gisement dit du « Revers de Côte Dure ». **W.** onlap de l'unité 3 (Rhétien-Hettangien inférieur) sur le flanc d'une coulée de « spilites » triasique, **X.** paléofaille de la Jassirette, avec notamment des brèches et des filons sédimentaires le long de l'escarpement de faille. **Y.** bancs de l'unité 5 scellant la faille de la Jassirette. La différence d'épaisseur de part et d'autre de cet accident synsédimentaire est seulement due à la compaction différentielle. **Z.** Plis alpins et chevauchements de faible amplitude (en rouge) qui n'altèrent pas significativement la géométrie des structures distensives téthysiennes.

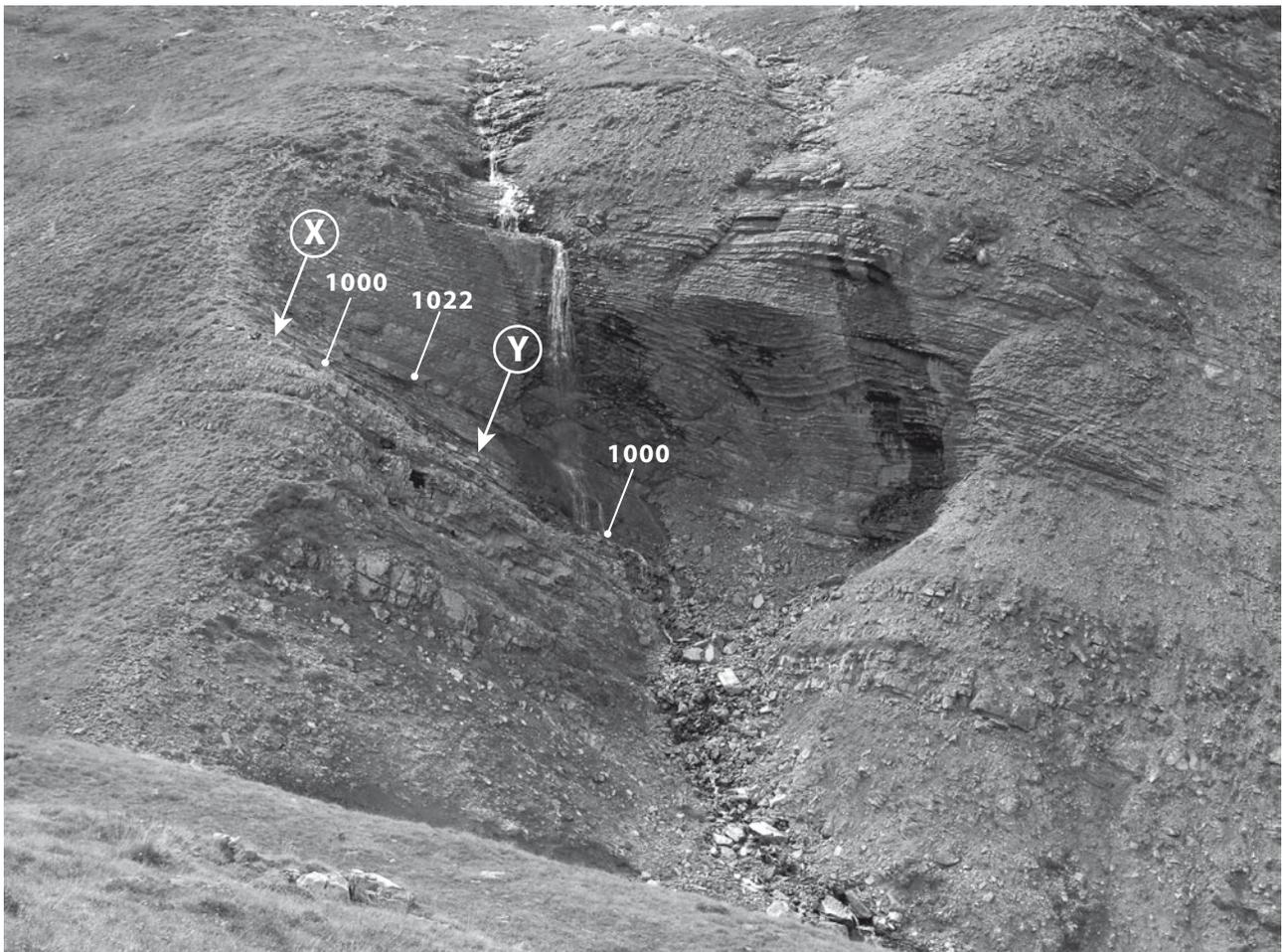


Fig. 4: Photographie de la coupe du « Revers de Côte Dure » RCD, prise depuis le NE, avec indication des deux bancs repères 1000 et 1022 indiqués en gras sur la coupe B de la Figure 5. La flèche [X] désigne le principal site fossilifère à *Alsatites*. La flèche [Y] indique la localisation du secteur où a été levée la coupe B de la Figure 5.

1998; CHEVALIER *et al.*, 2003). Le site fossilifère étudié se trouve dans une série syn-rift d'épaisseur réduite (~200m; série du Grand Renaud, BARFÉTY, 1988) et montrant localement des faciès condensés de faible bathymétrie (e.g., calcaires à crinoïdes du Petit Renaud d'âge Carixien à Bajocien, BARFÉTY & GIDON, 1983). Ce secteur du Revers de Côte Dure correspondait donc à un point haut du système de blocs Jurassique (demi-horst), contrastant avec le demi-graben de Bourg d'Oisans qui montre une série sédimentaire syn-rift d'épaisseur kilométrique (e.g., série de Pré-Gentil, BARFÉTY, 1988).

iii) Post-rift: dans le secteur étudié se trouve le seul témoin en Oisans des sédiments post-rift d'âge Jurassique supérieur-Crétacé inférieur préservé de l'érosion (Grand Renaud et Pic du Col d'Ornon). On peut constater dans les régions voisines que ces dépôts pélagiques scellent les blocs basculés téthysiens, ils sont en effet plus jeunes que l'apparition du plancher océanique téthysien ligure (LEMOINE *et al.*, 1986).

Le contexte sédimentaire et paléotectonique du secteur étudié correspond à un ensemble de failles normales syn-rift de relativement petites dimensions remarquablement préservées de la déformation alpine (BRUGOT & DUMONT, 2008; Fig. 3). Ces failles, de rejet déca- à hectométrique et d'espacement inférieur au kilomètre, ont cessé de fonctionner très tôt au cours du rifting, car elles sont scellées par les couches du Sinémurien inférieur, alors que les paléofailles majeures sont restées actives jusqu'au Lias supérieur au moins (e.g., faille d'Ornon; BARFÉTY *et al.*, 1979). Une cartographie géologique détaillée, réalisée d'après des vues aériennes, permet de préciser la chronologie du fonctionnement de ces failles (Fig. 3B, C). On remarque que le le Trias (unité 2) et l'unité 3 au sommet de laquelle se trouve le niveau fossilifère du RCD (Fig. 3C, site V) se sont déposés avant le fonctionnement des failles puisque ces unités sont décalées par ces accidents. L'unité 3 d'âge Hettangien inférieur et moyen *pro parte*, montre des sédiments bioclastiques déposés en environnements subtidaux comme des calcaires à entroques (e.g., Fig. 5B, C, niveaux 980 à 1000A) qui peuvent localement recouvrir en onlap des coulées basaltiques triasiques (Fig. 3C, site W). L'unité 4, constituée d'alternances de marnes et micrites hémipélagiques (e.g., Fig. 5B, niveaux 1001 à 1028), témoigne d'une brutale augmentation de la tranche d'eau. Le niveau fossilifère (lumachelle à *Cardinia*) du RCD (Fig. 5B, C, niveaux 1000A, B) d'âge Hettangien moyen est directement surmonté par la surface de transgression qui marque la base (niveau 1001) de cette série marno-calcaire. Il témoigne en fait du début de l'épisode d'approfondissement. Les dépôts de l'unité 4 sont les plus sensibles au fonctionnement des failles puisque leurs épaisseurs varient dans un rapport 1 à 3 de part et d'autre de la faille de la Jassirette (Fig. 3C, site X). Les bancs de l'unité 4 recouvrent cette faille en onlap et on trouve le long de celle-ci des brèches d'escarpement et filons neptuniens attestant de son

fonctionnement synsédimentaire. L'unité 5, toujours hémipélagique, scelle les failles (Fig. 3C, site Y), mais présente un surépaississement au sud de la faille de la Jassirette, probablement lié à l'effet de la compaction différentielle de part et d'autre de celle-ci. Enfin, l'unité 6 ne présente plus de variations d'épaisseur significatives et elle est donc clairement postérieure à l'activité des paléofailles d'ordre inférieur comme celle de la Jassirette. Toutefois, les intercalations de faciès resédimentés à crinoïdes qu'elle contient (e.g., Calcaires du Petit Renaud) et sa faible épaisseur comparativement à la série voisine de Pré Gentil indiquent que le secteur se trouvait à proximité de la partie haute du bloc basculé majeur du Rochail (BARFÉTY & GIDON, 1983; DUMONT *et al.*, 2008). L'unité 7 correspond aux calcaires pélagiques tithoniques. Comme l'unité 8 (marnes néocomiennes), elle s'est déposée après que les failles et blocs basculés aient cessé de fonctionner.

Les unités 4 et 5 peuvent être corrélées avec la base de la coupe de Villard-Notre-Dame (CHEVALIER, 2002). Elles correspondent donc essentiellement à des dépôts d'âge Sinémurien inférieur, zones Bucklandi à Semicostatium. Mais la présence d'un fragment de *Schotheimia* récolté *ex situ* au RCD, indique que le dépôt des faciès hémipélagiques de l'unité 4 a probablement débuté dès l'Hettangien supérieur (chronozone à Angulata).

La déformation alpine n'affecte que très peu les failles synsédimentaires et les corps sédimentaires qui les recouvrent. Elle reste limitée à un plissement et un léger épaissement du contenu du demi-graben au sud de la faille de la Jassirette (Fig. 3C, site Z). Par contre, les sédiments du Lias présentent un étirement de 10 à 20 % dans le plan de stratification enregistré par l'ovalisation des ammonites.

PALÉONTOLOGIE

Remarque: L'ensemble des fossiles (ammonites, bivalves, brachiopodes et gastéropodes) récoltés dans la lumachelle du RCD ont, à divers degrés, subi des déformations essentiellement dues à la tectonique alpine. Ces déformations sont souvent peu gênantes, mais leurs conséquences sont difficiles à évaluer et elles interdisent toute étude morphométrique rigoureuse. Dans le cas des ammonites et des gastéropodes, l'ovalisation de la spire, éventuellement associée à des altérations de la section des tours, est souvent évidente, mais les déformations qui affectent les coquilles de bivalves et de brachiopodes sont souvent plus difficiles à percevoir et peuvent paraître négligeables.

Dans ce contexte, les variabilités intraspécifiques ne peuvent être raisonnablement qu'estimées à partir de l'observation du matériel et les mesures linéaires (ou leurs rapports) parfois indiquées dans le texte (notamment pour les bivalves) devront toujours être considérées avec réserves comme de simples indications.

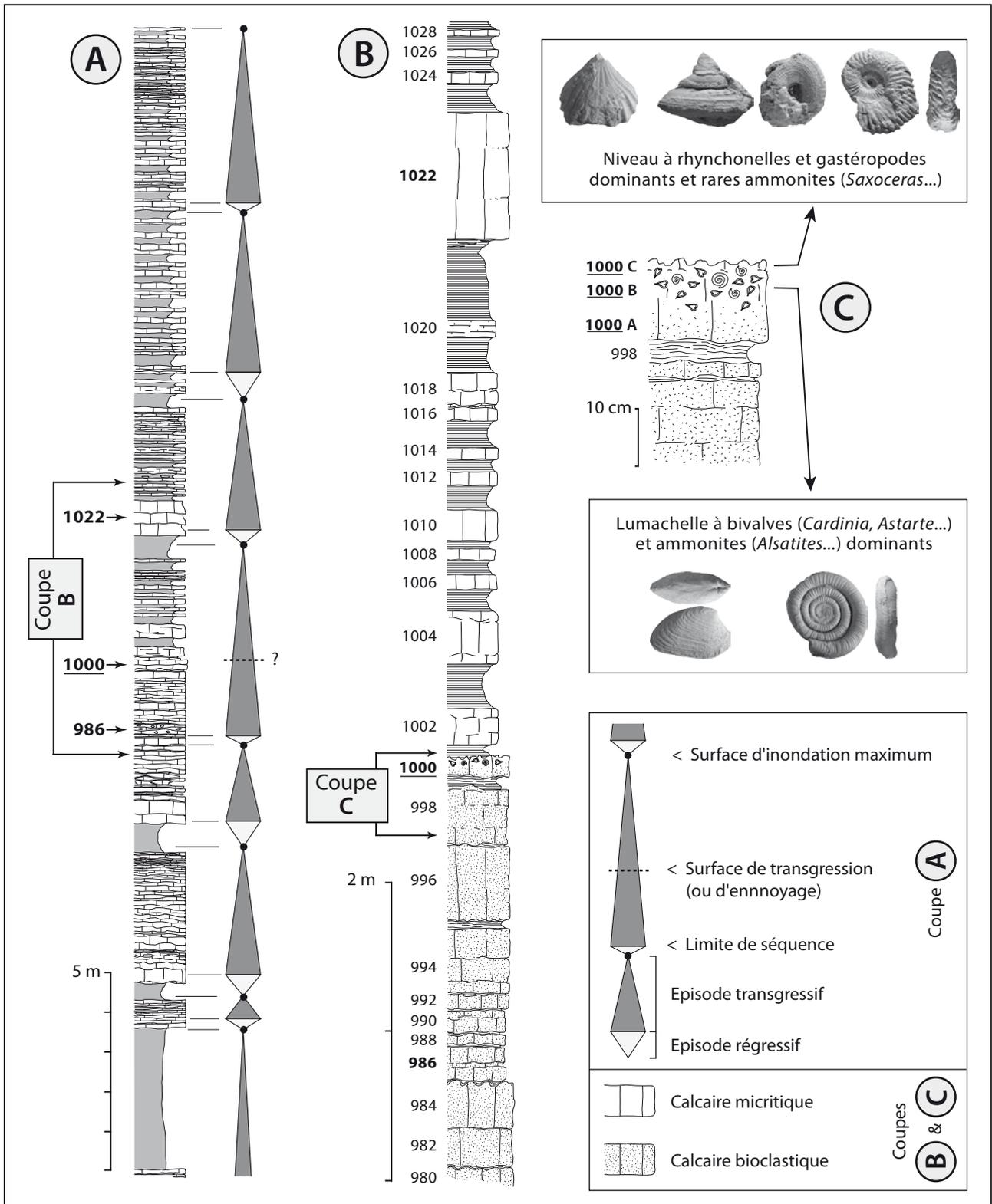


Fig. 5: Coupe synthétique et coupes détaillées de la série du «Revers de Côte Dure» RCD. **A.** Coupe synthétique et analyse séquentielle de la série du RCD d'après CHEVALIER (2002, annexes) modifié. **B.** Coupe précise (profil d'érosion) de la partie de la série encadrant la «Lumachelle à *Cardinia*» (niveau 1000) qui est située au toit d'une série de calcaires bioclastiques à entroques. Cette coupe est levée dans la zone indiquée par la flèche [Y] de la Figure 4. **C.** Détail de la «lumachelle à *Cardinia*» au niveau du point désigné par la flèche [X] de la Figure 4. La croûte 1000C tend à disparaître latéralement.

I. Bivalves**1. Systématique**

Classe Bivalvia LINNAEUS, 1758

Sous-classe Pteriomorpha BEURLEN, 1944

Ordre Pterioidea NEWELL, 1965

Sous-ordre Pteriina NEWELL, 1965

Superfamille Limoidea RAFINESQUE, 1815

Famille Limidae RAFINESQUE, 1815

**Genre *Pseudolimea* ARKELL in DOUGLAS & ARKELL
(1932)**

Espèce type: *Plagiostoma duplicata* J. de C. SOWERBY, 1827 (par désignation originelle, J. de C. SOWERBY, 1827, p. 114)

***Pseudolimea cf. hettangiensis* (TERQUEM, 1855)
Fig. 6R, S**

cf. 1855. *Lima hettangiensis* TERQUEM, pl. 23, fig. 1.

cf. 1944. *Pseudolimea hettangiensis* (TERQUEM).– COX, pl. 2, fig. 1, 3-4.

Description: Hauteur supérieure à la largeur, valves faiblement inéquilatérales ornées de moins de 20 côtes entre lesquelles on devine parfois une costule secondaire.

Remarques: Bien que de petite taille et assez usés, les exemplaires observés, par leur faible asymétrie, semblent plus proches de *Pseudolimea hettangiensis* (TERQUEM, 1855) que de *Ps. duplicata* (J. de C. SOWERBY, 1827). Leur médiocre état de conservation ne permet cependant pas une attribution spécifique rigoureuse.

Age et répartition: *Pseudolimea hettangiensis* (TERQUEM, 1855) est une forme connue au cours de l'Hettangien au Sinémurien. Elle a été décrite en France dans le grès infra-liasique d'Hettange et dans les calcaires à gryphées des environs de Metz. Elle est également citée dans d'autres localités de Lorraine, en Côte d'Or et en Savoie. L'un d'entre nous (A. G.) l'a collecté dans le Sinémurien inférieur du Jura méridional. Cette espèce est en outre présente en Angleterre dans le Lias inférieur de la côte du Dorset. Elle a été récemment décrite du sommet de l'Hettangien au Sinémurien dans l'ouest du Canada, ainsi que dans l'Hettangien du nord du Chili.

Ordre Mytiloidea FERUSSAC, 1822

Superfamille Mytiloidea RAFINESQUE, 1815

Famille Mytilidae RAFINESQUE, 1815

Genre *Modiolus* LAMARCK, 1799

Sous-genre *Modiolus* LAMARCK, 1799

Espèce type: *Mytilus modiolus* LINNÉ 1758 (par désignation subséquente, GRAY, 1847).

***Modiolus (Modiolus) cf. scalprum* J. SOWERBY, 1821**

cf. 1821. *Modiola scalprum* J. SOWERBY, pl. 248, fig. 2.

cf. 1837. *Mytilus scalprum* sp. nov. – GOLDFUSS, pl. 130, fig. 9.

cf. 1864. *Mytilus scalprum* GOLDFUSS.– DUMORTIER, pl. 7, fig. 15-16, pl. 24, fig. 13-14.

Description: Petite forme très allongée, à carène faiblement arquée non bordée de sillons. L'exemplaire observé est assez semblable aux types morphologiques décrits dans l'Hettangien du Gard et du Mont d'Or lyonnais par DUMORTIER (1864).

Remarques: Ne disposant que d'un spécimen non figuré, car assez mal conservé et connaissant la variabilité intraspécifique très étendue au sein du genre *Modiolus*, il est impossible d'avancer une détermination spécifique précise.

Age et répartition: *Modiolus (Modiolus) scalprum* J. SOWERBY, 1821 est une espèce connue de l'Hettangien (formes de petite taille) au Pliensbachien (formes de grande taille), mais elle est peut-être aussi présente dans le Toarcien. En France, ce taxon est indiqué dans la Vallée du Rhône, le Jura méridional, les Monts d'Or lyonnais, la Vendée et la Haute-Marne. Il est également connu en Angleterre, en Allemagne, en Suède et au nord du Chili.

Sous-classe Heterodonta NEUMAYR, 1884

Ordre Veneroidea H. ADAMS & A. ADAMS, 1856

Superfamille Crassatelloidea FERRUSAC, 1822

Famille Astartidae ORBIGNY, 1844

Genre *Astarte* J. SOWERBY, 1816

Espèce type: *Venus scotica* MATON & RACKETT, 1807 (= *Pectunculus sulcatus* DA COSTA, 1778, var. *scotica* MATON & RACKETT, 1807) (par désignation originelle).

Remarques: Dans l'attente d'une révision des Astartidae de petite taille décrits dans le Lias inférieur, on conservera ici par simple commodité le genre «*Astarte*» pour désigner les exemplaires étudiés.

**«*Astarte*» *consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, 1853
Fig. 6A-E; Fig. 7**

1853. *Astarte consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, pl. 22, fig. 3.
1864. *Astarte thalassina* QUENSTEDT.– DUMORTIER, pl. 3, fig. 4.

1865. *Astarte heberti* TERQUEM & PIETTE, pl. 6, fig. 22-24.

1865. *Astarte consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE.– TERQUEM & PIETTE, pl. 7, fig. 6-8.

1919. *Astarte repelini* DE BRUN & VEDEL, pl. 2, fig. 9, 21.

Description: Espèce de petite taille, plus ou moins allongée et peu renflée. Pour une longueur comprise entre 15 et 18 mm, le rapport hauteur/largeur (h/l) se situe entre 0,70 et 0,75. Le contour montre une variation continue depuis des exemplaires subquadrangulaires à

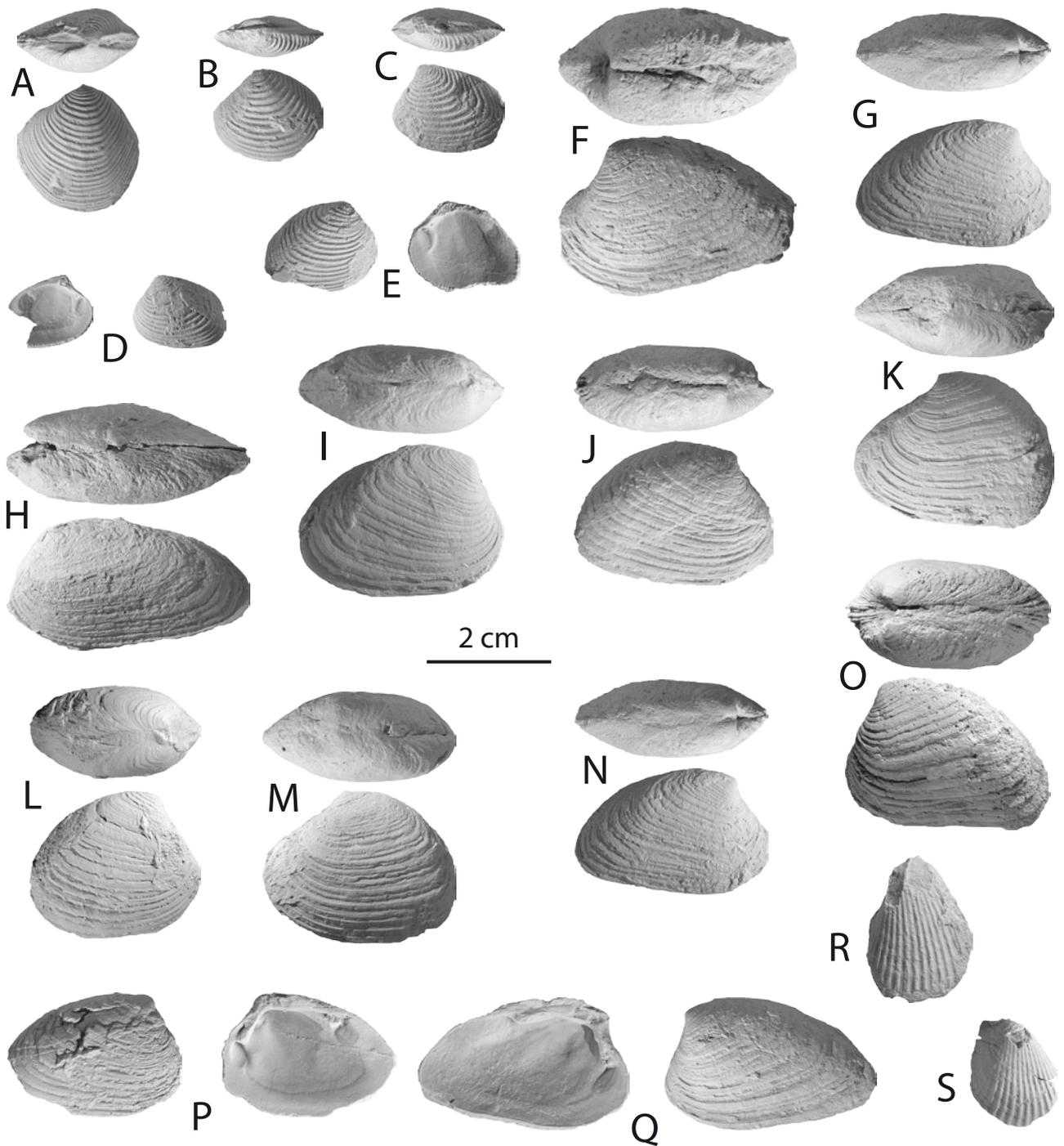


Fig. 6: Bivalves provenant du niveau 1000B de la coupe du Revers de Côte Dure (RCD) (Point de récolte indiqué par la flèche [Y] de la Figure 4). **A-E**: "*Astarte*" *consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, 1853 (UBGD 277426-277430); **F-Q**: *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY, 1817) (UBGD 277431-277443) (**F-G, O** = type morphologique A; **H, Q** = type morphologique B; **K, L-M** = type morphologique C; **I, J, N, P** = type morphologique D); **R-S**: *Pseudolimea* cf. *hettangiensis* (TERQUEM, 1855) (UBGD 277443, 277444). Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). L'échelle est donnée par une barre horizontale de 2 cm. Ils sont déposés dans les collections de l'UFR des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne (Dijon).

bords supérieur et inférieur presque parallèles jusqu'à des types morphologiques quasiment ovalaires. Entre ces deux pôles extrêmes, on observe d'assez nombreuses coquilles à profil deltoïde arrondi.

Les crochets de petite taille sont cependant toujours placés très en avant de la coquille (entre le 1/4 et le 1/5 antérieur) et ils sont nettement prosogyres. Ils dominent une lunule elliptique allongée. Sur certains exemplaires, on observe une légère dépression creusée en arrière des crochets jusqu'à l'extrémité postéro-dorsale, ce qui donne un aspect aminci et pincé au bord supérieur.

L'ornementation se compose de 15 à 20 rides concentriques fines, régulièrement espacées, non atténuées près du bord ventral et présentes avec la même force de l'avant à l'arrière de la coquille. Ces rides sont séparées par des intervalles un peu plus larges qu'elles. L'étirement postéro-ventral de la coquille s'accompagne parfois d'un élargissement progressif de ces intervalles, mais on observe aussi sur certains exemplaires des rides rapprochées tout près du bord ventral. Les variations dans l'ornementation ne semblent donc pas pertinentes pour distinguer diverses espèces au sein du lot étudié. De fines crénulations sont présentes sur le rebord interne des valves, à l'avant, à l'arrière et le long de la courbure ventrale (Fig. 7).

Remarques: Les spécimens étudiés montrent une variation continue autour d'un type morphologique moyen à contour deltoïde arrondi, conforme à la figuration

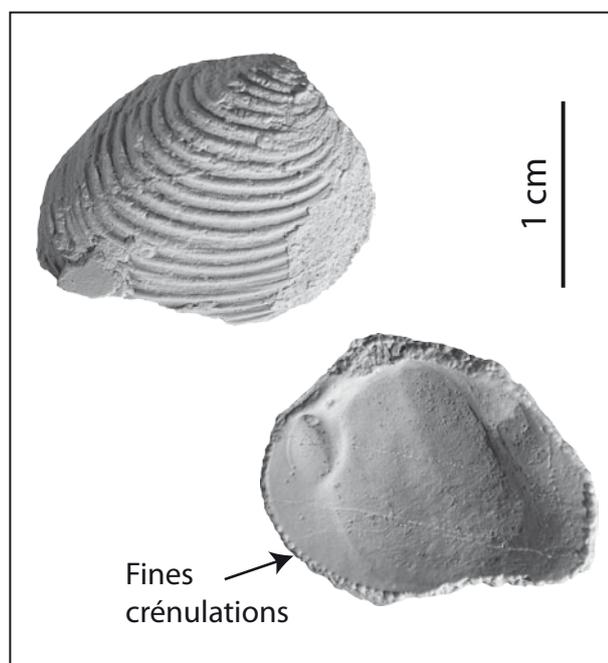


Fig. 7: Détail de l'ornementation d'«*Astarte*» *consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, 1853. De fines crénulations sont présentes le long du rebord interne de la valve. Le spécimen (UBGD 277430) provient du niveau 1000B du RCD. Il est également illustré sur la Figure 6E.

originale de CHAPUIS & DEWALQUE (1853) et à celle de TERQUEM & PIETTE (1865). Les types morphologiques ovalaires correspondent à *Astarte repelini* DE BRUN & VEDEL (1919, pl. 2, fig. 9, 21) dont les proportions et l'ornementation sont par ailleurs semblables à celles de l'espèce de CHAPUIS & DEWALQUE (1853). On peut sans doute aussi inclure dans la synonymie de cette espèce *Astarte heberti* TERQUEM & PIETTE (1865, pl. 6, fig. 22-24) correspondant aux exemplaires à crochets moins antérieurs, contour subtriangulaire et bord ventral largement convexe. L'examen dans la collection DUMORTIER de l'exemplaire unique d'*Astarte thalassina* QUENSTEDT figuré par DUMORTIER (1864, pl. 3, fig. 4) permet de constater que cette valve mal dégagée, au contour trigone arrondi, ressemble beaucoup à *Astarte consobrina* telle que la figurent TERQUEM & PIETTE (1865): on peut donc envisager de l'inclure également dans la synonymie de cette espèce.

Dans une étude récente consacrée aux bivalves du Lias inférieur mexicain (Sierra de Santa Rosa Formation, province de Sonora), SCHOLZ *et al.* (2008, p. 294) ont placé *Astarte consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE en synonymie avec *Neocrassina gueuxi* (ORBIGNY). Ce point de vue n'est pas adopté ici, car le type de d'ORBIGNY (1850, p. 216, n°80) figuré par THÉVENIN (1907, pl. 8, fig. 8-10) montre un affaiblissement progressif de la force des stries concentriques à l'approche du bord ventral et un contour plus arrondi, caractères non observés sur nos exemplaires alpins.

Age et répartition: *Astarte consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, 1853 est une espèce décrite initialement dans l'Hettangien du Luxembourg. Elle a été ultérieurement reconnue dans le Sinémurien inférieur des Alpes Vaudoises en Suisse, de l'Angleterre, et du NE de l'Irlande.

Famille Cardiniidae ZITTEL 1881
Genre *Cardinia* AGASSIZ, 1841

Espèce type: *Unio listeri* J. SOWERBY 1817 (par désignation subséquente, ICZN, Op. 292).

***Cardinia hybrida* (J. SOWERBY, 1817)**
Fig. 6F-Q

1817. *Unio hybrida* J. SOWERBY, pl. 154, fig. 2.
1842. *Pachyodon hybridus* (J. SOWERBY).– STUTCHBURY, pl. 9, fig. 3-4.
1842. *Pachyodon cuneatus* STUTCHBURY, pl. 10, fig. 11-12.
1843. *Cardinia hybrida* (STUTCHBURY).– AGASSIZ, pl. 12', fig. 1-18.
1843. *Cardinia amygdala* AGASSIZ, pl. 12, fig. 10-12.
1850. *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).– ORBIGNY, 217, n°87.
1853. *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).– CHAPUIS & DEWALQUE, pl. 23, fig. 5.
1855. *Cardinia morisi* TERQUEM, pl. 19, fig. 7-7a.
1975. *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).– PALMER, pl. 1, fig. 5-8, pl. 3, fig. 7.

Description : Les *Cardinia* de la coupe du RCD sont toujours d'assez petite taille, leur longueur n'excédant pas 40 mm. Elles appartiennent au groupe des *Cardinia* deltoïdes tel qu'il a été défini par PALMER (1975, p. 5) : leur contour est plus ou moins triangulaire. HAYAMI (1958, p. 117) avait antérieurement nommé ce groupe «*Hybrida-group*» en référence à l'espèce de J. SOWERBY. Tous les exemplaires étudiés possèdent, malgré leur variabilité qui sera discutée ci-dessous, quelques caractères communs : faible épaisseur, étirement postéro-ventral, arcature convexe du bord supérieur en arrière des crochets, petits crochets très antérieurs et nettement prosogyres, coquille d'épaisseur moyenne et ornée de lamelles concentriques souvent imbriquées, de force et espacement irréguliers. Tous ces caractères sont explicitement cités par HAYAMI (1958) dans la diagnose de son "*Hybrida-group*".

De l'examen des charnières, assez bien conservées sur la face interne des valves isolées, ou détachables de certains moules internes, on ne peut hélas tirer que peu d'informations susceptibles d'affiner la détermination spécifique des *Cardinia* étudiées. PALMER (1975 : 8-10, 35) a clairement souligné la remarquable constance des divers éléments de la charnière dans le genre *Cardinia*, non seulement pour des espèces de même âge, mais aussi tout au long de la série évolutive qui conduit des formes hettangiennes jusqu'aux ultimes formes toarciennes.

C'est donc essentiellement à partir des caractères morphologiques externes décrits plus hauts et présents sur l'ensemble des exemplaires observés, que l'on peut attribuer les formes du RCD à *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY, 1817).

Remarques : On relève dans la littérature paléontologique plus de 30 «espèces» susceptibles d'appartenir au seul groupe des *Cardinia* deltoïdes ! La grande variabilité morphologique de ces bivalves a été trop peu prise en compte par les auteurs anciens ; des formes juvéniles ont été décrites comme des espèces distinctes et il en est de même pour des individus notoirement déformés au sein de couches soumises à des étirements ou des compressions... La détermination spécifique des *Cardinia* est donc toujours une tâche délicate quand on ne dispose que de quelques spécimens isolés. Dans ce contexte, les récoltes de Côte Dure fournissent une occasion d'approcher la variabilité de *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY) sur la base d'un échantillon de plus de 70 exemplaires. Au sein du lot recueilli, on peut, pour simplifier, distinguer 4 types morphologiques.

- Le *type morphologique A* (Fig. 6 F-G, O) (34% du lot étudié) possède un contour subtriangulaire. Le rapport h/l est voisin de 0,63. Le bord supérieur et le bord postérieur se confondent en une ligne convexe sans rupture depuis les crochets jusqu'à l'extrémité postérieure. Le bord inférieur est horizontal et subrectiligne, rarement sinueux. Les crochets sont placés entre le 1/5 et le 1/3 antérieur de la coquille ; ils délimitent une lunule assez profonde, ovalaire à

losangique. Quelques rares exemplaires plus allongés représentent un passage vers le type morphologique B. Le type morphologique A correspond bien à *Cardinia amygdala* AGASSIZ (1843 : pl. 12, fig. 10-12) que ce même auteur (1843 : Introd. XIX) interprète comme une forme juvénile de *Pachyodon cuneatus* STUTCHBURY, espèce mise à son tour en synonymie par PALMER (1975, p. 12) avec *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).

- Le *type morphologique B* (Fig. 6 H, Q) rassemble moins de spécimens (12% du lot étudié) franchement allongés, à contour cunéiforme. Le rapport h/l tombe cette fois au-dessous de 0,60. Le bord supérieur décrit une courbe peu convexe vers le bas, avec des segments presque droits, pour rejoindre l'extrémité postérieure. Le bord inférieur est horizontal et subrectiligne, plus sinueux que celui du type morphologique A. Il rejoint, à l'arrière de la coquille, le bord supérieur en dessinant une pointe arrondie. Les valves sont assez renflées avec une épaisseur maximale à leur 1/3 supérieur ; on observe parfois dans leur partie médiane un léger replat qui correspond à la sinuosité du bord inférieur. Les crochets sont placés au 1/4 antérieur de la longueur. Certains exemplaires un peu plus hauts correspondent à des formes de transition vers le type morphologique A. Par son allure générale, le type morphologique B est très proche de *Pachyodon cuneatus* STUTCHBURY (1842, pl. 10, fig. 11-12) dont l'holotype présente un rapport h/l égal à 0,58. PALMER (1975, p. 12) n'en fait qu'une simple variété de *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).
- Le *type morphologique C* (Fig. 6 K, L-M) (27% du lot étudié) est aisément reconnaissable par sa grande hauteur : le rapport h/l atteint une moyenne de 0,76. Le bord supérieur dessine en arrière des crochets un arc convexe continu d'environ 90°, descendant jusqu'à l'extrémité postérieure où il rejoint le bord inférieur en formant un angle obtus émoussé. Ce bord inférieur est le plus souvent horizontal et sinueux, avec un léger creusement vers le haut dans sa partie médiane. Comme pour le type morphologique B, on note que cette sinuosité correspond à la projection sur le bord inférieur d'un replat triangulaire présent sur le flanc des valves et dont le sommet coïncide avec les crochets. Ce caractère est ici nettement plus accentué. Les valves sont assez renflées avec une épaisseur maximale proche de leur mi-hauteur. Les crochets sont moins antérieurs que pour les types morphologiques A et B : ils se placent en moyenne aux 2/5 antérieurs de la coquille et délimitent une lunule peu profonde. Le type morphologique C rappelle beaucoup, par sa forme générale et la position des crochets, *Cardinia quadrata* AGASSIZ (1843, pl. 12, fig. 10-12). Il a aussi par son long bord postérieur arqué quelques affinités avec *Pachyodon imbricatus* STUTCHBURY (1842, pl. 9, fig. 5-6), mais ses crochets sont moins antérieurs. Le rapport h/l moyen place le type morphologique C juste à la limite entre *C. hybrida* (J. SOWERBY) et

C. listeri (J. SOWERBY) selon le diagramme proposé par PALMER (1975, p. 13, fig. 5). Cela confirme une idée anciennement émise par CHAPUIS & DEWALQUE (1853, p. 168) sur l'existence de formes de passage entre les deux espèces. Le lectotype de *C. listeri* figuré par PALMER (1975, pl. 1, fig. 1) est cependant plus haut et possède des crochets plus antérieurs. C'est pourquoi le type morphologique C de la coupe de Côte Dure est ici intégré au spectre de variabilité de *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).

- Le type morphologique D (Fig. 6 I, J, N, P) (27% du lot étudié) apparaît comme un intermédiaire entre les types morphologiques A et C. Le rapport h/l est voisin de 0,70. Le bord supérieur décrit un arc convexe continu en arrière des crochets qui se placent environ au 1/4 antérieur de la longueur. Le bord inférieur montre souvent une faible convexité dessinant une courbe symétrique autour de la mi-longueur de la coquille. Les flancs des valves sont peu renflés, mais possèdent rarement un replat dans leur partie médiane. Ce morphométrique D est très proche de *Cardinia morisi* TERQUEM (1855, pl. 19, fig. 7-7a) dont le rapport h/l est égal à 0,69 et qui peut sans doute être placé en synonymie avec *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY). Il a aussi des affinités avec *Cardinia antero-truncata* décrite et figurée par MARIANI (1919, p. 128, tav. 7, fig. 14-15) dans le Rhétien des Alpes lombardes (rapport h/l = 0,70). On peut enfin le rapprocher de la figuration d'*Unio trigonus* ROEMER illustré par KOCH & DUNKER (1837, pl. 1, fig. 2) qui a des proportions très comparables (h/l = 0,72; épaisseur/l = 0,40) et que d'ORBIGNY (1850, p. 217, n°87) envisageait comme synonyme de *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY).

Age et répartition: *Cardinia hybrida* (J. SOWERBY) est connue de l'Hettangien supérieur au Sinémurien supérieur en Angleterre. En France, l'espèce est citée dans l'Hettangien de la Côte d'Or, le Sinémurien des Monts d'Or lyonnais et le Jura méridional. Elle est en outre citée en Allemagne, au Luxembourg et au Portugal.

2. Paléocologie

Les modes de vie: Sur les 150 bivalves, tous suspensivores, récoltés lors du présent travail, 67% sont des *Cardinia* (101 ex.) et 28% des «*Astarte*» (42 ex.). Dans les deux cas, il s'agit de formes endobenthiques superficielles. Cette catégorie est donc largement prépondérante au sein de l'échantillon disponible puisqu'elle représente 95% du matériel récolté. A ces taxons dominants il faut rajouter 4% de *Pseudolimea* (6 x.) forme épibenthique fixée par un byssus et 0,66% de *Modiolus* (1 ex.) forme semi-endobenthique également fixée par un byssus. Les bivalves endobenthiques semblent par contre totalement absents au sein de la lumachelle du RCD. Les pourcentages obtenus doivent être envisagés avec réserve, car la récolte de la faune benthique a été menée d'une façon

plus opportuniste que systématique, mais les proportions obtenues sont probablement assez représentatives de la tendance générale.

L'association à *Cardinia* et «*Astarte*»: Si l'on exclut les quelques *Pseudolimea* et *Modiolus*, la faune de bivalves du RDC est un assemblage à *Cardinia* et «*Astarte*». L'association de ces deux genres dans le Lias inférieur anglais a déjà été soulignée par PALMER (1975, p. 35-37) qui cite, selon les gisements étudiés, des proportions allant de 1 *Astarte* pour 10-15 *Cardinia* à 1 *Astarte* pour 15-20 *Cardinia*. Dans la lumachelle du RCD (niv. 1000B), la proportion des «*Astarte*» au sein du matériel récolté semble plus importante puisqu'elle atteint 1 *Astarte* pour seulement 2-3 *Cardinia*. PALMER (1975) ne parvient pas à expliquer les raisons de l'association fréquente de ces deux genres, mais il propose deux hypothèses faisant intervenir: i) la distribution des larves planctonique, ii) l'environnement physico-chimiques du milieu benthique. Sur la marge cévenole, CASSEL (1997, p. 173) interprète, dans la formation des «calcaires de Gammal» datée de l'Hettangien inférieur, une association faunique comprenant *Cardinia* et *Coelastarte* comme représentative d'un environnement de plate-forme externe distale. Pour sa part, McKERROW (1978, p. 213-217, 222-224) cite *Cardinia* et *Astarte* dans 3 associations fauniques classiques du Lias de Grande-Bretagne qu'il désigne sous les termes de "Silty Clay Community", "Muddy Sand Community" et "Ironstone Community".

La paléocologie des *Cardinia*: PALMER (1975, p. 37-38) a établi que i) les *Cardinia* étaient des formes assez opportunistes qui ne dépendent pas étroitement d'un faciès particulier, II) les *Cardinia*, bivalves filtreurs, vivaient dans des zones où leur nourriture (phytoplancton et zooplancton) abondait et pouvait se reproduire rapidement, iii) les *Cardinia* devaient peupler essentiellement la zone photique où est inféodé le phytoplancton autotrophe, source de nourriture essentielle pour le zooplancton. De plus, les *Cardinia* étaient sans doute aussi largement dépendantes de la quantité d'oxygène dissout car elles se raréfient dans les milieux mal oxygénés. Il existe par exemple une relation assez nette entre l'hydrodynamisme du milieu, souvent garant d'une bonne oxygénation avec l'abondance et la taille des *Cardinia*.

La taille relativement petite (par comparaison aux types des espèces décrites et à la plupart des spécimens figurés) des *Cardinia* et «*Astarte*» du RCD ainsi que la faible diversité de l'assemblage faunique suggère un peuplement opportuniste (stratégie adaptative de type **r**) colonisant un environnement assez difficile, éphémère et peut-être mal oxygéné.

II. Ammonites

1. Systématique

Classe Cephalopoda CUVIER, 1798
Sous-classe Ammonoidea ZITTEL, 1884
Ordre Phylloceratida ARKELL, 1950

Remarques : Cet ordre, pris ici au sens de HOFFMANN (2010), est un taxon monophylétique qui inclut les Phyllocertina ARKELL, 1950 et l'ensemble des formes qui en dérivent. Ces dernières sont regroupées au sein du sous-ordre des Psiloceratina HOUSA, 1965. Au sens de HOFFMANN (2010) l'ordre des Phylloceratida peut être compris comme un taxon probablement monophylétique incluant deux sous-ordres, l'un paraphylétique correspond aux Phyllocertina ARKELL, 1950, et l'autre, très probablement monophylétique, correspond aux Psiloceratina HOUSA, 1965 qui s'enracinent vers la limite Trias-Jurassique au sein des Phylloceratina.

Sous-ordre Psiloceratina HOUSA, 1965

Remarques : Selon l'acception fondée sur les hypothèses phylogénétiques proposées par GUEX (1987) et TAYLOR (1998), puis discutée et précisée par DOMMARGUES (2002), le taxon Psiloceratina — souvent traité au rang de l'ordre (e.g., DOMMARGUES, 2002, 2003, 2009; DOMMARGUES *et al.*, 2004a, b, c, d, 2005a, b, 2008a, b, 2010a, b; MEISTER *et al.*, 2005; FAURE, 2006; DOMMARGUES & BONNOT, 2007; DOMMARGUES & MEISTER, 2007; GECZY & MEISTER, 2007; MEISTER, 2007; SARIH *et al.*, 2007; BLAU *et al.*, 2008; VENTURI & BILOTTA, 2008; BILOTTA, 2010; EL HARRIRI *et al.*, 2010; MEISTER *et al.*, 2010; VENTURI *et al.*, 2010) ou parfois du sous-ordre (e.g., GUEX *et al.*, 2008; LONGRIDGE *et al.*, 2008a, b) — regroupe les Lytoceratina HYATT, 1889 et Ammonitina ARKELL, 1950, au sens traditionnel et tels qu'ils ont été formalisés par ARKELL *et al.* (1957) dans le « Treatise of Invertebrate Paleontology ». Pris au sens de HOFFMANN (2010), le sous-ordre Ammonitina s'écarte par contre franchement du sens couramment admis pour ce taxon, car il inclut les Lytoceratoidea et est, de fait, synonyme de Psiloceratina. Ammonitina ARKELL, 1950 *sensu* HOFFMANN (2010) et Psiloceratina HOUSA, 1965 *sensu* GUEX (1987) regroupent les mêmes entités taxonomiques et se fondent sur la même hypothèse évolutive qui considère que les Lytoceratoidea s'enracinent au sein des Psiloceratoidea « primitifs » (GUEX; 1987; TAYLOR, 1998). L'usage du terme Psiloceratina (ou Psiloceratida selon les publications) permet d'éviter toute ambiguïté avec l'acception traditionnelle du nom Ammonitina qui exclut les Lytoceratoidea. L'usage de Psiloceratina (ou Psiloceratida) est d'ailleurs maintenant largement admis (e.g., DOMMARGUES, 2002, 2003, 2009; DOMMARGUES *et al.*, 2004a, b, c, d, 2005a, b, 2008a, b, 2010a, b; MEISTER

et al., 2005; FAURE, 2006; DOMMARGUES & BONNOT, 2007; DOMMARGUES & MEISTER, 2007; GECZY & MEISTER, 2007; MEISTER, 2007; SARIH *et al.*, 2007; BLAU *et al.*, 2008; GUEX *et al.*, 2008; LONGRIDGE *et al.*, 2008a, b; VENTURI & BILOTTA (2008); BILOTTA, 2010; MEISTER *et al.*, 2010, VENTURI *et al.*, 2010). Ce taxon, très probablement monophylétique, est d'une importance taxonomique majeure, car il regroupe l'essentiel des ammonites du Jurassique et du Crétacé. Au cours de cette période, d'environ 135 Ma, seuls les Phylloceratina, beaucoup moins diversifiés, et peut-être aussi quelques rares formes micromorphes du Jurassique inférieur (e.g., Sinuiceratidae) en sont exclus (VENTURI & BILOTTA, 2008). Dans ce contexte, les Psiloceratina sont le plus souvent traités au rang de l'ordre, mais pour tenir compte de la complexité taxonomique anté-jurassique nous préférons utiliser, à la suite de GUEX *et al.* (2008) et LONGRIDGE *et al.* (2008a, b), le rang du sous-ordre. Cette option permet d'inclure le sous-ordre des Psiloceratina au sein de l'ordre des Phylloceratida comme le propose HOFFMANN (2010) et ainsi de mieux faire correspondre phylogénie et taxonomie.

Superfamille Psiloceratoidea HYATT, 1867 (*sensu* GUEX, 1995)

Famille Schlotheimiidae SPATH, 1923

Genre *Saxoceras* LANGE, 1924 (*sensu* GUEX, 1995)

**Synonymie : *Macrogrammites* BUCKMAN, 1928 ;
Storthoceras LANGE, 1941.**

Espèce type : *Psiloceras costatum* LANGE, 1921, par désignation originelle, LANGE, 1924, p. 194.

Remarques : L'ensemble de la littérature traitant de la classification des Schlotheimiidae de l'Hettangien révèle un degré de confusion et/ou d'ambiguïté rarement atteint dans la taxonomie des ammonites. En 1995, et devant ce constat, GUEX a proposé une révision synthétique essentiellement basée sur les modalités de l'histoire évolutive de la famille et dans une perspective tenant compte à la fois de la variabilité (e.g., dimorphisme) et de l'ontogénèse. Même si GUEX (1995, p. 35-36) n'emploie jamais le terme d'hétérochonie du développement, sa conception de l'histoire évolutive des Schlotheimiidae accorde un rôle majeur aux altérations évolutives de l'ontogénèse. Cet auteur parle par exemple du « développement protérogénétique du sillon ventral chez *Saxoceras* ». La conception de GUEX (1995) s'accorde en ce sens avec les observations de SPATH (1924), avec le modèle évolutif très explicite proposé par LANGE (1941, p. 45, 121-123, fig. 97) et avec les options taxonomiques de RAKÚS (1993). La démarche systématique défendue par GUEX (1995) est à la fois cohérente et opérationnelle. Elle a été, par exemple, récemment suivie par TAYLOR (1998), STEVENS (2004) et MEISTER *et al.* (2010). Nous l'adoptons dans le présent travail.

Dans ce cadre taxonomique, le genre *Saxoceras* regroupe des formes évolutivement et ontogénétiqumment intermédiaires entre les genres *Kammerkarites* SPATH, 1924 et *Schlotheimia* BAYLE, 1878. Les *Saxoceras* se distinguent des *Kammerkarites* par la présence dans les tours internes d'un «sillon» sur la bande siphonale (e.g., *S. langei* RAKÚS, 1993) ou tout au moins d'une ébauche de «sillon» (e.g., *S. garfieldense* TAYLOR, 1998) correspondant à une interruption plus ou moins nette, selon les espèces, des côtes au passage du ventre. Chez les formes les plus dérivées, l'interruption des côtes est très brusque et le «sillon» est très visible et bien individualisé. De tels tours internes «schlotheimiomorphes» *sensu* GUEX (1995, p. 35) peuvent alors être difficiles à distinguer de ceux de certaines *Schlotheimia* comme c'est le cas pour ceux de *Saxoceras langei* RAKÚS, 1993. Par contre, et à l'exception de ce caractère, d'importance évolutive majeure, mais seulement visible dans les tours internes, l'allure générale des *Saxoceras* peut rester très proche aux stades adultes de celle d'un *Kammerkarites*. Les tours externes, dépourvus de «sillons» dans les deux genres, peuvent être, dans certains cas (e.g., *S. langei* RAKÚS, 1993), très difficiles, voire pratiquement impossibles à distinguer. Chez *Schlotheimia* au contraire, le «sillon» siphonal s'étend en général jusque vers les stades tardifs de la croissance. Ce «sillon», d'origine «protégénétique» *sensu* GUEX (1995), toujours étroit, en général bien individualisé, car limité à la bande siphonale, ne doit pas être confondu avec la tendance à l'effacement des côtes sur la partie supérieure de flancs et sur l'aire ventrale qui caractérise les tours externes de nombreux *Kammerkarites* [e.g., *K. megastoma* (GÜMBEL, 1861)] et de certains *Saxoceras* (e.g., *S. langei* RAKÚS, 1993). De plus, et comme l'avait déjà noté LANGE (1941), il existe souvent un stade ontogénétiqum intermédiaire, caractérisé par une costulation en chevron non interrompue sur l'aire ventrale, entre un stade relativement juvénile à «sillon» et un stade tardif à aire ventrale (s.l.) lisse.

Une fois redéfinis dans ce cadre ontogénétiqum, les genres *Kammerkarites*, *Saxoceras* et *Schlotheimia* peuvent regrouper des formes assez diverses, tant pour la géométrie des coquilles que pour l'ornementation. Le genre *Saxoceras* comprend par exemple des formes franchement évolutives, souvent de relativement petite taille, à section des tours relativement peu comprimée et à flancs subparallèles comme l'espèce type, *S. costatum* LANGE, 1921, mais il inclut aussi des formes plus involutes, à section des tours plus ou moins comprimée et d'allure souvent subogivale (e.g., *S. langei* RAKÚS, 1993). Les tailles adultes semblent aussi très variables et l'existence d'un dimorphisme microconche-macroconche, connu chez *Kammerkarites*, peut aussi être envisagée chez *Saxoceras*.

Notons que pour GUERIN-FRANIATTE, 1990 le genre *Saxoceras* est restreint à quelques formes évolutives proches de *S. costatum* LANGE, 1921, et que pour

HILLEBRANDT (2000a, b) et LONGRIDGE *et al.* (2008a), les genres *Storthoceras* (espèce type *Aegoceras extracostatum* WÄHNER, 1882) et *Saxoceras* sont des taxons distincts (voir aussi BLIND, 1963 pour un usage original de *Storthoceras*).

***Saxoceras* sp. indet.**

Fig. 8A-C ; Fig. 9

Remarques : Cette forme est rare dans secteur du Revers de Côte Dure. Seuls trois spécimens de relativement petite taille, sans doute incomplets (phragmocônes?), plus ou moins déformés et encroûtés, ont été récoltés en place vers la surface supérieure irrégulière, corrodée et minéralisée du banc lumachellique (niveau 1000c). Ils sont illustrés Fig. 8A-C. A ces trois exemplaires on peut ajouter le moule externe d'une forme de nettement plus grande taille récoltée à quelques centaines de mètres vers le SE du gisement principal, dans un contexte stratigraphique moins évident, mais comparable. Une contre-empreinte de ce moule est illustrée Fig. 8D.

Malgré la conservation imparfaite des quelques spécimens disponibles, la forme envisagée ici apparaît comme originale au sein du genre *Saxoceras* et il est impossible de la rapprocher d'une espèce déjà décrite dans la littérature.

Aux petits diamètres (Fig. 8A-C), l'allure de la coquille est massive avec un taux de recouvrement des tours relativement faible et des taux de croissance plutôt rapides tant pour la hauteur que pour la largeur du tour. En tenant compte de la déformation, la section des tours semble à peine comprimée (Fig. 8A, C) voire presque aussi large que haute chez le plus petit spécimen (Fig. 8B). L'ombilic est assez large et profond, mais l'aire ombilicale, régulièrement arrondie, se confond progressivement avec les flancs qui sont bombés et faiblement cintrés. L'aire ventrale plutôt large paraît plutôt arrondie et il n'y a pas de rebord ventro-latéral différencié. L'allure de la section est subcirculaire à sub-ogivale. L'ornementation est constituée d'une costulation dense, voire très dense dans les premiers tours de spire. Les côtes toujours simples sont saillantes et d'allure tranchante. Elles sont séparées par des espaces intercostaux étroits et profonds. Les côtes sont à peine flexueuses sur les flancs. En passant sur l'aire ventrale, elles s'infléchissent progressivement vers l'avant et dessinent l'amorce d'un chevron ventral relativement peu proverse (Fig. 8A-C ; 9A). Dans les tours internes – jusque vers 3 à 4 centimètres de diamètre sur le spécimen illustré sur les Figures 8C et 9 – les côtes s'interrompent brusquement à l'approche du ventre qui porte une large bande siphonale lisse (Fig. 9B). Au-delà de ce stade juvénile «schlotheimiomorphe», la bande lisse disparaît assez rapidement et les côtes traversent l'aire ventrale sans interruption (Fig. 8C ; 9C) en formant un chevron cintré au niveau du siphon. Ce type de transformation ontogénétiqum correspond parfaitement à la définition proposée par GUEX (1995) pour le genre *Saxoceras*.

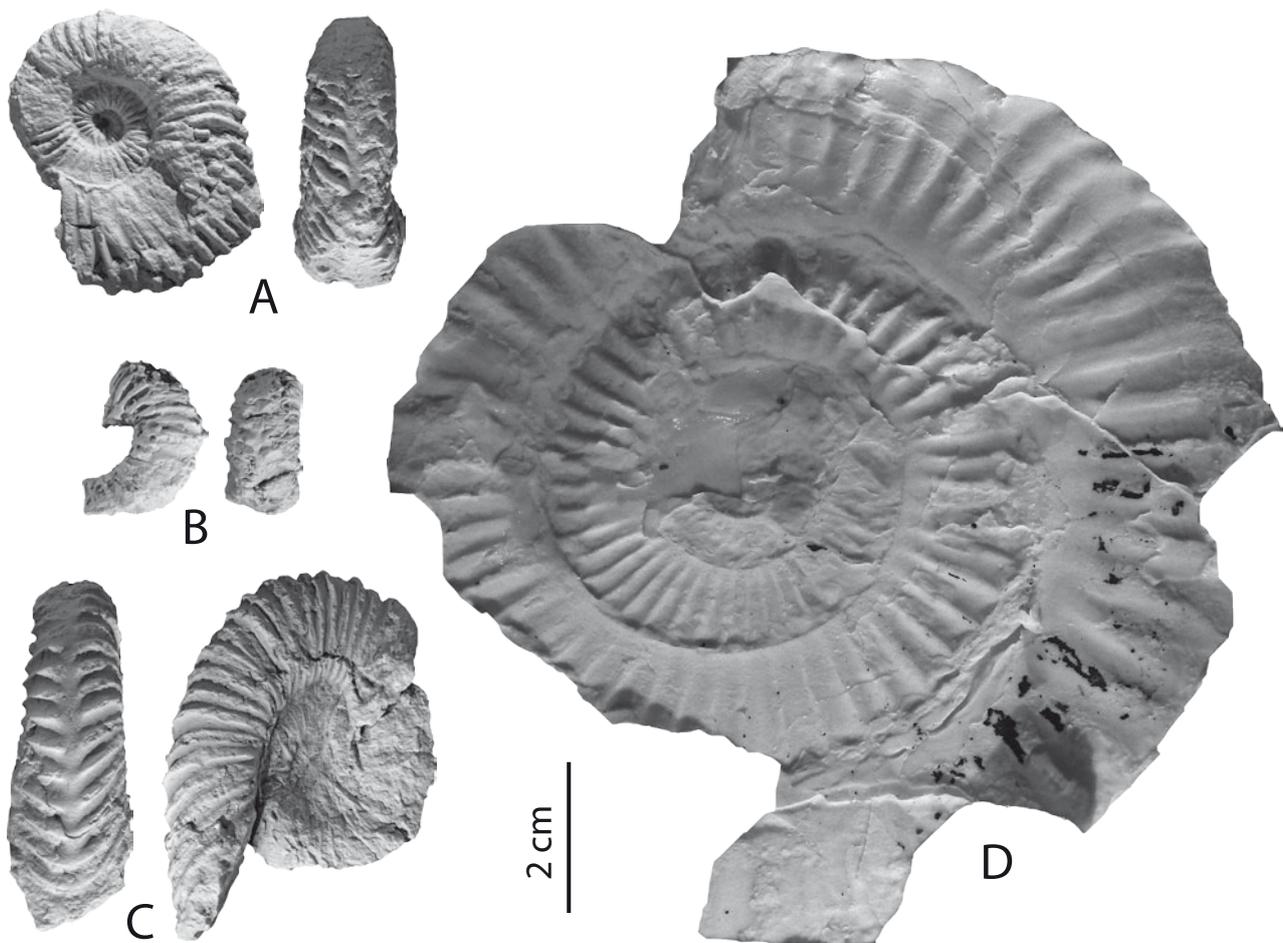


Fig. 8: *Saxoceras* sp indet. provenant du secteur du Revers de Côte Dure (RCD). **A-C**: spécimens provenant du niveau 1000C de la coupe du Revers de Côte Dure (RCD) (Point de récolte indiqué par la flèche [Y] de la Figure 4) (UBGD 277421-277423); **D**: Contre-empreinte en silicone d'un moule externe situé à la surface (probablement supérieure) d'un bloc de lumachelle à *Cardina*, récolté *ex situ* quelques centaines de mètres vers l'est de la coupe principale (UBGD 277424). L'échelle est donnée par une barre verticale de 2 cm. Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). Ils sont déposés dans les collections de l'UFR des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne (Dijon).

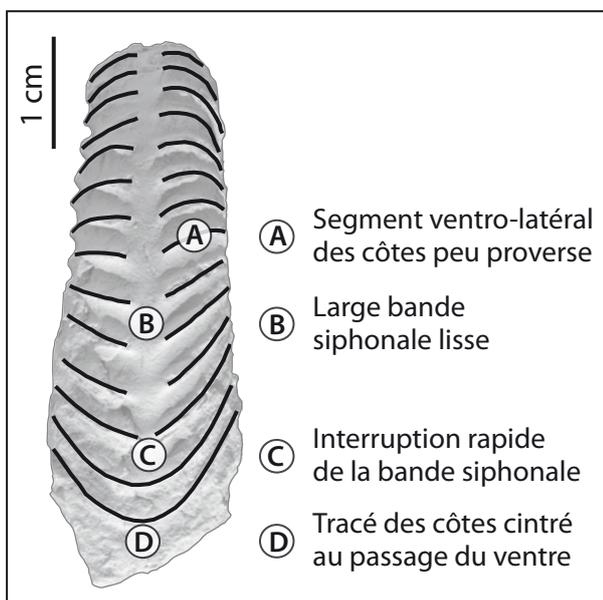


Fig. 9: Interprétation graphique des principaux caractères ornementaux, et de leur ontogénèse, visibles sur la région ventrale de *Saxoceras* sp. indet. Le spécimen (UBGD 277423) provient du niveau 1000C du RCD. Il est également illustré sur la Figure 8C.

Le spécimen (contre-empreinte d'un moule externe) illustré sur la Figure 8D est peut-être une forme adulte associée aux exemplaires de plus petits diamètres décrits précédemment (Fig. 8A-C). Cette hypothèse ne pourrait être confirmée que par de nouvelles récoltes. Il s'agit d'une forme assez grande dont le diamètre adulte devait atteindre ou même dépasser 12 cm. L'allure de la coquille devient, sur le dernier tour visible, franchement platycône évolutive avec un ombilic proportionnellement beaucoup plus ouvert que chez les petits spécimens (Fig. 8A-C); de plus, la section des tours semble plus comprimée avec des flancs sensiblement plus plats. Dans les tours moyens, la costulation latérale est du même type que celle observée chez les petits exemplaires. Sur le dernier tour (loge d'habitation?) du grand spécimen, les côtes deviennent, par contre, proportionnellement plus espacées, moins saillantes, moins tranchantes et apparemment plus flexueuses. La morphologie et l'ornementation de l'aire ventrale ne sont malheureusement pas visibles, mais le relief des côtes reste bien marqué sur la partie externe des flancs.

Saxoceras sp. indet. est une forme qui s'intègre sans difficulté au sein du genre *Saxoceras* mais l'allure massive des tours internes associée à une costulation tranchante très dense lui confère un habitus original. Le stade juvénile «schlotheimiomorphe» des *Saxoceras* est en effet habituellement associé à des sections de tour ogivales et plutôt comprimées qui présagent de la morphologie des *Schlotheimia* plus tardives. Au niveau spécifique, *Saxoceras* sp. indet. présente des ressemblances avec *S. portlocki* WRIGHT, 1881, forme abondante dans le NW de l'Europe au cours de la sous-chronozone à portlocki, mais il s'en distingue, notamment dans les tours internes, par des sections de tours nettement plus massives et par une densité de costulation un peu plus élevée. Ce dernier caractère se retrouve par contre chez *S. langei* RAKUS, 1993, mais dans ce cas les sections des tours juvéniles sont franchement comprimées et ogivales (RAKUS, 1993, fig. 17-18; pl. 5, fig. 1-4; pl. 6, fig. 1-3). *Saxoceras schroderi* LANGE, 1922 est une autre espèce qui peut être comparée aux spécimens du RCD, surtout en raison de l'épaisseur relativement importante de la section des tours, mais il s'agit d'une forme nettement involutive et dont l'ornementation est plutôt grossière.

Age et répartition: Dans le secteur du RCD, *Saxoceras* sp. indet. occupe une position stratigraphique située à ou vers la partie supérieure du banc lumachellique à *Cardinia*. Les trois spécimens récoltés dans la coupe principale proviennent du niveau 1000C qui correspond à une mince croûte corrodée, irrégulièrement minéralisée (e.g., oxydes de fer) et plus ou moins bien différenciée de la partie supérieure du principal niveau lumachellique 1000B (Fig. 5C). Dans ce contexte les *Saxoceras* sp. sont donc contemporains des tout derniers *Alsatites* du groupe d'*A. laqueus* (QUENSTEDT, 1856) (abondants en 1000B, mais rares en 1000C) et/ou immédiatement postérieurs. Le cas du moule externe de grande taille (Fig. 8D) est stratigraphiquement moins bien contraint. Ce moule est

localisé en surface (très probablement au toit) d'un bloc lumachellique riche en bivalves (*Cardinia* et *Astarte*), mais dépourvu d'autres ammonites. En outre la surface de ce bloc qui a été récolté à quelques centaines de mètres vers l'est de la coupe principale n'est pas minéralisée comme le niveau 1000C. Le contexte stratigraphique est compatible avec un âge identique à celui des spécimens du niveau 1000C, mais s'agit d'une hypothèse, car il est impossible d'exclure un certain diachonisme pour l'âge de la lumachelle à *Cardinia*.

Superfamille Arietitoidea HYATT, 1874
(*sensu* GUEX, 1995)

Famille Arietitidae HYATT, 1874

Sous-famille Alsatitinae SPATH, 1924

Genre *Alsatites* HAUG, 1894

Synonymie: *Proarietites* LANGE, 1922; *Laqueoceras* LANGE, 1925, *Gonioptychoceras* LANGE, 1941.

Espèce type: *Ammonites liasicus* ORBIGNY, 1844 (par désignation originelle, HAUG, 1894, p. 411)

Remarques: GUEX (1987, 1995) place *Laqueoceras* LANGE, 1925, en synonymie avec *Alsatites* HAUG, 1894, tandis que HILLEBRANDT (2000a) considère *Laqueoceras* comme un genre à part, principalement en raison de l'absence de carène. La conception de GUEX (1987, 1995) est retenue ici. Rappelons aussi que pour DONOVAN *et al.* (1981), *Laqueoceras* est un taxon «primitif» qui appartient aux Psiloceratidae et non aux Alsatinae.

***Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856)**

Fig. 10-13

- * 1856. *Ammonites laqueus* QUENSTEDT, pl. 3, fig. 5.
- * 1883. *Ammonites laqueus* QUENSTEDT.– QUENSTEDT, pl. 1, fig. 14.
- ? 1879. *Ammonites laqueus* QUENSTEDT.– REYNES, pl. 1, fig. 25-28, pl. 2, fig. 1-10 (fig. 6-7 = Lectotype de *Proarietites laqueus francus* LANGE, 1941, désigné par GUÉRIN-FRANIATTE, 1990, p. 67).
- 1941. *Proarietites laqueus* QUENSTEDT.– LANGE, pl. 18, fig. 2-5.
- ? 1941. *Proarietites laqueus robustus* LANGE, pl. 18, fig. 6.
- 1941. *Proarietites laqueus nudus* LANGE, pl. 18, fig. 7, pl. 19, 1-2.
- 1941. *Proarietites laqueus scaber* LANGE, pl. 19, fig. 3-5.
- 1941. *Proarietites laqueus concolutus* LANGE, pl. 19, fig. 6-8.
- ? 1941. *Proarietites laqueus aeger* LANGE, pl. 19, fig. 9.
- * 1961. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).– DEAN *et al.*, pl. 63, fig. 5ab.
- 1965. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).– ELMÍ & MOUTERDE, pl. 2, fig. 3-4.
- * 1976. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).– SCHLEGELMILCH, pl. 10, fig. 1.
- 1977. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).– URLICHS, pl. 1, fig. 4.

1986. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).- GUÉRIN-FRANIATTE & MÜLLER, pl. 4, fig. 13-14.
 1989. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).- CORNA & MOUTERDE, pl. 1, fig. 1-10, 11-13, 15.
 ? 1990. *Alsatites laqueus francus* (LANGE).- GUÉRIN-FRANIATTE, pl. 4, fig. 1-2
 non 1990. *Alsatites laqueus francus* (LANGE).- GUÉRIN-FRANIATTE, pl. 4, fig. 3
 1997. *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT).- MOUTERDE & CORNA, pl. 1, fig. 5-6.

Remarques : La lumachelle à *Cardinia* (niveau 1000B) du RDC a livré une faune d'ammonites exceptionnellement abondante, mais uniquement constituée de petits *Alsatites* appartenant au groupe d'*A. laqueus* (QUENSTEDT, 1856). Environ deux cents spécimens, souvent un peu déformés par la tectonique, mais en général assez complets et finement préservés, ont pu être récoltés. Le test toujours recristallisé est remplacé par une réplique calcitique. Il est parfois brisé lors de l'extraction des fossiles, mais

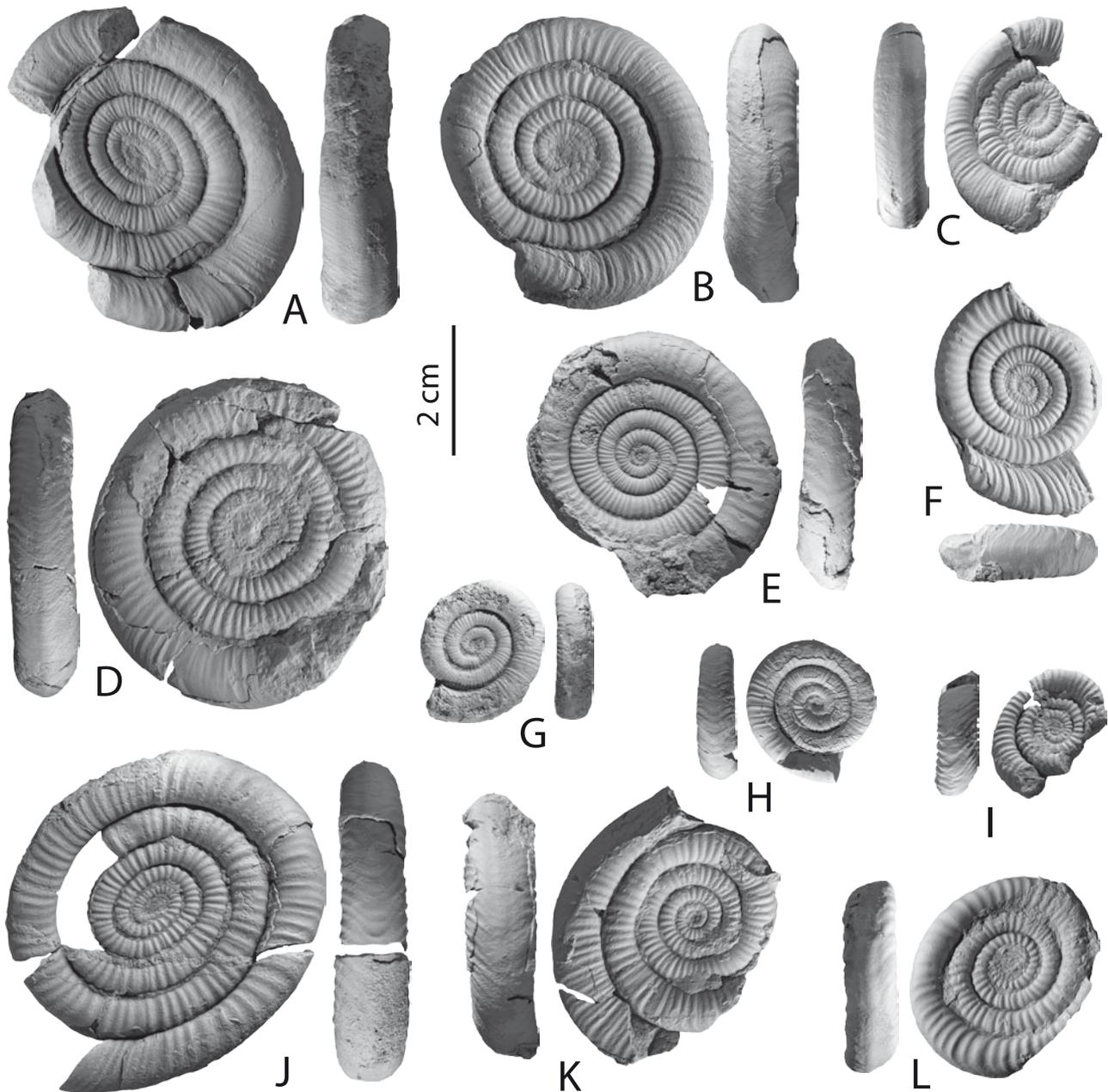


Fig. 10: *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) provenant du niveau 1000B de la coupe du Revers de Côte Dure (RCD) (Point de récolte indiqué par la flèche [Y] de la Figure 4). A-L: (UBGD 277401-277412). Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). L'échelle est donnée par une barre verticale de 2 cm. Ils sont déposés dans les collections de l'UFR des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne (Dijon).

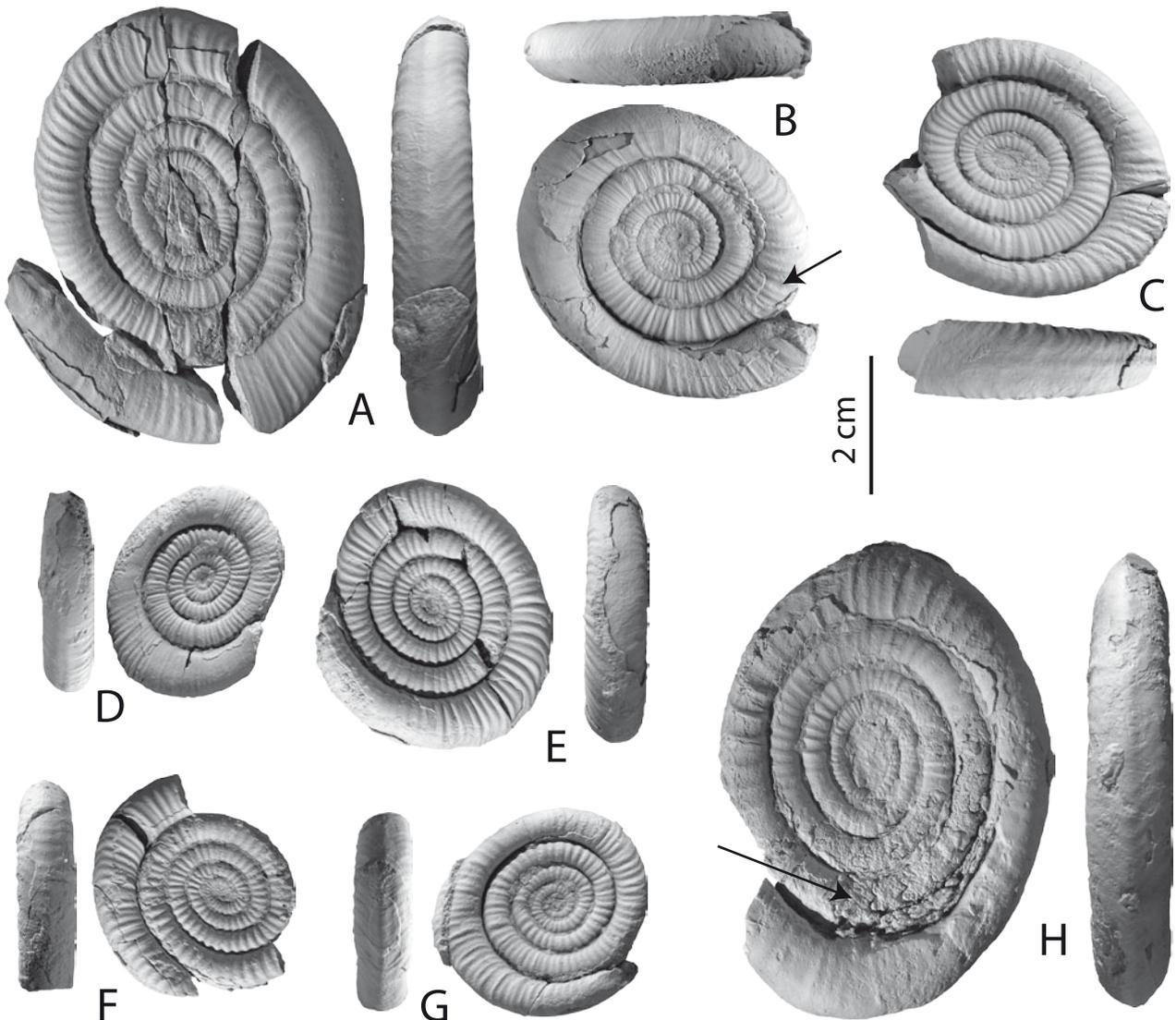


Fig. 11: *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) provenant de la coupe du Revers de Côte Dure (RCD) (Point de récolte indiqué par la flèche [Y] de la Figure 4). A-G : niveau 1000B (UBGD 277413-277419) ; H : d'après le type de préservation (corrosion, encroûtements blanchâtres et oxydes de fer...) ce spécimen (UBGD 277420) provient probablement du niveau 1000C. La fin du phragmocône est indiquée par une flèche. L'échelle est donnée par une barre verticale de 2 cm. Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). Ils sont déposés dans les collections de l'UFR des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne (Dijon).

reste fréquemment observable. L'ornementation latérale des nucléus est aussi couramment visible. Les contextes stratigraphique, sédimentologique et biostratigraphique suggèrent une période de dépôts courte pour cette faune. L'ensemble du matériel récolté offre donc une opportunité exceptionnelle pour l'étude de la variabilité intraspécifique d'*Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856). Aucun argument ne permet d'envisager une condensation, en termes bio ou chronostratigraphique, pour le niveau 1000B et l'on peut raisonnablement envisager l'hypothèse d'une population monospécifique. Les déformations alpines qui affectent à divers degrés et de façon aléatoire les fossiles interdisent toute quantification

morphométrique de la variabilité, mais celle-ci peut être estimée à partir d'illustrations photographiques (Fig. 10-12). La vingtaine de spécimens illustrés sur ces figures a été sélectionnée pour couvrir l'essentiel de la variation, tant morphologique qu'ornementale, exprimée au sein de l'ensemble du matériel récolté.

Bien que les lignes de suture soient généralement difficiles à observer sur le matériel du RCD et qu'il soit souvent impossible de localiser avec précision la fin du phragmocône, il semble que la plupart des spécimens correspondent à des formes adultes plus ou moins complètes et ayant conservé une partie importante de la loge d'habitation. Dans ce contexte, la relativement

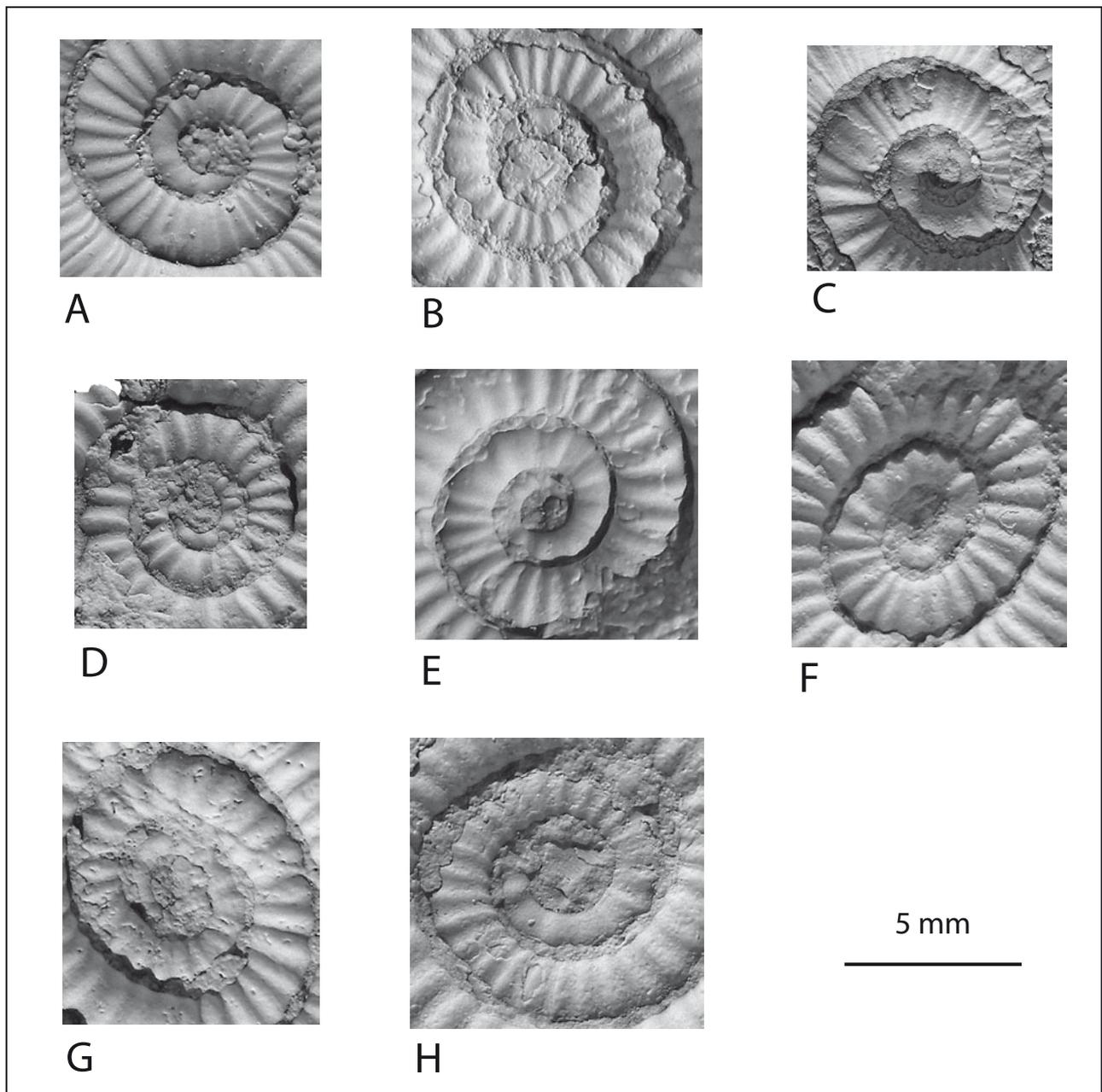


Fig. 12: Détail de l'ornementation latérale des tours internes d'*Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) provenant du niveau 1000B de la coupe du Revers de Côte Dure (RCD) (Point de récolte indiqué par la flèche [Y] de la Figure 4). Tous les spécimens sont illustrés sur les Figures 10 et 11. **A**: = Fig. 10E (UBGD 277405); **B**: = Fig. 10F (UBGD 277406); **C**: = Fig. 10H (UBGD 277408); **D**: = Fig. 10I (UBGD 277409); **E**: = Fig. 10K (UBGD 277411); **F**: = Fig. 11D (UBGD 277416); **G**: = Fig. 11F (UBGD 277418); **H**: = Fig. 11G (UBGD 277419). Les spécimens ont été blanchis avant la prise de vue (oxyde de magnésium). L'échelle est donnée par une barre horizontale de 5 mm.

petite taille des spécimens récoltés reflète assez bien de la petite taille des adultes. Comparées à la plupart des autres espèces du genre et notamment au groupe d'*Alsatites liasicus* (ORBIGNY, 1844) pris au sens large, les formes du groupe d'*A. laqueus* (QUENSTEDT, 1856) se distinguent nettement et sans ambiguïté par leur petite dimension. Les plus grands spécimens dépassent

rarement 6 cm de diamètre alors que des formes de plus de 20 cm de diamètre ne sont pas rares au sein du groupe d'*Alsatites liasicus* (ORBIGNY, 1844). *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) est donc au sein du genre *Alsatites* et plus généralement au sein des *Alsatinae*, une espèce clairement micromorphe dont la petite taille résulte probablement, et au moins pour partie, d'une

hétérochronie du développement paedomorphique de type hypomorphose *sensu* REILLEY *et al.*, 1997. Cette hypothèse s'accorde en outre bien avec l'irrégularité et l'instabilité de l'ornementation que l'on observe au cours de l'ontogenèse chez beaucoup de spécimens (e.g., Fig. 10A, C; 11B). Les phénomènes paedomorphiques s'accompagnent en effet assez souvent d'un certain relâchement des contraintes ontogénétiques qui peut aboutir à une augmentation de la variabilité et/ou par une instabilité de l'expression de certains caractères au cours du développement.

Si la variabilité de l'ornementation est importante et souvent assez inconstante chez *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856), la géométrie de la coquille, qui reste toujours de type franchement serpenticône, semble moins variable avec un ombilic très largement ouvert, un faible recouvrement des tours et une croissance très lente tant en largeur qu'en hauteur de la section des tours. Celle-ci est souvent subcirculaire et alors presque aussi large que haute (e.g., Fig. 10D, E), mais il n'est pas rare d'observer des sections légèrement déprimées (e.g., Fig. 10A, B) ou d'autres un peu comprimées (e.g., Fig. 11B, H). L'aire ombilicale régulièrement bombée se confond avec la base de flancs qui sont toujours plus ou moins cintrés. Il n'y a ni rebord ombilical ni rebord ventro-latéral différenciés. La région ventrale, en général régulièrement bombée, est le plus souvent légèrement déprimée, mais chez certains spécimens dont la sections des tours est plutôt comprimée, l'aire ventrale peut paraître discrètement ogivale (e.g., Fig. 11A, B) voire même un peu anguleuse (e.g., Fig. 11H). Chez beaucoup de spécimens l'aire ventrale ne porte aucune trace de carène (e.g., Fig. 10E, H, I, J; 11E, F), mais il n'est pas rare d'observer au niveau du siphon et au moins en lumière rasante, un renforcement ou un bourrelet mousse d'allure souvent empâté qui suggère une ébauche de carène (e.g., Fig. 10A, B, D; 11A, C). Dans certains cas il peut s'agir d'une simple angulosité d'allure presque pincée (e.g., Fig. 11B, H). Il existe donc une variabilité assez importante liée à la morphologie de l'aire ventrale et/ou à la présence ou à l'absence d'une ébauche de carène. Cette variabilité a de plus une relation directe avec l'expression de la costulation sur l'aire ventrale.

En dehors d'une possible ébauche de carène, l'ornementation est essentiellement constituée par une costulation simple et relativement dense formée de côtes au tracé globalement proverse et plus ou moins crécenique. Sub-radiale ou à peine proverse et souvent relativement peu arquées sur les flancs, les côtes tendent à se courber plus nettement vers l'avant en passant sur l'aire ventrale qu'elles peuvent traverser en dessinant un chevron proverse plus ou moins net et/ou anguleux (e.g., Fig. 10B, D, E, I, J; Fig. 11A, F, H). Ce chevron est rarement évident comme sur le spécimen de la Figure 10I, car le relief des côtes tend à s'effacer en direction du siphon, mais il reste souvent perceptible en lumière rasante (e.g., Fig. 10C; 11B). Lorsqu'une ébauche de carène est pré-

sente, les côtes peuvent s'estomper ou même disparaître à son niveau (e.g., Fig. 10A, D; 11A). Les différences de densité de costulation entre les individus (à diamètres comparables) et/ou au cours de l'ontogenèse constituent l'aspect le plus immédiatement évident de la variabilité intraspécifique. Il existe un contraste important entre des formes très finement costulées (e.g., Fig. 10A, H; 11B) et d'autres à ornementation presque grossière (e.g., Fig. 10I). De plus la costulation est tant pour sa force que pour sa densité souvent variable, voire franchement inconstante au cours de l'ontogenèse (e.g., Fig. 10A, C; 11B). Dans ce cas on note par exemple des ensembles, parfois seulement des paires, de côtes en bourrelets et plus ou moins saillantes, intercalés entre des épisodes finement costulés. De plus, il faut aussi parfois tenir compte de différences sensibles d'ornementation entre la surface du test et le moule interne.

BLOOS (1994, 1996) a souligné l'importance de l'ornementation portée par les tout premiers tours de spire pour la systématique des Ariétididae primitifs. Cette ornementation très précoce peut être très différente de celle qui lui succède rapidement et qui perdure souvent durant la totalité de l'ontogenèse. D'après BLOOS (1996, fig. 2) les Ariétididae primitifs et notamment les Alsatinae sont caractérisés par l'expression d'un bref stade tuberculé qui précède l'apparition de la costulation. Cette ornementation précoce est malheureusement rarement observée et elle demeure encore peu utilisée en systématique. Dans ce contexte, la relativement bonne préservation des nucleus chez d'assez nombreux spécimens du RCD est donc une opportunité intéressante (Fig. 12), car elle permet d'évaluer la variabilité intraspécifique de ce caractère. Le stade ornemental précoce est dans tous les cas très bref, car la costulation normale se met en place dès 3 à 4 mm de diamètre (Fig. 12). L'ornementation juvénile latérale est constituée de quelques nodosités mousses et souvent relativement espacées, probablement homologues des « tubercules » décrits et illustrés par BLOOS (1994, 1996, fig. 2). Chez les *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) du RCD ces nodosités sont souvent relativement discrètes (Fig. 12A, C) et dans certains cas le nucleus peut même paraître presque lisse (Fig. 12B). Elles sont en tous cas nettement moins saillantes que celles illustrées par BLOOS (1996, fig. 2) pour deux *Alsatites* sp. indet.

Le mode de fossilisation des *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) du RCD n'est pas favorable à l'observation des lignes de sutures, notamment en raison de la présence fréquente du test sur le phragmoône. Quelques lignes incomplètes ont toutefois pu être dessinées (Fig. 13). Elles correspondent assez bien à celles déjà illustrées dans la littérature pour cette espèce (e.g., REYNES, 1879, pl. 1, fig. 8). On soulignera particulièrement la relative simplicité du tracé (e.g., absence d'incision de troisième ordre) et la présence d'un lobe suspensif rétracté qui peut être interprété comme un caractère relativement primitif au sein des

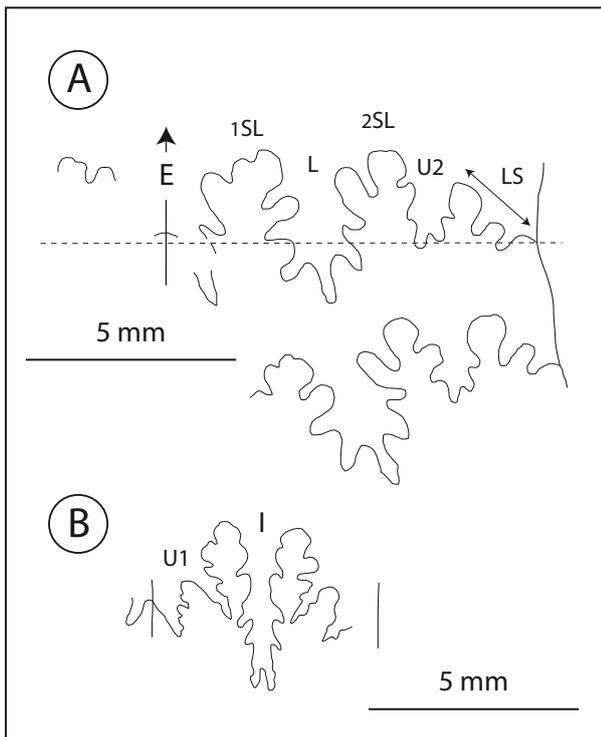


Fig. 13: Lignes de suture d'*Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) provenant du niveau 1000B du RCD. La ligne pointillée correspond au rayon passant par le point d'intersection entre la «suture ombilicale» et la «ligne de suture». Celle-ci est globalement radiale, mais le lobe suspensif est nettement rétracté. A: Ligne de suture correspondant au spécimen illustré Figure 10E [UBGD 277405]. B: [UBGD 277445].

Psiloceratina et que l'on retrouve par exemple chez les Pleuroacanthitidae (e.g., DOMMERMES *et al.*, 2008, fig. 5). En fait, les lignes de sutures d'*Alsatites* sont, bien que moins densément et profondément découpées, assez proches de celles des *Pleuroacanthites*.

Age et répartition: *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) est une espèce strictement NW européenne connue en Allemagne du SW et du NW, en France (Ardèche, Côte d'Or, Saône-et-Loire, Haute-Marne, Isère) et au sud de la Belgique. Dans la plupart des cas (Allemagne du NW, Ardèche, Côte d'Or), l'espèce abonde durant un bref acmé qui caractérise la zonule à Laqueus à la base de la sous-chronozone à Laqueus et qui précède la zonule à Liassicus (MOUTERDE & CORNA, 1997; PAGE, 2003) (Fig. 14). Une telle succession a par exemple été clairement décrite en Ardèche par ELMI & MOUTERDE (1965). La situation observée au RCD est plus complexe, car l'acmé d'*Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) est directement surmontée par un biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. et il est probable, qu'au moins localement, ce niveau original précède l'apparition des grands *Alsatites* du groupe de *liasicus* (ORBIGNY, 1844) (Fig. 14, colonne de droite)

Alsatites gr. *laqueolus* (SCHLOENBACH, 1865) sensu WRIGHT (1882) – *platystoma* (LANGE, 1941)
Fig. 15

- non 1865. *Ammonites laqueolus* SCHLOENBACH, pl. 26, fig. 1.
* 1883. *Aegoceras laqueolus* (SCHLOENBACH)– WRIGHT, pl. 49, fig. 1.
* 1941. *Proarrietites* (*Alsatites*) *laqueolus platystoma* LANGE, pl. 20, fig. 4.
1990. *Alsatites liasicus* morphotype *laqueolus* (WRIGHT, 1882)– GUÉRIN-FRANIATTE, pl. 8, fig. 1, 2.
1965. *Alsatites platystoma* (LANGE)– ELMI & MOUTERDE, pl. 2, fig. 2, pl. 3, fig. 1, pl.10, fig. 4.
1965. *Alsatites liasicus* forme *laqueolus* (WRIGHT)– ELMI & MOUTERDE, pl. 4, fig. 1, pl. 6, fig. 1.
1997. *Alsatites platystoma* (LANGE)– CORNA *et al.*, pl.2, fig. 9.

Remarques: Il s'agit d'un spécimen de plutôt grande taille pour le genre qui atteint environ 20 cm de diamètre et dont la partie la mieux conservée est illustrée sur la Figure 15. La coquille est franchement serpenticonne avec un très faible taux de recouvrement des tours. La section est nettement plus large que haute avec une aire ventrale déprimée et cintrée. Les flancs sont fortement bombés sans aire ombilicale différenciée. L'ornementation est constituée d'une costulation grossière formée de côtes au tracé crescentique dont le relief s'efface rapidement en direction du ventre et au-delà du rebord ventro-latéral. L'aire ventrale ne porte pas de carène différenciée, mais on note au plus un léger soulèvement, à peine perceptible, au niveau du siphon. Ce grand *Alsatites* à section déprimée et à costulation grossière s'intègre bien au sein du groupe d'*Alsatites* gr. *laqueolus* (SCHLOENBACH, 1865) sensu WRIGHT (1882) – *platystoma* (LANGE, 1941). Pour certains auteurs (e.g., ELMI & MOUTERDE, 1965) certaines formes de ce groupe peuvent être interprétées comme de simples variants d'*Alsatites liasicus* (ORBIGNY, 1844).

Age et répartition: Le spécimen considéré ici ne provient pas du RCD, mais il a été récolté quelques kilomètres plus au sud, dans le secteur du Clottous-Paletas, au sud du Rochoil (Fig. 2). Les *Alsatites* du groupe de *laqueolus* (SCHLOENBACH, 1865) sensu WRIGHT (1882) – *platystoma* (LANGE, 1941) sont des formes d'affinités NW européennes stratigraphiquement toujours associées au groupe d'*Alsatites liasicus* (ORBIGNY, 1844). Ces grands *Alsatites* caractérisent la zonule à Liassicus qui succède à celle à Laqueus au sein de la sous-chronozone à Laqueus (Fig. 14). L'absence d'*Alsatites* du groupe d'*A. liasicus* s.l. dans le secteur du RCD, qui n'a livré que des formes de petite taille du groupe d'*A. laqueus*, doit être soulignée, car elle va dans le sens d'un dépôt relativement bref, en terme chronostratigraphique, pour la lumachelle à *Cardinia* du RCD (niv. 1000). Il n'est par contre pas exclu d'observer dans d'autres secteurs voisins, comme par exemple dans le massif du Clottous-Paletas ou à proximité des Deux-Alpes (CORNA *et al.*,

Radiochronologie âges en Ma, d'après OGG <i>et al.</i> 2008	Chrono - stratigraphie				Bio - stratigraphie			
	Etage	CHRONOZONE	Sous- chronozone	Zonule	Biohorizon (d'après PAGE, 2003)	Biohorizons Observés dans la coupe du "Revers-de- Côte-Dure"		
196,5	Hettangien	ANGULATA	Depressa	Depressa	<i>pseudomoreana</i>	"Revers-de- Côte-Dure"		
					<i>depressa</i>			
			Complanata	Complanata	<i>striatissima</i>			
					<i>complanata</i>			
					<i>similis</i>			
			Extranodosa	Extranodosa	<i>extranodosa</i>			
		LIASSICUS	Laqueus	Hadroptychus	Hadroptychus	<i>hadroptychus</i>	Saxoceras sp. indet	
				Liasicus	Liasicus	<i>laqueolus</i>		
				Laqueus	Laqueus	laqueus		
		PLANORBIS	Portlocki	Portlocki	Portlocki	<i>schroederi</i>		
						<i>portlocki</i>		
						<i>hagenowi</i>		
						<i>prometheus</i>		
		PLANORBIS	Johnstoni	Johnstoni	Johnstoni	<i>intermedium</i>		
						<i>johnstoni</i>		
						<i>Caloceras</i> sp.2		
			<i>Caloceras</i> sp.1					
			Planorbis	Planorbis	Planorbis	Planorbis		<i>plicatulum</i>
								<i>sampsoni</i> "alpha"
		<i>planorbis</i>						
				<i>antecedens</i>				
				<i>imitans</i>				
				<i>erugatum</i>				
199,6								

Fig. 14: Les cadres chronostratigraphiques (étage, chronozones, sous-chronozone et zonules) et biostratigraphiques (biohorizons) de l'Hettangien NW européen. Les unités bio ou chrono-stratigraphiques correspondant à la « lumachelle à *Cardinia* » du RCD sont indiquées par des caractères gras sur fonds gris. L'échelle de biohorizons correspond à la synthèse proposée par PAGE (2003). La colonne de gauche correspond aux biohorizons observés dans la coupe du RCD. Le biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. occupe probablement une place entre les biohorizons à *laqueus* et *laqueolus* au sens de PAGE (2003). Ages radiochronologiques en Ma d'après OGG *et al.* (2008). Par convention, les noms des unités chronostratigraphiques sont écrits en caractères romains et ceux des unités biostratigraphiques en italique.

1997), des niveaux fossilifères, éventuellement riches, dans la sous-chronozone à Liasicus.

2. Paléoécologie

La faune d'ammonite du RCD est caractérisée par un fort contraste entre abondance et faible diversité. Le niveau 1000B, qui a livré environ deux cents spécimens, ne comprend par exemple qu'une seule espèce d'ammonite [i.e., *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856)] et le niveau 1000C — moins facile à interpréter, car peu fossilifère, et peut-être légèrement condensé — livre au plus deux

espèces [i.e., *A. laqueus* (QUENSTEDT, 1856) et *Saxoceras* sp. indet.]. De plus *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856), espèce de petite taille et à ornementation plus ou moins instable, est une forme qui a probablement une origine paedomorphique (i.e., hypomorphose). Ainsi tant par sa taille, ses caractères morphologiques et ornementaux que par son abondance, *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) peut être interprété comme une forme opportuniste (stratégie adaptative de type «r») capable de coloniser rapidement et d'abonder dans un milieu temporairement favorable.

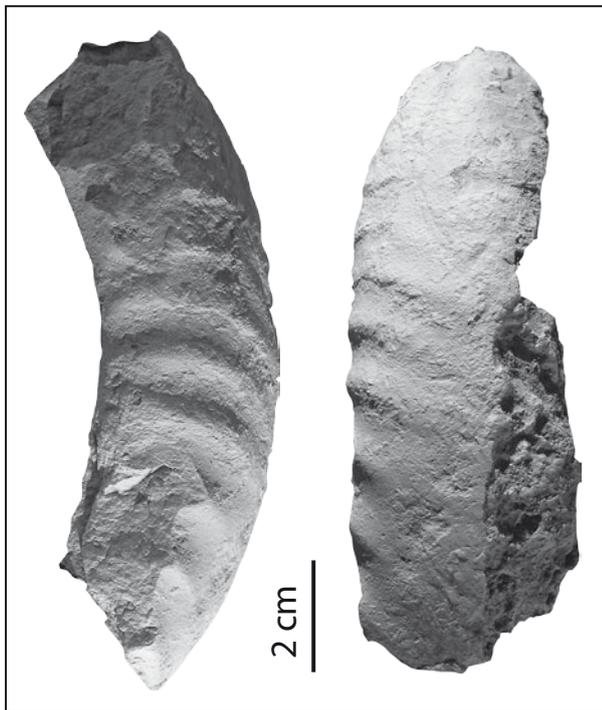


Fig. 15: *Alsatites* gr. *laqueolus* (SCHLOENBACH, 1865) *sensu* WRIGHT (1882) – *platystoma* (LANGE, 1941). Spécimen (UBGD 277425) provenant du secteur du Clottous-Paletas (Le-Périer, Isère) au sud du massif du Rochail. L'échelle est donnée par une barre verticale de 2 cm. Le spécimen a été blanchi avant la prise de vue (oxyde de magnésium). Il est déposé dans les collections de l'UFR des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne (Dijon).

D. DISCUSSION

I. Stratigraphie

L'ensemble de la série mésozoïque (Trias et Lias inférieur) du RCD affleure au niveau d'une petite cascade au-dessus du lieu-dit « Pierre Grosse » et au NNE du Pic du Col d'Ornon (Fig. 3, 4). Elle a été étudiée par CHEVALIER (2002, annexes) qui en a donné une description sédimentologique et une interprétation séquentielle reprises avec quelques modifications dans la Figure 5A du présent travail. La série du RCD est dans son ensemble très peu fossilifère et la lumachelle à *Cardinia* (niveau 1000B) est donc un élément remarquable qui constitue un excellent niveau repère. Les fossiles du RCD étudiés ici proviennent tous de cette lumachelle ou de la croûte minéralisée (niveau 1000C) qui la surmonte par endroits. Un fragment de *Schlotheimia* mal conservé a également été récolté *ex situ*. D'après son faciès il provient très probablement des alternances de marnes et de calcaires micritiques qui succèdent à la lumachelle

à *Cardinia*. Cette *Schlotheimia* indique la chronozone à Angulata (Hettangien supérieur).

La surface supérieure de la lumachelle à *Cardinia* (1000B), voire localement la croûte plus ou moins minéralisée qui la surmonte (1000C), marque une discontinuité lithologique très évidente qui sépare une série essentiellement constituée de calcaires bioclastiques (surtout des faciès à entroques) et des dépôts constitués d'alternances de marnes et de bancs de calcaire micritiques et sans doute associés à des environnements plus profonds de type « bassin ». En termes de stratigraphie séquentielle, la discontinuité qui surmonte la lumachelle à *Cardinia* peut être interprétée comme une surface de transgression (ou d'ennoyage) qui marque une brusque augmentation de l'accommodation (= espace disponible) au sein d'un épisode qui est d'après CHEVALIER (2002) globalement transgressif (Fig. 5A). La cause de cet événement est probablement complexe. On peut envisager l'expression locale d'un phénomène d'ampleur beaucoup plus vaste (Eustatisme?), observable au moins à l'échelle de l'ensemble des bassins de l'Europe du NW. Les synthèses proposées par GRACIANSKY *et al.* (1993, 1998, fig. 2, 13), DUMONT (1998, fig. 13) et HARDENDOLD *et al.*, 1998 suggèrent en effet et plus ou moins clairement que la sous-chronozone à Laqueus (et plus particulièrement sa base) correspond dans beaucoup de secteurs (e.g., Mer du Nord, bassin de Paris, bassin subalpin) à une période d'inondation maximum aux second et/ou troisième ordres. Dans ce contexte, l'eustatisme pourrait avoir joué un rôle essentiel. Par contre et d'un point de vue local, il est aussi possible d'envisager le rôle de failles synsédimentaires responsables de l'ouverture de demi-grabens au cours du rifting jurassique. La faille de la Jassirette, (BRUGOT & DUMONT, 2008) par exemple – située à un peu moins d'un 1 km au SW du gisement de RCD, et à proximité du refuge communal des Sources et dans le bassin de réception du ruisseau du Vallon – a été active au cours du Jurassique inférieur et elle délimite un demi-graben très visible dans le paysage (BRUGOT & DUMONT, 2008). Cette faille synsédimentaire est clairement scellée par des strates du Jurassique inférieur (Sinémurien inférieur). Un banc repère, équivalent probable de la lumachelle à « *Cardinia* » du RCD, a été observé dans le fond du demi-graben de la Jassirette. Il est donc probable que le fonctionnement de la faille a débuté juste après le dépôt de la lumachelle à *Cardinia*. Plus généralement on peut donc envisager que le bassin de Bourg d'Oisans ait été, à ce moment, affecté par une phase d'extension importante qui aurait provoqué le jeu de failles normales et induit une rapide augmentation de l'accommodation. La discontinuité lithologique située au toit de la lumachelle à *Cardinia* pourrait donc correspondre à une surface de transgression (ou d'ennoyage) renforcée par la tectonique (= tectonically enhanced transgressive surface). En terme bio et chronostratigraphiques, la coupe du RCD n'a permis la mise en évidence que de deux biohorizons successifs qui correspondent respectivement

à la lumachelle à *Cardinia* (biohorizon à *Alsatie laqueus*) et à la croûte plus ou moins minéralisée et corrodée qui localement la surmonte (biohorizon à *Saxoceras* sp. indet) (Fig. 14, colonne de droite). Si le biohorizon à *Alsatie laqueus* est souvent reconnu dans les séries hettangiennes du NW de l'Europe où il permet de caractériser la zonule à Laqueus à la base de la sous-chronozone à Laqueus (Fig. 14) le biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. est par contre inédit. Dans les gisements du NW de l'Europe qui permettent une étude stratigraphique précise de l'Hettangien moyen comme par exemple en Ardèche (ELMI & MOUTERDE, 1965) on observe toujours la présence d'un biohorizon à *Alsatites laqueolus* au-dessus de celui à *A. laqueus* (Fig. 14). La présence d'*Alsatites laqueolus*, et implicitement celle de l'horizon à *laqueolus*, est connu dans le département de l'Isère: en Oisans (Secteur des Deux-Alpes) (CORNA *et al.*, 1997) et dans le Valbonnais (secteur du Clottous-Paletas) (Fig. 15). Dans ce contexte et pour tenir compte de la juxtaposition des biohorizons à *Alsatites laqueolus* et à *Saxoceras* sp. indet. au RCD il est raisonnable d'envisager une succession impliquant de bas en haut les biohorizons à *Alsatites laqueus*, *Saxoceras* sp. indet. et *Alsatites laqueolus*.

En termes de contenu faunique le biohorizon à *Alsatites laqueus* n'a livré au RCD (niveau 1000B) que l'espèce indice, pour une récolte d'environ deux cents spécimens (Fig. 10, 11). Le niveau 1000C qui correspond au biohorizon à *Saxoceras* sp. indet. est beaucoup moins fossilifère. Il n'a livré que trois spécimens de *Saxoceras* sp. indet. (Fig. 8A-C) et un exemplaire d'*Alsatites laqueus* qui présentent une fossilisation très caractéristique avec des encroûtements blanchâtres et ferrugineux et des traces de corrosion. L'association de *Saxoceras* sp. indet. et d'*Alsatites laqueus* reste cependant à confirmer, car le niveau 1000C qui correspond à une croûte peu épaisse, est peut-être condensé.

II. Paléobiogéographie

La faune d'ammonites du RCD se réduit à deux espèces *Alsatites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) et *Saxoceras* sp. indet. Le premier de ces taxons est une forme NW européenne classique dont la présence est attestée en Allemagne du SW et du NW, en France (Ardèche, Côte d'Or, Saône-et-Loire, Haute-Marne, Isère) et dans le sud de la Belgique. *Saxoceras* sp. indet. est une forme – probablement une espèce nouvelle – qui n'est pour l'instant connue que dans la coupe du RCD et qu'il est donc difficile d'interpréter en terme de paléobiogéographie. D'une manière plus générale, le genre *Saxoceras* est un taxon très largement répandu, connu dans le NW de l'Europe, dans la Téthys méditerranéenne et dans le domaine circum-pacifique. Sa présence au RCD n'est donc pas surprenante, mais elle n'apporte pas d'indication paléobiogéographique. Dans tous les cas la faune du

RCD ne présente aucun caractère téthysien évident. On peut par exemple souligner l'absence de Phylloceratina et de Lytoceratoidea qui sont par contre présents dans l'Hettangien à affinités méditerranéennes des unités austroalpines des Alpes orientales. La faible diversité des faunes d'ammonites du RCD s'accorde par contre bien avec les peuplements NW européens, en général, et avec ceux du bassin subalpin (Fig. 16), en particulier, qui sont au cours du Lias inférieur et moyen toujours nettement moins diversifiés que ceux de la Téthys méditerranéenne (DOMMERMUES & MEISTER 1991, 2007; DOMMERMUES *et al.*, 2009).

La faune de bivalves du RCD présente en termes paléobiogéographiques des caractéristiques très similaires à celles des ammonites. Si les taxons d'importance secondaire [i.e., *Pseudolimea hettangiensis* (TERQUEM, 1855) et *Modiolus (Modiolus) scalprum* (J. SOWERBY, 1821)] semblent largement distribués à l'échelle du globe, les formes dominantes (i.e., *Astarte consobrina* CHAPUIS & DEWALQUE, 1853 et *Cardinia hybrida* [J. SOWERBY]) sont des espèces typiquement NW européennes.

III. Paléocéologie

La faune de bivalves et d'ammonites (e.g. *Cardinia*, «*Astarte*», *Alsatites*) de la lumachelle à *Cardinia* du RCD est essentiellement constituée de formes de relativement petite taille pour leurs genres (*Alsatites*) et/ou souvent pour leurs espèces (*Cardinia*, «*Astarte*»). Il s'agit probablement de formes opportunistes qui, grâce à des stratégies adaptatives de type «*r*», ont pu coloniser un milieu associé à la base d'un important épisode transgressif et devenu temporairement propice au développement de la vie et/ou favorable à la fossilisation. Cet événement paléocéologique et/ou taphonomique, sans doute en partie contrôlé par la tectonique synsédimentaire locale, précède dans la série sédimentaire une surface de transgression (ou d'ennoyage) majeure qui sépare des dépôts de shoreface et d'offshore supérieur sous influence hydrodynamique marquée (vagues de beau temps et de tempêtes) à la base, de dépôts plus calmes d'offshore inférieur seulement marqués par de courts épisodes plus hydrodynamiques (CHEVALIER, 2002). Il a affecté autant les bivalves benthiques que les ammonites, au mode de vie plus ou moins indépendant du fond marin. Ce fait suggère un phénomène capable d'influencer à la fois l'environnement benthique et au moins une partie de la tranche d'eau dans laquelle vivaient les ammonites. Par ailleurs, l'excellente préservation des fossiles (e.g., coquilles des ammonites recristallisées, mais en général complètes et dépourvues d'épizoaires et/ou d'encroûtements, coquilles des bivalves presque toujours en connexion) suggère un environnement de dépôt peu perturbé, de relativement faible énergie hydrodynamique et peu ou pas affecté par la bioturbation et/ou par la bioérosion.

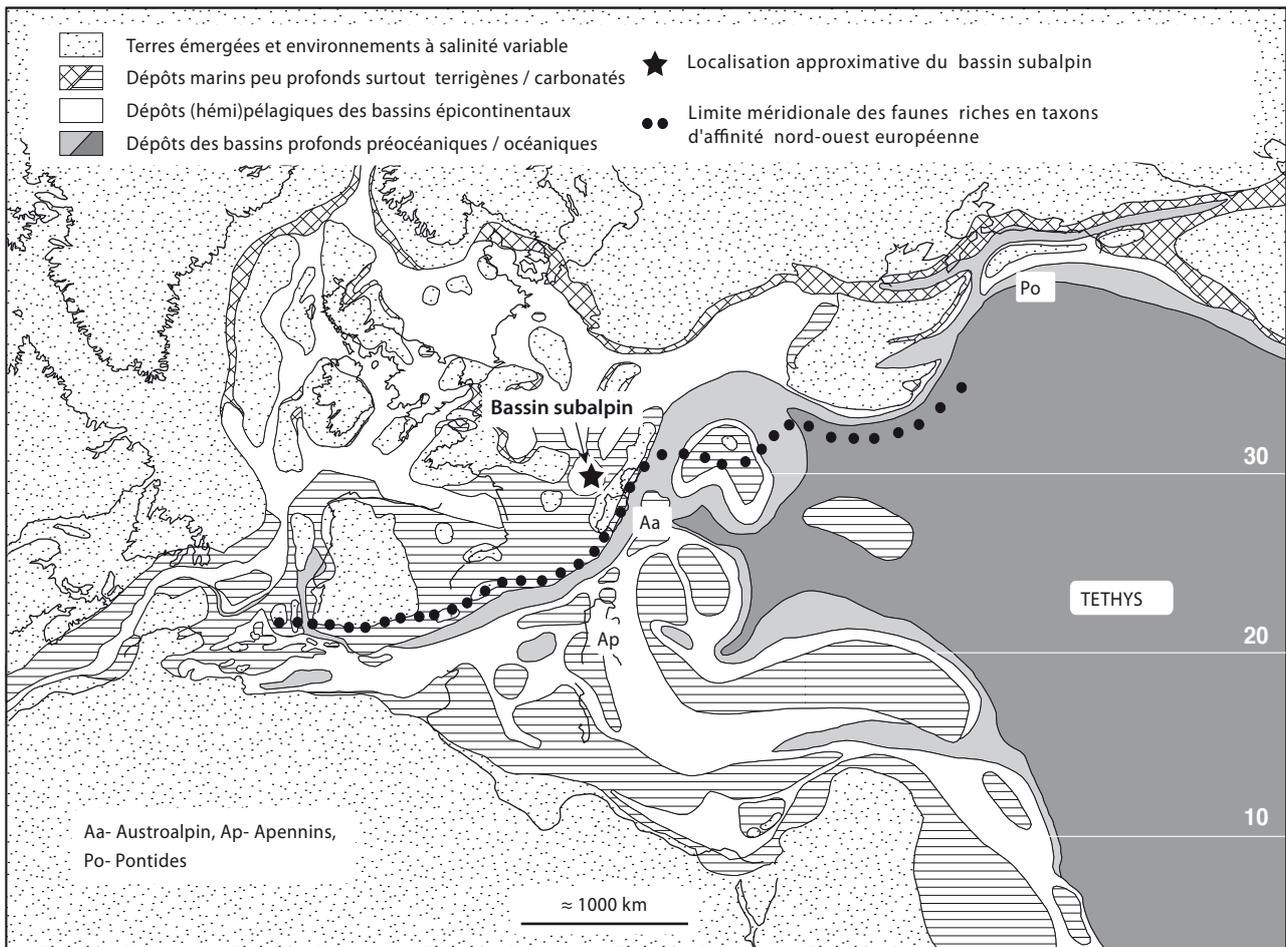


Fig. 16: Reconstitution paléogéographique de la Téthys occidentale et de ses confins (d'après THIERRY *et al.*, 2000, modifié) et localisation du gisement du Revers de Côte Dure RCD (Isère, France) dans le bassin subalpin. Cette reconstitution correspond au Sinémurien supérieur, mais elle reste globalement valable pour l'Hettangien. La limite entre les régions dominées par les faunes d'affinités NW européennes (vers le nord) et les régions téthysiennes dominées par les faunes d'affinités « méditerranéennes » (vers le sud), est matérialisée par une chaîne de points noirs. Le contraste entre ces faunes est particulièrement marqué et constant au cours du Pliensbachien inférieur, mais il est déjà sensible durant l'Hettangien. *Alsattites laqueus* (QUENSTEDT, 1856) est par exemple un taxon strictement limité au NW de l'Europe (e.g., France, Allemagne).

On doit aussi envisager une interruption assez rapide du développement de la vie sur le fond marin suivie d'un enfouissement brusque du dépôt fossilifère. En certain point, l'existence d'un encroûtement plus ou moins corrodé et minéralisé (niveau 1000C), relativement riche en gastéropodes et Rhynchonelles, mais pratiquement dépourvu de bivalves, prouve que la fin de la phase de colonisation a été précédée par un épisode, probablement bref, marqué par un changement majeur des conditions de vie en surface du fond marin.

Le scénario d'une colonisation rapide et opportuniste d'un milieu devenu temporairement favorable est plausible, mais il demanderait à être nuancé et/ou relativisé par des études sédimentologiques et/ou taphonomiques complémentaires. Il est en effet possible que l'absence de macrofaune conservée dans les calcaires bioclastiques de shoreface et d'offshore supérieur (souvent des facies

à entroques), qui précèdent la lumachelle à *Cardinia*, résulte plus de conditions défavorables à la fossilisation (e.g., forte énergie hydrodynamique en environnement subtidal, bioturbation et bioérosion intenses) que de conditions réellement hostiles au développement de la vie. Les environnements subtidaux bien oxygénés abritent souvent des peuplements benthiques abondants et diversifiés. Si cela était le cas, l'apparition brusque et spectaculaire de nombreux macrofossiles bien préservés (= lumachelle à *Cardinia*) dans une série sédimentaire globalement peu ou pas fossilifère pourrait être, au moins en partie, un artefact en grande partie dû au changement des conditions taphonomiques. À l'extrême, il serait même possible que la lumachelle à *Cardinia*, qui semble résulter d'un optimum écologique, témoigne en réalité de l'amorce d'une phase de dégradation des conditions de vie au niveau du fond marin. Un niveau

exceptionnellement fossilifère comme celui du RCD est souvent le témoin d'un contexte exceptionnel correspondant à des conditions paléocologiques et taphonomiques habituellement antinomiques.

E. CONCLUSION

Bien que limités dans le temps (deux biohorizons) et l'espace (une seule localité fossilifère) les faunes de l'Hettangien moyen du RCD apportent des informations significatives dans plusieurs domaines. En termes biostratigraphiques, la mise en évidence d'un biohorizon inédit (i.e., biohorizon à *Saxoceras* sp. indet.) est importante. Elle précise la connaissance de la biostratigraphie de l'Hettangien moyen et elle témoigne de l'existence de lacunes au sein des échelles biostratigraphiques habituellement admises. En termes paléobiogéographiques, la composition des faunes du RCD indique, au moins en ce qui concerne les ammonites, un peuplement franchement NW européen et confirme l'absence, ou tout au moins la rareté, des influences méditerranéennes dans les Alpes occidentales au cours du Lias inférieur. En termes paléocologiques, les faunes d'ammonites et de bivalves du RCD sont peu diversifiées et sont constituées de formes de relativement petite taille. Il s'agit sans doute de taxons opportunistes capables de coloniser rapidement des environnements instables (Stratégie adaptative de type «r»). En termes séquentiels et taphonomiques, la lumachelle à *Cardina*, principale assise fossilifère du RCD, constitue un modèle d'accumulation de fossiles (= lumachelle) associé à une surface de transgression (ou d'ennoyage) sans qu'il existe pour autant de condensation chrono- ou biostratigraphique notable. De plus le contexte régional suggère un rôle important de la tectonique synsédimentaire distensive dans cet événement d'ennoyage, qui se produit au début du fonctionnement d'un système de failles normales précoces du rifting téthysien, et dont le caractère brusque est sans doute la cause de l'absence de condensation significative.

REMERCIEMENTS

Ce travail est une contribution de l'équipe FED "Forme, Évolution, Diversité" de l'UMR 5561, « Biogéosciences » (CNRS/uB). Nous tenons à remercier Nadège FOREST qui a assuré le relais entre Thierry DUMONT, inventeur du gisement du RCD, et Francis CHEVALIER et Jean-Louis DOMMERMUES.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGASSIZ, L. (1842-1845) - *Etudes critiques sur les mollusques fossiles. Monographie des Myes*. Neuchâtel : 287 p.

- ARKELL, W. J., B. KUMMEL & C. W. WRIGHT (1957) - Mesozoic Ammonoidea. In: MOORE, R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, (L) Mollusca 4; Cephalopoda, Ammonoidea*. Geological Society of America & The University of Kansas Press, Boulder: 80-465.
- BARFETY, J. C. (1988) - Le Jurassique dauphinois entre Durance et Rhône. Étude stratigraphique et géodynamique (Zone externe des Alpes occidentales françaises). *Documents du Bureau de Recherches géologiques et minières (B.R.G.M.)*, 131: 656 p.
- BARFETY, J. C. & M. GIDON (1983) - La stratigraphie et la structure de la couverture dauphinoise au sud de Bourg-d'Oisans. Leurs relations avec les déformations synsédimentaires jurassiques. *Géologie alpine*, 59: 5-32.
- BARFETY, J. C., M. GIDON, M. LEMOINE & R. MOUTERDE (1979) - Tectonique synsédimentaire liasique dans les massifs cristallins de la zone externe des Alpes occidentales françaises: la faille du Col d'Ornon. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 289: 1207-1210.
- BARRAL, P. (1813) - Mémoire sur les roches coquillières trouvées à la cime des Alpes dauphinoises, et sur les colonnes d'un temple de Sérapis à Pouzzol près de Naples. Imprimerie de la V^e Peyronard, Grenoble: 26 p.
- BILOTTA, M. (2010) - Aequiloboidea: a new Early Jurassic ammonite superfamily of the Mediterranean Tethys. *Geobios*, 43: 581-604.
- BLAU, J., C. MEISTER, R. SCHMIDT-EFFING & A. B. VILLASEÑOR (2008) - A new fossiliferous site of Lower Liassic (Upper Sinemurian) marine sediments from the southern Sierra Madre Oriental (Puebla, Mexico): ammonite fauna, biostratigraphy, and description of *Ectocentrites hillebrandti* new species. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25: 402-407.
- BLIND, W. (1963) - Die Ammoniten des Lias Apha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung. *Palaeontographica*, A, 121: 38-131.
- BLOOS, G. (1994) - Frühe Arietitidae (Ammonoidea) aus dem Hettangium (Angulata-Zone, Unt. Lias) von Württemberg (SW-Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 219: 1-67.
- BLOOS, G. (1996) - The Hettangian/Sinemurian stage boundary - Further Observations. *GeoResearch Forum*, 1-2: 119-128.
- BRUGOT, D. & T. DUMONT (2008) - Géologie alpine: Le Parc National des Ecrins, *Géosciences (BRGM)*, 7/8: 104-109.
- BRUN, P. de & L. VEDEL (1919) - *Etude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). Première partie (Houiller, Trias, Infralias)*. Imprimerie Générale, Nîmes: 120 p.
- CASSEL, Y. J. (1997) - Évolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard Septentrional) de l'Hettangien au Bajocien inférieur. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 144: 313 p.
- CHAPUIS, F. & M. G. DEWALQUE (1853) - Description des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg. *Mémoires de l'Académie Royale Belge*, 35: 1-303.
- CHEVALIER, F. (2002) - *Vitesse et cyclicité de fonctionnement des failles normales de rift. Implication sur le remplissage stratigraphique des bassins et sur les modalités d'extension d'une marge passive fossile. Application au demi-graben liasique de Bourg-d'Oisans (Alpes occidentales, France)*. *Stratigraphie, Tectonique*. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne: 312 p. (inédit).

- CHEVALIER, F., M. GUIRAUD, J.-P. GARCIA, J.-L. DOMMERMUES, D. QUESNE, P. ALLEMAND & T. DUMONT (2003) - Calculating the long-term displacement rates of a normal fault from the high-resolution stratigraphic record (early Tethyan rifting, French Alps). *Terra Nova*, 15: 410-416.
- CORNA, M., J.-L. DOMMERMUES, C. MEISTER & K. PAGE (1997) - Les faunes d'ammonites du Jurassique inférieur (Hettangien, Sinémurien et Pliensbachien) au nord du massif des Écrins (Oisans, Alpes occidentales). *Revue de Paléobiologie*, 16: 321-409.
- CORNA, M. & R. MOUTERDE (1989) - Données nouvelles sur l'Hettangien des environs de Liernais (Côte-d'Or). *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, 42: 67-75.
- COX, L.R. (1944) - On *Pseudolimea* ARKELL. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 26: 74-88.
- DEAN, W.T., D.T. DONOVAN & M.K. HOWARTH (1961) - The Liassic ammonite zones and subzones of the northwest European province. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology Series, 4: 438-505.
- DOMMERMUES, J.-L. (2002) - Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinémurien inférieur, France). Exemple de convergence évolutive vers les morphologies «capricornes». *Revue de Paléobiologie*, 21: 257-277.
- DOMMERMUES, J.-L. (2003) - Nouvelles données sur les ammonites du Carixien basal (Jurassique inférieur) en Europe du Nord-Ouest: les faunes de Corbigny (Nièvre, Bourgogne, France). *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 51: 12-36.
- DOMMERMUES, J.-L. (2009) - Les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien des «Calcaires de Laffrey» (Isère, France). Description d'un nouveau taxon: *Pseudojamesonites* nov. gen. *mouterdei* nov. sp. (Eoderoceratoidea). *Revue de Paléobiologie*, 28: 519-531.
- DOMMERMUES, J.-L. & N. BONNOT (2007) - Présence en Bourgogne d'*Epideroceras hugi* Donovan, une ammonite rare du Sinémurien supérieur: ontogenèse, statut spécifique et parenté. *Revue scientifique Bourgogne-Nature*, 6: 76-84.
- DOMMERMUES, J.-L., G. CATTANEO, R. AÏTE & J.-P. GÉLARD (2008a) - Les ammonites de l'Hettangien, du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur de la Dorsale de Grande Kabylie (Algérie). *Geodiversitas*, 30: 539-576.
- DOMMERMUES, J.-L., O. DUGUÉ, H. GAUTHIER, C. MEISTER, P. NEIGE, D. RAYNAUD, X. SAVARY & M. TREVISAN (2008b) - Les ammonites du Pliensbachien et du Toarcien basal dans la carrière de la Roche Blain (Fresnay-le-Puceux, Calvados, Basse-Normandie, France). Taxonomie, implications stratigraphiques et paléontologiques. *Revue de Paléobiologie*, 27: 265-329.
- DOMMERMUES J.-L., E. FARA & C. MEISTER (2009) - Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280: 64-77.
- DOMMERMUES J.-L., N. FOREST-BIZE, J.-P. GELY & J.-P. LOREAU (2005a) - Les faunes d'ammonites du Sinémurien (Jurassique inférieur) du Perron des Encombres (Alpes occidentales françaises, Zone subbriançonnaise entre Arc et Isère). *Revue de Paléobiologie*, 24: 673-693.
- DOMMERMUES, J.-L., E. JAILLARD & C. MEISTER (2004a) - Ammonites de la formation Santiago de la zone subandine du S-E de l'Équateur (Jurassique inférieur, Sinémurien). *Revue de Paléobiologie*, 23: 355-371.
- DOMMERMUES, J.-L. & C. MEISTER (1991) - Area of mixed marine faunas between two major paleogeographical realms, exemplified by the Early Jurassic (Late Sinemurian and Pliensbachian) ammonites in the Alps. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 86: 265-282.
- DOMMERMUES, J.-L. & C. MEISTER (2007) - Les faunes d'ammonites du Pliensbachien inférieur des séries dauphinoises de la Durance (Jurassique inférieur, Barrage de Serre-Ponçon, Hautes-Alpes, France). *Geobios*, 41: 205-225.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER, M. BONNEAU, A. POISSON & B. VRIELINCK (2005b) - Les ammonites plienschbachiennes des nappes Lyciennes (Turquie méridionale). Description de faunes nouvelles, implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. *Geobios*, 38: 407-434.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER & R. ROCHA (2010a) - The Sinemurian ammonites of the Lusitanian Basin (Portugal): an example of complex endemic evolution. *Palaeodiversity*, 3: 139-167.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER & P. NEIGE (2004b) - *Fucinicerias capilliolusitanicum* nov. sp., une nouvelle espèce d'ammonite du Domérien lusitanien (Pliensbachien, Portugal). *Revue de Paléobiologie*, 23: 373-386.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER, P. NEIGE & R. ROCHA (2004c) - Endemic Sinemurian (Early Jurassic) ammonites from the Lusitanian Basin (Portugal). *Revue de Paléobiologie*, 23: 529-549.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER, F. SOUSSI & H. ABDALLAH (2004d) - *Paratropidoceras* nov. gen. *numidianum* nov. sp. et *Tunisicerias* nov. gen. *insolitus* nov. sp., deux nouveaux genres et deux nouvelles espèces d'ammonites du Carixien de la Téthys méditerranéenne (Pliensbachien, Tunisie). *Revue de Paléobiologie*, 23: 463-475.
- DOMMERMUES, J.-L., C. MEISTER & W. WILDI (2010b) - A rare occurrence of Late Hettangian ammonites (*Angulaticeras* and *Paracaloceras*) in the Mediterranean Tethys (Rif, Northern Morocco). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 256: 335-351.
- DONOVAN, D.T., J.H. CALLOMON & M.K. HOWARTH (1981) - Classification of the Jurassic Ammonitina. In: HOUSE, M.R. & J.R. SENIOR (eds), *The Ammonoidea. The evolution, classification, mode of life and geological usefulness of a major fossil group*. Academic Press, London: 101-155.
- DOUGLAS, J.A. & W.J. ARKELL (1932) - The Stratigraphical Distribution of the Cornbrash. II. The North-Eastern Area. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 88: 112-70.
- DUMONT, T. (1998) - Sea-level changes and early rifting of a European tethyan margin in the western Alps and southern France. In: GRACIANSKY, P.-C. de, J. HARDENBOLD, T. JACQUIN & P.R. VAIL (eds), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. SEPM Special Publication*, 60: 623-640.
- DUMONT, T., J.D. CHAMPAGNAC, C. CROUZET & P. ROCHAT (2008) - Multistage shortening in the Dauphiné zone (French Alps); the record of Alpine collision and implications for pre-Alpine restoration. *Swiss Journal of Geosciences*, 101: 89-110.
- DUMORTIER, E. (1864) - *Etudes paléontologiques sur les Dépôts jurassiques du bassin du Rhône. Première partie: Infra-Lias*. Savy, Paris: 187 p.
- EL HARRIRI, K., J.-L. DOMMERMUES, C. MEISTER & D. CHAFIKI (2010) - Nouvelles données sur les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien basal du Haut Atlas central

- (Maroc). Taxonomie et implications stratigraphiques et paléobiogéographiques. *Revue de Paléobiologie*, 29: 217-260.
- ELMI, S. & R. MOUTERDE (1965) - Le Lias inférieur et moyen entre Aubenas et Privas (Ardèche). *Travaux des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, Nouvelle Série, 12: 143-246.
- FAURE, P. (2006) - Le Domérien (Pliensbachien supérieur) des Corbières (Aude, France). Biostratigraphie, évolution sédimentaire, Paléogéographie. *Bulletin de la Société d'Etudes scientifiques de l'Aude*, 106: 29-44.
- GECZY, B. & C. MEISTER (2007) - Les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur de la montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie*, 26: 137-305.
- GOLDFUSS, G.A. (1826-1844) - *Petrefacta Germaniae*. Part. 2 [1837]. Arnz, Düsseldorf: 141-224.
- GRACIANSKY, P.-C. de, G. DARDEAU, J.-L. DOMMERGUES, C. DURLET, D. MARCHAND, T. DUMONT, S.P. HESSELBO, T. JACQUIN, T. GOGGIN, C. MEISTER, R. MOUTERDE, J. REY & P.R. VAIL (1998) - Ammonite biostratigraphic correlation and early Jurassic sequence stratigraphy in France: Comparison with some U.K. sections. In: GRACIANSKY, P.-C. de, J. HARDENBOLD, T. JACQUIN & P.R. VAIL (eds), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. *SEPM Special Publication*, 60: 583-622.
- GRACIANSKY, P.C. de, G. DARDEAU, T. DUMONT, T. JACQUIN, D. MARCHAND, R. MOUTERDE & P.R. VAIL (1993) - Séquences de dépôt, cycles transgressifs-régressifs et tectonique d'extension: l'exemple du bassin dauphinois dans la région de Digne au Lias et au Dogger. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5: 709-718.
- GRAY, J. E. (1847) - A list of the genera of recent Mollusca, their synonyma and types. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 15: 129-219.
- GUÉRIN-FRANIATTE, S. (1990) - Ammonites du Lias inférieur de France (II): Psiloceratidae, Schlotheimiidae et premier Arietitidae. *Mémoire du Centre d'étude et de recherches géologiques et hydrologiques (C.E.R.G.A., Montpellier)*, 29: 1-207.
- GUÉRIN-FRANIATTE, S. & A. MÜLLER (1986) - L'Hettangien dans le NE du Bassin de Paris: biostratigraphie et évolution sédimentaire. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 109: 415-429.
- GUÉX, J. (1987) - Sur la phylogénèse des ammonites du Lias inférieur. *Bulletin de Géologie Lausanne*, 292: 455-469.
- GUÉX, J. (1995) - Ammonites hettangiennes de la Gabbs Valley Range (Nevada, USA). *Mémoires de Géologie Lausanne*, 27: 131 p.
- GUÉX, J., M. RAKUS, A. MORARD & M. QUARTIER-LA-TENTE (2008) - Ammonites sinémuriennes du Haut-Atlas marocain. *Mémoires de Géologie Lausanne*, 47: 1-99.
- HARDENBOLD, J., J. THIERRY, M.B. FARLEY, T. JACQUIN, P.-C. de GRACIANSKY & P. VAIL (1998) - Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. In: GRACIANSKY, P.-C. de, J. HARDENBOLD, T. JACQUIN & P.R. VAIL (eds), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. *SEPM Special Publication*, 60: 3-13, 763-781 (Appendix) + 8 charts.
- HAUG, E. (1894) - Les ammonites du Permien et du Trias. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 33: 411 p.
- HAYAMI, I. (1958) - Taxonomic notes on *Cardinia* with description of a new species from the Lias of Western Japan. *Journal of the Faculty of Science - University of Tokyo*, section 2, 11: 115-130.
- HILLEBRANDT, A. von (2000a) - Die Ammoniten-Fauna des südamerikanischen Hettangium (basaler Jura). Teil II. *Palaeontographica*, A, 258: 1-64.
- HILLEBRANDT, A. von (2000b) - Die Ammoniten-Fauna des südamerikanischen Hettangium (basaler Jura). Teil III. *Palaeontographica*, A, 258: 65-116.
- HOFFMANN, R. (2010) - New insights on the phylogeny of the Lycoperozoa (Ammonitina) from the septal lobe and its functional interpretation. *Revue de Paléobiologie*, 29: 1-156.
- KOCH, C.L. & W. DUNKER (1837) - *Beiträge zur Kenntnis des norddeutschen Oolithgebildes und dessen Versteinerungen*. Braunschweig (Oehme & Müller): 64 p.
- LANGE, W. (1924) - Über die Psilonotenstufe und die Ammonitenfauna des untersten Lias Norddeutschlands. *Jahrbuch Preussischen Geologischen Landesanstalt*, 44: 177-207.
- LANGE, W. (1941) - Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands. *Palaeontographica*, A, 93: 1-216.
- LEMOINE, M., T. BAS, A. ARNAUD-VANNEAU, H. ARNAUD, T. DUMONT, M. GIDON, M. BOURBON, P.C. de GRACIANSKY, J.L. RUDCKIEWICZ, J. MEGARD-GALLI & P. TRICARD (1986) - The continental margin of the Mesozoic Tethys in the western Alps. *Marine and Petroleum Geology*, 3: 179-199.
- LEMOINE, M., M. GIDON & J.C. BARFÉTY (1981) - Les massifs cristallins externes des Alpes occidentales: d'anciens bloc basculés nés au Lias lors du rifting téthysien. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 292: 917-920.
- LEMOINE, M., P.C. de GRACIANSKY & P. TRICART (2000) - *De l'océan à la chaîne de montagnes. Tectonique des plaques dans les Alpes*. Gordon and Breach Science Publishers, Paris: 207 p.
- LONGRIDGE, L. M., J. PALFY, P. SMITH & H.W. TIPPER (2008a) - Middle and late Hettangian (Early Jurassic) ammonites from the Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. *Revue de Paléontologie*, 27: 191-248.
- LONGRIDGE, L. M., P. SMITH & H.W. TIPPER (2008b) - Late Hettangian (Early Jurassic) ammonites from Taseko lakes, British Columbia, Canada. *Palaeontology*, 51: 367-404.
- LORY, C. (1860-1864) - *Description géologique du Dauphiné (Isère, Drôme, Hautes-Alpes)*. Savy (Paris) & Merle A. et Cie: 747 p.
- LORY, C. (1878) - Essai sur l'orographie des Alpes occidentales considérée dans ses rapports avec la structure géologique. *Bulletin de la Société statistique des Sciences Naturelles de l'Isère*. 3: 380-394.
- MCKERROW, W.S. (ed.) (1978) - *The ecology of fossils. An illustrated guide*. Duckworth, London: 384 p.
- MARIANI, E. (1919) - Sulla fauna retica lombarda (Continuazione e fine). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, 58: 107-146.
- MEISTER, C. (2007) - Les Phricodoceratidae Spath, 1938 (Mollusca, Cephalopoda): ontogenèse, évolution et paléobiogéographie. *Geodiversitas*, 29: 87-117.
- MEISTER, C., J. BLAU, J.-L. DOMMERGUES, R. SCHLATTER, R. SCHMIDT-EFFING & K. BURK (2005) - Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico) Part IV: Biostratigraphy, Palaeobiogeography and taxonomic addendum. *Revue de Paléobiologie*, 24: 365-384.
- MEISTER, C., P. MAURIZOT & J.A. GRANT-MACKIE (2010) - Early Jurassic (Hettangian - Sinemurian) ammonites from

- New Caledonia (French Overseas Territory, Western Pacific). *Paleontological Research*, 14: 85-118.
- MOUTERDE, R. & M. CORNA (1997) - Hettangien. In: CARIOU, E. & P. HANTZPERGUE (eds), *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Bulletin des Centres de Recherche Elf Exploration et Production (Mémoire)*, 17: 15-23.
- OGG, J.G., G. OGG & F.M. GRADSTEIN (2008) - *The Concise Geologic Time Scale*. Cambridge University Press: 177 p.
- ORBIGNY, A. d' (1850) - *Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés*. Masson, Paris, 1: 394 p.; 2: 428 p.
- PAGE, K. (2003) - The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin*, 1: 23-59.
- PALMER, C.P. (1975) - The British Lower Jurassic species of the bivalve genus *Cardinia*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) - Geology*, 26: 1-44.
- QUENSTEDT, F.A. (1856-1858) - *Der Jura*. Laupp, Tübingen: 842 p.
- QUENSTEDT, F.A. (1883-1885) - *Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Bd. I. Der Schwarze Jura (Lias)*. Schweizerbart. Stuttgart: 440 p.
- RAKÚS, M. (1993) - Lias ammonites of the West Carpathians. Part one: Hettangian. *Západné Karpaty, séria paleontológia*, 17: 7-40.
- REILLEY, S.M., E.O. WILEY & D.J. MEINHARDT (1997) - An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 119-143.
- REYNÈS, P. (1879) - *Monographie des Ammonites*, Première partie, Lias. Baillière & fils, Marseille et Paris: 72 pp. (inachevé).
- SARIH, S., J.-L. DOMMERGUES, K. EL HARIRI, J.-P. GARCIA & A. QUIQUEREZ (2007) - *Pseudoskirroceras*, a remarkable but poorly known Early Pliensbachian Tethyan ammonite genus: New data from the High Atlas (Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 49: 90-102.
- SCHLEGELMILCH, R. (1976) - *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. Gustav Fischer, Stuttgart: 212 p.
- SCHLOENBACH, U. (1865) - Beiträge zur Palaeontologie der Jura und Kreideformation im nordwestlichen Deutschland. I. Über neue und wenig bekannte Jurassische Ammoniten. *Palaeontographica*, 13: 147-192.
- SCHOLZ, A., M. ABERHAN & C.M. GONZÁLEZ-LEÓN (2008) - Early Jurassic bivalves of the Antimonio terrane (Sonora, NW Mexico): Taxonomy, biogeography, and paleogeographic implications. In: BLODGETT, R.B. & G.O. Jr. STANLEY (eds), *The terrane puzzle: new perspectives on paleontology and stratigraphy from the North American Cordillera. Geological Society of America Special Paper*, 442: 269-312.
- SOWERBY, J. (1812-1823) - The mineral conchiology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. London. 1-4 (début): 1-383 pl.
- SOWERBY, J. de C. (1823-1846) - The mineral conchiology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. London. 4 (fin)-7: 384-648 pl.
- SPATH, L. F. (1924) - On the ammonites of the Blue Lias. *Proceedings of the Geological Association*, 35: 186-211.
- STEVENS, G.R. (2004) - Hettangian - Sinemurian (Early Jurassic) ammonites of New Zealand. *Institute of Geological & Nuclear Sciences Monograph*, 23: 107 p.
- STUTCHBURY, S. (1842) - On a new genus of fossil bivalve shells. *The Annals and Magazine of natural History*, 8 (suppl.): 481-485.
- TAYLOR, D.G. (1998) - Late Hettangian-early Sinemurian (Jurassic) ammonite biochronology of the western cordillera, United States. *Geobios*, 31: 467-497.
- TERMIER, P. & W. KILLIAN (1893) - Sur un gisement d'ammonite dans le Lias calcaire de l'Oisans. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3: 73-277.
- TERQUEM, O. (1855) - Paléontologie de l'étage inférieur de la formation liasique de la province de Luxembourg, Grand-Duché (Hollande), et de Hettange, du département de la Moselle. *Mémoires de la Société Géologique de France*, série 2, 5: 219-343.
- TERQUEM, O. & E. PIETTE (1865) - Le Lias inférieur de l'Est de la France, comprenant la Meurthe, la Moselle, le Grand-Duché de Luxembourg, la Belgique et la Meuse. *Mémoires de la Société Géologique de France*, série 2, 8: 1-175.
- THEVENIN, A. (1906-1923) - Types du Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de d'ORBIGNY. *Annales de Paléontologie*, 2: 1-189.
- THIERRY, J. et al. (40 co-authors) (2000) - Late sinemurian (193-191 ma). In: DERCOURT, J., M. GAETANI, B. VRIELINCK, E. BARRIER, B. BIJU-DUVAL, M.F. BRUNER, J.-P. CADET, S. CRASQUIN & M. SANDULESCU (eds), *Atlas peritethys, palaeogeographical maps*. ccgm/cgmw, Paris, map n° 7.
- URLICHS, M. (1977) - Stratigraphy, Ammonite fauna and some Ostracods of the Upper Pliensbachian at the Type Locality (Lias, SW-Germany). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 28: 1-13.
- VENTURI, F. & M. BILOTTA (2008) - New data and hypotheses on early Jurassic ammonite phylogeny. *Revue de Paléobiologie*, 27: 859-901.
- VENTURI, F., G. REA, G. SILVESTRINI & M. BILOTTA (2010) - *Ammoniti. Un viaggio geologico nelle montagne appenniniche*. Porzi editoriali s.a.s (Perugia), 367 p.
- WRIGHT, T. (1878-1886) - Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. *Palaeontographical Society*, London, 32-39: 503 p.

Accepté avril 2011