



HAL
open science

L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin Vocontien et de la plate-forme Provençale (Sud-Est de la France) : relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques.

Stéphane Reboulet

► **To cite this version:**

Stéphane Reboulet. L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin Vocontien et de la plate-forme Provençale (Sud-Est de la France) : relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques.. Stratigraphie. Université Claude Beranrd Lyon 1, 1995. Français. NNT: . tel-04825290

HAL Id: tel-04825290

<https://hal.science/tel-04825290v1>

Submitted on 7 Dec 2024

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.

DOCUMENTS
des LABORATOIRES
de GÉOLOGIE
LYON



CENTRE DES SCIENCES DE LA TERRE
UNIVERSITÉ CLAUDE-BERNARD LYON I

Editeur et Imprimeur :
Centre des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard - Lyon I
27-43 bd du 11 novembre, 69622 Villeurbanne Cedex - France

Dépôt légal : 1er trimestre 1996
ISBN : 2-85454-080-8
ISSN : 0750-6635

Administration et rédaction : G. Le Hégarat - Maquette de couverture : Y. Plusquellec -
Mise en page et photogravure : M. Le Hégarat - Impression : J. Monnier -
Assemblage et reliure : M. Le Hégarat et J. Monnier.

**L'ÉVOLUTION DES AMMONITES
DU VALANGINIEN-HAUTERIVIEN INFÉRIEUR
DU BASSIN VOCONTIEN
ET DE LA PLATE-FORME PROVENÇALE
(SUD-EST DE LA FRANCE) :**

**RELATIONS AVEC
LA STRATIGRAPHIE SÉQUENTIELLE
ET IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES**

par

Stéphane REBOULET

Docum. Lab. Géol. Lyon, n° 137, 1995, 371 p., 44 fig., 67 tabl., 38 pl.

Adresse de l'auteur :

S. Reboulet, Université Claude-Bernard Lyon 1, Centre des Sciences de la Terre
et URA 11 CNRS, 27-43 bd du 11 novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Remerciements.	13
Résumé.	15
Abstract.	16
Resumen.	17
INTRODUCTION	
1 - Objet de l'étude.	19
2 - Cadre de l'étude.	20
2-1 - Le bassin vocontien	20
a) Situation géographique et paléogéographique	20
b) Lithologie	21
c) Les coupes	23
2-2 - La plate-forme provençale (Arc de Castellane)	24
a) Situation géographique et paléogéographie	24
b) Lithologie	26
c) Les coupes	26
2-3 - Le cadre stratigraphique	29
a) Le Valanginien inférieur sommital	29
b) Le Valanginien supérieur	31
c) L'Hauterivien inférieur	32
2-4 - Le cadre séquentiel	33
Chapitre 1 : ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE	
1 - Généralités.	41
1-1 - Introduction	41
1-2 - Origine et caractéristiques du matériel	42
1-3 - Caractères dimensionnels	44
1-4 - Les unités taxonomiques et les concepts associés	44
a) L'espèce	44
b) Le genre	45
c) Le dimorphisme	47
d) Les hétérochronies du développement	48
2 - Etude systématique.	51
Ammonitina HYATT, 1889	51
Perisphinctaceae STEINMANN, 1890	51

Neocomitidae SALFELD, 1921	51
Neocomitinae SALFELD, 1921	51
<i>Kilianella</i> UHLIG, 1905	51
<i>Kilianella roubaudiana</i> (D'ORBIGNY)	51
<i>Busnardoites</i> NIKOLOV, 1966	53
<i>Busnardoites campylotoxus</i> (UHLIG)	54
<i>Karakaschiceras</i> THIEULOY, 1971	57
<i>Karakaschiceras quadristrangulatum</i> (SAYN)	59
<i>Karakaschiceras biassalensis</i> (KARAKASCH)	60
<i>Karakaschiceras pronecostatum</i> (FELIX)	62
<i>Karakaschiceras</i> n. sp. 1	63
<i>Karakaschiceras companyi</i> n. sp.	64
<i>Neohoploceras</i> SPATH, 1939	66
<i>Dicostella</i> BUSNARDO, 1966	68
<i>Sarasinella</i> UHLIG, 1905	69
<i>Sarasinella (Luppovella) superba</i> (SAYN)	70
<i>Sarasinella hirticula</i> THIEULOY et BULOT	71
<i>Sarasinella varians</i> (UHLIG)	72
<i>Sarasinella</i> n. sp. 1	72
<i>Sarasinella</i> n. sp. 2	73
<i>Criosarasinella</i> THIEULOY, 1977	74
<i>Criosarasinella furcillata</i> THIEULOY, 1977	75
<i>Criosarasinella mandovi</i> THIEULOY, 1977	78
? <i>Criosarasinella</i> n. sp. aff. <i>mandovi</i>	80
<i>Criosarasinella subheterocostata</i> n. sp.	81
<i>Neocomites</i> UHLIG, 1905	83
<i>Neocomites neocomiensis</i> (D'ORBIGNY)	86
<i>Neocomites praediscus</i> n. sp.	89
<i>Neocomites teschenensis</i> (UHLIG)	91
<i>Neocomites platycostatus</i> SAYN	93
<i>Neocomites peregrinus</i> (RAWSON et KEMPER)	95
<i>Neocomites beaumugnsis</i> SAYN	97
<i>Rodighieroites</i> COMPANYY, 1987	98
<i>Rodighieroites belimelensis</i> (MANDOV)	99
<i>Eleniceras</i> BRESKOVSKI, 1967	101
<i>Eleniceras</i> n. sp. aff. <i>nikolovi</i>	103
<i>Teschenites</i> THIEULOY, 1971	104
<i>Teschenites subflucticulus</i> n. sp.	106
<i>Teschenites callidiscus</i> (THIEULOY)	108
<i>Teschenites flucticulus</i> (THIEULOY)	110
<i>Teschenites subpachydicranus</i> n. sp.	112
<i>Teschenites pachydicranus</i> (THIEULOY)	114
<i>Teschenites</i> aff. <i>subpachydicranus</i> n. sp.	116
<i>Teschenites castellanensisiformis</i> REBOULET, ATROPS et AUTRAN	117
Généralités sur le groupe des «Endemoceratinés»	119
<i>Breistrofferella</i> THIEULOY, 1971 <i>emend.</i>	120
<i>Breistrofferella</i> n. sp. 1	121
<i>Breistrofferella</i> n. sp. 2	122
<i>Breistrofferella castellanensis</i> (D'ORBIGNY)	123
<i>Breistrofferella varappensis</i> (BAUMBERGER)	124

<i>Acanthodiscus</i> UHLIG, 1905	126
<i>Acanthodiscus radiatus</i> (BRUGUIERE)	126
<i>Leopoldia</i> MAYER-EYMAR, 1887 emend. ATROPS, 1967	129
<i>Leopoldia leopoldina</i> (D'ORBIGNY)	130
<i>Saynella</i> KILIAN, 1910	131
<i>Saynella mucronata</i> (BAUMBERGER)	132
<i>Lyticoceras</i> HYATT, 1900	133
<i>Lyticoceras nodosoplicatum</i> (KILIAN et REBOUL)	134
<i>Lyticoceras cryptoceras</i> (D'ORBIGNY)	135
<i>Lyticoceras bargemensis</i> (KILIAN)	136
Oosterellidae BREISTROFFER, 1940	137
<i>Oosterella</i> KILIAN, 1911	138
<i>Oosterella begastrensis</i> COMPANY	138
<i>Oosterella gaudryi</i> (NICKLES)	139
<i>Oosterella cultrata</i> (D'ORBIGNY)	142
<i>Oosterella cultrataeformis</i> (UHLIG)	144
<i>Oosterella undulata</i> n. sp.	145
Olcostephanidae HAUG, 1910	148
Olcostephaninae HAUG, 1910	148
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) NEUMAYR, 1875	149
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) tenuituberculatus BULOT	150
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) balestrai (RODIGHIERO)	151
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) nicklesi WIEDMANN et DIENI	152
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) densicostatus (WEGNER)	153
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) sayni (KILIAN)	153
<i>Olcostephanus</i> (<i>Olcostephanus</i>) variegatus (PAQUIER)	154
<i>Olcostephanus</i> (<i>Jeannoticeras</i>) THIEULOY, 1964	154
<i>Olcostephanus</i> (<i>Jeannoticeras</i>) jeannoti (D'ORBIGNY)	155
<i>Baronnites</i> BULOT, COMPANY et THIEULOY, 1990	155
<i>Baronnites hirsutus</i> (FALLOT et TERMIER)	155
<i>Saynoceras</i> MUNIER-CHALMAS, 1893	156
<i>Saynoceras fuhri</i> BULOT, COMPANY et THIEULOY	157
<i>Saynoceras verrucosum</i> (D'ORBIGNY)	158
Holcodiscidae SPATH, 1924	159
<i>Spitidiscus</i> KILIAN, 1910	159
<i>Spitidiscus meneghinii</i> (ZIGNO) in RODIGHIERO	159
<i>Spitidiscus rotula</i> (SOWERBY)	160
<i>Spitidiscus fasciger</i> THIEULOY	160
<i>Spitidiscus intermedius</i> (D'ORBIGNY)	161
Desmocerataceae ZITTEL, 1895	162
Desmoceratidae ZITTEL, 1895	162
Puzosiinae SPATH, 1922	162
<i>Abrytusites thieuloyi</i> VASICEK et MICHALIK	162
Haplocerataceae ZITTEL, 1884	163
Haploceratidae ZITTEL, 1884	163
<i>Neolissoceras</i> SPATH, 1923	163
<i>Neolissoceras grasianum</i> (D'ORBIGNY)	164
<i>Neolissoceras salinarium</i> (UHLIG)	166
<i>Neolissoceras cornutus</i> ATROPS et REBOULET	167

Ancyloceratina WIEDMAN, 1960	169
Ancylocerataceae GILL, 1871	169
Ancyloceratidae GILL, 1871	169
Crioceratinae GILL, 1871	169
<i>Himantoceras</i> THIEULOY, 1964	170
<i>Himantoceras trinodosum</i> THIEULOY	171
<i>Himantoceras acuticostatum</i> THIEULOY	172
<i>Himantoceras</i> n. sp. 1	173
<i>Himantoceras</i> n. sp. 2	173
<i>Crioceratites</i> (LEVEILLE)	174
<i>Crioceratites primitivus</i> n. sp.	175
<i>Crioceratites</i> n. sp. 1	177
<i>Crioceratites loryi</i> (SARKAR)	178
Bochianitidae SPATH, 1922	179
Bochianitinae SPATH, 1922	179
<i>Bochianites</i> LORY, 1898	179
<i>Bochianites neocomiensis</i> (D'ORBIGNY)	179
Ptychoceratidae GILL, 1871	180
<i>Euptychoceras</i> BREISTROFFER, 1952	180
<i>Euptychoceras</i> aff. <i>curnieri</i> THIEULOY, 1972	180
Phylloceratina ARKELL, 1950	181
Phyllocerataceae ZITTEL, 1884	181
Phylloceratidae ZITTEL, 1884	181
Phylloceratinae ZITTEL, 1884	181
<i>Phylloceras</i> SUESS, 1865	181
<i>Phylloceras (Hypophylloceras) tethys</i> (D'ORBIGNY)	181
<i>Phylloceras ptychostoma</i> (BENECKE)	183
Phyllopachyceratinae COLLIGNON, 1937	183
<i>Phyllopachyceras</i> SPATH, 1925	183
<i>Phyllopachyceras infundibulum</i> (D'ORBIGNY)	184
<i>Phyllopachyceras winkleri</i> (UHLIG)	185
<i>Phyllopachyceras</i> aff. <i>benecke</i> i (ZITTEL)	186
Calliphylloceratinae SPATH, 1927	187
<i>Salfeldiella</i> SPATH, 1927	187
<i>Salfeldiella (Gyrophyllites)</i> WIEDMANN, 1964	187
<i>Salfeldiella (G.) calypso</i> (D'ORBIGNY)	187
Ptychophylloceratinae COLLIGNON, 1956	188
<i>Ptychophylloceras</i> SPATH, 1927	188
<i>Ptychophylloceras semisulcatum</i> (D'ORBIGNY)	188
Lytoceratina HYATT, 1889	190
Lytocerataceae NEUMAYR, 1875	190
Lytoceratidae NEUMAYR, 1875	190
Lytoceratinae NEUMAYR, 1875	190
<i>Lytoceras</i> SUESS, 1865	190
<i>Lytoceras juilleti</i> (D'ORBIGNY)	190
<i>Lytoceras quadrisulcatum</i> (D'ORBIGNY)	191
<i>Lytoceras lepidum</i> (D'ORBIGNY)	192
<i>Lytoceras subfimbriatum</i> (D'ORBIGNY)	193

3 - Conclusions à l'étude systématique.....	194
3-1 - Evolution	194
3-1-1 - Les modalités évolutives	196
a) Les Neocomitinae	196
b) Autres groupes	203
3-1-2 - Conclusions et interprétations dans le cadre séquentiel	203
3-2 - Stratégies adaptatives	205
3-3 - Le dimorphisme	206
3-3-1 - Expression du dimorphisme	206
a) Les Neocomitinae	206
b) Autres groupes	208
3-3-2 - Intensité du dimorphisme	209

Chapitre 2 - LES COUPES DE RÉFÉRENCE DU BASSIN VOCONTIEN 211

1 - Méthode de travail et échantillonnage.....	211
2 - Les coupes.....	211
- La coupe d'Angles (Alpes de Hautes-Provence)	212
- La coupe de La Charce (Drôme)	214
- La coupe de Vergol (Drôme)	214
- La coupe des Prades (Drôme)	214
- La coupe de Morenas (Drôme)	214
- La coupe du Gouravour (Hautes-Alpes)	214
- La coupe de Montclus (Hautes-Alpes)	223
- La coupe de Chateauvieux (Hautes-Alpes)	223
- La coupe des Sias (Drôme)	223

Chapitre 3 - ANALYSE QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DE L'ÉVOLUTION DE LA FAUNE D'AMMONITES 227

Introduction.....	227
1 - Transformations fauniques dans le cadre séquentiel.....	227
1-1 - Le renouvellement du Valanginien inférieur sommital (R1)	228
1-2 - Les renouvellements (R2 à R5) du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien inférieur	230
1-3 - Interprétations dans le cadre séquentiel	234
1-4 - Discussions	238
1-5 - Conclusions	242
2 - Analyse quantitative de la succession des peuplements d'ammonites.....	243
2-1 - Analyse quantitative sur l'ensemble de l'intervalle Valanginien-Hauterivien inférieur	243
2-2 - Variations des peuplements d'ammonites au niveau banc-interbanc	246
2-2-1 - Comparaisons des spectres fauniques entre le banc et l'interbanc	247
2-2-2 - Etude de l'évolution des spectres fauniques entre le banc et l'interbanc en liaison avec la stratigraphie séquentielle	250
2-2-3 - Interprétations	252
2-2-4 - Discussions	253
2-2-5 - Conclusions	254

Chapitre 4 - BIOZONATION DU VALANGINIEN-HAUTERIVIEN INFÉRIEUR	255
1 - Introduction	255
2 - Biozonation du Valanginien-Hauterivien inférieur	258
2-1 - Le Valanginien inférieur sommital	258
V3 - La zone à <i>Campylotoxus</i>	258
V3-1 - L'horizon à <i>Karakaschiceras quadrirangulatum</i>	258
V3-2 - L'horizon à <i>Saynoceras fuhri</i>	258
V3-3 - L'horizon à <i>Karakaschiceras biassalensis</i>	259
V3-4 - L'horizon à <i>Neocomites platycostatus</i>	259
2-2 - Le Valanginien supérieur	259
V4 - La zone à <i>Verrucosum</i>	259
V4-1 - L'horizon à <i>Saynoceras verrucosum</i>	260
V4-2 - L'horizon à <i>Neocomites neocomiensis</i>	260
V4-3 - L'horizon à <i>Karakaschiceras pronecostatum</i>	260
V4-4 - L'horizon à <i>Neocomites peregrinus</i>	260
V5 - La zone à <i>Trinodosum</i>	261
V5-1 - L'horizon à <i>Olcostephanus nicklesi</i>	261
V5-2 - L'horizon à <i>Karakaschiceras companyi</i>	262
V5-3 - L'horizon à <i>Criosarasinella fucillata</i>	262
V5-4 - L'horizon à <i>Criosarasinella subheterocostata</i>	262
V6 - La zone à <i>Callidiscus</i>	262
V6-1 - L'horizon à <i>Teschenites callidiscus</i>	263
2-3 - L'Hauterivien inférieur	263
H1 - La zone à <i>Radiatus</i>	263
H2 - La zone à <i>Loryi</i>	264
H2-1 - L'horizon à <i>Crioceratites loryi</i>	264
H2-2 - L'horizon à <i>Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti</i>	264
H3 - La zone à <i>Nodosoplicatum</i>	264
H3-1 - L'horizon à <i>Lyticoceras nodosoplicatum</i>	265
H3-2 - L'horizon à <i>Lyticoceras bargemensis</i>	265
3 - Interprétations dans le cadre séquentiel	265
4 - Conclusions	266

Chapitre 5 - CORRÉLATIONS ENTRE LE BASSIN VOCONTIEN ET LA BORDURE PROVENCALE	267
-----------------------------------------------------------------------------------------	------------

Introduction	267
1 - Corrélations entre la série du bassin vocontien et la coupe de Carajuan	268
2 - Corrélations entre la série du bassin vocontien et les coupes de La Bégude et des Allaves	271
a) La Bégude	271
b) Les Allaves	272
3 - Corrélations entre la série du bassin vocontien et la coupe du Destourbes	273
4 - Conclusions et interprétations dans le cadre séquentiel	275

CONCLUSION GÉNÉRALE	277
----------------------------	------------

Références bibliographiques.	281
Liste des figures.	293
Planches photographiques.	295

REMERCIEMENTS

Au terme de ces quatre années de thèse, je tiens tout d'abord à remercier François Atrops qui accepta de diriger et d'encadrer ce travail. Je lui suis reconnaissant de m'avoir accordé autant de temps et de m'avoir fait bénéficier de toute son expérience. Je lui dois mon «initiation» à la paléontologie et j'espère que nous continuerons à travailler ensemble dans un avenir très proche! Qu'il trouve ici l'expression de ma plus vive reconnaissance.

Je remercie également André Schaaf qui est à l'origine de ce sujet et qui co-dirigea avec François Atrops, mon DEA. Je suis donc très heureux qu'il ait accepté de rapporter ce travail.

Merci à Serge Ferry pour ses conseils et pour son soutien moral lors des moments difficiles rencontrés au cours de cette thèse! Je le remercie d'avoir accepté d'examiner ce travail qui est basé en partie sur l'analyse séquentielle.

Au-delà de la collaboration scientifique je voudrais les remercier pour leur amitié.

Je voudrais également remercier Robert Busnardo qui, durant la préparation de mon DEA m'a fait bénéficier de son expérience des ammonites du Valanginien.

Merci à Messieurs Miguel Company, Pierre Cotillon, Serge Elmi, Didier Marchand qui me font l'honneur de juger ce travail.

Merci aux chercheurs et aux enseignants chercheurs que j'ai sollicité pour tel ou tel problème. Merci donc à Messieurs Claude Babin, Paul Bernier, Jean-Paul Bourseau, Raymond Combémoré, Bernard Courtinat, Serge Elmi, Raymond Enay, Guillermo Melendez et à Anne-Marie Bodergat.

Un grand merci aux techniciens du Centre des Sciences de la Terre pour leur aide précieuse. Merci plus particulièrement à Dominique Barbe, Eléonor De Oliveira, Nathalie Pierre, Noël Podevigne, Monique et Gérard Sirven pour leur gentillesse, leur disponibilité et leur efficacité.

Parallèlement à cette thèse, financée par le Ministère de la Recherche et de la Technologie, j'ai pu bénéficier d'un poste de moniteur qui m'a permis d'acquérir une petite mais très passionnante expérience d'enseignant. Un grand merci à Bernard Courtinat, mon tuteur, pour la confiance qu'il m'a accordée et pour son «esprit» qui marqua une génération de moniteurs.

Merci à toute l'équipe du «R5» pour avoir «hébergé» un «jeune ammonitologue» pendant ces quatre années! Je garderai un très bon souvenir des «pause-café» où discussions sérieuses et plus légères se côtoyaient.

Je remercie tous les étudiants de troisième cycle qui m'ont aidé par leur présence et leur conseils, en particulier Fabrice Cochet, Fabienne Giraud, Stéphane Guillot, Fabrice Malartre et Didier Quesne qui sont devenus au cours de ces années des amis très proches. Merci pour leur soutien de tous les jours et leurs nombreuses critiques qui contribuèrent à améliorer ce mémoire.

Merci à Gérard Autran pour le prêt de certains échantillons de sa collection et de la confiance qu'il m'a accordée. Je souhaite vivement poursuivre notre collaboration.

Merci à mon ami Alain Serrières, à mon frère Florian et à Isabelle pour les longues journées passées sur le terrain à récolter le matériel de cette étude. Merci aux différentes promotions de Magistère et de DEA qui contribuèrent également à l'échantillonnage des ammonites lors des stages.

J'exprime toute ma reconnaissance à ma Famille et plus particulièrement à mes parents sans qui rien n'aurait été possible. Mes dernières pensées seront pour ma dulcinée, Isabelle, qui a fait preuve de beaucoup de patience et d'indulgence tout au long de ces quatre années. Merci pour son soutien moral et son aide. Je leur dédie ce mémoire.

RÉSUMÉ

La révision de l'ensemble de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien et de la bordure provençale (Sud-Est de la France) a été réalisée à partir d'un matériel très abondant (23600 ammonites), entièrement nouveau et très bien repéré stratigraphiquement sur 11 coupes de référence, qui permettent de suivre très précisément la succession des peuplements. La coupe de La Charce (Drôme) s'est révélée la plus intéressante par la qualité et l'abondance du matériel récolté.

18 espèces ont été créées, dont 11 sont laissées en nomenclature ouverte. De nombreux couples dimorphes ont été mis en évidence, ce qui a conduit à simplifier la systématique de plusieurs groupes. Les *Neocomitinae* ont fait l'objet d'une étude approfondie qui a permis de les replacer dans un cadre évolutif détaillé.

L'évolution de la faune d'ammonites a été intégrée dans un cadre séquentiel. Cinq renouvellements majeurs ont été reconnus entre les zones à *Campylotoxus* et à *Nodosoplicatum* ; ils ont pu être reliés aux variations du niveau marin relatif.

Les phases d'apparitions et les crises fauniques sont respectivement contemporaines des cortèges de bas niveau marin relatif et des cortèges transgressifs de troisième ordre, tels que ceux-ci sont définis dans les séries mamo-calcaires de bassin. Ces événements affectent simultanément plusieurs familles d'ammonites. Les phases de différenciation s'effectuent à partir des mêmes mécanismes évolutifs (péramorphose ou paedomorphose) chez différentes familles (*Neocomitinae*, *Olcostephanidae* et *Oosterellidae*).

L'étude quantitative de la succession des peuplements a été réalisée sur toutes les coupes du bassin vocontien. La composition des spectres fauniques montre des différences significatives entre le banc et l'interbanc (6^{ème} ordre) et au sein des paracycles (5^{ème} ordre).

L'évolution et la composition quantitative des peuplements paraissent rythmées par les changements lithologiques.

Les très nombreuses récoltes, banc à banc, ont permis d'établir une zonation très détaillée, composée de 18 horizons, allant du sommet de la zone à Pertransiens au sommet de la zone à *Nodosoplicatum*.

La précision de cette échelle biostratigraphique a permis de corriger et de compléter les corrélations entre les coupes du bassin vocontien et celles de la plate-forme provençale.

Mots clés : Ammonites, Valanginien-Hauterivien inférieur, Bassin vocontien, Plate-forme provençale, Systématique, Evolution, Hétérochronies, Stratigraphie séquentielle, Corrélations.

ABSTRACT

A palaeontological review of the Valanginian to lower Hauterivian ammonite fauna from the Provence margin and the Vocontian Basin (South-East of France) has been carried out on the basis of a fairly abundant material (23600 individuals). The studied specimens, coming from new collections, have been recorded in 11 reference sections with a close stratigraphic control. This has allowed a detailed recording of the successive ammonite associations through this stratigraphic interval. The section of La Charce (Drôme) appears to be the most interesting due to the abundance and the good quality of the collected material.

18 new species are described. From them, 11 are left in open nomenclature. The identification of dimorphic pairs within the assemblages has allowed many of the former nominal species to be re-grouped, leading to a systematic simplification in some groups. Among the studied ammonite families, the *Neocomitinae* have been the subject of a more detailed study, which has permitted to place them within a precise evolutionary scheme.

The evolution of the ammonite fauna has been integrated in a sequence stratigraphy framework. Five major faunal renewals are recognized between the Campylotoxus and Nodosoplicatum Zone. They have been correlated to the marine relative sea-level changes. First appearance phases and faunal crisis are contemporary to the third order lowstand and transgressive systems tracts respectively, defined in the Vocontian Basin. Such events seem to equally affect different families of ammonites. Phases of first appearance follow similar evolutionary heterochronic processes (Peramorphosis or Paedomorphosis) within the different families (*Neocomitinae*, *Olcostephanidae*, *Oosterellidae*). A quantitative study of the successive ammonite associations has been carried out in every section across the Vocontian Basin. The relative proportions of the successive ammonite spectra show some significant differences, between the limestone beds and the marly interbeddings (6th order elementary sequences), and also within the paracycles (5th order sequences). Both the evolution and quantitative composition of the ammonite associations show a close correspondence with the rhythmic character of the lithological changes.

The abundant ammonite bed-by-bed collection has led to the establishment of a detailed biozonation. This includes 18 biohorizons extending from the top of Pertransiens to the top of Nodosoplicatum Zone. The high resolution reached by this biostratigraphic scale has allowed a precise correlation between the Vocontian Basin and the Provence Platform sections.

Key-words : Ammonites, Valanginian-lower Hauterivian, Vocontian Basin, Provence Platform, Systematics, Evolution, Heterochronies, Sequence stratigraphy, Correlations.

RESUMEN

La revisión del conjunto de la fauna de ammonites del Valanginiense-Hauteriviense inferior de la Cuenca Vocontiense y del borde provenzal (S-E Francia) ha sido realizado a partir de un material muy abundante (23600 ammonites), totalmente nuevo y muy bien situado estratigráficamente en 11 cortes de referencia, que permiten seguir con gran precisión la sucesión de las asociaciones de ammonites. El corte de la Charce (Drôme) ha sido el más interesante por la calidad y la abundancia del material recolectado.

Se describen 18 nuevas especies, de las cuales 11 se han dejado en nomenclatura abierta. La caracterización de numerosos pares dimórficos ha contribuido a simplificar la sistemática de varios grupos. Los *Neocomitinae* han sido objeto de un profundo estudio que ha permitido situarlos dentro de un cuadro evolutivo detallado.

La evolución de la fauna de ammonites se integra dentro de un cuadro secuencial. Se han reconocido cinco grandes renovaciones faunísticas entre las Zonas *Campylotoxus* y *Nodosoplicatum* que se han podido asociar a variaciones relativas del nivel del mar.

Las fases de aparición y las crisis faunísticas son contemporáneas respectivamente de los cortejos de bajo nivel relativo del mar y de los cortejos transgresivos de tercer orden, tal como han sido definidos en las series margo-calcáreas de cuenca. Estos acontecimientos afectan simultáneamente a varias familias de ammonites. Las fases de diferenciación se realizan a partir de los mismos mecanismos evolutivos (peramorfosis o pedomorfosis) en las diferentes familias (*Neocomitinae*, *Olcostephanidae* y *Oosterellidae*).

El estudio cuantitativo de las sucesivas asociaciones de ammonites ha sido realizado en todos los cortes de la Cuenca Vocontiense. La composición de los espectros faunísticos muestra diferencias significativas entre el banco y el interbanco (6º orden) y dentro de los paraciclos (5º orden). La evolución y la composición cuantitativa de las asociaciones parecen relacionadas con la ritmicidad de los cambios litológicos.

La abundancia del material recogido, banco a banco, ha permitido establecer una zonación muy detallada, compuesta por 18 horizontes, desde el techo de la Zona *Pertransiens* al techo de la Zona *Nodosoplicatum*. La precisión de esta escala bioestratigráfica ha permitido corregir y completar las correlaciones entre los cortes de la Cuenca Vocontiense y los de la Plataforma Provenzal.

Palabras clave: Ammonites, Valanginiense-Hauteriviense Inferior, Cuenca Vocontiense, Plataforma Provenzal, Sistemática, Evolución, Heterocronías, Estratigrafía secuencial, Correlaciones.

INTRODUCTION

1 - OBJET DE L'ÉTUDE

Le fait que les ammonites soient d'excellents fossiles stratigraphiques a souvent conduit à privilégier leur intérêt purement stratigraphique et à considérer que leur évolution était peu influencée par les conditions environnementales. Le but de cette étude est donc d'analyser si, au cours du temps, l'évolution des faunes d'ammonites et la composition quantitative des populations sont contrôlées par les changements des conditions environnementales dans un milieu donné. C'est ce que j'ai tenté d'établir à partir de la succession des peuplements d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien (Sud-Est de la France).

Ce sujet entre dans le cadre de l'action fédératrice qui est menée au sein de l'Unité de Recherche Associée au CNRS (URA 11), sur le thème «Diversifications biologiques et contraintes extrinsèques».

L'exemple du Valanginien-Hauterivien inférieur a été choisi pour trois raisons :

- confirmer les données acquises sur le Jurassique, dans un niveau stratigraphique différent, et établir ainsi des comparaisons ;
- les séries dilatées et continues de la fosse vocontienne, où tous les bancs sont fossilifères, permettent de suivre en détail l'évolution des faunes d'ammonites ;
- la richesse en ammonites de ces coupes permet de s'affranchir des aléas de récolte et de mener une étude quantitative.

Les données paléontologiques dont je disposais au tout début de mon travail ne me permettaient pas d'aborder ce sujet de façon satisfaisante. La succession complète des ammonites n'était pas connue sur l'ensemble de l'intervalle étudié. Les relations phylétiques de la plupart des groupes d'ammonites, en particulier des *Neocomitinae*, restaient insuffisantes.

La révision systématique des faunes d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur s'avérait nécessaire. Elle a donc été entreprise à partir d'un matériel entièrement nouveau, récolté banc à banc.

La succession des peuplements d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur a été replacée au sein des cortèges sédimentaires qui sont interprétés en terme de stratigraphie séquentielle, ce qui a permis de relier les renouvellements fauniques aux variations du niveau marin relatif. Les variations de la composition quantitative des peuplements d'ammonites sur l'ensemble de l'intervalle étudié et également entre le banc et l'interbanc ont été analysées.

Les corrélations plate-forme bassin entreprises dans un cadre de stratigraphie séquentielle nécessitent un outil biostratigraphique performant. Les tentatives concernant un transect plate-forme provençale-bassin vocontien ont mis en évidence les insuffisances de l'échelle biostratigra-

phique du Valanginien-Hauterivien inférieur utilisée jusqu'à présent. En effet, le degré de précision ne dépassait généralement pas le niveau de la zone. La mise au point d'une zonation plus détaillée, à l'échelle de l'horizon, s'avérait donc indispensable pour élaborer des corrélations fines entre le bassin et la plate-forme provençale. Les coupes du bassin vocontien, épaisses et continues, se sont avérées les mieux adaptées.

2 - CADRE DE L'ÉTUDE

La domaine étudié correspond au bassin du Sud-Est qui regroupe le bassin vocontien et les plates-formes périphériques (fig. 1). L'intervalle stratigraphique étudié intéresse les couches comprises entre le sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*) et l'Hauterivien inférieur (zone à *Nodosoplicatum*).

2-1 - LE BASSIN VOCONTIEN

a) Situation géographique et paléogéographique

La permanence des marmo-calcaires à céphalopodes durant tout le Crétacé inférieur dans le Diois et les Baronnies avait permis à Paquier (1900) d'introduire la notion de «Fosse vocontienne».

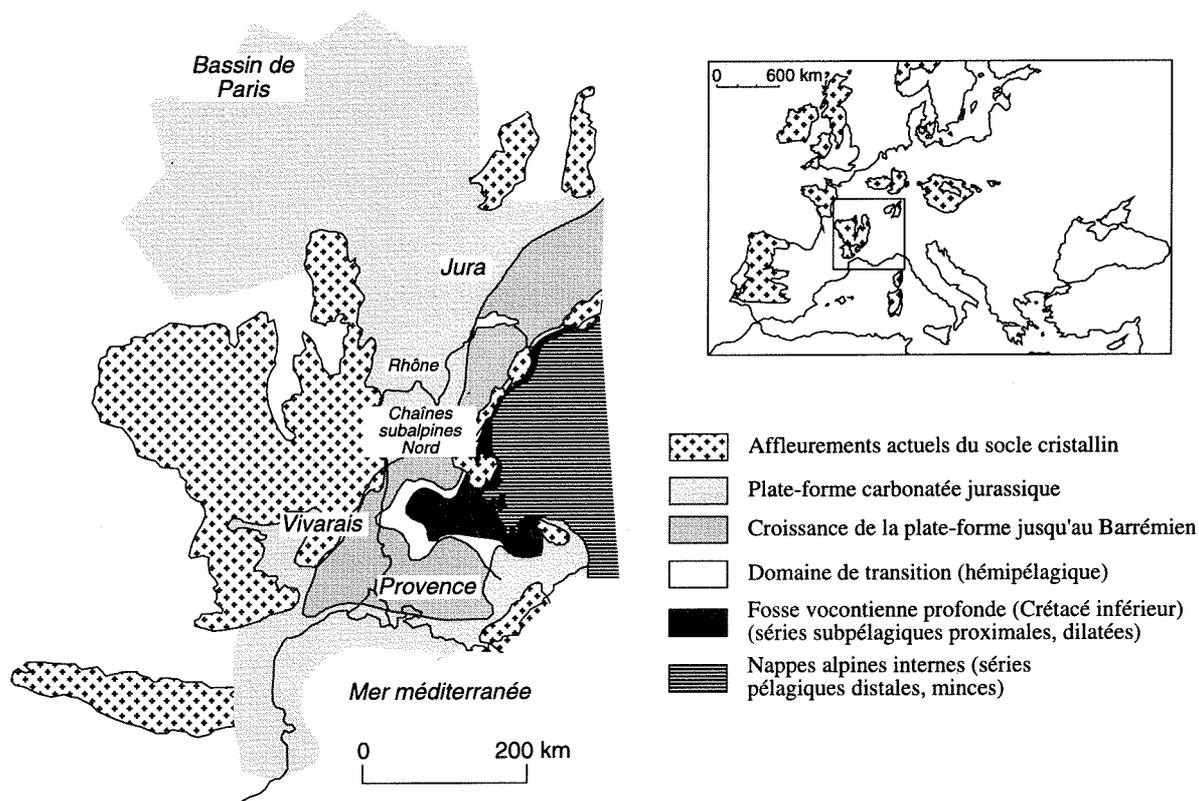


Fig. 1 - Localisation et paléogéographie simplifiée du bassin subalpin au Mésozoïque (d'après Ferry, 1991).

Le bassin vocontien est défini *sensu stricto* par Cotillon *et al.* (1980) comme «une aire de sédimentation pélagique profonde correspondant aux Chaînes subalpines méridionales (Diois, Baronnies, Arc de Digne et de Castellane». Il s'agit d'un bassin intracontinental, ouvert sur l'océan téthysien. Le diamètre du bassin vocontien est d'environ 150 km et sa profondeur est estimée entre 500 et 1500 m (Ferry, 1976). A l'intérieur de ce bassin, la sédimentation est principalement caractérisée par des flux verticaux de particules biocarbonatées et argileuses responsables de la formation de dépôts cycliques de calcaires et de marnes.

Une zone périvocontienne ceinturait complètement le bassin, sauf à l'Est (fig. 1). Elle correspondait à des aires de plates-formes carbonatées, à sédimentation néritique. Cette zone comprenait principalement le Jura, la Bresse, le Bas-Dauphiné, les Chaînes subalpines septentrionales, l'Ardèche, le Gard et la Provence (Cotillon, 1984). Ce domaine se raccordait au bassin par une zone intermédiaire caractérisée par des faciès hémipélagiques (fig. 1).

Si les limites du bassin *sensu stricto* n'ont pas vraiment varié durant le Crétacé inférieur, les frontières entre domaine hémipélagique et plates-formes n'ont pas cessé de fluctuer, avec selon l'intervalle de temps considéré, la prédominance d'un type de dépôt sur l'autre (Cotillon, 1984).

Le cycle Crétacé débute avec une transgression à la transition Berriasien-Valanginien (Cotillon, 1984). Il s'ensuit une augmentation des apports argileux dans le bassin, dont le mélange avec les dépôts carbonatés biogènes, permet l'élaboration des alternances. Dans le même temps, les faciès hémipélagiques progradent en direction du bassin jusqu'au talus continental. Le Valanginien supérieur est marqué par une tendance à l'approfondissement ; le bassin est alors largement ouvert sur la Téthys et communique aussi de façon temporaire avec les bassins boréaux par l'intermédiaire des plates-formes septentrionales (Jura, Franche-Comté, Alsace). Les dépôts sont alors des alternances à dominante marneuse.

L'Hauterivien dans son ensemble correspond à une période d'approfondissement généralisé (grande transgression hauterivienne qui débute en fait au Valanginien terminal (zone à *Callidiscus*). Dans les environnements hémipélagiques et pélagiques, les dépôts sont des alternances régulières où bancs calcaires et interbancs marneux sont également représentés. Une sédimentation très calcaire se met en place à l'Hauterivien terminal.

b) Lithologie

La série alternante du Crétacé inférieur du bassin vocontien correspond à un agencement cyclique binaire de dépôts micritiques, où bancs et interbancs passent graduellement les uns aux autres (Cotillon *et al.*, 1980). Cette séquence oscille entre une sédimentation très calcaire (Berriasien) et à dominante marneuse (Valanginien supérieur) pour redevenir très calcaire à l'Hauterivien et surtout au Barrémien. Les alternances sont particulièrement nettes pour l'intervalle Valanginien-Hauterivien. Les cycles observés sont composés de calcaires plus ou moins marneux, plus ou moins fortement indurés et de marnes de couleur gris sombre. La bioturbation affecte aussi bien les calcaires que les marnes (Gaillard, 1984).

Du Jurassique supérieur à l'Albien, la sédimentation argilo-calcaire du bassin est troublée de façon continue par des apports en masse en provenance des plates-formes proches ou par des glissements ayant pris naissance en zone profonde même (Ferry, 1984). Ainsi, quelques niveaux de plaquettes rousses silteuses interprétées comme des turbidites distales sont observées dans le Valanginien. Les glissements ou slumpings perturbent la série pélagique de façon plus ou moins importante durant tout l'intervalle Berriasien-Barrémien.

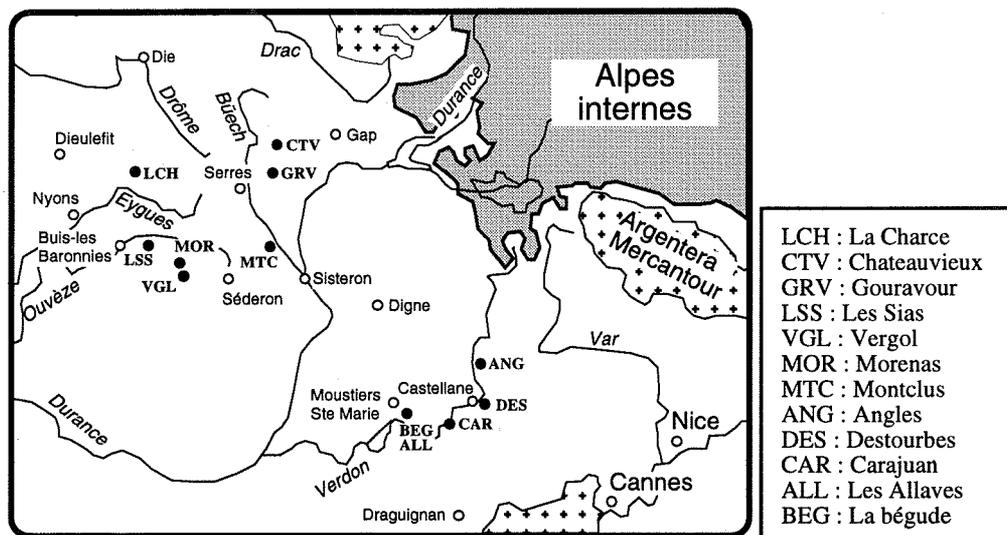
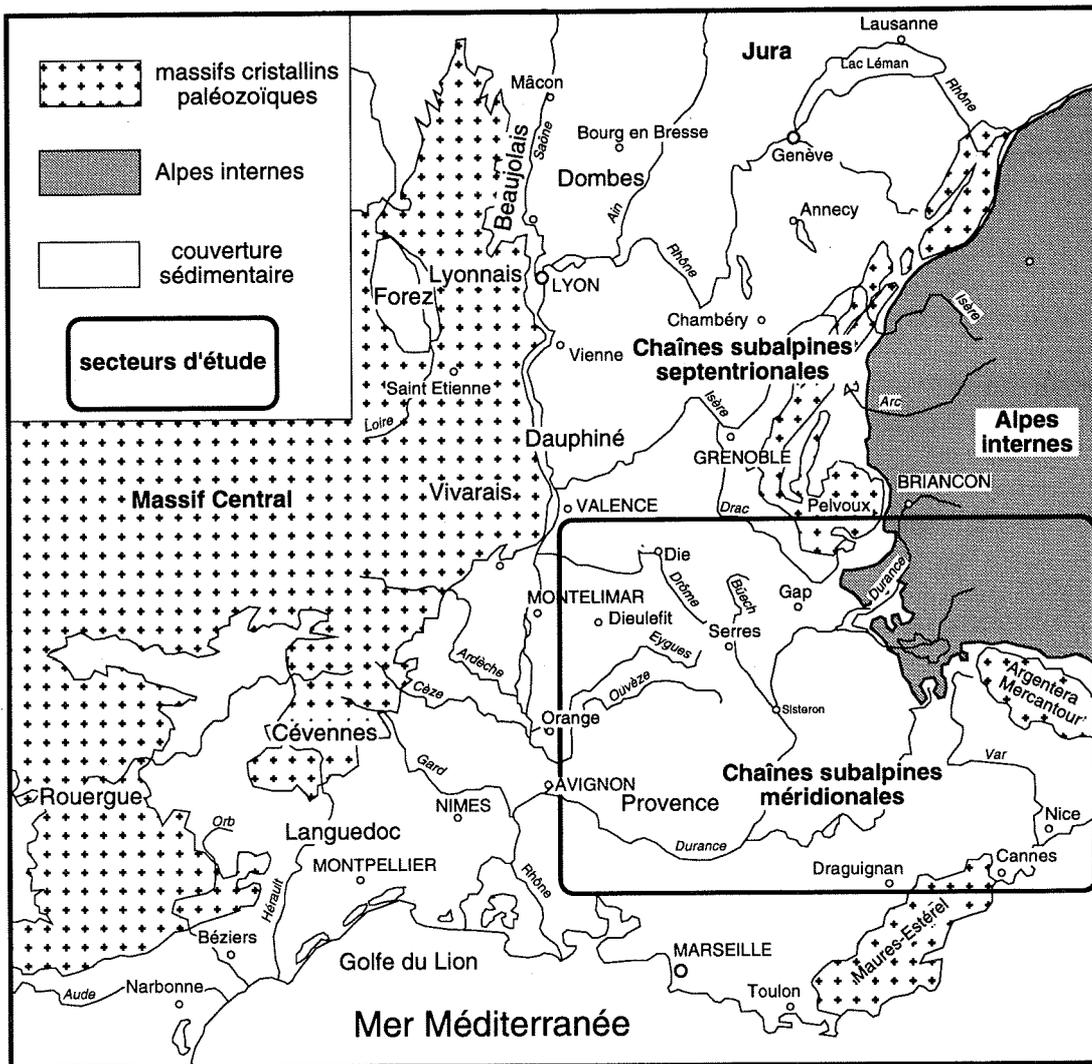


Fig. 2 - Localisation des coupes étudiées.

c) Les coupes

Le choix des coupes a été motivé par leur richesse en ammonites mais aussi par leur continuité lithologique. Chaque coupe a fait l'objet d'un lever détaillé, banc par banc. La récolte ne concerne que les bancs calcaires de l'alternance, qui sont pratiquement tous fossilifères. Les ammonites sont également présentes dans les interlits marneux mais elles sont toujours très écrasées, difficiles à récolter et à déterminer. Certains niveaux marneux sont très riches en faunes pyriteuses et la comparaison du contenu faunique avec les bancs calcaires a pu être réalisée. Dans ce cas il faut veiller à ce qu'il n'y ait pas de mélanges de faunes entre les différents niveaux marneux.

Les neuf coupes choisies sont localisées sur les figures 2 et 3.

Coupes	Communes	Départements	Coordonnées (x, y, z)	Cartes géologiques (1/50000)
La Charce	La Charce	Drôme	(847,075 ; 245,82 ; 620)	LUC-EN-DIOIS
			(848,375 ; 246,3 ; 630)	
Angles	Angles	Alpes de Haute-Provence	(936,775 ; 3190,5 ; 890)	ENTREVAUX
Chateaufvieux	Veynes	Hautes-Alpes	(877,22 ; 255,82 ; 1200)	GAP
Les Sias	La Roche sur le Buis	Drôme	(842,625 ; 221,62 ; 800)	VAISON-LA-ROMAINE
Gouravour	Le Saix	Hautes-Alpes	(877,25 ; 246,5 ; 880)	GAP
Montclus	Montclus	Hautes-Alpes	(866,7 ; 240,2 ; 790)	SERRES
Morenas	Aulan	Drôme	(846,4 ; 219,0 ; 790)	SEDERON
Vergol	Montbrun-les-bains	Drôme	(845,325 ; 216,15 ; 760)	SEDERON
Les Prades	Rochebrune	Drôme	(830,15 ; 227,95 ; 750)	NYONS

Fig. 3 - Coordonnées des coupes du bassin vocontien («x et y» en km et «z» en m).

Le détail des coupes sera donné dans le chapitre 2 : «Les coupes de référence du bassin vocontien».

La série alternante marno-calcaire, qui s'étend de la zone à *Campylotoxus* à la zone à *Radiatus*, est pour l'essentiel à dominante marneuse. Bien qu'elle paraisse à première vue assez homogène, on peut cependant individualiser dans cette série pélagique, plusieurs faisceaux où les bancs calcaires sont plus épais et plus serrés. Ces faisceaux «calcaires» constituent d'excellents niveaux repères, de large extension, comme l'ont montré Cotillon *et al.* (1980) pour le faisceau médian de la zone à *Verrucosum*, qui peut se corrélérer, banc à banc, dans tout le bassin vocontien. Ces ressauts ressortent bien dans le paysage.

A partir des coupes étudiées, des corrélations lithologiques fines, qui bénéficient du contrôle précis de la biostratigraphie, ont permis d'établir, pour l'intervalle étudié, une série type du domaine vocontien qui est composée de sept faisceaux calcaires, tous caractérisés par l'apparition et/ou l'abondance d'une espèce indice (fig. 4) :

- le faisceau à *Campylotoxus* (V3) (apparition et abondance des *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG)) ;
- la tétrade (T) (*sensu* Thieuloy, 1977) qui marque parfaitement la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur par l'apparition massive de *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) ;
- le faisceau à *Pronocostatum* (a) (apparition de *Karakaschiceras pronocostatum* (FELIX)) ;
- le faisceau médian (b) (*sensu* Cotillon *et al.*, 1980) qui est caractérisé par l'abondance de *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) ;

- le faisceau à Nicklesi (c), situé au passage des zones à Verrucosum et Trinodosum (apparition de *Olcostephanus nicklesi* WIEDMANN et DIENI) ;
- le faisceau double du sommet de la zone à Trinodosum (d-e) (apparition et abondance de *Criosarasinella furcillata* THIEULOY) ;
- le faisceau à Radiatus (H1), qui surmonte la série à dominante marneuse du Valanginien supérieur et indique le début de l'Hauterivien (apparition d'*Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) (Reboulet et Atrops, 1994 ; Atrops et Reboulet, 1995).

Aucun faisceau repère n'a pu être individualisé dans les séries du Valanginien inférieur (zones à Otopeta et à Pertransiens) et de l'Hauterivien inférieur (zones à Loryi et à Nodosoplicatum) où l'alternance est à dominante calcaire et très homogène.

Les corrélations banc à banc entre les différentes coupes étudiées permettent de connaître très exactement l'ampleur de certains slumps. Ces intervalles perturbés peuvent être complétés sur d'autres coupes. La série type du bassin vocontien ne tient donc pas compte des niveaux slumpés.

La comparaison des séries de bassin a également permis de mettre en évidence des variations d'épaisseur qui sont principalement dues à une plus forte augmentation de l'épaisseur des interbancs marneux.

2-2 - LA PLATE-FORME PROVENÇALE (Arc de Castellane)

a) Situation géographique et paléogéographie (fig. 1) :

L'Arc de Castellane est compris entre les vallées de l'Asse à l'Ouest et du Var et de la Tinée à l'Est. Cette région s'étend sur trois départements : Alpes-Maritimes, Alpes de Haute-Provence et Var. L'ensemble appartient aux Chaînes subalpines méridionales et occupe approximativement le centre de la feuille géologique de Castellane (1/50000) et la feuille de Moustiers-Sainte-Marie (1/50000).

L'Arc de Castellane peut être subdivisé en trois domaines sédimentaires : un domaine néritique au Sud, un domaine hémipélagique au centre et un domaine pélagique au Nord (Cotillon, 1984).

La plate-forme provençale correspond à une aire de sédimentation néritique très calcaire du Tithonien au Valanginien inférieur *pro parte*. A partir du sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*), cette série carbonatée passe à une succession plus marneuses. Elle est caractérisée par une alternance irrégulière de bancs calcaires et d'interbancs marneux. Ces niveaux stratigraphiques sont perturbés par des horizons bioclastiques devenant parfois lumachelliques.

L'histoire de la marge nord-est provençale peut se résumer succinctement en deux périodes : bassin subsident au Berriasien-Valanginien inférieur où la sédimentation est calme ; elle devient nettement plus perturbée à partir du Valanginien supérieur jusqu'au Bédoulien (Cotillon, 1971). Ces séries présentent effectivement des lacunes de sédimentation, des discontinuités, des surfaces durcies, des niveaux condensés et de remaniements qui rendent leur analyse plus difficile.

Autran (1993) a tenté de préciser une partie de l'histoire de cette marge durant le Valanginien supérieur-Hauterivien. Cet auteur a reconnu quatre séquences de dépôt, séparées par trois discontinuités à valeur régionale : la discontinuité du Valanginien moyen (DVM) (Masse et Lesbros, 1987 ; Autran, 1993) au sommet de la zone à *Campylotoxus* ; la discontinuité du Valanginien supérieur (DVS) (Autran, 1993) au sein de la zone à Trinodosum qui est la plus remarquable par son activité érosive et la discontinuité de la zone à Loryi (DZL) (Autran, 1993).

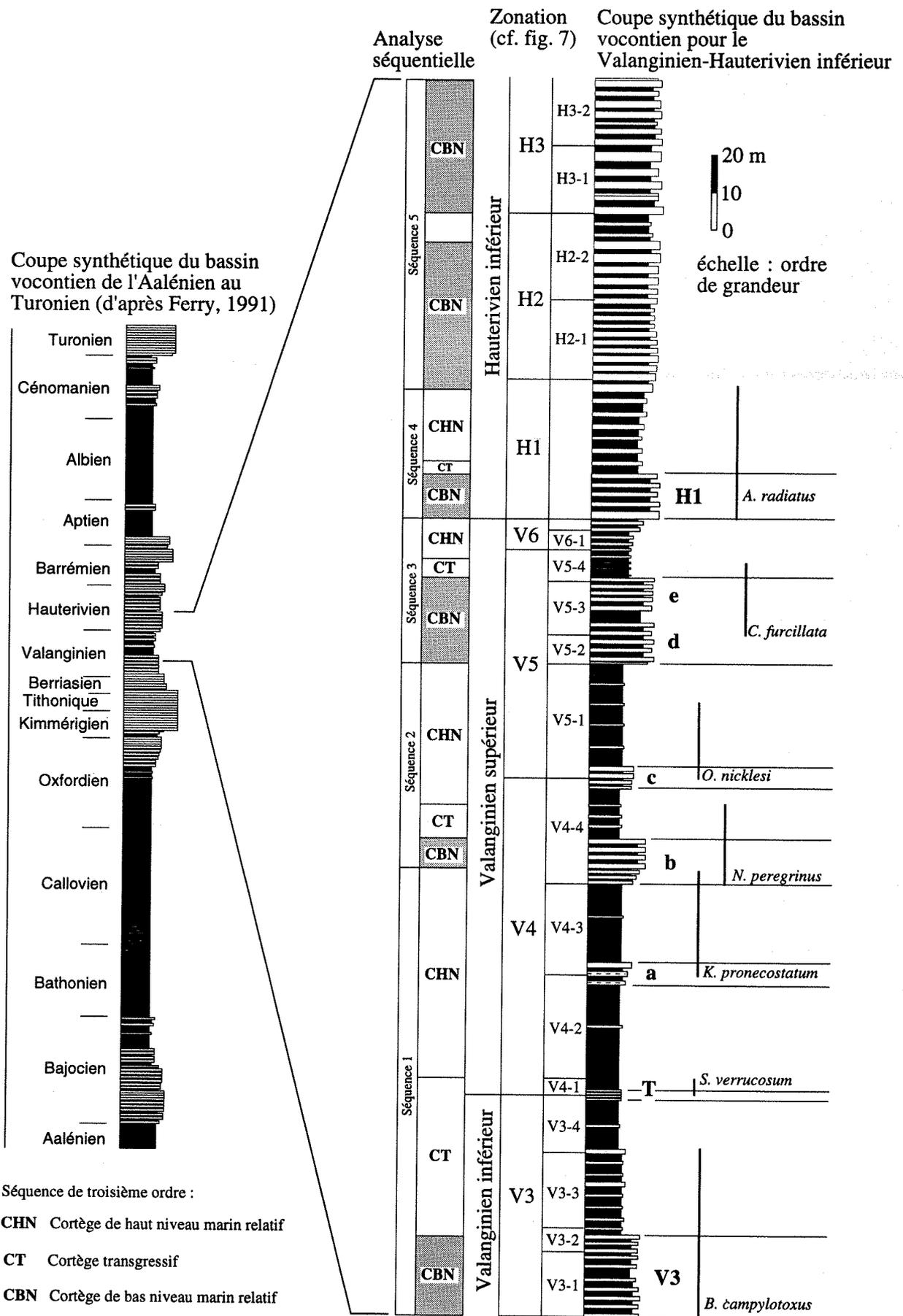


Fig. 4 - Série type du bassin vocontien pour l'intervalle Valanginien-Hauterivien inférieur.

b) Lithologie

Cotillon (1971) élabore une subdivision lithostratigraphique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane en formations numérotées de 1 à 25 (Berriasien à Aptien), qu'il intègre dans une séquence virtuelle de l'Eocrétacé (fig. 5). Seules les formations et les discontinuités qui intéressent l'intervalle étudié sont présentées ici :

- F 5** : 15 à 20 m de marno-calcaires grisâtres se débitant en petites plaquettes et bancs calcaréo-marneux intercalés. Cette formation est caractérisée par la présence des *Busnardoites campylotoxus*.
- F 6** : 2 à 10 m de marnes et marno-calcaires à *Toxaster*.
- F 7** : 3 à 16 m de bancs calcaréo-marneux assez serrés qui forment une corniche dans le paysage. Cette unité correspond aux bancs à *Karakaschiceras*.
- F 8** : 15 à 30 m de marnes et marno-calcaires à *Toxaster*, bivalves (*Exogyra*, *Pholadomya*) et nombreuses petites térébratules à la base.
- F 9** : Barre de calcaires bioclastiques jaune roux à silex et à débris de coquilles silicifiées, épaisse de 6 à 13 m. La base de cette unité est un faisceau de petits bancs calcaires. Après une récurrence argileuse, succèdent de gros bancs calcaires finement biodétritiques. La «Petite lumachelle» est limitée à son sommet par une surface durcie, rubéfiée et taraudée appelée «discontinuité du Valanginien moyen» (DVM). Cette unité est toujours coiffée d'un horizon à *Saynoceras verrucosum* (Thieuloy, 1973).
- F 10** : 4 à 20 m de marnes grises à nombreux *Toxaster*.
- F 11** : Deuxième barre de calcaires bioclastiques jaunes, souvent silicifiées, formant une corniche de quelques mètres dans le paysage (6 à 16 m). La «Grande lumachelle» se termine toujours par des sédiments lumachelliques à grosses coquilles de bivalves (*Exogyra*, *Arctostrea*, *Trigonia*) à serpules et à bryozaires. Elle est limitée à son sommet par la discontinuité du Valanginien supérieur (DVS).
- F 12** : 7 à 18 m de marnes bleutées et de petits bancs de calcaires argileux.
- F 13** : Barre de calcaires glauconieux à surfaces ondulées et à intercalations marno-glauconieuses (2 à 8 m d'épaisseur). L'ensemble de cette formation est caractérisée par l'abondance d'*Acanthodiscus radiatus* et *Breistrofferella castellanensis*. Il est souvent possible de reconnaître dans le tiers supérieur de cette unité une surface de discontinuité, à accumulation de belemnites, ammonites et galets phosphatés, qui correspond à la discontinuité de la zone à Loryi (DZL). Cette surface se caractérise paléontologiquement par un mélange de faunes des zones à *Radiatus* et Loryi.

c) Les coupes

Deux coupes ont été sélectionnées. Il s'agit des coupes de Carajuan et du Destourbes (Alpes de Haute-Provence) (fig. 2 et 6), qui appartiennent au domaine méridional de l'Arc de Castellane à sédimentation néritique. Elles seront détaillées dans le chapitre 5.

Les coupes des Allaves et de La Bégude (Alpes de Haute-Provence), qui seront utilisées lors des corrélations entre la plate-forme et le bassin vocontien (chapitre 5), appartiennent à ce même domaine.

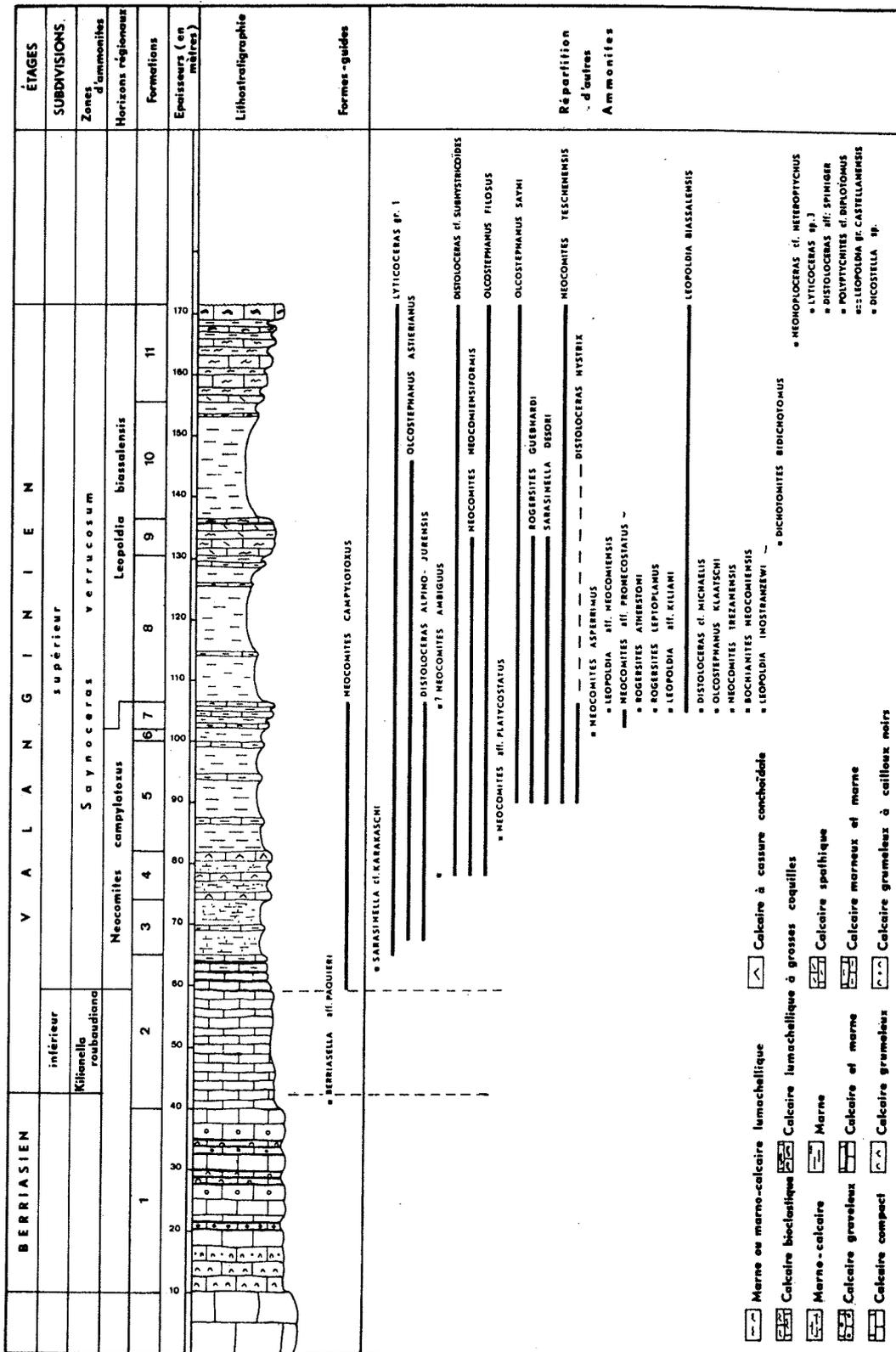


Fig. 5 - Zonation et biostratigraphie de la séquence virtuelle néritique de l'Arc de Castellane (d'après Coullon, 1971).

Coupes	Communes	Départements	Coordonnées (x, y, z)	Cartes géologiques (1/50000)
Carajuan	Rougon	Alpes de Haute-Provence	(929,4 ; 174,375 ; 640)	MOUSTIERS-Ste-MARIE
Destourbes	La Garde	Alpes de Haute-Provence	(938,2 ; 178,625 ; 890)	CASTELLANE
Les Allaves	Chateaneuf-les-	Alpes de Haute-Provence	(918,15 ; 176,3 ; 940)	MOUSTIERS-Ste-MARIE
La Bégude	-Moustiers	Alpes de Haute-Provence	(920,0 ; 175,13 ; 970)	MOUSTIERS-Ste-MARIE

Fig. 6 - Coordonnées des coupes de la plate-forme provençale («x et y» en km et «z» en m).

2-3 - LE CADRE STRATIGRAPHIQUE (fig. 7)

Les séries alternantes marno-calcaires, épaisses et continues du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien, sont particulièrement riches en ammonites. C'est dans cette région qu'on a défini toutes les zones d'ammonites de la zonation standard du domaine mésogéen et qu'a été choisi l'hypostratotype du Valanginien (Busnardo et Thieuloy, 1979).

La zonation utilisée est celle qui a été synthétisée par Busnardo et Thieuloy (1979) pour le Valanginien et par Hoedemaeker et Bulot (1990) pour l'Hauterivien inférieur.

Toutes les zones citées ici sont définies à leur base par l'apparition de l'espèce-indice ; elles se terminent à l'apparition de l'espèce-indice de la zone suivante.

a) Le Valanginien inférieur sommital

V3 : La zone à *Campylotoxus* :

Espèce-indice : *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG).

Auteurs : Cotillon (1971) comme horizon ; Thieuloy (1973) comme zone.

Historique : Lorsque Cotillon (1971) individualise l'horizon à «*Neocomites*» *campylotoxus*, il l'utilise comme indice de la partie basale du Valanginien supérieur (fig. 5). Cette espèce s'étend du sommet de la formation 2 jusqu'à la formation 7 (bancs à *Karakaschiceras*). Elle chevauche, dans sa partie sommitale, la base de l'horizon à «*Leopoldia*» *biassalensis*, proposé également par Cotillon (1971).

En 1973, Thieuloy met en évidence un niveau à *Saynoceras verrucosum* au toit de la «Petite lumachelle». Cette découverte lui permet de situer avec exactitude la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur et d'inclure dans le Valanginien inférieur l'horizon à «*Neocomites*» *campylotoxus* et la moitié basale de l'horizon à «*Leopoldia*» *biassalense* (sensu Cotillon, 1971).

Ultérieurement, Thieuloy (1973) adopte *B. campylotoxus* pour caractériser l'ultime zone du Valanginien inférieur. En effet, cette espèce facilite les corrélations entre les milieux pélagiques (domaine provençal) et les milieux pélagiques (domaine vocontien).

Association faunique : Elle est caractérisée par le développement du genre *Busnardoites* dans sa partie inférieure et des genres *Karakaschiceras* THIEULOY, *Neohoploceras* SPATH, *Valanginites* KILIAN et *Saynoceras* MUNIER-CHALMAS dans sa partie supérieure. Le genre *Baronnites* BULOT, COMPANYY et THIEULOY est localisé à proximité de la limite des zones à Pertransiens et à *Campylotoxus*. Le genre *Kilianella* UHLIG disparaît dans la partie supérieure de la zone à *Campylotoxus*.

Neolissoceras salinarium (UHLIG), qui est un élément important de cette zone dans le Sud-Est de la France, est utilisé dans le Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987) comme indice de zone du Valanginien inférieur sommital en l'absence de *B. campylotoxus*.

ETAGES	ZONES		HORIZONS	
HAUTERIVIEN INFÉRIEUR	Nodosoplicatum	H3	Bargemensis	H3-2
			Nodosoplicatum	H3-1
	Loryi	H2	Jeannoti	H2-2
			Loryi	H2-1
	Radiatus	H1		
	VALANGINIEN SUPÉRIEUR	Callidiscus	V6	Callidiscus
Trinodosum		V5	Subheterocostata	V5-4
			Furcillata	V5-3
			Companyi	V5-2
			Nicklesi	V5-1
Verrucosum		V4	Peregrinus	V4-4
			Pronecostatum	V4-3
			Neocomiensis	V4-2
			Verrucosum	V4-1
VALANGINIEN INF. <i>p.p.</i>	Campylotoxus	V3	Platycostatus	V3-4
			Biassalensis	V3-3
			Fuhri	V3-2
			Quadristrangulatum	V3-1
	Pertran. <i>p.p.</i>	V2	Hirsutus	

Fig. 7 - Zonation du Valanginien-Hauterivien inférieur.

b) Le Valanginien supérieur

V4 : La zone à Verrucosum :

Espèce-indice : *Saynoceras verrucosum* (d'ORBIGNY)

Auteur : Lory (1898)

Historique : Depuis sa création, cette zone a fait l'objet de nombreuses émendations. Pendant très longtemps, cette unité chronostratigraphique a représenté la totalité du Valanginien supérieur. Moullade et Thieuloy (1967) subdivisent le Valanginien supérieur en deux zones (Verrucosum et Trinodosum) et restreignent ainsi verticalement l'acceptation de la zone à Verrucosum en l'amputant de sa partie supérieure, fort différente fauniquement et lithologiquement. Ainsi définie, la zone à Verrucosum déborde encore largement l'acrozone de son indice, qui est limité à l'extrême base de cette unité zonale.

Association faunique : elle est caractérisée par la « radiation adaptative » des genres *Neocomites* UHLIG, *Karakaschiceras* THIEULOY et *Neohoploceras* SPATH, tous issus de la partie supérieure de la zone à *Campylotoxus*. Les genres *Oosterella* KILIAN et *Rodigheroites* COMPANYY s'individualisent au sommet de la zone à Verrucosum.

V 5 : La zone à Trinodosum :

Espèce-indice : *Himantoceras trinodosum* THIEULOY.

Auteurs : Moullade et Thieuloy (1967).

Historique : La zone est définie par ses auteurs comme la zone d'extension de l'espèce *H. trinodosum*. Le choix de cet indice s'imposait par la facile caractérisation de l'espèce. Ultérieurement, sa base est définie par l'apparition d'*H. trinodosum* (Busnardo et Thieuloy, 1979). Depuis, sa conception est restée relativement stable et seule son extension verticale a été légèrement modifiée par de nouvelles récoltes (Reboulet, 1991 ; Reboulet *et al.*, 1992 ; Atrops et Reboulet, 1993).

La proposition (Reboulet, 1991 ; Reboulet *et al.*, 1992) d'étendre cette zone à l'extension verticale du genre *Himantoceras* doit être abandonnée car de nouvelles espèces appartenant indubitablement à ce genre ont été découvertes au dessus des couches à *Teschenites callidiscus* THIEULOY.

Association faunique : La base de la zone à Trinodosum est caractérisée par la disparition de nombreux taxons, du groupe des Neocomitines en particulier (nombreux *Neocomites*, *Rodigheroites*). Cette faible diversité rend d'autant plus difficile la subdivision en sous-zone de cette unité biostratigraphique.

La partie supérieure de la zone est le témoin d'un important renouvellement de la faune d'ammonites avec l'apparition des *Teschenites* THIEULOY, des *Criosarasinella* THIEULOY et de *Crioceratites* LEVEILLE « primitifs ».

C'est dans la zone à Trinodosum que vont se développer les *Oosterella*.

V 6 : La zone à Callidiscus :

Espèce-indice : *Teschenites callidiscus* THIEULOY.

Auteur : Thieuloy (1973).

Historique : Le nom de zone à Callidiscus apparaît pour la première fois dans le tableau des zones du Valaginen-Hauterivien (Thieuloy, 1973, tab. 2) mais aucune définition n'est donnée. Thieuloy (1977) précise ensuite les limites de cette zone qui déborde largement vers le haut et le bas l'extension de son espèce-indice. La zone débute avec l'association faunique composée de *Criosarasinella furcillata* THIEULOY et *Teschenites neocomiensiformis* (UHLIG) et se termine avec l'apparition des premiers *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE). Cette conception rendait difficile l'utilisation et le découpage en horizons. Busnardo et Thieuloy (1979) reviennent donc sur

cette acception et fond débiter la zone à *Callidiscus* à l'apparition de l'espèce-indice. La zone est donc amputée de toute sa partie inférieure.

T. callidiscus est très peu abondante et rarement citée dans les séries néritiques de la plate-forme provençale (Autran, 1993), ce qui rend les corrélations difficiles avec les séries pélagiques du bassin vocontien où cette espèce est largement représentée.

Association faunique : Les couches à *Callidiscus* surmontent directement celle à *Criosarasinella*. Ces niveaux stratigraphiques sont alors essentiellement composés par de nombreux *Teschenites*, par quelques représentants du genre *Eleniceras* BRESKOVSKI et les dernières *Sarasinella* UHLIG.

c) L'Hauterivien inférieur

H 1 : La zone à *Radiatus* :

Espèce-indice : *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE).

Auteur : Paquier (1900).

Historique : Paquier (1900) définit une sous-zone à *Hoplites castellanensis* (D'ORBIGNY) associé à *Hoplites radiatus* (BRUGUIERE). Il accorde très justement une préférence à *H. castellanensis*, plus fréquente en faciès vocontien. A la suite de Kilian (1910), on a pris l'habitude de ne citer qu'*Acanthodiscus radiatus* comme espèce-indice. Il faut cependant noter que Company (1987) utilise une zone à *Castellanensis*.

La conception de cette unité biostratigraphique a été réactualisée par Thieuloy (1977). Il est utile de rappeler que son espèce-index est surtout abondante dans les affleurements de bordure de plate-forme.

Association faunique : Dans le bassin vocontien, en l'absence d'*Acanthodiscus radiatus*, Les *Breistrofferella* sont un excellent indice de cette unité biostratigraphique. La base de l'Hauterivien est également marquée par l'apparition des premiers *Spitidiscus* KILIAN.

H 2 : La zone à *Loryi* :

Espèce-indice : *Crioceratites loryi* (SARKAR).

Auteurs : Moullade et Thieuloy (1967).

Historique : La zone à *Loryi* a été introduite par Moullade et Thieuloy (1967) et son contenu faunique défini par Thieuloy (1972). La zone à *Loryi sensu* Busnardo (1984) diffère singulièrement de la conception originelle de Moullade et Thieuloy. Elle est étendue à l'ensemble des couches comprises entre l'apparition de *Crioceratites loryi* à la base et la première apparition des *Lyticoceras* HYATT (*L. nodosoplicatum* (KILIAN et REBOUL) et *L. cryptoceras* (D'ORBIGNY)) au sommet.

Association faunique : Cette conception à l'avantage de correspondre à un assemblage faunique où les Neocomitines sont pratiquement absents à l'exception des *Saynella* KILIAN. Ces niveaux sont caractérisés principalement par les *Spitidiscus* et par la très grande abondance des *Crioceratites*. La partie supérieure est caractérisée par l'apparition des (*Olcostephanus*) *Jeannoticeras* THIEULOY.

H 3 : La zone à *Nodosoplicatum* :

Espèce-indice : *Lyticoceras nodosoplicatum* (KILIAN et REBOUL).

Auteurs : Moullade et Thieuloy (1967).

Historique : La zone à *Nodosoplicatum* a été introduite par Moullade et Thieuloy (1967).

Association faunique : La base de cette zone se distingue par l'abondance des *Lyticoceras* associés aux premiers *Abrytusites* NIKOLOV et BRESKOVSKI, et par la disparition des *Olcostephanus* NEUMAYR. Dans la partie supérieure de cette zone, s'individualise *L. bargemensis* (KILIAN), peu représenté toutefois.

Nouvelles données biostratigraphiques : De récentes récoltes d'ammonites ont permis d'affiner la zonation du Valanginien inférieur (Atrops et Reboulet, 1995), du Valanginien supérieur (Reboulet *et al.*, 1992 ; Atrops et Reboulet, 1993 ; Bulot *et al.*, 1993) et de l'Hauterivien inférieur (Bulot *et al.*, 1993). De nombreux horizons nouveaux ont été individualisés et définis.

Ce schéma d'ensemble sera précisé dans le chapitre 4, qui est consacré à la biozonation de l'intervalle étudié.

2-4 - LE CADRE SÉQUENTIEL

L'enregistrement sédimentaire est constitué par la superposition de séquences de dépôt, présentant des fréquences variables, qui s'emboîtent les unes dans les autres. Ainsi, plusieurs ordres de cyclicité sont reconnus, du 1° au 6° ordre, de durée variable selon les auteurs (Vail *et al.*, 1977 ; 1987 ; Vail *et al.*, 1991 ; Mitchum et Van Wagoner, 1991). Ils permettent de hiérarchiser les successions de faciès sédimentaires en superséquences (1° ordre), mégaséquences (2° ordre), séquences (3° ordre, 1 à 3 millions d'années -Ma), groupements de paraséquences (4° ordre, 400 000 ans), paraséquences (5° ordre, 100 000 ans) et cycles élémentaires (6° ordre, 20 000 ans). La série vocontienne présente l'intérêt d'être fortement dilatée et ainsi de permettre un bon repérage des cycles emboîtés qui la composent (fig. 8) (Ferry, 1991).

Le mécanisme de contrôle des cycles eustatiques de 1° et 2° ordre serait d'origine interne, c'est-à-dire d'ordre tectonique (Sheridan, 1987) (fig. 9 et 10). Les variations du taux d'expansion des dorsales océaniques entraîneraient des variations du volume des bassins océaniques et donc un déplacement de la ligne de rivage (eustatisme). Le gonflement des dorsales océaniques provoquerait une hausse du niveau marin relatif. À l'inverse, une quiescence dans l'activité interne, qui diminuerait le volume des dorsales, engendrerait une régression.

Les cycles à hautes et très hautes fréquences (4° à 6° ordre) sont imputés à des variations climatiques (Cotillon *et al.*, 1980 ; Goldhammer *et al.*, 1987 ; Ferry, 1991 ; etc.). Elles sont attribuées aux cycles astronomiques de Milankovitch dont les périodes coïncident fréquemment avec la durée des séquences à hautes fréquences (Giraud, 1995). Les variations de l'orbite de la terre par rapport au plan de l'écliptique (précession et obliquité) et la trajectoire de la terre par rapport au soleil (excentricité) induiraient des variations de l'insolation du globe terrestre, ayant pour conséquence une alternance au cours d'un cycle de périodes chaudes et de périodes froides (fig. 11).

Toutefois, si les mécanismes régissant les cycles à haute et basse fréquence ne prêtent pas trop à discussion, il n'en va pas de même pour les cycles à moyenne fréquence (3° ordre). Ce sujet fait l'objet actuellement de nombreux travaux et l'étude du renouvellement de la faune d'ammonites, en fonction de ces variations cycliques, se propose d'apporter des éléments de discussions à ce problème.

Les séquences de troisième ordre sont définies par des limites (Vail *et al.*, 1977 ; 1987). La limite de séquence de dépôt (LS) est une surface de discordance sur la plate-forme qui passe latéralement à une surface de concordance dans le bassin. Les séquences de dépôt comprises entre les limites de séquences sont constituées par trois cortèges sédimentaires qui sont : le cortège de bas niveau marin relatif (CBN), le cortège transgressif (CT) et le cortège de haut niveau marin relatif (CHN) (Vail *et al.*, 1987) (fig. 12).

Les cyclicités observées dans le bassin (Cotillon *et al.*, 1980) peuvent être comparées à des équivalents profonds des séquences klüpféliennes de plate-forme. Ils sont caractérisés par une

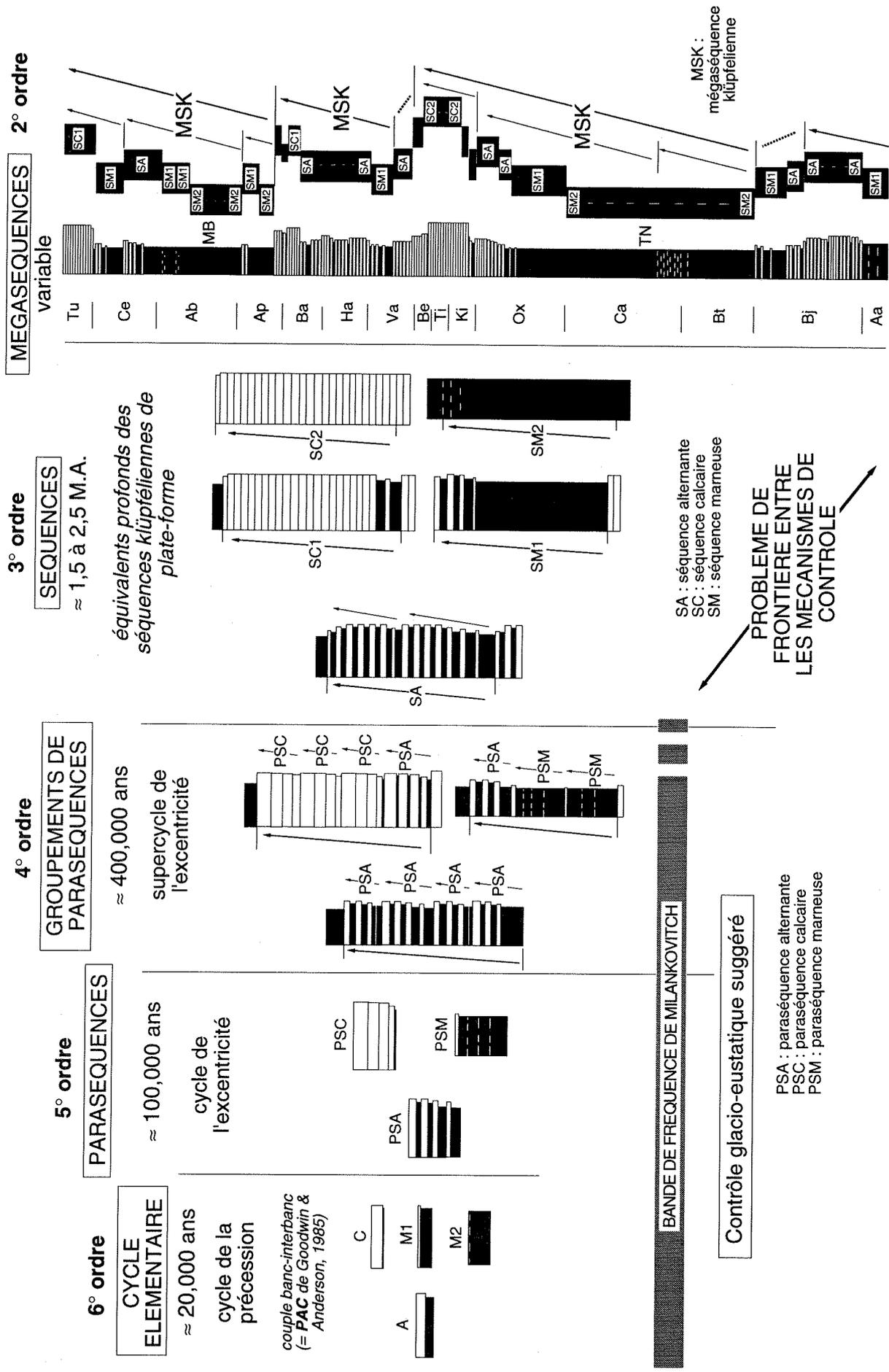


Fig. 8 - Cyclicités emboîtées dans l'alternance calcaire-marne vocontienne (d'après Ferry, 1991).

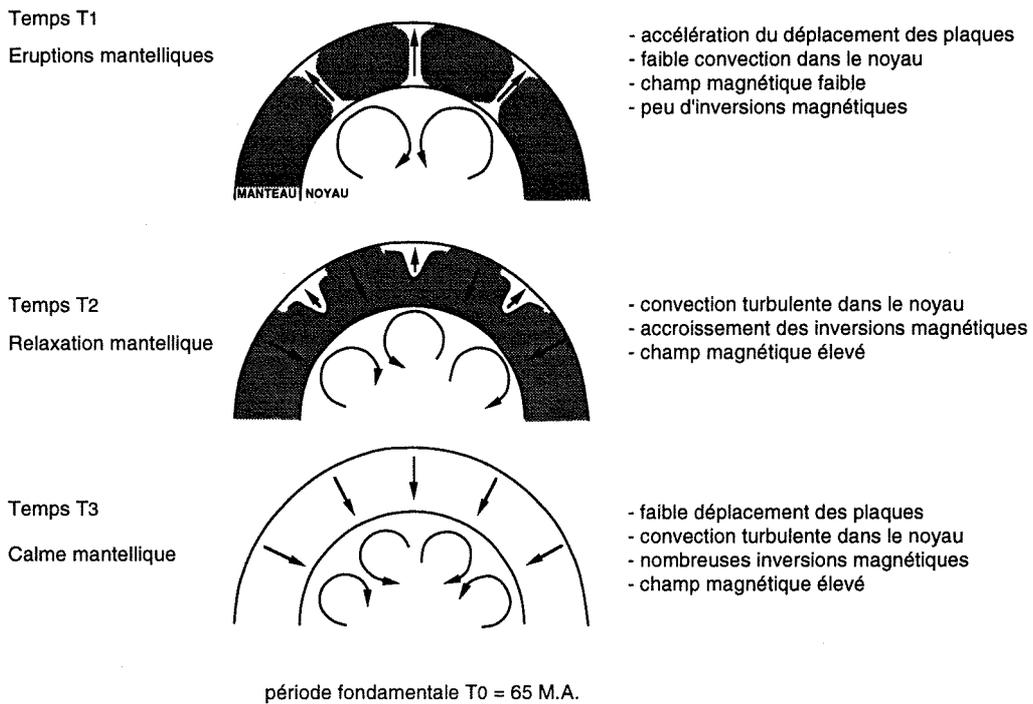


Fig. 9 - Origine des cycles de 1^o ordre par tectonique en pulsation (d'après Sheridan, 1987).

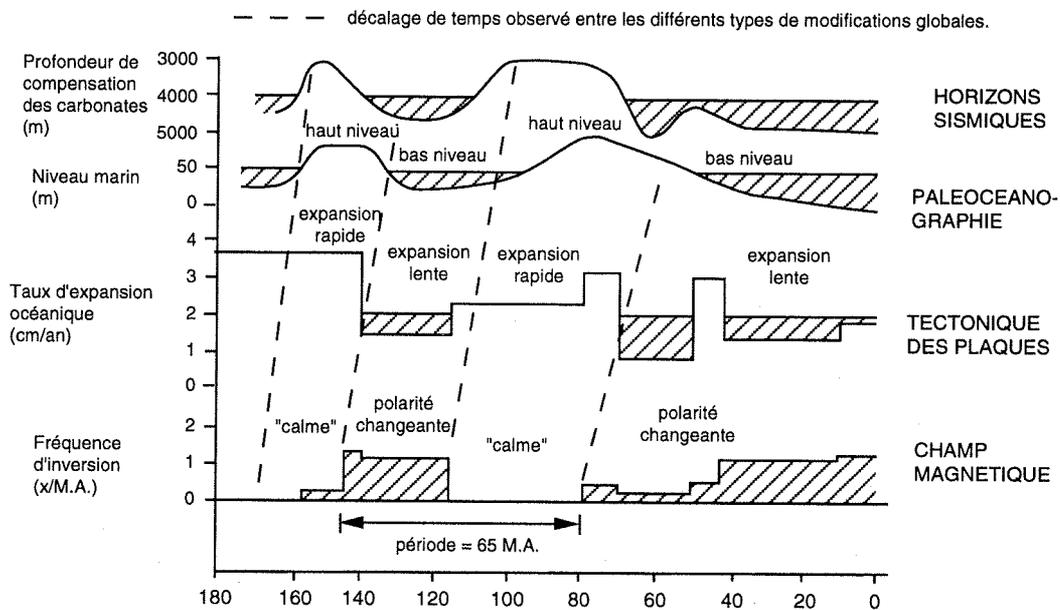
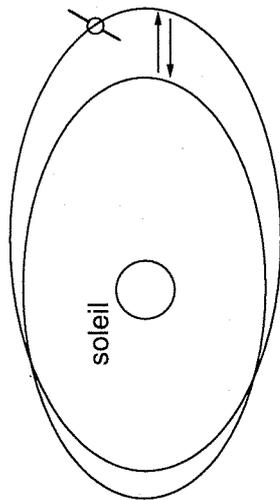
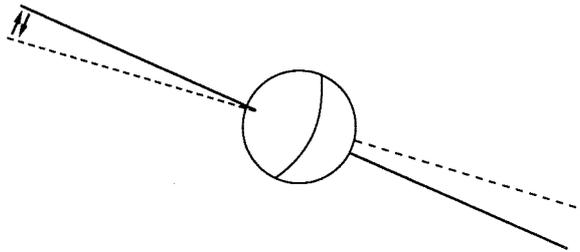


Fig. 10 - Relations entre la fréquence des inversions du champ magnétique, le taux d'expansion océanique, le niveau marin et la profondeur de compensation des carbonates pour l'Atlantique depuis 180 Ma (d'après Sheridan, 1987).



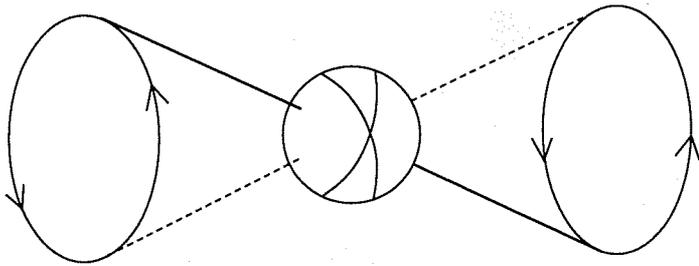
excentricité de l'orbite

(superpériode à $\approx 400\ 000$ ans)
 L'orbite de la terre n'est pas circulaire, mais approximativement elliptique, le soleil occupant un des foyers de l'ellipse. L'excentricité de l'ellipse (qui mesure son aplatissement) est faible (0,017), mais suffit pour changer la quantité de chaleur reçue à la surface de la terre, entre le périhélie, position où la terre est le plus près du soleil, et l'aphélie où elle est à son éloignement maximal.



obliquité

(inclinaison de l'axe de rotation / plan de l'écliptique) (période = 41 000 ans).
 Cette inclinaison qui vaut actuellement $23^\circ 27'$, varie au cours du temps entre 22° et 25° et serait responsable des changements climatiques en haute latitude.



rotation de l'axe de rotation engendrant la **précession** des équinoxes (période = 19 000 - 23 000 ans). Elle conditionnerait les changements climatiques aux basses latitudes.

Fig. 11 - Les paramètres orbitaux de la terre (modifié d'après Fischer & Botjjer, 1991).

«dérive» de la sédimentation vers les calcaires, de la base vers le sommet de chaque unité. Trois types ont été reconnus par Ferry (1991) : les séquences (*sensu lato*) à dominante calcaire (SC), les séquences à dominante marneuses (SM) et les séquences alternantes (SA) (fig.8). Ces séquences klüpféliennes se retrouvent depuis le 5^o ordre jusqu'au 2^o ordre, c'est-à-dire des paraséquences (PSC, PSM, PSA) aux mégaséquences klüpfélienne, en passant par les séquences (*sensu stricto*) de 3^o ordre (SC, SM, SA).

Des études récentes (Cochet *et al.*, 1994 ; Malartre *et al.*, 1992 ; Malartre, 1994 ; Quesne *et al.*, 1994) ont montré que la dérive maximale de l'alternance calcaire-marne de bassin vers un pôle plus marneux coïncide avec une période d'inondation et de sédimentation plus marneuse sur la plate-forme (cortège transgressif, CT). La sédimentation profonde étant apparemment continue, toute dérive vers les calcaires doit traduire soit une phase de stabilité (cortège de haut niveau marin relatif), soit une baisse du niveau marin (cortège de bas niveau marin relatif).

Paradoxalement, ces travaux (Cochet *et al.*, 1994 ; Malartre *et al.*, 1992 ; Malartre, 1994 ; Quesne *et al.*, 1994) montrent que ce qui devrait être logiquement interprété comme une surface de transgression (ST) dans le bassin se corrèle avec une limite de séquence (LS) en plate-forme. Pour expliquer cette contradiction, Ferry (1991) propose une alternative au modèle d'Exxon (Vail *et al.*, 1977 ; 1987) : «La modulation tectono-climatique des cycles orbitaux» (fig. 13).

L'hypothèse d'une amplification momentanée de l'oscillation à haute fréquence du niveau marin au moment de l'ennoyage des plates-formes permet de concevoir l'existence paradoxale de forts abaissements du niveau marin (avec émergences répétées) coïncidant avec le dépôt du «cortège transgressif» si l'on repère les cycles de 3^o ordre dans les faciès alternants profonds. Les transgressions à moyenne fréquence (cycles de 1 à 3 Ma) seraient le résultat de bouleversements tectoniques globaux, qui associés à une plus grande activité volcanique, agiraient indirectement sur le climat (dégradation climatique) pour amplifier le signal de Milankovitch et donc l'amplitude des oscillations glacio-eustatiques à haute fréquence.

Une implication directe de cette théorie est la signification de la séquence klüpfélienne de plate-forme en termes de cortèges de haut ou de bas niveau marin. La discontinuité de Klüpfel, qui couronne les séquences regressives de plate-forme, ne doit pas être interprétée comme une limite de séquence au sens du modèle d'Exxon, mais plutôt comme des surfaces de transgression. Les dépôts «calcaires» de plate-forme ne constitueraient donc pas des prismes progradants de haut niveau marin mais plutôt des cortèges de bas niveau marin relatif, de type prisme de bordure de plate-forme (Ferry, 1991).

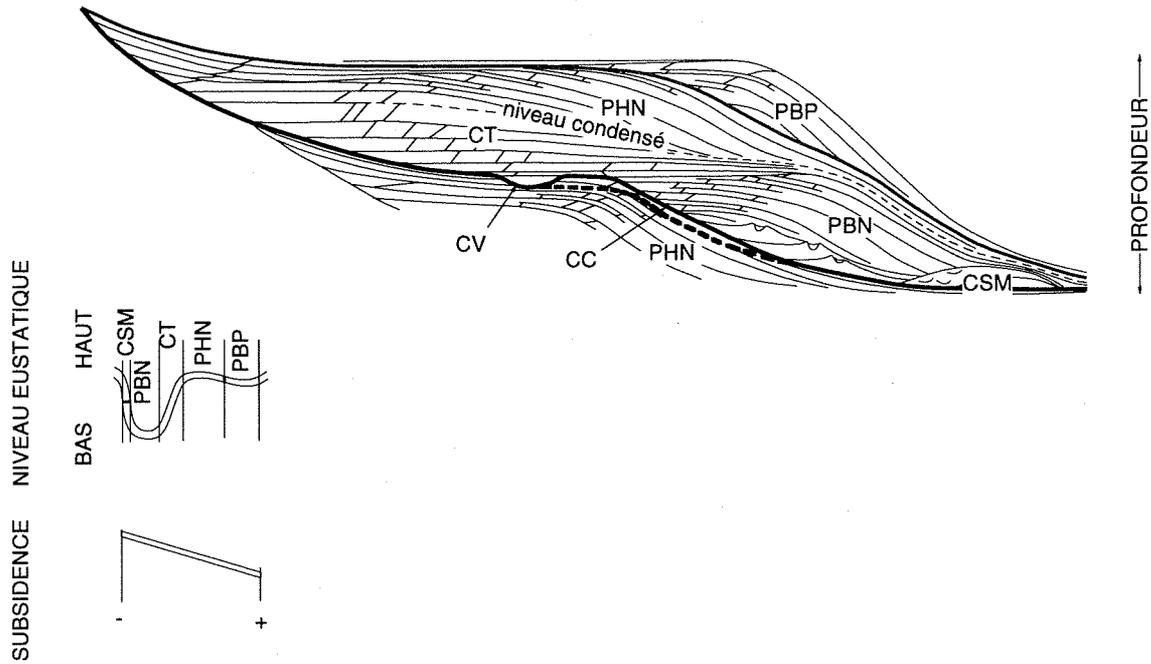
La série type du bassin vocontien peut être divisée de la zone à *Campylotoxus* à la zone à *Nodosoplicatum* en 4 séquences de troisième ordre (S1 à S4) ; elle se termine par le début d'une cinquième séquence (S5) (fig. 4).

S1 est le cycle le plus dilaté car l'épisode de bas niveau marin relatif commence avec le paquet à dominante calcaire de la base de la zone à *Campylotoxus* (V3) (horizon à *Quadristrangulatum*), le cortège transgressif s'étend jusqu'à l'horizon à *Verrucosum* et le cortège de haut niveau se termine à la base de l'horizon à *Peregrinus*.

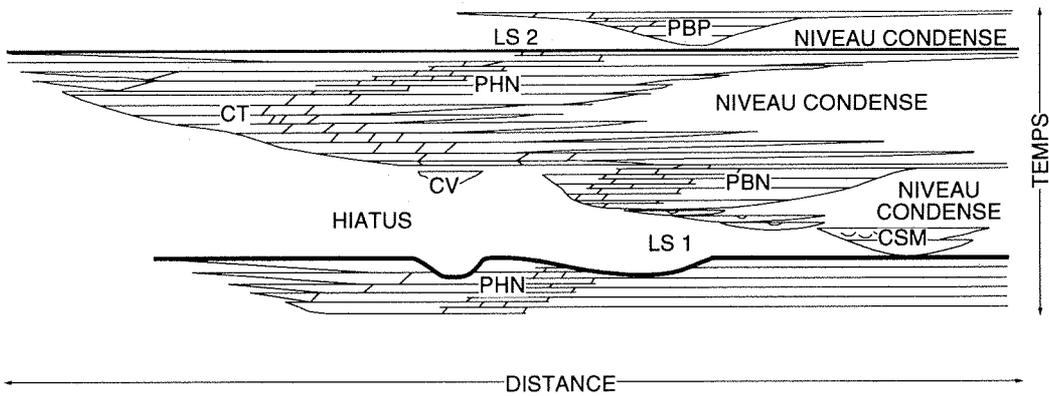
Les cycles S2, S3 et S4 débutent respectivement avec les faisceaux repères «b», «d-e» et «H1». Comparé au cycle S1, ces trois cycles se distinguent par leur moindre épaisseur, mais surtout par des cortèges transgressifs beaucoup moins développés (quelques couples banc-interbanc seulement).

La cinquième séquence n'est représentée que par un prisme de bas niveau marin composite qui, à l'exception de la zone à *Radiatus*, occupe tout l'Hauterivien inférieur. Le cortège transgressif de cette séquence serait représenté par les niveaux marneux de la zone à *Sayni* qui débute l'Hauterivien supérieur.

COUPE PROFONDEUR



COUPE TEMPS

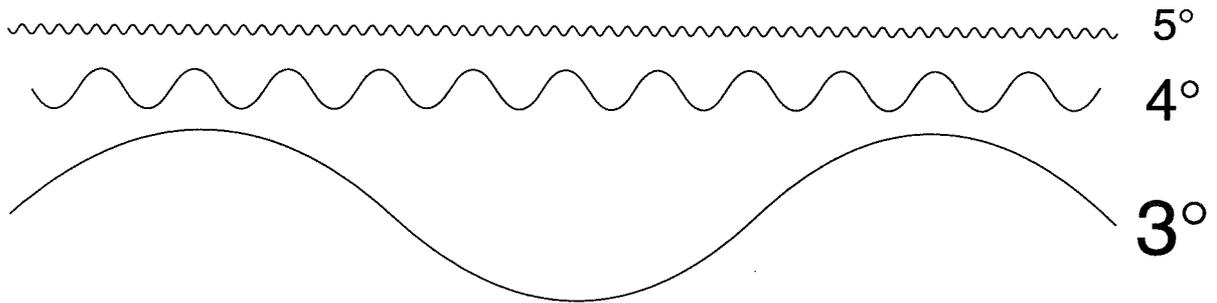


- PBP : prisme de bordure de plate-forme
- PHN : prisme de haut niveau
- CT : cortège transgressif
- PBN : prisme de bas niveau
- CSM : cône sous-marin
- CV : creusement de vallée
- CC : creusement de canyon
- LS 1 : limite de séquence de type 1
- LS 2 : limite de séquence de type 2

Fig. 12 - Stratigraphie séquentielle : séquence théorique de dépôt
(d'après Vail *et al.*, 1987 ; Vail *et al.*, 1991).

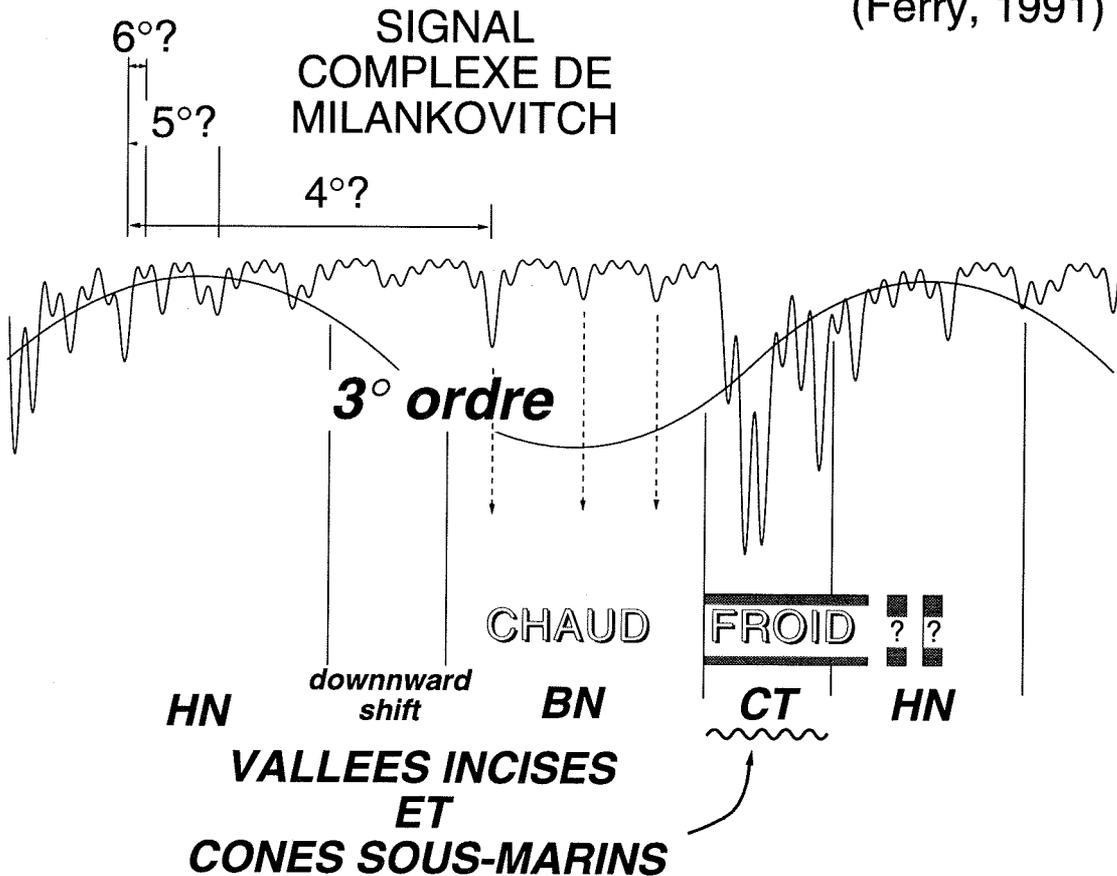
MODELE HIERARCHIQUE

(Van Wagoner *et al.*, 1990)



ALTERNATIVE

(Ferry, 1991)



**dus à l'amplification des oscillations haute fréquence
du niveau marin**

Fig. 13 - Courbes eustatiques composites : modèle hiérarchique et alternative.

Chapitre 1

ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

1 - GÉNÉRALITÉS

1-1 - INTRODUCTION

Les premières descriptions de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur de la province méditerranéenne ont été faites au milieu du 19^{ème} siècle en France (D'Orbigny, 1840-42) et en Suisse (Pictet et Campiche, 1858-60 ; Ooster, 1860). Les descriptions contenues dans ces importantes monographies sont malheureusement faites à partir d'un matériel assez mal repéré stratigraphiquement.

Ultérieurement, les nombreuses recherches entreprises dans le Sud-Est de la France par Kilian (1888-1915), Lory (1898), Paquier (1900), Sayn (1901-07) ont contribué à une meilleure connaissance de la faune d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur. Cependant, à l'exception de Sayn, leurs études biostratigraphiques ne débouchent pas sur une étude paléontologique exhaustive de cette faune d'ammonites. Par contre, plusieurs monographies étrangères faisaient connaître à la même époque des faunes équivalentes : Nicklès, 1892 (Espagne) ; Sarasin et Schöndelmayer, 1901-02 (Suisse) ; Karakasch, 1902 (Crimée) ; Uhlig, 1903-10 (Himalaya). Tous ces travaux ont permis de mieux connaître la distribution des faunes d'ammonites de ces niveaux stratigraphiques.

Entre les deux guerres mondiales, les études sur les ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur de la province méditerranéenne ont été peu nombreuses : Rodighiero, 1919 (Italie) ; Tzankov, 1942 (Bulgarie). Ce n'est qu'à la suite du Colloque sur le Crétacé inférieur (1965), qui avait mis en évidence les insuffisances de certains stratotypes du Crétacé inférieur, que les études paléontologiques et biostratigraphiques sur le Valanginien et l'Hauterivien inférieur connurent un nouvel essor. Ces recherches, menées principalement par Busnardo et Thieuloy, permirent de mieux connaître la succession de la faune d'ammonites de ces niveaux stratigraphiques sur plusieurs coupes de références du bassin vocontien et de choisir la coupe d'Angles comme hypostratotype du Valanginien (Busnardo et Thieuloy, 1979). Excepté la publication de Thieuloy (1977), qui décrit et figure de nombreuses espèces du bassin vocontien à la limite Valanginien-Hauterivien, l'analyse paléontologique fut encore une fois négligée au profit de l'étude biostratigraphique, alors que les différents secteurs de la province méditerranéenne faisaient l'objet de descriptions fauniques complémentaires : Fulop, 1958, 1964 (Hongrie) ; Nikolov, 1960 (Bulgarie) ; Dimitrova, 1967, Breskovski, 1967, Mandov, 1976 (Bulgarie) ; Vasicek, 1975 (Pologne) ; Patrulius et Avram, 1976 (Roumanie) ; Drushchits, 1960 (Crimée) ; Memmi, 1970, 1973 (Tunisie).

Les données paléontologiques les plus récentes ont été apportées par Company (1987), qui présente une analyse faunique complète et détaillée des faunes d'ammonites du Valanginien du secteur oriental des Chaînes bétiques (Sud-Est de l'Espagne) et par Ettachfini (1991) qui décrit et figure pour la première fois des associations fauniques de l'Atlas «atlantique».

L'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France est donc relativement mal connue car, à ce jour, aucune révision systématique exhaustive n'a été réalisée. En effet, excepté le mémoire de Bulot (1990) sur les *Olcostephaninae* du Sud-Est de la France, les publications faites par les équipes grenobloise (Bulot et Thieuloy) et lyonnaise (Reboulet et Atrops) ont privilégié l'approche biostratigraphique.

1-2 - ORIGINE ET CARACTÉRISTIQUES DU MATÉRIEL

Le matériel étudié provient principalement de mes propres récoltes effectuées au banc par banc et soigneusement repérées. Les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1, département des Sciences de La Terre (FSL), m'ont permis d'utiliser de nombreux éléments de comparaison et l'étude de certains types et figurés (collections Atrops et Bachnou, Benzaggagh, Busnardo, Campiche, Cotillon, Le Hégarat, Moullade, Roman et Sayn). Certains exemplaires de la collection M. Company (Département de Paléontologie de l'Université de Grenade, Espagne) ont également été consultés.

Les coupes du bassin vocontien présentent l'avantage d'être riches en ammonites. Plus de 23600 ammonites ont été récoltées, dont 14509 proviennent de la coupe de La Charce (Drôme). Les coupes de Carajuan et du Destourbes (Alpes de Haute-Provence) (plate-forme provençale) ont permis de compléter ces récoltes. Le matériel est moins abondant mais de meilleure qualité. Au total, plus de 2000 exemplaires ont été déposés dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1 (coll. Reboulet : FSL 487001 à FSL 490000 et FSL 338201 à FSL 338300).

La plupart des exemplaires correspondent à des moules internes. Leur conservation varie en fonction de la nature du sédiment. La sédimentation à dominante marneuse (niveaux du Valanginien supérieur) n'est jamais favorable à une bonne conservation du matériel et les exemplaires sont toujours fortement aplatis. Cette déformation est cependant moins importante lorsque la sédimentation est plus calcaire (Hauterivien inférieur et faisceaux calcaires).

Cet aplatissement entraîne une diminution importante de l'épaisseur du tour, caractère dimensionnel qui n'a jamais pu être mesuré sur les exemplaires provenant des séries du bassin vocontien ; il entraîne également une légère modification de la hauteur du tour et donc du diamètre. Les rapports O/D et H/D peuvent donc être plus ou moins significatifs selon la section originelle de l'espèce considérée. Ainsi, la distorsion est plus importante chez les formes globuleuses (*Olcostephanus* NEUMAYR, *Saynoceras* MEUNIER-CHALMAS etc.) que chez les formes à section comprimée (*Neocomites* UHLIG, *Teschenites* THIEULOY, etc.). Dans ce dernier cas, l'erreur de mesure imputable à l'aplatissement peut être considérée comme faible.

Ce mode de fossilisation (moule interne) conditionne également la qualité de la description des exemplaires. Ainsi, le remplissage interne du phragmocône est plus difficile et lors de la diagénèse, il s'effectue un aplatissement différentiel entre les tours internes et la loge, qui est toujours relativement mieux conservée (ornementation et épaisseur). Cependant, les exemplaires complets, pourvus de leur péristome, sont relativement rares.

Les conditions de conservations de la plupart du matériel ne permettent donc pas une étude détaillée de la ligne de suture. La figure 14 présente la nomenclature utilisée pour la description des lignes de suture.

Il est très difficile de suivre l'évolution des caractères morphologiques au cours de la croissance, et en particulier au niveau du stade juvénile. La détermination du stade adulte n'est pas aisée car l'approximation des cloisons et les apophyses jugales sont rarement observables.

Certains niveaux stratigraphiques sont riches en faunes pyriteuses (limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur). Ces exemplaires, relativement bien conservés, permettent d'observer l'ornementation du stade juvénile. Cependant, certains individus pyriteux de petite taille sont adultes (présence d'apophyses ; exemples des *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY)).

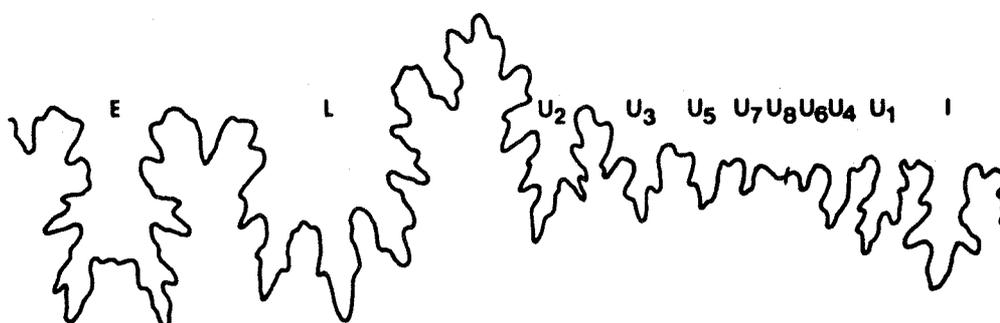


Fig. 14 - Terminologie de la suture cloisonnaire.

E : lobe externe ; L : lobe latéral ; U_n : lobes ombilicaux

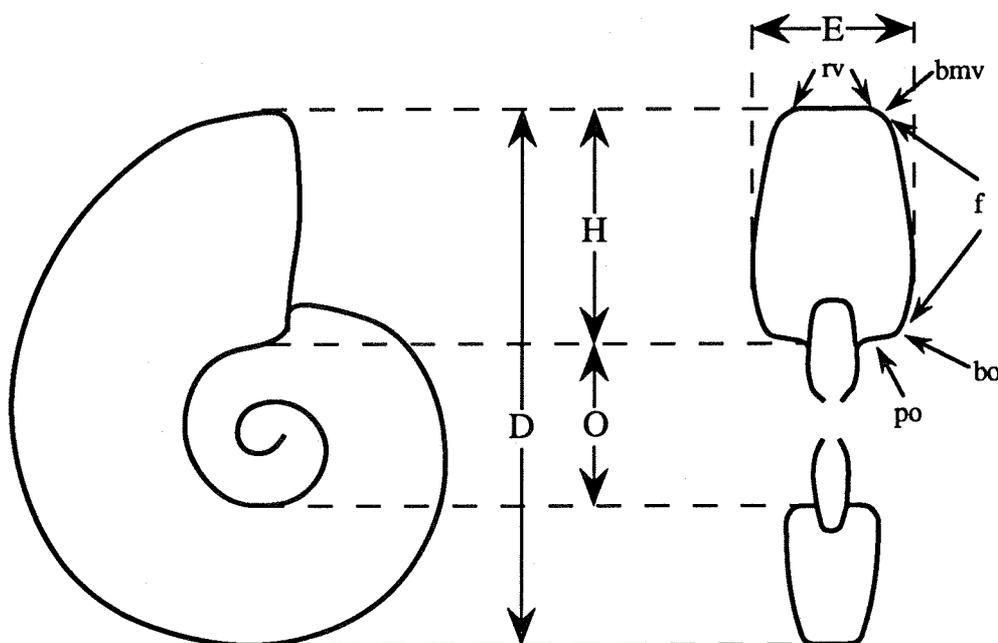


Fig. 15 - Paramètres de mesures.

D : diamètre de la coquille ; O : diamètre de l'ombilic ; H : hauteur du tour ; po : paroi ombilicale ; bo : bord ombilical ; f : flanc ; bmv : bord margino-ventral ; rv : région ventrale.

1-3 - CARACTÈRES DIMENSIONNELS

Les mesures ont été faites de façon classique au pied à coulisse ; elles sont exprimées en millimètres et appréciées au dixième de millimètre près. Les mesures concernant une espèce sont groupées en tableaux placés au début de l'étude paléontologique de chaque espèce. Les données numériques ne concernent pas tous les exemplaires étudiés, mais généralement ceux qui sont figurés.

La plupart des individus mesurables sont le plus souvent dépourvus de leur péristome. Leur diamètre actuel (D), la hauteur du tour (H) et la largeur de l'ombilic (O) sont alors indiqués normalement (fig. 15). Lorsque ces valeurs sont mesurées au diamètre de fin de cloisonnement, lorsqu'il est connu, elles sont soulignées par un trait (D, H, O). Les valeurs sont indiquées en millimètres. Celles qui sont entre parenthèse ont été estimées. Les colonnes suivantes sont des valeurs relatives : O/H, H/D. L'épaisseur du tour (E) n'a jamais pu être mesurée correctement sur les individus provenant des séries pélagiques, du fait de l'écrasement relativement important des ammonites. Toutefois, le rapport E/H a été calculé sur certains exemplaires récoltés dans les coupes de la plate-forme provençale.

1-4 - LES UNITÉS TAXONOMIQUES ET LES CONCEPTS ASSOCIÉS

a) L'espèce

L'espèce est la catégorie fondamentale, l'unité de base à partir de laquelle s'établit la hiérarchisation des autres taxons. Mayr (1963) définit l'espèce «comme des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables». Malgré la netteté de la définition, l'espèce est souvent difficile à reconnaître et il n'y a généralement pas accord entre les auteurs sur l'acception, le nombre et l'étendue des diverses espèces d'un même groupe. Tout travail systématique doit cependant tendre vers la meilleure définition possible des espèces étudiées et établir une hiérarchie des différents caractères utilisés (Atrops, 1982).

On oppose souvent conception typologique et conception biologique de l'espèce ; cette dernière est généralement considérée comme seule capable d'aboutir à une définition correcte de l'espèce. La conception typologique poussée à son extrême admet que tout individu présentant des différences avec un type précédemment défini peut à son tour devenir le type d'une espèce nouvelle. Une importance très grande est donnée au type qui porterait en lui toutes les caractéristiques de l'espèce. Ceci explique en partie la multiplication des espèces, encore favorisée par la découverte d'individus en petit nombre (exemple chez les *Crioceratites*, Sarkar, 1955). Une certaine variation a cependant toujours été admise au sein des espèces. Les différences d'interprétation sont donc en grande partie fonction de l'étendue de la variabilité admise.

La plupart des travaux les plus récents ont montré l'existence, au sein d'une même population interféconde (= espèce biologique), de formes présentant des variations plus ou moins discontinues de caractères le plus souvent qualitatifs. Ces formes, apparemment très différentes, peuvent donc appartenir à la même espèce et sont distinguées sous le nom de morphes ou morphotypes. Ainsi, *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) montre une très grande variabilité individuelle entre un pôle finement costé et un pôle grossièrement costé. Une variabilité importante a également été reconnue au stade adulte de *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (microconche).

A l'opposé des formes morphologiquement très voisines peuvent appartenir à des espèces distinctes (espèces jumelles par exemple). Il est par exemple très difficile de séparer un *N. neocomiensis* (macroconche) d'un *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX). Les similitudes ornementales de leur loge avaient conduit Pictet et Campiche (1859) à considérer leurs exemplaires (*A. neocomiensis*, qui deviendra l'espèce-type de *K. pronecostatum*) comme des formes adultes de *N. neocomiensis*.

En paléontologie, l'introduction du facteur temps complique encore la compréhension des espèces auxquelles il faut donner une certaine dimension temporelle. A la variation individuelle observée à un moment donné s'ajoute une variation d'ordre chronologique qu'il est important de reconnaître (cf. *N. neocomiensis*). Seule l'existence de nombreuses populations successives permet de dégager les tendances évolutives d'un groupe et d'individualiser les caractères à valeur chronologique seuls utilisables en stratigraphie.

D'un point de vue pratique, il convient de trouver un équilibre entre la conception typologique et la conception biologique de l'espèce afin d'harmoniser au mieux les exigences paléontologiques et biostratigraphiques.

A la variabilité individuelle et chronologique s'ajoute la variabilité géographique et écologique. Ainsi, il existe des différences morphologiques certaines entre les *Acanthodiscus* UHLIG récoltés sur les coupes du bassin vocontien et ceux provenant du domaine de plate-forme, qui sont toujours plus nombreux et de plus grande taille.

Les variations verticales ne prennent toute leur valeur que dans la mesure où elles ont été nettement dissociées des variations horizontales. Ceci oblige à raisonner sur un matériel abondant très exactement repéré stratigraphiquement.

Si la variabilité intraspécifique apparaît importante pour certains groupes d'ammonites (cf. *N. neocomiensis*, *C. furcillata*), l'évolution verticale semble au contraire beaucoup moins perceptible pendant la durée de vie de cette même espèce. Leur évolution verticale s'effectue le plus souvent par saccade et chaque pallier est le témoin de modifications importantes qui permettent de définir alors une autre espèce ou un genre nouveau si la radiation est plus importante.

b) Le genre

Contrairement à l'espèce, le genre n'est pas une réalité objective. Les auteurs ont souvent utilisé des caractères différents pour le regroupement des espèces. De plus, beaucoup de genres sont polyphylétiques et donc artificiels. Les travaux récents donnent au genre une conception plus phylogénétique. Le genre regroupe alors des espèces phylétiquement reliées et passant des unes aux autres par des mécanismes évolutifs plus ou moins complexes. Il est donc indispensable d'établir très précisément l'enchaînement des espèces et leurs relations mutuelles avant d'effectuer les regroupements en genres. Il faut discerner les véritables caractères évolutifs et les hiérarchiser afin d'aboutir à la meilleure définition possible du genre. La connaissance de la position stratigraphique précise des espèces facilite les regroupements génériques.

Une connaissance incomplète du cadre évolutif entraîne parfois la création de genres monospécifiques (par exemple le genre *Varlheidites* RAWSON et KEMPER créée pour la seule espèce *V. peregrinus* RAWSON et KEMPER). La comparaison d'une espèce appartenant à un genre monospécifique avec d'autres espèces contemporaines conduit parfois à mettre en évidence des

relations de parenté étroites entre elles. Elles ne diffèrent souvent que par un caractère particulier du stade adulte alors que toutes les phases précoces du développement ontogénétique sont semblables. Dans ce cas, l'attribution à un genre distinct ne se justifie pas surtout si l'espèce occupe une position stratigraphique assez voisine de celle des espèces auxquelles elle est apparentée.

L'examen des stades ontogénétiques doit être un argument phylétique prépondérant par rapport à la morphologie définitive des individus adultes dont la valeur ne doit pas dépasser le cadre spécifique. Lorsque la morphologie adulte est considérée presque exclusivement comme le seul critère de classement, on aboutit, au sein d'une unité générique, au développement de sous-genres qui regroupent des formes ayant un ou plusieurs caractères en commun (ex. loge à costulation tuberculée), mais dont certaines n'ont aucun lien de parenté directe (exemple des *Eristavites* NIKOLOV). A l'instar des genres polyphylétiques, ces sous-genres sont alors purement morphologiques et ne correspondent à aucune réalité biologique.

L'existence d'un dimorphisme marqué a également été à l'origine de la création de nouvelles unités génériques ou sous-génériques. Le dimorphisme se manifeste de façon très différente suivant les groupes d'ammonites, allant d'un dimorphisme très accentué (au point qu'il est parfois impossible ou difficile de reconnaître les éléments du couple ; exemple chez les «*Endemoceratinae*» SCHINDEWOLF) à un dimorphisme presque nul (exemple chez les *Neolissoceras* SPATH). Même lorsqu'ils ont été reconnus, les deux éléments d'un couple ont souvent été traités au niveau sous-générique (Atrops, 1982). Une telle conception ne peut se justifier uniquement lorsque les connaissances et les arguments paléontologiques sont insuffisants, mais en aucun cas afin d'éviter des complications nomenclaturales.

Seul le sous-genre phylétique pourrait être alors retenu. Cette conception du sous-genre demeure néanmoins non satisfaisante si on conçoit le genre principalement comme une entité phylétique. Le sous-genre est en fait interprété dans ce cas comme un grade évolutif du genre. Le sous-genre regroupe alors des formes plus évoluées qui succèdent aux formes ancestrales avec un chevauchement stratigraphique plus ou moins important et qui sont difficilement séparables. A partir de ce constat, Company (1987) propose de mettre le sous-genre *Teschenites* en synonymie avec le genre *Neocomites*. Cette position systématique remet en cause la validité du sous-genre. Cette conception me paraît pleinement justifiée car l'utilisation du sous-genre met en évidence une certaine méconnaissance du groupe étudié au sein duquel nous sommes dans l'incapacité de trouver des critères morphologiques de valeur générique qui permettraient de différencier les principales unités taxonomiques. Cependant, l'étude paléontologique m'a conduit à attribuer un statut générique à *Teschenites*.

Cette conception permet de définir le genre comme une entité phylétique, morphologique et temporelle. Cette définition permet une utilisation très «pratique» du genre qui correspond donc à un ensemble de formes, montrant des liens de parenté, morphologiquement très proche, et dont la répartition stratigraphique est relativement limitée.

Les regroupements génériques, subgénériques et spécifiques, qui sont le résultat d'une meilleure connaissance des liens de parenté et de l'unification des dimorphes, impliquent d'importantes modifications de la nomenclature usitée, en application de la loi de priorité du code internationale où le nom le plus ancien doit être retenu.

Seule la connaissance détaillée de l'évolution d'un groupe permet de lui appliquer un cadre générique cohérent prenant en compte les relations phylétiques des diverses espèces. La multipli-

cation des genres et des sous-genres nouveaux, liés ou non au dimorphisme, doit donc être évitée, particulièrement pour les groupes dont les modalités évolutives exactes sont encore mal perçues.

Remarques : Les unités taxonomiques de rang supérieur telles que la famille, la superfamille ou le sous-ordre sont définies généralement sur la base de l'évolution ontogénétique de la ligne de suture. Leur extension verticale dépassant largement le cadre stratigraphique étudié, la classification adoptée sera donc celle de Wright (1981).

Toutefois, les niveaux du Valanginien et de l'Hauterivien inférieur sont particulièrement intéressants car ils sont les témoins d'une radiation importante des formes déroulées. L'étude paléontologique de cette faune d'ammonites a permis de mettre en évidence des liens de parenté entre les genres *Himantoceras* THIEULOY et *Crioceratites* LEVEILLE et certains genres de la sous-famille des *Neocomitinae*, bien que ces deux groupes appartiennent à deux sous-ordre différents. L'apparition itérative de ces *Ancyloceratidae* à partir d'un tronc néocomitidien montre qu'il n'existe pas de relations phylétiques continues ou directes entre les *Himantoceras* et les *Crioceratites*. Si tel est le cas, il est fort probable, qu'une partie au moins des *Ancylocertina* ne correspondent qu'à un groupement morphologique de formes déroulées. Si l'on désire accorder une grande importance aux caractères phylétiques, cette classification devient obsolète. Cependant, ces changements nomenclaturaux ne peuvent se faire qu'après une étude plus globale des *Ancyloceratina* afin de vérifier si leur apparition est à rechercher systématiquement ou non à partir d'un tronc de formes normales (= non déroulées).

c) Le dimorphisme

Un aspect particulier de la variabilité intraspécifique est le dimorphisme d'origine sexuel (?) introduit chez les Ammonoïdés au siècle dernier par Munier-Chalmas (1892). Depuis, cette notion a été admise par la plupart des auteurs (Callomon, 1963 ; Tintant, 1963 ; etc.). Le microconche est généralement considéré comme la forme mâle et le macroconche étant la forme femelle (Westermann, 1969). Ce dimorphisme se manifeste de façons très différentes selon les groupes d'ammonites. Il peut être très accentué, au point qu'il est parfois très difficile de reconstituer le couple dimorphe, ou alors presque nul.

Les principaux critères de reconnaissance du dimorphisme ont été établis par Makowski (1962) : phylogénèse identique ; monorphie des stades juvéniles ; pas de variants morphologiques entre les deux éléments du couple ; répartition stratigraphique comparable.

Le fait de vouloir comparer des formes microconches et macroconches, susceptibles d'appartenir à la même espèce biologique, nécessite de s'appuyer sur des individus adultes. Cet auteur définit donc des critères indiquant la maturité des ammonites : rapprochement cloisonnaire en fin de croissance et loge d'habitation moins ornementée.

La présence d'apophyses jugales est généralement considérée comme un caractère adulte. Toutefois, certains auteurs (Mangold, 1970 ; Enay, 1976) ont signalé l'existence d'empreintes d'anciens péristomes juvéniles qui prouvent indiscutablement que des formes pourvues de leur bord buccal ne sont pas obligatoirement adultes. Ces péristomes sont cependant toujours moins différenciés que l'ouverture adulte final. Aucun exemplaire de ma collection ne montre de péristomes juvéniles.

D'une façon générale, les formes microconches ont un péristome plus différencié que les formes macroconches équivalentes.

Tout travail paléontologique doit donc s'imposer la recherche de critères de reconnaissance morphologiques et ornementaux du stade adulte propres aux morphes macroconches et microcon-

ches. Les descriptions des deux éléments du couple seront donc faites séparément, chaque fois que cela sera possible et nécessaire. De plus, un paragraphe spécial sera consacré à l'expression et à l'intensité du dimorphisme en fonction des différents groupes d'ammonites. Cette conception de l'espèce a des implications systématiques importantes et donc phylétiques. Si on admet généralement l'existence d'un dimorphisme au sein d'une population, le statut taxonomique des dimorphes ne fait cependant pas l'unanimité. Ils peuvent être interprétés comme deux lignées différentes qui sont alors placées dans deux sous-genres distincts (Callomon, 1963 ; Atrops, 1982, 1984, etc.). Certains auteurs considèrent au contraire que ces dimorphes doivent être intégrés dans la même espèce et donc *a fortiori* dans le même sous-genre (Makowski, 1962 ; Thierry, 1978, etc.). L'évolution parallèle des lignées macroconches et microconches est un argument considérable en faveur de l'origine sexuelle de ce dimorphisme. C'est cette conception de l'espèce qui sera adoptée dans ce travail et le regroupement spécifique, et donc sous-générique, des dimorphes sera effectué sur la base d'une argumentation paléontologique, stratigraphique et bibliographique. Dans le cas contraire, la séparation spécifique voire générique sera maintenue malgré une forte présomption de l'existence d'un dimorphisme entre deux lignées (exemple des «*Endemoceratinae*»).

d) Les hétérochronies du développement

L'enroulement spiral des ammonites permet de conserver les stades successifs du développement individuel depuis le stade juvénile au stade adulte. Au cours de leur croissance, leur morphologie et leur ornementation évoluent. Ainsi, la connaissance de la succession de tous les stades de développement contribue à une meilleure définition de l'espèce. En effet, il faut veiller à ne pas considérer comme des espèces distinctes des individus à des stades de croissance différents d'une même espèce. Pour de très nombreux groupes, les premiers stades de croissance (phragmocône) sont rarement caractéristiques et bien souvent seul le stade adulte (loge) permet une détermination au niveau spécifique. De ce fait, la détermination de certains exemplaires sera très délicate voire même impossible. Là encore, il est important de connaître la forme adulte d'une espèce.

Pendant longtemps, la spéciation a été expliquée par deux mécanismes évolutifs simples et descriptifs : la palingénèse et la protérogenèse. Au sens classique, la palingénèse correspond au «principe de recapitulation» de Haeckel et la protérogenèse est considérée comme la réciproque de ce principe. Ces deux processus s'intègrent l'un comme l'autre aux modèles gradualistes d'anagenèse ou de cladogénèse, très souvent évoqués pour expliquer les relations phylétiques entre espèces (Babin, 1991).

Gould (1977) attira l'attention sur l'importance que peuvent revêtir les altérations chronologiques du développement de l'individu (ontogénèse) au niveau de la phylogénèse. Dans une perspective temporelle, cette variabilité du développement et les phénomènes de décalage qui l'accompagnent, peuvent prendre une importance considérable.

Les hétérochronies du développement sont des décalages qui altèrent la séquence ontogénétique d'une forme dérivée par rapport à une forme ancestrale, choisie comme référence. «Les innovations correspondent à l'introduction chez la forme dérivée d'un caractère phénotypique nouveau, inconnu à tous les stades de croissance de l'ontogénèse de la forme initiale et dont l'expression potentielle n'était pas déductible des modalités de croissance préexistantes» (Dommergues *et al.*, 1986).

La phylogénèse apparaît alors comme le résultat d'un enchaînement d'ontogénèses successives.

Par rapport à un référentiel de développement «normal», il existe quatre types élémentaires d'hétérochronie auxquels peuvent se superposer des innovations précoces ou tardives. Toutes comparaisons ontogénétiques sont fondées sur trois critères fondamentaux : morphologie, âge et taille. Les hétérochronies sont ensuite replacées dans un contexte phylétique, ce qui permet de reconnaître deux tendances fondamentales (Dommergues *et al.*, 1986) (fig. 16).

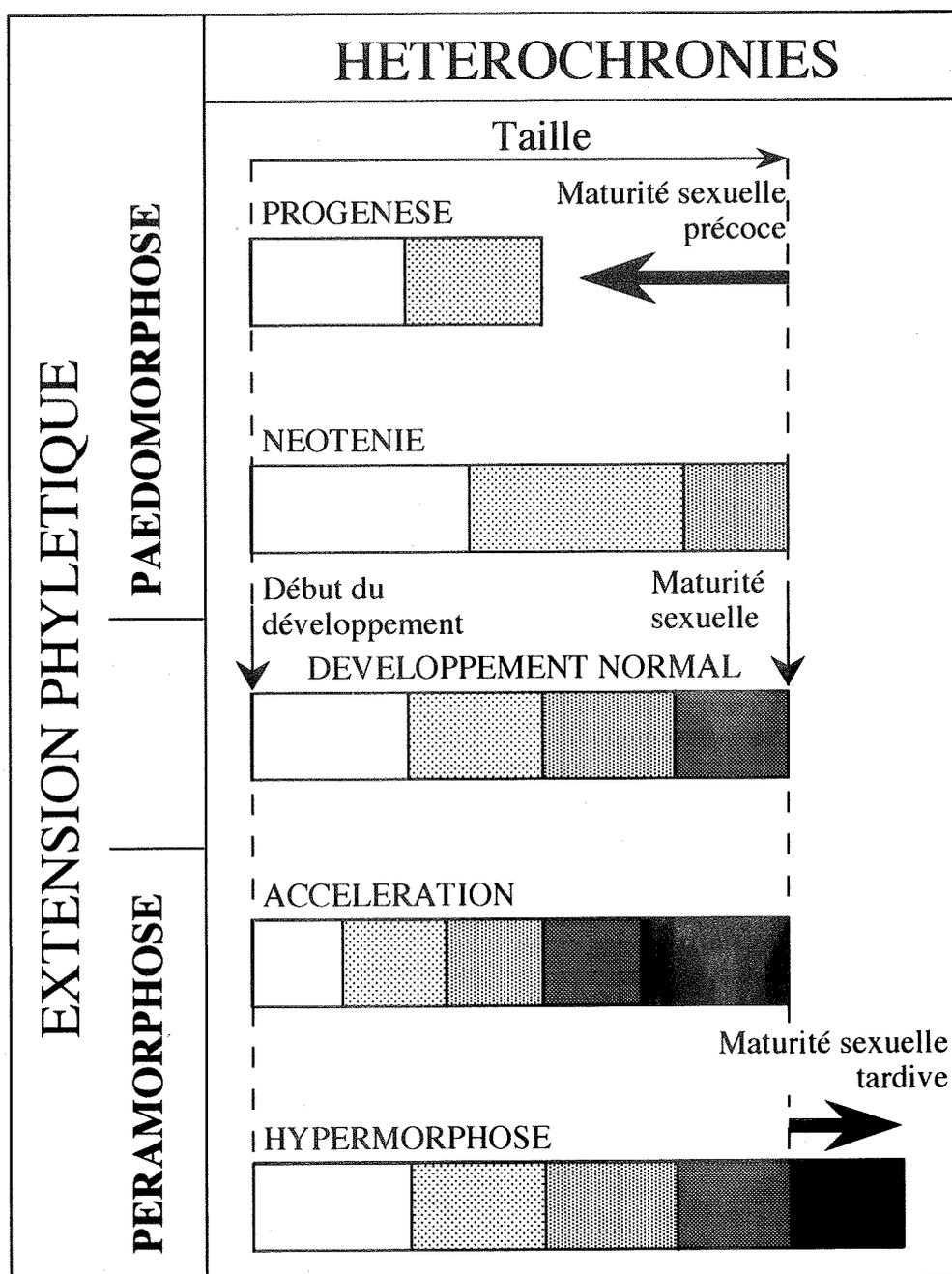


Fig. 16 - Les grands types d'hétérochronies et leurs incidences au niveau phylétique (d'après Dommergues *et al.*, 1986).

Les processus paedomorphiques regroupent :

- La néoténie, qui est liée à une diminution du taux de développement morphologique, engendre un adulte sexuellement mature de taille normale mais aux caractères juvéniles.

- La progenèse, qui est le résultat d'une maturité sexuelle précoce, engendre un individu adulte de petite taille et aux caractères juvéniles.

«Une innovation précoce associée à des processus paedomorphiques conduit à une protéro-genèse» (*in* Babin, 1991).

Les processus pérarmorphiques regroupent :

- L'accélération, caractérisée par un taux de développement plus rapide, aboutit à un individu de dimensions normales mais à morphologie hyperadulte.

- L'hypermorphose donne des individus de plus grande taille à caractères hyperadultes.

«Une innovation tardive associée à des processus pérarmorphiques conduit à une palinge-nèse» (*in* Babin, 1991).

Dans le cadre de cette étude, l'apparition de certaines espèces à partir de formes ancestrales peut être expliquée par des mécanismes hétérochroniques plus ou moins simples, dont la mise en évidence est tributaire de la qualité du matériel et des connaissances paléontologiques actuelles du groupe étudié.

Outre l'analyse des relations de parenté entre groupes, les hétérochronies du développement peuvent avoir également des incidences sur les stratégies démographiques. Ainsi l'accélération ou le ralentissement du renouvellement des générations, imputables respectivement à la progenèse et à l'hypermorphose, peut avoir un impact considérable sur les stratégies adaptatives de type «k» ou «r» (Gould, 1977). Pour cet auteur, il existerait un lien entre progenèse, sélection «r» et espèces opportunistes.

Pour Dommergues *et al.* (1989), l'application de ces nouveaux concepts permet de reconsidérer la signification évolutive des homéomorphies qui ont souvent été interprétées comme l'aboutissement d'une «sélection naturelle» d'une forme idéale. Ces auteurs émettent l'hypothèse qu'elles seraient le résultat «d'un compromis plus complexe entre des contraintes internes essentiellement de nature ontogénétique et/ou épigénétique et des contraintes externes imposées par l'environnement, via la sélection naturelle, de façon à préserver un degré d'adaptation morphofonctionnelle minimum».

Quelques cas de convergences morphologiques seront traités dans la partie systématique de ce travail.

Les mécanismes évolutifs qui sont à l'origine des espèces seront traités dans l'introduction consacrée au genre ainsi que dans les paragraphes «rapports et différences» de chaque espèce.

- Ces paragraphes permettent de distinguer deux espèces proches morphologiquement (systématique descriptive).

- Ils mettent en évidence les caractères morphologiques communs entre l'espèce souche et l'espèce dérivée et permettent de préciser les mécanismes évolutifs responsables de ce passage (systématique évolutive).

- Ils permettent de séparer des espèces très proches morphologiquement par suite de phénomènes de convergences.

Chaque fois qu'il était nécessaire et possible, je me suis donc efforcé de comparer le plus précisément possible des espèces très voisines, afin de faciliter leur séparation, de mettre en évidence leur relations de parenté si elles existent et de pouvoir mettre en valeur des phénomènes de convergence.

Au cours de cette étude, il est apparu que l'expression et l'intensité du dimorphisme semblaient être reliées aux altérations du développement ontogénique. Ces observations seront abordées et discutées lors de la conclusion à l'étude systématique, dans le paragraphe consacré au dimorphisme.

2 - ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ammonitina HYATT, 1889

Perisphinctaceae STEINMANN, 1890

Neocomitidae SALFELD, 1921

Neocomitinae SALFELD, 1921 (= *Endemoceratidae* SCHINDEWOLF, 1966 ; *Leopoldiinae* THIEULOY, 1971)

Kilianella UHLIG, 1905

Espèce-type

Hoplites pexiptychus UHLIG (= *A. roubaudianus* D'ORBIGNY).

Description

Ces ammonites, de taille moyenne, sont pourvues d'un ombilic très large et peu profond. La section est subcirculaire à subrectangulaire. La région siphonale est étroite, tronquée et lisse.

L'ornementation est composée de côtes fortes, rigides à légèrement flexueuses, qui naissent le plus souvent isolément à l'ombilic. Elles restent simples ou peuvent se diviser sur la partie supérieure des flancs à partir d'un renflement plus ou moins marqué. Sur les tours internes et moyens, les constrictiones sont assez fréquentes et sont souvent accompagnées par une côte plus épaisse que les autres.

La ligne de suture est relativement simple avec un lobe L trifide et symétrique.

Distribution

Berriasien ? - Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*, horizon à *Biassalensis*).

Kilianella roubaudiana (D'ORBIGNY)

pl. 17, fig. 2, 4

1850 *Ammonites roubaudianus* D'ORBIGNY - p. 64.

1882 *Hoplites pexiptychus* UHLIG - p. 389-390, pl. 4, fig. 4-5.

1888 *Hoplites roubaudi* (D'ORBIGNY) - Kilian, p. 679-681, pl. 17, fig. 2-3.

1901 *Hoplites pexiptychus* UHLIG - Uhlig, p. 41-44, pl. 4, fig. 4-7.

- 1907 *Thurmannia (Kilianella) roubaudi* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 47-49, pl. 6, fig. 9-11, 14-15.
- 1907 *Thurmannia (Kilianella) cf. pexiptycha* (UHLIG) - Sayn, p. 49, pl. 3, fig. 15.
- 1907 *Thurmannia (Kilianella) bochianensis* SAYN - p. 46, pl. 6, fig. 4, 8, 12.
- 1907 *Thurmannia (Kilianella) ischnotera* SAYN - p. 47, fig. 1, 6.
- 1907 *Thurmannia (Kilianella) ischnotera* var. *verticoriensis* SAYN - p. 47, pl. 6, fig. 7.
- 1907 *Hoplites (Kilianella) roubaudianus* (D'ORBIGNY) - Kilian, pl. 3, fig. 4.
- 1919 *Kilianella roubaudi* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 105-106, pl. 11, fig. 10.
- 1934 *Ammonites roubaudianus* (D'ORBIGNY) in Cottreau, p. 46, pl. 69, fig. 3-5.
- 1960 *Kilianella ischnotera* (SAYN) - Nikolov, p. 180, pl. 20, fig. 2.
- 1967 *Kilianella pexiptycha* (UHLIG) - Dimitrova, p. 119, pl. 50, fig. 5.
- 1967 *Kilianella ischnotera* (SAYN) - Dimitrova, p. 119-120, pl. 51, fig. 3.
- 1986 *Kilianella ex. gr. pexiptycha* (UHLIG) - Vasicek et Michalik, p. 465, pl. 3, fig. 1.
- 1987 *Kilianella roubaudiana* (D'ORBIGNY) - Company, p. 121-123, pl. 8, fig. 3-8, pl. 18, fig. 11-12.
- 1991 *Kilianella roubaudiana* (D'ORBIGNY) - Ettachfini, p. 86-88, pl. 1, fig. 1.

Dimensions (tabl. 1)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489852	VGL 86	48,5	17	18,5	0,38	0,35
		(40)	(15)	15	0,38	0,38
489853	VGL 88	44	17	19	0,43	0,39
489854	VGL 89	(55)	19,5	25	0,45	0,35
		42	13,5	18	0,43	0,32
489855	LPD 91	58	20	22	0,38	0,34
489857	LCH 85	38	15	13	0,34	0,39
489856	LCH 92	52	17	20	0,38	0,33
		(34)	14	20	0,59	0,41
489858	LCH 93	(34)	14	10,5	0,31	0,41

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
487050	DES 82	68	23	28,5	10,5	0,42	0,34	0,46
		43	18	19		0,44	0,42	

Description

Ces ammonites de petite taille sont caractérisées par un ombilic très large dont le rebord est légèrement arrondi et par une section subrectangulaire et comprimée. Les flancs sont légèrement convexes.

La costulation des tours internes est composée de côtes rigides, qui naissent isolément à l'ombilic. Elles restent simples sur toute la hauteur du tour ou peuvent se diviser sur le milieu des flancs et au point de bifurcation il y a parfois un léger renflement. Cette ornementation s'accompagne de fréquentes constrictions qui sont assez souvent précédées par des côtes à plus fort relief. Toutes les côtes s'épaississent, deviennent plus souples et tendent à s'aplatir sur la moitié supérieure des flancs.

Au stade adulte, l'ornementation est plus régulière, les côtes sont plus fortes, plus saillantes et s'espacent progressivement. Les constrictions sont moins profondes puis disparaissent. Le péristome n'est conservé que sur de très rares exemplaires microconches (FSL 489855, LPD 91 = pl. 17, fig. 4). Ils montrent des oreillettes latérales assez longues et étroites et une visière ventrale.

Company (1987, pl. 8, fig. 5) figure une forme macroconche dont les caractéristiques ornementales sont similaires à celles des individus micromorphes. L'union de côtes simples à l'ombilic semble plus fréquente et la section plus comprimée sur la partie haute des flancs donnant un aspect subtrapézoïal au tour. La région siphonale est lisse jusqu' à l'aplomb du péristome où seulement les deux dernières côtes, qui encadrent une constriction bien marquée, franchissent le ventre en dessinant de forts bourrelets convexes.

Rapports et différences

En accord avec Company (1987), je considère que *K. pexiptycha* est une forme extrême de *K. roubaudiana*. L'espèce d'Uhlig doit donc être mise en synonymie ainsi que plusieurs espèces et sous-espèces créées par Sayn (1907) qui ne diffèrent de *K. roubaudiana* que par la plus ou moins grande densité de la costulation et la fréquence plus ou moins grande des côtes bifurquées.

Au stade adulte, *K. lucensis* (SAYN) a un ombilic un peu plus large, une croissance plus lente des tours, une costulation plus rigide et de forts tubercules au point de bifurcation des côtes. Il est très difficile de séparer les deux espèces dans les tours internes.

La variété *retrocostata* (SAYN), se sépare par son ombilic plus ouvert, ses tours arrondis, mais aussi par ses côtes dirigées vers l'arrière à partir du tiers interne des flancs et par ses nombreux étranglements, bien marqués.

Distribution

Valanginien inférieur, zones à Pertransiens et à Campylotoxus (partie inférieure de la zone à Biassalensis du Sud-Est de la France).

D'après Company (1987) le variant *retrocostata* serait limité à la zone à Otopeta. Cependant, cette variété est encore présente dans les zones à Pertransiens et à Campylotoxus du le bassin du Sud-Est de la France comme cela a déjà été signalé par Thieuloy (*in* Busnardo et Thieuloy, 1979).

Busnardoites NIKOLOV, 1966

Espèce-type

Ammonites desori PICTET et CAMPICHE.

Historique - acception - phylogénèse

Ce genre, qui possède des caractères morphologiques et ornementaux très particuliers, est aisément identifiable parmi l'ensemble des *Neocomitinae* du Valanginien. De ce fait, la création de cette unité taxonomique proposée par Nikolov (1966) est pleinement justifiée.

L'origine phylétique du genre *Busnardoites* est encore plus incertaine. Nikolov (1977) admet, à partir des similitudes de l'ornementation des tours internes, que les représentants du genre *Busnardoites* sont issus des *Thurmanniceras*. Thieuloy (*in* Busnardo et Thieuloy, 1979) considère que l'espèce *B. campylotoxus* appartient au genre *Thurmanniceras*, mais souligne la spécialisation extrême de l'ornementation adulte. Il est intéressant de noter que plusieurs auteurs (Busnardo et Cotillon, 1964 ; Cotillon, 1971) ont attribué l'espèce *campylotoxus* au genre *Neocomites*. Si cette attribution générique est en soi erronée, elle reflète néanmoins les grandes ressemblances ornementales existant entre ces deux genres.

Company (1987) recherche l'origine des *Busnardoites* à partir de *N. premolicus* qui présente un motif à côtes fasciculées, denses et sinueuses dès la fin du phragmocône. Cette hypothèse me paraît satisfaisante.

Les *Busnardoites* se sont individualisés grâce à des processus péramorphiques. L'accélération du développement ontogénétique (évolution centripète des caractères) se traduit par la disparition du stade «kilianelliforme» (côtes simples à l'ombilic divisées sur le milieu des flancs et sillon ventral étroit) qui caractérise les tours internes de l'espèce *Tirnovella premolica*. Ce mécanisme s'accompagne d'une hypermorphose qui se manifeste par une augmentation considérable de la taille des individus adultes du genre *Busnardoites* (les microconches peuvent atteindre 12 cm de diamètre), permettant ainsi l'expression de caractères nouveaux tels que le renforcement du relief des côtes, à tracé falcoïde. La taille adulte des *T. premolica* semble en effet ne pas dépasser 105 mm de diamètre (*in* Company, 1987).

L'évolution des *B. campylotoxus* conduit aux *B. subcampylotoxus* NIKOLOV, qui se distinguent par une diminution de l'involution et par une plus grande fréquence des côtes fasciculées à l'ombilic (Company, 1987). Cette évolution n'a pu être constatée à partir du matériel étudié car les niveaux stratigraphiques concernés sont souvent perturbés par des glissements (slumps).

Description

Ce genre regroupe des ammonites de taille moyenne (microconches) à grande (macroconches), modérément comprimées, avec un ombilic relativement large et peu profond. Les flancs sont très légèrement convexes.

Chez le microconche, à partir des tubercules ombilicaux naissent deux, plus rarement trois ou quatre côtes proverses et sinueuses, qui peuvent se bifurquer vers le milieu de la hauteur du tour. Elles s'élargissent sur la partie externe des flancs et peuvent traverser la région siphonale seulement sur la fin de la loge. Les apophyses jugales sont longues et relativement large chez le microconche.

Le macroconche se distingue par l'ornementation vigoureuse et rigide de sa loge. Les côtes sont simples. L'ouverture n'a jamais été observée chez le macroconche.

La ligne de suture est caractérisée par un lobe L relativement étroit et légèrement asymétrique.

Rapports et différences

Les tours internes se rapprochent de ceux des *Thurmanniceras* mais les représentants du genre *Busnardoites* se distinguent facilement par leur costulation fasciculée et les forts tubercules ombilicaux, parfois épineux. Les *Sarasinella* se différencient dans les tours internes par la présence de tubercules latéraux. C'est avec les *Neocomites* que les affinités ornementales sont les plus grandes. Elles seront discutées plus en détail dans les paragraphes concernant les descriptions de certaines espèces de *Neocomites*. Toutefois, ce genre regroupe des formes qui sont plus involutes et qui ont une costulation généralement plus fine et plus serrée.

Distribution

Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxus*.

Busnardoites campylotoxus (UHLIG)

pl. 3, fig. 1-7 ; pl. 17, fig. 1

1901 *Hoplites campylotoxus* UHLIG - p. 49-50, pl. 4, fig. 1-3.

1907 *Thurmannia campylotoxa* (UHLIG) - Sayn, p. 42, pl. 5, fig. 12.

1960 *Thurmanniceras campylotoxum* (UHLIG) - Nikolov, p. 178-179, pl. 19, fig. 1-2, pl. 20, fig. 3.

1967 *Thurmanniceras campylotoxum* (UHLIG) - Dimitrova, p. 110, pl. 47, fig. 6.

- 1977 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Nikolov, p. 112-114, pl. 3, fig. 4, pl. 4, fig 1-2, tfig. 3.
- 1979 *Thurmanniceras campylotoxum* (UHLIG) - Thieuloy, p. 46-47, pl. 2, fig. 4-6.
- 1981 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Arnaud *et al.*, pl. 2, fig. 1.
- 1986 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Vasicek *et al.*, p. 466, 468, pl. 6, fig. 2.
- 1987 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Michalik *et al.*, pl. 1, fig. 1.
- 1987 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Company, p. 145-146, pl. 11, fig. 12-13, pl. 19, fig. 13.
- 1991 *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - Ettachfini, p. 108-110, pl. 7, fig. 1-7, pl. 4, fig. 16, pl. 9, fig. 4.

Dimensions des individus microconches (tabl. 2)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
489860	LCH 79	96	34	35	0,37	0,35	(74)	(30)	27	0,37	0,41
489861	LCH 89	74	30	22	0,30	0,41	52	22	16	0,31	0,42
489862	LCH 98	47	21	13,5	0,29	0,45	(27)	12	(8)	0,30	0,44
489863	LCH 98	(90)	38,5	27	0,30	0,43	(63)	(32)	(21)	0,33	0,51
489864	LCH 98	81	37	23	0,28	0,46	(50)	21	15	0,30	0,42
489869	LCH 98	58	27	13	0,22	0,47	35	17,5	13	0,37	0,50
489870	LCH 98	46,5	21	11	0,24	0,45	31	14	7	0,23	0,45
489879	VGL 96	107,5	44,3	30,5	0,28	0,41					
489882	LPD 87	107	45	28,5	0,27	0,42	(70)	32	18,5	0,26	0,46
489883	MOR 95	38,5	17	10	0,26	0,44	27,3	12,7	6,8	0,25	0,47

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	E.	O/D	H/D	E/D
487045	DES 66	49	24	13	10	0,27	0,49	0,42
487046	DES 77	72	28	22	(14)	0,31	0,39	0,5
487047	DES 77	81,5	37	24		0,29	0,45	
487048	DES 78	(34)	16	8,5		0,25	0,47	

Description

L'holotype, qui a été refiguré par Vasicek (1975, pl. 6, fig. 1), correspond à un individu microconche. Le macroconche de cette espèce n'a pas été défini avec certitude.

Le microconche

Leur taille peut atteindre parfois 12 cm de diamètre. L'ombilic est relativement étroit ($0,2 < O/D < 0,37$) et peu profond. Ce rapport est très rarement supérieur 0,3. La section est fortement comprimée avec des flancs relativement plats. Le ventre reste lisse jusqu'à l'ouverture qui est pourvue de deux apophyses longues et relativement larges.

Les tours internes montrent une costulation dense, flexueuse et proverse. Ces côtes naissent isolément ou par deux à partir de petits nodules ombilicaux. Elles restent simples ou bien se bifurquent vers le milieu des flancs. Le nombre des côtes bifurquées est très variable suivant les individus.

A partir d'un diamètre moyen de 40 mm et jusqu'à l'ouverture, cette espèce acquiert une ornementation très caractéristique qui la rend facilement identifiable. Les côtes s'élargissent, s'espacent et leur tracé devient nettement falcoïde. Sur la partie externe des flancs, les côtes s'appatissent fortement. Généralement, une seule des deux côtes du faisceau se bifurque sur le

milieu des flancs. De plus au cours de la croissance, les tubercules ombilicaux deviennent plus vigoureux ; ils forment une épine dirigée obliquement vers l'arrière et qui surplombe l'ombilic. La ligne de suture n'a pas pu être observée dans son intégralité.

Le macroconche

Il n'a été que très rarement figuré. En effet, si on excepte les figurations d'Ettachfini (1991, pl. 7, fig. 7, pl. 9, fig. 4), les formes citées en synonymie représentent toutes des individus microconches. Comme le signale cet auteur, l'ornementation des tours internes de l'individu AE 51 (pl. 9, fig. 4) est très semblable à celle de *B. campylotoxus* ; il s'agit sans aucun doute d'une forme macroconche qui atteint 16 cm de diamètre. A un stade plus avancé, et au-delà du phragmocône, les côtes deviennent plus fortes, très espacées, droites depuis le rebord ombilical jusqu'au tubercule situé au tiers externe des flancs, puis proverses, en se terminant par un tubercule pincé, étiré dans le sens radial et projeté vers l'avant.

De nombreux individus macroconches de grande taille ont été récoltés par madame Fuhr dans la zone à *Campylotoxus* de la plate-forme provençale, en particulier dans la coupe des Allaves (communication personnelle). Ce matériel, qu'il m'a été aimablement permis de consulter, est très bien conservé et bien repéré stratigraphiquement (bancs à *Karakaschiceras* du sommet du Valanginien inférieur). J'ai pu faire les mêmes observations qu'Ettachfini en ce qui concerne la grande analogie de l'ornementation des tours internes de ces individus macroconches et de celle de *B. campylotoxus*. J'ai moi même récolté (coupes de Carajuan et de Taloire), associés à *B. campylotoxus*, des fragments de loge d'individus de grande taille qui peuvent être rapportés au macroconche de *B. campylotoxus*. Ces macroconches ont souvent été rapportés, par le passé, au genre *Distoloceras*, qui a été utilisé avec une acception très large, pour regrouper des formes trituberculées. Les macroconches ont la même répartition stratigraphique que les microconches. Toutes ces observations plaident en faveur de l'existence d'un dimorphisme très accentué au sein de l'espèce *B. campylotoxus*.

Rapports et différences

L'espèce d'Uhlig ne peut être confondue qu'avec *B. subcampylotoxus* NIKOLOV, dont elle se distingue par son ombilic plus large et par la moins grande fréquence de côtes fasciculées à l'ombilic. Toutefois, cette séparation spécifique n'est pas certaine car la proportion des côtes bifurquées à l'ombilic et sur les flancs est variable selon les individus d'une même population. Ces légères différences ornementales pourraient être intégrées dans la variabilité intraspécifique. Toutefois, Company (1987) indique que *B. subcampylotoxus* succède, sans chevauchement, à *B. campylotoxus*, ce que nous n'avons pas observé dans le Sud-Est de la France.

B. desori (PICTET et CAMPICHE) se distingue par l'ornementation des tours internes qui montrent des côtes fasciculées par deux ou par trois sur de gros tubercules coniques. Sur le dernier tour, deux côtes partent de ces tubercules ombilicaux et généralement, une seule des deux se divise sur le milieu des flancs. Au cours de la croissance, la costulation est plus sinueuse, mais jamais falcoïde, et le relief des tubercules ombilicaux tend à diminuer.

Les différences ornementales avec *N. teschenensis* et *N. platycostatus* seront indiquées dans les paragraphes concernant ces deux espèces.

Distribution

Sommet du Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxus*.

Karakaschiceras THIEULOY, 1971

Espèce-type

Hoplites biassalensis KARAKASCH.

Historique - acception - phylogénèse

L'analyse d'un abondant matériel de collection permet à Atrops (1967) de distinguer trois ensembles de formes au sein des *Leopoldia* MAYER-EYMAR. Il restreint ce genre au groupe de l'*A. leopoldinus* D'ORBIGNY. Il isole le groupe de l'*A. castellanensis* D'ORBIGNY, qui deviendra l'espèce-type du nouveau genre *Breistrofferella* THIEULOY, et le groupe de l'*H. inostranzevi* KARAKASCH, qui comprend les espèces *H. biassalensis* KARAKASCH, *H. brandesi* VON KOENEN et *L. quadristrangulatum* SAYN. Atrops réunit ces quatre taxons sous le nouveau nom de *Karakaschiceras*, qu'il définit pour la première fois. Thieuloy (1971) complète cette définition et choisit comme générotype *H. biassalensis*. Il inclut également au sein de cette unité générique les espèces *H. pronecostatus* FELIX (= *H. leenhardti* KILIAN), *H. gibbosus* VON KOENEN et *H. karakaschi* UHLIG. Kemper *et al.* (1981) modifient légèrement la diagnose de ce genre auquel ils adjoignent *H. heteroptychus* PAVLOW. En accord avec Company (1987), je pense que les espèces *H. karakaschi* et *H. heteroptychus* doivent être intégrées au sein du genre *Neohoploceras* SPATH, qui regroupe des formes dont les tours internes sont bituberculés.

Kutek *et al.* (1987) distinguent deux ensembles au sein du genre *Karakaschiceras* et définissent deux espèces nouvelles : *K. pruszkowskii* et *K. subgibbosum*. Le premier groupe, comprenant *K. quadristrangulatum*, *K. heteroptychum* et *K. subgibbosum*, est caractérisé par la petite taille des individus, la persistance de leur ornementation au stade adulte et par un nombre de côtes primaires plus grand que celui des tubercules ombilicaux. Les espèces *K. biassalensis*, *K. pronecostatum* et *K. pruszkowskii*, qui composent le deuxième groupe, se distinguent par leur taille plus importante, l'effacement partiel ou total de la costulation au stade adulte et par le nombre de côtes primaires identique à celui des tubercules ombilicaux. On peut également noter que le groupe de *K. quadristrangulatum* possède une costulation plus grossière, une section plus trapue (rapport E/H proche de l'unité) et un ombilic plus large.

La comparaison de *K. quadristrangulatum* et de *B. desori* montre qu'il existe de nombreuses affinités morphologiques (taille moyenne, section comprimée, involution modérée) et ornementales (côtes fasciculées issues de gros tubercules ombilicaux et plus ou moins divisées sur les flancs) qui permettent d'évoquer des relations phylétiques entre ces deux espèces. *K. quadristrangulatum* (SAYN) se distingue cependant par un ombilic légèrement plus étroit, une section trapézoïdale (flancs plats et ventre tronqué), des tubercules ombilicaux moins volumineux, des côtes plus rigides qui se divisent plus bas sur les flancs (tiers inférieur) et par la présence de constriction.

On peut ainsi envisager de faire dériver des *Karakaschiceras* du groupe «*quadristrangulatum*» des *Busnardoites* par l'intermédiaire de formes se rapprochant de *B. desori*. Cette évolution s'effectuerait par une innovation précoce et un processus néoténique. Le retard ontogénétique se traduit par la «réapparition» du motif «kilianelliforme» (innovation précoce) qui se prolonge (néoténie) sur une partie assez importante du phragmocône des *Karakaschiceras*.

L'hypothèse d'une filiation directe à partir des *Neocomites* (Company, 1987) n'est donc pas retenue.

Une dérivation des *Karakaschiceras* à partir des *Tirnovella premollica* ne doit cependant pas être totalement exclue. La comparaison de ces deux taxons permet aussi d'envisager dans ce cas une évolution par néoténie, mais sans innovation précoce, à la différence du schéma évolutif évoqué

précédemment. En effet, *T. premolica* conserve dans ses tours internes le motif «kilianelliforme». Cette solution implique une apparition plus précoce des *Karakaschiceras*, dès la zone à Pertransiens, ce qui n'est pas le cas dans le Sud-Est de la France, où il existe un hiatus stratigraphique relativement important entre les dernières *Tirnovella* et les premiers *Karakaschiceras*. La présence de certaines formes de *Karakaschiceras* dans la zone à Pertransiens (Kutek *et al.*, 1987), permet de combler le hiatus entre ces deux groupes. La dérivation à partir des *Tirnovella* de la zone à Otopeta est alors possible. L'apparition plus précoce des *Karakaschiceras* en Pologne qu'en France est intéressante à noter.

La morphologie et la costulation des individus du groupe de *K. quadristrangulatum* sont assez comparables à celles des représentants du genre *Neohoploceras* SPATH. Il est difficile de les séparer si leurs tours internes ne sont pas visibles. Ces fortes affinités suggèrent l'existence de relations phylétiques entre ces deux groupes. Elles seront discutées dans la partie consacrée aux *Neohoploceras*. Notons dès à présent que Kutek *et al.* (1987) font dériver les *Neohoploceras* de certaines espèces de *Karakaschiceras*, en particulier de *K. subgibbosum*, qui montre une tendance à la tuberculation latérale. L'hypothèse d'une dérivation des *Neohoploceras* à partir des *Kilianella* ou des *Sarasinella* fut exclu dès la création du genre par Spath (1939).

Description

Les *Karakaschiceras* ont généralement une section élevée, subtrigonale, relativement comprimée à l'âge adulte. L'involution, moyenne à forte, croit au cours du développement. Le mur ombilical est abrupt. Les flancs sont modérément convexes. Le ventre est lisse, étroit, tronqué au stade juvénile et bombé sur les tours externes. Trois stades ornementaux peuvent être distingués :

- Au stade juvénile (jusqu'à 15-20 mm de diamètre), les côtes naissent isolément à l'ombilic. Elles sont rigides et se divisent vers le milieu des flancs.
- Rapidement, elles se groupent par deux ou trois sur des tubercules ombilicaux et se bifurquent à différentes hauteurs selon les espèces. Des constriction plus ou moins marquées peuvent être présentes. Il n'y a jamais de tubercules latéraux.
- L'ornementation montre un effacement partiel ou total au cours de la croissance. Dans le premier cas, seuls subsistent les tubercules ombilicaux et les côtes externes, pourvues ou non de petits renflements marginaux.

La ligne de suture est très découpée avec des lobes asymétriques et une selle E/L divisée par un lobule médian profond.

Rapports et différences

Les formes à ombilic large et à costulation grossière sont difficiles à séparer des *Neohoploceras*. Ce genre se distingue par le stade bituberculé des tours internes, une involution plus faible et par une section beaucoup moins comprimée.

Les *Karakaschiceras* se différencient des *Leopoldia* par leur ornementation plus vigoureuse dans les tours internes et par l'aspect plus arrondi des terminaisons ventro-latérales des côtes.

Distribution

Sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*, horizon à *Quadrilaterangulatum*) - Valanginien supérieur (zone à *Trinodosum*, horizon à *Subheterocostata*).

Ce genre est généralement peu abondant dans les séries pélagiques du bassin vocontien. Il est plus fréquent sur la plate-forme provençale.

Karakaschiceras quadristrangulatum (SAYN)

pl. 1, fig. 10-12

1907 *Leopoldia quadristrangulata* SAYN - p. 56, pl. 3, fig. 21, pl. 5, fig. 20.

1987 *Karakaschiceras quadristrangulatum* (SAYN) - Kutek *et al.*, p. 727-728, pl. 1, fig. 2, 4-5, tfig. 4A-5B.

Dimensions (tabl. 3)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489884	LCH 84	(65)	27	19	0,29	0,42
		48	23	14	0,29	0,48
489885	LCH 91	54	24	15,2	0,28	0,44
489886	LCH 98	53	24	14,5	0,27	0,45
489871	LCH 98	97	45	23	0,24	0,46
489872	LCH 98	(80)	(35)	23,5	0,29	0,44
489887	VGL 85	50,5	25	11,4	0,23	0,50

Description

Ces formes sont de taille moyenne ($D_{max} = 8$ cm), faiblement involutes ($0,23 < O/D < 0,29$) pour des représentants du genre *Karakaschiceras*. Leur section est hexagonale avec des tours plus hauts que larges. Le maximum d'épaisseur se situe au niveau du bord ombilical qui se rattache à un mur ombilical vertical. Les flancs sont faiblement convexes. Le ventre est lisse et tronqué dans les tours internes et moyens. La mauvaise conservation (aplatissement) des quelques individus adultes ne permet pas de savoir si la région ventrale des tours externes est plus bombée comme c'est généralement le cas chez les *Karakaschiceras*.

Les côtes sont fines et fasciculées par deux ou par trois à partir de tubercules ombilicaux toujours peu développés. Elles peuvent se diviser à différents niveaux, mais le plus souvent sur le tiers inférieur des flancs. Il existe aussi quelques côtes intercalaires libres de longueurs différentes, pouvant elles mêmes se bifurquer. Toutes les côtes externes se terminent par de petits tubercules ventro-latéraux saillants et arrondis. Des constriction épisodiques viennent perturber ce mode d'ornementation, jusqu'au stade adulte.

Parmi les exemplaires étudiés, qui présentent tous une forte ornementation, le spécimen FSL 489871 (LCH 98) se distingue par sa grande taille et l'effacement latéral de sa costulation en fin de développement. Les exemplaires figurés par Kutek *et al.* (1987) sont de petite taille et toujours fortement costés ; ils n'ont certainement pas atteint l'âge adulte, comme l'envisagent ces auteurs.

Rapports et différences

L'ornementation «karakaschiceratide» (côtes regroupées par 2 ou 3 sur des tubercules ombilicaux et qui se divisent sur les flancs) des tours externes d'*H. heterophychus* a conduit certains auteurs (Kemper *et al.*, 1981 ; Kvantaliani *et al.*, 1986 et Kutek *et al.*, 1987), à inclure cette espèce dans le genre *Karakaschiceras*. Cependant, d'après la description de Pavlow (1892), *H. heterophychus* PAVLOW est caractérisée dans ses tours internes par la présence d'un tubercule latéral au point de bifurcation des côtes. Cette espèce correspond donc à la définition du genre *Neohoploceras* tel qu'il a été énoncé par Spath (1939). En l'absence des tours internes, *Neohoploceras heterophychum* se différencie des *Karakaschiceras* par un ombilic plus large, une section moins comprimée avec des tours presque aussi larges que hauts et par sa costulation plus grossière.

Comme le signale Sayn (1907), *K. quadristrangulatum* possède de grandes affinités ornementales avec *K. biassalensis*. Cet auteur note cependant que l'espèce de Karakasch se sépare par sa

costulation plus grossière, qui s'efface rapidement, par son involution plus forte et par l'absence de constrictions. Company (1987) considère que ces différences sont peu significatives et que *K. quadristrangulatum* représente le stade juvénile de *K. biassalensis*.

Les *Karakaschiceras* primitifs ont été attribués à *K. quadristrangulatum*, bien que Sayn (1907) ait décrit cette espèce à partir d'un phragmocône pyriteux de petite taille. La présence de constrictions sur les formes de plus grandes tailles de la partie inférieure de la zone à *Campylotoxus* du bassin vocontien ainsi que sur les individus figurés par Kutek *et al.* (1987) conduit à penser que ces exemplaires représentent le stade adulte de l'espèce. Ils permettent de compléter la description de l'holotype.

K. quadristrangulatum est probablement à l'origine des espèces du groupe «*biassalensis*». Cette évolution s'effectue par augmentation de l'involution, accroissement plus rapide de la hauteur du tour et accentuation de l'effacement de la costulation (accélération du développement ontogénétique). Cette filiation est confirmée par la répartition stratigraphique de *K. quadristrangulatum* qui semble apparaître à la base de la zone à *Campylotoxus* en domaine vocontien alors que les premiers représentants du groupe «*biassalensis*» ont été récoltés seulement à partir du sommet de cette zone dans le bassin du Sud-Est et dans les Chaînes bétiques (Company, 1987).

Distribution

Le type pourrait provenir de la zone à *Verrucosum* mais les exemplaires calcaires que j'ai récoltés proviennent uniquement de la base de la zone à *Campylotoxus* où ils caractérisent en particulier l'horizon à *Quadristrangulatum*. En Pologne, Kutek *et al.* (1987) citent cette espèce depuis la zone à *Pertransiens* jusqu'à la base de la zone à *Verrucosum*.

Karakaschiceras biassalensis (KARAKASCH)

pl. 1, fig. 6, 9

- 1889 *Hoplites biassalensis* KARAKASCH - p. 8-9, pl. 1, fig. 4-5.
- ? 1889 *Hoplites inostranzevi* KARAKASCH - p. 7-8, pl. 1, fig. 1-3.
- 1905 *Hoplites biassalensis* KARAKASCH - Baumberger, p. 48-51, pl. 10, fig. 1-4.
- 1907 *Hoplites biassalensis* KARAKASCH - Karakasch, p. 81-83, pl. 10, fig. 9, pl. 11 fig. 3, pl. 12, fig. 2, pl. 24, fig. 28, pl. 26, fig. 4.
- ? 1907 *Hoplites (Leopoldia) inostranzevi* KARAKASCH - Kilian, pl. 5, fig. 5.
- 1960 *Leopoldia leopoldi* (D'ORBIGNY) - Drushchits, p. 285, pl. 28, fig. 3.
- 1960 *Leopoldia biassalensis* (KARAKASCH) - Drushchits, p. 285-286, pl. 28, fig. 4, pl. 29, fig. 1, tfig. 79.
- 1962 *Leopoldia biassalensis* (KARAKASCH) - Collignon, p. 52, pl. 144, fig. 888. NON p. 94, pl. 213, fig. 933.
- 1967 *Leopoldia biassalensis* (KARAKASCH) - Dimitrova, p. 125-127, pl. 62, fig. 1.
- 1976 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Mandov, p. 82-83, pl. 21, fig. 3.
- 1981 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Kemper *et al.*, p. 283, pl. 40, fig. 1-3.
- 1985 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Company, p. 124-125, pl. 2, fig. 11-12.
- 1987 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Company, p. 148-150, pl. 12, fig. 4-8, pl. 19, fig. 10.
- ? 1987 *Karakaschiceras inostranzevi* (KARAKASCH) - Company, p. 150-151, pl. 12, fig. 1-3, pl. 19, fig. 9.
- 1990 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Thieuloy *et al.*, p. 71, pl. 2, fig. 4.
- 1991 *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - Ettachfini, p. 111-113, pl. 8, fig. 4-6.

Dimensions (tabl. 4)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		
489892	LCH 121	48	29	7	0,15	0,60		
489893	MTC 113	35	17,5	6,8	0,19	0,50		
489897	GRV 108	31	15,5	6,2	0,20	0,50		
Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	E.	O/D	H/D	E/D
487036	CAR 132	(58)	30	14		0,24	0,52	
487049	DES 82	48	26	11	10	0,23	0,54	0,38

Description

Ces formes sont généralement de petite taille ($D_{max} = 6 \text{ cm}$). Leur involution est très prononcée ($0,15 < O/D < 0,24$) et leur section fortement comprimée avec un ventre arrondi dès le stade juvénile. Le mur ombilical est subvertical.

L'ornementation des tours internes est constituée de côtes rigides, faiblement proverses, simples ou bifurquées sur le rebord ombilical et qui peuvent se diviser vers le tiers inférieur des flancs. Aucune constriction n'est visible. Avec la croissance, les *bullae* ombilicales s'affirment, ainsi que les tubercules marginaux qui tendent à s'étirer légèrement dans le sens spiral. Rapidement, la costulation latérale tend à disparaître. Il ne persiste alors que les tubercules ombilicaux, parfois volumineux, et la partie externe des côtes qui se terminent par de petites *bullae* ventro-latérales. Finalement, l'effacement devient total et les flancs sont entièrement lisse.

L'apparition de ces stades ornementaux successifs se fait à des diamètres différents selon les individus. Cependant, l'effacement de la costulation intervient avant la fin du phragmocône, souvent dès 20-30 mm de diamètre (pl. 1, fig. 6). Le ventre reste lisse jusqu'à l'ouverture qui n'a pu être observée dans son intégralité.

Rapports et différences

K. biassalensis se distingue de *K. quadristrangulatum* par sa plus faible involution, l'effacement plus précoce et l'absence de constriction à tous les stades de croissance. Ces caractères se manifestent au stade adulte de *K. quadristrangulatum* (FSL 489871, LCH 98). Le mécanisme évolutif qui produit la spéciation de *K. biassalensis* à partir de *K. quadristrangulatum* est donc une accélération du développement ontogénétique.

K. biassalensis ne peut être confondu qu'avec *K. inostranzevi* (KARAKASCH), qui se distingue par son ombilic un peu plus large, ses côtes légèrement plus grosses et par l'effacement plus tardif et moins complet de la costulation. La séparation de ces deux espèces est cependant très difficile. L'effacement plus ou moins précoce n'a pas de valeur systématique certaine. Ce caractère est difficile à utiliser car on ne connaît pas encore suffisamment la variabilité des deux espèces. Seule la section, qui est rarement observable sur les échantillons vocontiens, permettrait peut être de les différencier: à diamètre égal, le ventre de *K. inostranzevi* est nettement plus tronqué que chez *K. biassalensis* (cf. les figurations de Karakasch, 1889, concernant ces deux espèces).

Cependant, les caractères acquis par plusieurs individus de petite taille, tels que la forte involution, l'effacement précoce et le ventre arrondi, montre que ce sont probablement des exemplaires adultes microconches. *K. inostranzevi* montre un certain retard dans l'apparition de ces différents caractères. Il pourrait être interprété comme une forme macroconche immature, les formes macroconches adultes présentant les mêmes traits morphologiques que *K. biassalensis*, mais à un diamètre plus grand (effacement, ventre bombé). Pour confirmer définitivement cette hypothèse et mettre avec certitude en synonymie *K. biassalensis* et *K. inostranzevi*, il est nécessaire d'étudier une population plus abondante et des spécimens adultes et complets. La répartition stratigraphique pratiquement identique de ces deux espèces observée dans ce travail ainsi que par d'autres auteurs (Company, 1987 ; Thieuloy et al., 1992) est cependant un argument qui plaide en faveur de cette hypothèse.

Distribution

Partie supérieure de la zone à *Campylotoxus* (horizon à *Biassalensis*) - base de la zone à *Verrucosum*.

Karakaschiceras pronecostatum (FELIX)

pl. 1, fig. 1-2, 5, 7-8

- 1859 *Ammonites neocomiensis* D'ORBIGNY - Pictet et Campiche, p. 147-149, pl. 33, fig. 1-3.
1891 *Hoplites pronecostatus* FELIX - p. 184.
1896 *Hoplites leenhardti* KILIAN - Kilian et Zürcher, p. 965.
1901 *Hoplites leenhardti* KILIAN - Sarasin et Schöndelmayer, p. 76-78, pl. 9, fig. 7.
1907 *Hoplites pronecostatus* FELIX - Karakasch, p. 87-89, pl. 10, fig. 10, pl. 11, fig. 1.
1962 *Leopoldia pronecostata* (FELIX) - Collignon, p. 52, pl. 194, fig. 889-890.
1967 *Leopoldia pronecostata* (FELIX) - Dimitrova, p. 126, pl. 68, fig. 2, pl. 62, fig. 2.
1987 *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - Kutek *et al.*, p. 735-736, pl. 2, fig. 3, tfig. 4D-5A.

Dimensions (tabl. 5)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489888	LCH 118	48,5	25,4	10	0,21	0,52
489889	LCH 118	30	15,3	7	0,23	0,51
489890	LCH 119	30,4	13	8	0,26	0,43
489891	LCH 121	38	17	9,5	0,25	0,45
489894	MTC 122	32	16	6,8	0,21	0,50
489895	GRV 108	29	15	5	0,17	0,52
489896	GRV 108	29	14	5,5	0,19	0,48
489898	GRV 118	68	38	10	0,15	0,56
489899	ANG 314b	27	14	5,5	0,20	0,52
489900	ANG 318	(27)	14	6	0,22	0,52
489901	ANG 324a	77	36	21,5	0,28	0,47
489902	ANG 324c	72	34	17	0,24	0,47
		51	24	11	0,22	0,47

Observation nomenclaturale

H. leenhardti KILIAN est un synonyme subjectif d'*H. pronecostatum* FELIX, car ils ont la même espèce-type *A. neocomiensis*, figurée par Pictet et Campiche (1859).

Description

La morphologie générale de cette espèce permet de l'attribuer sans ambiguïté au genre *Karakaschiceras*. Il s'agit d'une forme de taille moyenne ($D_{max} = 8$ cm), à ombilic étroit ($0,15 < O/D < 0,28$) et à section comprimée.

Son ornementation, très particulière, ne permet aucune confusion avec les autres représentants du genre. Toutefois, elle est de type "karakaschiceratide" et permet ainsi de rattacher cette espèce avec certitude au genre *Karakaschiceras*. L'ornementation est constituée de fines côtes, rigides qui sont fasciculées par deux ou trois sur un tubercule ombilical. Elles se divisent à différentes hauteurs mais le plus souvent sur la partie inférieure des flancs. Quelques côtes intercalaires, plus ou moins longues, viennent s'ajouter à ce motif.

Sur la loge, les côtes, proverses à leur base, subissent une légère inflexion rétroverse sur la partie médiane du tour et sont ensuite projetées vers l'avant sur la partie externe des flancs, où elles s'évasent légèrement. Le tracé des côtes est donc assez flexueux sur la loge. Les tubercules ombilicaux tendent à s'étirer vers l'arrière. Deux rangées de petits tubercules, localisés à l'extrémité des côtes, encadrent la région siphonale qui reste lisse jusqu'à l'ouverture. L'effacement latéral de la costulation, qui débute un peu avant la fin du phragmocône, n'est jamais total, même sur les individus de grande taille. Les stades juvéniles sont caractérisés par la présence de constrictions (pl. 1, fig. 5).

Rapports et différences

La loge de *K. pronecostatum* est très semblable à celle de *N. neocomiensis* D'ORBIGNY par sa costulation fine, flexueuse et effacée sur la partie médiane des flancs. Ces similitudes ornementales avaient conduit Pictet et Campiche (1859) à considérer leurs exemplaires comme des formes adultes de *N. neocomiensis*. Cependant, lorsque la costulation des tours internes des *K. pronecostatum* est visible, la confusion est impossible ; le motif «karakaschiceratide» est en effet fort différent de la costulation fine, serrée et flexueuse qui caractérise le stade juvénile des *Neocomites*. Sur la loge, *K. pronecostatum* se distingue des *Neocomites* par sa costulation moins flexueuse, par un nombre moins important de côtes fasciculées à l'ombilic. De plus, les côtes se subdivisent le plus souvent sur le tiers inférieur des flancs et presque jamais sur la partie externe. On note un effacement plus précoce et plus prononcé de l'ornementation latérale. La section trapézoïdale est également très caractéristique chez *K. pronecostatum*.

K. pronecostatum dérive très certainement de *K. biassalensis*, qui le précède immédiatement. L'espèce de Félix montre une légère augmentation de la largeur de l'ombilic, un effacement plus tardif de la costulation latérale et elle est caractérisée par la «réapparition» des constrictions au stade juvénile. L'évolution qui conduit à *K. pronecostatum* semble donc s'effectuer par un processus néoténique.

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Verrucosum (horizon à *Pronecostatum* - base de l'horizon à *Peregrinus*).

Karakaschiceras n. sp. 1

pl. 1, fig. 3-4

1987 *Karakaschiceras* sp. 1 - Company, p. 151-152, pl. 12, fig. 9-10, pl. 19, fig. 11.

Matériel

Seulement 3 exemplaires ont été récoltés sur les coupes de Chateaufieux (CTV 117-132) et d'Angles (ANG 345).

Dimensions (tabl. 6)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489903	CTV 117	75	36	18	0,24	0,48
489904	CTV 132	54	22	16,4	0,30	0,41
		36,5	15	11	0,30	0,41

Description

Ces *Karakaschiceras*, de taille moyenne ($D_{max} = 7,5$ cm), sont assez involutes ($0,24 < O/D < 0,3$), et possèdent une section comprimée et subtrigonale. Les flancs sont légèrement convexes. L'épaisseur maximale de la section se situe au tiers inférieur des flancs. Le ventre plat devient faiblement bombé sur la fin de la chambre d'habitation.

L'ornementation se compose de côtes rigides, qui deviennent nettement proverses sur la partie inférieure des flancs, subissent une légère inflexion retroverse à mi-hauteur et s'infléchissent faiblement vers l'avant sur la partie externe des flancs. Elles naissent le plus souvent isolément, rarement par deux, de tubercules ombilicaux, dont le volume s'accroît au cours de la croissance. La plupart de ces côtes se divisent fréquemment à mi-hauteur où elles tendent à s'effacer légèrement. De rares côtes externes, assez courtes sont présentes. Sur la fin de la chambre d'habitation, les côtes ont un tracé presque falcoïde ; elles semblent traverser la région ventrale en dessinant des bourrelets convexes à peine marqués. Aucune constriction n'a été observée.

Rapports et différences

Les côtes larges, proverses sur la partie inférieure des flancs, souvent simples à l'ombilic et fréquemment bifurquées à mi-hauteur permettent de séparer facilement *Karakaschiceras* n. sp. 1 des *Karakaschiceras* qui le précèdent.

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum (horizon à Nicklesi).

Karakaschiceras companyi n. sp

pl. 2, fig. 1-4

Holotypus

FSL 489905, CTV 147 (pl. 2, fig. 2).

Locus typicus

Coupe de Chateauvieux (Hautes-Alpes).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum, horizon à Furcillata.

Derivatio nominis

Espèce dédiée à Miguel Company, auteur d'une importante monographie sur les ammonites du Valanginien des Cordillères bétiques.

Paratypus

FSL 489910, LCH 165 (pl. 2, fig. 1) - FSL 489906, LCH 159 (pl. 2, fig. 3) - FSL 489909, LCH 165 (pl. 2, fig. 4).

Diagnose

Cette espèce est caractérisée par sa forte involution et la régularité de son ornementation qui est composée de côtes fasciculées par deux à partir de tubercules ombilicaux épineux, dirigés vers l'arrière. La plupart des côtes se divisent à nouveau sur le tiers externe des flancs et elles ont un tracé falcoïde. L'effacement latéral de l'ornementation est plus ou moins prononcé mais jamais complet.

Matériel

18 exemplaires dont les types.

Dimensions (tabl. 7)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489905	CTV 147	102	51	21,5	0,21	0,50
		65	31,5	13	0,20	0,48
489906	LCH 159	66	32	12	0,18	0,48
		42,5	23	8	0,19	0,54
489907	LCH 162	66	35	11,5	0,17	0,53
489908	LCH 163	43	22	9	0,21	0,51
489909	LCH 165	70	36	10	0,14	0,51
		(46)	24,5	6	0,13	0,53
489910	LCH 165	80	41,5	13,5	0,17	0,52
		69	34	13,5	0,20	0,49
489911	LCH 175	77	42	11	0,14	0,55
489912	LCH 179	46	24	9	0,20	0,52

Description

Les représentants de cette nouvelle espèce ont une taille moyenne ($D_{max} = 10$ cm), une forte involution ($0,13 < O/D < 0,21$) et une section comprimée, dont l'épaisseur maximale se situe au tiers inférieur des flancs. Les flancs sont nettement convexes. Le mur ombilical est peu profond et abrupt. L'ornementation des tours internes est difficilement observable car le dernier tour est fortement recouvrant. Néanmoins, elle semble formée de côtes, espacées et assez rigides. Elles naissent sur un petit renflement ombilical et se bifurquent vers le milieu des flancs.

Ce motif est rapidement remplacé par des côtes proverses, plus serrées et fasciculées par deux sur des tubercules ombilicaux plus volumineux, épineux et dirigés vers l'arrière. La plupart des côtes se bifurquent à nouveau sur le tiers supérieur des flancs, dessinent une inflexion rétroverse régulière puis montrent sur la région externe des flancs une forte projection vers l'avant.

Dès le début de la loge, ce tracé flexueux devient nettement falcoïde. Les côtes s'élargissent progressivement sur la partie externe des flancs mais ne traversent jamais la région ventrale. La costulation s'atténue, puis s'efface au milieu des flancs sur la fin de la chambre d'habitation. Aucune constriction ne vient perturber ce motif ornementale régulier, où à un tubercule ombilical correspond généralement quatre côtes externes, auxquelles s'ajoutent de rares côtes intercalaires courtes localisées sur le bord marginal.

Le ventre, lisse et étroit, semble légèrement bombé sur la chambre d'habitation. L'ouverture n'a pas été observée. La ligne de suture est typiquement celle d'un *Karakaschiceras*.

Rapports et différences

Cette espèce constitue le stade ultime de l'évolution des *Karakaschiceras*. Elle se distingue de *Karakaschiceras* n. sp. 1, qui la précède, par un ombilic plus étroit et une tendance plus marquée à l'effacement de la costulation.

La costulation, très régulière et falcoïde sur la loge, ainsi que la forme de la section sont des caractères qui permettent de reconnaître facilement cette espèce au sein des *Karakaschiceras*.

C'est avec *Teschenites subpachydicranus* n. sp. que les convergences ornementales sont les plus grandes. En effet, cette espèce est également caractérisée par une fréquence importante de côtes fasciculées à l'ombilic, par de nombreuses bifurcations hautes sur les flancs et par un tracé falcoïde. La morphologie de la section et la forte involution de *K. companyi* n. sp. sont des caractères qui permettent de l'attribuer au genre *Karakaschiceras*.

Il est probable que les *T. pachydicranus* var *A* signalés par Thieuloy *et al.* (1992) dans la partie inférieure de la zone à Trinodosum correspondent en fait à des *K. companyi* n. sp., voire même à des *Karakaschiceras* n. sp. 1, car, malgré une récolte intensive, je n'ai trouvé aucun représentant du genre *Teschenites* à ce niveau.

Distribution

Valanginien supérieur, sommet de la zone à Trinodosum (horizons à Companyi et Subheterocostata).

Neohoploceras SPATH, 1939 pl. 2, fig. 5-9

Espèce-type

Ammonites submartini MALLADA.

Dimensions (tabl. 8)

Coll. FSI	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
<i>N. submartini</i>						
489917	LCH 119	25	10,5	7	0,28	0,42
<i>N. depereti</i>						
489918	LCH 119	26	10,4	8	0,31	0,40
489919	GRV 110	58	25	16	0,28	0,43
<i>N. arnoldi</i>						
487033	CAR 61	(50)	(21)	15	0,3	0,42
487034	CAR 79	25	10	8	0,32	0,4

Observations nomenclaturales

Le matériel récolté dans le Sud-Est de la France a été rapporté à trois espèces : *N. arnoldi* (PICTET et CAMPICHE), *N. depereti* (SAYN), *N. submartini* (MALLADA). Deux autres espèces sont parfois citées dans la littérature paléontologique : *N. provinciale* (SAYN) et *N. schardti* (BAUMBERGER). Lors de la création de *N. provinciale*, Sayn (1907) propose l'abandon de *N. arnoldi* qui est d'interprétation difficile à partir du lectotype, dont la conservation est médiocre. Baumberger (1906) avait sans doute une opinion semblable lorsqu'il proposa l'espèce *N. schardti*, à partir d'un matériel jurassien de bien meilleure qualité que celui de Pictet et Campiche. Thieuloy *et al.* (1990) admettent également que l'abandon de *N. arnoldi* est justifié et qu'il faut conserver *N. schardti* et *N. provinciale*.

Dimitrova (1967) puis Mandov (1976) considèrent que *N. provinciale* doit tomber en synonymie avec *N. arnoldi*. Company (1987) suit cette proposition et considère que *N. schardti* tombe également en synonymie avec cette espèce.

Le matériel récolté dans le Sud-Est de la France n'est pas suffisamment abondant et ne permet pas une étude approfondie des *Neohoploceras*. Je préfère donc suivre Company (1987) et conserver la seule espèce *N. arnoldi*, d'acceptation assez large.

Description

Ces ammonites de taille moyenne ($D_{max} = 6$ cm) ont un ombilic assez étroit ($0,28 < O/D < 0,32$). La section, épaisse sur les stades juvéniles, tend à se comprimer au cours du développement. Les flancs sont convexes et la région siphonale reste lisse et étroite.

La costulation présente deux stades bien marqués au cours de la croissance :

- Elle se compose de côtes issues isolément à l'ombilic qui se divisent à partir d'un tubercule latéral. Cette costulation est suivie par une ornementation plus irrégulière et plus forte, caractéristique du genre. Les côtes primaires portent des tubercules ombilicaux et latéraux, qui se développent perpendiculairement au flanc. Les tubercules latéraux sont souvent de plus fort relief (pl. 2, fig. 8). Les côtes primaires donnent naissance à des faisceaux de trois à cinq côtes secondaires. Des côtes simples ou bifurquées non tuberculées peuvent s'intercaler. Toutes les côtes se terminent par des petits nodules marginaux qui délimitent une étroite bande siphonale lisse. Quelques constrictions, assez marquées, complètent ce motif ornemental.

- Le deuxième stade de l'ornementation est caractérisé par la disparition, plus ou moins précoce-ment suivant les espèces, des tubercules latéraux et des constrictions. Les tubercules ombilicaux donnent naissance à des faisceaux de côtes (généralement deux) qui se divisent à nouveau vers le milieu des flancs. La costulation est plus flexueuse.

L'ornementation des *Neohoploceras* adultes est composée de côtes qui ne sont pas vraiment fasciculées sur un tubercule ombilical comme chez les *Karakaschiceras*, mais elles ont plutôt tendance à se regrouper sur le quart ou le tiers inférieur des flancs et elles se rejoignent en une côte primaire plus épaisse. Ce type de costulation peut se comparer à celui des *Dicostella* BUSNARDO, dont l'ornementation est caractérisée par des côtes primaires fortes, simples, rigides, qui donnent naissance vers le milieu des flancs à des faisceaux de 3 à 4 côtes, falcoïdes, proverses et non tuberculées.

N. arnoldi (PICTET et CAMPICHE) est caractérisé par trois stades ornementaux (Company, 1987).

Jusqu'à 15 mm de diamètre, le stade juvénile est composé de côtes qui naissent isolément à l'ombilic et qui se divisent sur le milieu des flancs à partir d'un petit tubercule. Elles se terminent sur la région ventrale par de petits renflements transverses qui délimitent une bande siphonale lisse et étroite. Il existe 4 à 5 constrictions par tour qui sont encadrées par deux côtes non bifurquées. A partir de ce diamètre et jusqu'à la fin du Phragmocône (vers 50 mm de diamètre), les côtes sont plus fortes et sont pourvues d'un tubercule ombilical et d'un tubercule latéral. Elles se divisent par deux ou par trois à partir de ce tubercule médian. Quelques côtes simples et atuberculées s'intercalent entre les côtes principales.

Le dernier stade est caractérisé par une section plus comprimée et élevée, une costulation plus flexueuse et par la disparition du tubercule latéral (vers 90 mm de diamètre pour *N. schardti* in Thieuloy *et al.*, 1990). Les côtes naissent par paire sur de gros tubercules ombilicaux et se divisent à nouveau sur le milieu des flancs.

N. depereti (SAYN) s'individualise facilement par la costulation grossière, rigide et espacée de ses tours internes. Entre deux constrictions bien marquées, il y a souvent deux à trois côtes simples, qui naissent sur un petit renflement ombilical, une côte au moins se bifurque, et plus rarement se trifurque, au niveau d'un tubercule latéral.

Dès la fin du phragmocône, les constrictions et les tubercules latéraux s'atténuent, puis disparaissent sur la loge. Les côtes sont alors plus flexueuses et se groupent par deux ou par trois sur le tiers inférieur des flancs où elles ont tendance à se renfler. Cette ornementation régulière est perturbée par quelques côtes intercalaires qui naissent sur le bord ombilical. La région siphonale, lisse, est encadrée par deux rangées de petits renflements marginaux qui terminent chaque côte.

N. submartini (MALLADA) se distingue par un ombilic relativement étroit ($O/D = 0,28$), par des côtes fines, serrées et assez souvent fasciculées par cinq sur le tubercule latéral. Les étranglements (4 à 5 par tour) sont accompagnés postérieurement par une côte simple qui s'épaissit

sur la région siphonale pour former un tubercule siphonal. Les tubercules ombilicaux apparaissent un peu plus tardivement.

Le stade final est caractérisé par la disparition des tubercules (vers 40 mm de diamètre, *in* Thieuloy *et al.*, 1990) ainsi que des constriction et par une section plus comprimée.

N. submartini, qui dérive des *N. arnoldi* et qui leurs succède, montre une disparition plus précoce de la tuberculation latérale. Cette accélération du développement ontogénétique se traduit également par une diminution de la largeur de l'ombilic au stade adulte (cf tableau dimensions).

Rapports et différences

La costulation trituberculée des tours internes des *Sarasinella* ainsi que l'absence de constriction permettent de les séparer assez facilement des *Neohoploceras*. La présence d'un fort tubercule latéral rapproche les *Neohoploceras* des *Kilianella*, mais ces dernières ne développent pas de tubercules ombilicaux dans les premiers tours.

Phylogénèse

Les fortes ressemblances morphologiques existant entre les genres *Sarasinella*, *Kilianella* et *Neohoploceras* ont permis à Arkell *et al.* (1957) d'envisager une dérivation des *Neohoploceras* à partir de l'un ou l'autre de ces deux taxons. Au contraire, pour Spath (1939) le genre *Neohoploceras* formerait un groupe distinct qui évoluerait parallèlement en se spécialisant et qui ne serait pas relié aux *Sarasinella* et aux *Kilianella*.

Company (1987) a noté les affinités qui existent entre les *Neohoploceras* et les *Karakaschicer*as. Cela est indubitable, car il existe de grandes ressemblances entre les tours internes des *Karakaschicer*as et les *Neohoploceras*. Les individus adultes du genre *Neohoploceras* sont caractérisés jusqu'à un fort diamètre (vers 5 cm parfois) par la persistance de la morphologie et de l'ornementation juvéniles des *Karakaschicer*as : faible involution, section large et les côtes qui naissent isolément à l'ombilic. Il y a donc un retard dans le développement ontogénétique des *Neohoploceras*, qui dérivent probablement des *Karakaschicer*as par un processus paedomorphique (Company, 1987). La néoténie s'accompagne d'une innovation précoce avec l'apparition de la tuberculation latérale dès le stade juvénile.

Distribution

Sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*, sommet de l'horizon à *Quadristrangulatum*) - base du Valanginien supérieur (zone à *Verrucosum*, horizon à *Peregrinus*).

Dicostella BUSNARDO, 1966

pl. 17, fig. 3

Espèce-type

Dicostella pitrei BUSNARDO.

Dimensions (tabl. 9)

Coll. FSI	Coupe	D.	H.	O.	E.	O/D	H/D	E/H
<i>D. allavensis</i>								
487035	CAR 131	74	35	23	34	0,31	0,47	0,97

En dépit de récoltes nombreuses, mon apport à la connaissance des *Dicostella* du Sud-Est de la France est fort médiocre, puisqu'un unique exemplaire a été récolté sur la coupe de Carajuan.

Diagnose (Busnardo *et al.*, 1966)

«Tours peu épais, se recouvrant à 50% environ. Fortes côtes principales peu ou pas tuberculées existant très tôt sur la moitié interne des flancs. Côtes secondaires, 4 fois plus nombreuses en moyenne, falciformes et proverses, sans tubercules ni clavi. Cloison très découpée, à L1 profond, et dissymétrique sans excès.»

Cette costulation bicomposite (côtes primaires fortes et côtes secondaires de moindre relief) est typique du genre.

Rapports et différences

Busnardo *et al.* (1966) et Company (1987) ont noté certaines affinités entre les *Dicostella* et certaines formes de *Karakaschiceras* qui lui sont contemporaines (*K. inostranzewi*, *K. biassalensis*, *K. pronecostatum* et *Karakaschiceras* n. sp. 1). Cependant, Company (1987, p. 212) n'exclut pas que certaines formes de *Dicostella* puissent dériver de *Neohoploceras*. Cette hypothèse phylétique semble pleinement justifiée depuis que Thieuloy *et al.* (1990) ont isolé une forme primitive de *Dicostella*, *D. allavensis* THIEULOY, FUHR et BULOT provenant de l'horizon à Peregrinus, qui est caractérisée dans ses tours internes et moyens par une costulation de type «néohoplocératide» (faisceaux complexes issus de *bullae* ombilicales proéminentes), remplacée sur la moitié du dernier tour par un motif typiquement «dicostellide» (costulation bicomposite).

Le mode de fasciculation périombilicale des côtes est un caractère systématique important, qui permet donc de distinguer aisément, les *Karakaschiceras*, les *Neohoploceras* et les *Dicostella*. La comparaison de l'ornementation de ces trois genres montre que leur évolution s'effectue par une tendance au regroupement des côtes sur le milieu des flancs.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Verrucosum).

Sarasinella UHLIG, 1905

Espèce-type : *Hoplites ambiguus* UHLIG.

Historique - acception - phylogénèse

Bien que la conception de ce genre soit restée remarquablement stable depuis sa création par Uhlig (1905), sa vaste répartition stratigraphique pourrait laisser supposer qu'il s'agit d'un genre polyphylétique, ce qui ne semble pas être le cas. Différentes espèces lui sont attribuées depuis la zone à Pertransiens (Company, 1987) jusqu'à la zone à Radiatus (Thieuloy, 1977 ; Vasicek et Michalik, 1986). Company (1987) évoque l'existence d'un hiatus important entre les espèces «primitives» et les formes «évoluées» et admet implicitement que le genre *Sarasinella* est limité aux formes du Valanginien inférieur, proches de *S. ambigua*. Toutefois, les *Sarasinella* décrites et figurées par Thieuloy (1977) comme *S. cf. ambigua* et *S. aff. varians*, sont des formes parfaitement compatibles avec la diagnose générique énoncée par Uhlig (1905).

La découverte, à proximité de la limite Valanginien-Hauterivien, de formes «ultimes» (*Sarasinella* n. sp. 1 et n. sp. 2) qui correspondent indubitablement à la définition du genre, confirme cette extension stratigraphique. La position intermédiaire de *S. biformis* (base de la zone à Verrucosum, Bulot *et al.*, 1993) et de *S. hirticula* (horizon à Peregrinus-base de l'horizon à Nicklesi, Bulot *et al.*, 1993), confirmées par mes récoltes, comble en partie l'important hiatus stratigraphique entre les *Sarasinella* du Valanginien inférieur et les formes «ultimes» du Valanginien supérieur.

Toutefois, il faut signaler que les formes du Valanginien supérieur se distinguent par leur plus petite taille, la brièveté du motif trituberculé, le moindre développement des *bullae* externes et la

plus faible fréquence des côtes bifurquées sur le tubercule médian. L'évolution, au sein du genre *Sarasinella*, correspond à une accélération du développement ontogénétique (brièveté du motif trituberculé) couplée à une progenesis (diminution de taille).

Dans l'attente d'une étude plus complète, basée sur un matériel plus abondant, rien ne permet d'isoler sous un nouveau statut générique ces formes «ultimes».

Les *Criosarasinella* THIEULOY ont certaines affinités morphologiques avec les derniers représentants du genre *Sarasinella*, ce qui suggère d'étroites relations de parenté entre ces deux groupes contemporains.

Ils ont effectivement en commun un stade juvénile trituberculé, qui est cependant moins développé dans les tours internes des *Criosarasinella*. Cette accélération du développement ontogénétique, qui se traduit par la régression du motif trituberculé, permet l'apparition du stade à côtes bifurquées sur la partie marginale des flancs, si caractéristique chez les *Criosarasinella*. Le passage des *Sarasinella* aux *Criosarasinella* s'accompagne d'une augmentation de la taille adulte, les macroconches pouvant atteindre plus de 15 cm de diamètre.

Description

Ces Neocomitidés, de taille moyenne, sont modérément évolutés. Leur section est comprimée et les flancs sont plus ou moins convexes. La région siphonale est tronquée à légèrement bombée. L'ornementation des tours internes se compose de côtes trituberculées qui naissent le plus souvent isolément à l'ombilic. Généralement, elles se divisent sur le tubercule médian. Entre ces côtes, s'intercalent quelques côtes atuberculées, simples ou fasciculées à l'ombilic. Sur le tour externe, les côtes sont fréquemment groupées par deux à l'ombilic et certaines se divisent sur le milieu des flancs. Leur tracé est plus flexueux. Jusqu'à un diamètre assez important, la région ventrale lisse est encadrée de deux rangées de *bullae* marginales saillantes, obliques ou radiales.

La ligne de suture est typiquement néocomitidienne avec des lobes L et U2 symétriques.

Distribution

Valanginien inférieur (zone à Pertransiens) - Valanginien supérieur (zone à Callidiscus).

Sarasinella (Luppovella) superba (SAYN) pl. 16, fig. 3

1907 *Thurmannia (Kilianella) superba* SAYN - p. 51-52, pl. 4, fig. 18-20.

1960 *Kilianella superba* (SAYN) - Nikolov, p. 182, pl. 19, fig. 3.

1991 *Kilianella superba* (SAYN) - Ettachfini, p. 92-93, pl. 2, fig. 3-5.

Dimensions (tabl. 10)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489859	VGL 72	(43)	(16)	17,5	0,41	0,37

Description

Ces ammonites, de petite taille, ont un ombilic large et une section subcirculaire. L'ornementation est constituée par des côtes qui naissent isolément à partir de tubercules ombilicaux. Elle est caractérisée par une alternance assez régulière de côtes simples sur toute la hauteur du tour et de côtes de plus fort relief qui se bifurquent à mi-flanc à partir d'un gros tubercule parfois épineux. Toutes les côtes sont assez rigides, radiales et se terminent par des renflements ventraux bien

marqués qui délimitent parfaitement la région siphonale lisse et tronquée. Quelques côtes simples peuvent s'intercaler sur la partie externe des flancs. Dans les tours internes et moyens, la section est plus haute que large et l'ornementation est pourvue de quelques constrictions assez larges qui vont disparaître au stade adulte.

Rapports et différences

Company (1987, p. 213) compare *S. (L.) superba* à *S. eucyrta* (SAYN) et remarque, très justement, que les affinités ornementales entre *S. (L.) superba* et les stades moyens de *S. eucyrta* sont indéniables, ce qui traduit un lien de parenté certain entre ces deux espèces. La persistance du motif juvénile chez les individus adultes de *S. (L.) superba* est certainement dû à un processus néoténique. *S. eucyrta* se distingue par l'abandon du mode trituberculé (vers 30-60 mm de diamètre, in Company, 1987), remplacé par des côtes à tracé moins rigide, simples ou fasciculées à l'ombilic et bifurquées sur le milieu des flancs.

Distribution

Valanginien inférieur - zones à Pertransiens et à Campylotoxus (base de l'horizon à Platycostatus).

Sarasinella hirticula THIEULOY et BULOT pl. 23, fig. 8

1992 *Sarasinella hirticula* THIEULOY et BULOT - p. 88-89, pl. 1, fig. 5, pl. 3, fig. 1.

Remarques

Les quelques exemplaires récoltés sont incomplets et aucune mesure n'a pu être faite.

Description

Ces formes de taille moyenne (Dmax = 75 mm) ont un ombilic relativement large, une section subrectangulaire à flancs peu bombés.

Les tours internes sont composés de côtes simples issues isolément d'une *bullae* ombilicale et pourvues d'un tubercule latéral, placé assez haut sur les flancs. Une à deux côtes intercalaires plus fines les séparent. Sur la fin du phragmocône les côtes s'organisent le plus souvent en faisceaux bi-composites à partir de *bullae* périombilicaux plus volumineux. Ces côtes sont plus flexueuses, plus denses et se divisent assez rarement sur les flancs. La région ventrale, lisse, est bordée de deux rangées de renflements obliques. Le mode fasciculé est progressivement remplacé sur la loge par des côtes simples. Sur la fin de la chambre d'habitation, elles alternent avec des côtes intercalaires de différentes longueurs.

Rapports et différences

Quelques représentants de cette espèce, récoltés à la limite des zones à Verrucosum et à Trinodosum, avaient été intégrés dans l'espèce *N. peregrinus* (Reboulet *et al.*, 1992). L'aspect de l'ornementation formée de côtes simples et de côtes intercalaires de moindre relief et la présence d'une tuberculation composée de *bullae* ombilicales volumineuses, de renflements margino-ventraux et de tubercules latéraux, rendent parfois difficile la séparation de ces deux espèces. Si le stade bituberculé de *S. hirticula* ne peut être observé, *N. peregrinus* se distingue par le tracé plus falcoïde de sa costulation et par un plus grand nombre de côtes bifurquées sur les flancs. *S. hirticula* s'isole des autres espèces du groupe par la brièveté de son stade bituberculé et par la position plus externe du tubercule latéral.

Distribution

Valanginien supérieur, limite des zones à Verrucosum et à Trinodosum.

Sarasinella varians (UHLIG)

pl. 23, fig. 7

1910 *Hoplites* (*Sarasinella*) *varians* UHLIG - p. 238-239, pl. 81, fig. 3.

Dimensions (tabl. 11)

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489781	LCH 170	(45)	18	14	0,31	0,4

Description

Cette forme de petite taille peut être rapportée à l'espèce d'Uhlig. L'ombilic est assez petit. La section ne peut être appréciée. La trituberculation des tours juvéniles est prolongée sur les tours moyens par un stade intermédiaire où les côtes primaires se divisent sur le tubercule médian. Les côtes restent simples à l'ombilic. Sur la moitié antérieure de la loge, ce motif ornemental est remplacé par des côtes fasciculées par deux à l'ombilic, certaines se divisent assez haut sur les flancs.

Rapports et différences

Cette espèce va être certainement à l'origine de *Sarasinella* n. sp. 2 (= *S. aff. varians* (*in* Thieuloy, 1977) où comme l'indique parfaitement cet auteur, le stade intermédiaire (division des côtes sur le tubercule latéral) est absent, le motif trituberculé est réduit aux tours internes et la densité des côtes est un peu plus importante. Cette nouvelle forme est plus récente (sommet de la zone à Trinodosum et la zone à Callidiscus).

Distribution

Cet unique exemplaire a été récolté à La Charce (banc 170) au sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Furcillata).

Sarasinella n sp. 1

pl. 23, fig. 9-10

Matériel

3 exemplaires.

Dimensions (tabl. 12)

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	<u>D.</u>	<u>H.</u>	<u>O.</u>	O/D	H/D
489783	LCH 172	60	24,5	23	0,38	0,41	40	15	16	0,4	0,38
489797	LCH 185	57	20,5	22	0,39	0,36	49	17,5	21	0,43	0,36

Description

Ces formes de petite taille ont un ombilic relativement large. Les tours sont simplement jointifs. La section est subrectangulaire. La trituberculation est présente sur la plus grande partie du phrag-

mocône. Les côtes principales trituberculées alternent avec une à deux côtes simples atuberculées et de moindre relief. Toutes ces côtes naissent isolément à l'ombilic. Leur tracé est rigide et faiblement proverse. Dès la fin du phragmocône et sur la chambre d'habitation, l'ornementation change rapidement. Elle est caractérisée par une très grande régularité ; les côtes sont bifurquées à l'ombilic à partir d'un petit tubercule étiré radialement, qui est progressivement remplacé par un véritable tubercule épineux. La costulation devient légèrement plus flexueuse avec la croissance. Certaines côtes sont bifurquées sur le tiers externe des flancs.

Rapports et différences

Le remplacement très rapide de la costulation trituberculée par le motif fasciculé permet de distinguer facilement cette espèce. Cette espèce diffère des véritables *Sarasinella* par l'absence des bifurcations à partir du tubercule médian. Cependant, la présence du motif trituberculé, le fort relief du tubercule marginal et les nombreuses côtes fasciculées à partir de tubercules étirés radialement sont des caractères typiques du genre. Cette espèce se distingue des *Criosarasinella* par l'absence de côtes bifurquées sur la partie externe des flancs.

Distribution

Sommet de la zone à Trinodosum et zone à Callidiscus.

Sarasinella n sp. 2 pl. 23, fig. 5, 11

1977 *Sarasinella* aff. *varians* (UHLIG) - Thieuloy, p. 108, pl. 5, fig. 1.

Matériel

3 spécimens.

Dimensions (tabl. 13)

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	<u>D.</u>	<u>H.</u>	<u>O.</u>	O/D	H/D
489803	LCH 187	50	20	17	0,34	0,4	(37,5)	(13)	(12)	0,32	0,35
489801	ANG 380	55	24,5	19,5	0,35	0,45	(37)	(12)	14,5	0,39	0,32
489800	LSS 105						35	15	11,4	0,33	0,43

Description

L'ombilic de ces formes de petite taille ($D_{max} = 5,5$ cm) est relativement étroit ($O/D = 0,34$). La section est comprimée. La trituberculation des tours internes est très fugitive car elle disparaît avant 15 mm de diamètre. Entre chaque côte principale trituberculée s'intercale une côte simple, atuberculée et légèrement plus fine. Sur la partie antérieure du phragmocône, ce motif est remplacé par des côtes groupées par deux sur de petits nodules ombilicaux. Certaines de ces côtes (pl. 23, fig. 6) portent encore une relique du tubercule médian. Sur la chambre d'habitation, les côtes deviennent plus souples, plus grossières et une des deux côtes se divise sur le tiers externe des flancs. Toutes les côtes présentent un petit renflement aigu sur le bord margino-ventral ; ces renflements sont légèrement moins prononcés sur les rares côtes intercalaires.

Rapports et différences

Cette nouvelle espèce, laissée en nomenclature ouverte en raison du nombre peu important d'exemplaires disponibles, se différencie de l'espèce d'Uhlig par la brièveté du motif juvénile

trituberculé et par l'absence du stade intermédiaire à bifurcations médio-latérales. L'absence de bifurcations hautes sur les flancs sépare parfaitement *Sarasinella* n. sp. 2 des espèces du genre *Criosarasinella*.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à *Callidiscus*).

Criosarasinella THIEULOUY, 1977

Espèce-type

Criosarasinella furcillata THIEULOUY.

Historique - acception - phylogénèse

D'après Thieuloy (1977), le genre *Criosarasinella* se distingue par le déroulement criocératique et le motif trituberculé du stade juvénile, caractères qui sont effectivement observables sur les figurations des paratypes de *C. furcillata* (pl. 5, fig. 4) et de *C. mandovi* (pl. 5, fig. 7). Le choix de ces paratypes rend difficile l'interprétation de ces deux espèces. En effet, leur morphologie ainsi que leur costulation sont nettement différentes de celles de leur holotypes respectifs. Le déroulement de ces paratypes semble durer plus longtemps que ne l'indique Thieuloy, leur ombilic est très ouvert et les bifurcations externes sont peu abondantes sur le phragmocône. Ces paratypes, qui n'entrent pas dans la variabilité de ces deux espèces de *Criosarasinella*, appartiennent certainement aux *Crioceratites* que l'on rencontre dans les mêmes niveaux stratigraphiques.

L'étude d'un matériel très abondant me conduit à restreindre l'acception du genre *Criosarasinella*, et à considérer qu'au stade juvénile, il n'y a jamais de véritable déroulement des tours. De plus, la trituberculation des tours internes est plus ou moins nette suivant les espèces, et souvent impossible à observer. Si la trituberculation des tours internes est bien développée chez *C. mandovi*, elle est plus fugitive et à peine marquée chez *C. furcillata*. Il semble donc que Thieuloy (1977) ait fait un amalgame entre les différentes formes ; il a de toute évidence utilisé des *Crioceratites* pour définir le genre et ses espèces. La présence de bifurcations externes sur les représentants de ces deux genres est probablement à l'origine de cette confusion. Il ne s'agit là que d'un phénomène de convergence.

Je propose la diagnose émendée suivante : A tous les stades de croissance, les tours sont jointifs ou faiblement recouvrants. La costulation des tours internes est composée de côtes primaires trituberculées entre lesquelles s'intercalent des côtes plus fines. Très rapidement, ce motif est remplacé par des côtes plus serrées, simples ou fasciculées au niveau de tubercules ombilicaux, et qui sont très souvent bifurquées sur le quart externe des flancs. Les côtes franchissent le ventre à l'approche du péristome. La ligne de suture est caractérisée par le développement prépondérant de l'élément externe du lobe L et le tracé pseudodicranide du lobe U2 (division du lobe U2 par une petite selle).

Description

Ce sont des ammonites de taille moyenne à grande ($D_{max} = 21$ cm pour certains macroconches adultes). L'ombilic est relativement large ($O/D = 0,4$ en moyenne). Les tours sont faiblement recouvrants ou simplement jointifs. La section des tours est subrectangulaire avec des flancs aplatis. Le ventre est arrondi.

Le stade juvénile est caractérisé par un mode trituberculé. Si ce motif est bien visible sur les individus appartenant à *C. mandovi*, il est par contre très fugitif chez le génératype. Les côtes

trituberculées souvent assez épaissies et rigides s'espacent progressivement et quelques côtes plus fines et atuberculées s'intercalent. Les tours moyens sont tout d'abord constitués par des côtes simples ou fasciculées à l'ombilic et qui ne se divisent pas sur les flancs. Assez rapidement, la plupart d'entre elles sont bifurquées sur la partie externe des flancs de telle sorte que la densité costale est très forte sur la région siphonale.

Sur la loge, on observe un renforcement des côtes, qui de plus tendent à naître isolément à l'ombilic. Le ventre est généralement franchi par les côtes à l'approche du péristome. La ligne de suture est caractérisée par le développement de l'élément externe du lobe latéral (L) et par la division du lobe U2 par une petite selle.

Les mécanismes pérarmorphiques (hypermorphose et accélération), qui sont à l'origine de l'individualisation des *Criosarasinella* à partir des *Sarasinella*, montrent une variation de leur intensité au cours de cette évolution. En effet, l'accélération du développement ontogénétique est plus importante chez *C. furcillata*, où le motif trituberculé est très fugitif et disparaît le plus souvent avant 1 cm de diamètre, alors que chez *C. mandovi* ce stade ornemental disparaît plus tardivement vers 3 cm de diamètre. Ce retard évolutif se traduit également par un ombilic plus ouvert chez *C. mandovi*.

L'hypermorphose est apparemment plus développée chez *C. mandovi* dont les macroconches (?) adultes sont de plus grande taille (D max = 21 cm) que ceux des *C. furcillata* (D max = 15 cm).

Rapports et différences

Elles ont été traitées dans la partie consacrée aux *Sarasinella*.

Distribution

Valanginien supérieur, sommet de la zone à Trinodosum (horizons à *Furcillata* et à *Subheterocostata*).

Criosarasinella furcillata THIEULOUY

pl. 17, fig. 5 ; pl. 18, fig. 1-8 ; pl. 19, fig. 1-6 ; pl. 20, fig. 2-6

1977 *Criosarasinella furcillata* THIEULOUY - p. 109-110, pl. 1, fig. 5, pl. 5, fig. 3, fig. 5 ?, non fig. 4 = *Crioceratites* n. sp. 1.

1977 *Teschenites neocomiensiformis drumensis* THIEULOUY - p. 97-98, pl. 2, fig. 4.

1990 *Criosarasinella furcillata* THIEULOUY - Thieuloy *et al.*, p. 68, pl. 2, fig. 1.

Dimensions (tabl. 14).

Description

Les formes microconches et macroconches de cette espèce ont pu être individualisées. Toutes les figurations antérieures correspondent à des individus macroconches juvéniles ou adultes. Aucun exemplaire microconche ne semble avoir été figuré.

Le microconche

La taille de ces individus peut atteindre 8 cm de diamètre. L'ombilic est relativement large ($0,32 < O/D < 0,41$). Les tours sont simplement jointifs ou très faiblement recouvrants. Aucun exemplaire ne montre de déroulement dans les tours internes. Leur section est comprimée et rectangulaire. Les flancs sont peu bombés. Le mur ombilical est abrupt.

Le stade trituberculé des tours internes a pu être mis en évidence seulement sur 3 individus (pl. 20, fig. 4 - FSL 489796, LCH 179). La force des tubercules est généralement faible, ce qui rend leur

observation délicate. Entre deux côtes trituberculées, s'intercalent deux à quatre côtes plus fines et atuberculées. Ce motif très fugitif, qui disparaît avant 15 mm de diamètre (pl. 20, fig. 4), est immédiatement remplacé par de fines côtes fasciculées par deux ou par trois à partir d'un renflement ombilical. Elles restent simples sur toute leur hauteur. Très rapidement, vers 2 cm de diamètre, cette costulation, qui devient légèrement flexueuse et faiblement proverse à sa base, est éminemment caractérisée par de nombreuses bifurcations sur le quart externe des flancs. Parallèlement, les tubercules ombilicaux ont tendance à s'étirer radialement. La densité costale est très importante sur la région siphonale. Quelques côtes simples peuvent s'intercaler entre les côtes bifurquées.

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		<u>D.</u>	<u>H.</u>	<u>O.</u>	<u>O/D</u>	<u>H/D</u>
Individus macroconches												
489729	LCH 172	109	38,5	(45)	0,41	0,35						
489730	LCH 173	96	30,5	41,5	0,43	0,32		<u>73</u>	<u>26</u>	<u>32</u>	0,44	0,36
488596	LCH 174	88	37	29	0,33	0,42		<u>56</u>	<u>19</u>	<u>19</u>	0,34	0,34
489743	LCH 174	(98)	(34)	41	0,42	0,35		(63)	24	(24,5)	0,39	0,38
488593	LCH 174	151	50	63	0,42	0,33		<u>88</u>	<u>32</u>	<u>36</u>	0,41	0,36
488797	LCH 174	(88)	(35)	31	0,35	0,4		(57)	(23)	20	0,35	0,4
488597	LCH 174							<u>68*</u>	<u>26</u>	<u>26</u>	0,38	0,38
489744	LCH 174	126	41,5	55	0,44	0,33						
489745	LCH 174	90	33	34	0,38	0,37		<u>65</u>	<u>23,5</u>	<u>24,5</u>	0,38	0,36
488816	LCH 178	90	30	34	0,38	0,33		<u>58</u>	<u>24</u>	<u>19</u>	0,33	0,41
488831	LCH 179	153	56	59	0,39	0,37		(96)	(36)	(33)		

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		<u>D.</u>	<u>H.</u>	<u>O.</u>	<u>O/D</u>	<u>H/D</u>
Individus microconches												
489731	LCH 174	48	17	17,5	0,36	0,35		<u>33</u>	(14)	(12,5)	0,38	0,42
488812	LCH 174	50	21	16	0,32	0,42		<u>32</u>	<u>14</u>	<u>11</u>	0,34	0,44
488798	LCH 174	53	20	19,5	0,37	0,38		<u>44</u>	<u>17,5</u>	<u>16</u>	0,36	0,4
488592	LCH 174	67	24,5	23,7	0,35	0,37		<u>48,4</u>	<u>23,6</u>	<u>11,8</u>	0,24	0,49
489735	LCH 174	57	22	18	0,32	0,39		<u>34</u>	<u>14</u>	<u>11</u>	0,32	0,41
489736	LCH 174	52	22	18	0,35	0,42		<u>47</u>	<u>20</u>	<u>17</u>	0,36	0,43
489737	LCH 174	52	18	20	0,38	0,35		<u>36</u>	<u>14,5</u>	<u>14</u>	0,39	0,4
489738	LCH 174	50	18,5	18	0,36	0,37						
489739	LCH 174	(67)	24	27	0,4	0,36						
489740	LCH 174	56	20	21	0,38	0,36		<u>38</u>	<u>15</u>	<u>14</u>	0,37	0,39
488803	LCH 174	(50)	(21)	17	0,34	0,42		<u>32</u>	<u>12,4</u>	<u>10,4</u>	0,33	0,39
488806	LCH 174	79	25,8	30,5	0,39	0,33		<u>53</u>	<u>22</u>	<u>17</u>	0,32	0,42
488799	LCH 174	68	22,5	27	0,4	0,33		<u>47</u>	<u>17</u>	<u>17</u>	0,36	0,36
488795	LCH 174	62	21,4	24	0,39	0,35		<u>43</u>	<u>18</u>	<u>15</u>	0,35	0,42
489753	LCH 174	71	23,5	29	0,41	0,33		<u>50</u>	<u>18,5</u>	<u>19</u>	0,38	0,37
488807	LCH 174	60	20,4	24,4	0,41	0,34		<u>47,4</u>	<u>17,6</u>	<u>19</u>	0,4	0,37

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
Individus macroconches								
487028	CAR 135	127	42,5	58	30	0,46	0,33	0,71
		(98)	(33)	(40)		0,41	0,34	
487029	CAR 135	94	36,5	37,5	25	0,4	0,39	0,68
487030	CAR 135	97	37	41	25	0,42	0,38	0,68

Tabl. 14

La costulation de la chambre d'habitation montre une très grande variabilité qui s'exprime essentiellement sous deux types morphologiques.

- Le premier ensemble regroupe des individus (pl. 18, fig. 6 - pl. 20, fig. 4 - FSL 489796) dont l'ornementation est constituée par des côtes fasciculées à l'ombilic, légèrement flexueuses et régulièrement bifurquées sur la partie externe des flancs. A l'approche de l'ouverture, les côtes sont majoritairement simples et franchissent le ventre en dessinant des convexités bien marquées. Le péristome est pourvu d'apophyses jugales et d'une visière ventrale courte (pl. 20, fig. 4).

- Le deuxième ensemble est composé de formes (pl. 18, fig. 3 - pl. 19, fig. 3 et 5) dont la costulation est comparable à celle de la loge de *C. mandovi*. Dès le début de la chambre d'habitation, les côtes sont majoritairement simples à l'ombilic. Les bifurcations externes sont rapidement remplacées par des côtes intercalaires externes courtes qui alternent avec des côtes simples. Entre deux côtes simples, le nombre des côtes intercalaires externes courtes varie de 1 à 3. Leur longueur est également variable. La chambre d'habitation de ces individus se distingue donc par la costulation plus grossière, plus rigide et plus simple.

L'analyse d'une abondante population de *C. furcillata*, provenant en particulier du banc 174 de la coupe de La Charce, montre une importante variabilité de l'ornementation de la chambre d'habitation. Il ne s'agit là que de variations individuelles.

Le macroconche

La taille des individus adultes peut atteindre 15 cm de diamètre. L'ombilic est relativement large ($0,33 < O/D < 0,44$). Les tours sont faiblement jointifs dans les tours internes et plus recouvrant au stade adulte. La section est comprimée. Le mur ombilical est profond et arrondi au passage avec les flancs. Les flancs sont plats à faiblement bombés. Le ventre est arrondi.

Les tours juvéniles de ces très grandes formes sont souvent mal conservés. Il est donc très difficile d'en donner une bonne description. Un individu (pl. 18, fig. 4) présente le stade trituberculé caractéristique des tours internes. La mauvaise conservation de la partie marginale des tours internes de cet exemplaire donne l'impression qu'ils sont déroulés, ce qui n'est pas le cas ; ils sont simplement jointifs. Le stade fasciculé, qui compose la costulation des tours moyens, est comparable à celui des microconches.

A partir de 7 cm de diamètre environ (pl. 18, fig. 8), les côtes fasciculées s'espacent progressivement ; s'intercalent alors une à trois côtes, de moindre relief, qui naissent isolément à l'ombilic. La costulation devient plus souple. Les tubercules ombilicaux sont plus volumineux et s'étirent radialement. Le point de bifurcation des côtes s'abaisse rapidement et se positionne au tiers externe des flancs. Ce stade ornemental correspond bien à celui de l'exemplaire figuré par Thieuloy (1977, pl. 5, fig. 3), que j'interprète comme un individu macroconche juvénile.

Les individus adultes de grande taille (pl. 17, fig. 5 - pl. 19, fig. 2) correspondent aux exemplaires qui ont été rangés dans *Teschenites neocomiensiformis drumensis* THIEULOY, qui doit donc être mis en synonymie avec *C. furcillata*. Leur loge est caractérisée par l'espacement plus grand et le renforcement des côtes et par l'augmentation du nombre de côtes intercalaires (4 à 5). Les côtes fasciculées à l'ombilic se transforment en côtes simples à l'ombilic qui se divisent seulement sur le tiers inférieur des flancs. La branche adorale est toujours de relief plus vigoureux. Les côtes qui sont bifurquées sur le tiers externe des flancs, présentent un tracé légèrement falcoïde. Elles franchissent le ventre en dessinant de fortes convexités bien marquées. Le péristome est apparemment simple.

L'extension stratigraphique pratiquement identique des deux morphes (micro et macroconche) est un argument supplémentaire pour les associer au sein de la même espèce.

Rapports et différences

Les tours internes trituberculés de *C. furcillata* rapproche cette espèce de certaines *Sarasinella*. Toutefois, ce motif est beaucoup plus fugitif chez *C. furcillata*. Les nombreuses bifurcations

externes sont très caractéristiques du genre *Criosarasinella*. Ce motif ornemental est très particulier chez les Neocomitidés.

La costulation dense, fine et fasciculée des tours moyens permet de séparer facilement cette espèce de *C. mandovi* dont les côtes sont le plus souvent simples à l'ombilic.

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum (horizons à *Furcillata* et à *Subheterocostata*).

Criosarasinella mandovi THIEULOUY pl. 16, fig. 4 ; pl. 20, fig. 1, 7 ; pl. 21, fig. 1, 3-7

1977 *Criosarasinella mandovi* THIEULOUY - p. 110-111, pl. 5, fig. 6, fig. 7 ?

Non 1993 *Criosarasinella cf. mandovi* THIEULOUY - Autran, pl. 3, fig. 3 = *Crioceratites* sp. nov.

Dimensions (tabl. 15)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches												
489776	LCH 172	90	33	35,5	0,39	0,37		67,5	26	27,5	0,41	0,39
489777	LCH 174	90	30	40	0,44	0,33		60	22	26,5	0,44	0,37
489778	LCH 174	136	41	62	0,46	0,3		86	30	35	0,41	0,35
489779	LCH 175	(215)	67	105	0,49	0,31		(147)	(44)	65	0,44	0,3
Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H				
487032	CAR 132	175	48,5	89	29	0,51	0,28	0,6				
		134	43,5	(65)		0,49	0,32					

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches												
489747	LCH 174	52	21	18	0,35	0,4		37	14,5	13	0,35	0,39
489748	LCH 174	65	23	27	0,42	0,35		(49)	(17)	19,5	0,4	0,35
489749	LCH 174	61	20,5	26,2	0,43	0,34		43	15,5	18	0,42	0,36
488811	LCH 174	54,3	19,6	20	0,37	0,36		37	15,2	13,7	0,37	0,41
488801	LCH 174	75	24	33	0,44	0,32		51,5	17,8	24	0,47	0,35
489750	LCH 174	64	20	29,5	0,46	0,31		48	17,5	18	0,38	0,36
489752	LCH 174	70	25	28	0,4	0,36		45	17	18,5	0,41	0,38
488804	LCH 174	54	19	19,4	0,36	0,35		40	16	14	0,35	0,4

Description

Cette espèce est essentiellement représentée par des individus de petite taille qui peuvent être interprétés comme des microconches.

Le microconche

Ces formes de petite taille ($D_{max} = 7,5$) ont un ombilic très ouvert ($0,35 < O/D < 0,46$). Les tours sont simplement jointifs. La section est subrectangulaire. Comme chez *C. furcillata*, le déroulement fugitif des tours internes mentionné par Thieuloy (1977) n'a jamais été observé.

Le motif trituberculé des tours juvéniles disparaît tardivement vers 3 cm de diamètre (pl. 21, fig. 5 et fig. 7). L'ornementation des tours moyens est composée de côtes le plus souvent simples à l'ombilic, qui se divisent fréquemment sur le bord margino-ventral.

C'est sur la chambre d'habitation que le style ornemental change brusquement. Le relief et l'espacement des côtes est plus important. Les bifurcations externes sont remplacées par des côtes intercalaires externes courtes. Les côtes simples sont assez rigides. La région ventrale est lisse sur le phragmocône. Sur la fin de la loge, les côtes franchissent le ventre de façon très convexe.

Le macroconche

A côté de ces formes microconches, il existe des individus de plus grande taille ($D_{max} = 21,5$ cm) largement ombiliqués ($0,39 < O/D < 0,51$), qui présentent dans les tours internes, une ornementation comparable à celle des microconches et qui correspondent certainement à des macroconches de cette espèce. Ce sont des formes de grande taille et très évolutives. Les tours sont simplement jointifs mais jamais déroulés. La section est subrectangulaire (beaucoup plus haute que large) avec des flancs plat à faiblement bombés. Le ventre et le mur ombilical sont arrondis.

Sur les tours internes (pl. 20, fig. 1), l'ornementation est composée de côtes qui naissent le plus souvent isolément ou parfois par deux à partir de petits tubercules ombilicaux saillants et étirés radialement. Elles alternent avec une ou deux côtes qui naissent sur le bord ombilical sans développer de renflements. La plupart des côtes se divisent sur le quart externe des flancs. Leur tracé est radial et légèrement flexueux.

Vers 6-7 cm de diamètre (pl. 20, fig. 1 et fig. 7), les tubercules ombilicaux deviennent plus volumineux et s'espacent progressivement. Les côtes qui naissent isolément de ces tubercules ombilicaux (= côtes principales) sont alors séparées par 3 ou 4 côtes intercalaires simples de moindre relief. Parallèlement, les nodules ombilicaux deviennent épineux.

A environ 10 cm de diamètre (pl. 20, fig. 7), des tubercules marginaux s'individualisent sur les côtes principales. Une constriction peu marquée accompagne ces côtes principales. Le nombre de côtes intercalaires varie de 4 à 5. Elles sont légèrement plus souples et les bifurcations externes moins fréquentes. L'épaississement des côtes principales entraîne l'apparition de pseudo-sillons. Plus tardivement, vers 12 cm de diamètre (pl. 20, fig. 7), un nodule latéral s'individualise sur le tiers externe des flancs. Son relief est comparable à celui des deux autres tubercules. Il disparaît rapidement vers 18 cm de diamètre (pl. 16, fig. 4).

Sur la fin de la loge de cet exemplaire adulte de grande taille ($D_{max} = 21,5$ cm), le rapprochement des côtes principales s'accompagne d'un effacement plus ou moins complet des côtes intercalaires. Apparemment, seules les côtes principales franchissent le ventre sur la loge en dessinant des bourrelets convexes.

Rapports et différences

La chambre d'habitation des formes microconches de *C. mandovi* présente des similitudes avec celle de *Crioceratites primitivus* n. sp. par la présence de côtes droites, rigides et simples à l'ombilic. Cependant, *C. mandovi* se distingue sur sa loge par l'alternance si caractéristique de côtes simples et de côtes externes courtes.

Les exemplaires macroconches de *C. mandovi* se différencient de ceux de *C. furcillata* par leur plus grande taille et leur ombilic plus ouvert. Comme chez les individus microconches, les macroconches de *C. mandovi* se distinguent par leurs côtes plus rigides qui naissent le plus souvent isolément à l'ombilic. Sur la loge, le motif bi ou trituberculé des côtes principales ne permet aucune confusion. De plus, elles naissent isolément à l'ombilic sans jamais se diviser sur les flancs.

Les exemplaires macroconches de *C. mandovi* et les représentants du genre *Eleniceras* ont beaucoup d'affinités morphologiques et ornementales, qui sont certainement à l'origine de nombreuses confusions.

C'est avec les *Eleniceras*, et en particulier avec *E. spinigerum* (VON KOENEN), que les affinités sont les plus grandes. En effet, le mode trituberculé des côtes principales des macroconches de *C. mandovi* est très comparable à la costulation trituberculée des *Eleniceras*. De plus, *E. spinigerum* est caractérisé par l'absence de sillons bien marqués en avant de chaque côte principale trituberculée. Le sillon qui accompagne les côtes principales de *C. mandovi* macroconche est également peu marqué.

Toutefois, les représentants du genre *Eleniceras* se distinguent par des côtes fasciculées à l'ombilic sur le phragmocône, plus flexueuses et proverses. La trituberculation de la loge est pérenne. En effet, chez *C. mandovi* (formes macroconches) la durée de vie du tubercule latéral est très brève. Sur les autres espèces du genre *Eleniceras*, les sillons sont nettement mieux marqués et sont entourés par deux côtes simples de fort relief et trituberculées.

La loge de *C. mandovi* macroconches peut être confondue avec celle des *Crioceratites*. Cependant, chez la plupart des espèces appartenant à ce genre, la costulation est beaucoup plus rigide et les côtes intercalaires sont plus fines et plus nombreuses (7 à 8).

Distribution

Valangien supérieur, zone à Trinodosum (horizons à *Furcillata* et à *Subheterocostata*).

? *Criosarasinella* n. sp. aff. *mandovi*

pl. 24, fig. 8-9

Matériel

Seulement deux individus ont été récoltés sur la coupe de La Charce (FSL 488588 (pl. 24, fig. 8 - FSL 488585 (pl. 24, fig. 9).

Description

La taille de ces individus n'excède pas 8 cm de diamètre. Ils sont fortement évolués (O/D = 0,5 ; pl. 24, fig. 8). Les tours sont simplement jointifs mais la compaction donne l'impression d'un déroulement sur l'exemplaire FSL 488588 (pl. 24, fig. 8). La section est comprimée avec des flancs plats. Le mur ombilical est peu profond et abrupt.

Au stade juvénile, les côtes trituberculées alternent avec une à deux côtes simples de plus faible relief. Ce mode ornemental est rapidement remplacé (vers 3 cm de diamètre) par une costulation homogène, atuberculée et le plus souvent simple à l'ombilic et parfois bifurquée sur la dernière partie du phragmocône. Aucune division n'a pu être observée sur les flancs. Sur la chambre d'habitation, les côtes sont plus fortes et plus espacées. Elles sont majoritairement simples sur le bord ombilical où elles montrent un tracé rétroverse qui est ensuite radial et relativement rigide sur les flancs. Une faible projection proverse se manifeste sur le bord externe. Les bifurcations externes et les côtes intercalaires externes sont très rares. Ce motif ornemental peut être perturbé par quelques strictions de très faible profondeur et parallèles à la costulation. Le ventre est lisse sur une grande partie de la loge. A l'approche de l'ouverture, quelques côtes traversent le ventre en dessinant des convexités à peine marquées.

Rapports et différences

L'ornementation de la loge de cette nouvelle espèce est proche de celle de *C. mandovi* : côtes simples à l'ombilic, relativement rigides et radiales. Cependant, *C. mandovi* se distingue par l'alternance, assez régulière, de côtes longues qui naissent à l'ombilic et de côtes externes courtes.

Criosarasinella subheterocostata n. sp.

pl. 22, fig. 1-9

? 1977 *Criosarasinella heterocostata* (MANDOV) - Thieuloy, p.111-112, pl. 5, fig. 8.

Holotypus

FSL 488820, LCH 178 (pl. 22, fig. 7).

Locus typicus

La Charce, Serre de l'Ane (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Subheterocostata).

Derivatio nominis

«*subheterocostata*» pour rappeler les relations avec les formes figurées par Thieuloy (1977, Pl. 5, fig. 8) pour le nom de *C. heterocostata* (MANDOV).

Paratypus

FSL 487093, CARF 135 (pl. 22, fig. 2) - FSL 489771, LCH 179 (pl. 22, fig. 3) - FSL 487094, LSS 94 (pl. 22, fig. 6) - FSL 489756, LCH 178 (pl. 22, fig. 8) - FSL 489765, LCH 178 (pl. 22, fig. 9).

Matériel

27 exemplaires provenant des coupes de La Charce, Angles, Chateaufieux et Les Sias.

Dimensions (tabl. 16)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches												
489756	LCH 178	(66)	(23)	28	0,42	0,35		46	17	16,5	0,36	0,37
488820	LCH 178	68,7	25,3	26,7	0,39	0,37		52	17	22	0,42	0,33
489767	LCH 179	61	23	21	0,34	0,38		(39)	18,5	12,5	0,32	0,47
Individu macroconche												
488830	LCH 181	147	51	59	0,4	0,35						

Diagnose

Criosarasinella qui se distingue par l'ornementation grossière et espacée de sa loge qui est composée majoritairement de côtes simples à l'ombilic, rigides, et dont la plupart se divisent sur le milieu des flancs avec un tracé falcoïde. Les côtes primaires sont généralement plus fortes.

Description

Le microconche

Ces *Criosarasinella*, de petite taille ($D_{max} = 7$ cm), ont un ombilic large ($0,34 < O/D < 0,42$). Les tours sont simplement jointifs. Leur section est subquadratique avec des flancs plats et subparallèles.

Le stade trituberculé des tours internes est observable sur un seul échantillon (pl. 22, fig. 6). Il est rapidement remplacé, vers 2 cm de diamètre, par des côtes simples ou fasciculées à l'ombilic, qui se divisent assez peu fréquemment sur la partie externes des flancs.

La costulation de la chambre d'habitation grossière et espacée, est caractéristique de l'espèce. Les côtes, qui naissent isolément à l'ombilic, très rarement par deux, sont rigides, saillantes et volumineuses sur la partie inférieure des flancs. La plupart d'entre elles se divisent à mi-hauteur ou au tiers supérieur des flancs, puis elles ont un tracé légèrement falcoïde. Les côtes secondaires ont un relief plus faible. Après un demi-tour de loge, les côtes franchissent le ventre (pl. 22, fig. 6 et fig. 7). Leur relief s'atténue sur la région siphonale. Le péristome n'est jamais conservé. Il faut signaler l'existence de quelques individus (pl. 22, fig. 6) possédant une costulation plus fines mais dont le mode ornemental est identique. Sur l'exemplaire FSL 487093 (pl. 22, fig. 2), le tracé falcoïde des côtes est particulièrement prononcé. Ce fragment de loge laisse supposer que cet individu est de grande taille. Le tracé falcoïde des côtes s'accroît donc au cours de la croissance.

Le macroconche

Cette description peut être complétée par celle d'un individu (pl. 22, fig. 1) de grande taille ($D_{max} = 15$ cm) dont les similitudes ornementales avec les microconches font penser qu'il appartient à cette nouvelle espèce.

La costulation du phragmocône est très mal conservée. Les côtes sont fasciculées par deux à partir d'un renflement ombilical.

Sur la chambre d'habitation, les côtes naissent isolément à partir de tubercules ombilicaux (= côtes principales), qui sont parfois volumineux. Certaines se divisent sur le tiers externe des flancs et adoptent alors un tracé légèrement flexueux. Progressivement, ces côtes principales sont séparées par une puis deux côtes intercalaires de plus faible relief, qui sont remplacées sur la partie marginale des flancs par de fines stries. La force des côtes principales s'atténue également. Ce motif est complété par l'adjonction de côtes intercalaires externes de longueur variable.

Sur la fin de la loge, la juxtaposition de deux côtes principales forme un petit sillon peu profond. Le relief des côtes s'atténue considérablement sur le ventre. Elles sont remplacées par de fines stries à peine marquées.

Rapports et différences

Cette nouvelle espèce se distingue des espèces contemporaines de *Criosarasinella* par ses côtes le plus souvent simples à l'ombilic, rigides et qui se divisent sur la moitié ou le tiers externe des flancs avec un tracé falcoïde.

Ce motif se manifeste sur la loge des individus macroconches de *C. furcillata*. Le mécanisme évolutif qui produit la spéciation de *C. subheterocostata* n. sp. à partir de *C. furcillata* est donc une accélération.

La position stratigraphique de cette nouvelle espèce, qui succède sans hiatus à *C. furcillata*, est un argument en faveur de cette dérivation.

Aucune confusion n'est possible avec *C. mandovi* (forme microconche) qui se distingue sur la loge par des côtes le plus souvent simples qui alternent assez régulièrement avec une côte externe courte.

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum (horizon à Subheterocostata).

La répartition stratigraphique de cette espèce est extrêmement limitée puisqu'elle a été récoltée entre les bancs 177 et 181 de la coupe de La Charce. Cette répartition stratigraphique est confirmée par les données fournies par plusieurs autres coupes (Angles, Les Sias et Carajan).

Neocomites UHLIG, 1905

(= *Eristavites* NIKOLOV, 1966 ; *Varlheideites* RAWSON et KEMPER, 1978)

Espèce type

Ammonites neocomiensis D'ORBIGNY.

Historique - acception - phylogénèse

Uhlig (1905) a donné une très large acception du genre *Neocomites*. Il a été peu à peu restreint au groupe de l'*A. neocomiensis* suite à la création de plusieurs taxons (*Calliptychoceras* SPATH, 1924 ; *Odontodiscoceras* SPATH, 1924 ; *Parandiceras* SPATH, 1939 ; *Endemoceras* THIERMANN, 1963 et *Tirnovella* NIKOLOV, 1966). Ainsi défini, le genre *Neocomites* est presque essentiellement composé de formes se rapportant aux groupes de *N. neocomiensis* et de *N. premolicus* (Company, 1987).

Bien que la costulation des tours moyens et externes de *Tirnovella premolica* se rapproche des *Neocomites*, cette espèce s'en distingue essentiellement par l'ornementation de ses tours internes : côtes grossières, simples à l'ombilic et divisées sur le milieu des flancs ; constrictions latérales ; tubercules margino-ventraux bien marqués qui se développent sur une partie de la région siphonale délimitant ainsi un sillon ventral étroit et profond (cf pl. 5, fig. 13). Ce motif, typiquement «kilianelliforme», subsiste assez longtemps au cours du développement ontogénétique. La persistance de ce caractère «primitif» au stade juvénile permet d'exclure cette espèce du genre *Neocomites* et de l'attribuer au genre *Tirnovella*. Les tours internes des *Neocomites* présentent un motif légèrement comparable à celui de ces formes primitives. Cependant, il ne se développe pas au-delà de 10 mm de diamètre. De plus, chez les *Neocomites*, les côtes sont plus fines, plus serrées et plus flexueuses. Les tubercules marginaux sont moins étirés et sont localisés sur le bord externe des flancs. La région ventrale est donc relativement plus large et ne présente pas de sillon. Les constrictions sont nettement moins marquées, voire absentes.

Outre ces différences morphologiques, *T. premolica* s'isole également des *Neocomites* par sa position stratigraphique. Il existe effectivement un hiatus entre les dernières *T. premolica* de la base de la zone à Pertransiens et les premiers *N. neocomiensis* et *N. teschenensis* du sommet de la zone à Campylotoxus (Busnardo et Thieuloy, 1979 ; Company, 1987 ; Bulot *et al.*, 1993), ce que je confirme par mes données.

A proximité de la limite Valanginien inférieur - Valanginien supérieur, plusieurs Neocomitidés tuberculés sur la chambre d'habitation ont été regroupés au sein de genres et de sous-genres divers. Ainsi, Nikolov (1966) crée le sous-genre *Eristavites* pour *N. platycostatus*. Contrairement à la proposition de Company (1987), qui suggère de mettre ce sous-genre en synonymie avec le genre *Neocomites*, certains auteurs (Autran, 1993 ; Bulot *et al.*, 1993) conservent ce sous-genre et lui adjoignent *N. beaumugnensis* et *N. teschenensis*. L'étude paléontologique des trois espèces *N. platycostatus*, *N. beaumugnensis* et *N. teschenensis* montre qu'elles n'ont pas de lien phylétique directe. La costulation tuberculée de la loge est seulement l'expression d'un phénomène de convergence. Le sous-genre *Eristavites* n'a pas de valeur ; il doit être mis en synonymie avec le genre *Neocomites*.

Un raisonnement similaire est applicable à *Varlheideites* RAWSON et KEMPER. Ce genre monospécifique se distingue uniquement des *Neocomites* par la costulation trituberculée des macroconches adultes. La fréquence du motif tuberculé au sein des espèces du genre *Neocomites* montre que ce caractère ne peut être utilisé pour séparer ces deux genres, qui ont de plus d'étroites affinités ornementales dans leurs tours internes. Il est en effet très difficile de séparer un *N. neocomiensis* macroconche d'un *N. perigrinus* microconche. L'expression d'un dimorphisme très

marqué chez une espèce ne justifie pas de la séparer au sein d'un genre distinct. C'est le cas pour les *Varlheideites* et les *Eristavites*, que je mets en synonymie avec *Neocomites*.

Les *Eristavites* et les *Varlheideites* sont intégrés au genre *Neocomites* car la costulation de leur phragmocône est en tout point semblable à celle des *N. neocomiensis*. L'ornementation tuberculée de la loge doit être utilisée uniquement comme critère spécifique et non générique ou subgénérique.

La révision du genre *Lyticoceras* HYATT a permis à Thieuloy (1971) d'isoler un ensemble de Neocomitidés, très fréquents de part et d'autre de la limite Valanginien-Hauterivien, qu'il isole au sein d'un sous-genre nouveau : *Neocomites (Teschenites)*. Ce rangement sous-générique semblait justifié par les étroites affinités morphologiques et ornementales existant entre les *Neocomites* et les *Teschenites*. Contrairement à l'opinion de Company (1987), qui propose de mettre ce taxon en synonymie avec les *Neocomites*, je considère que le groupe des *Teschenites* doit être non seulement maintenu mais élevé au rang générique.

L'exclusion des *T. premolica* et des *Teschenites* permet de restreindre le genre *Neocomites* au groupe de l'*A. neocomiensis* et aux formes dérivées qui se répartissent entre le sommet de la zone à *Campylotoxus* (horizon à *Platycostatus*) et le sommet de la zone à *Trinodosum* (horizon à *Subheterocostata*).

Cette nouvelle acception du genre *Neocomites* a des implications phylogéniques importantes et évidentes. Ainsi, l'hypothèse de Company (1987), qui suggère une dérivation des *Neocomites* du groupe «*neocomiensis*» à partir des *T. premolica*, ne peut être retenue. Il existe en effet un hiatus stratigraphique entre ces deux groupes de formes ce qui exclut des relations phylétiques directes. Company (1987) est alors obligé d'invoquer une migration, depuis le domaine méditerranéen oriental, de formes préadaptées et stratigraphiquement intermédiaires.

La présence du motif «néocomitidien» dans les tours internes des *Busnardoites* suggère d'étroites relations de parenté avec le genre *Neocomites* tel que je le conçois. On peut alors envisager, non pas une dérivation des *Busnardoites* à partir des *Neocomites* (Company, 1987), mais inversement, une origine des *Neocomites* à partir des *Busnardoites*. La position stratigraphique des *Busnardoites*, entre les derniers *T. premolica* et les premiers représentants du genre *Neocomites*, comble le hiatus entre ces deux groupes.

Des phénomènes paedomorphiques sont certainement responsables du passage des *Busnardoites* aux *Neocomites*. Par comparaison avec les formes adultes des *Busnardoites*, les premiers *Neocomites* montrent un arrêt prématuré de la croissance qui semble être l'expression d'une progénèse. En effet, la taille des *B. campylotoxus* microconches peut atteindre 12 cm de diamètre alors que les individus macroconches de *N. neocomiensis* ne dépassent pas 9 cm. Outre cette diminution de taille qui s'accompagne de la réduction de l'ombilic, la costulation du phragmocône des *Neocomites* devient plus fine, plus serrée et plus flexueuse.

N. neocomiensis, *N. teschenensis* et *N. platycostatus*, qui semblent apparaître en même temps au sommet de la zone à *Campylotoxus* (horizon à *Platycostatus*), dérivent directement et séparément des *Busnardoites*. Le détail de leur évolution sera développé lors de la description de chaque espèce.

N. teschenensis et *N. platycostatus*, qui représentent le pôle grossier des *Neocomites*, sont les moins évolués. Cependant, les trois espèces de *Neocomites* précédemment citées ont des caractères communs qui rappellent qu'elles ont une origine phylétique commune.

Ultérieurement, *N. neocomiensis* est à l'origine de *N. beaumugnensis*, qui se distingue par l'apparition d'un caractère nouveau (tuberculation) sur la partie adorale de leur loge (innovation tardive).

L'évolution de *N. peregrinus* à partir de *N. neocomiensis* s'effectue par une augmentation importante de la taille adulte ($D_{max} = 15$ cm) (hypermorphose) qui induit l'apparition de la costulation trituberculée chez les individus macroconches. La costulation de leurs tours internes est identique et typiquement néocomitidienne (côtes fasciculées, fines et denses).

Enfin, des phénomènes péramorphiques sont certainement responsables de l'individualisation des *Teschenites* à partir des derniers représentants du genre *Neocomites* (*N. aff. neocomiensis*). Les différences ornementales bien marquées entre ces deux groupes, nous avaient conduit à envisager la migration des *Teschenites*, depuis le domaine bétique, où elles semblent apparaître plus tôt que dans le Sud-Est de la France (Reboulet *et al.*, 1992). Cependant, l'étude des mécanismes d'hétérochronie du développement au sein des Neocomitidés tend à montrer qu'ils peuvent être à l'origine de variations morphologiques très importantes. A l'instar des *N. peregrinus*, il devient alors parfois très difficile de relier morphologiquement l'espèce souche et la forme dérivée, dont les différences peuvent être importantes lorsque le dimorphisme est très marqué.

Le détail des mécanismes évolutifs qui sont à l'origine des diverses espèces du genre *Neocomites* seront évoqués lors de la description de chaque espèce.

Description

Ce genre regroupe des formes de taille très variable et relativement involutes. Leur section est comprimée, subtrapézoïdale à subrectangulaire. Les flancs sont plats à légèrement convexes. Le ventre est tronqué à faiblement bombé sur la chambre d'habitation.

Dès les tours les plus internes, la costulation est fine et serrée. L'ornementation du phragmocône est composée de côtes le plus souvent fasciculées par deux à partir de petits renflements ombilicaux. Généralement, une de ces deux côtes se divise sur le tiers inférieur des flancs. Elles alternent, plus ou moins régulièrement, avec des côtes qui naissent isolément à l'ombilic. Toutes les côtes se terminent sur le bord ventral par des petits tubercules marginaux, étirés et légèrement proverses, qui encadrent une bande siphonale lisse et relativement large ; il n'y a jamais de sillon ventral. Les côtes se divisent parfois sur la partie externe des flancs. Le tracé des côtes est légèrement proverse et flexueux. Quelques côtes intercalaires externes, plus ou moins longues, sont présentes.

Sur la chambre d'habitation, la forme de la section se modifie et devient plus comprimée et plus élancée. L'ornementation devient plus grossière et parfois trituberculée. Le motif fasciculé peut être remplacé par des côtes simples à l'ombilic. Les bifurcations externes sont plus fréquentes. Les côtes peuvent franchir la région siphonale.

Le dimorphisme est plus ou moins marqué selon les espèces. Ainsi, la différence de taille et/ou d'ornementation entre le microconche et le macroconche est parfois importante (cf. *N. peregrinus*) ou plus faible (cf. *N. neocomiensis*). Le péristome des individus microconches est généralement pourvu d'apophyses jugales relativement courtes et étroites et d'une visière ventrale plus ou moins développée. Les exemplaires macroconches ont une ouverture simple, dont le tracé sinueux est parallèle à la costulation.

La ligne de suture est typique des Neocomitidés, avec un lobe L développé et symétrique ou faiblement asymétrique.

Rapports et différences

Tirnovella (Berriasien-Valanginien basal) est sans doute le taxon qui a le plus d'affinités avec les *Neocomites*. Le genre *Tirnovella* se distingue par une région ventrale arrondie, lisse et étroite et par la fréquence des bifurcations externes hautes.

Je rattache l'espèce «*premolica*» au genre *Tirnovella*, car l'ornementation du stade juvénile est nettement différente de celle du stade juvénile des *Neocomites*. La section est large et subcirculaire.

Les côtes, fortes, naissent le plus souvent isolément à l'ombilic et se divisent sur le milieu des flancs. Les bords margino-ventraux sont occupés par des tubercules bien marqués ; la bande siphonale lisse est ainsi très étroite et creusée en un sillon étroit. Enfin, l'ornementation du phragmocône et de la chambre d'habitation de cette espèce est caractérisée par de nombreuses bifurcations externes.

Le caractère «primitif» de la morphologie et de l'ornementation de l'espèce «*premolica*», permet de l'isoler assez facilement des *Neocomites* du groupe *N. neocomiensis* et de l'intégrer dans le genre *Tirnovella*. *T. premolica* est la forme ultime de ce genre ; elle conserve des caractères ancestraux au stade juvénile et acquiert au cours de sa croissance une morphologie «évoluée», plus involute, plus comprimée et une région ventrale plane, annonçant les *Busnardoites*.

Comparés aux *Neocomites*, les représentants du genre *Teschenites* se distinguent principalement par l'absence de formes trituberculées à tous les stades de croissance ainsi que par le franchissement ventral des côtes et l'effacement latéral de la costulation relativement bien marqués et précoces. La région siphonale est également plus arrondie. Les faisceaux bicomposites qui composent l'ornementation du phragmocône des *Teschenites* sont moins fréquemment divisés sur les flancs et leurs tubercules marginaux sont nettement moins marqués, voire absents. Le statut générique des *Teschenites* est également justifié par leur répartition stratigraphique qui relaie sans hiatus et même avec un léger chevauchement celle des *Neocomites*.

Distribution

T. premolica étant exclu des *Neocomites*, ce genre a une répartition stratigraphique plus étroite. Les premiers représentants apparaissent au sommet de la zone à *Campylotoxus* (horizon à *Platycostatus*) et les dernières formes disparaissent dans la partie supérieure de la zone à *Trinodosum* (horizon à *Subheterocostata*).

Neocomites neocomiensis (D'ORBIGNY)

pl. 4, fig. 1-12 ; pl. 5, fig. 4-12, 14 ; pl. 6, fig. 7-8 ; pl. 7, fig. 7-8

- 1841 *Ammonites neocomiensis* D'ORBIGNY - p. 202-204, pl. 59, fig. 8-10.
- Non 1860 *Ammonites neocomiensis* D'ORBIGNY - Pictet et Campiche, p. 847, pl. 33, fig. 1-3 (= *K. pronecostatum*).
- 1901 *Hoplites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Sarasin et Schondelmayer, p. 70-71, pl. 9, fig. 2-3.
- 1907 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 29-30, pl. 3, fig. 6, 9-11, 14.
- ? 1907 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) var. *subtenuis* SAYN - p. 30, pl. 3, fig. 5.
- 1907 *Hoplites (Neocomites) neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Kilian, pl. 3, fig. 6.
- 1907 *Hoplites (Neocomites) neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Baumberger *et al.*, 1907, p. 15-20, fig-text. 1, pl. 1, fig. 1.
- 1919 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 102-103, pl. 11, fig. 3, 7.
- 1960 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Nikolov, p. 184-185, pl. 23, fig. 1, 2.
- 1967 *Neocomites neocomiensis neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Dimitrova, p. 112, pl. 53, fig. 4.
- 1976 *Neocomites (Neocomites) neocomiensis neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 72-73, pl. 12, fig. 2-3.
- 1981 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Arnaud *et al.*, pl. 1, fig. 3, pl. 2, fig. 2.
- 1987 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Company, p. 129-131, pl. 9, fig. 5-11; pl. 10, fig. 1-5.

1991 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Ettachfini, p. 100-102, pl. 4, fig. 1-12.

1993 *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 2, fig. 5.

Dimensions (tabl. 17)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches											
489929	LCH 123	82	(36)	(18)	0,22	0,44	47	24	9	0,19	0,51
489931	LCH 123	49	24	10	0,2	0,49	37,5	19	7	0,19	0,51
489939	LCH 127	85	40	20	0,24	0,47	47	23	10	0,21	0,49
489940	LCH 130	59,5	28,5	11,5	0,19	0,48	34	17	7	0,21	0,5
489950	LCH 135	60	28	12	0,2	0,47					
489952	LCH 135	55	26	12	0,22	0,47					
489942	LCH 146	63	32	12	0,19	0,51					
489958	ANG 325	65	30	16	0,25	0,46	41	19	9,5	0,23	0,46
489961	ANG 333	56	26	12	0,21	0,46					
489962	ANG 335	72	32	18	0,25	0,44	46	22	10	0,22	0,48
489970	CTV 121	57,5	26,5	12	0,21	0,46	33	18,5	6	0,18	0,56
489989	GRV 124	57	(24)	(14,5)	0,25	0,42	38	17	9	0,24	0,45
489992	VGL 105	76	23	16	0,21	0,3					

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches (?) (sans péristome)											
489932	LCH 123	31	15,5	6	0,19	0,5	(22)	(12)	(3,5)	0,16	0,55
489934	LCH 124	38	17	9	0,24	0,45	24,5	13	5	0,2	0,53
489964	ANG 337	41	19	7	0,17	0,46	35	17	(5)	0,14	0,49
489967	CTV 111	60	27	16	0,27	0,45	34	16		0	0,47
489968	CTV 111	46	23,5	9	0,2	0,51	27	13	5	0,19	0,48
489974	MTC 110	43	19	10	0,23	0,44	34	17	7	0,21	0,5
489957	MOR 120	36	18,5	7,5	0,21	0,51	22	(10)	(5)	0,23	0,45
489959	MOR 126	45	18,5	12	0,27	0,41	36	16	9	0,25	0,44
489960	MOR 126	48	23	11	0,23	0,48	30	14	(7)	0,23	0,47
489966	GRV 108	28	14	5	0,18	0,5	(18)	(9)		0	0,5
489967	GRV 108	55	28,5	12	0,22	0,52	30	15	(7)	0,23	0,5
489982	GRV 108	29	13	5	0,17	0,45	21,5	11		0	0,51
489983	GRV 108	40	19	8	0,2	0,48	(26)	15	4	0,15	0,58
489985	GRV 108	46	23	9	0,2	0,5	33	20		0	0,61

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches (avec péristome)						
489962	GRV 108	33	15,5	7	0,21	0,47
489963	GRV 108	34	16,5	6,5	0,19	0,49
489965	GRV 108	38	17	7,5	0,2	0,45

Description

Cette espèce est caractérisée par une très grande variabilité morphologique qui affecte principalement la taille de l'ombilic, la force et de la densité de la costulation. On peut distinguer deux

types morphologiques, reliés par de nombreux intermédiaires : le premier groupe comprend des individus à ombilic relativement large, à flancs arrondis et à costulation grossière ; le deuxième groupe renferme des spécimens à involution plus forte, plus comprimés et à côtes plus fines, plus nombreuses et plus flexueuses, se bifurquant fréquemment très haut sur les flancs.

La section des *N. neocomiensis* est subtrapézoïdale, comprimée, avec des flancs légèrement convexes. La région siphonale est tronquée et lisse.

Le microconche

Ces formes de petite taille peuvent atteindre 6 cm de diamètre. L'ombilic est relativement étroit ($0,17 < O/D < 0,27$). Les trois exemplaires (FSL 489962 = pl. 5, fig. 5 - 489963 = pl. 5, fig. 7 - 489965), qui sont pourvus d'apophyses jugales, ont une taille plus petite ($D_{\max} = 4$ cm). Leur involution est forte ($0,19 < O/D < 0,21$).

Les tours internes présentent une costulation dont la force et la densité sont variables. L'ornementation du stade juvénile, avec des côtes le plus souvent simples et assez rigides, est très rapidement remplacée par la double bifurcation caractéristique de cette espèce. Les côtes naissent alors par deux d'un petit renflement périombilical et la plupart se divisent à nouveau au tiers inférieur des flancs pour se terminer par une rangée de tubercules marginaux bordant la région siphonale. Toutefois, le point de bifurcation peut varier du tiers inférieur au tiers supérieur des flancs. Ce mode de costulation est quelques fois perturbé par des côtes intercalaires externes. Près du bord ombilical, les côtes ont un tracé légèrement rétroverse ; elles s'infléchissent ensuite vers l'avant sur la partie inférieure des flancs puis s'infléchissent vers l'arrière vers la moitié de la hauteur du tour ; enfin elles se projettent vers l'avant sur la partie externe des flancs. Les côtes assez rigides, dans les premiers stades acquièrent un tracé plus flexueux au cours de la croissance pour devenir légèrement falcoïde dans le dernier tour. Les apophyses latérales du péristome sont courtes et étroites.

Les formes primitives du sommet de la zone à *Campylotoxus* et de la base de la zone à *Verrucosum* ont une costulation plus espacée, légèrement plus forte, surtout sur la partie externe des flancs. Il devient alors difficile de les séparer des derniers représentants de l'espèce *B. campylotoxus*, qui ont un ombilic plus petit que les formes primitives. Le tracé falcoïde précoce des formes microconches de *N. neocomiensis* est un caractère qui accentue les ressemblances entre ces deux espèces. Toutefois, les nombreux faisceaux bicomposites qui ornent la coquille de *B. campylotoxus* sont toujours réunis à l'ombilic par un tubercule épineux dirigés vers l'arrière. Chez *N. neocomiensis*, les petits nodules ombilicaux qui donnent naissance aux côtes fasciculées, sont étirés radialement.

Dans le banc 108 de la coupe du Gouravour (milieu de la zone à *Verrucosum*), une abondante population de *N. neocomiensis* microconches a été récoltée. Six d'entre eux sont pourvus de leur péristome. Il est intéressant de noter que sur ces formes le tracé falcoïde des côtes est accentué sur la fin de la loge lorsque les apophyses jugales sont présentes. Sur la partie inférieure des flancs de la plupart des individus, une des deux côtes fasciculées à l'ombilic, est de plus faible relief et tend à s'effacer. Parfois leur limite devient très imprécise ; ces deux côtes se rejoignent donnant ainsi une sorte de petit méplat. La densité des côtes sur la partie externe des flancs est plus importante par la présence de côtes intercalaires externes plus ou moins longues. Il est parfois délicat de distinguer une véritable bifurcation sur le tiers externe des flancs d'une côte intercalaire indépendante. Sur certains exemplaires, les côtes sont remplacées sur la fin de la loge par de fines stries. Il devient alors impossible de suivre le tracé de cette costulation.

Le macroconche

Ces individus de taille moyenne ($D_{\max} = 8,5$ cm) ont un ombilic relativement étroit ($0,19 < O/D < 0,25$).

Son mode d'ornementation est calqué sur celui des individus microconches. Il montre cependant moins de variabilité. Le tracé falcoïde apparaît tardivement sur la partie antérieure de la chambre d'habitation. La densité des côtes externes est plus faible du fait du nombre moins important de côtes intercalaires et de la rareté des divisions très hautes sur les flancs. Les tubercules marginaux diminuent d'importance à partir de la fin du phragmocône ; la costulation tend à s'effacer et disparaît parfois presque complètement sur la chambre d'habitation.

Remarques

Au sein de la population de *N. neocomiensis*, il est possible d'isoler des formes à involution plus forte et à côtes très fines et serrées, qui sont parfois remplacées par des stries. Elles se séparent également par l'effacement plus important et plus précoce de leur costulation. Dans la zone à Trinodosum, les formes finement costées sont plus fréquentes que les formes « moyennes » de *N. neocomiensis*. L'absence de véritables coupures morphologiques entre ces formes (*N. aff. neocomiensis*) et les *N. neocomiensis*, qui coexistent tous deux dans la zone à Verrucosum et entre lesquelles il existe de nombreux intermédiaires, n'autorise pas à les séparer spécifiquement.

Rapports et différences

Les variétés « *subtenuis* » et « *subquadrata* » décrites par Sayn (1907) pourraient correspondre à des morphologies « extrêmes », dont l'expression n'est pas forcément contemporaine. Il semble en effet que *N. neocomiensis subquadratus* précède *N. neocomiensis subtenuis* et que ces deux espèces coexistent à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur (Bulot *et al.*, 1993). Cependant, les caractères distinctifs de ces deux taxons sont insuffisants pour les considérer comme des espèces à part entière.

La définition de *N. neocomiensis subtenuis* SAYN à partir d'un phragmocône pyriteux et sa position stratigraphique (Valanginien inférieur) ne permettent pas avec certitude de le rapprocher au pôle finement costé de l'espèce-type, car aucun des *N. neocomiensis* de ma collection ne montre l'atténuation des tubercules périombilicaux, caractérisant le variant *subtenuis*.

Le variant *subquadratus* n'a pu être reconnu car cette espèce est définie en grande partie d'après sa section subrectangulaire, caractère qui ne peut être mis en évidence à cause de la forte compaction du matériel récolté dans les bancs calcaires.

L'ornementation de *N. neocomiensis*, en particulier chez les formes primitives du sommet du Valanginien inférieur, est très comparable à celle des tours internes des derniers *Busnardoites*, qui demeure toutefois plus grossière. La spéciation de *N. neocomiensis* à partir de *B. campylotoxus* s'effectue principalement par une diminution de taille (progenèse) : les exemplaires microconches adultes de *B. campylotoxus* peuvent atteindre 12 cm de diamètre alors que les macroconches adultes de *N. neocomiensis* ne dépassent pas 9 cm de diamètre.

Distribution

Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxus* (horizon à *Platycostatus*) - Valanginien supérieur, zone à Trinodosum (horizon à *Nicklesi*).

Neocomites praediscus n. sp

pl. 6, fig. 10-16

Holotypus

FSL 489953, LCH 178 (pl. 6, fig. 14) (Individu microconche (?)).

Locus typicus

Serre de l'Ane, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum, horizon à Furcillata.

Derivatio nominis

Du latin «*prae*» (avant) pour la position stratigraphique de ces formes qui précède *T. callidiscus*, et «*discus*» pour rappeler la morphologie plate de cette espèce.

Paratypus

Individus microconches (?) : FSL 489944, LCH 158 (pl. 6, fig. 10) - FSL 489949, LCH 170 (pl. 6, fig. 11) - FSL 489948, LCH 170 (pl. 6, fig. 13) - FSL 489954, LCH 170 (pl. 6, fig. 15). Individu macroconche : FSL 489946, LCH 164 (pl. 6, fig. 16).

Diagnose

Il s'agit de formes fortement involutes et très comprimées. La costulation, fine, dense et flexueuse, est éminemment caractérisée par une bifurcation haute au quart externe des flancs et par un effacement latéral très important de la costulation. Le ventre est lisse et étroit.

Remarques nomenclaturales

Les *N. aff. neocomiensis* et *N. praediscus* n. sp. avaient été attribués à l'espèce *N. retowskyi* (SARASIN et SCHONDELMAYER) (Reboulet *et al.*, 1992) à cause des grandes affinités morphologiques et ornementales avec *T. callidiscus* THIEULOY. Les rapports avec cette espèce seront discutés ultérieurement. L'examen du type figuré par Sarasin *et al.* a permis de mettre *N. retowskyi* en synonymie avec *T. callidiscus*, ce qui confirme l'opinion de Thieuloy (1971). *N. retowskyi* ne peut donc pas être utilisé pour nommer ces formes ultimes de *Neocomites*.

Matériel

19 exemplaires, dont les types, qui proviennent exclusivement de la coupe de La Charce (Drôme).

Dimensions (tabl. 18)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches (?)											
489944	LCH 158	49	25	7	0,14	0,51					
489945	LCH 161	(27)	(15)	(3,5)	0,13	0,56					
489947	LCH 166	27	13	5	0,19	0,48					
489948	LCH 170						28	14	4	0,14	0,5
489949	LCH 170	30	16	4	0,13	0,53	17	9,5		0	0,56
489954	LCH 170	49	26	7	0,14	0,53					
489951	LCH 175						30	16	6	0,2	0,53
489953	LCH 178	47	26	5,5	0,12	0,55	(24)	14,5	(4)	0,17	0,6
489998	CTV 134	49	24	10	0,2	0,49					
Individu macroconche											
489946	LCH 164	94	50	13,5	0,14	0,53	(65)	39	12	0,18	0,6

Description

Cette nouvelle espèce regroupe des individus de taille petite (Dmax = 5 cm) à moyenne (Dmax = 9,5 cm), qui pourraient correspondre respectivement aux microconches et aux macroconches.

Ceci reste encore hypothétique, car on ne sait pas si les individus étudiés sont des adultes et aucun ne montre le péristome. L'involution est importante ($0,12 < O/D < 0,2$). La section est très comprimée avec des flancs légèrement convexes. La région siphonale est relativement étroite.

Individus microconches

L'ornementation, typiquement néocomitidienne, est composée de côtes fasciculées par deux à l'ombilic et divisées sur les flancs. Elles sont fines, très serrées et flexueuses. La costulation de cette espèce se distingue par une bifurcation latérale haute qui se situe au tiers et le plus souvent au quart externe des flancs, dessinant ainsi des petites fourches. Très précocement, ce tracé devient légèrement falcoïde au niveau de cette division latérale.

L'effacement de la costulation est très prononcé sur la chambre d'habitation mais de fines costules sont encore observables sur la partie médiane des flancs. Cet effacement peut intervenir dès la fin du phragmocône. Le ventre est lisse.

Individus macroconches

Le tracé des côtes est difficile à suivre car l'effacement latéral de la costulation est presque complet. Seuls les tubercules ombilicaux et la partie marginale des côtes sont visibles. Certains exemplaires sont ornés de fines stries flexueuses. Les côtes, proverses sur le bord externe, ne franchissent jamais le ventre. Les tubercules ombilicaux sont bien développés, épineux et dirigés légèrement vers l'arrière.

Rapports et différences

Comparés aux ultimes *N. neocomiensis* (*N. aff. neocomiensis*), *N. praediscus* n. sp. se distingue par une réduction notable de la taille de l'ombilic et une augmentation de l'effacement latérale qui est également plus précoce. Cette évolution s'effectue donc à partir d'une accélération du développement ontogénétique.

T. callidiscus se distingue principalement par le franchissement ventral des côtes (cette comparaison sera complétée ultérieurement avec cette espèce).

Distribution

Sommet de la zone à Trinodosum (partie sommitale de l'horizon à Nicklesi - horizon à Subheterocostata). Toujours sous-jacent à l'épibole de *T. callidiscus*.

Neocomites teschenensis (UHLIG)

pl. 6, fig. 3

- 1901 *Hoplites teschenensis* UHLIG - p. 56-57, pl. 3, fig. 4
1907 *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - Sayn, p. 32-33, pl. 3, fig. 13; pl. 6, fig. 6.
1960 *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - Nikolov, p. 185-186, pl. 24, fig. 1-2.
1967 *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - Dimitrova, p. 113, pl. 53, fig. 2-3.
1986 *Neocomites (Neocomites) teschenensis* (UHLIG) - Vasicek et Michalik, p. 460-461, pl. 1, fig. 5.
p.p. 1987 *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - Company, p. 133-134, pl. 10, fig. 6-9, non fig. 10-14 (= *N. platycostatus* SAYN).
1990 *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - Thieuloy *et al.*, p. 66, pl. 1, fig. 4.
1993 *Neocomites (Eristavites) teschenensis* (UHLIG) - Autran, pl. 11, fig. 6.

Dimensions (tabl. 19)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
487009	LPD 104	35	17	9	0,26	0,49
487010	LPD 104	40	18	11	0,28	0,45
487011	LPD 104	40	19	9	0,23	0,48
487012	ANG 324b	38	17	10	0,26	0,45
487013	LCH 118	48	20	15	0,31	0,42
487014	LCH 124	44	19	15	0,34	0,43

Description

La taille de cette espèce est comparable à celle du génotype et varie de 4 à 7 cm de diamètre. La section est trapézoïdale avec des flancs légèrement convexes. Le ventre est lisse et plat. L'ombilic est relativement large ($0,23 < O/D < 0,34$) avec un mur abrupt.

Le stade juvénile, avec une forte proportion de côtes simples, est très similaire à celui de *N. neocomiensis* et il est alors très difficile voire impossible de les différencier. Ce n'est qu'à partir d'une dizaine de millimètres de diamètre que s'installe l'ornementation typique et définitive de l'espèce. Elle consiste en un faisceau de côtes issues par 2, rarement par 3, d'un tubercule ombilical. La bifurcation de ces côtes sur le milieu des flancs est épisodique et très rare ainsi que la présence des côtes externes courtes. L'épaississement de l'extrémité supérieure des côtes à l'approche de la région ventrale n'est pas un caractère constant et régulier car elles alternent parfois avec quelques côtes légèrement plus minces.

Sur la chambre d'habitation, l'ornementation est grossière ; des épaississements médio-latéraux, étirés radialement, peuvent parfois apparaître. La costulation, assez rigide dans les tours internes devient ensuite plus sinueuse mais sans être réellement falcoïde dans les tours externes.

Rapports et différences

N. platycostatus SAYN est sans aucun doute la forme qui se rapproche le plus de *N. teschenensis*. Sayn (1907) signale cette ressemblance et qualifie *N. platycostatus* de forme «extrême». Company (1987) considère *N. platycostatus* comme une variété grossièrement costée de *N. teschenensis*. Cependant, l'ornementation très grossière et espacée chez *N. platycostatus* rend la distinction aisée avec *N. teschenensis*. *N. platycostatus* est effectivement caractérisé par des côtes de fort relief sur toute la hauteur des flancs, alternant avec des côtes plus faible, et par leur élargissement en forme de spatule près de la région siphonale. Enfin, le pourtour ombilical de *N. platycostatus* est orné par un grand nombre de côtes simples alors que la quasi-totalité des côtes de *N. teschenensis* y sont fasciculées.

Thieuloy *et al.* (1990) ont souligné la position stratigraphique particulière de *N. platycostatus* qui est localisé à la partie inférieure de la zone à Verrucosum alors que *N. teschenensis* se poursuit dans la partie supérieure de cette zone. Plus précisément, *N. platycostatus* est localisée de part et d'autre de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. La spécialisation de l'ornementation de *N. platycostatus* par rapport à *N. teschenensis* ainsi que leurs extensions stratigraphiques différentes sont des arguments en faveur du maintien du statut spécifique de *N. platycostatus*.

B. campylotoxus (forme microconche) présente assez souvent au stade moyen de son développement une ornementation composée de côtes fasciculées par deux à l'ombilic, flexueuses et qui se bifurquent que très rarement sur les flancs. A partir d'un fragment ou d'un individu incomplet, il devient alors très difficile de séparer cette espèce de *N. teschenensis* où ce même motif ornemental est caractéristique de l'état adulte. Il est surprenant de constater qu'Uhlig, ainsi que les auteurs mentionnés dans les synonymies de ces deux espèces, ne comparent pas ces deux formes. *N.*

teschenensis peut cependant se distinguer par la pérennité de ce motif ornemental (côtes simples fasciculées par deux à l'ombilic) qui occupe la totalité de la chambre d'habitation et par ses nodules ombilicaux faiblement étirés radialement et qui ne forment jamais de tubercules épineux.

Les similitudes morphologiques telles que l'allure de la section, la largeur de l'ombilic, une costulation grossière et espacée ainsi que le stade ornemental commun évoqué ci-dessus, permettent de relier phylétiquement *N. teschenensis* à *B. campylotoxus*. Cette évolution est le résultat d'un processus progénétique comme en témoigne la plus petite taille des individus adultes de *N. teschenensis* (Dmax = 7 cm de diamètre) par rapport aux formes microconches de *B. campylotoxus* (12 cm de diamètre).

Les variants à ombilic faible de *N. teschenensis* peuvent se distinguer facilement de *N. neocomiensis* par les 3 caractères suivants : tracé flexueux et non falcoïde des côtes ; très faible proportion de côtes bifurquées sur les flancs et épaissement margino-ventral des côtes.

N. beaumugnensis SAYN se sépare aisément de *N. teschenensis* par le brusque changement de costulation sur la loge (Sayn, 1907) où les côtes deviennent trituberculées, plus rigides et naissent le plus souvent isolément de l'ombic.

Distribution

Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxum* (horizon à *Platycostatus*) - Valanginien supérieur, zone à *Trinodosum* (horizon à *Nicklesi*).

Neocomites platycostatus SAYN

pl. 6, fig. 1-2, 4, 6

1907 *Neocomites platycostatus* SAYN - p. 33, pl. 3, fig. 1.

1982 *Varlheideites* ? sp. - Company, pl. 1, fig. 11.

1993 *Neocomites (Eristavites) cf. platycostatus* SAYN - Autran, pl. 11, fig. 2.

Dimensions (tabl. 20)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches						
487001	LPD 103	45	20	13	0,29	0,44
487002	LPD 104	114	46	32	0,28	0,4
		<u>88</u>	<u>39</u>	(27)	0,31	0,44
487003	LPD 104	94	32	32	0,34	0,34

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches						
489999	LPD 99	34	14	11,5	0,34	0,41
490000	LPD 100	52	21	15	0,29	0,4
487008	GRV 105	32	14,5	8	0,25	0,45
		<u>21</u>	<u>9</u>	<u>6</u>	0,29	0,43
487004	VGL 96	31	13	9	0,29	0,42
487005	VGL 101	56	23	17	0,3	0,41
487006	VGL 104	57	25	15	0,26	0,44
487007	VGL 105	48	23	12	0,25	0,48

Description

La morphologie de cette espèce est comparable à celle de *N. teschenensis*. La forme macroconche est figurée ici pour la première fois.

Le microconche

Ces formes de petite taille ($D_{max} = 6$ cm) ont un ombilic relativement large ($0,25 < O/D < 0,34$). Leur ornementation est composée de fortes côtes, larges, espacées et naissant isolément à l'ombilic ou plus rarement par deux. Ces côtes, qui se terminent sur le bord margino-ventral par un cuilleron (élargissement des côtes), alternent assez régulièrement avec une à deux côtes de plus faible relief. Sur certains exemplaires, on peut noter la présence d'un tubercule médian sur les côtes les plus fortes (FSL 489999 et 490000). Cette description, basée sur un abondant matériel, correspond bien à celle de l'holotype figuré par Sayn (1907, pl. 3, fig. 1) qui est interprété ici comme un individu microconche.

Le macroconche

A côté de ces formes microconches, coexistent des individus de plus grande taille ($D_{max} = 11,5$ cm), relativement évoluée ($0,28 < O/D < 0,34$) dont l'ornementation est presque identique.

Seulement deux individus de petite taille (FSL 487001 = pl. 6, fig. 5 et FSL 487008), interprétés comme des tours internes d'individus macroconches (?), permettent d'observer le stade juvénile qui est caractérisé par un ombilic légèrement plus étroit et des côtes plus fines qui peuvent se diviser sur la partie médiane des flancs avec un tracé falcoïde. La costulation néocomitidienne des tours les plus internes disparaît plus tardivement chez le macroconche que chez le microconche.

Au stade adulte, l'ombilic est de nouveau très large. Sur la chambre d'habitation, les côtes principales sont de plus fort relief et portent un tubercule latéral situé approximativement au tiers externe des flancs. Les côtes intercalaires, de même longueur, tendent à s'effacer. Celle qui suit immédiatement la côte principale à fort relief est parfois plus marquée. Le tracé est flexueux. Le cuilleron externe se pince pour former un tubercule étiré dans le sens de l'enroulement. Le ventre, lisse et faiblement bombé, est bordé par deux rangées de *clavi* assez espacés.

Rapports et différences

C'est avec *N. teschenensis* que les affinités ornementales sont les plus grandes. L'existence d'un dimorphisme bien marqué chez *N. platycostatus* est un argument qui plaide en faveur d'une séparation avec *N. teschenensis*. Les relations très étroites entre ces deux espèces suggèrent que *N. platycostatus* dérive également de *B. campylotoxus*. Effectivement, la morphologie des individus macroconches de *N. platycostatus* et leur costulation rappellent celles des *B. campylotoxus* macroconches qui se distinguent cependant par leur plus grande taille à l'état adulte, des côtes principales plus fortes et plus serrées, des côtes intercalaires externes plus courtes et des tubercules sphériques plus volumineux.

Par comparaison avec les macroconches adultes de *B. campylotoxus*, qui peuvent atteindre plus de 16 cm de diamètre, *N. platycostatus* montre un arrêt prématuré de la croissance (taille des macroconches adultes inférieure à 12 cm de diamètre). Cette évolution à partir des *Busnardoites* est l'expression d'une progénèse. Elle s'accompagne d'une innovation tardive (costulation cunéiforme) qui affecte l'ornementation des tours moyens et externes.

Distribution

Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxus* (horizon à *Platycostatus*) - Valanginien supérieur, zone à *Verrucosum* (base de l'horizon à *Pronecostatum*).

Neocomites peregrinus (RAWSON et KEMPER)

pl. 7, fig. 1-6

- 1978 *Varlheidites peregrinus* RAWSON et KEMPER - p. 167-169, pl. 1, fig. 1-3, pl. 2, fig. 1-3, pl. 3, fig. 1-2, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 1-3.
 1981 *Varlheidites peregrinus* RAWSON et KEMPER - Kemper *et al.*, p. 282, pl. 44, fig. 3-5.
 1990 *Varlheidites peregrinus* RAWSON et KEMPER - Thieuloy *et al.*, p. 69-70, pl. 3, fig. 1-4.
 1993 *Varlheidites peregrinus* RAWSON et KEMPER - Kemper, pl. 32, fig. 3-6, pl. 33, fig. 4.

Dimensions (tabl. 21)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches											
489805	LCH 122	68	27	22	0,32	0,4	(44)			0	0
489810	LCH 122	57,5	23	17	0,3	0,4	42	19	(14)	0,33	0,45
489813	LCH 124	71,5	33	18	0,25	0,46	(48)	24	11,5	0,24	0,5
489814	LCH 124	63	26	(20)	0,32	0,41	(39)	(16)			0,41
489815	LCH 124	58	25,5	17	0,29	0,44	(40)	16,5	(12)	0,3	0,41
489819	CTV 112	49	20	(16)	0,33	0,41	(34)				
489820	GRV 123	60	24	17	0,28	0,4	(42)				
489822	MTC 126	57	(22)	19	0,33	0,39	39	17	11,5	0,29	0,44

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches											
489804	LCH 116	(132)	(47)	(52)	0,39	0,36	(95)	35	(38)	0,4	0,37
489806	LCH 122	126	48	45	0,36	0,38					
489807	LCH 122	130	49	44	0,34	0,38	90	39	26	0,29	0,43
489808	LCH 122	147	51	59	0,4	0,35					
489811	LCH 122	(127)	(47)	(44)	0,35	0,37					
489812	LCH 122	125	46,5	44,5	0,36	0,37	90	37	25	0,28	0,41
489816	LCH 127	50	22	(17)	0,34	0,44	(45)	19	(12)	0,27	0,42
489817	CTV 105	(108)	(38)	(44)	0,41	0,35					
489818	CTV 108	109	44	36,5	0,33	0,4	(78)	(33)	25	0,32	0,42
489821	GRV 125	(103)	(37)	35	0,34	0,36	(78)	(30)			0,38
489823	MTC 127	103	40	(36)	0,35	0,39					
489824	MTC 128	102	39	(33)	0,32	0,38					

Description

Le dimorphisme, mis en évidence par Kemper et Rawson (1978), a pu être reconnu sur les exemplaires vocontiens.

Le microconche

Ces formes sont de taille moyenne (Dmax = 7,5 cm). Leur section est subquadratique et comprimée. L'ombilic est moyennement étroit ($0,25 < O/D < 0,33$).

L'ornementation des tours internes se compose de nombreuses côtes fines, denses et flexueuses. Elles sont faiblement proverses et issues le plus souvent par deux de petits tubercules ombilicaux.

Les divisions sont rares sur la partie externe des flancs, mais plus fréquentes sur le tiers inférieur. Ce motif se poursuit sans grand changement sur tout le phragmocône.

Sur la chambre d'habitation, la costulation devient plus grossière et plus espacée. Les côtes naissent isolément sur le bord ombilical où elles se renflent en un tubercule proéminent. Elles sont fortement inclinées en avant. Vers le tiers inférieur des flancs, la plupart de ces côtes se divisent, alors que certaines restent simples. Toutes les côtes s'élargissent sur la région margino-ventrale mais elles ne sont jamais spatulées. Entre deux côtes s'intercale une constriction ; puis deux à trois côtes intercalaires naissent sur le tiers inférieur du tour et qui se bifurquent parfois à différentes hauteurs. Ces côtes intercalaires sont de moindre relief que les côtes principales et s'affinent en direction de l'ombilic qu'elles atteignent rarement. Les côtes principales se divisent très peu souvent sur la partie externe des flancs. Les tubercules ombilicaux, plus ou moins épineux, sont dirigés vers l'arrière. La costulation franchit le ventre à l'approche de l'ouverture qui est pourvue d'apophyses jugales assez longues et étroites.

Le macroconche

Au stade adulte, les individus macroconches sont caractérisés par leur grande taille ($D_{max} = 15$ cm), leur section comprimée et une région ventrale arrondie. L'ombilic est relativement large ($0,32 < O/D < 0,41$). La morphologie des tours internes est conforme à celle du microconche.

Le stade juvénile est constitué principalement de côtes issues par paire de petites *bullae* ombilicales difficilement visibles.

Dans les tours moyens, la proversité des côtes est déjà plus forte. Quelques divisions apparaissent sur le tiers inférieur des flancs, ainsi que des côtes intercalaires de différentes longueurs. Rapidement, des côtes principales, simples à l'ombilic, s'individualisent par un plus fort relief. Entre chacune d'elles, s'intercalent quelques côtes plus courtes et qui s'effacent à leur base juste avant d'atteindre l'ombilic.

Ce mode de costulation, qui se rapproche de l'ornementation adulte du microconche, est remplacé sur le début de la chambre d'habitation par un motif trituberculé. La proversité des côtes trituberculées est assez prononcée sur la première partie de leur tracé. Après le tubercule latéral, qui est légèrement décalé vers le haut, les côtes montrent une inflexion rétroverse puis sont projetées vers l'avant sur la partie externe des flancs où elles s'évasent légèrement. Le tubercule externe tend à s'aplatir et à s'étirer dans le sens de l'enroulement. Le tracé falcoïde n'est jamais bien accentué, car avec la croissance, la proversité des côtes diminue. Entre chaque côte trituberculée, prennent place deux à trois côtes intercalaires simples qui naissent sur le pourtour ombilical. Très rapidement, les côtes trituberculées sont suivies d'une constriction. Au cours du développement, la profondeur de ces sillons s'accroît et les côtes intercalaires s'effacent progressivement, exceptée celle qui suit immédiatement la constriction. Cette côte va devenir plus forte et va acquérir progressivement, sur la fin de la loge, une trituberculation.

La costulation des exemplaires adultes est finalement réduite à des strictures relativement espacées et encadrées par deux côtes trituberculées ; le relief de la côte adorale ainsi que la vigueur de ces tubercules sont cependant moins accusés.

Rapports et différences

Par ses côtes fines, denses et fasciculées dans les tours internes, *N. peregrinus* possède de grandes affinités ornementales avec les *Neocomites* et en particulier avec *N. neocomiensis*, dont il dérive certainement. Cette évolution est le résultat d'une hypermorphose. La taille adulte de *N. peregrinus* (15 cm de diamètre pour les formes macroconches) est nettement supérieure à celle des macroconches adultes de *N. neocomiensis*, qui ne dépassent pas 8,5 cm de diamètre. Ce mécanisme permet l'apparition du motif trituberculé sur la chambre d'habitation des exemplaires macroconches de *N. peregrinus*.

N. neocomiensis se sépare assez facilement par la pérennité de sa fine costulation, dense et fasciculée, qui tend à s'effacer sur les flancs de la loge des individus adultes. Leur taille et leur ombilic sont également plus faibles.

N. teschenensis se sépare par la régularité de son ornementation composée de côtes groupées par deux à l'ombilic et exceptionnellement bifurquées sur les flancs.

Enfin le microconche de *N. platycostatus* s'isole par ses côtes principales à fort relief et à terminaisons nettement spatulées. La séparation des deux macroconches est plus subtile. Le macroconche de *N. platycostatus* s'isole par l'absence de véritables tubercules sur la côte adorale qui compose le doublet de côtes encadrant la constriction. Le tubercule externe des côtes trituberculées est légèrement plus étiré et les sillons sont un peu plus larges.

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus.

Cette espèce a été citée pour la première fois sur la plate-forme provençale par Thieuloy *et al.* (1990) et dans le bassin vocontien par Reboulet *et al.* (1992).

Neocomites beaumugnensis SAYN

pl. 6, fig. 9

1907 *Neocomites beaumugnensis* SAYN - p. 34, pl. 3, fig. 2-3, 17-18.

1987 *Neocomites beaumugnensis* SAYN - Company, p. 134-135, pl. 11, fig. 2-4, pl. 19, fig. 7.

Dimensions (tabl. 22)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489915	LCH 124	48	22	14	0,29	0,46
489916	MOR 125	(45)	17,5	(16)	0,36	0,39

Description

Ces *Neocomites* de petite taille ont une section trapézoïdale, comprimée sur le phragmocône et un peu plus large sur la loge.

L'ornementation du phragmocône de cette espèce est conforme à celle du phragmocône de *N. neocomiensis*. A ce stade, il est alors impossible de les distinguer.

Le motif ornemental change brusquement dès le début de la loge (vers D = 3 cm) : les côtes sont plus fortes, rigides, et plus espacées. Elles naissent assez souvent isolément à l'ombilic, plus rarement par deux. Elles sont faiblement proverses sur la partie inférieure des flancs et sont plus fortement projetées vers l'avant sur la partie externe des flancs. Cette rupture dans le tracé des côtes est très souvent soulignée par la présence d'un tubercule latéral situé sur le tiers externe des flancs ; il est accompagné par un petit nodule ombilical et par un petit tubercule épineux margino-ventral. Episodiquement, quelques côtes se divisent à partir du tubercule latéral. Les côtes trituberculées alternent assez régulière avec une à trois côtes de plus faible relief qui portent également des tubercules moins marqués.

Rapports et différences

Le brusque changement de l'ornementation rend cette espèce très facilement reconnaissable parmi les autres espèces de *Neocomites*. La costulation grossière de la chambre d'habitation,

l'alternance dans la force des côtes, les nombreuses côtes simples à l'ombilic et la présence de petits tubercules latéraux, rapprochent cette espèce de *N. platycostatus*. Cependant, les tours internes de *N. platycostatus* sont plus proches du groupe *N. teschenensis* ; le développement d'un cuilleron (fort épatement des côtes sur le bord siphonal) permet d'isoler facilement *N. platycostatus*.

Il ne fait aucun doute que *N. beaumugnensis*, par les caractéristiques de ses tours internes, est relié phylétiquement à *N. neocomiensis*. La taille adulte de *N. beaumugnensis* étant comparable à celle de *N. neocomiensis*, l'apparition de côtes trituberculées sur la chambre d'habitation, qui alternent avec une à deux côtes non tuberculées, ne peut s'expliquer que par une innovation tardive. Cette évolution s'accompagne d'une diminution de l'involution au cours de la croissance des formes dérivées.

Le motif ornemental de la loge de *N. beaumugnensis* a suggéré à Company (1987) l'existence de relations de parenté avec les représentants du genre *Rodigheroites* COMPANY, qui se distingue par une ornementation trituberculée qui affecte déjà une grande partie du phragmocône.

Cette dérivation peut s'expliquer par une progression centripète de la costulation trituberculée au dépend de la costulation néocomitidienne qui régresse dans les tours les plus internes (*R. belimelensis*). La pérennité de cette accélération du développement ontogénétique induit également une augmentation de la largeur de l'ombilic, qui se manifeste parfois par un déroulement au stade adulte de certains exemplaires (*R. cardulus* ; cf. fig. 11, pl. 12 in Company, 1987). Cette évolution s'accompagne d'un nombre plus important de côtes intercalaires simples (3 à 4).

A chaque étape de cette évolution, la taille adulte des espèces dérivées est plus importante. Cette hypermorphose est bien marquée pour le macroconche de *R. belimelensis* (FSL 489804, LCH 116 = pl. 5, fig. 1) qui mesure plus de 13 cm de diamètre.

Rodigheroites COMPANY, 1987

Espèce-type

Rodigheroites cardulus COMPANY.

Historique - acception - phylogénèse

Dans l'hypothèse d'une relation phylétique entre les Neocomitidés et les *Himantoceras*, *R. cardulus* serait la forme intermédiaire qui conduirait aux *Himantoceras*. Cette hypothèse est en accord avec la position stratigraphique de *R. cardulus*, entre les derniers *R. belimelensis* et les premiers *H. trinodosum* dans le Sud-Est de la France.

Description

Il s'agit de formes très évoluées qui peuvent parfois se dérouler. La section est subcirculaire dans les tours internes et modérément comprimée dans les tours externes. La région siphonale est légèrement convexe, étroite et lisse. Les côtes traversent parfois le ventre au stade final du développement.

Au stade juvénile, la costulation est néocomitidienne. Ce motif ornemental est très fugitif et il est rapidement remplacé par des côtes simples, fortes, rigides et trituberculées. Entre ces côtes principales, s'intercalent des côtes plus fines et simples, qui deviennent légèrement tuberculées au stade adulte.

Remarques sur la répartition stratigraphique de *Rodigheroites*

D'après Bulot *et al.* (1993, p. 53), le genre *Rodigheroites* apparaît dans la partie médiane de l'horizon à *Pronecostatum* et disparaît au sein de l'horizon à *Nicklesi*. Cependant, leur tableau

synthétique est en désaccord avec leurs coupes détaillées de ces niveaux stratigraphiques, dans lesquelles la répartition des espèces de *Rodigheroites* est différente. En effet, ils signalent la présence de *R. lamberti* dès la base de la zone à *Pronecostatum* dans les coupes d'Angles et de Beaumugne. De plus, aucune de leurs coupes ne montre la coexistence des *Rodigheroites* avec les *O. nicklesi* et les *Himantoceras*, deux taxons qui caractérisent la partie inférieure de la zone à *Trinodosum* dans le Sud-Est de la France. Ces auteurs ont certainement inclus dans ce tableau synthétique des données provenant de la plate-forme provençale où ils sient un exemplaire de *R. cardulus* récolté dans le banc X112 de la coupe des Allaves (Thieuloy *et al.*, 1990), niveau condensé qu'ils datent de la zone à *Trinodosum* mais qui correspond en fait au sommet de l'horizon à *Peregrinus* (Atrops et Reboulet, 1993).

Dans les Chaînes bétiques (Company, 1987, fig. 23), *R. cardulus* serait localisé uniquement à la base de la zone à *Pachydicranus*. Cette répartition stratigraphique est différente de celle du Sud-Est de la France, toutes données confondues. Parmi l'ensemble des coupes proposées par Company (1987), seule celle du Rio Quipar (fig. 18) montre la coexistence de *N. pachydicranus*, *O. sanctifirminensis* (= *O. nicklesi*) et *R. cardulus*. Sur la coupe de la Sierra del Lugar (fig. 14), *R. cardulus* est contemporain d'*O. sanctifirminensis* dans sa partie basale et il précède *N. pachydicranus* et *H. trinodosum*.

La compilation des données bibliographiques actuelles concernant le Sud-Est de la France (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Bulot *et al.*, 1993) ainsi que mes propres récoltes montrent donc que, contrairement à ce que constate Company (1987, fig. 23) dans les Chaînes bétiques, *R. cardulus* et *R. belimelensis* ne sont jamais contemporains d'*H. trinodosum*, mais le précèdent sans hiatus stratigraphique important.

Toutefois, on ne peut pas exclure une disparition plus tardive de *R. cardulus* dans les Chaînes bétiques. Cette espèce pourrait coexister avec un assemblage d'ammonites de la base de la zone à *Pachydicranus*.

Rodigheroites belimelensis (MANDOV)

pl. 5, fig. 1-3

1976 *Distoloceras belimelensis* MANDOV - p. 81, pl. 19, fig. 1.

Dimensions (tabl. 23)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
489804	LCH 116	134	45	57	0,43	0,34	(107)	35	43	0,4	0,33
489913	LCH 116	(40)	(16)	12	0,3	0,4	31	15	8,5	0,27	0,48
489914	LCH 123	50	19	18,5	0,37	0,38	38,5	15	12,5	0,32	0,39

Description

Le microconche

Leur taille atteint 5 cm de diamètre. L'ombilic est relativement large ($O/D = 0,37$). Au cours de l'ontogénèse, la section devient plus comprimée et subquadratique. Les flancs, faiblement convexes, convergent vers une région ventrale lisse, étroite, plane à légèrement convexe.

Jusqu'à 10 à 15 mm de diamètre selon les individus, l'ornementation est formé de côtes fines, simples et proverses qui sont partiellement remplacées sur la fin de ce stade par des côtes fasciculées par deux à l'ombilic, rarement bifurquées sur les flancs.

Ce motif, typiquement néocomitidien, est suivi d'une costulation trituberculée qui distingue parfaitement cette espèce de celles appartenant au genre *Neocomites*. Ces côtes, de fort relief, sont

rigides et naissent isolément à l'ombilic. Leur tracé, radial dans les tours internes, devient faiblement proverse sur la partie externe des flancs de la chambre d'habitation, ce qui leur donne un aspect convexe. La force des tubercules est variable. Le renflement latéral est situé sur le tiers externe des flancs. Le tubercule margino-ventral devient épineux sur la chambre d'habitation. Entre ces côtes tuberculées, s'intercalent quelques côtes (une à deux dans les tours internes et 3 à 4 sur la loge), plus fines et atuberculées au stade juvénile. Postérieurement, elles acquièrent des tubercules latéraux et marginaux mais moins prononcés que ceux des côtes principales.

Le macroconche

Toutes les espèces de *Rodigheroites* figurées par les divers auteurs sont des formes de petites tailles. Cependant, ces descriptions peuvent être complétées par un spécimen de ma collection (FSL 489804, LCH 116 = pl. 5, fig. 1) dont le diamètre est nettement plus important ($D_{max} = 13,5$ cm). Si cette attribution spécifique (ou même générique) est correcte, cet individu peut être interprété comme l'équivalent macroconche, probablement de *R. belimelensis*.

Cet individu de grande taille est très évoluée ($O/D = 0,43$). Malheureusement, le bord ventral des tours est endommagé et incomplet, ce qui donne l'impression d'un déroulement. Toutefois, chez les *Rodigheroites* le déroulement des tours n'est pas exceptionnel, comme le montre l'exemplaire figuré par Company (1987) sous le nom de *R. cardulus* COMPANYY.

Le stade juvénile est apparemment orné de côtes fasciculées par deux à l'ombilic, proverses et simples. Ce motif néocomitidien est rapidement remplacé, vers 3 - 4 cm de diamètre, par des côtes plus grossières, rigides et radiales. Le très mauvais état de conservation du phragmocône ne permet pas de déterminer avec certitude le moment d'apparition du stade trituberculé. Il est cependant bien visible sur la chambre d'habitation. Les côtes trituberculées sont suivies d'une côte de fort relief qui tend à se renfler dans sa partie médiane. Ce doublet encadre alors un sillon bien marqué. Les côtes intercalaires (4 à 5) sont simples et de moindre relief.

Rapports et différences

R. cardulus se distingue de *R. belimelensis* par son ombilic plus ouvert. Il montre une tendance au déroulement sur la chambre d'habitation, sa costulation est plus grossière et le motif «néocomitide» (côtes fasciculées) des tours internes est plus bref. Ces différences pourraient être seulement du domaine de la variabilité intraspécifique. Mais des arguments stratigraphiques tendent à confirmer la séparation spécifique.

R. lamberti (SAYN) est un nucleus pyriteux de petite taille dont l'ornementation est identique à celle des tours internes des *R. cardulus* figurés par Company (1987). Contrairement aux assertions de Company (1987), l'exemplaire figuré par Sayn (1907, pl. 4, fig. 11 ; coll. Lambert FSL 13245) est orné de côtes intercalaires pourvues de renflements latéraux et marginaux. Rappelons que ce caractère ne devient bien net que sur les tours externes. La costulation irrégulière et grossière peut entrer dans la variabilité intraspécifique de l'espèce. Toutefois, la méconnaissance de la distribution stratigraphique précise de *R. lamberti* et de son stade adulte, ne permet pas de l'attribuer avec certitude à *R. cardulus*.

Distribution

Tous les exemplaires que j'ai récoltés proviennent exclusivement de la zone à Verrucosum (horizon à Peregrinus).

Eleniceras BRESKOVSKI, 1967

Espèce-type

Eleniceras strevrecensis BRESKOVSKI.

Description

Ces ammonites peuvent être de grande taille, supérieure à 20 cm de diamètre. Les tours sont en contact jusqu'à la fin de la loge. L'ombilic est relativement large (O/D moyen = 0,4). La section est subrectangulaire avec des flancs subparallèles à bombés. La région ventrale est arrondie et moyennement large.

Les tours internes et moyens sont composés de côtes le plus souvent fasciculées par deux sur un tubercule ombilical dont le relief augmente avec la croissance. Quelques côtes naissant isolément sur le pourtour ombilical peuvent s'intercaler entre les côtes fasciculées. Les différentes espèces se distinguent assez bien au stade adulte.

La ligne de suture est de type néocomitidienne avec un lobe latéral très développé et modérément asymétrique par le développement de la branche extérieure (Thieuloy, 1977).

Les espèces de l'Hauterivien basal de Bulgarie du Nord (Breskovski, 1967) sont caractérisées par des constrictions qui apparaissent apparemment sur le phragmocône et qui vont se développer sur la loge où elles sont accompagnées, souvent de chaque côté, par une côte de fort relief, trituberculée.

Dans le cas d'*E. strevrecensis* BRESKOVSKI, ces côtes trituberculées sont de force égale et les constrictions bien marquées, tandis que chez *E. tchecchitevi* BRESKOVSKI le relief de la deuxième côte ainsi que les tubercules sont moins forts. La trituberculation intervient tardivement sur la loge de *E. transsylvanicum* (JEKELIUS). Les côtes trituberculées de ces différentes espèces sont séparées par des côtes simples et par des côtes parfois bifurquées sur les flancs. Elles sont au nombre constant de 4 à 5 sur la loge du générotipe. Sur la chambre d'habitation d'*E. tchecchitevi* et d'*E. transsylvanicum* le couple bourrelet-constriction se rapproche et le nombre de côtes intercalaires diminue (2 à 3) ; ces dernières tendent même à s'effacer. *E. nikolovi* BRESKOVSKI est caractérisé sur la loge par la bifurcation de la côte principale sur le tubercule médian et par le moindre développement du tubercule externe.

Toutes les côtes sont interrompues sur la région ventrale (Breskovski, 1967).

Les formes du Valanginien supérieur-Hauterivien basal du bassin vocontien sont malheureusement mal conservées et souvent fragmentaires. Les tours internes et moyens des exemplaires de grande taille ne sont que très partiellement observables.

Ce sont des *Eleniceras* de grande taille avec un ombilic relativement large. Les tours sont justes en contact ou faiblement recouvrants, mais en aucun cas déroulés. Leur section est subrectangulaire (beaucoup plus haut que large) avec des flancs faiblement bombés et un ventre arrondi.

Sur les tours internes et moyens (exemplaires FSL 487062-064-065), l'ornementation est typiquement néocomitidienne : les côtes sont simples ou le plus souvent fasciculées par deux sur un renflement ombilical plus ou moins volumineux. Elles sont relativement fines, serrées et légèrement proverses. Les divisions sur les flancs sont épisodiques.

Deux groupes de formes ont pu être distingués à partir de leur morphologie et de l'ornementation de leur loge : *E. aff. tchecchitevi* et *E. aff. spinigerum* (VON KOENEN).

Les formes apparentées à *E. tchecchitevi* (FSL 487060 à 487063) se caractérisent par leur taille moyenne, leur ombilic modérément ouvert et par la présence de constrictions qui suivent la côte trituberculée. *E. tchecchitevi* se distingue de ces formes par sa plus grande taille, son ombilic plus

large et par ses constrictions bien marquées, encadrées par deux côtes trituberculées. Il est probable que les individus du bassin vocontien correspondent aux stades juvéniles des exemplaires adultes figurés par Breskovski (1967). La diminution du diamètre de l'ombilic au cours de la croissance serait un argument pour les attribuer avec certitude à *E. tchechitevi*. L'apparition de la deuxième côte principale trituberculée se ferait plus tardivement au cours de l'ontogenèse.

Les trois exemplaires qui ont été attribués à *E. aff. spinigerum* (FSL 487065-066-067) sont de grande taille et fortement évolutés. Les tours sont simplement jointifs mais jamais déroulés. Les côtes, fortement trituberculées, ne sont jamais bordées de sillons et alternent avec 4 ou 5 côtes simples et de plus faible relief. Ces deux formes se distinguent du type de Von Koenen (1902, pl. 44, fig. 1) par leur ombilic plus ouvert.

Distribution

Les espèces récoltées en Bulgarie sont citées dans la zone à Radiatus (Breskovski, 1967).

Contrairement aux tableaux de répartition proposés par Thieuloy (1977) et Bulot *et al.* (1993), les formes du Sud-Est de la France s'individualisent dans la zone à Callidiscus et disparaissent dans la partie inférieure de la zone à Radiatus.

La seule espèce citée par Thieuloy, sous-jacente à l'épibole à *T. callidiscus*, est *E. cf. spinigerum*. Par sa morphologie et sa costulation, cette forme correspond certainement aux *Crioceratites* primitifs que l'on rencontre à ce niveau (sommet de la zone Trinodosum - zone à Callidiscus).

Quant aux *E. tchechitevi* cités par Bulot *et al.* (1993) dans l'horizon à Furcillata, ils pourraient correspondre aux individus macroconches de *C. mandovi* (voir cette espèce pour comparaison).

D'après Thieuloy *et al.* (1990), les premiers représentants du genre *Eleniceras* sont déroulés dans les tours adultes alors que les formes localisées au voisinage de la limite Valanginien-Hauterivien montrent un enroulement néocomitidien évolutive. Nous n'avons trouvé aucun individu se rapprochant des figurations de Thieuloy (1977, pl. 4, fig. 1 et 2). L'exemplaire de la figure 1 a été attribuée par Thieuloy à *E. cf. spinigerum*. Ce fragment de loge, par le nombre élevé des côtes simples non tuberculées et la rigidité de sa costulation, devrait être plutôt attribuée au genre *Crioceratites*. En ce qui concerne l'exemplaire de la figure 2 attribué à *E. tchechitevi*, le léger déroulement de la loge pourrait être dû à une déformation ou à une cassure de la loge. Aucun des *Eleniceras* de ma collection ne montre une amorce de déroulement et ceci même sur des formes supérieures à 20 cm de diamètre. Cependant, il faut noter que les tours des formes primitives sont simplement en contact alors que les exemplaires évolués de l'Hauterivien sont plus involutés.

Origine phylétique

Comme l'évoquait très justement Thieuloy (1977), le genre *Eleniceras* dérive du groupe des *Teschenites*. Les nombreuses affinités morphologiques, ornementales et cloisonnaires de leurs phragmocônes justifient pleinement cette hypothèse phylétique. Je pense qu'*E. nikolovi* dérive directement des *T. subflucticulus* n. sp., et non de *T. pachydicranus* variant A (= *T. subpachydicranus* n. sp.) via *E. transsylvanicus*, comme le proposait Thieuloy (1977). Cette évolution s'effectue certainement par un processus hypermorphique (augmentation importante de la taille et de la largeur de l'ombilic), qui se traduit par l'apparition d'un caractère nouveau (ornementation trituberculée).

Le très mauvais état de conservation des tours internes d'*E. aff. tchechitevi* et d'*E. aff. spinigerum* ne permet pas de préciser leur origine. Ils peuvent en effet dériver directement des *Teschenites* ou bien être issus des *E. aff. nikolovi*.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Callidiscus) - Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Eleniceras n. sp. aff. nikolovi

- ? 1967 *Eleniceras nikolovi* BRESK KOVSKI - p. 51, pl. 6, fig. 1.
? 1976 *Eleniceras nikolovi* BRESK KOVSKI - Mandov, p. 77, pl. 16, fig. 2.
1977 *Eleniceras nikolovi* BRESK KOVSKI - Thieuloy, p. 107, pl. 4, fig. 6.

Matériel

Deux individus relativement bien conservés ont été récoltés sur la coupe de La Charce (FSL 489780, LCH 183 et FSL 488900, LCH 195). Trois exemplaires incomplets proviennent des coupes d'Angles (FSL 487057, ANG 384), des Sias (FSL 487058, LSS 110) et de Chateaufieux (FSL 487059, CTV 186).

Dimensions (tabl. 24)

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	<u>D.</u>	<u>H.</u>	<u>O.</u>	O/D	H/D
489780	LCH 183	53	21	17	0,32	0,4	42	18	14	0,33	0,43
488900	LCH 195	67,5	28	19,5	0,29	0,41	44,4	20		0	0,45

Description

Ce sont des formes de petite taille ($D_{max} = 7$ cm) et relativement involutes ($O/D = 0,3$). La section est comprimée avec des flancs bombés. Le ventre est arrondi et lisse.

Les tours internes et moyens sont de type néocomitidien. Les côtes sont fines et fasciculées par deux sur un petit tubercule ombilical. Elles sont assez serrées et flexueuses. La plupart restent simples sur les flancs. Quelques côtes simples, naissant sur le pourtour ombilical, sont présentes. La région siphonale lisse est bordée de petits tubercules marginaux bien marqués.

Sur la moitié antérieure de la chambre d'habitation, les côtes, plus rigides, naissent le plus souvent isolément à partir de nodules ombilicaux plus volumineux. Cette costulation se différencie progressivement en côtes primaires de plus fort relief, qui se bifurquent sur le milieu des flancs à partir d'un tubercule latéral qui devient rapidement bien marqué, et en côtes simples et plus fines, au nombre de deux à trois, entre chaque côte tuberculée. Le relief des tubercules marginaux est moindre et d'apparition tardive (FSL 488900).

Rapports et différences

Ces exemplaires microconches se distinguent de l'espèce de Breskovski (1967) par leur plus petite taille, leur ombilic beaucoup moins large et par leur ornementation plus fine. Les tubercules sont également moins développés. Par ces caractères morphologiques particuliers, ils correspondent bien à la forme figurée par Thieuloy (1977 ; pl. 4, fig. 6) comme *E. nikolovi*. Ces différences par rapport à *E. nikolovi* pourraient être dues à l'existence d'un dimorphisme. Les exemplaires figurés dans ce travail sont interprétés comme des individus microconches. Les tours internes de l'individu macroconche figuré par Breskovski (1967, pl. 6, fig. 1) étant inconnus, cette hypothèse ne peut être vérifiée actuellement.

En l'absence de la loge, cette espèce ne peut pas être séparée facilement de *T. flucticulus*. Seul l'ombilic légèrement plus ouvert chez *E. n. sp. aff. nikolovi* permet de les différencier.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Callidiscus) - Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Teschenites THIEULOUY, 1971

Espèce-type

Hoplites neocomiensiformis UHLIG.

Historique - Acception - phylogénèse

Après avoir été défini comme un sous-genre de *Neocomites*, le groupe des *Teschenites* fut élevé au niveau générique par Thieuloy (*in* Busnardo et Thieuloy, 1979). Ultérieurement, aucun auteur (cf. listes de synonymie des espèces) n'adhéra à cette proposition et le statut sous-générique prévalut. Company (1987) proposa de mettre *Teschenites* en synonymie avec le genre *Neocomites*. Je pense qu'il est préférable de traiter *Teschenites* en genre indépendant. En effet, outre leur position au-dessus des *Neocomites*, les *Teschenites* présentent un ensemble de caractères ornementaux « évolués » qui permettent de les différencier sans difficultés des *Neocomites*. Les côtes fasciculées du phragmocône sont moins fréquemment divisées sur les flancs. Les tubercules marginaux, si caractéristiques de l'ornementation du phragmocône des *Neocomites*, sont nettement moins marqués voire absents chez les *Teschenites*. La costulation de la loge tend à s'effacer. Elle n'est jamais trituberculée. Les côtes franchissent le ventre plus précocement. Le ventre est plus arrondi.

Les couples dimorphes de plusieurs espèces (*T. subflucticulus* n. sp., *T. flucticulus* (THIEULOUY), *T. subpachydicranus* n. sp., *T. pachydicranus* (THIEULOUY) et *T. callidiscus* (THIEULOUY)) ont pu être reconstitués. Ainsi, *T. jodariensis* (DOUVILLE) est probablement l'équivalent microconche de *T. flucticulus*. Il apparaît également que *T. neocomiensiformis* (UHLIG) *sensu* Thieuloy (1977) est le macroconche de *T. subpachydicranus* n. sp., et qu'il doit donc être mis en synonymie avec cette espèce. *T. aff. neocomiensiformis* (UHLIG) *sensu* Thieuloy (1977) est interprété comme le macroconche de *T. pachydicranus*. Dans ces deux cas, la priorité est donnée à *T. subpachydicranus* n. sp. et à *T. pachydicranus*, car les *T. neocomiensiformis* et *T. aff. neocomiensiformis* figurés par Thieuloy (1977) et ceux qui ont été récoltés au cours de cette étude dans ces mêmes niveaux stratigraphiques, diffèrent nettement des formes figurées par Uhlig (1901).

Le lectotype de *T. neocomiensiformis* (UHLIG), désigné et refiguré par Vasicek (1975, pl. 4, fig. 3), est plus involute, à costulation plus grossière et nettement plus falcoïde. Il pourrait correspondre à un stade juvénile d'une forme macroconche de *B. campylotoxus*. A côté de *T. neocomiensiformis*, Uhlig (1901) figure également *B. campylotoxus*, *N. neocomiensis*, *N. teschenensis* etc. ; cet assemblage faunique se place sans doute vers la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. Ceci montre que l'interprétation faite par Thieuloy (1977) de *T. neocomiensiformis* est sans doute erronée. Le choix, par Thieuloy (1971), de l'espèce-type du genre est particulièrement malencontreux. Il aurait été plus judicieux de prendre pour générotype une espèce du bassin vocontien, bien repérée stratigraphiquement. L'examen du lectotype de *T. ? neocomiensiformis* et la connaissance de sa position stratigraphique exacte sont nécessaires avant d'envisager un changement nomenclatural.

Les importantes différences morphologiques et ornementales que l'on observe entre les diverses espèces de *Teschenites* et les ultimes *Neocomites* du sommet de la zone à Trinodosum, nous avaient incités à refuser de les faire dériver des *Neocomites* et à invoquer une migration à partir du domaine bétique (Reboulet *et al.*, 1992), où les *T. pachydicranus* apparaissent apparemment plus tôt que dans le bassin vocontien. Ceci ne résolvait pas le problème de l'origine des *Teschenites*.

Les *Teschenites* sont probablement issus des *Neocomites*. Ils ont pu dériver sur place à partir des derniers *Neocomites* (*N. aff. neocomiensis*) du sommet de la zone à Trinodosum ou plus tôt dans les Chaînes bétiques, s'il se confirme que *T. pachydicranus* apparaît plus précocement dans les

Chânes bétiques. *N. praediscus* n. sp. paraît trop «spécialisé» pour être à l'origine des *Teschenites*. Le changement considérable qui s'opère entre les *Neocomites* et les *Teschenites* est probablement dû à des modifications dans le développement ontogénétique. Des mécanismes pérarmorphiques pourraient expliquer l'origine des *Teschenites* (le détail de ces mécanismes sera donné pour chaque espèce). Cette évolution est caractérisée par une accélération du développement ontogénétique qui se traduit chez les *Teschenites* par la disparition, dès le stade juvénile, des tubercules margino-ventraux, si typique de l'ornementation du phragmocône des *Neocomites*.

La radiation conduisant aux *Teschenites* s'accompagne d'une hypermorphose, qui est particulièrement importante chez les *T. subpachydicranus* n. sp., dont les macroconches peuvent atteindre 12 cm de diamètre.

L'évolution des *T. subflucticulus* n. sp. et des *T. subpachydicranus* n. sp. est bien différente et ces deux groupes seront respectivement à l'origine des *Eleniceras* et des «Endemoceratinés».

Le stade juvénile des *Eleniceras* est très proche morphologiquement du stade adulte des *T. subflucticulus* n. sp.. Ces affinités ornementales suggèrent donc un lien de parenté très étroit entre ces deux taxons. Cette évolution s'effectue par une augmentation considérable de la taille adulte des *Eleniceras* qui peuvent atteindre 20 cm de diamètre. Cette hypermorphose se traduit par l'apparition d'une costulation trituberculée, au moins chez les macroconches.

T. subflucticulus n. sp. est à l'origine des *T. callidiscus*. Cette évolution s'effectue à partir d'une accélération de leur développement ontogénétique qui se traduit principalement par une réduction de la largeur de l'ombilic et un effacement latéral de la costulation, combinée à une progenèse. Ces deux processus sont ultérieurement responsables de la spéciation des *T. flucticulus*. Cependant, leur intensité est beaucoup plus faible, en particulier pour l'accélération. L'effacement de la costulation est effectivement moins important et plus tardif chez *T. flucticulus*.

En ce qui concerne l'évolution de *T. subpachydicranus* n. sp., l'accélération de son développement ontogénétique est à l'origine des *T. pachydicranus*. Cette évolution s'accompagne d'une faible augmentation de la taille adulte (hypermorphose).

L'amplification de ces deux processus conduit au même moment à l'individualisation des «Endemoceratinés». Comparés aux *Teschenites*, les représentants macroconches de ce groupe (*Acanthodiscus*) présentent une augmentation considérable de leur taille adulte (hypermorphose). Cette évolution s'accompagne d'une accélération qui fait disparaître totalement la costulation de type néocomitidien dans les tours internes au profit d'une ornementation plus grossière, plus simple, parfois tuberculée et qui est éminemment caractérisée par des *clavi* marginaux pincés. Rappelons que les *clavi*, qui se rencontrent chez les macroconches de ce groupe (*Acanthodiscus* et *Leopoldia*), sont également présents dans les tours internes des *Breistrofferella* primitives.

Description

Les tours sont moyennement recouvrants. La section est comprimée et élevée avec des flancs faiblement bombés. Le mur ombilical est abrupt. La région ventrale est aplatie sur le phragmocône et arrondie sur la loge.

L'ornementation est classiquement néocomitidienne sur le phragmocône avec des côtes fasciculées le plus souvent par deux à partir d'un renflement ombilical. Elles se divisent parfois sur les flancs. Quelques côtes intercalaires sont présentes. Toutes les côtes se renflent en un petit tubercule marginal qui délimite parfaitement la région siphonale lisse. Le tracé des côtes est relativement souple.

Sur la loge, la costulation devient plus irrégulière et plus variée. Elle permet de différencier les espèces du genre *Teschenites*. Les côtes se renforcent ainsi que les tubercules ombilicaux, dont elles sont issues. Les côtes sont plus flexueuses et nettement proverses sur la partie externe des flancs. Elles franchissent la région ventrale en dessinant des chevrons de relief variable. La costulation

latérale peut s'effacer de façon plus ou moins précoce. Elle n'est jamais trituberculée. La ligne de suture est caractérisée par le lobe latéral L notablement dissymétrique.

Distribution

Valanginien supérieur (horizon à *Furcillata*) - Hauterivien basal (Zone à *Radiatus*).

Teschenites subflucticulus n. sp

pl. 8, fig. 1-9

p.p. 1977 *N. (Teschenites) flucticulus* THIEULOY - p. 98 - 100, pl. 3, fig. 9 ; non pl. 3, fig. 7-8 et 10-11 = *T. flucticulus* (THIEULOY).

Holotypus

FSL 489589, LCH 165 (pl. 8, fig. 5) (Individu microconche).

Locus typicus

Serre de l'Ane, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à *Trinodosum*, horizon à *Furcillata*.

Derivatio nominis

Le préfixe «*sub*» rappelle ses affinités morphologiques avec *T. flucticulus* (THIEULOY) qui lui succède.

Paratypus

Exemplaires microconches : FSL 488822, LCH 178 (pl. 8, fig. 2) - FSL 488827, LCH 179 (pl. 8, fig. 4) - FSL 488828, LCH 179 (pl. 8, fig. 7) - FSL 488829, LCH 179 (pl. 8, fig. 8) - Exemple macroconche : FSL 489545, LCH 181 (pl. 8, fig. 3).

Diagnose

La loge est caractérisée par des côtes issues en général isolément d'un petit renflement ombilical. Elles alternent généralement avec une seule côte intercalaire de longueur variable, qui naît le plus souvent sur le tiers inférieur des flancs. Les côtes tuberculées à l'ombilic sont parfois bifurquées sur la partie externe des flancs. Leur tracé est assez rigide à légèrement flexueux.

Matériel

De très nombreux exemplaires ont été récoltés sur plusieurs coupes. 37 individus ont été déposés dans les collections de l'Université de Lyon (coll. Reboulet) : 28 proviennent de la coupe de La Charce (Drôme) ; 5 de la coupe hypostratotypique d'Angles (Alpes de Haute-Provence) ; 1 de la coupe de Chateaufort (Drôme) ; 3 de la coupe des Sias (Drôme).

Dimensions (tabl. 25).

Description

Les deux éléments du couple ont pu être individualisés. Les individus microconches représentent l'essentiel du matériel récolté.

Ces ammonites, de taille moyenne (Dmax microconche = 7 à 8 cm ; Dmax macroconche = 11 cm), ont un ombilic relativement large ($0,28 < O/D < 0,34$). Leur section est comprimée et subrectangulaire. La convexité des flancs est très faiblement marquée. Le ventre est arrondi au stade adulte.

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus non caractérisés											
489532	LCH 176						<u>41,5</u>	<u>18</u>	<u>12,3</u>	0,3	0,43
488817	LCH 178	58	23	18	0,31	0,4	<u>37</u>	<u>16,4</u>	<u>11,7</u>	0,32	0,44
489503	LCH 181	51,5	20,7	17	0,33	0,4	<u>39</u>	<u>16</u>	<u>12,7</u>	0,33	0,41
488848	LCH 183	42,5	18	13	0,31	0,42	<u>37,5</u>	<u>17</u>	<u>10,4</u>	0,28	0,45
489563	ANG 379	59	25	18,5	0,31	0,42	<u>40</u>	<u>17,5</u>	<u>12,2</u>	0,31	0,44
489565	ANG 381	35	13	10	0,29	0,37	<u>25</u>	<u>12</u>	<u>6,7</u>	0,27	0,48
489582	CTV 152	74	(37,5)	(21)	0,28	0,51	(<u>43</u>)	<u>17,5</u>	<u>15</u>	0,35	0,41
489597	LSS 97	71	32	24	0,34	0,45	(<u>54</u>)	(<u>24</u>)	(<u>18</u>)	0,33	0,44

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches											
488825	LCH 179	91	33,5	30,5	0,34	0,37	(<u>62</u>)	(<u>30</u>)	(<u>19</u>)	0,31	0,48
489545	LCH 181	108,5	47	33	0,3	0,43					

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches											
488589	LCH 165	62	25,8	19,3	0,31	0,42	<u>42</u>	<u>18,7</u>	<u>10,7</u>	0,25	0,45
488822	LCH 178	54	21,6	17	0,31	0,4	<u>37</u>	<u>16,3</u>	<u>12</u>	0,32	0,44
488828	LCH 179	66	26	21	0,32	0,39	<u>44,5</u>	<u>20</u>	<u>12,8</u>	0,29	0,45
488829	LCH 179	67	27	19,5	0,29	0,4	<u>44,6</u>	<u>23,2</u>	<u>10,3</u>	0,23	0,52
488827	LCH 179	62,6	25,6	18,6	0,3	0,41	<u>45,4</u>	<u>18,5</u>	<u>12,3</u>	0,27	0,41
488824	LCH 179	58	23,5	19,4	0,33	0,41	<u>38</u>	<u>15,5</u>	<u>12,8</u>	0,34	0,41

Tabl. 25

Le microconche

L'ornementation des tours internes est constituée de côtes fasciculées par deux, rarement par trois, à partir de petits renflements ombilicaux. La costulation est dense, proverse et assez rigide. Elle devient plus flexueuse au cours de la croissance.

La costulation de la chambre d'habitation est caractérisée par l'alternance, plus ou moins régulière, de côtes, qui naissent généralement isolément à l'ombilic à partir de petits renflements, et d'une côte intercalaire qui naît le plus souvent sur le tiers inférieur des flancs.

Les côtes sont rigides ; elles montrent une faible proversité sur la partie externe des flancs où elles se bifurquent parfois. Le tracé des côtes devient légèrement plus flexueux sur la moitié antérieure de la loge où les côtes primaires sont plus fortes que les côtes secondaires. De rares côtes intercalaires externes, très courtes, sont présentes sur la partie marginale des flancs. La densité costale est faible, surtout au niveau du pourtour ombilical où les côtes sont assez espacées.

Le mode ornemental, une côte primaire qui alterne avec une côte intercalaire externe, est quelque fois perturbé par la présence très irrégulière de côtes groupées par deux à l'ombilic et par la bifurcation externe des côtes primaires dès le début de la loge.

Sur la fin de la loge, l'ornementation est perturbée par la présence de quelques stries qui s'intercalent entre les côtes principales (FSL 488822 = pl. 8, fig. 2). Le relief des côtes devient plus

faible, ce qui s'accompagne parfois d'un léger effacement latéral de la costulation (FSL 488822). Toutes les côtes possèdent de petits renflements marginaux qui délimitent parfaitement le ventre qui reste lisse jusqu'à l'approche de l'ouverture où elles le franchissent avec un tracé convexe. L'ouverture n'a jamais été observée dans son intégralité.

Le macroconche

L'ornementation est basée sur celle du microconche. Les côtes sont toutefois plus flexueuses. Sur la partie antérieure de la loge, elles sont le plus souvent groupées par deux sur des tubercules ombilicaux épineux. La force des côtes diminue. Les côtes tendent à s'effacer sur le tiers externe des flancs. Le péristome est simple avec une apophyse à peine marquée (simple ondulation).

Rapports et différences

Cette espèce, qui précède *T. flucticulus* (THIEULOY), présente de nombreuses affinités avec elle, mais plusieurs caractères morphologiques, reconnaissables aussi bien chez le microconche que chez le macroconche, ont permis de les différencier.

La taille adulte de *T. flucticulus* microconche est légèrement plus faible ($D_{max} = 5,5$ cm), son ombilic relativement plus petit ($0,19 < O/D < 0,29$) et la hauteur du tour plus grande.

La costulation de *T. flucticulus* est plus dense et plus régulière. Les côtes intercalaires, au nombre de deux le plus souvent, sont plus longues et s'effacent tout près de l'ombilic. Toutes les côtes, simples ou fasciculées, possèdent des tubercules épineux qui forment ainsi une véritable couronne surplombant l'ombilic. Ces tubercules épineux n'apparaissent que sur la partie adorale de la loge du macroconche de *T. subflucticulus* n. sp.. Le tracé des côtes chez *T. flucticulus* est plus flexueux, avec une légère inflexion rétroverse très caractéristique sur le pourtour ombilical. L'effacement latéral de la costulation sur la loge des individus adultes n'est bien exprimé que sur les formes de l'Hauterivien basal. Enfin, le franchissement ventral des côtes chez *T. flucticulus* est plus précoce et mieux marqué surtout sur les individus microconches.

La comparaison des différents stades morphologiques de ces deux espèces montre que le passage à *T. flucticulus* s'effectue par une accélération du développement ontogénétique. La diminution de la taille adulte est le signe d'une progénèse. Ce saut évolutif permet d'individualiser facilement *T. flucticulus* qui apparaît de façon soudaine à proximité de la limite Valanginien-Hauterivien. Cette espèce ne subit pas de modifications importantes jusqu'à son extinction.

L'accentuation de l'accélération du développement ontogénétique, à partir des *T. subflucticulus* n. sp., serait à l'origine des *T. callidiscus*. Cette espèce se distingue en effet des *T. subflucticulus* n. sp. par une réduction notable de la largeur de l'ombilic ($0,19 < O/D < 0,27$) ainsi que par la précocité du franchissement ventral des côtes, qui s'effectue dès la fin du phragmocône, et de l'effacement latéral de la costulation, qui affecte la quasi-totalité de la loge. Cette évolution s'accompagne d'une progénèse, les *T. callidiscus* adultes étant de taille légèrement inférieure (D_{max} macroconche = 9 cm) à celle de l'espèce souche.

Distribution

Sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Furcillata) - Partie basale de la zone à Radiatus.

Teschenites callidiscus (THIEULOY)

pl. 10, fig. 1-8

1901 *Hoplites retowskyi* SARASIN et SCHONDELMAYER - p. 72-74, pl. 9, fig. 4.

1976 *Neocomites (Teschenites) callidiscus* THIEULOY - Mandov, p. 76, pl. 13, fig. 2

1977 *Neocomites (Teschenites) callidiscus* THIEULOY - Thieuloy, p. 100, pl. 2, fig. 5-6.

1979 *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) - Thieuloy, p. 50, pl. 3, fig. 12-13

1987 *Neocomites callidiscus* THIEULOY - Company, p. 138, pl. 11, fig. 8-9.

1993 *Neocomites (Teschenites) callidiscus* THIEULOY - Autran, pl. 2, fig. 6.

Dimensions (tabl. 26)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches											
488844	LCH 183	43	20	(11)	0,26	0,47	25,5	12,5	6,5	0,25	0,49
488854	LCH 184	40	19	9,7	0,24	0,48	(32)	15	7,3	0,23	0,47
489645	LSS 99	44,5	20	9,5	0,21	0,45	28			0	0
489646	LSS 99	44,5	18,5	11	0,25	0,42	(29)	14	(7)	0,24	0,48
489650	CTV 169	34	17	7,3	0,21	0,5	22	11	5	0,23	0,5
Individus macroconches											
488837	LCH 182	52,8	25,5	12,8	0,24	0,48					
489635	LCH 184	65	30	16	0,25	0,46	36,7	16,4	9,5	0,26	0,45
488850	LCH 184	71,5	32,5	19	0,27	0,45					
488851	LCH 184	(88)	(42)	(17)	0,19	0,48					
488852	LCH 184	68	37,4	17	0,25	0,55	(46)	27		0	0,59
488855	LCH 185	67,5	31	18,4	0,27	0,46					
489643	ANG 377	57	27	11,4	0,2	0,47	33	16,4	6,4	0,19	0,5
489648	LSS 99						60	26	15	0,25	0,43

Description

Il s'agit d'une espèce de taille petite à moyenne, relativement involute ($0,19 < O/D < 0,27$), à section élevée et comprimée. Les flancs sont faiblement convexes. La région ventrale est étroite et arrondie. Le mur ombilical est court.

L'examen d'un grand nombre d'exemplaires a permis de reconnaître le couple dimorphe mis en évidence par Thieuloy (1971).

La description de l'espèce est faite sur les individus macroconches ($D_{max} = 9$ cm). Dans les tours internes, la costulation est de type néocomitidien classique avec un ventre lisse et étroit. Sur la partie adorale du phragmocône, les côtes perdent de leur relief et franchissent la région siphonale en dessinant des bourrelets réguliers. Elles sont remplacées sur la loge par des faisceaux de fines stries qui sont à peine visibles si l'effacement est trop important. Thieuloy (1971) signale une bande d'effacement localisée au tiers externe des flancs, mais qui sur certains individus de ma collection s'étend sur une large partie médiane de ceux-ci. Au cours de la croissance, les tubercules périombilicaux d'abord discrets deviennent plus gros et s'étirent radialement pour former de véritables épines de direction centripète et dont la pointe surplombe l'ombilic.

Le microconche se distingue par sa taille plus petite ($D_{max} = 5$ cm) avec une costulation des tours internes plus fine et plus dense, un effacement légèrement moins prononcé et surtout l'apparition plus précoce des bourrelets ventraux.

Rapports et différences

Par son ornementation caractéristique cette espèce s'isole bien de l'ensemble des *Teschenites*. La confusion est toutefois possible avec les *N. praediscus* n. sp., qui s'individualisent également par une forte involution et un effacement important de la costulation latérale. La séparation de ces deux espèces n'est pas aisée, mais *T. callidiscus* est caractérisée par de fines côtes qui franchissent le ventre en dessinant des bourrelets bien marqués et réguliers. Son ombilic est légèrement plus grand.

Distribution

T. callidiscus est limité au Valanginien supérieur terminal (zone à *Callidiscus*). Son acrozone s'étend uniquement sur 5 bancs : La Charce (182-186) et Angles (375 a-b - 378).

Teschenites flucticulus (THIEULOUY)

pl. 9, fig. 1-13 ; pl. 10, fig. 14

- ? 1906 *Hoplites jodariensis* DOUVILLE - p. 207-208, Pl. 13, fig. 7.
 p.p. 1977 *N. (Teschenites) flucticulus* THIEULOUY - p. 98-100, pl. 3, fig. 7-8 et 10-11. non fig. 9, pl. 3 = *Teschenites subflucticulus* n. sp.
 p.p. 1977 *N. (Teschenites) neocomiensiformis neocomiensiformis* (UHLIG) - Thieuloy, p. 95-97, pl. 2, fig. 1. non fig. 2-3, pl. 2 = *T. pachydicranus* (THIEULOUY).
 ? 1977 *N. (Teschenites) jodariensis* (DOUVILLE) - Thieuloy, p. 102-103, pl. 6, fig. 1-3.
 1987 *Neocomites flucticulus* THIEULOUY - Company, p. 139-140, pl. 11, fig. 10.
 1992 *N. (Teschenites) morator* THIEULOUY et BULOT - Thieuloy *et al.*, p. 87-88, pl. 3, fig. 2-5.
 1993 *N. (Teschenites) flucticulus* THIEULOUY - Autran, pl. 2, fig. 10.
 1993 *N. (Teschenites) jodariensis* (DOUVILLE) - Autran, pl. 2, fig. 7.

Dimensions (tabl. 27)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches											
489395	LCH 192	37	18,5	8,7	0,24	0,5	(22,5)	(10)	(6,5)	0,29	0,44
488895	LCH 194	46,5	23,5	9	0,19	0,51	26,5	14	(6,5)	0,25	0,53
488902	LCH 195	41,5	18	10,5	0,25	0,43	(26)				
488926	LCH 202	56,3	26	13	0,23	0,46	40				
489435	LCH 204	32	14	(6)	0,19	0,44	24				
489436	LCH 204	45	20,5	(13)	0,29	0,46	36,5	18	9	0,25	0,49
489624	LSS 113	44	19	10	0,23	0,43	(25)	(13,5)	(5)	0,2	0,54

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches											
488880	LCH 192	81	38,5	18	0,22	0,48	55	22,8			0,41
488881	LCH 192	63	27,7	15	0,24	0,44					
488889	LCH 193	92,5	44	21	0,23	0,48	(62)	28	14	0,23	0,45
489434	LCH 202	(111)	(39)	31	0,28	0,35	(71)	(33)			0,46
489570	ANG 385	60,5	27,5	15,7	0,26	0,45	41,4	21,4	9	0,22	0,52
489722	CTV 173	116	42,5	36	0,31	0,37					
489588	CTV 181	48	22	11	0,23	0,46	(27)	14	6	0,22	0,52
489606	LSS 110	67	33	14	0,21	0,49	41	19,5	10	0,24	0,48
489615	LSS 110	70	29	18	0,26	0,41					

Description

Les deux éléments du couple montrent des différences assez importantes dans leur taille et dans leur morphologie. Il est donc nécessaire de les décrire séparément.

Le microconche

Ces formes sont de très petite taille ($D_{max} = 6 \text{ cm}$) avec un ombilic relativement étroit ($0,19 < O/D < 0,29$). La section est assez comprimée et les flancs sont légèrement bombés sur la loge.

Les tours internes sont typiquement néocomitidiens avec une costulation très régulière, assez rigide, proverse, composée de côtes fasciculées par deux à l'ombilic sur un petit renflement. Il existe très peu de divisions sur les flancs et les côtes intercalaires externes sont rares. Sur la fin du phragmocône, cette ornementation est perturbée par quelques côtes simples à l'ombilic.

Sur la loge, les côtes sont le plus souvent simples à l'ombilic. Certaines d'entre elles présentent des bifurcations externes. Toutes ces côtes ont un tracé assez flexueux et possèdent un petit tubercule ombilical légèrement étiré radialement. Des côtes intercalaires externes prennent naissance le plus souvent au tiers inférieur des flancs. Elles sont de moindre relief par rapport aux côtes principales. Cette tendance s'affirme au cours de l'ontogenèse. De fines stries peuvent perturber ce motif ornemental. Le franchissement ventral des côtes débute de façon irrégulière sur le phragmocône vers 20 mm de diamètre. Sur le début de la loge, seuls les bourrelets ventraux des côtes principales sont visibles. Sur la deuxième partie de la chambre d'habitation, les convexités siphonales des côtes intercalaires sont parfois visibles et ont un relief plus faible (FSL 488895 = pl. 9, fig. 11). Ces deux derniers caractères (fines stries et convexités siphonales) sont typiques des formes micromorphes des *Teschenites*.

Le macroconche

La taille de ces individus peut atteindre 11,5 cm de diamètre. La section est comprimée et élevée avec des flancs faiblement convexes.

Les tours internes sont constitués de fines côtes, denses, proverses et fasciculées par deux voire par trois à l'ombilic à partir de petits renflements ombilicaux. Ce motif est conservé jusqu'à la fin du phragmocône où quelques côtes intercalaires sont présentes entre les côtes fasciculées.

Le stade suivant consiste en une alternance d'une côte simple à l'ombilic et de deux côtes intercalaires assez longues, de moindre relief et qui naissent sur le tiers inférieur des flancs. Ce type de costulation commence le plus souvent sur la fin du phragmocône et se développe sur le début de la loge. Les côtes simples développent un tubercule ombilical épineux, étiré radialement. Elles acquièrent un tracé flexueux qui s'accroît au cours de la croissance ainsi que le relief des tubercules périombilicaux qui constituent une véritable couronne surplombant l'ombilic. Ce motif ornemental, relativement stable, est quelques fois perturbé épisodiquement par des côtes fasciculées à l'ombilic, qui deviennent plus fréquentes sur la partie antérieure de la loge où on observe également une augmentation des bifurcations sur le tiers externe des flancs et du nombre de côtes intercalaires externes. A l'approche de l'ouverture, elles franchissent le ventre en dessinant des convexité toujours peu marquées.

Observations

Le microconche correspond vraisemblablement à *T. jodariensis* (DOUVILLE). Cette hypothèse avait déjà été évoquée par Company (1987). En effet, la description et la figuration de *T. jodariensis* données par Douvillé (1906, p. 207, pl. 13, fig. 7) correspondent typiquement à la morphologie et à l'ornementation d'un individu microconche appartenant au genre *Teschenites* : petite taille, ombilic étroit, côtes qui tendent à être remplacées par de fines stries, franchissement ventral précoce des côtes. D'après les données de Thieuloy (1977), *T. jodariensis* est localisé uniquement dans la zone à *Radiatus*. Cette répartition stratigraphique est confirmée par mes propres récoltes. Cette espèce est donc contemporaine de *T. flucticulus*. Leur position stratigraphique semblable est donc un argument supplémentaire pour supposer que *T. jodariensis* est l'équivalent microconche de *T. flucticulus*, qui est interprété très justement comme un macroconche par Thieuloy (1977).

La majorité des exemplaires récoltés correspondent à la description de *T. flucticulus* donnée par Thieuloy (1977) et sont interprétés ici comme des jeunes individus macroconches. La forme adulte et complète est représentée par *N. (Teschentes) neocomiensiformis neocomiensiformis* (UHLIG) *sensu* Thieuloy de la pl. 2, fig. 1 (non fig. 2-3, pl. 2).

Rapports et différences

Parmi la population de *T. flucticulus*, quelques individus à costulation plus rigide pourraient être attribués à *T. morator* THIEULOY et BULOT. Cependant, il existe de nombreux intermédiaires reliant ces deux morphotypes. *T. morator* doit donc être interprété comme un variant morphologique extrême de *T. flucticulus*.

Pour la comparaison avec *T. subflucticulus* n. sp., se référer au paragraphe concernant cette espèce. *T. pachydicranus* se distingue par sa costulation plus grossière et falcoïde.

Distribution

T. flucticulus est localisé dans la zone à Radiatus.

Teschentes subpachydicranus n. sp.

pl. 11, fig. 1-7 ; pl. 12, fig. 2, 4, 6 ; pl. 13, fig. 8

- non 1901 *Hoplites neocomiensis* var. (*A. neocomiensiformis* HOHENEGGER *in litt.*) UHLIG, p. 54, pl. 3, fig. 1, 2 (= *B. campylotoxus* ?).
- p.p. 1977 *N. (Teschentes) neocomiensiformis neocomiensiformis* (UHLIG) - Thieuloy, p. 95-97, pl. 2, fig. 2-3 ; non fig. 1 pl. 2 = *T. flucticulus*.
- p.p. 1977 *N. (Teschentes) pachydicranus* variant A THIEULOY - Thieuloy, p. 100-102, pl. 3, fig. 6, fig. 5 ? ; non fig. 1-4, pl. 3 (= *T. pachydicranus*).
- ? 1986 *N. (Teschentes) neocomiensiformis neocomiensiformis* (UHLIG) - Vasicek et Michalik, p. 461-462, pl. 2, fig. 3.
- 1987 *N. (Teschentes) neocomiensiformis* (UHLIG) - Company, p. 136-137, pl. 11, fig. 1.
- 1990 *N. (Teschentes) Pachydicranus* THIEULOY variant A - Thieuloy *et al.*, p. 68, pl. 1, fig. 6.
- non 1990 *N. (Teschentes) neocomiensiformis* (HOHENEGGER *in* UHLIG) - Thieuloy *et al.*, p. 66-67, pl. 1, fig. 5 (= *N. peregrinus* ?).
- 1993 *N. (Teschentes) Pachydicranus* THIEULOY variant A - Autran, pl. 2, fig. 1.

Holotypus

FSL 488832, LCH 181 (pl. 11, fig. 6) (Individu microconche).

Locus typicus

Serre de l'Ane, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata.

Derivatio nominis

Le préfixe «*sub*» rappelle les affinités morphologiques avec *T. pachydicranus* qui lui succède.

Paratypus

Individus macroconches : FSL 489720, LSS 97 (pl. 11, fig. 4) - FSL 488878, LCH 181 (pl. 11, fig. 7) - FSL 489719, LSS 97 (pl. 12, fig. 4). Individus microconches : FSL 489659, LCH 178 (pl. 11, fig. 1) - FSL 488819, LCH 178 (pl. 11, fig. 2) - FSL 488805, LCH 174 (pl. 12, fig. 2) - FSL 488821, LCH 178 (pl. 12, fig. 6).

Diagnose

Sur la loge, les côtes sont assez régulièrement fasciculées par deux sur un tubercule ombilical. Leur relief est plus important sur la partie inférieure des flancs. Une seule de ces deux côtes se bifurque à mi-hauteur. Leur tracé devient très légèrement falcoïde sur la partie externe des flancs.

Matériel

De très nombreux exemplaires ont été récoltés sur l'ensemble des coupes étudiées. 45 exemplaires ont été déposés dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1 (Centre des Sciences de la Terre) (coll. Reboulet). 19 individus proviennent de la coupe de La Charce, 7 de la coupe hypostratotypique d'Angles, 4 de la coupe de Chateaufieux, 15 de la coupe des Sias.

Dimensions (tabl. 28)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches											
488805	LCH 174	61	24	22	0,36	0,39	43	15	14	0,33	0,35
489658	LCH 178	50	19	15	0,3	0,38	43,5	17	12,5	0,29	0,39
489659	LCH 178	55	21	19,5	0,35	0,38	41	16	14	0,34	0,39
488821	LCH 178	59,5	23,5	20	0,34	0,39	41	17	14	0,34	0,41
488819	LCH 178	61	23,5	20	0,33	0,39	42	17	14	0,33	0,4
488818	LCH 178	48	18	16,5	0,34	0,38					
488832	LCH 181	78	29,4	26	0,33	0,38	53	(23)	(16,5)	0,31	0,43
489706	LSS 107	61	26,5	17,5	0,29	0,43	40	18,5	11	0,28	0,46
489709	LSS 108	66	25,5	22,5	0,34	0,39	47	18	15	0,32	0,38
Individus macroconches											
488878	LCH 166	120	44	43,3	0,36	0,37	85	31,5	29,5	0,35	0,37
489719	LSS 97	95	37	31	0,33	0,39	67	25,5	23	0,34	0,38
489720	LSS 97	97	40	32	0,33	0,41	67	29	19	0,28	0,43
489721	LSS 97	112	37	37	0,33	0,33	(67)	(28)	(23)	0,34	0,42
489717	ANG 382	84	32	29	0,35	0,38	63	26	21	0,33	0,41

Description

Les éléments microconche et macroconche de cette espèce correspondent respectivement à *T. pachydicranus* variant A (THIEULOUY) et à *T. neocomiensiformis* (UHLIG) *sensu* (THIEULOUY).

Le microconche

Ce sont des *Teschenites* de petite taille ($D_{max} = 7$ à 8 cm). L'ombilic est relativement large ($0,29 < O/D < 0,36$). La section du tour est comprimée, les flancs faiblement convexes et le ventre arrondi.

La costulation du phragmocône est typiquement néocomitidienne (côtes fasciculées, fines et flexueuses ; légèrement flexueuses et proverses). Elle subsiste sur le tout début de la chambre d'habitation de certains exemplaires. Cette ornementation est alors remplacée par le motif caractéristique de cette nouvelle espèce. Les côtes sont régulièrement fasciculées par deux à

l'ombilic à partir d'un renflement assez volumineux. Généralement, une seule de ces deux côtes se divise vers le milieu des flancs, voire au tiers supérieur, en s'épaississant. Leur tracé est relativement rigide et radial. Quelques rares côtes simples à l'ombilic et des côtes intercalaires plus ou moins longues peuvent perturber épisodiquement ce motif sur la partie adorale de la loge. Sur la partie antérieure de la chambre d'habitation, la costulation périombilicale est moins dense et plus forte. Les tubercules deviennent plus volumineux et tendent à s'élever à l'aplomb du mur ombilical. Le tracé des côtes est toujours très faiblement proverse, mais les dernières côtes montrent un parcours falcoïde au point de division médian. Dès le début de la loge, la plupart des côtes traversent la région ventrale en dessinant des convexités bien marquées.

Le macroconche

Il n'est représenté que par quelques exemplaires, le plus souvent fragmentaires. Ce sont des *Teschenites* de grande taille ($D_{max} = 12$ cm) avec un ombilic relativement large ($0,33 < O/D < 0,36$). Le mur ombilical est arrondi. Les flancs sont très peu bombés.

Les tours internes et moyens sont souvent très mal conservés. La costulation est composée de côtes fasciculées par deux à l'ombilic à partir d'un petit renflement et sont assez régulièrement séparées par une côte intercalaire externe assez longue. Leur tracé est légèrement proverse et flexueux.

Sur les tours moyens, les bifurcations sur les flancs sont plus fréquentes. L'ornementation de la loge est caractérisée par un renforcement des côtes qui s'espacent progressivement. Comme chez le microconche, ces côtes sont très souvent groupées par deux à l'ombilic et se divisent un peu au-dessus du milieu des flancs, voire au tiers supérieur. Des côtes intercalaires externes, de différentes longueurs s'intercalent entre les côtes principales. Les côtes, qui portent des tubercules marginaux, franchissent le ventre seulement à l'approche de l'ouverture. Sur la partie adorale de la loge, les côtes fasciculées par deux à l'ombilic sont moins fréquentes et sont alors remplacées par des côtes simples.

Rapports et différences

Les différences avec *T. pachydicranus* sont traitées avec cette espèce.

Distribution

Sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Furcillata) - Partie basale de la zone à Radiatus.

***Teschenites pachydicranus* (THIEULOY)**

pl. 12, fig. 1, 3, 5 ; pl. 13, fig. 1-7, 9

1977 *N. (Teschenites) pachydicranus* THIEULOY - p. 100-102, pl. 3, fig. 1-4.

1977 *N. (Teschenites) sp. inc. aff. neocomiensiformis* (UHLIG) - Thieuloy, p. 98.

1982 *N. (Teschenites) pachydicranus* THIEULOY - Company, pl. 1, fig. 10.

1987 *Neocomites pachydicranus* THIEULOY - Company, p. 135-136, pl. 11, fig. 5-7.

? 1993 *N. (Teschenites) neocomiensiformis* (UHLIG) - Autran, pl. 2, fig. 13.

1993 *N. (Teschenites) pachydicranus* THIEULOY - Autran, pl. 2, fig. 2.

Dimensions (tabl. 29).

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus microconches												
488864	LCH 189	52	21,5	16	0,31	0,41		<u>35,5</u>	<u>15,5</u>	<u>11</u>	0,31	0,44
488865	LCH 189	74	30,5	22	0,3	0,41						
488860	LCH 189	50	20	12,5	0,25	0,4		<u>36</u>	<u>17</u>	<u>9</u>	0,25	0,47
488872	LCH 190	63	26	19	0,3	0,41		<u>44</u>	<u>(18)</u>	<u>(13)</u>	0,3	0,41
488876	LCH 191	58	(25)	17	0,29	0,43		<u>41</u>	<u>17</u>	<u>11</u>	0,27	0,41
488878	LCH 192	57,5	24,5	15,5	0,27	0,43		<u>38</u>	<u>17</u>	<u>(10)</u>	0,26	0,45
489694	ANG 387	42	18	(13,5)	0,32	0,43		<u>32</u>	<u>15</u>	<u>9</u>	0,28	0,47
489710	LSS 110	(51)	21	16,5	0,32	0,41						
489716	LSS 113	57	22,5	16	0,28	0,39		<u>36</u>	<u>17,5</u>	<u>10</u>	0,28	0,49

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D		D.	H.	O.	O/D	H/D
Individus macroconches												
488858	LCH 189							<u>111</u>	<u>39</u>	<u>34</u>	0,31	0,35
489723	ANG 396	145	53	48	0,33	0,37		<u>105</u>	<u>40</u>	<u>34</u>	0,32	0,38
489725	LSS 111	137	52	51	0,37	0,38		<u>89</u>	<u>35</u>	<u>32</u>	0,36	0,39
489726	LSS 113	113	50,5	30	0,27	0,45						

Description

Le microconche

Les tours internes ont les mêmes caractéristiques que ceux de *T. subpachydicranus* n. sp. : côtes fines, denses, fasciculées par deux à l'ombilic avec des divisions irrégulières sur les flancs et quelques côtes intercalaires externes plus ou moins longues. La taille (Dmax = 7,5 cm) et la section sont proches de celle de *T. subpachydicranus* n. sp.. Seule la largeur de l'ombilic est légèrement plus petite ($0,25 < O/D < 0,34$).

Le mode fasciculé est très souvent conservé sur le début de la loge où l'on note une légère augmentation du relief des côtes.

Sur la moitié antérieure de la loge, les côtes sont le plus souvent simples à l'ombilic, exceptionnellement groupées par deux. Leur tracé montre une forte projection vers l'avant au départ de l'ombilic, puis il acquiert une inflexion rétroverse caractéristique au niveau de la division médiane pour enfin devenir proverse à l'approche du ventre. La force des côtes, leur espacement ainsi que leur tracé falcoïde, s'accroissent avec la croissance et deviennent très caractéristiques sur la dernière partie de la loge. Les tubercules ombilicaux sont modérément développés. La bouche est pourvue d'une oreillette très courte localisée à mi-hauteur des flancs. Les côtes franchissent la région ventrale à l'approche de l'ouverture en dessinant des convexités arrondies et de fort relief.

Le macroconche

Il correspond à *N. (Teschinites) sp. inc. aff. neocomiensiformis* (UHLIG) (*in* Thieuloy, 1977, p. 98). La taille de ces macromorphes peut atteindre 14,5 cm de diamètre. L'ombilic est relativement large ($0,27 < O/D < 0,37$) et peu profond. Le raccordement avec les flancs se fait de façon progressive. La section est comprimée.

La costulation des tours internes et moyens est analogue à celui de l'espèce décrite précédemment. Sur le dernier quart du phragmocône, les côtes fasciculées sont remplacées le plus souvent par des côtes simples. Parallèlement, les tubercules ombilicaux deviennent plus volumineux.

Sur la loge, les côtes sont séparées par une à deux côtes intercalaires externes mal délimitées. La plupart des côtes se divisent vers le tiers externe des flancs. En général, les côtes primaires ont un relief plus important. Le tracé de l'ensemble des côtes devient fortement proverse. Progressi-

vement, la costulation tend à s'effacer et, sur la fin de la chambre d'habitation, seules les côtes à fort relief sont encore visibles. Les côtes franchissent très tardivement le ventre. L'ouverture est simple et développe seulement une visière ventrale courte (FSL 489726 = pl. 12, fig. 3).

Rapports et différences

Le microconche de cette espèce est caractérisé par la dominance de côtes simples à l'ombilic qui sont assez fortement proverses et qui acquièrent un tracé nettement falcoïde au cours de la croissance. Ce type ornemental est seulement présent sur la fin de la chambre d'habitation des *T. subpachydicranus* n. sp.. Le passage de *T. pachydicranus* à partir de *T. subpachydicranus* n. sp. se fait donc par une accélération du développement ontogénétique.

L'effacement de la costulation latérale du macroconche permet non seulement de le distinguer facilement de son équivalent microconche mais aussi des *T. subpachydicranus* n. sp. macroconches.

Si les formes microconches des deux espèces ne montrent pas de différences significatives au niveau de la taille adulte, par contre les macroconches des *T. pachydicranus* ont un diamètre final plus important que celui des formes primitives. Le passage de *T. pachydicranus* à partir de *T. subpachydicranus* n. sp. s'accompagne donc également d'une hypermorphose.

Distribution

T. pachydicranus est localisé essentiellement dans la zone à Radiatus. Elle s'individualise toutefois dans la partie sommitale de la zone à Callidiscus.

Teschenites aff. *subpachydicranus* n. sp. pl. 14, fig. 22

Matériel : Un seul spécimen, collection Autran (23860).

Dimensions (tabl. 30)

Coll. Autran	Clausson	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
23860	20 a II	(60)	(25)	20	19	0,66	0,42	0,76
		<u>43</u>	<u>19</u>	<u>13</u>	<u>13</u>	0,3	0,44	0,68

Description : Cet exemplaire présente les mêmes caractéristiques générales que les *T. subpachydicranus* n. sp. typiques. Toutefois, les côtes externes de la loge se distinguent par la présence de renflements tuberculiformes obliques plus ou moins allongés sur les épaulements assez anguleux du ventre. Ce caractère l'écarte de la lignée des *T. subpachydicranus* n. sp., chez laquelle on ne rencontre jamais une telle accentuation des renflements marginaux.

Sur la fin de la loge, les côtes sont simples à l'ombilic, ce qui le rapproche de *T. pachydicranus*.

Distribution : Ce spécimen provient de l'horizon polyzonal de la coupe de Clausson (Peyroules) (collection Autran). Le niveau stratigraphique exact n'est donc pas connu avec précision. Il pourrait provenir de la zone à Callidiscus. Cette espèce n'a jamais été récoltée dans le bassin vocontien.

***Teschenites castellanensisformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN**
pl. 10, fig. 9-12 ; pl. 14, fig. 21

- 1977 *Neocomites (Teschenites)* sp. inc. (*transiens Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - Thieuloy, p. 104, pl. 6, fig. 6-7.
1991 *Teschenites* sp. inc. *transiens B. castellanensis* (D'ORBIGNY) - Reboulet, p. 14, pl. 1, fig. 8.
1996 *Teschenites castellanensisformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN - (soumis).

Remarque : La diagnose et les diverses informations se rapportant aux types de cette espèce sont présentées ici car la note n'est pas encore parue.

Holotypus

FSL 488873, LCH 190 (pl. 10, fig. 10).

Locus typicus

Serre de l'Ane, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Hauterivien inférieur, zone à Radiatus.

Derivatio nominis

Du latin *forma* «en forme de», pour évoquer la ressemblance de l'ornementation de la chambre d'habitation avec celle de l'espèce *B. castellanensis*.

Paratypus

Echantillons ID 10266, ID 10267 figuré par Thieuloy (1977), pl. 6, fig. 6 et 7, Hauterivien inférieur, zone à Radiatus, «horizon» à Castellanensis, banc N 385, les Baoussayes, Angles (Alpes-de-Haute-Provence) - Echantillon 23822 (= pl. 14, fig. 21), Hauterivien inférieur, horizon polyzonal 20 aII, Clausson, Peyroules (Alpes-de-Haute-Provence), coll. Autran. FSL 488869, LCH 189 (pl. 10, fig. 11) ; FSL 488868, LCH 189 (= pl. 10, fig. 12) La Charce (Drôme).

Matériel

Seulement 5 individus.

Dimensions (tabl. 31)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D	D.	H.
488868	LCH 189	60	26	17	0,28	0,43		<u>40</u>
488873	LCH 190	57	25	14,5	0,25	0,44		
		<u>34</u>	<u>15,5</u>	<u>9</u>	0,26	0,46		

Diagnose

Sur la première partie de la loge, les côtes sont assez fréquemment fasciculées par deux à l'ombilic et divisées sur le milieu des flancs. Sur la partie antérieure de la loge, les bifurcations médianes sont remplacées par des côtes intercalaires externes courtes. Elles alternent assez irrégulièrement avec les côtes simples qui naissent le plus souvent isolément à l'ombilic.

Description

Ces formes sont de petite taille ($D_{max} = 6$ cm), relativement involutes ($0,25 < O/D < 0,28$), de section subrectangulaire à flancs hauts et faiblement convexes. Le ventre est large, presque plat et limité par deux épaulements marginaux bien marqués.

La costulation du phragmocône est typiquement néocomitidienne. Les côtes, fines et serrées, sont fasciculées par 2, 3 ou 4 au niveau de granules ombilicaux et rarement subdivisées sur la partie supérieure des flancs. Leur tracé est assez rigide et légèrement proverse. Sur le bord externe, les côtes marquent une nette inflexion vers l'avant, sans jamais traverser le ventre qui est bordé par des renflements allongés et obliques.

Sur la première partie de la chambre d'habitation, les côtes se bifurquent assez fréquemment sur le milieu des flancs. Sur la moitié antérieure de la loge, la costulation devient plus vigoureuse. Les côtes bifurquées sur le milieu des flancs tendent à être remplacées par des côtes simples, qui alternent assez irrégulièrement avec des côtes intercalaires externes courtes. Ce motif ornemental rappelle alors celui des *Breistrofferella*. Généralement, les côtes se renflent sur la partie inférieure des flancs. A l'approche de l'ouverture, de fortes convexités traversent le ventre.

La ligne de suture est typiquement celle d'un *Teschenites* avec un lobe latéral L très faiblement asymétrique.

Il semble y avoir une variation de cette espèce au cours du temps ; elle porte essentiellement sur l'ornementation de la chambre d'habitation. Les formes du sommet de la zone à *Callidiscus* sont caractérisées par la présence d'assez fréquentes côtes bifurquées sur le milieu des flancs alors que les formes de la base de la zone à *Radiatus* présentent un nombre plus grand de côtes intercalaires externes courtes, des bifurcations beaucoup plus imprécises, une costulation plus dense et une involution un peu plus forte.

Rapports et différences

La costulation du phragmocône (fasciculation juvénile, renflements marginaux obliques) rappelle celle de *T. pachydicanus*, mais *T. castellanensis* se sépare chez l'adulte par un ombilic légèrement plus étroit et des côtes plus serrées à l'état adulte qui se bifurquent plus bas sur les flancs (milieu des flancs).

L'ornementation de la partie antérieure de la chambre d'habitation évoque celle de *B. castellanensis* qui en diffère par l'alternance plus régulière et précoce de côtes qui naissent isolément à l'ombilic et de côtes intercalaires externes courtes, le tracé nettement plus falcoïde des côtes externes et une costulation moins dense.

Distribution

Cette espèce, peu abondante, est localisée à la limite Valanginien-Hauterivien. A La Charce, elle apparaît dans les derniers bancs de la zone à *Callidiscus* (bancs 187). On l'a rencontré à la base de la zone à *Radiatus* de cette même localité (bancs 189-190). Elle a également été citée dans les bancs B35 b,c et d, datés du début de la zone à *Radiatus* (Thieuloy, 1977). Cet auteur a également récolté cette forme dans le banc N 385 de l'Hauterivien basal d'Angles. Un seul individu a été récolté par Autran sur la plate-forme provençale (coupe de Clausson).

GÉNÉRALITÉS SUR LE GROUPE DES «ENDEMOCERATINÉS» (*Breistrofferella*, *Acanthodiscus*, *Leopoldia*, *Saynella* et *Lyticoceras*).

- L'individualisation des «Endemoceratinés» à partir des *Teschenites* fut évoquée pour la première fois par Thieuloy (1977, p. 120, tab. 2). Cet auteur suggère que cette dérivation s'effectue à partir de *T. subpachydicranus* n. sp. (= *T. pachydicranus* (THIEULOY) variant A) par l'intermédiaire de *T. castellanensisformis* (= *T. sp. inc. transiens B. castellanensis*).

Cette hypothèse phylétique paraissait justifiée par les similitudes existant entre l'ornementation des *Breistrofferella* THIEULOY de la base de la zone à Radiatus et celle des *T. subpachydicranus* n. sp. : costulation latérale simplifiée (dominance des bifurcations médianes sur les fasciculations périombilicales) (in Thieuloy, 1977, p. 122). En effet, l'ornementation de la partie antérieure de la loge de *T. castellanensisformis* (alternance de côtes simples et de côtes intercalaires externes courtes) est très comparable à celle des *Breistrofferella*. La progression centripète de ce motif ornemental, au dépend de la costulation néocomitidienne (côtes fasciculées, denses et fines), serait à l'origine des *Breistrofferella*. Nous avons alors envisagé que cette évolution puisse s'effectuer sur les plates-formes périvocontiennes lors de la grande «transgression hauterivienne» (deuxième ordre), qui débute avec le cortège transgressif de troisième ordre du sommet de la zone à Trinodosum (Reboulet *et al.*, 1992).

- La découverte de *Breistrofferella* primitives (*Breistrofferella* n. sp. 1 et *Breistrofferella* n. sp. 2) sur la plate-forme provençale au sommet de la zone à Callidiscus (Autran, 1994), permet d'envisager une autre hypothèse phylétique.

Ces formes primitives sont caractérisées par la présence de *clavi* marginaux pincés identiques à ceux que l'on rencontre chez *Acanthodiscus* UHLIG. L'ornementation de ces *Breistrofferella* primitives est donc très proche de celle du stade juvénile des *Acanthodiscus* (jusqu'à D = 3-4 cm de diamètre) : ornementation relativement grossière, composée d'une alternance de côtes principales qui naissent de bullae ombilicales, et de côtes intercalaires externes plus courtes, pouvant d'ailleurs naître d'une bifurcation médiolaterale de la première. Les côtes se terminent par des *clavi* marginaux bien marqués et légèrement étirés dans le sens spiral. Au-delà de ce diamètre, les *Acanthodiscus* se distinguent par la présence de tubercules latéraux.

La petite taille de ces *Breistrofferella* primitives (D max = 4 cm), où le télescopage des cloisons est bien visible sur certains exemplaires (coll. Autran 22788, 23451 et JU4) et le franchissement ventral précoce des côtes permettent de les interpréter comme des formes microconches. Le macroconche équivalent est à rechercher parmi les *Acanthodiscus*, qui se distinguent par leur grande taille adulte (Dmax = 20 cm). Cependant, aucun représentant du genre *Acanthodiscus* n'a été récolté dans les niveaux stratigraphiques d'où proviennent les *Breistrofferella* primitives. Cette absence peut s'expliquer par la très grande rareté des *Acanthodiscus*.

Compte tenu de ces observations, il est vraisemblable que les *Breistrofferella* primitives dérivent des *T. subpachydicranus* n. sp. par l'intermédiaire de *T. aff. subpachydicranus* n. sp.. En effet, cette forme (coll. Autran, 23860), qui a été récoltée par Autran (1994) dans les mêmes niveaux stratigraphiques que les *Breistrofferella* primitives, se distingue des *T. subpachydicranus* n. sp. typiques par la présence de renflements tuberculiformes obliques plus ou moins allongés sur la terminaison des côtes de la loge. L'apparition de ce caractère nouveau au stade adulte est interprété comme une innovation tardive. Une accélération du développement ontogénétique des *Breistrofferella* primitives permettrait la progression de ce caractère nouveau dans leurs tours internes ; il caractérise alors l'ornementation du phragmocône et du début de la loge. Cette évolution s'accompagnerait d'une augmentation de la force de ces tubercules qui forment de véritables *clavi*. La pérennité de ce mécanisme évolutif aboutit très rapidement à la disparition totale des *clavi* marginaux, permettant ainsi l'individualisation des *Breistrofferella* typiques de la zone à Radiatus.

Comparées aux *T. subpachydicranus* n. sp. microconches (Dmax = 7 cm), les *Breistrofferella* sont de plus petite taille (D max = 5 cm). Le passage entre ces deux groupes s'accompagne donc également d'une progenèse.

Le genre *Acanthodiscus* étant interprété comme l'équivalent macroconche de *Breistrofferella*, il dérive également des *T. subpachydicranus*, formes macroconches (= *T. neocomiensiformis* (UHLIG) *sensu* Thieuloy). Cependant, les processus évolutifs à l'origine des *Acanthodiscus* sont totalement opposés à ceux qui ont permis l'individualisation des *Breistrofferella*. En effet, les *Acanthodiscus* se distinguent des *Breistrofferella* par la persistance jusqu'à un stade avancé (D = 10 à 15 cm de diamètre) des clavi marginaux. Comparées aux microconches, les formes macroconches sont donc néoténiques car elles conservent très tardivement au cours de leur développement ontogénétiques un caractère ancestral. Cette comparaison ne signifie pas que les *Acanthodiscus* dérivent des *Breistrofferella*. Elle est simplement utilisée pour mettre en valeur les mécanismes évolutifs responsable de l'individualisation des *Acanthodiscus*, la comparaison avec les *T. subpachydicranus* n. sp. macroconches étant impossible dans ce cas là (qualité du matériel insuffisante).

Ce passage s'accompagne également d'une augmentation de la taille adulte. Les *Acanthodiscus* sont en effet hypermorphiques (Dmax = 20 cm) par rapport aux *T. subpachydicranus* n. sp. macroconches (Dmax = 12 cm). Cette hypermorphose s'illustre par l'apparition du stade lisse (effacement latéral de la costulation) qui affecte une grande partie du dernier tour.

Cette néoténie hypermorphique, qui est l'origine des *Acanthodiscus*, s'oppose aux processus d'accélération et de progenèse qui conduisent aux *Breistrofferella*. La combinaison de ces mécanismes, qui sont respectivement antagonistes (néoténie-accélération ; hypermorphose-progenèse), permet d'accroître les différences morphologiques entre macroconche et microconche. Cette évolution particulière aboutit ainsi à une accentuation du dimorphisme entre *Acanthodiscus* et *Breistrofferella*, qu'il devient alors très difficile de mettre en évidence, surtout lorsque les *clavi* des *Breistrofferella* disparaissent complètement. Une étude plus complète doit cependant être menée à partir d'un matériel plus abondant avant d'envisager de mettre en synonymie ces deux genres.

Breistrofferella THIEULOUY, 1971 *emend.*

Espèce-type

Breistrofferella castellanensis (D'ORBIGNY).

Historique - acception - phylogénèse

Le genre *Breistrofferella* THIEULOUY, qui regroupe uniquement des formes microconches, ne comprenait à l'origine que deux espèces de l'Hauterivien basal : *B. castellanensis* (D'ORBIGNY) et *B. varappensis* (BAUMBERGER). Si Atrops (1967) attribuait encore ces deux espèces au genre *Leopoldia* MAYER-EYMAR, il les avait cependant isolées, avec *H. jodariensis*, dans un groupe morphologique distinct des *Leopoldia*, groupe caractérisé par la disparition très précoce des tubercules margino-ventraux.

Des *Breistrofferella* primitives (*Breistrofferella* n. sp. 1 et n. sp. 2), non encore décrites, ont été découvertes sur la plate-forme provençale, au sommet de la zone à *Callidiscus* (Autran, 1994). Elles sont caractérisées par la présence de *clavi* marginaux pincés identiques à ceux que l'on rencontre chez *Acanthodiscus*. Cette découverte conduit à élargir la définition du genre *Breistrofferella* et à admettre qu'il puisse apparaître plus précocement.

Description

Ce genre regroupe des formes de petite taille relativement involutes à région ventrale lisse et arrondie et ornées de côtes falciformes à *bullae* ombilicales modérées. L'ornementation, relativement grossière, est composée d'une alternance de côtes principales et de côtes intercalaires externes plus courtes, pouvant d'ailleurs naître d'une bifurcation médiolatérale de la première. Occasionnellement, des *clavi* marginaux pincés et étirés dans le sens de l'enroulement, émoussés, sont présents sur tout ou partie de la coquille. La costulation siphonale est plus ou moins vigoureuse et dessine des convexités anguleuses très profondes à l'approche du péristome.

L'ouverture est pourvue d'apophyses jugales et d'une visière ventrale très proéminente. La ligne de suture montre des lobes très asymétriques, largement ouverts et à selles massives. Il s'agit de formes microconches.

Les *B. castellanensis* et *B. varappensis* montrent un changement de leur ornementation et de leur morphologie au cours de leur extension verticale. Ainsi, les tous premiers représentants, à l'extrême base de la zone à Radiatus, voire au sommet de la zone à Callidiscus, ont une section plus trapue, un ombilic plus large, une costulation plus grossière et plus espacée que les formes «hautes», caractères qui les rapprochent ainsi des formes primitives (*Breistrofferella* n. sp. 1 et n. sp. 2), mais qui s'en séparent par l'absence de véritables *clavi* marginaux.

Distribution

Sommet de la zone à Callidiscus - zone à Radiatus.

Contrairement aux *Acanthodiscus*, qui dominent les assemblages fauniques, les *Breistrofferella* sont très peu représentées sur la plate-forme jurassienne (Busnardo et Thieuloy, 1989). Elles sont apparemment plus abondantes sur la plate-forme provençale. Ces formes microconches sont par contre plus fréquentes dans le bassin vocontien mais leur pourcentage reste relativement faible par rapport à la population d'ammonites.

Breistrofferella n. sp. 1

pl. 14, fig. 13

Matériel

Un seul exemplaire fragmentaire de la collection Mascarelli (EM II 43).

Dimensions (tabl. 32)

Pour le demi tour de loge : 12 *bullae* ombilicales, 17 côtes internes, 32 côtes externes.

Coll. E. Mascarelli	Coupe	D	H	O	E	O/D	H/D	E/H
EM II 43	Claussion	40	(15)	12	13,5	0,3	0,375	0,9

Description

Cet individu adulte (approximation des cloisons visible) est de petite taille ($D_{max} = 4$ cm), moyennement involute ($O/D = 0,3$), à section comprimée et ovoïde, à flancs légèrement convexes et avec un ventre arrondi. L'ornementation du phragmocône est inconnue.

Sur la chambre d'habitation (un demi tour), la costulation est dense et flexueuse et se renforce progressivement. Elle est constituée d'une alternance assez régulière de côtes simples et de côtes bifurquées dès leur base à partir de petits nodules ombilicaux. Toutes ces côtes se divisent systématiquement à mi-flancs où elles prennent une inflexion rétroverse. Aucune côte intercalaire

ne vient perturber ce mode d'ornementation. De petits *clavi* terminent les côtes sur la région siphonale qui reste lisse sur la partie visible. La partie adorale de la chambre d'habitation près de l'ouverture n'est pas observable.

Rapports et différences

Le mode de costulation de cette forme évoque celui de *T. subpachydicranus* n. sp. et de *T. pachydicranus*, mais sa taille plus réduite couplée à l'apparition de petits *clavi* marginaux permettent de les séparer assez facilement.

Distribution

Cet exemplaire provient de l'horizon polyzonal de Clausson (Peyroules). Sa position stratigraphique est incertaine mais il doit vraisemblablement se localiser au sein de la zone à *Callidiscus* et uniquement dans les faciès de bordure de plate-forme car aucun spécimen n'a été récolté en domaine pélagique.

Breistrofferella n. sp. 2

pl. 14, fig. 9, 14, 20

1977 *Acanthodiscus* ? sp. inc. - Thieuloy, p. 119, pl. 7, fig. 5.

Matériel

6 exemplaires provenant du niveau polyzonal de la coupe de Clausson (Peyroules) - Collection Autran : 3 individus bien conservés 22788, 23451, JU4 et 3 fragmentaires 22846, 23543 et 23421.

Dimensions (tabl. 33)

Coll. Autran	Clausson	D	H	O	E	O/D	H/D	E/H
22788	20 a II	37	16,3	10	13	0,27	0,44	0,8
		(26,5)	13	7	11	0,26	0,49	0,85
23451	20 a II	33	13	11	11,5	0,33	0,39	0,88
		25,5	10,4	7	9	0,27	0,41	0,87
JU4	20 a II	31,5	12,7	10,5	(10,5)	0,33	0,4	0,83
		26	11,5	7,4	9	0,28	0,44	0,78
22846	20 a II	(32)	13,5	9	12,5	0,28	0,42	0,93
23543	20 a II	29	12,3	8	11	0,28	0,42	0,89
23421	20 a II	41,5	15,5	13,5	13	0,33	0,37	0,84

Description

Ces *Breistrofferella* sont toujours de petite taille, n'excedant pas 4,2 cm de diamètre, relativement évolutés ($0,26 < O/D < 0,33$) et dont la section est généralement non comprimée. Les flancs sont convexes et se raccordent à une région ventrale assez large et peu bombée. L'épaisseur maximale se situe au tiers inférieur du tour.

Cette espèce est caractérisée par son ornementation composite. La costulation latérale évoque celle des *B. varappensis* avec des côtes relativement denses, le plus souvent bifurquées à mi-flanc avec un tracé flexueux à falciforme et parfois simples alternant alors avec des côtes intercalaires externes courtes. Au cours de la croissance, le relief des côtes internes domine nettement celui des côtes externes, mais il n'y a jamais de tubercules médio-latéraux. Si le ventre reste lisse sur le phragmocône, il est parcouru, sur la chambre d'habitation, par des chevrons assez anguleux, mais

atténués sur la ligne siphonale, et limité par deux épaulements marginaux soulignés de *clavi* pincés qui s'atténuent à l'approche de l'ouverture et sont alors plus difficilement discernables. La ligne cloisonnaire simplifiée est typiquement celle d'une *Breistrofferella*.

La petite taille de ces sept individus adultes, où le télescopage des cloisons est bien visible sur trois d'entre eux (coll. Autran 22788, 23451 et JU4) et le franchissement ventral précoce des côtes permettent de les interpréter comme des formes microconches.

La présence de *clavi* margino-ventraux est un caractère qui rapproche cette espèce du genre *Acanthodiscus*. Mais il est impossible de faire dériver des *Acanthodiscus*, qui sont des macroconches, de cette espèce microconche, que j'attribue encore au genre *Breistrofferella*. Par ses caractères, cette nouvelle espèce tendrait à prouver que *Breistrofferella* et *Acanthodiscus* représentent les deux éléments d'un couple dimorphe. Ce dimorphisme, relativement peu marqué au sommet de la zone à *Callidiscus*, va s'accroître rapidement dès la base de la zone à *Radiatus* par la perte des *clavi* marginaux pincés sur les formes microconches (*Breistrofferella* typiques : *B. castellanensis* et *B. varappensis*).

L'exemplaire d'*Acanthodiscus* sp. inc. (ID10258) découvert par Thieuloy (1977, pl. 7, fig. 5) dans la zone à *Radiatus* (banc N390) de la coupe d'Angles a été attribué à cette espèce. L'individu 23421 de la collection Autran se distingue par la disparition plus précoce des *clavi* marginaux, localisés uniquement sur le tiers postérieur de la chambre d'habitation et par un ventre un peu plus arrondi et moins large. Cette forme est donc légèrement plus évoluée et se rapproche ainsi des *B. varappensis*.

Rapports et différences

Par les caractères de son ornementation et en particulier par ses *clavi* marginaux bien marqués, cette nouvelle espèce se distingue facilement de *B. varappensis* et *B. castellanensis*.

Breistrofferella n. sp. 1 en diffère par une section plus comprimée, une costulation plus dense, la bifurcation fréquente des côtes primaires, qui ne sont pas plus fortes que les côtes secondaires, un ventre plus arrondi et des *clavi* marginaux beaucoup plus discrets.

Distribution

Breistrofferella n. sp. 2 provient du niveau polyzonal de Clausson (Peyroules) (coll. Autran). Elle appartient certainement au sommet de la zone à *Callidiscus*.

Breistrofferella castellanensis (D'ORBIGNY)

pl. 14, fig. 1-4, 18

1840 *Ammonites castellanensis* D'ORBIGNY - p. 109-110, pl. 25, fig. 3-4.

1933 *Leopoldia castellanensis* (D'ORBIGNY) - Roman, p. 13-14, pl. 3, fig. 2, pl. 1, fig. 5.

1977 *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - Thieuloy, p. 113-114, pl. 1, fig. 6, pl. 6, fig. 10-11.

1991 *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - Reboulet, p. 16, pl. 1, fig. 7.

1993 *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 3, fig. 12.

Dimensions (tabl. 34).

Description

C'est une espèce de petite taille ($D_{max} = 5,2$ cm), peu comprimée, à ombilic réduit ($0,21 < O/D < 0,31$), à région siphonale arrondie et généralement lisse. Elle est ornée de fines côtes falciformes,

assez serrées, qui naissent d'un très faible tubercule ombilical et s'infléchissent fortement vers l'avant près de la région siphonale. Chacune de ces côtes est généralement séparée par une côte plus courte, de même force, commençant au milieu des flancs et qui a également un tracé proverse sur la partie externe des flancs. Cette alternance, qui est le plus souvent régulière, peut être perturbée par l'apparition d'une deuxième côte intercalaire et par quelques bifurcations des côtes principales sur le milieu des flancs. Sur les individus adultes, les côtes ont tendance à traverser le ventre en dessinant des convexités assez bien marquées.

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
487021	CAR 136	48,5	20	13		0,27	0,41	0
487022	CAR 138	(39)	17	(8,5)	12	0,22	0,44	0,71
487023	CAR 138	(35,5)	(14,5)	(10,5)	11	0,3	0,41	0,76
487025	CAR 140	35	15	8	12	0,23	0,43	0,8
487026	CAR 140	47	19,5	12		0,26	0,41	0
		<u>25</u>	<u>14</u>			0	0,56	0

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
488927	LCH 205	52	22	12,5	0,24	0,42
488936	LCH 216	50	21	13	0,26	0,42
489828	ANG 394	(44)	18	11,3	0,26	0,41
489829	ANG 395	(43)	18	12	0,28	0,42
489830	ANG 397	28,5	12	7,3	0,26	0,42
489831	ANG 399	35	14,6	11	0,31	0,42
489832	ANG 400	(31)	(14)	6,4	0,21	0,45
489833	LSS 111	(36)	15	9	0,25	0,42

Tabl. 34

Rapports et différences

Les différences avec *B. varappensis* sont traitées avec cette espèce.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à Radiatus.

Breistrofferella varappensis (BAUMBERGER)

pl. 14, fig. 5-8, 10-11, 19

- 1861 *Ammonites castellanensis* D'ORBIGNY - De Loriol, p. 25-26, pl. 2, fig. 1-2.
- 1906 *Leopoldia castellanensis* var. «*varappensis*» - Baumberger, p. 42.
- 1910 *Hoplites (Leopoldia) bargemensis* - Kilian, p. 220, pl. 5, fig. 4.
- 1977 *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - Thieuloy, p. 114, pl. 6, fig. 8-9.
- 1993 *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - Autran, pl. 3, fig. 9.

Dimensions (tabl. 35).

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
<i>B. varappensis</i> "primitive"								
487019	CAR 136b	41,5	15	15	14	0,36	0,36	0,93
487020	CAR 136b	37	14	12	11	0,32	0,38	0,79
coll Autran	Clausson							
23509	20 a II	40	15	12	13	0,3	0,38	0,86

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
489825	LCH 202	33,5	15	9		0,27	0,45	0
		(21)	10	(4)		0,19	0,48	0
489826	ANG 386	(38)	(19)	(10)		0,26	0,5	0
489827	ANG 386	(47)	(20)	(12)		0,26	0,43	0
489834	LSS 109	(44)	19	12		0,27	0,43	0
489835	CTV 174	(40)	19	10		0,25	0,48	0
487024	CAR 138	36,5	15	11	11	0,3	0,41	0,73

Description

La taille (Dmax = 5 cm) de cette espèce est comparable à celle de *B. castellanensis* mais son ombilic est légèrement plus ouvert ($0,25 < O/D < 0,36$). Les flancs sont ornés de côtes saillantes, radiales et relativement espacées. Leur tracé devient nettement proverse sur la partie externe des flancs. La plupart des côtes se divisent vers le milieu des flancs. Quelque fois, ces bifurcations sont remplacées par de simples côtes intercalaires externes courtes. Certains exemplaires sont remarquables par la présence de rares bifurcations internes des côtes primaires.

Les formes typiques de *B. varappensis* sont précédées par des morphotypes «primitifs» (ex. FSL 487019 = pl. 14, fig. 5 - FSL 487020 = pl. 14, fig. 10, coll. Reboulet ; ex. 23509 = pl. 14, fig. 19, coll. Autran) qui présentent un diamètre ombilical légèrement plus grand (cf. tabl. 35) et certains sont pourvus de vestiges très «émoussés» de «clavi marginaux pincés» qui tendent à disparaître au cours de la croissance vers 30 et 32 mm de diamètre respectivement pour les exemplaires 23509 et FSL 487020.

Rapports et différences

B. castellanensis a généralement un ombilic plus fermé, des tours moins massifs et des côtes plus fines, plus serrées et beaucoup moins régulièrement bifurquées sur les flancs. *B. castellanensis* est une forme plus abondante dans la deuxième partie de la zone à Radiatus.

Les formes primitives de *B. varappensis* présentent des vestiges très émoussés de clavi marginaux pincés qui les rapprochent de *Breistrofferella* n. sp. 2. Cette conception élargie de l'espèce laisse supposer une relation phylogénétique directe depuis *Breistrofferella* n. sp. 2. Par son mode d'ornementation et sa morphologie, il est possible que cette espèce ne représente que le pôle extrême de *B. varappensis*, qui débiterait alors, dès le sommet de la zone à Callidiscus sur les plates-formes ennoyées périovocontiennes.

Distribution

La présence dans le niveau condensé de Carajuan (banc 136 base) laisserait supposer que les formes les plus primitives de cette espèce apparaissent dès le sommet de la zone à Callidiscus. Les formes plus évoluées sont abondantes dans la zone à Radiatus aussi bien sur la plate-forme provençale que dans le bassin vocontien.

Acanthodiscus UHLIG, 1905

Espèce-type

A. radiatus (BRUGUIERE).

Historique - acception - phylogénèse

Parmi les *Hoplites* NEUMAYR néocomiens, Uhlig (1905) a distingué trois groupes de formes, dont *Acanthodiscus* qui réunissait les formes trituberculées. Baumberger (1906) puis Sayn (1907) et enfin Kilian et Reboul (1915) ont insisté sur le caractère artificiel et polyphylétique du sous-genre *Acanthodiscus*. Blanchet (1922) et Spath (1924) ont créé un certain nombre de genres pour les formes trituberculées berriasiennes et valanginiennes, ce qui leur a permis de limiter le genre *Acanthodiscus* au groupe de l'*A. radiatus*, caractéristique de l'Hauterivien inférieur. Ainsi défini et délimité stratigraphiquement, ce genre constitue un groupe naturel de formes dont les relations morphologiques et ornementales sont si étroites que Goguel (1940) suggérait que les limites du genre pourraient coïncider avec celles d'une espèce biologique.

En ce qui concerne l'origine des *Acanthodiscus* se référer aux «généralités sur le groupe des «Endemoceratinés».

Description

La coquille, généralement de grande taille à l'âge adulte, est moyennement évoluée. La section est massive. Elle devient plus élancée au cours de la croissance. Le ventre, lisse, est plat à arrondi.

Ce genre est caractérisé par l'ornementation vigoureuse et trituberculée des tours moyens. L'apparition, la durée et l'intensité de ce motif sont variables selon les espèces. Les côtes sont simples, bi ou trifurquées au niveau du tubercule latéral. Les tours les plus internes sont constitués d'une alternance, plus ou moins régulière, de côtes souvent bifurquées et de côtes intercalaires plus courtes. Le stade ultime est caractérisé par l'effacement total ou partiel de la costulation.

La ligne cloisonnaire est marquée par une forte asymétrie du premier lobe latéral et des selles subdivisées en deux parties principales.

Rapports et différences

Ils seront données à propos du genre *Leopoldia*.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à *Radiatus*.

Ce genre est très abondant dans le domaine jurassien (Busnardo et Thieuloy, 1989) où il constitue l'essentiel de la population d'ammonites. Il est également bien représenté dans les séries néritiques de la plate-forme provençale (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Autran, 1993).

Acanthodiscus radiatus (BRUGUIERE)

pl. 14, fig. 12, 17 ; pl. 15, fig. 6

1742 *Corne d'Ammon* - Bourguet, p. 72, pl. 43, fig. 280.

1789 *Ammonites radiata* - Bruguière, p.21.

1881 *Hoplites radiatus* (BRUGUIERE) - Neumayr et Uhlig, p. 37, pl. 34, fig. 2-3.

1906 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Baumberger, p. 13-20, pl. 16, fig. 1-7, pl. 17, fig. 1-3, pl. 18, fig. 4-5, tfig. 75-84.

1910 *Hoplites (Acanthodiscus) radiatus* (BRUGUIERE) - Kilian, p. 218-219, pl. 5, fig. 3.

1933 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Roman, p. 7-8, fig. 1.

- 1940 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Goguel, p. 48-57, pl. 1, fig. 1-5, pl. 3, fig. 3-4.
 1977 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Thieuloy, p. 117-118, pl. 7, fig. 8-9.
 1993 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Kemper, pl. 38, fig. 1, 2, 8.
 1993 *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - Autran, pl. 11, fig. 4.

Remarque : Les tableaux de mesures concernant *A. rebouli* et *A. vaceki* sont données à titre de comparaison avec *A. radiatus*.

Dimensions (tabl. 36) - *A. radiatus* :

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	E	O/D	H/D	E/H
488928	LCH 208	(102)	(50)	(25)		0,25	0,49	0
		(66)	(23)	(18,5)		0,28	0,35	0
489837	LSS 114	44,5	20	10		0,22	0,45	0
487016	CAR 136	205	74	78	55	0,38	0,36	0,74
		150	57	46	48	0,31	0,38	0,84
487017	CAR 136	200	74	72	54	0,36	0,37	0,73
		114	45	41	38	0,36	0,39	0,84
487018	CAR 138	41	19	10	15	0,24	0,46	0,79
487051	DES 104	185	73	63	42	0,34	0,39	0,58

Dimensions (tabl. 37) - *A. rebouli* :

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
488870	LCH 189	50	20	14	0,28	0,4
		40	18	(10,5)	0,26	0,45
488892	LCH 194	40	20	(9)	0,23	0,5

Dimensions (tabl. 38) - *A. vaceki*.

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
488875	LCH 191	(76)	32	22	0,29	0,42
		56	26	13	0,23	0,46
488891	LCH 193	65	27	17	0,26	0,42
489836	LSS 111	52,5	26	12,5	0,24	0,5
		32	15	(9,5)	0,3	0,47
489838	ANG 397	65	28	19	0,29	0,43
487015	CAR 136b	68	28,5	21,5	0,32	0,42

Description

La taille des individus adultes, interprétés comme des formes macroconches, peut atteindre plus de 20 cm de diamètre. Ces formes ont un ombilic moyennement large ($0,22 < O/D < 0,38$) et une section massive qui devient plus élancée avec la croissance.

Trois stades ornementaux peuvent être distingués.

- L'ornementation du stade juvénile (FSL 489837 = pl. 14, fig. 17) est composée de côtes simples qui naissent isolément à partir de *bullae* ombilicales. Elles alternent avec une à trois côtes intercalaires externes qui partent généralement du milieu des flancs. Leur tracé est relativement rigide et faiblement proverse. Toutes les côtes se terminent par des *clavi* marginaux bien marqués et légèrement étirés dans le sens spiral. Ils encadrent une région ventrale lisse.

- La costulation typique de l'espèce débute vers 4 cm de diamètre (FSL 489837). Elle est caractérisée par trois rangées de tubercules : ombilicaux, latéraux et marginaux. Les côtes primaires donnent naissance le plus souvent à trois côtes secondaires à partir des tubercules médians qui sont les plus développés et parfois épineux. Les tubercules siphonaux sont trois fois plus nombreux et sont en forme de crêtes étirées dans le sens de l'enroulement.

- Le troisième stade ornemental se distingue par la disparition des tubercules latéraux et l'atténuation du relief des côtes sur la partie externe des flancs, qui marquent le début du stade lisse. Seule la partie inférieure des côtes et parfois quelques renflements siphonaux sont encore visibles. La section devient plus haute que large (diminution du rapport E/H ; cf tabl. 36). Ce stade ornemental débute à des diamètres très différents selon les individus. Ainsi, sur l'exemplaire FSL 13407 (figuré *in* Roman, 1933, texte-fig. 1), le dernier tubercule médian disparaît vers 15 cm de diamètre, alors que sur l'individu 487016 (CAR 136) les flancs sont pratiquement lisses dès 8 cm de diamètre environ.

La bande siphonale, qui est relativement large, reste lisse à tous les stades de croissance.

Rapports et différences

A. radiatus variété *stenonotus* BAUMBERGER est caractérisé comme l'espèce-type par l'apparition précoce de l'ornementation trituberculée mais le stade juvénile se distingue par une section nettement plus haute que large et une bande siphonale très étroite (Atrops, 1967).

A. ottmeri (NEUMAYR et UHLIG), se distingue du génotype par l'apparition plus tardive du motif trituberculé (vers 65 mm de diamètre, Atrops, 1967), une costulation moins vigoureuse et une section nettement plus haute que large.

A. pseudoradiatus (BAUMBERGER) est également caractérisé par le stade tardif auquel apparaît l'ornementation trituberculée, mais il se distingue d'*A. ottmeri* par des côtes principales et des tubercules moins vigoureux et par un ombilic un peu plus étroit (Atrops, 1967). Il faut rappeler que Kilian et Reboul (1915) et Goguel (1940) admettent que ces deux espèces sont synonymes. Busnardo et Thieuloy (1989) signalent qu'il existe des variations importantes au stade trituberculé, ce qui rend leur séparation difficile. Seul le stade juvénile permettrait de les distinguer avec certitude, avec une trifurcation extrêmement basse de l'espèce germanique (d'après la figuration de Neumayr et Uhlig, 1881, pl. 34).

A. vaceki (NEUMAYR et UHLIG) est également caractérisé par une tuberculation tardive (vers 60 mm de diamètre). Au stade moyen, à un tubercule latéral correspondent deux tubercules siphonaux. Au stade adulte, il y a autant de tubercules externes que de tubercules latéraux et ombilicaux. Les côtes principales sont serrées ; elles ont un tracé flexueux en s'infléchissant vers l'avant sur le bord siphonal.

A. rebouli KILIAN (= *A. twannensis* BUSNARDO et GUILLAUME ; = *A. euthymi* (non PICTET) Baumberger 1907, p. 10, pl. 21, fig. 1) est tout à fait remarquable par la bifurcation régulière des côtes primaires.

A partir de l'étude d'un grand nombre d'exemplaires de collection de l'Institut Dolomieu, Atrops (1967) a montré qu'il existait un ensemble de formes établissant un passage progressif entre ces différentes espèces. Ainsi, *A. radiatus*, *A. radiatus stenonotus*, *A. ottmeri* et *A. pseudoradiatus* constituent une série plus ou moins continue dans laquelle on peut noter une diminution de la largeur de l'ombilic, une diminution du rapport E/H (section plus élancée) et une diminution de la force de l'ornementation où les tubercules latéraux apparaissent de plus en plus tardivement (retard et réduction du stade trituberculé).

Cet auteur signale également l'existence d'un échantillon d'*Acanthodiscus* où l'ornementation trituberculée apparaît spécialement tard (vers 95 mm de diamètre). Il ne présente qu'un seul tubercule latéral ; c'est le seul caractère qui permet de l'attribuer au genre *Acanthodiscus*. Cet

individu tend à prouver l'existence de relations très étroites avec le genre *Leopoldia* et en particulier avec *L. frantzi* KILIAN. Cette espèce, ne montrant à aucun moment de sa croissance de tubercules latéraux, doit être attribuée au genre *Leopoldia* (Atrops, 1967). Là encore, cet auteur remarque l'existence de formes établissant un passage progressif entre *A. pseudoradiatus* et *L. frantzi* et confirme ainsi les liens de parenté existant entre les *Acanthodiscus* et les *Leopoldia*, ce qui avait déjà été évoqué par Baumberger (1906) et par Goguel (1940).

La séparation des différentes espèces d'*Acanthodiscus* est souvent difficile à établir ; elle ne peut être faite que par l'étude de tous les stades ontogénétiques.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à *Radiatus*.

A. radiatus, très bien représentée au niveau de la plate-forme jurassienne (60 % du genre, Busnardo et Thieuloy, 1989) et provençale (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Autran, 1993), est par contre extrêmement rare en domaine vocontien (Thieuloy, 1977 ; Reboulet *et al.* 1992 ; Atrops et Reboulet, 1993).

Leopoldia MAYER-EYMAR, 1887 *emend.* ATROPS, 1967

Espèce-type

L. leopoldina (D'ORBIGNY).

Historique - acception - phylogénèse

Le sous-genre *Hoplitides* VON KOENEN et le genre *Solgeria* UHLIG ne sont en fait que des synonymes du genre *Leopoldia sensu* Mayer-Eymar (Kilian, 1915). Sayn (1907) fut amené à distinguer trois ensembles au sein du grand groupe des *Leopoldia* : les groupes de *L. leopoldi*, *L. aenigmatica* et *Hoplites depereti*. Ce dernier groupe correspond au genre valanginien *Neohoploceras* SPATH (1923).

Arkell *et al.* (1957) rattache le genre *Leopoldia* à la sous-famille des *Neocomitinae*. *H. quadrangulatus* SAYN fut isolé du premier groupe par Atrops (1967) et inclu dans le genre *Karakaschiceras* qu'il définit en fait pour la première fois. La création de ce taxon permet de restreindre le genre *Leopoldia* aux formes de l'Hauterivien inférieur. Ainsi, les *Leopoldia s.s.* correspondent à la définition donnée par Baumberger (1906) ; elles possèdent toujours des *clavi* marginaux au moins dans le stade juvénile.

A partir de l'étude d'un grand nombre d'exemplaires de la collection de l'Institut Dolomieu, Atrops (1967) a montré qu'il existait un ensemble de formes établissant un passage progressif entre les *Acanthodiscus* UHLIG, caractérisés au stade sénile par l'effacement de la costulation (vers 10-15 cm de diamètre), et les *Leopoldia* MAYER-EYMAR, qui se distinguent par la précocité du stade lisse (vers D = 3-4 cm de diamètre), la disparition des *clavi* sur la partie adorale de la loge et leur plus forte involution. La migration centripète du stade lisse chez les *Leopoldia* est le résultat d'une accélération de leur développement ontogénétique.

Les *Leopoldia* apparaissant un peu plus tardivement que les *Acanthodiscus* (Bulot *et al.*, 1993), elles pourraient être interprétées comme un sous-genre représentant un grade évolutif du genre *Acanthodiscus*.

Description

Ce genre regroupe des ammonites discoïdales, de taille moyenne à grande (10 à 15 cm de diamètre), à ombilic étroit, à section moyennement élancée et à région ventrale arrondie.

L'ornementation est le plus souvent réduite. Les tours juvéniles sont ornés de côtes simples issues de tubercules ombilicaux, légèrement flexueuses, et de côtes intercalaires courtes. Toutes les côtes se terminent par des *clavi* marginaux étirés dans le sens de l'enroulement soulignant ainsi la région ventrale. Les tours externes sont complètement lisses. Les nodules ombilicaux et les *clavi* siphonaux sont parfois conservés.

Le lobe latéral est dissymétrique et plus large que haut. La selle externe est large.

Rapports et différences

Les tours internes sont voisins de ceux du genre *Acanthodiscus* mais la section est généralement plus élancée et l'ombilic plus étroit. De plus le stade trituberculé, si caractéristique du genre d'Uhlig, est toujours absent.

Les individus adultes peuvent être confondus avec les représentants du genre *Saynella*. Cependant, ces derniers ont généralement une section plus élancée, une région siphonale plus amincie et un ombilic plus réduit. Les *Saynella* se distinguent également par l'absence de *clavi* marginaux à tous les stades de croissance.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à Radiatus.

L'apparition et l'acmé de ce taxon semblent succéder à celles du genre *Acanthodiscus* aussi bien dans le bassin (Reboulet *et al.*, 1992 ; Bulot *et al.*, 1993) que sur les plates-formes jurassienne (Busnardo et Thieuloy, 1989) et provençale (Autran, 1993). Une étude quantitative a permis de montrer que ce taxon est nettement moins fréquent que le genre *Acanthodiscus* (Busnardo et Thieuloy, 1989 ; Reboulet *et al.*, 1992).

Leopoldia leopoldina (D'ORBIGNY)

1840 *Ammonites leopoldinus* D'ORBIGNY - p. 104-106. pl. 22, fig. 1-3.

1906 *Leopoldia leopoldi* (D'ORBIGNY) - Baumberger, p. 28-32, pl. 4, fig. 1-2.

1933 *Leopoldia leopoldi* (D'ORBIGNY) - Roman, p. 9, pl. 2, fig. 1.

1977 *Leopoldia leopoldina* (D'ORBIGNY) - Thieuloy, p. 114-115, pl. 7, fig. 2-3.

1993 *Leopoldia leopoldina* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 3, fig. 13.

Description

Il s'agit d'ammonites, de taille moyenne à grande (12 cm de diamètre), lenticulaires, à ombilic étroit et à section élancée. L'épaisseur est maximale au niveau du pourtour ombilical. Les flancs sont faiblement mais régulièrement convexes.

Au stade juvénile, la section est subrectangulaire. Les flancs sont ornés de côtes issues de nodules ombilicaux, puis progressivement séparées par quelques côtes intercalaires courtes. Le tracé des côtes est d'abord radial, devient proverse sur la partie externe des flancs. Toutes les côtes se terminent sur le bord externe par des *clavi* étirés dans le sens de l'enroulement ; ils délimitent parfaitement une bande siphonale lisse et peu bombée.

Les tours externes ont une section plus élancée et sont caractérisés par l'effacement de la costulation latérale qui débute très précocement vers 3-4 cm de diamètre. Finalement, sur les exemplaires de grande taille, les nodules ombilicaux et les *clavi* marginaux disparaissent et la coquille est ainsi entièrement lisse.

Ces formes de grande taille sont interprétées comme des individus macroconches.

Il faut signaler l'existence d'un spécimen (FSL. 488931, LCH 208) qui correspond en partie à la description d'un exemplaire (*L. n. subsp. aff. leopoldina*) faite par Thieuloy (1977, p. 115-116,

pl. 7, fig. 4). Ce petit individu se distingue de la forme nominale par deux caractères : costulation des flancs composée de fines stries organisées en faisceaux multi-composites et de relief onduleux ; les tubercules marginaux relativement discrets et étirés longitudinalement terminent de petites côtes externes, délimitant ainsi une bande siphonale lisse légèrement convexe. Les bourrelets ventraux remarquables par Thieuloy sur l'échantillon de la collection Busnardo ne sont pas visibles ici.

Rapports et différences

L. buxtorfi BAUMBERGER se distingue par son ombilic plus étroit et par l'effacement plus précoce de sa costulation latérale. Son épaisseur plus faible lui donne une section plus élancée. La ligne de suture est également plus complexe.

L. frantzi KILIAN, à ornementation semblable quoique plus forte, possède un ombilic plus large et une ouverture un peu plus massive (Atrops, 1967). Rappelons que *L. frantzi* peut être confondue avec les tours internes d'*A. ottmeri* et, sans connaissance du stade adulte, il paraît impossible de les séparer.

Distribution

L. leopoldina est très rarement représentée dans la zone à *Radiatus* des coupes du domaine pélagique (Reboulet *et al.*, 1992 ; Bulot *et al.*, 1993). Cette espèce est plus fréquente au niveau des plates-formes périovocontiennes (provençale et jurassienne) (Busnardo et Thieuloy, 1989 ; Thieuloy *et al.*, 1990) mais son abondance est toujours nettement inférieure à celle des *A. radiatus*. L'acmé de *L. leopoldina* semble précéder celui de *L. buxtorfi* qui est localisé dans la partie supérieure de la zone à *Radiatus* (Bulot *et al.*, 1993).

Saynella KILIAN, 1910

Espèce-type

S. clypeiformis (D'ORBIGNY).

Historique - acception - phylogénèse

Le genre *Saynella* a été créé par Kilian (1910) pour des espèces du type de l'*Ammonites clypeiformis*, allant de l'Hauterivien à l'Aptien. Arkell *et al.* (1957) adopte la classification de Spath (1923) qui crée pour des formes aptiennes, le genre *Pseudosaynella* ayant pour générotype l'*Ammonites bivurcatus* MICHELIN et le genre *Subsaynella* pour l'espèce *S. sayni* (PAQUIER), de l'Hauterivien «moyen», dont les caractères sont assez proches des *Saynella s.s.* Parmi le genre *Saynella*, Atrops (1967) distingue deux ensembles de formes : les *Saynella* barrémiennes, qui seront rangées dans le nouveau genre *Torcapella* BUSNARDO (1970) ayant pour espèce-type *T. fabrei* (TORCAPEL), et le groupe des *Saynella* hauteriviennes qui est composé de *S. mucronata*, *S. neocomiensis* et *S. clypeiformis* et *S. hoplitoides*. C'est à ce seul groupe que le genre *Saynella* doit être réservé, puisque l'espèce-type désignée est *S. clypeiformis* (D'ORBIGNY).

Baumberger (1906) puis Atrops (1967) ont discuté de la différenciation des espèces de *Saynella* par rapport à celles du genre *Leopoldia*. Ce dernier auteur établit clairement, à partir de l'étude d'un matériel important de la collection grenobloise, que les *Saynella* dérivent directement des *Leopoldia*.

Comparés aux *Leopoldia*, les *Saynella* se distinguent par la précocité du stade lisse qui gagne la totalité de la coquille et par l'absence de *clavi* marginaux à tous les stades de croissance. Cette évolution correspond donc à une accélération du développement ontogénétique des *Saynella*. En

effet, la disparition des *clavi* n'intervient qu'au stade adulte des *Leopoldia* (partie adorale de la loge). La disparition des *clavi* marginaux chez *Saynella* justifie pleinement son statut générique.

Description

Les représentants du genre *Saynella* sont caractérisés par une coquille discoïde, à section élancée (toujours nettement plus haute que large) et à flancs peu bombés. L'ombilic est petit avec un rebord anguleux. La région ventrale est étroite, arrondie et sans méplat juvénile.

L'ornementation est toujours très réduite. Le stade juvénile est constitué de côtes falciformes, à peine marquées et fugitives, sans tubercules ombilicaux et *clavi* marginaux. Les tours moyens et adultes sont entièrement lisses.

La ligne cloisonnaire est caractérisée par un lobe externe peu profond, un lobe latéral large et dissymétrique. La selle externe est haute et peu ramifiée.

Rapports et différences

Le genre *Saynella*, qui dérive des *Leopoldia*, s'en distingue par un ombilic plus étroit et une section plus élancée. Au stade juvénile, les *Leopoldia* sont ornées de tubercules périombilicaux et de *clavi* siphonaux.

Distribution

Hauterivien inférieur : sommet de la zone à Radiatus - partie inférieure de la zone à Nodosoplicatum.

Ce genre est relativement abondant dans les séries néritiques du domaine provençale et jurassien (Busnardo et Thieuloy, 1989). Certaines espèces sont citées en domaine vocontien (Bulot *et al.*, 1993), mais elles sont toujours très peu représentées.

Saynella mucronata (BAUMBERGER)

pl. 14, fig. 16

1905 *Leopoldia mucronata* BAUMBERGER - p. 39-40, pl. 8, fig. 2.

Dimensions (tabl. 39)

Espèce	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
487027	CAR 141	48	22,5	11	0,23	0,47

Description

La coquille de ces ammonites est discoïdale, à flancs faiblement convexes. La région ventrale est étroite et arrondie. L'ornementation est absente sur les individus adultes. Au stade juvénile, cette espèce est ornée de côtes qui sont issues de très faibles noeux ombilicaux allongés, rappelant un peu ceux des *Leopoldia* mais il n'y a jamais de *clavi* marginaux. Sur la partie externe des flancs, les côtes ont un tracé proverse et, entre chacune d'elles, il existe une à deux côtes intercalaires.

Rapports et différences

S. clypeiformis (D'ORBIGNY) est très proche, mais sa région siphonale est beaucoup plus tranchante.

S. neocomiensis a également une section légèrement arrondie comme *S. mucronata*, mais cette dernière a des flancs plus convexes et donc une section légèrement plus massive.

Distribution

Les exemplaires de *S. mucronata* provenant des coupes de La Charce et d'Angles ont été récoltés uniquement au sommet de la zone à Radiatus.

Bulot *et al.* (1993) citent *S. neocomiensis* dans la partie supérieure de la zone à Radiatus et dans la partie basale de la zone à Loryi. Leur répartition verticale étant à peu près identique, il est fort probable que nous ayons une conception différente de ces deux espèces. L'allure de la section ne pouvant être utilisée (compaction postmortem), seule l'ornementation permet de les différencier. Les exemplaires de ma collection étant faiblement costés dans les tours internes, ils ont été attribués à *S. mucronata*, car aucune description de *S. neocomiensis* ne signale la présence de côtes au stade juvénile. Il est fort possible que ce stade ornementé soit très fugitif chez cette espèce, ce qui le rend difficilement et rarement observable. Si tel est le cas, *S. mucronata* tomberait en synonymie avec *S. neocomiensis*, plus ancienne.

S. clypeiformis semble apparaître au sommet de la zone à Loryi et disparaître avant la fin de la zone à Nodosoplicatum (Busnardo et Thieuloy, 1989 ; Bulot *et al.*, 1993).

Lyticoceras HYATT, 1900

Espèce-type

L. cryptoceras (D'ORBIGNY).

Historique - acception - phylogénèse

Lorsque Hyatt crée le genre *Lyticoceras*, il lui rapporte seulement l'espèce-type, *A. cryptoceras* D'ORBIGNY. Kilian (1907) puis Kilian et Reboul (1915) pensent que l'*A. cryptoceras* est une *Leopoldia*. Roman met le genre *Lyticoceras* en synonymie avec *Neocomites*. Après avoir été rétabli par Arkell *et al.* (1957), le genre *Lyticoceras* est de nouveau rejeté par Thiermann (1963). Cependant, le colloque sur le Crétacé inférieur admet une zone à *Lyticoceras* à la base de l'Hauterivien (Debelmas et Thieuloy, 1965). Busnardo *et al.* (1966) apportent des précisions sur l'holotype de l'*A. cryptoceras* (éch. n° 1884, coll. Muséum Hist. Nat. de Paris) et considèrent que l'opinion de Kilian (1907) est erronée. Thieuloy (1971) montre que l'*A. cryptoceras* n'est pas un représentant du groupe qui est très abondant à la limite Valanginien-Hauterivien et qui a servi à la définition de la zone à «*Lyticoceras*» (*sensu* colloque du Crétacé inférieur). Il est donc amené à créer le genre *Teschinites* pour l'ensemble de ces formes. En réponse à Wright (1975) qui proposait de mettre le genre *Lyticoceras* en synonymie avec le genre *Endemoceras* THIERMANN, Thieuloy (1977) confirme la signification phylogénétique et stratigraphique (sommet de l'Hauterivien inférieur) de ce taxon. Kemper *et al.* (1981, p. 298) adoptent également cette définition et rappellent les principales différences avec le genre *Endemoceras*.

Les *Lyticoceras* mésogéens sont considérés actuellement comme étant arrivés par migration à partir du domaine boréal (Thieuloy, 1977). L'hypothèse d'une origine à partir des Neocomitidés de l'Hauterivien basal du Sud-Est de la France doit être rejetée, car il existe apparemment un hiatus important entre les *Neocomitinae* de la zone à Radiatus et les premiers *Lyticoceras* de la zone à Nodosoplicatum. Les *Saynella*, qui sont les derniers Neocomitidés de l'Hauterivien basal, seraient seules susceptibles d'être à l'origine des *Lyticoceras*. Le saut morphologique entre les *Lyticoceras* et les *Saynella* est trop important pour envisager qu'ils puissent dériver des *Saynella*.

Description

Ces formes de taille moyenne à grande (D_{max} = 27 cm) ont un ombilic relativement large, une section élevée, subrectangulaire et un ventre arrondi.

Les côtes simples ou bifurquées sur les flancs, naissent le plus souvent d'un léger tubercule ombilical. Elles sont séparées par des côtes intercalaires externes. Les côtes s'infléchissent fortement vers l'avant sur la partie externe des flancs et franchissent le ventre en dessinant des convexités régulières mais toujours très atténuées sur la ligne siphonale. Ce groupe est caractérisé par la présence de petits nodules périssiphonaux sur les côtes (*clavi*), généralement très nets sur la chambre d'habitation. La costulation des flancs tend parfois à s'effacer.

La ligne de suture est à lobes dissymétriques.

Rapports et différences

C'est avec le groupe des *Endemoceras* que les affinités sont les plus grandes. Cependant, le genre boréal est caractérisé par une costulation ventrale en chevrons plus ou moins anguleux et par un méplat médian. Le genre mésogéen *Lyticoceras* se différencie également par le fait que les côtes se terminent par de petits tubercules marginaux isodiamétriques et non par des renflements obliques comme cela est observable au stade juvénile des *Endemoceras*.

L. bargemensis dérive vraisemblablement de *L. nodosoplicatum*. *L. bargemensis* se distingue principalement par sa plus grande taille et par la disparition plus précoce des *clavi* marginaux. Les mécanismes évolutifs responsables de cette évolution sont donc respectivement une hypermorphose et une accélération du développement ontogénétique.

L. bargemensis est certainement à l'origine du groupe des *Cruasiceras*, de l'Hauterivien supérieur.

Distribution

Hauterivien inférieur - zone à *Nodosoplicatum*.

Tout en réaffirmant l'absence de véritables spécimens du genre *Endemoceras* en domaine mésogéen, Thieuloy (1977) souscrit en partie à la proposition de Wright (1975) en l'incluant au sein du groupe des *Lyticoceras* ; il considère ainsi que les *Lyticoceras* dérivent par migration des *Endemoceras* boréaux. Cette hypothèse permet d'expliquer la présence des *Lyticoceras* en domaine mésogéen au sommet de l'Hauterivien inférieur alors que les derniers représentants de la famille des Neocomitidés sont de la zone à *Radiatus*.

Ce genre est très abondant en domaine pélagique et sur les plates-formes périvocontiennes (Busnardo et Thieuloy, 1989).

Lyticoceras nodosoplicatum (KILIAN et REBOUL)

pl. 15, fig. 1, 3 ; pl. 16, fig. 1

- 1915 *Neocomites nodosoplicatum* KILIAN et REBOUL - p. 235-237, pl. 10, fig. 3, pl. 11, fig. 4, pl. 13, fig. 1.
1933 *Hoplites (Neocomites) nodosoplicatum* (KILIAN et REBOUL) - Roman, p. 14-15, pl. 2, fig. 3.
? 1993 *Lyticoceras nodosoplicatum* (KILIAN et REBOUL) - Autran, pl. 12, fig. 8-9.

Dimensions (tabl. 40).

Description

Ces Neocomitidés évolués sont de petite à moyenne taille ($D_{max} = 8$ cm) et à ombilic relativement large ($0,28 < O/D < 0,38$). La section du tour est subrectangulaire à flancs subparallèles, qui passent assez progressivement à une région ventrale arrondie. Le mur ombilical est abrupt.

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489839	LCH 242	76	29	29	0,38	0,38
489841	LCH 247	56	22,5	15,5	0,28	0,4
489842	LCH 250	47	19	14,5	0,31	0,4
		29	14	8	0,28	0,48
489843	LCH 254	(48)	19	(15)	0,31	0,4
		(30)	14	8,5	0,28	0,47
489844	LCH 254	67	27	(20)	0,3	0,4
489845	LCH 255	58	23	17	0,29	0,4
		(37)	17	(10,5)	0,28	0,46

La costulation, relativement grossière, est caractérisée à tous les stades de croissance par la présence de petits nodules punctiformes à l'extrémité des côtes externes qui délimitent ainsi une région siphonale lisse. L'ornementation est composée d'une alternance régulière de côtes simples, qui naissent isolément à partir d'un tubercule épineux surplombant l'ombilic, et de côtes externes très courtes localisées sur la partie marginale des flancs. Ces dernières tendent parfois à fusionner avec les côtes simples pour former de véritables bifurcations. Les côtes primaires sont rigides, radiales et de plus fort relief sur la partie inférieure des flancs. Elles sont légèrement proverses sur la partie externe des flancs.

Distribution

Hauterivien inférieur, partie inférieure de la zone à *Nodosoplicatum* (horizon à *Nodosoplicatum*).

Lyticoceras cryptoceras (D'ORBIGNY)

pl. 15, fig. 5

1840 *Ammonites cryptoceras* D'ORBIGNY - p. 106-108, pl. 24.

1993 *Lyticoceras cryptoceras* D'ORBIGNY - Kemper, pl. 38, fig. 5-6.

Dimensions (tabl. 41)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489846	LCH 249	73	31	19	0,26	0,42
		47	23	10	0,21	0,49
489847	LCH 251	80	34	25	0,31	0,43
		(54)	24			0,44
489848	LCH 253	(60)	(30)	16	0,27	0,5

Description

Ces formes sont de taille moyenne ($D_{max} = 8$ cm), relativement involutes ($0,26 < O/D < 0,31$) et comprimées.

L'ornementation est basée sur celle de *L. nodosoplicatum*. Sur la loge, les côtes tendent à s'effacer et sont parfois remplacées par de fines stries. Les petites nodosités margino-ventrales, si typiques du genre, disparaissent totalement sur la fin de la chambre d'habitation.

L'ensemble de ces caractères morphologiques et ornementaux permet d'interpréter ces individus comme des microconches. Il s'agit probablement de l'équivalent microconche des formes telles que le type de l'espèce qui est une forme de grande taille (macroconche). Des fragments de

loge d'individus de grandes taille ont été récoltés, associés aux exemplaires microconches. Ceci tendrait à confirmer l'existence d'un couple dimorphe au sein de cette espèce.

Rapports et différences

L'ornementation est comparable à celle de *L. nodosoplicatum*. La costulation est cependant plus fine, plus dense, plus flexueuse ; elle tend également à s'effacer sur les flancs. Elle se distingue également par l'apparition précoce de côtes ventrales.

Distribution

Hauterivien inférieur, partie inférieure de la zone à *Nodosoplicatum* (horizon à *Nodosoplicatum*).

Lyticoceras bargemensis (KILIAN)

pl. 15, fig. 2, 4 ; pl. 16, fig. 2

1910 *Leopoldia bargemensis* KILIAN - p. 220.

1915 *Leopoldia dubisiensis* var. *bargemensis* KILIAN - Kilian et Reboul, p. 244-246, pl. 11, fig. 1, pl. 12, fig. 5.

1989 *Lyticoceras claveli* BUSNARDO et THIEULOY - p. 137-139, pl. 3, fig. 1-2, tfig. 11.

Dimensions (tabl. 42)

Coll. FSL	Coupe	D.	H.	O.	O/D	H/D
489849	LCH 255	41	16	13	0,32	0,39
489850	LCH 263	<u>270</u>	<u>91</u>	<u>105</u>	0,39	0,34
489851	LCH 269	(56)	18	21	0,38	0,32

Description

Au sein de ce taxon, ont été regroupés des individus de petite et de grande taille, qui pourraient correspondre respectivement aux microconches (morphé «*bargemensis*») et aux macroconches (morphé «*claveli*»). Cependant, aucun caractère morphologique ne permet de savoir si les individus de petite taille sont adultes et donc s'ils doivent être interprétés comme des microconches adultes ou bien comme des tours internes de macroconches. Comme l'ornementation des deux «espèces» est très semblable, je les considère comme les deux éléments d'un couple dimorphe et je les mets en synonymie.

Les macroconches ont un ombilic très ouvert ($O/D = 0,39$) et leur involution diminue au cours de la croissance. La section des tours est ovoïde, à flancs faiblement convexes et convergents sur une région ventrale arrondie.

Les formes micromorphes ont un ombilic relativement moins large ($0,32 < O/D < 0,38$). La section des tours est plus massive.

Le motif ornemental des microconches et des macroconches est très similaire. Dans les tours internes des individus de petite taille, les côtes naissent isolément ou par deux à partir de petits renflements ombilicaux (FSL 489849 = pl. 16, fig. 2). La plupart se divisent sur la partie marginale des flancs. Elles se terminent par de petits *clavi* pincés qui disparaissent très rapidement vers 3 - 4 cm de diamètre. La persistance de ce caractère morphologique dans les tours internes confirme l'attribution de cette espèce au genre *Lyticoceras*. Les côtes ont un tracé est rigide et radial. Vers 5 cm de diamètre, les côtes internes présentent une nette tendance à la rétroversion et s'épaississent

fortement pour finalement former l'ébauche d'un nodule sur le milieu des flancs (FSL 489851 = pl. 15, fig. 4). Après le point de bifurcation, les côtes sont projetées vers l'avant.

Sur l'individu macroconche (FSL 489850 = pl. 15, fig. 2), encore entièrement cloisonné, la costulation des tours les plus internes correspond à celle décrite précédemment. Très rapidement, l'ornementation est caractérisée par des côtes de fort relief, qui naissent toujours isolément à l'ombilic, et fortement rétroverses. Les bifurcations externes sont remplacées par des côtes intercalaires qui apparaissent vers le tiers externes des flancs. Leur proversité sur la partie marginale du tour est moins accentuée que dans les tours internes. Le tracé devient donc plus rigide. Au diamètre de 27 cm, les côtes ne franchissent pas le ventre.

Rapports et différences

Le tracé rétroverse des côtes et la disparition précoce des *clavi* marginaux pincés permettent de différencier facilement cette espèce de *L. nodosoplicatum*.

Distribution

Hauterivien inférieur, partie supérieure de la zone à *Nodosoplicatum* (horizon à *Bargemensis*).

Oosterellidae BREISTROFFER, 1940

Historique - acception - phylogénèse

La famille des *Oosterellidae* comprend deux genres : *Oosterella* KILIAN 1911 dont l'espèce-type est *O. cultrata* (D'ORBIGNY) et *Pseudoosterella* SPATH 1924, dont *P. fischeri* NICKLES est le générotype. Cette dernière espèce se différencie du groupe des *Oosterella* par la costulation, composée uniquement de côtes simples. Toutefois, il est probable que le genre de Spath ne soit qu'un synonyme d'*Oosterella* comme le pense Company (1987).

Les principales espèces du genre *Oosterella* ont été définies par Nicklès (1892) à partir d'exemplaires pyriteux de petite taille. Bien que ces formes ne permettent pas d'étudier tous les stades ontogénétiques, elles peuvent cependant être utilisées pour nommer les individus calcaires adultes que nous avons récoltés dans le bassin vocontien. L'analyse des variations morphologiques, basée sur un grand nombre d'individus très bien repérés stratigraphiquement, et l'étude du dimorphisme, ont permis de regrouper les deux espèces, *O. gaudryi* (NICKLES) et *O. vilanovae* (NICKLES). Une espèce nouvelle a pu être isolée à la limite Valanginien-Hauterivien.

Bien que les *Oosterella* soient toujours faiblement représentées parmi la population d'ammonites (souvent moins de 1,5 %, Reboulet *et al.*, 1992), elle ont un intérêt stratigraphique certain en raison d'un taux d'évolution relativement élevé.

L'appartenance des *Oosterellidae* à la super-famille des *Perisphinctaceae* fut établie par Wiedmann (1966) et précisée par Vermeulen (1972), qui proposa une dérivation des *Oosterella* à partir des *Paquiericeras*. En accord avec ce schéma phylétique, Company (1987) envisage une filiation depuis *O. begastrensis* COMPANY, espèce qui présente en effet des caractères morphologiques intermédiaires entre ces deux groupes. Lorsque Thieuloy *et al.* (1992) créent l'espèce *O. fascigera*, ils signalent que cette nouvelle unité taxonomique a beaucoup d'affinités avec les représentants du sous-genre *P. (Julianites)* : section oxycône, carène finement crénelée, absence de sillons bordant la carène et ligne de suture similaire. La position stratigraphique d'*O. fascigera*, qui est peu élevée dans le Valanginien supérieur, est un argument supplémentaire en faveur de cette hypothèse phylétique. Thieuloy *et al.* (1992) considèrent donc que compte-tenu de l'importante diversité

structurale et ornementale des *Oosterella*, ce genre est formé de lignées issues indépendamment des *Paquiericeras*. Les traits morphologiques et ornementaux énumérés par ces auteurs à propos d'*O. fascigera* sont en fait des caractères qui sont globalement communs aux macroconches de toutes les espèces d'*Oosterella* et, il ne faut voir là, que l'expression d'un dimorphisme très accentué, où les individus de grande taille acquièrent des caractères ancestraux au cours de leur développement ontogénétique (néoténie hypermorphique).

Oosterella KILIAN, 1911

Espèce-type

Ammonites cultratus D'ORBIGNY.

Description

Pour chaque espèce retenue, le couple dimorphe a pu être reconstitué. Si leur ornementation est comparable, leur morphologie générale est bien différente.

Les microconches, de petite taille, ont un ombilic large. La section est comprimée et subrectangulaire. La région siphonale est caractérisée par une petite carène, le plus souvent entourée par deux sillons plus ou moins profonds et toujours difficilement visibles sur les individus calcaires. Ceci tient au fait que la région ventrale est rarement visible dans son intégralité et que la compaction rend son observation délicate.

Les individus macroconches, de taille moyenne à grande, ont un ombilic plus étroit et une section subtrigonale. Ils sont typiquement pourvus d'une carène bien développée, étroite, lisse ou crénelée et qui n'est jamais encadrée par des sillons ventraux.

Les flancs peuvent être complètement lisses ou être ornés de côtes de force variable, simples ou fasciculées à l'ombilic et qui se divisent parfois à nouveau vers le milieu des flancs. Ces côtes sont plus ou moins flexueuses, radiales à légèrement rétroverses et ont une tendance à se projeter vers l'avant sur la partie externe des flancs. Elles peuvent être renflées par la présence de nodules ombilicaux et marginaux. La ligne de suture est caractérisée par une première selle latérale (E/L), large et divisée par un lobule médian.

Distribution

Le genre *Oosterella* est strictement limité au Valanginien supérieur (zone à *Verrucosum*) et à l'Hauterivien basal (zone à *Loryi*) de la province méditerranéenne et se rencontre occasionnellement dans le Nord-Ouest de l'Allemagne, au Mexique et en Colombie.

Les formes de la zone à *Loryi* n'ont pu être déterminées spécifiquement.

Oosterella begastrensis COMPANY

pl. 28, fig. 25

1987 *Oosterella begastrensis* COMPANY - p. 194, 196, pl. 13, fig. 20-21.

Dimensions (tabl. 43).

Description

Ce sont des formes de petite taille ($D_{max} = 3$ cm), relativement évolutives ($0,39 < O/D < 0,43$) et dont la section est très comprimée. Les flancs sont complètement lisses et subparallèles. La région ventrale, étroite, est pourvue d'une petite carène. Le péristome n'a pas pu être observé.

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489249	LCH 117	20,5	7	8	0,39	0,34
		<u>16</u>	<u>5</u>	<u>6,2</u>	0,39	0,31
489250	LCH 119	<u>29</u>	<u>9,5</u>	<u>12,5</u>	0,43	0,33
489251	ANG 321	28	9,5	12	0,43	0,34
489359	CTV 102	14	5	6	0,43	0,36

La ligne de suture correspond tout à fait à celle des autres espèces du genre. A 16 mm de diamètre, l'exemplaire FSL 489249 (LCH 117) (= pl. 28, fig. 25) montre un rapprochement des dernières cloisons, témoignant de son état adulte. Par sa petite taille et son ombilic relativement large, cet individu est une forme microconche.

Rapports et différences

La présence d'une carène et les caractères de la ligne de suture permettent sans aucun doute d'attribuer cette espèce au genre *Oosterella*. Toutefois la forme de la section et l'absence d'ornementation sur les flancs rapprochent *O. begastrensis* de certaines espèces de *Paquiericeras* (Company, 1987).

Distribution

Valanginien supérieur, zone à Verrucosum (horizons à *Pronecostatum* et à *Peregrinus*).

Cette espèce a été récoltée dans l'horizon à *Peregrinus* sur la coupe de La Charce et dans l'horizon *Pronecostatum* à Angles, où Bulot *et al.* (1993) l'ont également trouvée. Cependant, il semble que cette espèce d'*Oosterella* apparaisse plus précocement dans les Chaînes bétiques où Company (1987) la cite parmi une association faunique qui caractérise la base de la zone à *Verrucosum*.

Oosterella gaudryi (NICKLES)

pl. 28, fig. 9-22

- 1892 *Mortoniceras gaudryi* NICKLES - p. 188-191, pl. 7, fig. 1-3 ; pl. 8, fig. 1.
- 1892 *Mortoniceras vilanovae* NICKLES - p. 192-193, pl. 7, fig. 7 ; pl. 8, fig. 3.
- 1892 *Mortoniceras vidali* NICKLES - p. 196-197, pl. 7, fig. 10 ; pl. 8, fig. 7.
- 1901 *Mortoniceras* cf. *gaudryi* NICKLES - Sayn, p. 25, pl. 2, fig. 14.
- 1982 *Oosterella vilanovae* (NICKLES) - Company, pl. 1, fig. 8.
- 1970 *Oosterella gaudryi* (NICKLES) - Memmi, p. 148, pl. 8b, fig. 4.
- 1970 *Oosterella vidali* (NICKLES) - Memmi, p. 148-149, pl. 8b, fig. 5.
- 1987 *Oosterella gaudryi* (NICKLES) - Company, p. 192-193, pl. 13, fig. 15-17 ; pl. 19, fig. 26.
- 1987 *Oosterella vilanovae* (NICKLES) - Company, p. 193-194, pl. 13, fig. 18 ; pl. 19, fig. 25.
- 1990 *Oosterella vilanovae* (NICKLES) - Thieuloy *et al.*, p. 75-76, pl. 5, fig. 1.
- 1990 *Oosterella* aff. *gaudryi* (NICKLES) - Thieuloy *et al.*, p. 76, pl. 5, fig. 2-3.
- 1992 *Oosterella fascigera* THIEULOY et BULOT - p.89-91, pl. 1, fig. 1-4 ; pl. 2, fig. 3-4, fig. 1-2.

Description

Les espèces de Nicklès (1892), citées en synonymie, ont été définies à partir de petits exemplaires pyriteux, dont le repérage stratigraphique est très imprécis. Elles ont été récoltées dans

des niveaux marneux à *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) d'Espagne (région d'Alicante, La Querola), qui correspondraient à un horizon de condensation (Valanginien supérieur-Hauterivien basal) (Basse et Durand Delga, 1954). L'étude d'un matériel abondant, récolté banc par banc et bien repéré stratigraphiquement, m'a permis de regrouper plusieurs espèces de Nicklès sous un même nom d'espèce et de reconstituer le couple dimorphe. Des arguments morphologiques et stratigraphiques m'ont amenés à réunir *O. vilanovae* et *O. vidali* avec *O. gaudryi*, interprété comme un microconche. L'équivalent macroconche d'*O. gaudryi* est représenté par *O. fascigera* défini par Thieuloy *et al.* (1992) ; cette espèce tombe en synonymie avec l'espèce de Nicklès.

Le microconche

Dimensions mesurées sur le morphe «*gaudryi*» NICKLES (tabl. 44) :

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489254	LCH 135	31	10,5	12,3	0,40	0,34
489264	LCH 138	24	8	10	0,42	0,33
489265	LCH 146	34,6	11	14,3	0,41	0,32
		26	8,7	10,5	0,40	0,34
489266	LCH 146	34	12	14	0,41	0,35

Dimensions mesurées sur le morphe «*vilanovae*» NICKLES (tabl. 45) :

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489253	LCH 122	35	12,5	14	0,40	0,36
489257	CTV107	34	11	14	0,41	0,32
		<u>25</u>	<u>7,5</u>	<u>11</u>	0,44	0,30
489258	MTC 121	30	10	12	0,40	0,33
489259	MOR 126	31	11	10	0,32	0,36

Dimensions mesurées sur le morphe «*vidali*» NICKLES (tabl. 46) :

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489260	MOR 126	(29)	(11)	(12)	0,41	0,38

Il montre une très grande variabilité intraspécifique qui s'exprime par trois morphes principaux. Ces variants ont en commun leur petite taille ($D_{max} = 3,5$ cm), un ombilic large ($0,32 < O/D < 0,44$), une section subrectangulaire et une petite carène entourée par deux sillons plus ou moins profonds, difficilement visibles sur les moules internes calcaires par suite de la compaction *postmortem*.

- Le pôle finement costé est représenté par le morphe *vidali* dont les côtes sont assez régulièrement fasciculées par deux à l'ombilic à partir d'un petit nodule parfois à peine marqué. Les côtes et les tubercules tendent parfois à s'effacer sur le pourtour ombilical. Leur tracé, qui est relativement rigide sur les flancs, présente une inflexion proverse sur les bords ventraux où la densité de ces côtes est assez élevée.

- La costulation du morphe *vilanovae* est assez comparable par la forte densité des côtes externes qui sont fortement projetées vers l'avant, dessinant ainsi une petite faucille. Ces côtes sont également fasciculées par deux, plus rarement par trois, mais à partir de nodules ombilicaux espacés, volumineux et développés sur la partie inférieure des flancs. Ces nodules semblent peu développés dans les tours internes et moyens où il est difficile de séparer le morphe «*vilanovae*» du morphe «*vidali*».

- Enfin le morphe *gaudryi* représente le pôle grossier de l'espèce où le mode fasciculé est présent, mais où les côtes fines externes disparaissent ; elles sont remplacées par des nodules

marginiaux qui sont reliés à la rangée de nodules internes par des côtes qui ont tendance à s'effacer sur le milieu des flancs (costulation en «zig-zag»).

Les étroites relations existant entre les trois morphes sont confirmées par la découverte de deux spécimens très intéressants qui montrent une évolution particulière de leur ornementation au cours de leur croissance. Les exemplaires FSL 489254 (LCH135) (pl. 28, fig. 13) et 489265 (LCH 146) (pl. 28, fig. 16) présentent sur le dernier demi-tour du phragmocône une costulation de type «vilanovae» avec de fines côtes sur la partie externe des flancs. Sur la moitié antérieure de la chambre d'habitation, ce type d'ornementation est rapidement remplacé par la costulation en «zig-zag» caractéristique du morphe *gaudryi*, constituée par les deux rangées de nodules (ombilicaux et marginaux).

L'étude comparative de nombreux exemplaires tend à prouver que les deux groupes d'*Oostrella*, *O. gaudryi* (*stevenini* et *garciae*) et *O. vilanovae* (*vidali*) définis par Basse et Durand Delga (1954) et repris par Company (1987), ne recouvrent pas deux espèces distinctes. L'étude de nombreux individus bien repérés stratigraphiquement, m'a permis de revoir la synonymie des espèces de Nicklès, pour lesquelles je conserve *O. gaudryi*.

Le macroconche :

Dimensions (tabl. 47) :

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489271	LCH 122	(165)	(77)	(46)	0,28	0,47
489276	LCH 125	52	21	17,5	0,34	0,40
489274	GRV 127	111,8	48	32	0,29	0,43

Ces formes de grande taille (Dmax = 16,5 cm) correspondent à la description de Thieuloy *et al.* (1992). La section est subtrigone. L'ombilic est moyennement large ($0,28 < O/D < 0,34$) et très peu profond. Le ventre oxycône porte une carène bien développée de 7 à 8 mm de hauteur et dépourvue de sillons. Contrairement à ce qu'affirment ces auteurs la carène n'est pas lisse sur la chambre d'habitation, mais elle demeure finement denticulée sur son tranchant.

Dans les tours internes et moyens du phragmocône, la costulation s'organise alternativement en un groupement de deux à trois côtes sur un renflement ombilical et de côtes intercalaires simples (une à deux) de moindre relief et qui s'effacent tous près du bord ombilical. Ces renflements ont tendance à s'épaissir radialement sur la partie inférieure des flancs. Toutes les côtes ont un tracé radial, puis elles deviennent brusquement proverses à l'approche du ventre où elles ont tracé falciforme.

Sur la loge les côtes sont plus volumineuses ; elles deviennent proverses plus bas sur les flancs (tiers supérieur) et de façon plus souple. Les faisceaux tricomposites sont plus fréquents et légèrement plus flexueux. La force des côtes est plus homogène et la plupart atteignent l'ombilic. Il existe toujours un espace lisse assez important entre le sommet des côtes et le début de la carène.

La densité de la costulation, la tendance à l'effacement périombilical des côtes, la fasciculation à partir de tubercules ombilicaux étirés radialement et le tracé en forme de faucille des côtes sur la partie externe des flancs sont autant de caractères qui permettent de rapprocher le morphe macroconche *fascigera* des morphes microconches de *O. gaudryi*, en particulier du morphe *vilanovae*. Les traits morphologiques et ornementaux du macroconche reprennent ceux du morphe *vilanovae* qui représente le type intermédiaire parmi les trois morphes microconches (*vidali-vilanovae-gaudryi*).

Rapports et différences

L'ornementation d'*O. stevenini* (NICKLES) est constituée de fines côtes qui sont localisées uniquement sur la partie externe des flancs où elles sont fortement projetées vers l'avant ; la partie

inférieure des flancs reste lisse ; aucun sillon ne borde la carène. Par ces caractères morphologiques intermédiaires, *O. stevenini* établit la transition entre *O. begastrensis*, forme totalement lisse, et *O. gaudryi*.

Distribution

Valanginien supérieur ; sommet de la zone à Verrucosum (horizon à Peregrinus) - base de la zone à Trinodosum (horizon à Nicklesi).

L'extension verticale du morphe *fascigera* correspond à celle donnée par Thieuloy *et al.* (1992) : horizons à Peregrinus et à Nicklesi. La répartition stratigraphique des morphes microconches d'*O. gaudryi* est identique.

Cette distribution verticale de l'espèce ne correspond pas tout à fait à celle proposée par Company (1987) qui cite les espèces *O. gaudryi* et *O. vilanovae* uniquement à la partie inférieure de la zone à Pachydicranus (horizon à Nicklesi).

Thieuloy *et al.* (1990) figurent un unique exemplaire d'*O. gaudryi* qui provient de l'association basale de la zone à Trinodosum (horizon à Nicklesi) de la coupe des Allaves, ce qui est en accord avec nos données stratigraphiques. Par contre, le tableau de répartition faunique proposé par Bulot *et al.* (1993) indique qu'*O. gaudryi* provient de l'Hauterivien basal, ce qui est en contradiction avec leur données et avec ce que nous observons dans le Sud-Est de la France et en Espagne.

Par corrélation lithologique avec la coupe de La Charce, on peut noter que le morphe *vilanovae* apparaît légèrement plus tôt dans les coupes d'Angles et de Montclus, respectivement dans les bancs 326 et 121, dans la partie inférieure du faisceau médian daté de l'horizon à Peregrinus (Reboulet *et al.*, 1992). La répartition stratigraphique des morphes «*vilanovae*» proposée par Bulot *et al.* (1993) ne correspond pas à ce que nous avons observé, sur les coupes du bassin vocontien et à la répartition stratigraphique de l'espèce dans les Chaînes bétiques où elle est citée dans la partie inférieure de la zone à Pachydicranus (horizon à Nicklesi) (Company, 1987). En effet, *O. vilanovae*, qui n'est jamais mentionnée dans les coupes détaillées de Bulot *et al.* (1993), figure dans leur tableau de répartition synthétique (tab.9) où l'espèce apparaît dans l'horizon à Furcillata et disparaît à la base de la zone à Radiatus.

En résumé, la distribution verticale de la plupart de ces variants morphologiques du bassin vocontien correspond à celle observée dans les Chaînes bétiques (Company, 1987). Exceptée l'extension verticale du morphe *fascigera*, la position stratigraphique proposée par Bulot *et al.* (1993) pour les différents morphes, ne correspond pas à nos observations. Ces auteurs ont donc une conception différente de cette espèce et des taxons qui lui sont associés.

Oosterella cultrata (D'ORBIGNY)

pl. 27, fig. 7-17

- 1841 *Ammonites cultratus* D'ORBIGNY - p. 145, pl. 46, fig. 1-2.
1861 *Ammonites cultratus* D'ORBIGNY - De Loriol, p. 22-23, pl. 1, fig. 5ab.
1901 *Schloenbachia cultrata* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, p.34-35, pl. 2, fig. 7.
1942 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Weber, p. 275-278, pl. 116, fig. 1 ab.
non 1958 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Fulop, pl. 5, fig. 4. = *O. cultrataeformis*.
1970 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Memmi, p. 147, pl. 8b, fig. 1-2.
1976 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 83-84, pl. 19, fig. 2.
1981 *Oosterella* aff. *cultrata* (D'ORBIGNY) - Kemper *et al.*, p. 302-303, pl. 37, fig. 9-10.
1987 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Company, p. 191-192, pl. 13, fig. 19 ; pl.19, fig 27.

Dimensions des individus microconches (tabl. 48 a)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489286	LCH 159	36,5	14	12,4	0,34	0,38
489288	LCH178	(24)	(8)	10,5	0,44	0,33
489289	LCH 181	21	7,5	8,1	0,39	0,36
489298	LCH 182	17,3	6	7,7	0,45	0,35
489300	LCH 182	(24,5)	7,5	(11)	0,45	0,31

Dimensions des individus macroconches (tabl. 48 b)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489287	LCH 162	(26)	(9)	10,5	0,40	0,35
489290	LCH 165	(74)	(34)	22	0,30	0,46

Description

Les éléments dimorphes ont pu être individualisés.

Le microconche

Ces formes de petite taille ne semblent pas dépasser 4 cm de diamètre. Leur ombilic est très large ($0,34 < O/D < 0,45$). La section est comprimée et subrectangulaire. Le mur ombilical est abrupt.

Dans les tous premiers tours, les flancs sont ornés de côtes simples, droites et radiales. Ce stade, très fugitif, est remplacé à un faible diamètre (8 à 10 mm) par des côtes groupées par deux à partir d'un petit nodule ombilical. Avec la croissance, ces côtes deviennent plus ou moins falciformes et légèrement proverses sur la partie externe des flancs. La costulation est assez dense. Sur la fin du phragmocône et le début de la loge, s'installe une alternance composée de côtes bifurquées sur le bord ombilical et d'une à deux côtes intercalaires simples, de plus faible relief et qui s'affinent en direction de l'ombilic (FSL 489286 = pl. 27, fig. 14). Sur la chambre d'habitation, les côtes principales ont tendance à devenir simples. Les côtes intercalaires, toujours de moindre relief, atteignent plus ou moins le bord ombilical et laissent parfois une zone lisse sur la partie inférieure des flancs. L'ensemble de la costulation est plus flexueuse et sur le bord externe, les côtes sont légèrement projetées vers l'avant. A l'état adulte la carène atteint 1 mm de hauteur et le ventre ne possède pas de sillons.

Le macroconche

Ces formes sont de taille moyenne ($D_{max} = 7,5$ cm) avec un recouvrement des tours relativement important ($0,3 < O/D < 0,4$). La section est subtrigonale avec un ventre relativement pincé. La carène est haute, lisse, tranchante et jamais accompagnée de sillons. Le mur ombilical est profond et abrupt.

La costulation des tours internes est constituée exclusivement de côtes simples à l'ombilic, rigides et radiales (absence de côtes groupées par deux à l'ombilic). A la différence des individus microconches, ce mode de costulation se poursuit jusqu'à un diamètre plus important au moins jusqu'à 2,5 cm de diamètre (FSL 489287 = pl. 27, fig. 11). Entre ces côtes simples issues de l'ombilic à partir d'un petit nodule, s'intercalent parfois des côtes plus courtes, de moindre relief, localisées sur la partie externe, unitaire au départ puis au nombre de deux par la suite (FSL 489287). Sur le demi-tour de la chambre d'habitation (FSL 489290 = pl. 27, fig. 17), les côtes simples alternent irrégulièrement avec des côtes fasciculées par deux à l'ombilic ; elles sont plus vigoureuses et plus souples. Les exemplaires récoltés ne permettent pas de préciser à partir de quel diamètre apparaissent les côtes bifurquées à l'ombilic. Certaines se divisent sur le tiers externe des flancs. Entre ces côtes, des côtes intercalaires naissent indépendamment vers le milieu des flancs.

La force de toutes ces côtes est homogène. Elles s'évasent en direction du ventre où elles acquièrent un tracé nettement proverse. A ce stade, les nodules internes ont un relief assez prononcé et surplombent l'ombilic.

Rapports et différences

L'espèce qui se rapproche le plus d'*O. cultrata* est *O. cultrataeformis* (UHLIG) qui l'accompagne souvent et qui se distingue très facilement par la présence de constrictions profondes et flexueuses sur les flancs. De plus le microconche de l'espèce d'Uhlig est pourvu de deux sillons qui encadrent la carène ventrale.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Trinodosum, horizon à Companyi) - Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Cette répartition stratigraphique correspond à celle observée par Company (1987) dans les Chaînes bétiques. Pour Bulot *et al.* (1993), cette espèce est strictement limitée à l'horizon à Furcillata.

Oosterella cultrataeformis (UHLIG) pl. 27, fig. 1-6

1882 *Schloenbachia cultrataeformis* UHLIG - p. 381, pl. 4, fig. 1-2.

1958 *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) - Fulop, pl. 5, fig. 4.

1976 *Oosterella cultrataeformis* (UHLIG) - Mandov, p. 84, pl. 19, fig. 3 ab.

1993 *Oosterella cultrataeformis* (UHLIG) - Autran, pl. 3, fig. 1.

Dimensions des individus microconches (tabl. 49 a)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489296	LCH 172	35	14	12	0,34	0,40
489297	LCH 179	27	10	9	0,33	0,37
489303	LCH 183	32,5	10	14	0,43	0,31
489305	LSS 94	21	8,3	7,8	0,37	0,40

Dimensions des individus macroconches (tabl. 49 b)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489306	LCH 179	53	25	14	0,26	0,47
489308	LCH 179	74	36	18,5	0,25	0,49
		48,5	24	11,5	0,24	0,50
489309	LCH 179	(73)	(30)	20,5	0,28	0,41

Description

La morphologie générale de cette espèce est similaire à celle d'*O. cultrata*. Les deux éléments microconche et macroconche ont pu être distingués.

Le microconche

Ces formes de petite taille ($D_{max} = 3,5$ cm) ont une section subrectangulaire et un ombilic large ($0,33 < O/D < 0,43$). Le ventre est pourvu d'une petite carène encadrée par deux sillons, peu profonds

et étroits, qui peuvent s'observer sur les individus FSL 489296 (LCH 172) (= pl. 27, fig. 3), 489297 (LCH 179) (= pl. 27, fig. 4), 489305 (LSS 94) (= pl. 27, fig. 13) et sur l'exemplaire d'Autran (1989, pl.3, fig.1) qui est donc interprété comme un microconche.

Les tours les plus internes, qui sont rarement visibles, sont ornés de côtes simples, radiales et relativement large pour ce faible diamètre (FSL 489296 = pl. 27, fig. 3). Ce stade est très bref, car dès un diamètre de 5 mm environ il est remplacé par des côtes fasciculées par deux à partir d'un petit nodule ombilical. Avec la croissance, ces côtes sont plus flexueuses et les renflements internes deviennent plus volumineux. Ces côtes fasciculées sont quelques fois séparées par des côtes intercalaires (2 voir 3) plus courtes qui s'effacent à l'approche de l'ombilic. A partir de 25 mm de diamètre, des constrictions au nombre de 3 à 4 se surimposent à ce motif ornemental. Elles sont très régulièrement encadrées par deux côtes fasciculées à l'ombilic. Sur la région ventrale, l'ensemble des côtes subit une inflexion proverse.

Le macroconche

Leur taille peut atteindre 7,5 cm de diamètre. Le recouvrement des tours est assez important donnant un ombilic moyennement large ($0,24 < O/D < 0,28$). Le mur ombilical est abrupt mais n'est pas très profond. La section est typiquement trigonale.

Le stade juvénile n'est pas observable. La costulation des tours moyens et du tout début de la chambre d'habitation reprend le mode d'ornementation du microconche : côtes fasciculées par deux à l'ombilic sur un petit nodule, séparées par deux à quatre côtes simples plus courtes. La première constriction semble apparaître vers 2 cm de diamètre. Les constrictions sont encadrées par deux faisceaux de côtes bicomposites. Sur la moitié antérieure de la chambre d'habitation, les côtes sont le plus souvent simples à l'ombilic. Quelques unes se bifurquent vers le milieu des flancs, d'autres naissent indépendamment à cette même hauteur. Toutes les côtes, légèrement flexueuses, ont un très fort relief et s'évasent en direction du ventre où elles sont fortement projetées vers l'avant. Les constrictions, (10 en moyenne par tour), semblent légèrement moins marquées sur la loge des exemplaires adultes. La carène peut atteindre 7 à 8 mm de hauteur et n'est bordée d'aucun sillon.

Rapports et différences

Les éléments dimorphes d'*O. cultrataeformis* sont pourvus de constrictions latérales qui permettent de les différencier facilement d'*O. cultrata*.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Trinodosum, horizon à Furcillata) - Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Si Company (1987) ne cite pas *O. cultrataeformis* dans les coupes des Chaînes bétiques, la répartition stratigraphique de cette espèce, proposée Bulot *et al.* (1993) est en accord avec celle que nous avons pu mettre en évidence sur la coupe de La Charce.

Oosterella undulata n. sp.

pl. 28, fig. 1-8 ; pl. 29, fig. 1-2

- ? 1891 *Mortoniceras garciae* NICKLES - p. 193-195, pl. 7, fig. 9.
- ? 1993 *Pseudoosterella stevenini* (NICKLES) - Autran, pl. 3, fig. 4.

Holotypus

FSL 489334, LCH 182 (pl. 29, fig. 2). Individu macroconche.

Locus typicus

Serre de l'Ane, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus.

Derivatio nominis

Du latin *ondula* (ondulation) pour la costulation de la partie externe des flancs qui montre des côtes larges et serrées, représentant de fines ondulations.

Paratypus

Individus microconches : FSL 489319, LCH 180 (pl. 28, fig. 1) - FSL 489330, LSS 104 (pl. 28, fig. 3) - FSL 489329, ANG 385 (pl. 28, fig. 5) - Individu macroconche : FSL 489333, LCH 178 (pl. 28, fig. 8).

Matériel

Exemplaires en collection : 30.

Dimensions des individus microconches (tabl. 50 a)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489312	LCH 174	32	10	13	0,41	0,31
489313	LCH 174	34	13	12	0,35	0,38
489318	LCH 178	30,5	12,3	11	0,36	0,40
489319	LCH 180	24,4	9,7	8,4	0,34	0,40
489322	LCH 182	31,5	11,5	11,2	0,36	0,37
489325	LCH 186	(38,5)	(16,5)	(13)	0,34	0,43
489327	LCH 190	42	15,5	13,6	0,32	0,33
489329	ANG 385	38	13,3	14	0,37	0,35
		<u>28</u>	<u>11</u>	<u>9,5</u>	0,34	0,39
489331	LSS 108	35	12	13,4	0,38	0,34
489332	LSS 109	21,4	8,3	7,7	0,36	0,39
		14	6	5,5	0,39	0,43

Dimensions des individus macroconches (tabl. 50 b)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
489333	LCH 178	50	22	13,4	0,27	0,44
		(36)	<u>18</u>	<u>9</u>	0,25	0,50
489334	LCH 182	149	65	37	0,25	0,44
		(108)	<u>51</u>	<u>25</u>	0,23	0,47
489335	LCH 184	<u>78</u>	<u>38</u>	<u>20</u>	0,26	0,49
489337	CTV 167	(46)	(21)	(11)	0,24	0,46

Diagnose

C'est une *Oosterella* à section trigonale. Les côtes, qui naissent isolément à l'ombilic, sont typiquement rétroverses à tous les stades de croissance. Chez les individus macroconches,

l'ornementation de la loge est caractérisée par des faisceaux régulièrement bicomposites qui naissent sur le tiers inférieur des flancs à partir des côtes primaires. La carène est finement crénelée et dépourvue de sillons.

Description

Chez cette nouvelle espèce, les deux éléments microconche et macroconche ont pu être individualisés.

Le microconche

Ces formes de petite taille ($D_{max} < 4$ cm) ont un ombilic relativement large ($0,32 < O/D < 0,41$). La section du tour est subquadratique avec des flancs subparallèles.

La costulation du phragmocône est composée de côtes simples et assez rigides. Elles s'évasent légèrement en direction du ventre où elles forment un petit renflement aigu et étiré radialement. Leur tracé est légèrement rétroverse. Ces côtes sont toutes identiques et effacées sur la moitié inférieure des flancs.

Sur la chambre d'habitation, les côtes acquièrent un tracé rétroverse plus prononcé et les nodules marginaux qui terminent les côtes sont plus saillants. L'effacement de la partie inférieure des flancs est parfois moins important et il est possible d'observer le départ des côtes sur le pourtour ombilical : elles naissent le plus souvent isolément, plus rarement par deux, sans jamais former de tubercules ombilicaux. Le péristome, qui a pu être observé sur deux exemplaires (FSL 489328, CTV 173 (pl. 28, fig. 7) - 489330, LSS 104 (pl. 28, fig. 3)), est pourvu d'une apophyse jugale courte, relativement massive et située sur le milieu des flancs.

Certains exemplaires (FSL 489313 = pl. 28, fig. 6) présentent sur la fin de loge une costulation caractérisée par l'alternance de côtes simples qui naissent isolément à l'ombilic et de 3 à 4 côtes externes courtes, saillantes. Le tracé rétroverse est là aussi caractéristique. La carène reste peu développée et n'est apparemment pas entourée de sillons.

Le macroconche

La section de ces formes de grandes tailles ($D_{max} = 11$ cm) est trigonale. L'ombilic est relativement étroit ($0,23 < O/D < 0,27$). Le ventre porte une carène lisse, haute de 3 à 4 mm et finement crénelée sur son tranchant. Il n'existe aucun sillon encadrant cette carène.

La costulation du stade juvénile consiste en des côtes simples, rigides et faiblement rétroverses. A même diamètre, la densité costale est supérieure à celle d'un individu microconche. De même, les côtes s'effacent plus tardivement, tout près du pourtour ombilical.

Sur le phragmocône des exemplaires macroconches adultes (?), les côtes sont majoritairement simples sur toute leur hauteur, plus flexueuses, saillantes et dessinent une légère concavité vers l'arrière.

Sur la chambre d'habitation, la costulation est fondamentalement différente. Elle est constituée de côtes simples à l'ombilic qui sont en fait peu marquées et ont tendance à s'effacer à l'instar de l'ornementation des individus microconches. A environ 2 cm de hauteur, toutes ces côtes se divisent et une côte simple s'intercale assez régulièrement entre ces faisceaux bicomposites. Toutes les côtes s'élargissent en direction de la région siphonale et ont, comme chez les microconches, un tracé légèrement rétroverse. Le relief de ces côtes, relativement serrées, est atténué, donnant l'aspect d'une ondulation très régulière.

Discussion

L'analyse du rapport O/D des individus microconches montre qu'il y a une diminution progressive de la taille de l'ombilic entre les bancs 174 et 190 de la coupe de La Charce. Cependant, on peut observer une coupure majeure dans l'évolution de ces formes au niveau de l'horizon à Callidiscus. En effet, à partir du banc LCH 186, les formes microconches évoluées ont un ombilic

plus petit, des flancs plus développés mais aussi des côtes plus longues et qui s'effacent donc plus tardivement sur la partie inférieure des flancs. Les premières formes, sous-jacentes à l'épibole de *T. callidiscus*, sont plus proches d'*O. garciae* par leurs caractères primitifs.

Les derniers représentants du genre *Oosterella* ont été récoltés dans la zone à Loryi, dans les bancs 218, 222, 224 et 230 de la coupe de La Charce. Ils se rapprochent d'*O. undulata* n. sp. Le mauvais état de conservation de ces quelques exemplaires ne permet pas d'apprécier leur section et le diamètre de leur ombilic. Le mode de costulation est similaire à celui de cette nouvelle espèce avec une accentuation de l'effacement latéral. Ces *Oosterella* n'ont pas été déterminées spécifiquement.

Rapports et différences

Le type d'ornementation très caractéristique de cette espèce, en particulier les faisceaux bicomposites rétroverses de la chambre d'habitation des macroconches, ne permet aucune confusion avec les autres représentants du genre.

Comme nous l'avons signalé dans le paragraphe précédent, les formes microconches primitives de cette espèce se rapprochent, par leur ombilic large et leur mode d'ornementation, d'*O. garciae* qui présente également un effacement périombilical de la costulation. Toutefois les nodules marginaux de l'espèce de Nicklès sont plus massifs et volumineux. Les côtes ont un tracé radial et subissent sur le bord marginal une projection vers l'avant. La densité externe est plus faible. Cette ressemblance explique probablement la confusion faite par Bulot *et al.* (1993), qui signalent *O. garciae* au niveau de l'horizon à *Callidiscus*. Ces exemplaires pourraient sans doute appartenir à *O. undulata* n. sp.

Distribution

Valanginien supérieur (horizon à *Furcillata*) - Hauterivien basal (zone à *Radiatus*).

Olcostephanidae HAUG, 1910

Olcostephaninae HAUG, 1910

Historique - acception - phylogénèse

Parmi les nombreuses classifications consacrées à la famille des *Olcostephanidae*, la conception de Wright (1981) paraît la plus convaincante. A la différence de Jeletzky (1979), Wright (1981) prend en compte l'ensemble des caractères morphologiques (en particulier l'ornementation du péristome des microconches), les répartitions paléobiogéographique et stratigraphique, ce qui lui permet de proposer un cadre évolutif cohérent. D'après cet auteur, la famille des *Olcostephanidae*, doit être réduite aux seuls *Spiticeratinae* et *Olcostephaninae*.

Une révision taxonomique importante a été consacrée par Bulot (1990) à la sous-famille des *Olcostephaninae*. Ce travail de référence est basé sur un grand nombre d'exemplaires provenant des séries néritiques (plate-forme provençale essentiellement). Cette étude a permis de réduire considérablement le nombre de taxons utilisés dans la littérature et de simplifier ainsi la systématique. A l'exception des travaux de Thieuloy (1972-77), de Company (1987), de Bulot (1990) et d'Autran (1993), aucune contribution majeure n'avait permis de replacer beaucoup d'espèces «typologiques» dans un cadre biogéodynamique et biostratigraphique précis durant le Valanginien et l'Hauterivien inférieur.

Le premier représentant du genre *Olcostephanus*, *O. drumensis* KILIAN, dérive des *Spiticeras* du groupe *multiforme-polyptrotychum*, dont la position systématique est incertaine et conventionnelle (Company, 1987 ; Bulot, 1990). Ce passage est caractérisé principalement par l'acquisition et la stabilisation de la morphologie sphérocoône, si typique des *Olcostephanidés*. Après une période de stase, une phase de spéciation intense se manifeste chez les *Olcostephaninae* à la limite des zones à Pertransiens et à *Campylotoxus* (Bulot, 1990). Cinq nouvelles espèces apparaissent dont *O. tenuituberculatus* BULOT et *B. hirsutus* (FALLOT et TERMIER). Suite à cette période de diversification, Bulot (1990) met en évidence l'existence de deux lignées inféodées à des milieux distincts : le bassin (avec *O. tenuituberculatus*) et la plate-forme (avec *O. guebhardi* KILIAN). A partir des *Olcostephanus* se séparent des groupes fortement différenciés qui ont des répartitions stratigraphique et géographique très étroites. Les *Baronnites* et les *Valanginites* sont issus respectivement d'*O. drumensis* et *O. guebhardi* à partir de processus pedomorphiques doublés d'innovations (Bulot, 1990). *V. paludensis* THIEULOY est à l'origine des *Saynoceras*. Après l'extinction brutale des *Saynoceras* et de la plupart des *Valanginites*, *O. tenuituberculatus* est timidement remplacé au sommet de la zone à *Verrucosum* par *O. balestrai* (RODIGHIERO). Cette espèce est à l'origine d'*O. nicklesi* WIEDMANN et DIENI qui acquiert une morphologie serpenticoône. *O. nicklesi* caractérise la base de la zone à *Trinodosum* et le morphotype «*thieuloyi* AUTRAN» persiste jusque dans l'horizon à *Furcillata*. Ensuite, jusqu'à la fin de la zone à *Radiatus*, les *Olcostephanus* ne sont plus représentés, en domaine de bassin, que par une espèce, *O. densicostatus* (WEGENER), qui se distingue par la finesse et la densité de sa costulation. *O. sayni* KILIAN, qui dérive de l'espèce précédente, va être à l'origine, au sommet de la zone à *Loryi*, d'*O. (J.) jeannoti* (D'ORBIGNY) qui s'isole des espèces contemporaines d'*Olcostephanus* par la perte de la tuberculation périombilicale dès le stade juvénile. Cette importante phase de spéciation marque l'épilogue de cette sous-famille.

Olcostephanus NEUMAYR, 1875

Olcostephanus (Olcostephanus) NEUMAYR, 1875

(*Holcostephanus* SAYN, 1889 ; *Asteria* PAVLOV, 1892 ; *Subasteria* SPATH, 1923 ; *Rogersites* SPATH, 1924 ; *Maderia* IMLAY, 1938 ; *Taraisites* CANTU CHAPA, 1966 ; ? *Satoites* CANTU CHAPA, 1966 ; *Lemurostephanus* THIEULOY, 1977)

Espèce-type

Ammonites astierianus D'ORBIGNY.

Description

Ces ammonites sont relativement involutes. Leur section est très variable, légèrement comprimée à fortement déprimée. Les morphologies sphérocoône ou cadiocoône sont particulièrement fréquentes.

Les tours les plus internes, visibles sur les *nuclei* pyriteux, sont globuleux et très souvent lisses. L'ornementation de la plus grande partie du phragmocône et de la loge est constituée par des côtes ombilicales courtes pourvues de tubercules périombilicaux plus ou moins développés. A partir de ces côtes primaires, partent des faisceaux de côtes secondaires plus fines qui traversent le ventre sans s'affaiblir. Leur nombre et leur tracé sont variables. Ces côtes secondaires peuvent se bifurquer sur les flancs à différentes hauteurs. Les côtes intercalaires sont assez fréquentes. Depuis le stade juvénile jusqu'au stade adulte, des constriction plus ou moins profondes peuvent recouper obliquement ces côtes. La chambre d'habitation occupe en général les deux tiers du dernier tour.

La ligne de suture est composée d'éléments très découpés et étroits, avec le lobe latéral L symétrique et presque aussi profond que le lobe externe E.

L'existence d'un dimorphisme a clairement été mis en évidence chez plusieurs espèces. Les microconches, toujours de petite taille, reprennent le plus souvent la costulation du macroconche. Cependant, elle est très souvent plus grossière et plus espacée. Le péristome est orné d'apophyses jugales très longues et étroites. L'ouverture des individus macroconches se compose d'un fort bourrelet suivi d'une profonde constriction qui se prolonge en visière.

Distribution

Valanginien inférieur (zone à Otopeta) - Hauterivien inférieur (zone à Nodosoplicatum, horizon Nodosoplicatum). Cette extension est identique dans les Chaînes bétiques (Company, 1987).

Remarques

Parmi la faune d'ammonites récoltées dans les épaisses séries alternantes du bassin vocontien, le genre *Olcostephanus* est le groupe le plus sensible à la déformation par compaction. En effet, la morphologie sphérocone-cadicône n'est jamais conservée et ces ammonites sont toujours fortement aplaties. L'allure de la section, caractère important de détermination spécifique, est donc inutilisable. Dans ce travail, les descriptions des différentes espèces d'*Olcostephanus* seront donc consacrées essentiellement aux caractères ornementaux qui permettent en général de bien caractériser les différents taxons. Du fait de la déformation importante subie par la plupart des exemplaires vocontien, je ne donnerai pas de tableaux de dimensions.

Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus BULOT

pl. 31, fig. 10

1987 *Olcostephanus astierianus* (D'ORBIGNY) - Company, p. 166-168, pl. 16, fig. 1-11.

1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus* BULOT - p. 86-87, pl. 3, fig. 1-20.

Dimensions (tabl. 51)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	E	O/D	H/D	E/D
487038	CAR 61	27	11,5	7,5	16	0,28	0,43	1,39
487039	CAR 122	35	13,5	9	16	0,26	0,39	1,19

Description

Le mur ombilical porte des côtes primaires peu marquées. Elles se renflent sur le bord ombilical en de petits tubercules étirés radialement à leur base, d'où partent des faisceaux de quatre à cinq côtes secondaires fines et proverses qui se bifurquent irrégulièrement sur le tiers interne des flancs. On note généralement deux à trois constriction par tour.

Rapports et différences

Cette espèce est caractérisée par la position de la couronne de petits tubercules relativement espacés. Ces tubercules ne sont pas à l'aplomb de la ligne d'involution mais nettement en retrait car le mur ombilical est peu escarpé.

O. tenuituberculatus est issu des morphotypes renflés (sphérocone-cadicône) d'*O. drumensis* KILIAN (Bulot, 1990).

Distribution

Sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*) - base du Valanginien supérieur (sommet de la zone à *Verrucosum*).

Remarques

Company (1987) considère que tous ses exemplaires appartiennent à *O. astierianus* (D'ORBIGNY), bien qu'il existe des différences avec le type de l'espèce de d'Orbigny, qui a été refiguré par Baumberger (1910, pl. 32, fig. 1). La révision des types de la collection d'Orbigny par Busnardo et Gauthier a permis de montrer que, selon toute vraisemblance, le lectotype figuré par Baumberger n'est pas l'échantillon original de d'Orbigny. En effet, cet exemplaire ne correspond pas à la figure de d'Orbigny qui est probablement composite. Bulot (1990) a donc été amené à abandonner provisoirement l'espèce de d'Orbigny et à créer l'espèce *O. (O.) tenuituberculatus* pour les exemplaires espagnols et ceux du Sud-Est de la France.

Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai (RODIGHIERO)

pl. 31, fig. 9, 16

1919 *Astieria balestrai* RODIGHIERO - p. 84-86, pl. 9, fig. 10, 13.

1987 *Olcostephanus balestrai* (RODIGHIERO) - Company, p. 170-172, pl. 17, fig. 1-8.

1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai* (RODIGHIERO) - Thieuloy *et al.*, p. 77, pl. 5, fig. 4-5.

1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai* (RODIGHIERO) - Bulot, p. 89-90, pl. 3, fig. 21-22, pl. 4, fig. 1-8.

Description

Les côtes primaires sont nombreuses, très courtes et peu marquées. Elles portent des tubercules punctiformes qui se développent sur le bord ombilical ; ils sont situés peu en retrait de la ligne d'involution car le mur ombilical est escarpé. Les faisceaux sont composés de trois à quatre côtes secondaires fines et nettement proverses qui se bifurquent régulièrement à différentes hauteurs sur les flancs. Les côtes intercalaires sont épisodiques.

Rapports et différences

La densité plus élevée des tubercules périombilicaux et des côtes secondaires permet de séparer facilement cette espèce d'*O. tenuituberculatus*. L'aspect noduleux des tubercules est aussi un caractère distinctif.

O. balestrai, qui dérive d'*O. tenuituberculatus*, est à l'origine d'*O. nicklesi* qui montre, tant chez le microconche que chez le macroconche, un ombilic nettement plus ouvert. La finesse et la densité de la costulation des deux morphes micro et macroconches d'*O. balestrai* permettent de les séparer facilement d'*O. nicklesi*.

Distribution

Valanginien supérieur (sommet de la zone à *Verrucosum* - partie inférieure de la zone à *Trinodosum*). Contrairement à Bulot *et al.* (1993), je n'ai jamais récolté cette espèce dans l'horizon à *Furcillata*. En Espagne (Company, 1987), *O. balestrai* est limitée à la partie inférieure de la zone à *Pachydicranus*. En fosse vocontienne, il ne semble pas dépasser l'horizon à *Nicklesi* où se situe son acmé.

***Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI**
pl. 31, fig. 11-15

- 1968 *Olcostephanus (Subastieria) nicklesi* WIEDMANN et DIENI - p. 97-98, pl. 12, fig. 4, pl. 15, fig. 1-3.
- 1977 *Olcostephanus (Lemurostephanus) sanctifirminensis* THIEULOY - p. 432-433, pl. 3, fig. 6, pl. 9, fig. 21-26.
- 1977 *Olcostephanus (Lemurostephanus) aff. sanctifirminensis* THIEULOY - p. 433-434, pl. 9, fig. 27.
- 1982 *Olcostephanus (Lemurostephanus) sanctifirminensis* THIEULOY - Company, pl. 1, fig. 3.
- 1987 *Olcostephanus sanctifirminensis* THIEULOY - Company, p. 172-173, pl. 16, fig. 12-14, pl. 19, fig. 18.
- 1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* THIEULOY - Thieuloy *et al.*, p. 76-77, pl. 5, fig. 6-8.
- 1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* THIEULOY - Bulot, p. 90-92, pl. 4, fig. 9-21, pl. 5, fig. 1-16.
- 1993 *Olcostephanus (Olcostephanus) thieuloyi* AUTRAN - p. 126-128, pl. 4, fig. 6-7.
- 1993 *Olcostephanus (Olcostephanus) sanctifirmensis* THIEULOY - Autran, p. 128-129, pl. 3, fig. 14, pl. 4, fig. 8-9.

Description

Cette espèce est fréquemment représentée par des formes microconches qui n'excèdent guère 40 µm de diamètre (FSL 487136 = pl. 31, fig. 11, $D_{max} = 34 \mu m$; $O/D = 0,32$) et qui sont caractérisées par leur ombilic large et leur section coronatiforme. Les nombreuses côtes primaires, faiblement marquées, se renflent en petits tubercules punctiformes à peine marqués d'où partent deux ou trois côtes secondaires. Ces côtes sont proverses sur le tiers inférieur des flancs et se redressent ensuite rapidement. Il n'est pas rare qu'une des deux côtes, généralement la côte postérieure, se bifurque très près de l'ombilic.

Sur la loge, la costulation est plus fine. Les côtes intercalaires sont presque totalement absentes. Le péristome est orné de deux longues apophyses jugales (FSL 487136).

Les formes macroconches ont une section subcirculaire et un ombilic un peu moins large (Bulot, 1990). Les faisceaux sont constitués de trois à quatre côtes secondaires qui se bifurquent irrégulièrement à différentes hauteurs. Aucun exemplaire macroconche n'a pu être reconnu avec certitude.

Rapports et différences

Le microconche d'*O. nicklesi* se distingue de celui des autres espèces d'*Olcostephanus* par le diamètre important de son ombilic, sa costulation fine et espacée, mais surtout par ses tubercules ombilicaux très discrets. *O. sanctifirminensis* et *O. thieuloyi* entrent dans la variabilité intraspécifique d'*O. nicklesi*, qui ne représentent que de simples variants. Mais ils ont une costulation plus grossière, un nombre de côtes secondaires moins importantes (généralement deux) et des bifurcations latérales plus nombreuses. Les tubercules ombilicaux sont également plus prononcés. Ce sont les morphotypes les plus fréquents sur la coupe de La Charce.

Distribution

L'acmé d'*O. nicklesi* se situe à la base de la zone à Trinodosum mais cette espèce persiste jusque dans l'horizon à Furcillata avec le morphe «*thieuloyi*». Elle permet d'établir de bonnes corrélations avec le domaine bétique où elle a été récoltée à la base de la zone à Pachydicranus (Company, 1987).

Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus (WEGNER)

pl. 29, fig. 3-5 ; pl. 30, fig. 1-9 ; pl. 32, fig. 1-5

- 1909 *Astieria atherstoni* var. *densicostatus* WEGENER - p. 31, pl. 1, fig. 3.
1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGNER) - Bulot, p. 94-97, pl. 12, fig. 5-10.
1993 *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGNER) - Autran, p. 133-134, pl. 6, fig. 1.

Description

Ces ammonites sont de taille moyenne et leur ombilic est moyennement large (FSL 487145 = pl. 30, fig. 5, Dmax = 92 mm ; O/D = 0,34). Les côtes primaires sont assez longues, légèrement proverses et toujours bien marquées. Elles prennent naissance vers le milieu du mur ombilical et se renflent en tubercules proéminents, d'aspect triangulaire, situés sur le bord ombilical escarpé et qui le surplombent. A partir de ces tubercules partent quatre à cinq côtes secondaires radiales à légèrement proverses. Entre deux faisceaux une à deux côtes intercalaires naissent sur le tiers interne des flancs. Sur la chambre d'habitation, les côtes secondaires se bifurquent irrégulièrement.

O. densicostatus montre des changements assez progressifs au cours de son évolution. La densité des tubercules ombilicaux devient plus faible et les tubercules sont moins volumineux (FSL 487105 = pl. 30, fig. 2, Dmax = 84 mm ; O/D = 0,3). Les côtes primaires perdent également de leur force et deviennent plus courtes. Ainsi, les formes de la zone à Radiatus sont assez différentes des formes typiques de l'espèce que l'on rencontre dans la zone à Callidiscus.

Rapports et différences

O. densicostatus se distingue facilement d'*O. balestrai* par son ombilic plus large. Chez *O. densicostatus*, les tubercules périombilicaux sont également plus volumineux.

Distribution

Valanginien supérieur (sommet de l'horizon à Nicklesi) - Hauterivien basal (base de la zone à Loryi).

Olcostephanus (Olcostephanus) sayni KILIAN

pl. 31, fig. 3, 7-8

- 1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) sayni* KILIAN - Bulot, p. 99-101, pl. 13, fig. 1-6.

Dimensions (tabl. 52)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	E	O/D	H/D	E/D
487043	CAR 143	43	22	16	19	0,37	0,51	0,86

Description

Il s'agit d'ammonites de taille moyenne (FSL 487103 = pl. 31, fig. 7, Dmax = 9 cm). Leur ombilic est moyennement large.

L'ornementation de cette espèce est composée de côtes primaires peu marquées et subradiales, qui se soulèvent en fort tubercules sur le bord ombilical. Ils donnent naissance à quatre à cinq côtes

secondaires radiales à légèrement proverses dont une au moins se bifurquent (FSL 487103-487110-487112). Une à deux côtes prennent naissance sur le tiers interne des flancs.

Rapports et différences

O. sayni se distingue d'*O. densicostatus* par la régularité des bifurcations des côtes secondaires (au moins une par faisceau) et par ces tubercules périombilicaux légèrement plus espacés.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à Loryi.

Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus (PAQUIER)

pl. 31, fig. 1

1900 *Holcostephanus variegatus* PAQUIER - p. 550-551, pl. 7, fig. 1-2.

1990 *Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus* (PAQUIER) - Bulot, p. 101-103, pl. 14, fig. 1-5, pl. 15, fig. 1-7, pl. 16, fig. 1-8 (avec synonymie).

Description

Très peu d'exemplaires ont été récoltés. L'ornementation des jeunes individus est similaire à celle d'*O. sayni* (Bulot, 1990).

Les individus de plus grande taille (FSL 487114 = pl. 31, fig. 1, Dmax = 78 mm) ont un ombilic moyennement large (O/D = 0,27). Par leur morphologie et leur ornementation, ils correspondent à la description donnée par Bulot (1990). La costulation du stade adulte est caractérisée par des tubercules périombilicaux massifs et par une costulation grossière. La costulation tend à s'effacer sur la chambre d'habitation (FSL 487114).

Rapports et différences

La costulation plus grossière du stade adulte permet de la séparer facilement d'*O. sayni*.

Distribution

Espèce index du premier horizon de la zone à *Nodosoplicatum*.

Olcostephanus (Jeannoticeras) THIEULOY, 1964

Espèce-type

Ammonites jeannoti D'ORBIGNY.

Ce sous-genre est caractérisé par l'absence de tubercules périombilicaux dès les tours juvéniles. Les côtes primaires, fines et radiales, se divisent sur le quart inférieur des flancs en un faisceau de deux à trois côtes secondaires radiales, pouvant se bifurquer. Entre chaque faisceau, une à deux côtes intercalaires naissent sur le tiers inférieur des flancs.

Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti D'ORBIGNY

pl. 31, fig. 2

- 1841 *Ammonites jeannoti* D'ORBIGNY - p. 188-190, pl. 56, fig. 3-5.
1967 *Olcostephanus (Olcostephanus) jeannoti* (D'ORBIGNY) - Dimitrova, p. 91, pl. 45, fig. 2, pl. 46, fig. 2.
1976 *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 71-72, pl. 12, fig. 1.
1990 *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* (D'ORBIGNY) - Bulot, p. 104-106, pl. 17, fig. 1-8.
1993 *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* (D'ORBIGNY) - Autran, p. 120-122, pl. 4, fig. 1, 4, pl. 12, fig. 4-5.

Description

Il s'agit d'ammonites de taille moyenne à grande ($D_{max} = 11$ cm *in* Bulot, 1990). L'exemplaire le mieux conservé de ma collection mesure 6,5 cm de diamètre. Son ombilic est moyennement large ($O/D = 0,3$).

L'ornementation est composée de côtes primaires fines et subradiales. Elles donnent naissance à deux ou trois côtes secondaires radiales à légèrement flexueuses qui se divisent parfois, le plus souvent sur le tiers inférieur des flancs. Une à deux côtes intercalaires sont présentes entre deux faisceaux successifs.

Rapports et différences

Par l'absence de tubercules ombilicaux et la finesse de sa costulation *O. (J.) jeannoti* ne peut être confondue avec aucune autre espèce du genre *Olcostephanus*.

Ce phénomène se manifeste sur la partie adorale de la chambre d'habitation de certains représentants d'*O. sayni* (FSL 487114) (Bulot, 1990). Le mécanisme évolutif qui produit la spéciation d'*O. (J.) jeannoti* à partir d'*O. sayni* est donc une accélération (Bulot, 1990).

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à Loryi (horizon à Jeannoti) - zone à *Nodosoplicatum* (horizon à *Nodosoplicatum*).

Baronnites BULOT, COMPANYY et THIEULOY, 1990

Espèce-type

Saynoceras hirsutum FALLOT et TERMIER.

Baronnites hirsutus (FALLOT et TERMIER)

- 1923 *Saynoceras hirsutum* FALLOT et TERMIER - p. 41, pl. 3, fig. 14-15.
1987 *Saynoceras ? hirsutum* FALLOT et TERMIER - Company, p. 184-185, pl. 14, fig. 13, pl. 19, fig. 22.
1990 *Baronnites hirsutum* (FALLOT et TERMIER) - Bulot *et al.*, p. 404, pl. 1, fig. 6-7, 13-15, 19-20.
1990 *Baronnites hirsutum* (FALLOT et TERMIER) - Bulot, p. 106-107, pl. 2, fig. 2, 16.

Description

Les deux seuls exemplaires pyriteux (FSL 487210-487211), récoltés dans l'interbanc marneux 70 de la coupe des Prades, correspondent parfaitement à la description de cette espèce faite par Bulot *et al.* (1990). La taille de l'exemplaire FSL 487210 ne dépasse pas 2 cm de diamètre. Il est moyennement involute (O/D = 0,27). L'ombilic est en forme d'entonnoir. Sa section est trapézoïdale.

Après un stade lisse observé sur l'exemplaire FSL 487211, les tours internes sont ornés de faisceaux de deux côtes (parfois trois), proverses et issues d'un petit tubercule ombilical à peine marqué. Les côtes ont tendance à s'effacer en franchissant le ventre et laissent ainsi apparaître une bande lisse et étroite, qui est encadrée vers 9 mm de diamètre par deux rangées de petits tubercules margino-ventraux. Vers 12 mm de diamètre (FSL 487210), les côtes se regroupent en boucles et donnent naissance à des tubercules épineux, légèrement retroverses. Ces tubercules margino-ventraux sont opposés deux à deux et encadrent une bande siphonale lisse.

Rapports et différences

La présence de tubercules margino-ventraux opposés deux à deux de part et d'autre d'une bande siphonale lisse permet de différencier facilement *B. hirsutus* des espèces du genre *Saynoceras* chez lequel les tubercules margino-ventraux sont décalés les uns par rapport aux autres et sont reliés entre par des côtes.

Par comparaison avec les exemplaires adultes d'*O. drumensis*, qui peuvent atteindre un diamètre de 25 mm chez le microconche (Company, 1987), *B. hirsutus* montre un arrêt prématuré de la croissance ($D_{max} = 20$ mm *in* Bulot, 1990), qui semble être l'expression d'une progénèse (Bulot, 1990). Elle s'accompagne d'une innovation tardive qui affecte l'ornementation des stades adultes (double rangée de tubercules marginaux et costulation en boucles) (Bulot, 1990).

Distribution

L'acmé de *B. hirsutus* est localisé à la limite des zones à Pertransiens (horizon à Hirsutus) et à Campylotoxus.

Saynoceras MUNIER-CHALMAS
in MUNIER-CHALMAS et DE LAPPARENT, 1893

Espèce type

Ammonites verrucosus D'ORBIGNY.

Description

Il s'agit de formes de petite taille, involutes et globuleuses. La section des tours est faiblement déprimée (un peu plus large que haute) et subcirculaire à polygonale. L'ornementation du stade adulte comprend deux rangées de tubercules, une latérale et une ventro-latérale. Les deux rangées ventro-latérales sont plus ou moins décalées l'une par rapport à l'autre. Des côtes, de forces variables, réunissent les tubercules. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifié, avec des éléments assez larges et généralement peu découpés.

Distribution

Les représentants de ce genre sont localisés à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur (zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum).

Saynoceras fuhri BULOT, COMPANY et THIEULOUY

- 1990 *Saynoceras fuhri* BULOT, COMPANY et THIEULOUY - p. 402-403, pl. 2, fig. 1, 3-6.
1990 *Saynoceras fuhri* BULOT, COMPANY et THIEULOUY - Bulot, p. 114-115, pl. 9, fig. 5-9.

Description

Bien que les exemplaires calcaires récoltés dans le banc 98 de la coupe de La Charce soient fortement déformés, ils correspondent parfaitement à la description de l'espèce faite par ces auteurs. Ces ammonites, de petite taille ($D_{max} = 4$ à 5 cm), sont globuleuses et involutes. Leur section est subcirculaire.

L'ornementation du stade adulte se compose de courtes côtes primaires à partir desquelles naissent des tubercules ombilicaux volumineux d'où partent des faisceaux de trois côtes secondaires qui traversent la région siphonale. A cette costulation, se superpose deux rangées de gros tubercules ventro-latéraux épineux d'où sont issues de nouvelles côtes. Sur le pourtour ombilical de la chambre d'habitation, les fines côtes fasciculées tendent à s'effacer, les côtes primaires s'allongent et les tubercules ombilicaux migrent vers le milieu des flancs.

Dans les interbancs marneux de la coupe de Vergol, des *nuclei* pyriteux de *S. fuhri* ont été récoltés au niveau du dernier faisceau calcaire de la zone à *Campylotoxus*. Ils sont décrits ici pour la première fois.

Ces petites formes, dont le diamètre est inférieur au centimètre, ont une ornementation comparable à celle de *S. verrucosum*. Cependant, les tubercules latéraux et margino-ventraux sont plus développés et forment de véritables épines. Le ventre étant plus étroit, les deux rangées de tubercules ventro-latéraux sont plus rapprochées. Sur la région siphonale, les côtes sont à peine marquées, définissant ainsi une bande presque lisse. La costulation en «zig-zag» caractéristique de *S. verrucosum* (D'ORDIGNY), est difficile à voir chez *S. fuhri*. La section comprimée chez *S. fuhri* permet également de séparer assez facilement cette espèce de *S. verrucosum*, dont la section est déprimée. Une étude biométrique (Bulot *et al.*, 1990) a montré que l'épaisseur relative (E/H) des *S. verrucosum* se distribuait en deux groupes : E/H moyen = 1,15 et 1,40, respectivement pour un diamètre final du phragmocône de 9-10 mm et de 13-14 mm. Leur section est donc faiblement ou moyennement déprimée mais en aucun cas le rapport E/H n'est inférieur à 1.

Rapports et différences

L'ornementation très caractéristique de l'adulte ne permet aucune confusion avec les autres espèces du genre. Les différences avec les tours internes de *S. verrucosum* ont été discutées dans le paragraphe précédent.

Excepté la double rangée de tubercules ventro-latéraux, *S. fuhri* est comparable à *V. paludensis* : morphologie globuleuse et côtes primaires renflées en petits tubercules ombilicaux aigus d'où naissent des faisceaux de deux à quatre côtes secondaires qui montrent un net renforcement allométrique sur la loge (Bulot, 1990). *S. fuhri* s'individualise donc à partir de *V. paludensis* par une divergence tardive qui se fait par l'accélération du processus de tuberculisation associé à l'allométrie des côtes secondaires (Bulot, 1990). Ce phénomène aboutit à la costulation en «zig-zag» typique des *Saynoceras*, motif qui disparaît cependant sur la forme dérivée, *S. contestatum* COMPANY (processus progénétique) (Bulot, 1990). Cette espèce est à l'origine de *S. verrucosum* (Bulot, 1990).

Distribution

L'extension verticale très réduite de *S. fuhri* a permis de définir un nouvel horizon au sommet de la zone à *Campylotoxus*. Cette espèce est citée pour la première fois dans le bassin vocontien.

Elle permet d'effectuer des corrélations précises avec le domaine de plate-forme où elle a été récoltée dans les bancs à *Karakaschiceras* (formation 7, de Cotillon, 1971).

Saynoceras verrucosum (D'ORBIGNY)

- 1841 *Ammonites verrucosus* D'ORBIGNY - p. 191-193, pl. 58, fig. 1-3.
 1902 *Cosmoceras (Saynoceras) verrucosum* (D'ORBIGNY) - Von Koenen, p. 408-409, pl. 15, fig. 2.
 1905 *Cosmoceras (Saynoceras) verrucosum* (D'ORBIGNY) - Baumberger, p. 77-78, pl. 10, fig. 5.
 1910 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Kilian, pl. 3, fig. 7.
 1967 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Dimitrova, p. 97, pl. 46, fig. 5-6.
 1979 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Thieuloy, p. 48-49, pl. 3, fig. 5-9.
 1981 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Kemper *et al.*, p. 277, pl. 36, fig. 7-10, pl. 38, fig. 9-10.
 1982 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Company, pl. 1, fig. 6.
 1985 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Company, p. 119-120, pl. 1, fig. 8-9.
 1985 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Cecca, p. 158-159, pl. 5, fig. 2.
 1987 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Company, p. 181-182, pl. 14, fig. 14-16, pl. 19, fig. 23.
 1990 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Bulot *et al.*, p. 401-402, pl. 2, fig. 11-20.
 1993 *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) - Kemper, pl. 29, fig. 3, 6.

Dimensions (tabl. 53)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	E	O/D	H/D
487037	CAR 116	17	8	4,4		0,26	0,47

Description

Ce sont des ammonites de petites tailles (Dmax = 20 mm), involutes et globuleuses. La section est déprimée et de forme hexagonale. Les tours internes sont lisses jusqu'à environ 10 mm de diamètre ou seulement ornés de fines stries à peine marquées qui marquent le stade *olcostéphanide*. Ensuite, apparaissent les deux rangées de tubercules qui sont reliées par de fines côtes dessinant un tracé en «zig-zag» bien caractéristique (stade *verrucosum*). Les tubercules ombilicaux sont issus de côtes primaires courtes qui vont s'affirmer sur la chambre d'habitation. Les deux rangées de tubercules ventro-latéraux sont décalées l'une par rapport à l'autre.

Rapports et différences

Cette espèce ne peut être confondue qu'avec les tours internes de *S. fuhri* dont nous avons discuté antérieurement les similitudes morphologiques et ornementales.

Distribution

L'apparition de *S. verrucosum* marque la base du Valanginien supérieur et permet de définir le premier horizon de la zone à *Verrucosum*.

Holcodiscidae SPATH, 1924

Historique - acception - phylogénèse

Lorsque Kilian (1910) crée le genre *Spitidiscus* KILIAN, il émet l'hypothèse que la totalité des formes pourvues de constrictions pourraient se rattacher aux *Puzosia* BAYLE. Spath (1923) puis Arkell *et al.* (1957) confirment l'appartenance des *Holcodiscidae* à la superfamille des *Desmoce-rataceae* ZITTEL et suggèrent que le genre *Spitidiscus* dérive des *Eodesmoceras* SPATH du Valanginien. Sur la base de l'analyse du développement ontogénétique des lignes de suture, Wiedmann (1966) admet que les *Holcodiscidae* dérivent des *Perisphinctaceae*. Ces observations confirment les relations de parenté avec le groupe des *Olcostephanus* évoquées par Spath (1939). A l'instar des *O. (Jeannoticeras) jeannoti*, les *Spitidiscus* sont caractérisés, par rapport aux *Olcostephanus*, par la perte des côtes primaires tuberculées. Les mécanismes évolutifs à l'origine des *Spitidiscus* demeurent cependant inconnus et restent encore hypothétiques (accélération ?) dans l'attente de disposer d'un matériel plus abondant et plus complet.

Spitidiscus KILIAN, 1910

Espèce-type

Ammonites rotula SOWERBY.

Description

Ces ammonites sont de taille moyenne et généralement assez involutes. La section est le plus souvent subcirculaire (légèrement déprimée à faiblement comprimée). L'ornementation est caractérisée par des côtes simples à l'ombilic ou organisées en faisceaux. La plupart des côtes se bifurquent sur les flancs. Leur densité et leur relief sont très variables. Des constrictions plus ou moins profondes, subradiales à obliques recoupent plus ou moins cette costulation.

Distribution

Hauterivien - Barrémien inférieur.

Spitidiscus meneghinii (ZIGNO) in RODIGHIERO

pl. 32, fig. 14, 15

1919 *Polyptychites meneghinii* ZIGNO - Rodighiero, p. 94-95, pl. 10, fig. 4-7.

1967 *Spitidiscus meneghinii* (ZIGNO) - Dimitrova, p. 150-151, pl. 77, fig. 5.

1976 *Spitidiscus meneghinii* (ZIGNO) - Mandov, p. 85, pl. 22, fig. 2.

Dimensions (tabl. 54)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	E	O/D	H/D	E/D
487044	CAR 137	52	21	13,5	(30)	0,26	0,4	1,43

Description

Ces ammonites sont de taille moyenne (6 à 7 cm de diamètre) à grande (fragment de loge qui mesure approximativement 9 à 10 cm). Elles ont un ombilic relativement étroit (O/D = 0,26).

L'ornementation est composée de fines côtes, simples ou fasciculées par deux, puis par trois ou quatre à l'ombilic (FSL 487197 = pl. 32, fig. 15). La plupart se divisent sur le milieu des flancs où des côtes intercalaires externes peuvent être présentes, ce qui augmente la densité des côtes externes. Cette costulation est perturbée par des constrictions périodiques (trois-quatre par demi-tour) et par quelques rares côtes simples à l'ombilic. Les côtes qui sont situées sur le bord antérieur des constrictions ne se divisent jamais. Toutes les côtes traversent le ventre sans jamais s'affaiblir. Sur la chambre d'habitation des plus grands individus (macrocoche ?) (FSL 487191 = pl. 32, fig. 14, Dmax = 8 cm), les côtes, plus grosses et plus espacées, deviennent légèrement proverses mais demeurent rigides sur toute leur hauteur.

Rapports et différences

La forte involution et la grande densité de la costulation permettent d'isoler facilement cette espèce.

Distribution

Cette espèce semble limitée à la zone à Radiatus. Quelques exemplaires de détermination incertaine ont été récoltés au sommet de la zone à Callidiscus.

Spitidiscus rotula (SOWERBY)

pl. 32, fig. 12-13

1827 *Ammonites rotula* SOWERBY - p. 136, pl. 570, fig. 7-9.

1972 *Spitidiscus rotula* var. *inflatus* (KILIAN) - Thieuloy, p. 32-34, pl. 2, fig. 4-5, pl. 3, fig. 2-5.

Description

Ces formes, de taille moyenne (Dmax = 7 cm), ont un ombilic relativement ouvert ($0,2 < O/D < 0,28$), assez profond avec un mur ombilical vertical. Les flancs sont faiblement convexes ; certains spécimens présentent un méplat médian bien caractéristique.

La costulation se compose uniquement de côtes simples à l'ombilic qui se bifurquent généralement sur le milieu des flancs. Cinq à six constrictions, larges et bordés de chaque côté par un bourrelet plus ou moins développé, recoupent obliquement les côtes. Après un tracé presque radial sur le bord ombilical, ces constrictions s'inclinent vers l'avant sur la partie supérieure des flancs et dessinent ainsi une convexité ventrale bien marquée.

Les côtes simples à l'ombilic, les larges sillons encadrés par un bourrelet et la présence d'un méplat sur la partie médiane des flancs sont des caractères qui séparent nettement *S. rotula* des autres espèces.

Distribution

Zone à Loryi - base de la zone à Nodosoplicatum (horizon à Nodosoplicatum ?).

Spitidiscus fasciger THIEULOY

pl. 32, fig. 8-9

1972 *Spitidiscus fasciger* THIEULOY - p. 35-37, pl. 3, fig. 4-9.

Description

Les quelques exemplaires récoltés sont de petite taille ($D_{max} = 51$ mm, FSL 487196 = pl. 32, fig. 8). Thieuloy (1972) indique que cette espèce peut atteindre 95 mm de diamètre. L'enroulement est involute ($O/D = 0,21$) avec un ombilic profond limité par un bord ombilical anguleux. La section est comprimée et trapézoïdale avec des flancs subparallèles.

L'ornementation est caractérisée par une dizaine de bourrelets par tour. Ils sont flexueux, proverses et franchissent le ventre avec une convexité modérée. Un sillon à peine marqué les précède. Le relief des bourrelets s'atténue en direction de l'ombilic. Entre chaque bourrelet, la costulation est fine et proverse ; elle s'organise en faisceaux sur le pourtour ombilical (FSL 487193 = pl. 32, fig. 9 - FSL 487194).

Les formes ultimes de *S. fasciger* (FSL 487196 = pl. 32, fig. 8) montrent une atténuation de la force des côtes qui s'effacent sur le pourtour ombilical où il devient alors impossible de distinguer les faisceaux.

S. fasciger ne peut être confondu avec aucune autre espèce du genre, grâce à la finesse des côtes qui sont accompagnées par un grand nombre de bourrelets.

Distribution

Partie inférieure de la zone à *Nodosoplicatum*. Bulot *et al.* (1993) ont récolté *S. fasciger* dans la partie supérieure de la zone à Loryi.

Spitidiscus intermedius (D'ORBIGNY)

pl. 32, fig. 6-7

1840 *Ammonites intermedius* D'ORBIGNY - p. 128, pl. 38, fig. 5-6.

1840 *Ammonites vandeckii* D'ORBIGNY - p. 99.

1861 *Ammonites vandeckii* D'ORBIGNY - De Loriol, p. 28-29, pl. 2 fig. 4-6.

1901 *Holcodiscus intermedius* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, p. 43, pl. 4, fig. 4-5.

1901 *Holcodiscus vandenkii* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, p. 43-44, pl. 5, fig. 4.

1907 *Holcodiscus intermedius* (D'ORBIGNY) - Kilian, pl. 5, fig. 7.

1993 *Spitidiscus intermedius* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 11, fig. 7.

Description

La taille de ces specimens est inférieure à 7 cm de diamètre (FSL = 487190 = pl. 32, fig. 6). La section est comprimée et l'ombilic relativement étroit ($O/D = 0,22$).

Le dernier tour présente six à sept sillons plus ou moins profonds et encadrés par deux bourrelets peu marqués, le postérieur étant de plus fort relief. Les bourrelets ont un tracé radial sur la partie inférieure des flancs et sont proverses à l'approche de la région siphonale qu'ils traversent en dessinant une convexité.

Entre deux sillons, les côtes sont nombreuses, fines et irrégulièrement bifurquées sur les flancs. Assez précocement (dès la fin du phragmocône), elles ont tendance à s'effacer sur le pourtour ombilical, tandis qu'elles restent bien marquées sur la partie externe des flancs et sur le ventre, qu'elles traversent sans s'affaiblir.

Rapports et différences

Le tracé subradial des sillons et l'effacement de la costulation sur la partie interne des flancs permettent de distinguer très facilement cette espèce. Comme le signalent De Loriol (1861) et Sarasin *et al.* (1901), *S. intermedius* est très voisin de *S. vandeckii* (D'ORBIGNY). Cette espèce

a été isolée de *S. intermedius* par d'Orbigny (1850) d'après les critères suivants : « Voisine de l'*A. intermedius*, mais ayant des tours plus renflés, les sillons transversent moins obliques. » Les différences évoquées ci-dessus paraissent insuffisantes pour séparer les deux espèces.

Distribution

L'espèce a été récoltée dans la partie supérieure de la zone à *Nodosoplicatum*.

Desmocerataceae ZITTEL, 1895

Desmoceratidae ZITTEL, 1895

Puzosiinae SPATH, 1922

Abrytusites NIKOLOV et BRESKOVSKI, 1969

Abrytusites thieuloyi VASICEK et MICHALIK
pl. 32, 10

1972 *Abrytusites* ? nov. sp. A THIEULOY - p. 39-41, pl. 4, fig. 4-5.

1986 *Abrytusites thieuloyi* VASICEK et MICHALIK - p. 477-479, pl. 3, fig. 2, pl. 6, fig. 3.

1993 *Abrytusites thieuloyi* VASICEK et MICHALIK - Autran, pl. 12, fig. 1.

Description

Les exemplaires récoltés sont de petite taille ($D_{max} = 5$ cm). Leur ombilic est relativement étroit ($O/D = 0,25$; FSL 487205 = pl. 32, fig. 10) et peu profond. Les flancs, faiblement bombés, convergent sur une région ventrale arrondie.

La costulation des tours internes est composée par de fines côtes proverses qui s'estompent et disparaissent dans la partie interne des flancs. A ce stade, les sillons sont à peine marqués. A partir de 3 cm de diamètre, la costulation a complètement disparue ; il y a uniquement sept à huit constrictions, larges, légèrement proverses et précédées par un bourrelet qui traverse également le ventre.

Rapports et différences

A. julianyi (HONNORAT-BASTIDE) se distingue au même diamètre ($D_{max} = 35$ mm ; FSL 487201 = pl. 32, fig. 11) par son ombilic plus large ($O/D = 0,43$) et par un nombre plus faible de constrictions par tour (seulement six).

Distribution

Tous les exemplaires proviennent de la partie basale de la zone à *Nodosoplicatum*.

***Haplocerataceae* ZITTEL, 1884**

***Haploceratidae* ZITTEL, 1884**

***Neolissoceras* SPATH, 1923**

Historique - acception - phylogénèse

Créé par Spath (1923, p.33), *Neolissoceras* a été traité soit en genre autonome (Arkell *et al.*, 1957, Callomon *in* Donovan *et al.* 1981) soit en sous-genre de *Haploceras* ZITTEL à la suite des travaux de Wiedmann (1966) et de Wiedmann et Dieni (1968) qui notent qu'il n'y a pas de séparation nette entre *Haploceras* et *Neolissoceras* et que ni la forme différente de la section du tour ni les faibles différences suturales ne sont des caractères suffisants pour justifier une séparation générique. C'est la conception qui a été suivie par Patruilus et Avram (1976) et Company (1987) qui rendent compte du côté artificiel d'une séparation générique. Effectivement, si les différences morphologiques sont évidentes entre les deux espèces-types, elles se réduisent quand la comparaison s'établit entre *N. grasianum* et *H. tithonium* (OPPEL). Wiedmann (1966) signale la présence de véritables *H. elimatum* (OPPEL) dans le Valanginien inférieur vocontien associés à des *N. grasianum*, si bien que même le critère chronologique ne peut être invoqué.

Le problème de l'origine phylétique de *Neolissoceras* a également donné lieu à des interprétations divergentes (Spath, 1923, 1939 ; Basse, 1952 ; Roman, 1938 ; Arkell *et al.*, 1957 ; Callomon *in* Donovan *et al.*, 1981). L'étude comparée des différentes espèces de *Neolissoceras* et d'*Haploceras*, montre qu'elles sont très étroitement apparentées. L'existence de grandes affinités morphologique et suturales plaident sans équivoque pour une dérivation directe des *Neolissoceras* à partir des *Haploceras* comme l'avait finalement admis Spath (1939, p. 10). Cependant, on ne sait toujours pas comment elle s'est effectuée et à quel niveau exact du Berriasien apparaissent les premiers *Neolissoceras*.

L'étude comparée de leur dimorphisme a permis de confirmer les relations phylétiques entre *Haploceras* et *Neolissoceras*. En effet, la morphologie du péristome des formes microconches et macroconches de *Neolissoceras* est très semblable à celle des *Haploceras*. Si les individus de grande taille montrent des caractères de macroconches, leur ouverture est cependant pourvue d'expansions latérales, relativement comparables à celles des microconches équivalents (*H. elimatum* OPPEL *in* Zittel 1870, pl. 13, fig. 2 ; pl. 7, fig. 7 - *N. grasianum* (d'ORBIGNY), Company 1987, pl. 2, fig. 7 ; ce travail, pl. 34, fig. 1, 3, 8, 9, 15 - *N. salinarium* (UHLIG), Uhlig 1887, pl. 5, fig. 3). Toutefois, leur bord buccal sinueux montre des oreillettes beaucoup plus courtes. Le péristome des formes microconches d'*Haploceras* et de *Neolissoceras* est caractérisé par des apophyses plus ou moins développées, généralement courtes et trapues, mais toujours bien individualisées (*H. elimatum* OPPEL *in* Zittel 1870, pl. 13, fig. 4 - *N. grasianum* (d'ORBIGNY), Company 1987, pl. 2, fig. 5 ; ce travail pl. 34, fig. 12 - *N. salinarium* (UHLIG), Company, 1987, pl. 3, fig. 3).

Cependant, la forme de l'ouverture des *Neolissoceras* est caractérisée par une visière ventrale longue et étroite (pl. 34, fig. 1) et un sinus dorso-latéral se raccordant presque perpendiculairement sur la ligne d'involution (pl. 34, fig. 1, 3, 9). Chez *Haploceras*, au contraire, la visière ventrale est plus large et plus courte et le sinus dorso-latéral se recourbe fortement vers l'avant sur la ligne d'involution où il décrit un angle très obtus. La comparaison entre les différentes espèces d'*Haploceras* et de *Neolissoceras* montre que les «espèces» microconches d'*Haploceras* (*H. leisoma* (OPPEL), *H. caracteis* (ZEUSCHNER), *N. cristifer* (ZITTEL) ...) présentent des

bourrelets transverses sur la région ventrale, alors qu'ils ne sont jamais présents chez les microconches de *Neolissoceras*. De plus, lorsqu'elle est présente, la carène des *Haploceras* est pleine alors qu'elle est creuse chez les *Neolissoceras*. Ces caractères me paraissent avoir une valeur générique et il me semble donc préférable de considérer *Neolissoceras* comme un genre à part entière.

N. cornutus ATROPS et REBOULET se distingue des microconches de *N. grasianum* et *N. desmoceratoides* WIEDMANN par la présence de côtes sur la partie adorale de la loge mais celles-ci sont limitées au bord marginal du tour et ne franchissent jamais la région siphonale, qui montre dans sa partie médiane une carène semblable à celle de *N. salinarium* (UHLIG).

Espèce-type

Ammonites grasianus d'ORBIGNY.

Description

Le genre *Neolissoceras* regroupe des formes platicônes, assez involutes et à section subrectangulaire. Les flancs sont lisses, plats à légèrement convexes. De fines stries ou des côtes sont parfois présentes sur la loge de certaines espèces. La région siphonale est faiblement arrondie et totalement dépourvue de bourrelets transverses. Elle peut être pourvue au stade adulte de certaines espèces d'une carène médio-ventrale. La paroi ombilicale est inclinée.

La ligne de suture est typiquement haplocératitique avec un lobe siphonale court et étroit, le lobe latéral «L» large et trifide, suivi de 4 lobes obliques et petits. La selle latérale (L/U2) est large, asymétrique et divisée en trois par deux lobules accessoires, la branche médiane étant la plus élevée. La selle externe (E/L) est moins haute, étroite et bifide.

Distribution

Berriasien - Hauterivien.

Neolissoceras grasianum (d'ORBIGNY)

pL. 34, fig. 1-14

- 1841 *Ammonites grasianus* (d'ORBIGNY) - p. 141-142, pl. 44, fig. 1-2.
- 1907 *Haploceras* (*Lissoceras*) *grasi* (d'ORBIGNY) - Karakasch, p. 55-56, pl.5, fig. 6.
- 1907-13 *Lissoceras* (*Haploceras*) *grasianum* (d'ORBIGNY) - Kilian, p. 174, pl. 2, fig. 3.
- 1939 *Neolissoceras grasianum* (d'ORBIGNY) - Spath, p. 8-11, pl.1, fig. 4.
- 1960 *Haploceras grasianum* (d'ORBIGNY) - Drushchits, p. 268, pl. 13, fig. 6.
- ? 1960 *Haploceras subgrasianum* DRUSHCHITS - p. 268-269, pl. 13, fig. 4-5.
- 1962 *Neolissoceras grasi* (d'ORBIGNY) - Collignon, p. 55, fig. 897-898.
- 1962 *Neolissoceras grasianum* (d'ORBIGNY) - Raab, p. 25, pl. 1, fig. 2-8.
- 1964 *Neolissoceras grasianum* (d'ORBIGNY) - Fulöp, pl. 13, fig. 2.
- 1966 *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (d'ORBIGNY) - Wiedmann, p. 76, pl. 1, fig. 2.
- 1968 *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (d'ORBIGNY) - Wiedmann et Dieni, p. 107, pl. 10, fig. 2.
- 1976 *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (d'ORBIGNY) - Patruilius et Avram, p. 167-168, pl. 3, fig. 2-3.
- 1976 *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (d'ORBIGNY) - Mandov, p. 68, pl. 10, fig. 1-2.

1987 *Haploceras (Neolissoceras) grasianum* (d'ORBIGNY) - Company, p. 97-99, pl. 2, fig. 1-9, pl. 18, fig. 1.

1992 *Neolissoceras grasianum* (d'ORBIGNY) - Wierzbowski *et al.*, pl. 3, fig. 7.

1993 *Haploceras (Neolissoceras) grasi* (d'ORBIGNY) - Autran, pl. 3, fig. 2.

Dimensions (tabl. 55)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D	<u>D</u>	<u>H</u>	<u>O</u>	O/D	H/D
Individus microconches											
338238	ANG 313	39	(15)	(13)	0,33	0,38					
338239	ANG 314b	33	(12)	(11)	0,33	0,36	<u>21</u>	<u>11</u>	<u>5</u>	0,24	0,52
Individus macroconches											
338222	LCH 140	74	30	21	0,28	0,41	(45)	(24)			0,53
338258	LCH 218	56	22	16	0,29	0,39					
338297	LSS 109	74	33	16	0,22	0,45	<u>48</u>	<u>26</u>		0	0,54
488576	LSS 113	90	35	27	0,3	0,39	<u>58</u>	<u>27</u>	<u>15</u>	0,26	0,47
Individus non caractérisés											
338290	MTC 113	33	15,6	7,5	0,23	0,47	<u>20</u>	<u>10</u>	<u>4,6</u>	0,23	0,5
338221	LCH 116	51	22	9	0,18	0,43	<u>28</u>	<u>17</u>			0,61
338264	LCH 230	46	23	9	0,2	0,5	<u>28</u>	<u>14</u>		0	0,5
338267	LCH 245	44	20	10,5	0,24	0,45	<u>28,5</u>	<u>14</u>	<u>6</u>	0,21	0,49

Description

Ces formes sont de petite à moyenne taille ($D_{max} = 9$ cm). Elles sont modérément involutes ($0,18 < O/D < 0,33$). Leur section est subrectangulaire avec des flancs plats et parallèles. La région siphonale est arrondie et bien délimitée. Le rebord ombilical est anguleux avec une paroi inclinée qui forme un méplat caractéristique.

L'ornementation est pratiquement absente à tous les stades de croissance. Cependant, la partie adorale de la loge d'habitation de certains individus adultes macroconches (FSL 338297 = pl. 34, fig. 13) est caractérisée par de fines stries.

Le dimorphisme est surtout marqué par la taille. Les macroconches ont un diamètre qui n'excède pas 90 mm (FSL 488576 = pl. 34, fig. 14). Ils sont pourvus d'une visière ventrale bien développée et le plus souvent d'un bord buccal sinueux (FSL 338222-338259-338262 = pl. 34, fig. 1, 8 et 9, FSL 338258) et parfois modérément projeté (FSL 488576 = pl. 34, fig. 14).

Les microconches ne dépassent pas 4 cm de diamètre (FSL 338238 = pl. 34, fig. 7). Leur ouverture est ornée au tiers inférieur d'oreillettes courtes et trapues et d'un rostre ventral étroit mais moins long que celui des individus macroconches (*in* Company, 1987, pl. 2, fig. 4).

Distribution

Les premières formes sont connues depuis le Berriasien. L'espèce disparaît dans l'Hauterivien supérieur (zone à Sayni). Cependant Drushchits (1960) signale l'espèce *Haploceras subgrasianum* DRUSHCHITS dans le Barrémien inférieur de Crimée. N'ayant pas vu les types, il m'est impossible de mettre avec certitude cette espèce en synonymie avec *N. grasianum*.

N. grasianum un élément important des assemblages fauniques du Valanginien et de l'Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France. Cette espèce n'est apparemment présente qu'en domaine profond où elle peut constituer plus de la moitié de la population d'un banc donné.

Neolissoceras salinarium (UHLIG)
pl. 33, fig. 16-32

1887 *Haploceras salinarium* UHLIG - p. 104-106, pl. 5, fig. 1-3.

1976 *Haploceras (Neoglochiceras) salinarium* UHLIG - Patrulius et Avram, p. 168, pl. 3, fig. 4-5.

1987 *Haploceras (Neolissoceras) salinarium* UHLIG - Company, p. 99-100, pl. 3, fig. 1-4, pl. 18, fig. 3.

Dimensions (tabl. 56)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D	<u>D</u>	<u>H</u>	<u>O</u>	O/D	H/D
488039	VGL 88						<u>22</u>	<u>10</u>	<u>5</u>	0,23	0,45
488043	VGL 89	28,5	14	6	0,21	0,49	<u>27</u>	<u>14</u>	<u>5,5</u>	0,2	0,52
488044	VGL 89	25,5	11	5,5	0,22	0,43					
488045	VGL 90	32	17	6	0,19	0,53	<u>27</u>	<u>14</u>	<u>5</u>	0,19	0,52
488050	VGL 90	30	14	7	0,23	0,47					
338281	LCH 78	29	14			0,48					
338283	LCH 89	25	13	4	0,16	0,52					
488063	VGL 102	25	13,5	4	0,16	0,54	<u>17</u>	<u>9</u>	<u>2</u>	0,12	0,53
488066	VGL 105	23	13	3	0,13	0,57	<u>18,5</u>	<u>10,5</u>		0	0,57

Description

Ces ammonites sont de petite taille (Dmax = 3 cm). La section est difficilement appréciable à cause du fort aplatissement. Néanmoins, elle semble subrectangulaire et très étroite. Les flancs sont lisses, plats à légèrement convexes. L'ombilic est relativement petit ($0,13 < O/D < 0,23$).

A partir de la fin du phragmocône, vers 15 mm de diamètre environ, apparaît une carène médio-ventrale qui croît rapidement en hauteur (1 mm environ). Cette carène est présente jusqu'à la fin de la loge où elle peut dépasser 2 mm de hauteur.

La qualité du matériel n'a jamais permis d'observer l'ouverture.

Le péristome des macroconches, bien visible sur la figuration d'Uhlig (1887, fig. 3, pl. 5), est très comparable à celui des individus microconches du genre.

Uhlig (1887) précise que la carène se continue sur la visière du péristome (rostre). Ceci a également été observé par Patrulius et Avram (1976, fig. 5, pl. 3).

Rapports et différences

La présence de la carène médio-ventrale permet de séparer facilement *N. salinarium* des autres espèces du genre *Neolissoceras*. Sa taille est généralement un peu plus grande que celle de *N. cornutus*, qui est caractérisé par la présence d'une expansion ventrale.

Distribution

Partie supérieure du Valanginien inférieur (zone à Pertransiens *p.p.* et zone à Campylotoxum) et extrême base de la zone à Verrucosum (horizon à Neocomiensis).

Cette espèce n'a été signalée que tardivement dans le Sud-est de la France (Reboulet et Atrops, 1995).

N. salinarium est une forme abondante de la fosse vocontienne et sa récolte n'est pas rare dans la zone à Campylotoxum. C'est un très bon élément de corrélation avec les chaînes bétiques où elle a été choisie comme index d'une zone à Salinarium (Company, 1987).

Neolissoceras cornutus ATROPS et REBOULET
pl. 33, fig. 1-15

1995 *Neolissoceras (Carinites) cornutus* ATROPS et REBOULET - (sous presse) Pl. 1, fig. 6 à 14.

Remarque : La diagnose et les diverses informations se rapportant aux types de cette espèce sont présentées ici car la note n'est pas encore parue.

Holotypus

FSL 338201, VGL 75 (pl. 33, fig. 1).

Locus typicus

Vergol, Montbrun-Les-Bains (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien inférieur, zone à *Campylotoxus*.

Derivatio nominis

Du latin «*cornu*», come, pour l'expansion ventrale en forme de come.

Paratypus

FSL 338209 VGL 107 (pl. 33, fig. 3), FSL 338208 VGL 106 (pl. 33, fig. 4), FSL 338216 LPD 75 (pl. 33, fig. 5), FSL 338214 LPD 62 (pl. 33, fig. 10), FSL 338207 VGL 103 (pl. 33, fig. 12).

Matériel

20 exemplaires proviennent des coupes de Vergol, Les Prades, La Charce (Drôme). Ces spécimens sont déposés à l'Université Claude Bernard Lyon 1 (FSL), collection Reboulet (FSL 338201 à 338219).

Dimensions (tabl. 57) : tous les exemplaires sont très écrasés par compaction.

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D	<u>D</u>	<u>H</u>	<u>O</u>	O/D	H/D
338201	VGL 75	29	(15)	(6,5)	0,22	0,52	<u>18</u>	<u>10</u>	<u>3,5</u>	0,19	0,56
338207	VGL 103	29									
338209	VGL 107	27	13			0,48					
338212	LCH 76	44	(19)	(12)	0,27	0,43	<u>25</u>	<u>14</u>	<u>4,5</u>	0,18	0,56

Diagnose

Microconque de petite taille (28 à 37 mm de diamètre) montrant, vers le milieu de la loge (à environ un quart de tour de la fin du phragmocône), une longue et étroite expansion ventrale en forme de come, qui prolonge la carène médio-ventrale. Présence sur la fin de la loge de fines stries et de côtes rétroverses légèrement convexes, localisées sur la partie externe des flancs.

Description

Excepté l'individu FSL 338212 (pl. 33, fig. 9) qui mesure 4,5 cm de diamètre, tous les exemplaires sont de petite taille et sont inférieurs à 3 cm de diamètre. Ils sont relativement involutes ($0,22 < O/D < 0,27$) et de section subrectangulaire. Les flancs sont plats à très légèrement convexes. La région ombilicale et siphonale sont assez bien délimitées. L'ombilic est bordé par une paroi ombilical assez abrupte. La ligne de suture est très mal conservée.

Le ventre, légèrement arrondi, porte une carène médiane qui prend naissance juste avant la fin du phragmocône, vers 20 mm de diamètre. Elle est bien développée sur la loge.

Un quart de tour après la fin du phragmocône, cette carène donne naissance à une expansion de taille centimétrique (2 à 3 cm de longueur). Son allure rappelle la forme d'une houe. Elle se développe généralement perpendiculairement au bord siphonal, puis se recourbe vers l'avant. Cette expansion semble creuse comme on peut l'observer sur l'hotype (FSL 338201 = pl. 33, fig. 1) et sur l'exemplaire FSL 338203 (pl. 33, fig. 6). Elle est soutenue à sa base par un développement en hauteur de la carène. En effet, la hauteur de celle-ci est plus importante en aval de cet appendice qu'en amont (respectivement 4 mm contre 2 mm, mesures effectuées sur l'hotype, FSL 338201). Sur certains spécimens on peut observer une épine qui sort de la loge pour pénétrer dans l'expansion (FSL 338209 = pl. 33, fig. 3 et FSL 338208 = pl. 33, fig. 4). La présence de cette corne est un bon critère de l'état adulte.

L'ornementation de cette espèce est très réduite. Les flancs sont lisses sur tout le phragmocône. Mais sur la loge, au niveau de l'expansion, le plus souvent après (FSL 338207 à 338209 et 338212) et plus rarement avant (FSL 338210 = pl. 33, fig. 13), on note de fines stries suivies par des côtes, dont le tracé est rétroverse. Cette ornementation est toujours localisée sur la partie externe des flancs, mais elle ne traverse pas la région siphonale. Sur l'exemplaire (FSL 338202 = pl. 33, fig. 14), le tracé des côtes devient brusquement proverse à l'approche du ventre et forme ainsi un petit coude.

Le péristome présente un rostre ventral assez long et une apophyse jugale courte en position dorsale (FSL 338211).

Tous les exemplaires sont des individus microconches en raison de leur petite taille, de la morphologie de leur péristome et de la présence de côtes marginales localisées sur la partie adorale de la loge.

Cette nouvelle espèce pourrait être interprétée comme l'équivalent microconche de *N. salinarium*, qui est généralement de plus grande taille. Mais cela est peu probable, car d'une part *N. cornutus* est connu jusqu'à ce jour uniquement en fosse vocontienne, d'autre part Company (1987) a décrit des formes microconches de *N. salinarium* sans expansion.

Discussions

Le rôle de cette expansion est encore inconnu. Les *Mortoniceras* MEEK de l'Albien, qui sont de plus grande taille (15 cm de diamètre environ), présentent également une corne qui est issue d'une carène ventrale, mais la corne se situe immédiatement en arrière du péristome.

Rapports et différences

N. salinarium, dont un exemplaire microconque adulte est figuré (FSL 338283, pl. 33, fig. 27) avec l'ouverture pourvue d'une oreillette latérale, possède également une carène ventrale creuse sur toute la loge mais ne montre jamais ni de corne ventrale ni de côtes sur la fin de la loge, ce qui permet de le séparer facilement de *N. cornutus*. Les deux espèces sont cependant très difficiles à différencier sur des individus incomplets (phragmocône et début de la loge). A faible diamètre, *N. grasianum* se sépare facilement par ses flancs plus plats, son ombilic plus large et beaucoup moins escarpé (présence d'un méplat ombilical).

Distribution

N. cornutus se rencontre, dans le bassin vocontien, du sommet de la zone à Pertransiens jusqu'à la base de la zone à Verrucosum (horizons à Verrucosum et à Neocomiensis). Elle présente son acmé dans la zone à Campylotoxus.

Ancyloceratina WIEDMANN, 1960

Ancylocerataceae GILL, 1871

Ancyloceratidae GILL, 1871

Crioceratinae GILL, 1871

Historique - acception - phylogénèse

Depuis de nombreuses décennies, le problème de l'origine des *Crioceratinae* a fait l'objet de nombreuses discussions. Comme pour tous les *Ancyloceratina*, on admet qu'il s'agit d'un groupe soit monophylétique soit polyphylétique.

De nombreux auteurs, tels que Wright (1952), qui reprend en partie les idées de Spath (1924), et Wiedmann (1966), envisagent une émergence itérative des différents phylums d'hétéromorphes à partir d'un tronc ancestral lytocératide.

Sarkar (1955) admet que les *Crioceratites* dérivent à la fois des *Neocomitidae* et des *Hemihoplitidae*. Cet auteur reprend en partie l'hypothèse de Kilian (1907) qui fut le premier à envisager une filiation des *Crioceratites* du groupe «*nolani*» à partir des *Neocomites* UHLIG.

Lorsque Thieuloy (1964) crée le genre *Himantoceras*, il émet l'hypothèse que ce genre regroupe des formes qui établissent le passage entre les *Protancyloceratinae* et les *Crioceratinae*.

La découverte par Thieuloy (1977) de nouvelles formes déroulées (?) et trituberculées uniquement au stade juvénile et regroupées au sein du genre *Criosarasinella* a apporté de nouveaux éléments de discussion sur l'origine phylétique des *Crioceratites*. Abandonnant l'hypothèse d'une filiation à partir des *Himantoceras*, cet auteur explique l'individualisation des *Crioceratites* de la façon suivante : «Le morphotype *Criosarasinella* me paraît d'être d'un plus grand intérêt ; c'est indiscutablement un Néocomitide dans tous ses aspects d'adulte, mais les tours juvéniles, d'organisation et d'ornementation criocératitiques, pourraient être interprétés comme une manifestation primitive d'une évolution centrifuge, où le caractère nouveau progressera des tours internes vers la loge d'habitation». Thieuloy (1977, p. 121) rappelle, très justement, que la ligne de suture de plusieurs groupes de la superfamille des Ancyloceratacés est semblable à celle des Néocomitidés par l'aspect trifide du lobe L avec un élément médian plus développé que les branches latérales. Il existait un hiatus assez important entre les dernières *Criosarasinella* du Valanginien supérieur (zone à Trinodosum) et les premiers *Crioceratites* de l'Hauterivien inférieur (zone à Loryi). Dans cet intervalle aucune forme déroulée et trituberculée n'était connue, ce qui rend l'origine des *Crioceratites* à partir des *Criosarasinella* très hypothétique.

Les niveaux situés au passage Valanginien-Hauterivien ont fait l'objet d'une récolte intensive en particulier sur la coupe de La Charce ce qui a permis de découvrir plusieurs formes nouvelles de *Crioceratites*, qui permettent donc de combler en partie seulement ce hiatus. En effet, ces formes déroulées sont essentiellement localisées dans l'horizon à *Furcillata* ; elles ne sont pas ou très peu représentées dans la zone à *Callidiscus* et absentes sur la quasi-totalité de la zone à *Radiatus*. L'origine des formes primitives du genre *Crioceratites* pourrait alors s'effectuer, comme l'envisageait Thieuloy (1977), à partir des *Criosarasinella* qui leur sont contemporaines.

Cependant, exceptés les tours internes trituberculés (et faiblement déroulés ?), tous les caractères morphologiques et ornementaux des *Criosarasinella* sont nettement différents de ceux des formes primitives du genre *Crioceratites*. En effet, les *Criosarasinella* ont une costulation dense, fasciculée à l'ombilic avec de fréquentes bifurcations externes. Je considère que le genre *Criosarasinella* possède une ornementation et une morphologie particulières qui ne permettent sans doute pas de considérer qu'il puisse être à l'origine des *Crioceratites* «primitifs». Il faut alors envisager une autre hypothèse phylétique.

Des formes ultimes, appartenant indiscutablement au genre *Sarasinella*, ont été récoltées au sommet de la zone à *Trinodosum* et dans la zone à *Callidiscus*. Cette découverte confirme les

observations de Thieuloy (1977) qui cite également à ce niveau des *Sarasinella*. Leurs caractères permettent de les ranger dans le genre. Toutefois, ces *Sarasinella* montrent quelques différences par rapport aux formes primitives du Valanginien inférieur. La trituberculation des tours juvéniles est très brève et les côtes principales tuberculées sont plus rarement bifurquées sur le tubercule médian. Chez l'adulte, les côtes, plus grossières et flexueuses, sont tout d'abord fasciculées par deux puis naissent ensuite isolément du bord ombilical. Les bifurcations latérales sont peu fréquentes. L'espèce *S. hirticula*, de l'horizon à Peregrinus, s'inscrit pleinement dans cette lignée évoluée du genre *Sarasinella*, qui contrairement à ce qu'indique Company (1987), n'est pas limité au Valanginien inférieur.

L'ornementation des *Crioceratites* primitifs, et en particulier *C. primitivus* n. sp., est proche de celle des *Sarasinella* évoluées : stade juvénile à costulation trituberculée, présence de côtes fasciculées par deux à partir de tubercules ombilicaux étirés radialement et divisions externes peu fréquentes. Ces *Sarasinella* sont probablement à l'origine des *Crioceratites* du sommet de la zone à Trinodosum.

La qualité du matériel ne permet pas de préciser la nature des mécanismes évolutifs. Un phénomène hypermorphique semble toutefois responsable de l'individualisation des *Crioceratites* «primitifs», qui peuvent atteindre plus de 10 cm de diamètre.

Tous les types morphologiques sont déjà représentés : chambre d'habitation à côtes simples ou trituberculées ; déroulement régulier ou formation d'une hampe et d'une crosse. Leur évolution est donc susceptible d'aboutir à l'individualisation des *Crioceratites* de l'Hauterivien inférieur (groupes *C. loryi* et *C. nolani*). Cependant, il existe toujours un intervalle durant lequel ces taxons ne sont pas représentés.

Toutefois, si on revient à une hypothèse polyphylétique, il est préférable d'admettre que les *Crioceratites* de l'Hauterivien inférieur ont pu dériver d'un autre groupe de Neocomitidés, tel que les *Eleniceras*, qui sont caractérisés par des tours internes typiquement néocomitidien, une chambre d'habitation trituberculée et un ombilic très large.

Himantoceras THIEULOUY, 1964

Epèce-type

Himantoceras trinodosum THIEULOUY.

Phylogénèse

Lorsque Thieuloy (1964) évoque l'origine des *Crioceratites* à partir des *Himantoceras*, il suggère que ce taxon est issu des *Protancyloceras*. Il paraît plus judicieux d'envisager une dérivation à partir des *Neocomitinae*, et plus particulièrement à partir de *Rodighieroides cardulus* COMPANYY. En effet, après un stade juvénile typiquement néocomitidien (côtes fines et fasciculées), cette espèce est caractérisée par une ornementation grossière et rigide, composée de côtes trituberculées qui alternent avec des côtes simples (3 à 5). Leur ombilic est large et les tours sont simplement jointifs. Toutefois, Company (1987) figure un exemplaire dont les tours externes sont déroulés ; il peut être interprété comme une forme intermédiaire témoignant d'une tendance au déroulement. La position stratigraphique de *R. cardulus*, qui précède les représentants du genre *Himantoceras*, est un argument supplémentaire pour cette dérivation.

Comparé à *R. cardulus*, *Himantoceras* est caractérisé par la disparition complète du motif néocomitidien, un nombre plus élevé de côtes intercalaires simples (sept à huit) et par le

déroulement des tours à tous les stades de croissance. Les *Himantoceras* peuvent atteindre également une taille adulte importante si l'on considère que les *Criohimantoceras gigas* figurés par Thieuloy et Bulot (1992) sont en fait les équivalents macroconches de ce groupe. Ce passage s'effectue donc vraisemblablement à partir de mécanismes péramorphiques (accélération et hypermorphose).

L'origine des *Himantoceras* se fait donc, à l'instar des *Crioceratites* du sommet de la zone à Trinodosum, à partir d'un tronc néocomitidien.

Description

L'enroulement est de type criocératitique dans les tours les plus internes ; il se transforme rapidement au cours de la croissance en une spire très ouverte, caractéristique du genre. La hauteur des tours est faible et s'accroît si lentement que les bords ventral et dorsal sont presque parallèles. La section est ovale et comprimée latéralement. Le phragmocône est orné de côtes trituberculées qui alternent avec trois à cinq côtes simples, plus fines.

La loge présente une costulation plus variable ; on note une augmentation du nombre des côtes intercalaires, un espacement plus grand des côtes tuberculées et parfois la perte partielle ou totale de la tuberculation.

La ligne de suture est toujours très difficilement observable dans son intégralité. Il est toutefois possible de remarquer le volumineux lobe latéral tridide.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à Trinodosum) - Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Himantoceras trinodosum THIEULOUY

pl. 25, fig. 6-11

- 1964 *Himantoceras trinodosum* THIEULOUY - p. 206-207, pl. 8, fig. 1, tfig. 2A.
- 1964 *Himantoceras collignoni* THIEULOUY - p. 208-209, pl. 8, fig. 3, tfig. 2C.
- 1974 *Himantoceras trinodosum* THIEULOUY - Mandov, p. 144, pl. 1, fig. 2.
- 1974 *Himantoceras* aff. *trinodosum* THIEULOUY - Mandov, p. 145, pl. 1, fig. 1.
- 1974 *Himantoceras thieuloyi* MANDOV - p. 145-146, pl. 1, fig. 4.
- 1979 *Himantoceras trinodosum* THIEULOUY - Thieuloy, p. 49-50, pl. 3, fig. 10-11.
- 1987 *Himantoceras trinodosum* THIEULOUY - Company, p. 92-93, pl. 1, fig. 11.
- 1993 *Himantoceras trinodosum* THIEULOUY - Autran, pl. 1, fig. 2.

Description

Le stade juvénile de ces hétéromorphes montre un enroulement de type crioconique, qui devient cyrtoconique à partir d'un diamètre de 40 mm environ (FSL 488966, LSS 95 = pl. 25, fig. 6). Les bords siphonal et dorsal sont faiblement divergents.

L'ornementation du phragmocône est constitué de trois à cinq côtes fines, simples et atuberculées, séparées par des côtes principales trituberculées de plus fort relief. Toutes ces côtes sont rigides, légèrement proverses et franchissent le ventre en s'affaissant sensiblement. Sur la fin du phragmocône, le nombre de côtes intercalaires augmente progressivement et les côtes trituberculées deviennent plus espacées.

Sur la loge, les côtes tuberculées sont séparées par neuf ou dix côtes atuberculées, qui peuvent être épisodiquement bifurquées sur la partie externe des flancs (FSL 488948-949 LCH 159 = pl. 25, fig. 8 et 9). Les côtes trituberculées sont très souvent encadrées par une mince bande lisse due

à l'espace plus important des côtes atuberculées à ce niveau. Sur la fin de la loge, la hauteur du tour est souvent comprise entre 15 et 20 mm. Contrairement à ce qu'affirmaient Thieuloy *et al.* (1993), il existe assez fréquemment des formes dont la hauteur du tour dépasse 15 mm de hauteur (tabl. 58) ; il pourraient s'agir d'individus macroconches. L'ouverture n'a jamais été observée.

Coll. FSL.	488937	488940	488944	488948	488953	488955	488966
Coupes :	LCH 134	LCH 142	LCH 148	LCH 159	LCH 164	LCH 170	LSS 95
Hauteur fin phragmocône	24	-	-	-	-	25,5	17
Hauteur fin de la coquille	-	15	10	25	20	39,5	23

Rapports et différences

Lors de la création du genre *Himantoceras*, Thieuloy (1964) a individualisé trois espèces. A partir d'un seul individu, il distingue l'espèce *H. collignoni* THIEULOY, caractérisée selon lui, par la présence de côtes bifurquées sur le tiers externe des flancs. Cependant, malgré une récolte intensive, je n'ai jamais rencontré cette espèce dans les niveaux du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien basal. Il est probable qu'*H. collignoni* ne soit qu'un morphotype d'*H. trinodosum* présentant un plus grand nombre de côtes bifurquées et de côtes intercalaires externes courtes. Je considère *H. collignoni* comme un simple variant de *H. trinodosum*.

Distribution

Valanginien supérieur (zone à *Trinodosum*).

La morphologie très particulière de cette espèce et sa répartition stratigraphique bien délimitée en font un très bon index de zone. Toutefois sa très grande rareté en dehors du bassin vocontien limite les corrélations basées sur cette seule espèce.

Himantoceras acuticostatum THIEULOY pl. 25, fig. 12-13

1964 *Himantoceras acuticostatum* THIEULOY - p. 207-208, pl. 8, fig. 2, tfig. 2B.

Description

Le mode d'enroulement et la morphologie sont typiques du genre. Ce sont des formes de plus petite taille que *H. trinodosum*. La hauteur du tour de la loge varie de 6 à 14 mm. La costulation du phragmocône est très voisine de celle de *H. trinodosum*.

Par contre, l'ornementation de la loge est bien différente. Les côtes sont toutes semblables, sans tuberculation, rigides et légèrement proverses. Elles franchissent le ventre en dessinant des chevrons convexes vers l'avant.

Rapports et différences

L'absence de côtes tuberculées sur la loge permet de séparer facilement cette espèce de *H. trinodosum*.

Distribution

Valanginien supérieur, base de la zone à *Trinodosum*.

***Himantoceras* n. sp. 1**
pl. 25, fig. 1-3

Matériel

Deux individus provenant de la coupe de La Charce (FSL 488964 = pl. 25, fig. 1 ; FSL 488956 = pl. 25, fig. 3) et un exemplaire des Sias (FSL 488967 = pl. 25, fig. 2).

Description

Cette description est faite principalement à partir de l'exemplaire FSL 488964 (LCH 179).

Cet individu, conservé sur 9 cm de longueur, présente une spire particulièrement ouverte. La hauteur du tour s'accroît très lentement : la hauteur des flancs est de 9 mm sur la première partie mesurable du phragmocône, de 12 mm au niveau de la dernière cloison et de 15 mm sur la fin de la coquille.

Les côtes principales, qui portent trois tubercules équidistants, alternent avec des côtes simples, atuberculées et plus fines, au nombre de quatre à cinq sur le phragmocône et de six à neuf sur la loge. Très fréquemment, sur le phragmocône et sur la loge, une côte intercalaire interne simple rejoint la côte tuberculée qui précède au niveau du tubercule médian formant ainsi une bifurcation interne. Sur la loge, cette jonction est remplacée dans un seul cas par un simple rapprochement des deux types de côtes, sans qu'elles soient en contact : la côte tuberculée reste radiale, alors que la côte simple antérieure forme un arc concave vers l'avant. Par trois fois, on remarque également que la côte intercalaire qui précède la côte trituberculée converge vers le tubercule marginal et peut parfois l'atteindre.

Sur l'exemplaire FSL 488956 (LCH 174), qui mesure 3,5 cm de longueur, on peut observer des côtes intercalaires très courtes localisées sur la partie externe des flancs. La ligne de suture, très mal conservée, n'a pas pu être observée en détail. Elle paraît identique à celle de *H. trinodosum*.

Rapports et différences

La présence de bifurcations internes sur le tubercule médian ne permet aucune confusion possible avec les autres espèces.

Distribution

Le faible nombre d'individus récoltés ne permet pas de connaître l'extension stratigraphique exacte de cette espèce. Elle a été rencontrée uniquement dans la partie supérieure de la zone à Trinodosum sur les coupes de La Charce et des Sias (horizon à Furcillata (LCH 174) et horizon à Subheterocostata (LCH 179 ; LSS 94)).

***Himantoceras* n. sp. 2**
pl. 25, fig. 4-5

Matériel

3 individus provenant de la coupe des Sias (FSL 488970 = pl. 25, fig. 4 ; FSL 488969 = pl. 25, fig. 5).

Description

Cette espèce présente une spire très ouverte. La hauteur du tour s'accroît très lentement.

Le phragmocône de l'exemplaire FSL 488970 est assez mal conservé. La première côte

principale visible est bituberculée, avec un tubercule interne et un tubercule externe sur lequel se réunissent deux côtes simples.

Sur la fin du phragmocône et sur la loge, seul le tubercule marginal est conservé. Trois ou quatre côtes simples se regroupent sur le tubercule externe. Parallèlement, le nombre de côtes intercalaires simples et atuberculées diminuent et passent de dix à sept, car plusieurs de ces côtes se soudent au tubercule externe. La hauteur du flanc à la fin de la loge est de 15 mm. Les côtes ne franchissent apparemment pas la région ventrale.

Sur l'exemplaire (FSL 488969, LSS 110 = pl. 25, fig. 5), entièrement cloisonné, il permet de voir l'évolution de la tuberculation. Les deux premières côtes principales sont simplement trituberculées. La suivante l'est également, mais on observe le regroupement de deux côtes sur le tubercule marginal. Enfin, la quatrième côte principale montre un seul tubercule externe sur lequel se réunissent deux côtes simples. Les côtes intercalaires, fines et denses, sont au nombre de neuf à dix.

Rapports et différences

La perte de la trituberculation, qui commence sur la fin du phragmocône, et le regroupement sur la loge de 3 à 4 côtes simples au niveau du tubercule marginal sont des caractères qui permettent de séparer facilement *Himantoceras* n. sp. 2 des autres espèces du genre *Himantoceras*.

Distribution

Les trois exemplaires proviennent de la coupe des Sias où ils ont été récoltés dans l'Hauterivien basal (zone à Radiatus).

Crioceratites (LEVEILLE, 1837)

Historique - acception - phylogénèse

L'historique consacré par Sarkar au genre *Crioceratites* (1955), auquel j'invite le lecteur à se reporter, présente parfaitement les différentes conceptions qui ont prévalu successivement depuis sa création par Leveillé en 1835. Cette multitude de définitions met en évidence la très grande difficulté à interpréter ce groupe qui présente apparemment une importante diversification morphologique au cours de l'Hauterivien. Cette étude est d'autant plus délicate que le matériel récolté est peu abondant et souvent composé d'individus fragmentaires ou incomplets. La position stratigraphique du matériel de collection est très souvent inconnue ou imprécise. Ces difficultés ont conduit de nombreux auteurs à adopter une conception typologique de l'espèce et à multiplier ainsi les taxons. Le travail descriptif de Sarkar (1955) en est une très bonne illustration, dans lequel il crée parfois une espèce à partir d'un seul individu dont le repérage stratigraphique est incertain. L'objectif de cette étude n'est donc pas de proposer une révision systématique de ce groupe, ni de modifier la définition donnée par Sarkar (1955), mais d'apporter des éléments de discussion sur leur origine phylétique.

Espèce-type

Crioceratites duvali (LEVEILLE, 1837).

Description

La spire est composée de tours disjoints à tous les stades de croissance. La section est subovale à subrectangulaire, toujours plus haute que large. La région ventrale est souvent arrondie. La croissance du tour est généralement lente.

L'ornementation est caractérisée par l'alternance de côtes principales uni, bi ou trituberculées, rarement atuberculées, et de côtes intercalaires simples de plus faible relief dont le nombre est très variable. Dans la plupart des cas les côtes franchissent le ventre.

La ligne de suture est constituée par un lobe siphonal symétrique ; la première selle latérale étroite et subdivisée en deux par un lobe secondaire profond ; la deuxième selle latérale très large divisée en deux par un lobe secondaire en deux petites selles ; le premier lobe latéral grand, fortement trifide, plus long que le siphonal.

Distribution

Valanginien supérieur (sommet de la zone à Trinodosum)- Barrémien.

***Crioceratites primitivus* n. sp.**

pl. 23, fig. 3 ; pl. 24, fig. 1-5

Holotypus

FSL 487045, LCH 172 (pl. 24, fig. 3).

Locus typicus

Serre de l'âne, La Charce (Drôme).

Stratum typicum

Valanginien supérieur, zone à Trinodosum, horizon à Furcillata.

Derivatio nominis

«*primitivus*» pour signifier qu'il s'agit d'une espèce primitive.

Paratypus

FSL 487047, LCH 170 (pl. 24, fig. 1) - FSL 487085, LCH 170 (pl. 24, fig. 2) - FSL 487088, LCH 170 (pl. 24, fig. 4) - FSL 487090, LCH 170 (pl. 24, fig. 5).

Diagnose

La trituberculation des tours internes est fugitive. Elle est rapidement remplacée vers 2 - 3 cm de diamètre par des côtes simples et rigides qui alternent irrégulièrement avec des côtes fasciculées par deux à l'ombilic. L'ornementation de la chambre d'habitation est constituée en majorité par des côtes simples qui encadrent parfois un petit sillon à fond plat.

Matériel

32 individus (la plupart incomplets) proviennent de la coupe de La Charce. Un exemplaire provient de la coupe de Chateaufieux.

Description

Ces formes de taille moyenne (Dmax = 10 cm ; FSL 487047 = pl. 24, fig. 1) ont un enroulement typiquement criocératitique. Les tours sont toujours faiblement disjoints. La section est subquadratique, comprimée, avec des flancs plats qui passent progressivement à un ventre arrondi et étroit. Le mur ombilical est court et abrupt.

Deux groupes d'individus ont été individualisés à partir de leur ornementation. Ils appartiennent vraisemblablement au couple dimorphe de la même espèce. Toutefois, s'ils se distinguent

également par une différence de taille, aucun indice, tel que l'approximation des cloisons, ne permet de savoir avec certitude si ces exemplaires sont tous adultes.

- Formes de petite taille à costulation fine (microconches ?) (FS 487085-487045-487088 = pl. 24, fig. 2, 3 et 4) : Au stade juvénile, les côtes principales sont trituberculées et sont séparées par une à trois côtes simples. Toutes ces côtes sont rigides et naissent isolément à l'ombilic. Rapidement, ce motif trituberculé est abandonné ; il disparaît généralement vers 20 mm de diamètre. L'ornementation des tours moyens est donc composée uniquement de côtes simples et droites qui présentent un petit renflement marginal bordant la région ventrale lisse.

C'est seulement sur la chambre d'habitation, que la costulation devient légèrement plus souple. Elle est caractérisée par l'apparition irrégulière de côtes fasciculées par deux à partir de petits tubercules ombilicaux étirés radialement. Elles sont séparées par quelques côtes simples qui sont souvent de moindre relief. Toutes les côtes naissent à l'ombilic et portent un petit tubercule marginal. Ce motif ornemental est parfois perturbé par des côtes intercalaires limitées au bord externe des flancs et par quelques strictions de très faible profondeur et parallèles à la costulation. La densité des côtes externes augmente parfois par suite de la division de quelques côtes sur la partie externe des flancs. Le ventre reste lisse.

Remarques : La chambre d'habitation de l'individu FSL 487045 est caractérisée par de fines stries qui s'intercalent de façon sporadique entre les côtes (caractère de microconche chez ce groupe ?).

- Formes à costulation grossière (macroconches ?) : La taille de ces individus est supérieure aux formes précédentes ($D_{max} = 10$ cm). Le déroulement est légèrement plus accentué. La trituberculisation des tours internes disparaît un peu plus tardivement, vers 3 cm de diamètre.

Sur les tours moyens, les côtes principales tuberculées ne conservent plus que le tubercule marginal et le tubercule ombilical sur lequel elles sont parfois fasciculées par deux. Quatre à cinq côtes intercalaires atuberculées et de plus faible relief séparent les côtes tuberculées. Ce nombre, relativement constant, est très légèrement supérieur à celui des tours juvéniles (un à trois). La densité costale diminue peu à peu du fait de l'espacement progressif des côtes. Quelques côtes intercalaires sont présentes sur le quart externe des flancs.

Sur la chambre d'habitation et parfois dès la fin du phragmocône (vers 6 - 7 cm de diamètre), la majorité des côtes sont simples à l'ombilic (FSL 487090 = pl. 24, fig. 5). Les tubercules des côtes principales sont alors à peine marqués. Par contre, celles-ci ont un relief plus fort et sont doublées par une côte atuberculée de force identique. Ces deux côtes encadrent une faible striction ; elles sont séparées par cinq à six côtes simples et atuberculées. Toutes les côtes ont un tracé rigide, mais elles présentent une légère inflexion rétroverse au départ et une faible projection vers l'avant sur le bord siphonal qu'elles franchissent en dessinant des bourrelets faiblement marqués.

Remarques

L'exemplaire FSL 487047 (LCH 170) est comparable aux formes précédemment décrites par le mode d'ornementation des tours internes et moyens ainsi que par son enroulement régulier. Toutefois, il s'en éloigne par l'esquisse d'une hampe au début de la loge et par une crosse inachevée dans son tracé. Cet individu se distingue également par des tubercules ombilicaux et marginaux plus volumineux sur la loge, ce qui lui donne un aspect bituberculé. Le bord ombilical, qui est endommagé sur la dernière partie du phragmocône, ne porte apparemment pas de côtes fasciculées. Cet exemplaire entre dans la variabilité de cette nouvelle espèce.

Rapports et différences

C. loryi se distingue sur le phragmocône par une ornementation plus souple, plus dense et par l'absence de côtes principales trituberculées à tous les stades de croissance. Les *Criosarasinella* sont éminemment caractérisées par des côtes fasciculées par deux à partir de petits nodules ombilicaux et par leur fréquente bifurcation sur la partie externe des flancs.

La costulation de la loge est proche de celle de *C. mandovi*, qui se sépare par l'alternance, assez régulière, de côtes simples qui naissent à l'ombilic et de courtes côtes externes.

Distribution

Valanginien supérieur, sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Furcillata).

***Crioceratites* n. sp. 1**
pl. 23, fig. 1-2, 4 ; pl. 24, fig. 7

? 1907 *Crioceras nolani* KILIAN - Kilian, p. 224, note 1, pl. 4, fig. 3.

Matériel

6 individus, provenant de la coupe de La Charce, ont été rapportés à cette espèce.

Description

Ce sont des *Crioceratites* de taille moyenne à grande (Dmax estimé = 13 cm de diamètre), modérément déroulés. Les flancs sont plats. Le mur ombilical est assez abrupt. Le bord ventral est arrondi.

A tous les stades de croissance les côtes sont rigides, radiales, non fasciculées et non divisées. La densité costale est assez élevée et reste constante. Les côtes principales sont toujours trituberculées et de plus fort relief. Elles montrent cependant une atténuation puis une disparition momentanée des tubercules médian et externe sur le dernier quart du phragmocône (FSL 487046). Le nombre de côtes intercalaires passe progressivement de un à trois au stade juvénile à sept ou huit sur la fin du phragmocône.

Sur la chambre d'habitation, les tubercules sont épineux. Le tubercule médian est situé au deux tiers supérieurs des flancs. Sur la fin de la loge, le rapprochement des côtes principales trituberculées s'accompagne d'une diminution du nombre de côtes intercalaires. Parallèlement, les côtes intercalaires disparaissent près du bord ombilical et tendent à s'effacer totalement. Les côtes tuberculées sont encadrées par une petite bande lisse.

La région ventrale n'est visible sur aucun des échantillons. La ligne de suture est typiquement criocératitique.

L'exemplaire FSL 487048 (pl. 24, fig. 7), de 5 cm de diamètre, est caractérisé par une trituberculation vigoureuse. Le tubercule médian est particulièrement développé. Dans les tours internes, les côtes principales sont adjacentes et, progressivement, elles sont séparées par une, puis jusqu'à quatre côtes intercalaires simples de moindre relief. Seul le début de la loge est visible. La première côte semble trituberculée.

Rapports et différences

C. primitivus n. sp. se distingue par la brièveté de son motif trituberculé et par la présence de côtes fasciculées par deux sur la loge.

C. nolani se distingue dans les tours internes par des côtes principales de fort relief mais non tuberculées. La trituberculation est plus tardive ; elle ne se développe nettement que sur la chambre d'habitation.

Distribution

Valanginien supérieur, sommet de la zone à Trinodosum - zone à Callidiscus.

Crioceratites loryi (SARKAR)

pl. 24, fig. 6

- 1955 *Crioceras loryi* SARKAR - p. 40-41, pl. 5, fig. 2.
? 1955 *Balearites koechliniformis* SARKAR - p. 147, pl. 10, fig. 7.
? 1955 *Balearites tuberculatus* SARKAR - p. 146, pl. 11, fig. 3.
1967 *Crioceratites arci* DIMITROVA - p. 214, pl. 16, fig. 4.
1972 *Crioceratites (Crioceratites) loryi* (SARKAR) - Thieuloy, p. 41-43, pl. 5, fig. 1-5.
1976 *Crioceratites (Crioceratites) loryi* (SARKAR) - Mandov, p. 55-56, pl. 3, fig. 3-4.
1986 *Crioceratites (Crioceratites) loryi* (SARKAR) - Vasicek *et al.*, p. 459, pl. 1, fig. 4.
1993 *Crioceratites loryi* SARKAR - Autran, pl. 3, fig. 5-6.

Description

Tous les exemplaires de ma collection sont de taille moyenne ($D_{max} = 9 - 10$ cm). Cependant, Thieuloy (1972) figure de grands individus ($D_{max} = 15$ cm). Les tours sont toujours faiblement disjoints. La section est faiblement comprimée, subrectangulaire à flancs peu convexes qui se raccordent à une région ventrale large et régulièrement arrondie. Au cours de la croissance, la section a tendance à devenir subcirculaire avec un rapport E/H proche de l'unité sur la fin de la loge.

La costulation des tours les plus internes est composée de côtes simples, radiales et rigides. A partir de 15-20 mm de diamètre (FSL 487091 = pl. 24, fig. 6), la densité costale augmente par suite de la présence de côtes fasciculées par deux sur un tubercule ombilical étiré radialement. Le tracé de ces côtes montre dès le départ une inflexion proverse rapidement suivie par un parcours radial. Parfois, deux côtes fasciculées se rejoignent au niveau d'une épine ventrale assez développée (2 à 3 mm). Trois à quatre côtes simples s'intercalent entre ces côtes fasciculées. La costulation devient plus flexueuse. A ce stade, toutes les côtes ont la même force.

Le motif fasciculé disparaît vers 4 cm de diamètre (FSL 487091). Il est remplacé au stade moyen par des côtes principales simples de plus fort relief qui naissent sur un petit tubercule ombilical. Les côtes intercalaires, au nombre de quatre à cinq, sont un peu moins serrées. La costulation est toujours flexueuse. Les épines marginales sont toujours bien développées.

La loge, qui débute vers 6 cm de diamètre sur l'exemplaire FSL 487091, est caractérisée par le doublement de la côte principale par la côte intermédiaire suivante dont le relief s'affirme progressivement pour égaler celui de la principale sur la fin de la loge. Ce doublet encadre une constriction qui est de plus en plus large. Le nombre de côtes intercalaires de chaque intervalle augmente jusqu'à sept ou huit puis diminue ensuite jusqu'à quatre ou trois. Ces côtes sont de moindre relief et peuvent être bifurquées à hauteur variable sur les flancs. Le tracé des côtes est de nouveau assez rigide. Le tubercule ombilical et l'épine externe, qui peut atteindre presque 1 cm, sont toujours portés par la côte principale.

Toutes les côtes franchissent le ventre de façon à peine marquée sur les tours internes et moyens et de façon plus nette sur la loge où elles dessinent de faibles convexités.

Rapports et différences

Les côtes fasciculées, flexueuses et homogènes des tours internes et le dédoublement de la côte principale sur la loge confèrent à cette espèce une ornementation très caractéristique qui permet de la séparer facilement des autres espèces de *Crioceratites*.

Distribution

Hauterivien inférieur, zone à Loryi.

Bochianitidae SPATH, 1922
Bochianitinae SPATH, 1922

Bochianites LORY, 1898

Espèce-type

Baculites neocomiensis D'ORBIGNY.

***Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY)**
pl. 26, fig. 1-19

- 1842 *Baculites neocomiensis* D'ORBIGNY - p. 560-562, pl.138, fig. 1-5.
1902 *Bochianites oosteri* SARASIN et SCHONDELMAYER - p. 179-180, pl. 24, fig. 3-4.
1971 *Bochianites neocomiensis tuberculatus* MANDOV - p. 103-104, pl. 2, fig. 3-5.
1971 *Bochianites nodosocostatus* MANDOV - p. 104, tfig. 3, pl. 2, fig. 6-7.
1971 *Bochianites goubechensis* MANDOV - p. 106, tfig. 4, pl. 3, fig. 1-9.
1981 *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY)- Kemper *et al.*, p. 265-266, pl. 34, fig. 20-21.
1981 *Bochianites cf. goubechensis* MANDOV- Kemper *et al.*, p. 266, pl. 32, fig. 22-23.
1987 *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - Company, p. 94-96, pl. 1, fig. 12-17.

Description

La coquille est droite avec une croissance lente en hauteur ; elle atteint généralement une dizaine de centimètres de longueur. L'angle apical a une valeur moyenne de 5 degrés. La section est subcirculaire, mais le plus souvent fortement aplatie latéralement par compaction.

L'ornementation se compose de côtes simples et proverses qui traversent la région siphonale avec un tracé convexe. Ces côtes, dont la force et la densité sont irrégulières, peuvent faire le tour de la section sans s'affaiblir ou alors perdent plus ou moins du relief en direction de la région dorsale. L'ouverture a un tracé parallèle à la costulation.

La costulation est très variable, avec tous les stades intermédiaires, depuis le pôle costé (*B. neocomiensis* typique) au pôle pratiquement lisse (morphotype *B. oosteri* SARASIN et SCHONDELMAYER).

Le morphotype *B. goubechensis* MANDOV est particulièrement remarquable par la présence irrégulière de constriction, obliques, parallèles à la costulation et bordées de côtes à plus fort relief (pl. 26, fig. 12-19).

L'exemplaire FSL 488670 (VGL 88) (= pl. 26, fig. 5) est caractérisé par quelques côtes très courtes qui s'intercalent de façon sporadique entre les côtes principales ce qui le rapproche du morphotype *B. nodosocostatus* MANDOV.

La ligne de suture est caractérisée par des selles massives coupées par un lobule. Le lobe siphonal est bifide et les lobes latéraux et antisiphonaux sont trifides.

Distribution

La très grande variabilité ornementale au sein d'une population, et même pour un individu donné, nous conduit à admettre qu'il s'agit d'une espèce très polymorphe. Cependant, on peut remarquer que les différents morphotypes se succèdent au cours de l'intervalle étudié.

La coupe de La Charce illustre bien cette succession depuis le sommet du Valanginien inférieur jusqu'à l'Hauterivien inférieur y compris.

Les individus entièrement et fortement costés sont localisés uniquement dans le Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*, LCH 71 à 95 et VGL 72 à 101). Pour ces niveaux, les formes pyriteuses récoltées dans les marnes montrent le même mode d'ornementation.

Les individus présentant un effacement latéral des côtes en direction du dos sont plus abondants au Valanginien supérieur. L'ensemble de ces exemplaires illustrent parfaitement l'espèce-type, définie par d'Orbigny (1842).

Le morphotype «*goubechensis*» a été récolté dans la zone à *Verrucosum* en accord avec les observations de Mandov (1971), et plus précisément dans l'horizon à *Peregrinus* (LCH 122 à 131). Il a également été rencontré sur la coupe de Morenas (MOR 116), au sommet de l'horizon à *Pronocostatum*.

Enfin, les exemplaires lisses, qui correspondent probablement au mophe «*oosteri*», sont dominants à partir de l'Hauterivien basal jusqu'à la disparition de l'espèce (LCH 193 à 240). Parallèlement à cette tendance à l'effacement de la costulation qui s'affirme du Valanginien inférieur à l'Hauterivien inférieur, on observe également une augmentation de la longueur de la coquille.

Si cette espèce est très commune en fosse vocontienne, un seul exemplaire, provenant de l'arc de Castellane, est cité par Autran (1993 : *Bochianites* sp., n° 27802, coll. Delanoy, coupe de Clauson près de Peyroules).

Thieuloy *et al.* (1990) signalent la présence de quelques exemplaires de *B. goubechensis* sur les coupes de Terre-Masse, des Allaves et de Carajuan.

Ptychoceratidae GILL, 1871

Euptychoceras BREISTROFFER, 1952

Euptychoceras aff. *currieri* THIEULOY

pl. 26, fig. 20-23

1972 *Euptychoceras currieri* THIEULOY - p. 44-45, pl. 5, fig. 6.

Description

Très peu d'exemplaires ont été récoltés. Le phragmocône est entièrement lisse, droit et a une section subcirculaire à ovoïde. Cette hampe se recourbe rapidement en une crosse qui est d'abord faiblement disjointe puis vient s'accoler au niveau de la fin du phragmocône.

La loge est dépourvue de toute ornementation. Sur les exemplaires FSL 488711 et FSL 488717, on peut observer respectivement une constriction au niveau de la crosse et une au niveau de la hampe.

Les lignes de sutures ne sont jamais visibles.

Phylloceratina ARKELL, 1950
Phyllocerataceae ZITTEL, 1884
Phylloceratidae ZITTEL, 1884
Phylloceratinae ZITTEL, 1884

Phylloceras SUESS, 1865

Espèce-type

Ammonites heterophyllus SOWERBY.

Description

La coquille est très involute et comprimée. L'ombilic est en forme d'entonnoir évasé ; il se raccorde progressivement aux flancs. L'ornementation est constituée par de fines stries groupées ou non en faisceaux.

Les lignes suturales sont complexes à tendance tétraphylle. Le lobe externe (E) est moins profond que le premier lobe latéral (L1). Les selles sont à phyllites terminaux spatulés.

Distribution

Hettangien - Cénomanién.

Remarque

Dans le genre *Phylloceras* on distingue au Crétacé deux sous-genres, dont *Hypophylloceras* SAFELD qui regroupe les formes les plus évoluées du genre (Joly, 1993). Son extension verticale est restreinte au Valanginién-Cénomanién.

Phylloceras (Hypophylloceras) tethys (D'ORBIGNY)

pl. 35, fig. 9-13

- 1841 *Ammonites tethys* D'ORBIGNY - p. 174-175, pl. 53, fig. 7-9.
1841 *Ammonites morelianus* D'ORBIGNY - p. 176-177, pl. 54, fig. 1-3.
1860 *Ammonites moussoni* OOSTER - p. 106-109, tab. 21, fig. 2-7.
1901 *Phylloceras tethys* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, p. 14-15, pl. 1, fig. 6-7 (= *A. moussoni*), non fig. 8-9 (= *A. ponticuli*).
1901 *Phylloceras tethys* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 6-7, pl. 1, fig. 3-5.
1966 *Phylloceras (Hypophylloceras) tethys* (D'ORBIGNY) - Wiedmann, pl. 1, fig. 6-7.
1976 *Phylloceras (Hypophylloceras) tethys* (D'ORBIGNY) - Patrušius et Avram, p. 160, pl. 1, fig. 1.
1993 *Phylloceras (Hypophylloceras) tethys* (D'ORBIGNY) - Joly, p. 34-36, pl. 2, fig. 7 ; pl. 6, fig. 1 ; pl. 8, fig. 1 ; pl. 17, fig. 1-2, 4 ; pl. 18, fig. 8 ; pl. 19, fig. 3 ; pl. 24, fig. 4-5 ; pl. 25, fig. 1-3.

Dimensions (tabl. 59).

Description

Cette espèce regroupe des formes discoïdales, à section elliptique, comprimées, à flancs faiblement convexes qui se raccordent progressivement aux bords externes arrondis. L'ombilic, très étroit ($0,07 < O/D < 0,15$) est en forme d'entonnoir évasé.

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
488287	LCH 122	27,7	16	2	0,07	0,58
488288	LCH 168	37,4 - (28)	21	4	0,11	0,56
488289	LCH 170	52	28	3,5	0,07	0,54
488292	LCH 220	29,2	16,3	3,7	0,13	0,56
488293	LCH 226	35	20	3,4	0,10	0,57
488295	LCH 226	44 - 39,5	23	3,8	0,10	0,58
488296	LCH 230	30	18	3	0,10	0,60
488297	LCH 230	30 - 27	15	3	0,11	0,56
488300	LCH 237	22,7 - 21	11	2	0,10	0,52
488306	LCH 244	37	21	3,6	0,10	0,57
488308	LCH 244	24	13	3,5	0,15	0,54
488312	LCH 258	21,8 *	12,4	2,6	0,12	0,57
488317	LCH 266	23,4	12,8	2,8	0,12	0,55
488320	LCH 272	33 *	19	3	0,09	0,58
488321	LCH 272	26 *	15	3,4	0,13	0,58
488324	LCH 273	17	8	2	0,12	0,47
488327	LCH 274	31,5 - (18)	17,8	4	0,13	0,57
488331	LCH 275	13,7 *	7	1,7	0,12	0,51
488342	ANG 342	20 *	10,8	2,5	0,13	0,54
488410	VGL 88	36	20,3	4	0,11	0,56
488567	LPD 89	33,7	19,3	3	0,09	0,57
488397	LSS 111	33 - 24	19	2,8	0,09	0,58
488566	GRV 8b	39 - 34	19	2,8	0,07	0,49

Tabl. 59

Les tours les plus internes des exemplaires pyriteux présentent un ombilic relativement large de type lytocératiforme et une section du tour subcirculaire (Wiedmann, 1966 ; fig. 6, pl. 1). Puis la hauteur de tour s'accroît beaucoup plus rapidement et la coquille devient alors plus embrassante. Au stade adulte la section devient plus comprimée. Sur les exemplaires calcaires on peut observer que la coquille acquiert son ornementation caractéristique composée de fines stries très serrées naissant sur les flancs. A peine marquées au début de leur tracé, elles deviennent plus nettes vers le milieu des flancs où elles se rebroussent vers l'arrière pour devenir légèrement proverses sur le pourtour siphonal. Elles dessinent ainsi sur la partie externe du flanc un petit arc concave vers l'avant. Sur les flancs, les costules ont tendance à se regrouper en faisceaux.

Rapports et différences

Cette espèce peut être confondue avec *P. serum* (OPPEL). Si la ligne de suture est bien conservée, la confusion est impossible : les cloisons de *P. serum* sont finement découpées, à selles lancéolées, alors que *P. (H.) tethys* présente des selles massives à phyllites élargis (Sayn, 1901). Si on ne peut pas observer dans le détail la ligne de suture, la forme générale de la coquille permet également de les différencier. L'accroissement de *P. tethys* est plus lent, ce qui lui donne une forme plus discoïde que celle de *P. serum*. L'ombilic de cette espèce est plus profond et un peu moins large et ceci même à l'état juvénile où il diffère peu du stade adulte.

Chez *P. calypso* (D'ORBIGNY) et *P. semisulcatum* (D'ORBIGNY) la présence de sillons issus de l'ombilic rend impossible toutes confusions avec *P. (H.) tethys*.

Distribution

P. (H.) tethys apparaît dans le Valanginien pour disparaître probablement dans le Barrémien. Cette espèce est relativement abondante dans tout le bassin vocontien. En domaine néirique *P. (H.)*

tethys est quasiment absent des assemblages fauniques. Parmi les coupes du Valanginien de la plate-forme provençale étudiées par Fuhr, un seul exemplaire de *Phylloceras* a été récolté (communication personnelle, Sept. 1993). Dans le gisement de Rottier (Drôme, France) près de La Charce, Thieuloy (1972) a récolté un exemplaire de *Phylloceras* (*Hypophylloceras*) sp. groupe *tethys*.

***Phylloceras ptychostoma* (BENECKE)**

pl. 35, fig. 8

1868 *Phylloceras ptychostoma* (BENECKE) - Zittel, p. 68-69, pl. 7, fig. 3-4.

Dimensions (tabl. 60)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
488434	MOR 126	33	19,4	2,7	0,08	0,59
		<u>27</u>	<u>17,9</u>	<u>2,4</u>	0,09	0,66

Description

Par sa morphologie générale, cette espèce appartient au genre *Phylloceras*. Le mauvais état de conservation du phragmocône ne permet pas d'étudier la ligne de suture. Cependant la figure 3b (pl. 7) dessinée par Zittel (1868) montre bien le lobe externe moins profond que le premier lobe latéral, ce qui est caractéristique de la sous famille des Phylloceratinés. Sur la fin du phragmocône et sur la loge on peut observer des côtes fines, groupées par trois ou quatre en faisceaux. Leur tracé est rigide et radial. Ces côtes, localisées sur la partie externe des flancs, traversent le ventre de façon radiale.

Distribution

Cette espèce, décrite par Zittel (1868), provient du Tithonique. L'unique exemplaire de ma collection provient du Valanginien supérieur (horizon à Peregrinus). Une étude comparative, basée sur un matériel plus abondant, doit être faite afin de confirmer l'attribution spécifique de cette forme et d'étendre ainsi la répartition stratigraphique de *P. ptychostoma* au Valanginien supérieur.

***Phyllopachyceratinae* COLLIGNON, 1937**

***Phyllopachyceras* SPATH, 1925**

Espèce-type

Ammonites infundibulum D'ORBIGNY.

Description

La coquille est très involute. Les flancs sont bombés et passent très progressivement vers l'ombilic, le plus souvent punctiforme. Le phragmocône est généralement lisse ou orné de fines stries. La loge est caractérisée par des côtes à fort relief, bien marquées sur la région siphonale et qui s'estompent sur les flancs en direction de l'ombilic.

La ligne de suture est caractérisée par un lobe ventral aussi profond que le premier lobe latéral et par la première et la seconde selle latérale tétraphyllique avec, pour les deux espèces présentées ici, des phyllites terminaux spatulés.

Distribution

Taorcien - Maastrichtien.

Phyllopachyceras infundibulum (D'ORBIGNY).

pl. 36, fig. 1-5

- 1841 *Ammonites infundibulum* D'ORBIGNY - p. 131-132, pl. 39, fig. 4-5.
 1887 *Phylloceras ladinum* UHLIG - p. 80-81, pl. 5, fig. 6-7.
 1901 *Phylloceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, p. 11-13, pl. 1, fig. 1-3.
 1901 *Phylloceras rouyanum* (D'ORBIGNY) - Sarasin *et al.*, pl. 1, fig. 3.
 1919 *Phylloceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 73, pl. 8, fig. 1-2.
 1958 *Phyllopachieceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - Fulöp, pl. 8, fig. 5
 1976 *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 50-51, pl. 1, fig. 1.

Dimensions (tabl. 61)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
488119	LCH 220	48 - 34	22,8	6	0,13	0,48
488120	LCH 224	50,6 - 30	26,5	6	0,12	0,52
488126	LCH 238	65	32,3	8,2	0,13	0,50
488127	LCH 251	56,3	27,3	7,5	0,13	0,49
488138	LCH 252	44	22,9	5,7	0,13	0,52
488143	LCH 261	46,3 - 32	23,9	5	0,11	0,52
488144	LCH 262	30,4 - 24	17,8	3,8	0,13	0,59
488147	LCH 273	47 - 36,5	23,3	5,3	0,11	0,50
488151	LCH 275	52,3 - 38	29	5,4	0,10	0,55

Description

La coquille est de petite taille (inférieure à 6,5 cm), discoïde et peu comprimée. L'ombilic est profond et étroit ($0,10 < O/D < 0,13$).

Le phragmocône, de forme assez globuleuse, est le plus souvent lisse, mais on peut observer de fines stries qui disparaissent au tout début de la chambre d'habitation où elles sont remplacées par de longues côtes naissant au pourtour ombilical. Elles alternent alors régulièrement avec des côtes plus courtes, qui apparaissent vers le tiers supérieur des flancs au début de la chambre d'habitation et qui vont progressivement se localiser sur la région siphonale à l'approche de l'ouverture. L'ensemble de ces côtes ont la même force sur tout leur tracé et traversent le ventre sans s'affaiblir.

Rapports et différences

Elles seront traitées à propos de *P. winkleri* (UHLIG).

Distribution

Hauterivien basal - Barrémien.

Il faut cependant noter que Douvillé (1906) indique que cette espèce est connue depuis le Valanginien supérieur jusqu'au Barrémien inclus. Malgré une récolte intensive, le premier

représentant de *P. infundibulum* n'a été récolté qu'à partir de l'Hauterivien basal (zone à Radiatus, LCH 212).

Phyllopachyceras winkleri (UHLIG)

pl. 36, fig. 6-18

- 1882 *Phylloceras winkleri* UHLIG - p. 379, pl. 4, fig. 3.
 1901 *Phylloceras winkleri* UHLIG - Sarasin *et al.*, p. 13-14, pl. 1, fig. 4-5.
 1919 *Phylloceras winkleri* UHLIG - Rodighiero, p. 73, pl. 8, fig. 6.
 1958 *Partschiceras winkleri* (UHLIG) - Fulöp, pl. 5, fig. 2.
 1976 *Phylloceras winkleri* UHLIG - Mandov, p. 51-52, pl. 1, fig. 2.

Dimensions (tabl. 62)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
488219	LCH 134	62 - (29)	34	5,4	0,09	0,55
488221	LCH 146	66 - (34)	40	3,6	0,05	0,61
488581	LCH 159	57 - (32)	34	2,4	0,04	0,60
488233	LCH 161	48,4 - (24)	27,3	3,4	0,07	0,56
488236	LCH 165	52 - (36)	26,5	5	0,10	0,51
488238	LCH 166	28 - (17)	15	2,5	0,09	0,54
488574	LCH 197	38 - (22)	21	2,4	0,06	0,55
488261	LCH 230	43	25	3	0,07	0,58
488265	LCH 235	25 - 20	13	1,5	0,06	0,52
488268	LCH 239	30	17	2,4	0,08	0,57
488271	LCH 244	34 - 30,4	19	2	0,06	0,56
488322	LCH 273	23	12,5	2	0,09	0,54
488329	LCH 275	14	7,3	1,7	0,12	0,52

Description

Ces ammonites sont de petite taille (inférieure à 7 cm), peu comprimées et à coquille discoïde.

L'ombilic est profond et très étroit ($0,04 < O/D < 0,12$).

L'ornementation est composée de côtes saillantes toutes de même longueur et qui convergent vers l'ombilic. Elles sont visibles sur la chambre d'habitation, rarement sur le phragmocône qui est le plus souvent orné de fines stries ou alors complètement lisse. Au début de la loge, ces côtes s'effacent vers le tiers supérieur de la hauteur du tour. Progressivement elles s'estompent de plus en plus tardivement sur les flancs pour finalement atteindre le pourtour ombilical sur la fin de la chambre d'habitation. Parallèlement à cette évolution, le tracé de ces côtes devient plus souple à très flexueux près de l'ouverture. La force des côtes n'est pas constante sur toute la hauteur du tour mais elles s'affinent très régulièrement en direction de l'ombilic. Les côtes traversent le ventre sans modification de leur relief et forment un petit arc proverse. Les côtes, devenant plus fortes avec la croissance, la densité costale est moins importante sur la moitié antérieure de la loge.

Les exemplaires récoltés correspondent bien à l'holotype de l'espèce. Par contre il faut signaler que certains exemplaires figurés dans la littérature possèdent des côtes localisées à la partie externe des flancs et qui n'atteignent jamais la région ombilicale (Sarasin *et al.*, 1901, pl. 1, fig. 4-5 ; Rodighiero, 1919, pl. 8, fig. 6 ; Fallot et Termier, 1923, pl. 1, fig. 5 ; Mandov, 1976, pl. 1, fig. 2). Depuis la zone à Verrucosum jusqu'au sommet de l'Hauterivien supérieur de la coupe de La Charce, on remarque une diminution de la taille des exemplaires de *P. winkleri*. Cette observation n'est pas basée uniquement sur le tableau ci-dessus mais sur la totalité des individus récoltés dont le diamètre a pu être mesuré (49 exemplaires).

Rapports et différences

L'espèce qui se rapproche le plus de *P. winkleri* est *P. infundibulum* (D'ORBIGNY) dont la morphologie d'ensemble est très voisine. *P. infundibulum* possède cependant un ombilic plus large que celui de *P. winkleri*, qui est punctiforme. Alors que toutes les côtes ont la même longueur chez *P. winkleri*, on note chez *P. infundibulum* une alternance régulière de côtes longues partant du pourtour ombilical et de côtes courtes naissant au tiers ou au quart externe des flancs. *P. winkleri* et *P. infundibulum* présentent la même densité costale sur la partie externe des flancs.

Distribution

P. winkleri apparaît dans le Valanginien supérieur, plus exactement dans l'horizon à Peregrinus (La Charce 118 et Angles 330) et caractérise bien l'Hauterivien.

P. winkleri est, dans l'ensemble des coupes du bassin vocontien, relativement abondant. L'acmé de cette espèce se situe dans la partie inférieure de la zone à Trinodosum. En domaine de plate-forme, *P. winkleri* n'est pas représenté.

Phyllopachyceras aff. *benecke* ZITTEL pl. 35, fig. 1-6

1868 *Phylloceras benecke* ZITTEL - p. 69-70, pl. 8, fig. 6.

Description

On retrouve chez cette espèce toutes les caractéristiques du genre avec une coquille de petite taille (3 à 4 cm.), comprimée et à ombilic profond et étroit. Les rares spécimens récoltés, pourvus d'une partie du phragmocône, sont trop mal conservés pour permettre l'étude de la ligne suturale. Cependant le dessin de la ligne de suture accompagnant la description originelle de Zittel (1868) montre que le lobe externe est aussi profond que le premier lobe latéral, caractère typique de la sous-famille des *Phyllopachyceratinés*.

L'ornementation de *P. benecke* est remarquable par l'alternance de côtes saillantes qui n'atteignent pas l'ombilic et de deux à trois côtes intercalaires, plus courtes, moins marquées et localisées sur la partie externe des flancs. Toutes traversent la région siphonale en dessinant une légère convexité vers l'avant. Sur le flanc, les côtes sont radiales, rigides et s'estompent à l'approche de la région ombilicale.

Il faut cependant signaler que sur nos exemplaires, les côtes intercalaires s'effacent plus précocement sur les flancs et sont encore plus fines que chez le type de Zittel.

Distribution

Outre les petites différences ornementales, qui séparent mes exemplaires de l'espèce-type de Zittel, leur position stratigraphique, respectivement du sommet du Valanginien inférieur et du Tithonien, est différente ce qui ne permet pas d'attribuer avec certitude nos spécimens à l'espèce *P. benecke*.

***Calliphylloceratinae* SPATH, 1927**

***Salfeldiella* SPATH, 1927**

Espèce-type

Ammonites guettardi RASPAIL.

Description

La coquille est pourvue de constrictions sur toute la hauteur des flancs et ne présente pas de bourrelets ventraux. Elle peut être ornementée de fines costules. La suture est peu évoluée avec des selles à gros phyllites terminaux spatulés.

Distribution

Berriasien - Albien.

***Salfeldiella (Gyrophyllites)* WIEDMANN, 1964**

Espèce-type

Phylloceras lateumbilicatum PERVINQUIERE.

Description :

L'ombilic est relativement large. La section du tour est subcirculaire. La coquille est lisse et pourvue de constrictions périodiques à tracé radial. Ce sous-genre s'isole des autres *Salfeldiella* par une ligne de suture caractérisée par le lobe externe aussi profond que le premier lobe latéral.

Distribution

Berriasien - Albien.

***Salfeldiella (G.) calypso* (D'ORBIGNY)**

pl. 35, fig. 7

1841 *Ammonites calypso* D'ORBIGNY - p. 167-169, pl. 52, fig. 7-9.

1868 *Phylloceras silesiacum* OPPEL in Zittel - p. 62-65, pl. 5, fig. 2-4, 6 - Non fig. 1 et 5
= *Ptychophylloceras ptychoicum* ?

1901 *Phylloceras calypso* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 9-10, pl. 11, fig. 2-4.

1976 *Holcophylloceras ? calypso* (D'ORBIGNY) - Patruilus et Avram, p. 162-163, pl. 1,
fig. 3.

1993 *Salfeldiella (Gyrophyllites) calypso* (D'ORBIGNY) - Joly, p. 53-54, pl. 11, fig. 6.

Description

Ces ammonites sont de petite taille, avec un ombilic relativement ouvert ; elles sont pourvues de cinq à sept constrictions par tour, radiales et faiblement flexueuses. Elles sont bien marquées sur le bord ombilical et ventral et moins profondes sur le milieu des flancs (pl. 35, fig. 7).

Commentaire

Les trois individus récoltés ne permettent pas d'appréhender les similitudes et les différences avec *Phylloceras sileciacum* OPPEL du Tithonien. Dans l'attente d'une étude paléontologique plus complète, il convient de ne pas mettre cette espèce en synonymie avec celle de d'Orbigny comme le proposait Sayn (1901-07), bien qu'il y ait beaucoup de ressemblances morphologiques (involution, coquille lisse pourvue de constrictions). Comme le signalait déjà cet auteur, cette espèce n'est que très faiblement représentée dans les marnes valanginiennes.

Distribution

Tithonien supérieur ? - Berriasien - Valanginien inférieur ?

Ptychophylloceratinae COLLIGNON, 1956

Ptychophylloceras SPATH, 1927

Espèce-type

Phylloceras feddeni WAAGEN.

Description

Ce genre comprend des formes involutes, comprimées et lisses. Elles sont caractérisées par la présence sur le pourtour ombilical d'une rosace constituée de sillons bien marqués. Ces constrictions s'effacent plus ou moins sur les flancs et peuvent être ou non en relation avec des bourrelets ventraux. Le nombre et le tracé des sillons périombilicaux et des bourrelets ventraux sont variables selon les espèces.

La ligne de suture est assez découpée à tendance tétraphylle avec le lobe externe aussi profond que le premier lobe latéral.

Distribution

Aalénien - Aptien supérieur.

Ptychophylloceras semisulcatum (D'ORBIGNY)

pl. 35, fig. 14-19

1841 *Ammonites semisulcatus* D'ORBIGNY - p. 172-173, pl. 53, fig. 4-6.

1901 *Phylloceras semisulcatum* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 11, pl. 1, fig. 10-12 ; pl. 2, fig. 5-6.

1919 *Phylloceras semisulcatum* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 72, pl. 8, fig. 4.

1993 *Ptychophylloceras semisulcatum* (D'ORBIGNY) - Joly, p. 57-58, pl. 16, fig. 2 ; pl. 23, fig. 2 ; pl. 34, fig. 4.

Dimensions (tabl. 63)

Coll. FSL.	Coupes	D	H	O	O/D	H/D
488190	LPD 93	66	38,4	3,4	0,05	0,58
		<u>43,3</u>	<u>24,9</u>	<u>2,8</u>	0,07	0,58
488202	LCH 81	48,5	25,6	2,6	0,05	0,53

Description

La coquille est lisse avec un ombilic relativement ouvert. Les flancs, régulièrement convexes, se raccordent progressivement à l'ombilic et au ventre. La région siphonale est arrondie.

Les tours internes (ammonites pyriteuses) sont pourvus très tôt de sillons périombilicaux fortement proverses, au nombre de quatre par tour (FSL 488510 : D = 9 mm). A ce stade, les flancs et le ventre sont lisses. Ce n'est que sur la loge des moules internes calcaires qu'apparaissent les bourrelets ventraux. Ils traversent perpendiculairement la région siphonale, sans dessiner de convexité, et s'effacent au tiers externe des flancs. Lorsque la région ventrale est bien conservée, on peut observer que ce bourrelet précède une petite dépression à fond plus ou moins plat, suivie par une fine côte à peine marquée, parallèle au bourrelet. Sur un demi-tour de loge on peut compter six à sept bourrelets principaux qui se relie plus ou moins aux constriction périombilicales. Celles-ci sont tout d'abord fortement proverses sur le pourtour ombilical, puis vers le tiers interne des flancs leur tracé s'inverse pour s'orienter perpendiculairement au ventre.

Rapports et différences

Cette espèce peut être confondue avec *P. ptychoicum* (QUENSTEDT). L'examen de plusieurs exemplaires de *P. ptychoicum* du Tithonique (collection Atrops et Bachnou) et de *P. semisulcatum* d'âge Berriasien (collection Le Hégarat), comparés aux individus de *P. semisulcatum* du Valanginien a permis d'isoler ces trois groupes de formes et en particulier de séparer les deux espèces citées. De cette étude préliminaire, il ressort que les formes berriasienne ont de nombreuses affinités morphologiques avec les formes valanginiennes. En effet, le tracé très proverse des sillons périombilicaux est identique ; ils se recourbent ensuite rapidement vers l'arrière pour devenir perpendiculaire au ventre. Ils forment ainsi une géculation caractéristique.

Les formes du Berriasien se distinguent par le nombre moins élevé de bourrelets ventraux (quatre à cinq par demi-tour). *P. ptychoicum* se différencie du groupe précédent par des sillons périombilicaux qui ne sont que modérément proverses. Ainsi leur tracé n'est pas géculé au tier interne des flancs, mais reste régulièrement oblique et passe le ventre en dessinant une légère convexité vers l'avant. Les macroconches de l'espèce du Tithonien présentent un nombre un peu plus élevé de sillons et de bourrelets siphonaux (huit à neuf par demi-tour de loge) que l'espèce valanginienne.

Ces premiers résultats doivent être vérifiés par l'observation d'autres collections. Une analyse paléontologique plus détaillée, en particulier l'étude du dimorphisme sexuel au sein de l'espèce *P. semisulcatum*, doit être faite sur un matériel plus abondant et mieux conservé (individus complets).

Distribution

Berriasien - Valanginien supérieur (horizon à Peregrinus).

Il faut signaler que Thieuloy (1972) cite la présence d'un exemplaire dans les lentilles à *Peregrinella* de l'Hauterivien (zone à Loryi) de Rottier qu'il attribue avec doute à *P. semisulcatum*.

Lytoceratina HYATT, 1889
Lytocerataceae NEUMAYR, 1875
Lytoceratidae NEUMAYR, 1875
Lytoceratinae NEUMAYR, 1875

Lytoceras SUESS, 1865

Espèce-type

Ammonites fimbriatum SOWERBY.

Description

Ces ammonites sont très évolutives avec des tours faiblement recouvrants ou simplement jointifs. La section du tour est circulaire à légèrement ovale. L'ornementation est toujours très peu développée : elle peut être lisse, composée de fines côtes ou de stries ondulées et être pourvue de constrictions.

Distribution

Jurassique inférieur - Crétacé supérieur.

Si ce taxon est relativement abondant en domaine vocontien (Reboulet *et al.*, 1992 ; Bulot *et al.*, 1993), il est par contre très peu représenté au sein des séries néritiques (Autran, 1993).

Lytoceras juilleti (D'ORBIGNY)

pl. 37, fig. 4-5

- 1841 *Ammonites juilleti* D'ORBIGNY - p. 156-158, pl. 50, fig. 1-3 ; p. 364, pl. 111, fig. 3.
 1888 *Lytoceras oblique-strangulatum* KILIAN - p. 185-186.
 1901 *Lytoceras juilleti* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 2-3, pl. 1, fig. 2.
 1901 *Lytoceras oblique-strangulatum* KILIAN - Sayn, p. 4.

Dimensions (tabl. 64)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489067	LCH 91	130	45	55	0,42	0,35
489069	LCH 93	133	50	55	0,41	0,38
489060	LCH 75	70	20	36	0,51	0,29
489	VGL 86	115	46	43	0,37	0,40

Description

Ces ammonites très évolutives, à tours faiblement recouvrants, ont une section qui varie avec la croissance : circulaire chez les individus juvéniles, elle devient légèrement comprimée chez les formes adultes.

Selon l'état de conservation des individus pyriteux (Dmax = 2 cm), deux types d'ornementation sont identifiables.

Le premier mode de costulation présente une coquille complètement lisse et sans sillons que l'on peut identifier à la figure 1, pl. 50 de d'Orbigny (1841). La quasi-totalité des exemplaires de ma collection se rapportent à cette figuration.

Un seul spécimen provenant de la coupe des Prades (FSL 489007), où le test est partiellement bien conservé, permet d'observer dans les tours les plus internes de fines stries relativement serrées. Sur le dernier tour, elles s'espacent légèrement et, assez régulièrement, une de ces costules se renforce, séparant ainsi quatre à cinq côtes plus fines. La fin de la coquille est caractérisée par une constriction marquée sur toute la hauteur du tour et qui traverse le ventre. Le tracé de la costulation est assez souple. Là où le test n'est pas conservé, la coquille est entièrement lisse. L'ornementation de cet unique individu est identique à celle de *A. juilleti* de la figure 3, pl. 111 de d'Orbigny (1841). *L. oblique-strangulatum* KILIAN tombe donc en synonymie avec *J. juilleti* (D'ORBIGNY), car Kilian (1888) rapporte les exemplaires de sa nouvelle espèce à la figure 3, pl. 111 de d'Orbigny (1841).

Les exemplaires calcaires correspondent à *A. juilleti* de la figure 3, pl. 111 de d'Orbigny (1841). Ils sont de grande taille (Dmax = 13 cm). L'ombilic des individus adultes est large ($0,37 < O/D < 0,51$) mais reste inférieur à celui des autres espèces de *Lytoceras*, en particulier *L. subfimbriatum* (D'ORBIGNY), par un recouvrement plus important et une hauteur de tour croissant plus rapidement. L'ornementation est caractérisée par l'alternance de côtes bien marquées séparées par quatre à six côtes plus fines et assez espacées. L'ensemble de ces côtes naissent perpendiculairement à l'ombilic, puis deviennent rapidement proverses sur la partie médiane des flancs et se redressent pour prendre une direction orthogonale au ventre qu'elles traversent sans s'affaiblir. Ce type d'ornementation est identique à celui de l'individu pyriteux FSL 489007.

La ligne de suture est caractérisée par un lobe siphonal aussi profond que le premier lobe latéral, tous deux divisés dans leur partie médiane. La selle ventrale est fortement entaillée par un lobule.

Rapports et différences

La taille de son ombilic, le recouvrement partiel des tours et son ornementation particulière permettent d'identifier, sans hésitation et à tous les stades de croissance, *L. juilleti*. La seule confusion peut être faite avec l'espèce du Tithonien, *L. sutile* OPPEL. Je rejoins l'opinion de Sayn (1901) qui maintient la séparation de ces deux espèces, contrairement à Kilian (1888) qui les mettait en synonymie. Cette distinction est basée sur la section du tour qui est ovale chez l'espèce d'OPPEL et sur la ligne de suture où le lobe siphonal est beaucoup plus court que le premier lobe latéral.

Distribution

Valanginien inférieur - Valanginien supérieur, base de la zone à Verrucosum (horizon à *Neocomiensis*).

Cette espèce est très souvent accompagnée de *L. quadrisulcatum* D'ORBIGNY.

Lytoceras quadrisulcatum (D'ORBIGNY)

pl. 38, fig. 8-9

1841 *Ammonites quadrisulcatus* D'ORBIGNY - p. 151-152, pl. 49, fig. 1-3.

1901 *Lytoceras quadrisulcatus* (D'ORBIGNY) - Sayn, p. 3, pl. 1, fig. 1.

Dimensions (tabl. 65)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489070	LCH 94	24	8	10	0,42	0,33

Description

Les tours, simplement jointifs, ont une section circulaire. L'ornementation est lisse et quelques fois constituée de fines stries uniquement sur les exemplaires calcaires. Elle est caractérisée par la présence de quatre sillons par tour, plus ou moins larges, régulièrement espacés et disposés radialement.

Rapports et différences

Ces étranglements permettent de distinguer très facilement cette espèce qui ne peut être conondue avec aucune autre.

Distribution

Valanginien inférieur.

Lytoceras lepidum (D'ORBIGNY)

pl. 38, fig. 1-4

- 1841 *Ammonites lepidus* D'ORBIGNY - p. 149-150, pl. 48, fig. 3-4.
? 1883 *Lytoceras* n. sp. ? aff. *subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Uhlig, p. 65-66, pl. 5, fig. 13.
1919 *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 75, pl. 8, fig. 7.
1976 *Lytoceras* sp. aff. *subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 54-55, pl. 2, fig. 1.
1986 *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Vasicek *et al.*, p. 453, 456-457, pl. 4, fig. 1.
? 1993 *Eulytoceras* aff. *lepidus* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 10, fig. 3.

Dimensions (tabl. 66)

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489082	LCH 122	67	21,5	29	0,43	0,32
489083	LCH 122	65	18,5	34	0,52	0,29
489084	LCH 123	28,5	9	13	0,46	0,32
		<u>23,5</u>	<u>9</u>	<u>11</u>	0,47	0,38
489089	LCH 127	47,4	15,2	20,6	0,44	0,32
		<u>42</u>	<u>13,7</u>	<u>16</u>	0,38	0,33
489096	LCH 136	(21,5)	(6)	(10,5)	0,49	0,28
489101	LCH 157	37,5	12	16,5	0,44	0,32
		<u>27</u>	<u>7,4</u>	<u>12</u>	0,44	0,27
489103	LCH 159	73	21	34	0,47	0,29
489106	LCH 165	121	37	54	0,45	0,31
489202	ANG 385	123	37	55	0,45	0,30
489246	CTV 112	52	15	23,5	0,45	0,29
		<u>38</u>	<u>13</u>	<u>16</u>	0,42	0,34

Description

Ces ammonites peuvent atteindre 12 cm de diamètre. L'ombilic est très large ($0,42 < O/D < 0,52$) avec des tours simplement en contact. La section du tour est subcirculaire et légèrement comprimée. L'ornementation de *L. lepidum* est caractérisée par des côtes festonnées. Assez irrégulièrement, une de ces côtes est de relief plus accentué. Sur un même individu, le nombre de stries, leur densité

et leur répartition sont très variables au cours de la croissance. La médiocre conservation du phragmocône rend difficilement observable les tours les plus internes. Sur les rares individus montrant cette partie de la coquille, il semble que les premières côtes soient très faiblement ondulées, voire droites et très espacées.

Au sein de cette espèce, il a été possible d'individualiser deux types d'ornementation chez les exemplaires adultes, qui pourraient correspondre aux éléments microconches et macroconches. Les formes de petite taille ne présentent pas de véritable alternance dans la force des côtes, qui sont assez espacées sur le phragmocône. La densité costale est par contre plus importante sur la loge (FSL 489089 = pl. 38, fig. 3). Le phragmocône des plus grands exemplaires présente l'ornementation caractéristique où épisodiquement une des côtes festonnées est plus marquée. Cette costulation devient plus régulière sur la loge où une quinzaine de stries s'intercalent entre chaque côte principale.

Rapports et différences

Très souvent *L. lepidum* a été confondue avec *L. subfimbriatum* (cf. synonymie) et on l'a considérée comme entrant dans la variabilité morphologique de cette dernière espèce. Cependant la présence de stries festonnées plus marquées à intervalle assez régulier chez *L. lepidum* permet de bien distinguer les deux espèces.

Distribution

Valanginien supérieur : zones à Verrucosum - Trinodosum (horizon à Furcillata ?).

Lytoceras subfimbriatum (D'ORBIGNY)

pl. 37, fig. 6-7 ; pl. 38, fig. 5-7

- 1841 *Ammonites subfimbriatum* D'ORBIGNY - p. 121-123, pl. 35, fig. 1-4.
? 1841 *Ammonites strangulatus* D'ORBIGNY - p. 155-156, pl. 49, fig. 8-10.
1883 *Lytoceras* n. sp. ? aff. *subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Uhlig, p. 65-66, pl. 5, fig. 13
= *Lytoceras lepidum* ?
non 1919 *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Rodighiero, p. 75, pl. 8, fig. 7 = *Lytoceras lepidum*.
non 1976 *Lytoceras* sp. aff. *subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Mandov, p. 54-55, pl. 2, fig. 1 = *Lytoceras lepidum*.
non 1986 *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Vasicek *et al.*, p. 453, 456-457, pl. 4, fig. 1 = *Lytoceras lepidum*.
1993 *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - Autran, pl. 10, fig. 6.

Dimensions (tabl. 67).

Description

Ces ammonites ont un ombilic large. La section du tour est subcylindrique avec des tours légèrement plus hauts que larges. L'ornementation est constituée par de fines côtes festonnées et radiales. Leur densité est assez importante, surtout au niveau de la loge. Le relief de ces stries est homogène à tous les stades de croissance. Parfois et de façon irrégulière, quelques côtes sont plus accentuées.

Coll. FSL.	Coupe	D	H	O	O/D	H/D
489108	LCH 170	68	21	32	0,47	0,31
		<u>48</u>	<u>16</u>	<u>22,5</u>	0,47	0,33
489117	LCH 170	43	14	18	0,42	0,33
		<u>34</u>	<u>11,5</u>	<u>16,5</u>	0,49	0,34
489115	LCH 174	100	33	45	0,45	0,33
		<u>60</u>	<u>22</u>	<u>27</u>	0,45	0,37
489129	LCH 191	34	10	17	0,50	0,29
489130	LCH 196	34	11	16	0,47	0,32
489248	LCH 202	99	33	43	0,43	0,33
		<u>60</u>	<u>21</u>	<u>29</u>	0,48	0,35
489131	LCH 209	46	16	19,5	0,42	0,35
		<u>26</u>	<u>8</u>	<u>13</u>	0,50	0,31

Tabl. 67

Rapports et différences

Pour certains auteurs (cf. la synonymie de ces deux espèces) *L. lepidum* correspondrait au stade juvénile de *L. subfimbriatum*. Cette hypothèse doit être considérée comme plausible dans l'attente d'une étude plus complète de l'évolution de ce groupe. Le très faible nombre d'individus récoltés en bon état de conservation ne permet pas encore d'apprécier la variabilité de la costulation depuis les tours les plus internes, qui sont souvent mal conservés et très fortement écrasés. Cependant, l'ornementation plus homogène et plus régulière de *L. subfimbriatum* permet de séparer ces deux espèces, *L. subfimbriatum* relayant *L. lepidum*.

Distribution

Valanginien supérieur (horizon à *Furcillata*) - Hauterivien inférieur.

3 - CONCLUSIONS A L'ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

3-1 - ÉVOLUTION

Bien que les modalités évolutives aient déjà été traitées au niveau de chaque genre et également lors de la description des différentes espèces, il m'a paru nécessaire de rappeler brièvement les relations phylétiques au sein des principales familles.

La révision détaillée de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France a permis de proposer un nouveau schéma phylétique qui complète et dans certains cas modifie celui qui a été proposé par Thieuloy (1977) et Company (1987).

Ce schéma phylétique est présenté selon le modèle des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972 ; Gould et Eldredge, 1977).

La théorie des équilibres intermittents peut se résumer dans les propositions suivantes (d'après Mahé et Devillers, 1981) :

- De son apparition à son extinction, l'espèce ancestrale «A» est stable.
- A un moment de son histoire, cette espèce est placée dans des conditions environnementales instables favorables à la spéciation : à partir de la population-souche, se constituent un ou plusieurs isolats qui engendrent de nouvelles espèces.

- Après le retour de nouvelles conditions stables, une intense compétition interspécifique élimine la plupart de ces espèces dépourvues de capacités de s'adapter.

- Les espèces ayant atteint un état stable, élargissent leur territoire et envahissent l'aire occupée par l'espèce «A», qui selon les circonstances existe toujours ou s'est éteinte.

Le modèle des équilibres ponctués repose donc sur un mécanisme de spéciation allopatrique proposé par Mayr (1963) qui est l'auteur de la théorie de la «population fondatrice» : à partir d'un échantillon du «pool» génétique d'une population, un isolat pourra reconstituer un nouveau «pool» si les conditions environnementales le permettent.

Il est également caractérisé par une hiérarchisation des niveaux de sélection (gènes, organismes, populations, espèces et clades) qui sont en interaction et opèrent simultanément (Gould, 1983).

Le modèle des équilibres intermittents fournit une représentation cohérente et compatible avec mes observations paléontologiques :

- Au sein des différentes séries évolutives, l'apparition des espèces se fait de façon soudaine. Il existe en effet des discontinuités morphologiques plus ou moins importantes entre l'espèce ancestrale et l'espèce dérivée.

- Les espèces individualisées sont stables durant toute leur vie spécifique (de leur apparition à leur disparition). La plupart des taxons étudiés ne montrent pas ou très peu de changements morphologiques au cours du temps.

En résumé, aux phases de spéciation brèves et instantanées succèdent une période de stase relativement longue.

L'imperfection de l'archivage fossile est fréquemment évoquée pour expliquer l'apparition brusque des espèces et l'absence de transients. Cependant, dans l'exemple du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien, la continuité et la richesse en ammonites des coupes étudiées permettent de minimiser l'importance donnée à cet argument.

L'idée même de spéciation allopatrique implique d'étendre les récoltes à une aire géographique suffisamment vaste pour espérer englober les zones marginales où s'est opérée la spéciation. D'après les auteurs de la théorie des équilibres ponctués, les milieux favorables à la spéciation se situent, pour la faune marine, au niveau de la bordure continentale (Eldredge, 1971 ; Eldredge et Gould, 1972) où les conditions environnementales sont les plus fluctuantes, des milieux stables ne pouvant qu'entretenir des populations stables.

Malheureusement, la plupart de mes données paléontologiques proviennent presque exclusivement des coupes situées dans le bassin vocontien. Il est donc impératif de multiplier les récoltes sur les plates-formes périvocontiennes (voire également dans plusieurs régions de la province mésogénée).

En conclusion, le dimension des isolats à l'origine, la rapidité des processus de spéciation et vraisemblablement aussi les conditions de sédimentation-érosion dans ces zones particulières amenuisent les chances de fossilisation (Mahé et Devillers, 1981). Parmi la totalité des événements de spéciation de la faune du Valanginien-Hauterivien inférieur, seul celui des «Endemoceratinés» présente apparemment un témoignage de leur individualisation sur la plate-forme provençale à partir des *Teschenites*.

3-1-1 - Les modalités évolutives

a) Les *Neocomitinae*

- *Tirnovella* : Excepté le genre *Criosarasinella* THIEULOY, qui dérive des *Sarasinella* UHLIG, les *Neocomitinae* du Valanginien-Hauterivien inférieur s'enracinent à partir des *Tirnovella* NIKOLOV.

Le genre *Tirnovella* se distingue au stade adulte par une section elliptique, un ombilic relativement étroit ($0,25 < O/D < 0,27$), une région ventrale arrondie et par des côtes fasciculées, flexueuses qui se bifurquent haut sur les flancs. L'ornementation du stade juvénile est par contre de type «kilianelliforme» : les côtes naissent isolément à l'ombilic et se divisent sur le milieu des flancs ; la région ventrale est éminemment caractérisée par un sillon siphonal étroit (encoche) bordé par des tubercules marginaux (Le Hégarat, 1973).

Tirnovella est principalement représenté par *T. alpillensis* (MAZENOT), qui disparaît au sommet de la zone à Otopeta (Le Hégarat, 1973 ; Company, 1987). Company (1987) suggère que cette espèce soit à l'origine des premiers représentants du genre *Neocomites* UHLIG, représentés par *N. premolicus* SAYN qui apparaît à la base de la zone à Pertransiens.

L'étude du développement ontogénétique de l'espèce *Neocomites neocomiensis* var. *premolica* m'a permis de l'attribuer au genre *Tirnovella* et non pas au genre *Neocomites* comme cela était classiquement admis. *Neocomites* est ainsi restreint aux formes proche de l'*A. neocomiensis* dont le stade juvénile ne présente jamais le motif «kilianelliforme». Cette conception plus restreinte du genre *Neocomites* a des implications phylétiques importantes qui modifient le cadre évolutif proposé par Company (1987) (fig. 17).

- *Busnardoites* : Comme le suggérait très justement Company (1987) (fig. 17), les *Busnardoites* NIKOLOV dérivent certainement des *T. premolice*, qui sont des formes de petite taille. Cette évolution s'effectue vraisemblablement à partir d'une hypermorphose accélérée qui se traduit chez les formes dérivées par la disparition du motif «kilianelliforme» et par une augmentation de la taille adulte (diamètre maximum des formes microconches = 12 cm) qui permet l'apparition, sur la loge, d'un caractère nouveau (costulation grossière et falcoïde) (fig. 18).

- *Karakaschiceras* : La présence du motif «kilianelliforme» dans les tours internes des *Karakaschiceras* THIEULOY pourrait laisser supposer que ce taxon puisse effectivement dériver de *T. premolice*. Cependant, il existe un hiatus stratigraphique relativement important entre ces deux groupes. Cette hypothèse phylétique impliquerait une apparition plus précoce des *Karakaschiceras*. Mais elle ne doit pas être complètement rejetée, car Kutek *et al.* (1987) ont montré que les *Karakaschiceras* apparaissent précocement en Pologne, dès la zone à Pertransiens.

Dans l'hypothèse où les *Karakaschiceras* naîtraient dans le bassin du Sud-Est, ils pourraient dériver des *Busnardoites* (fig. 18) et non pas à partir des *Neocomites* du groupe *neocomiensis* comme le suggérait Company (1987) (fig. 17). Les étroites affinités morphologiques (taille moyenne, section comprimée, involution modérée) et ornementales (côtes fasciculées issues de gros tubercules ombilicaux et plus ou moins divisées sur les flancs) entre *Busnardoites desori* (PICTET et CAMPICHE) et *Karakaschiceras quadristrangulatum* (SAYN) plaideraient en faveur de cette dérivation (fig. 18 et 19). La réapparition du motif «kilianelliforme» au stade juvénile des *Karakaschiceras* résulterait d'une innovation précoce. La présence de ce motif ornemental sur une partie assez importante du phragmocône des *K. quadristrangulatum* est le résultat d'un processus néoténique.

Les tours internes des *Karakaschiceras* sont également caractérisés par une section subquadratique et un ombilic relativement large. Au cours de leur croissance, la costulation tend à s'effacer, l'ombilic devient plus petit et la section oxycône.

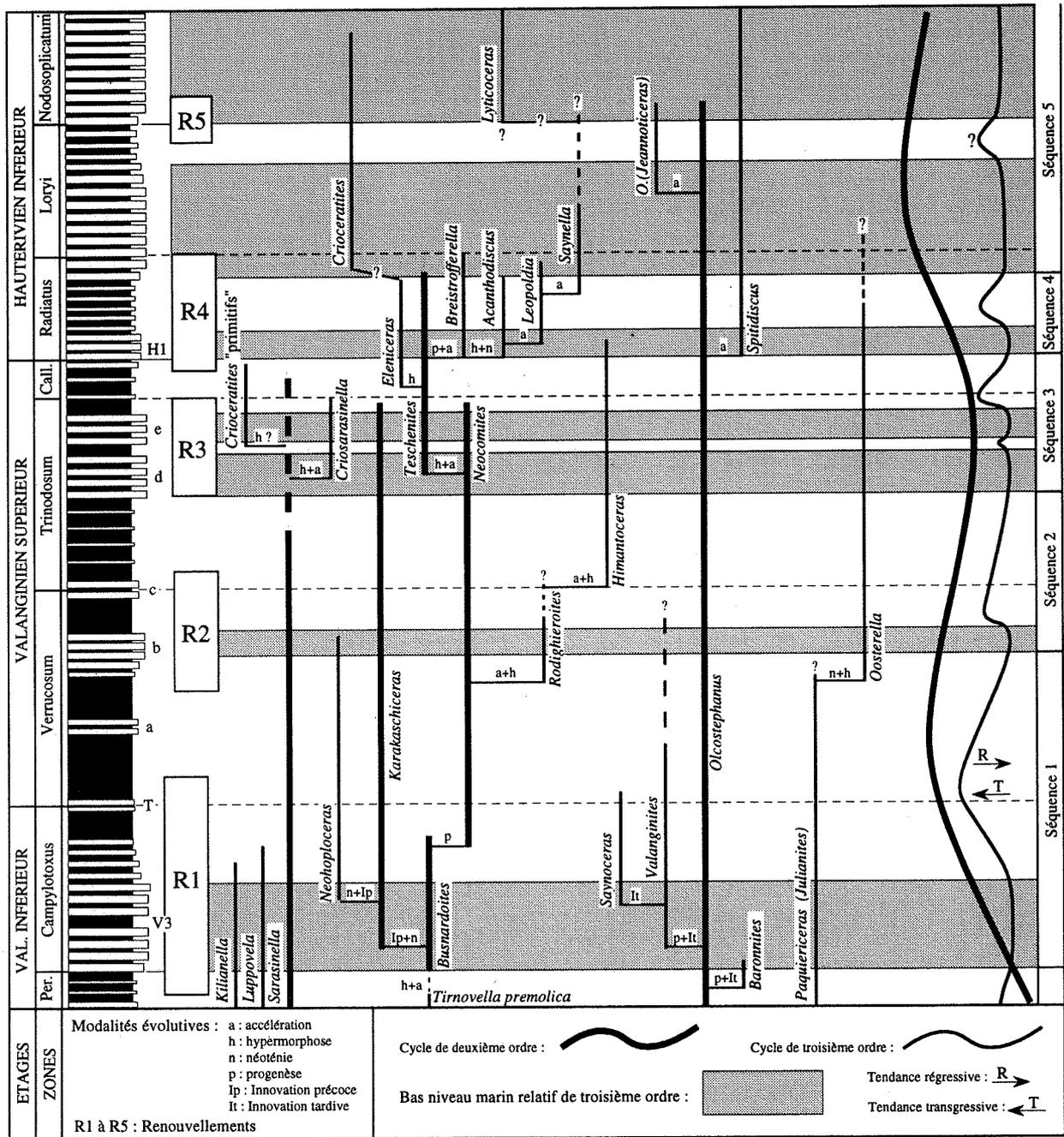


Fig. 18 - Relations phylétiques et modalités évolutives au sein des principaux genres du Valanginien-Hauterivien inférieur dans le cadre séquentiel.

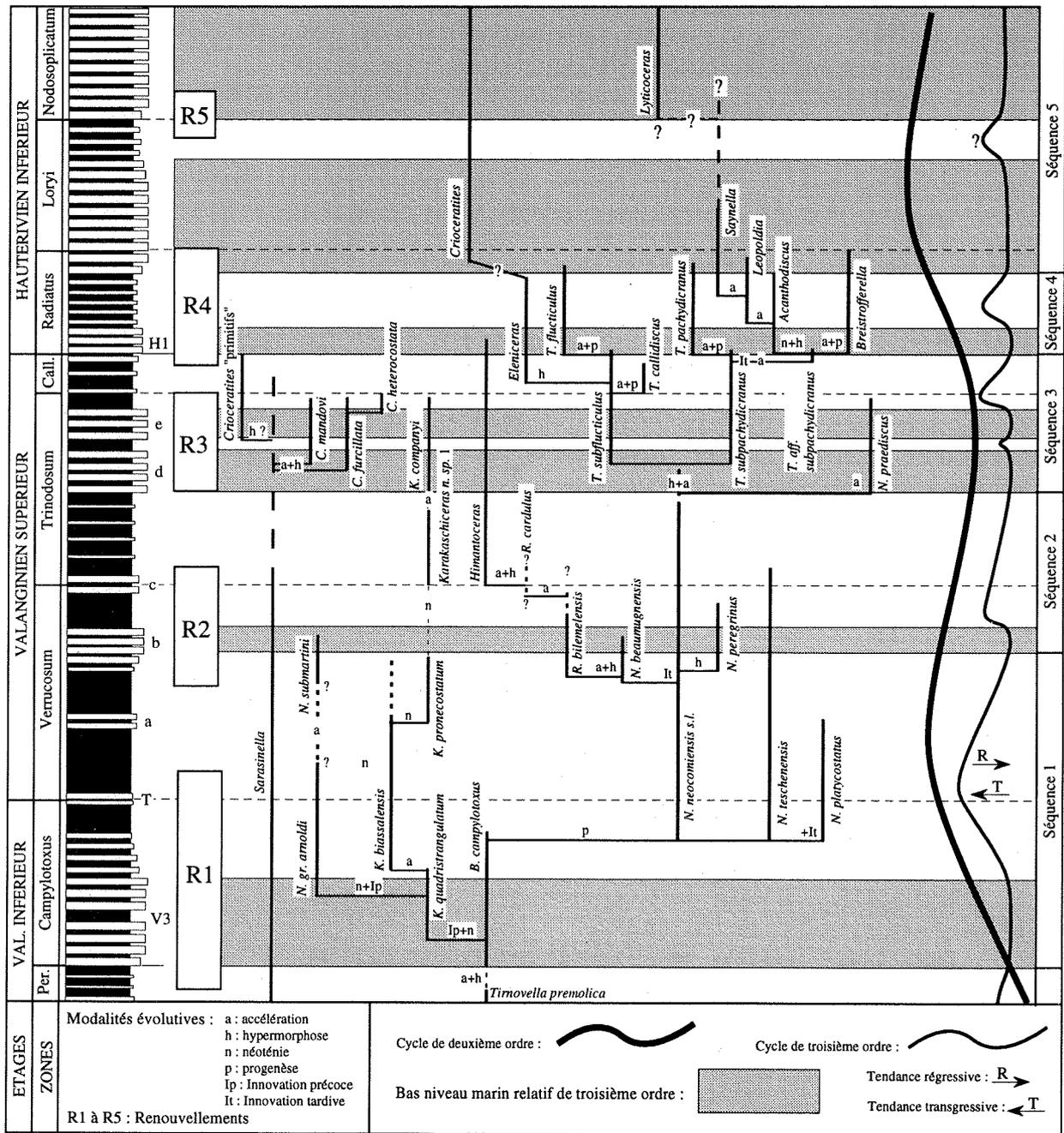


Fig. 19 - Relations phylétiques et modalités évolutives au sein des *Neocomitinae* du Valanginien-Hauterivien inférieur dans le cadre séquentiel.

- *Neohoploceras* : Comparés aux *Karakaschiceras* dont ils dérivent (Company, 1987) (fig. 17), les *Neohoploceras* SPATH montrent au stade adulte un retard de leur développement ontogénétique : faible involution, section large, côtes fortes, simples à l'ombilic et bifurquées sur le milieu des flancs (motif «kilianelliforme»). Cette néoténie s'accompagne d'une innovation précoce avec l'apparition au stade juvénile de la tuberculation latérale, qui disparaît sur la chambre d'habitation des individus adultes (fig. 18).

N. arnoldi (PICTET et CAMPICHE) est le premier représentant du genre *Neohoploceras*, qui apparaît un peu plus tardivement que les *Karakaschiceras* (Company, 1987). *N. arnoldi* serait à l'origine de *N. submartini* (MALLADA). Cette espèce se distingue de *N. arnoldi* essentiellement par la brièveté du stade à tuberculation latérale, qui régresse dans les tours internes. Ce passage s'effectue probablement par l'accélération du développement ontogénétique de *N. submartini* (fig. 19).

- *Neocomites* : D'après Company (1987), les *Neocomites* du groupe *neocomiensis* dériveraient des «*Neocomites*» *premolica* par l'intermédiaire de formes préadaptées qui auraient migrées depuis le domaine méditerranéen oriental (fig. 17). Il existe effectivement un hiatus stratigraphique important entre les derniers représentants de *Tirnovella premolica* et les premiers *Neocomites* du sommet de la zone à *Campylotoxus*, ce qui exclut toute dérivation directe. Mais on peut envisager un renouvellement *in situ* à partir des *Busnardoites*, qui présentent dans leurs tours internes des affinités avec l'ornementation des stades adultes des *Neocomites* (fig. 18).

Neocomites neocomiensis (D'ORBIGNY), *Neocomites teschenensis* (UHLIG) et *Neocomites platycostatus* SAYN, qui apparaissent simultanément au sommet de la zone à *Campylotoxus*, semblent dériver séparément des *Busnardoites* par progénèse (fig. 19). En effet, cette évolution s'effectue essentiellement avec une nette diminution de la taille des individus adultes des *Neocomites*, qui présentent une ornementation comparable à celle des tours internes et moyens des *Busnardoites* (côtes fasciculées à l'ombilic et à tracé flexueux sur les flancs).

N. neocomiensis est caractérisé par la finesse de sa costulation. En ce qui concerne *N. platycostatus*, cette progénèse est doublée d'une innovation tardive avec l'apparition au stade adulte de la costulation «cunéiforme» (côtes spatulées sur la région margino-ventrale) (fig. 19). Cependant, on peut considérer *N. teschenensis* et *N. platycostatus* comme des variants de *N. neocomiensis* et les mettre ainsi en synonymie avec cette espèce. Leur répartition stratigraphique différente n'est pas obligatoirement un contre argument à cette hypothèse. En effet, il est possible que *N. neocomiensis* présente une variabilité morphologique plus ou moins importante au cours de sa vie spécifique. D'un point de vue biostratigraphique, il est toutefois plus avantageux de maintenir la séparation de ces différents taxons.

La costulation fasciculée, fine et flexueuse du stade juvénile des *N. peregrinus* (KEMPER et RAWSON) permet de relier phylétiquement cette espèce à *N. neocomiensis* (D_{max} macroconches = 9 cm) (fig. 19). Cette évolution se traduit par une augmentation de la taille adulte de *N. peregrinus*, qui en dérive (D_{max} macroconches = 13 cm). Cette hypermorphose permet l'apparition du mode trituberculé qui caractérise la loge des exemplaires macroconches adultes de *N. peregrinus*.

D'autres mécanismes hétérochroniques ont permis l'apparition du motif trituberculé chez les *Neocomites*. Ainsi, *Neocomites beaumugnensis* SAYN se distingue de *N. neocomiensis*, dont il dérive, par l'acquisition d'une costulation trituberculée sur la chambre d'habitation (fig. 19). La taille adulte de ces deux espèces étant relativement comparable, cette évolution ne peut être le résultat que d'une innovation tardive.

N. beaumugnensis est à l'origine de *Rodighieroites belimelensis* (MANDOV) (fig. 19). Cette espèce se distingue de *N. beaumugnensis* par la régression de la costulation de type

néocomitidien (côtes fines et fasciculées à l'ombilic) au profit du motif trituberculé qui gagne une grande partie du phragmocône. Ce passage s'effectue par une accélération du développement ontogénétique.

La pérennité de ce mécanisme évolutif aboutit à *Rodigheroites cardulus* COMPANY qui est caractérisé par la brièveté du motif néocomitidien. Il est très rapidement remplacé par des côtes trituberculées. *R. cardulus* se distingue également de *R. belimelensis* par un ombilic plus large et une tendance au déroulement au stade adulte.

L'amplification de l'accélération du développement ontogénétique conduit vraisemblablement à l'apparition des *Himantoceras* THIEULOY qui sont caractérisés par une costulation trituberculée, au moins sur le phragmocône, et par un enroulement cyrtocône (fig. 19). Chacune des étapes conduisant de *N. beaumugnsis* à *Himantoceras*, s'accompagne d'une augmentation du nombre de côtes simples entre les côtes trituberculées. Les passages de *N. beaumugnsis* à *R. belimelensis* puis de *R. cardulus* à *Himantoceras* sont également marqués par une augmentation de la taille adulte des formes dérivées (hypermorphose) (fig. 19).

Comparés aux *N. neocomiensis* de la zone à Verrucosum, les derniers représentants de cette espèce (*N. aff. neocomiensis*), localisés dans la partie supérieure de l'horizon à Nicklesi, se distinguent au stade adulte par leur plus forte involution et par l'effacement plus prononcé et plus précoce de leur costulation latérale qui affecte la fin de la loge. Cependant, ces différences sont relativement faibles et il est très difficile d'établir une séparation morphologique nette justifiant l'individualisation d'un nouveau taxon.

Une accélération plus importante du taux de développement ontogénétique des ultimes *N. neocomiensis* permet de passer à *Neocomites praediscus* n. sp. au sommet de la zone à Trinodosum (fig. 19). Cette espèce s'isole facilement par son ombilic très étroit et par un stade lisse très développé qui affecte la totalité de la loge, voire même la fin du phragmocône. Ce mécanisme permet également l'apparition du stade à côtes divisées sur le quart externe des flancs qui caractérise l'ornementation de la chambre d'habitation de *N. praediscus* n. sp.

- *Teschenites* : L'origine des *Teschenites* THIEULOY est à rechercher auprès de *N. aff. neocomiensis*, qui conserve, par son ornementation moins spécialisée, un potentiel d'évolution plus important que celui de *N. praediscus* n. sp (fig. 19).

Teschenites se distingue des *Neocomites* par la disparition des tubercules margino-ventraux (accélération), si typiques de l'ornementation du phragmocône des *Neocomites*, et par une augmentation de leur taille adulte (hypermorphose).

Ces mécanismes hétérochroniques sont apparemment plus importants chez *Teschenites subpachydicanus* n. sp., qui se différencie nettement de *Teschenites subflucticulus* n. sp. par sa plus grande taille et par l'apparition de la costulation grossière et falcoïde bien caractéristique de la loge des individus adultes.

L'ornementation fine et flexueuse de *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) et de *Teschenites flucticulus* (THIEULOY) permet de les relier phylétiquement à *T. subflucticulus* n. sp (fig. 19). Cette évolution est caractérisée par une faible diminution de la taille des individus adultes et par l'accélération de leur développement ontogénétique qui est toutefois plus important chez *T. callidiscus*. Cette espèce se distingue en effet par la précocité de l'effacement latéral de la costulation et du franchissement ventral des côtes qui affecte une grande partie de la chambre d'habitation et parfois la fin du phragmocône.

- «*Endemoceratinae*» (*Breistrofferella*, *Acanthodiscus*, *Leopoldia*, *Saynella*): A proximité de la limite Valanginien-Hauterivien, *T. subpachydicanus* n. sp. est à l'origine de l'individualisation des «*Endemoceratinés*» (fig. 19). Cette évolution semble s'effectuer par l'intermédiaire de *T.*

aff. *subpachydicranus* n. sp., qui est caractérisé par l'apparition tardive, sur la partie antérieure de la loge, de petits tubercules allongés dans le sens spiral. La migration centripète de ce nouveau caractère morphologique et de la costulation falcoïde, aux dépens de l'ornementation néocomitienne, peut être à l'origine de l'apparition des *Breistrofferella* THIEULOY «primitives» et des *Acanthodiscus* UHLIG.

L'absence de *T. aff. subpachydicranus* n. sp. et de *Breistrofferella* «primitives» dans le bassin vocontien est un argument qui plaide en faveur de l'individualisation des «Endemoceratinés» sur les plates-formes périvocontiennes (Reboulet *et al.*, 1992).

Si l'on envisage cette évolution d'après le modèle des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972), une partie de la population originelle des *T. subpachydicranus* n. sp. du bassin vocontien aurait migrée vers le domaine de plate-forme. Les *T. aff. subpachydicranus* n. sp. et les *Breistrofferella* «primitives» pourraient alors être interprétés comme les représentants d'une «population fondatrice» (Mayr, 1963) qui, sous les nouvelles conditions du milieu, sera à l'origine des véritables «Endemoceratinés».

Cependant, l'individualisation des «Endemoceratinés» a pu s'effectuer sur le domaine de plate-forme sans qu'il y ait eu auparavant une migration d'une partie de la population des *T. subpachydicranus* n. sp. sur les plates-formes périvocontiennes. En effet, il faut savoir qu'à la limite Valanginien-Hauterivien, le groupe des *T. pachydicranus* s.l. est aussi bien représenté dans le bassin vocontien (Reboulet *et al.*, 1992) que sur les plates-formes provençale (Thieuloy *et al.*, 1990) et jurasienne (Busnardo et Thieuloy, 1989). Ces observations permettent d'envisager une évolution «*in situ*» de ces *Neocomitinae*. L'abaissement du niveau marin relatif de troisième ordre à la limite des zones à *Callidiscus* et à *Radiatus* a très certainement contribué à multiplier le nombre d'isolats (de petites populations fondatrices) sur le domaine de plate-forme et à générer également de nouvelles contraintes environnementales. En domaine de bassin, où le milieu est plus stable, le stade *Breistrofferella* n'a probablement pas été atteint par la lignée de *T. subpachydicranus* n. sp., dont l'évolution a été plus lente que sur la plate-forme. *T. castellanensiformis* n. sp. représenterait alors le stade final de cette évolution incomplète de la lignée *T. subpachydicranus* n. sp. en domaine de bassin.

Bien que les *Breistrofferella* et les *Acanthodiscus* regroupent respectivement microconches et macroconches appartenant à la même espèce biologique, les mécanismes évolutifs responsables de leur individualisation sont fondamentalement différents. Contrairement aux *Breistrofferella* «primitives», qui sont caractérisées par la disparition des *clavi* marginaux sur la partie adorale de la loge (accélération), les *Acanthodiscus* les conservent au stade adulte (néoténie). Ces deux mécanismes hétérochroniques sont respectivement associés à une progonèse et à une hypermorphose. En effet, la taille adulte des *Breistrofferella* est approximativement de 5 cm de diamètre, celle des *Acanthodiscus* pouvant atteindre 20 cm de diamètre. La combinaison de ces processus évolutifs conduit à accentuer les différences morphologiques entre microconches et macroconches. La disparition complète des *clavi* marginaux chez les *Breistrofferella* évoluées, *B. varappensis* (BAUMBERGER) et *B. castellanensis* (D'ORBIGNY), correspond à une amplification de l'accélération de leur développement ontogénétique. Cette évolution s'accompagne d'une diminution du diamètre de l'ombilic. Il devient alors très difficile de mettre en évidence les liens de parenté et le dimorphisme entre les *Breistrofferella* et les *Acanthodiscus*.

Les *Leopoldia* MAYER-EYMAR montrent un effacement important de la costulation latérale et un ombilic étroit, caractères que l'on retrouve au stade adulte des *Acanthodiscus*. L'individualisation des *Leopoldia* à partir des *Acanthodiscus* est lié à une accélération du développement ontogénétique (fig. 18). La pérennité de ce mécanisme péramorphique permet ensuite de passer aux *Saynella* KILIAN qui se caractérisent par un ombilic très étroit, un effacement important et précoce de la costulation et par la disparition des *clavi* marginaux.

- *Eleniceras* : Comparés aux *T. subflucticulus* n. sp., les *Eleniceras* BRESKOVSKI sont de plus grande taille mais la costulation de leurs tours internes reste néanmoins très similaire (côtes fasciculées à l'ombilic et flexueuses). Un processus hypermorphique pourrait être à l'origine de l'apparition des *Eleniceras* à partir de *T. subflucticulus* n. sp. (fig. 19). Ce mécanisme péramorphique permet l'apparition d'un motif trituberculé sur la loge des individus adultes du genre *Eleniceras*.

- *Criosarasinella* : La découverte de *Sarasinella* UHLIG évoluées au sommet de la zone à Trinodosum permet de proposer que les *Criosarasinella* THIEULOY dérivent de ce groupe par l'intermédiaire de processus péramorphiques qui combinent hypermorphose et accélération (fig. 18). En effet, le passage aux *Criosarasinella* est non seulement marqué par une augmentation de la taille adulte, mais aussi par la limitation du motif trituberculé aux tours les plus internes et par l'apparition des côtes bifurquées sur la partie haute des flancs, caractère nouveau que l'on rencontre essentiellement dans les tours moyens des *Criosarasinella*.

b) Autres groupes

- Les *Olcostephanidae* (fig. 18) : L'évolution des Olcostephanidés est ponctuée par trois phases principales de diversification.

Au sommet du Valanginien inférieur, s'individualisent des formes très spécialisées, d'extension stratigraphique limitée, et qui n'ont aucun avenir évolutif. Les *Baronnites* BULOT, COMPANYY et THIEULOY et les *Valanginites* KILIAN sont issus du stock olcostéphanide par des processus qui combinent progénèses et innovations tardives (Bulot, 1990). Les *Saynoceras* MUNIER-CHALMAS dérivent des *Valanginites* à partir de processus hétérochroniques plus complexes liés, entre autres, à une innovation tardive (Bulot, 1990). Les modifications morphologiques qui se manifestent chez les espèces successives de *Valanginites* et de *Saynoceras* s'effectuent par des mécanismes paedomorphiques (progénèse et néoténie) combinés à l'apparition de caractères phénotypiques nouveaux (Bulot, 1990).

Après une période de «calme évolutif» qui dure pendant tout le Valanginien supérieur, les *Olcostephanus* sont à l'origine des *Spitidiscus* KILIAN à la base de la zone à *Radiatus* et des *Olcostephanus* (*Jeannoticeras*) THIEULOY dans la zone à *Loryi* (horizon à *Jeannoti*). L'individualisation des *Jeannoticeras* s'effectue à partir des *O. sayni* KILIAN, qui sont caractérisés sur la partie adorale de la loge des individus adultes par l'absence de côtes primaires tuberculées. La progression centripète de ce caractère nouveau jusqu'au stade juvénile des *Jeannoticeras* est le résultat d'une accélération. Un phénomène analogue est vraisemblablement à l'origine des *Spitidiscus* qui sont également caractérisés par la perte des côtes primaires, typiques de l'ornementation des *Olcostephanus*.

- *Oosterella* (fig. 18) : L'évolution des *Oosterella* KILIAN à partir des *Paquiericeras* (*Julianites*) THIEULOY s'accompagne d'une augmentation importante de la taille des individus macroconches adultes qui conservent cependant une morphologie ancestrale (section oxycône, absence de sillons bordant la carène) qui semble être le résultat d'une néoténie hypermorphique.

3-1-2 - Conclusions et interprétations dans le cadre séquentiel

Le cadre évolutif proposé montre que l'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France implique des mécanismes hétérochroniques divers et variés dans leurs combinaisons. Il apparaît que la genèse de la plupart des genres et espèces est liée à des processus péramorphiques. Ils impliquent généralement l'intervention de deux mécanis-

mes évolutifs. L'accélération du développement ontogénétique est légèrement plus fréquente que l'hypermorphose. Company (1987) constate également que l'évolution des Neocomitidés du Valanginien s'effectue majoritairement par l'accélération du développement.

Dommergues *et al.* (1986) soulignent la succession répétitive au cours du temps des processus péramorphiques et néoténiques et la rareté des mécanismes progénétiques qui apparaissent comme des événements isolés et non répétitifs.

L'hypermorphose accélérée est presque toujours à l'origine d'importantes modifications morphologiques, à l'instar de l'apparition des *Himantoceras* via les *Rodigheroites*, des *Criosarasinella* et surtout des «Endemoceratinés». Les modifications morphologiques et ornementales sont si importantes qu'il devient très difficile de mettre en évidence un lien de parenté avec leurs formes ancestrales respectives.

Les mêmes constatations peuvent être faites pour l'apparition des *Leopoldia*, des *Saynella*, des *Spitidiscus* et des (*O.*) *Jeannoticeras* qui s'effectue à partir d'une simple accélération du développement ontogénétique.

Seuls les phénomènes purement hypermorphiques, qui sont à l'origine des *N. peregrinus* et des *Eleniceras*, permettent de retrouver aisément les affinités morphologiques avec les formes souches.

Ceci tient au fait que l'accélération du développement ontogénétique correspond à une progression centripète des caractères ancestraux qui régressent dans les tours internes, en partie ou totalement, au profit de caractères nouveaux. L'hypermorphose, au contraire, conserve encore au stade juvénile une morphologie primitive qui facilite les comparaisons et donc l'établissement des filiations.

La nature, l'association et l'intensité de tous ces phénomènes évolutifs conditionnent donc le décryptage des relations phylétiques qui existent entre chacun des taxons considérés.

Si l'évolution des Neocomitidés, des Olcostephanidés et des Oosterellidés a pu être expliquée en termes d'hétérochronie du développement et d'innovations, il est par contre beaucoup plus difficile d'estimer le poids respectif des facteurs intrinsèques (génétiques) et des contraintes externes (environnementales) sur leur évolution. Ces modalités évolutives ont donc été replacées dans un contexte environnemental par l'intermédiaire de la stratigraphie séquentielle qui traduit les variations du niveau marin relatif (fig. 18, 19).

Il est actuellement admis que l'évolution des organismes vivants n'est pas simplement induite par la «sélection naturelle», mais qu'elle résulte d'un compromis plus complexe entre des facteurs internes (génétique) et des contraintes externes imposées par l'environnement (Dommergues *et al.*, 1989 ; Courville et Thierry, 1993). Certains biologistes (Chandebois, 1994) nient par contre encore totalement l'influence de la sélection naturelle et donc du milieu sur l'évolution qui ne s'effectuerait que sous le contrôle de facteurs internes.

L'étude comparée de l'évolution de plusieurs familles d'ammonites montre que les mécanismes hétérochroniques ne sont pas seulement dépendant des potentialités intrinsèques (Dommergues *et al.*, 1989), mais ils semblent également contrôlés par des facteurs externes. En effet, chacune des quatre périodes de renouvellement (R1 à R4) qui ont été distinguées au cours du Valanginien-Hauterivien basal, est caractérisée par un type de mécanismes évolutifs (= «univocité» (paedomorphose pour R1 (excepté l'individualisation des *Busnardoites*) et péramorphose pour R2, R3 et R4)) qui affecte des familles phylétiquement, donc génétiquement bien différentes, telles que les Neocomitidés, les Olcostephanidés et les Oosterellidés (fig. 18). Ceci exclut un contrôle exclusif du génome sur les possibilités de modification des séquences ontogénétiques par hétérochronie.

L'"univocité", la rythmicité des mécanismes évolutifs et leur position bien particulière au sein des cortèges sédimentaires sont des arguments qui plaident en faveur d'un contrôle environnemental. Ainsi, la plupart des apparitions de nouveaux taxons s'effectuent durant les périodes de régression et le plus souvent au maximum d'abaissement du niveau marin (cortège de bas niveau marin relatif de troisième ordre) (cf. chapitre 3).

3-2 - STRATÉGIES ADAPTATIVES

Outre leurs implications morphologiques à long terme, les hétérochronies du développement ont également une signification adaptative immédiate. Elles peuvent en effet influencer la stratégie démographique d'une population ou d'une espèce à partir du taux de renouvellement des générations. Parmi les mécanismes de l'altération chronologique du développement de l'individu, la progénèse ou l'hypermorphose modifient l'âge d'apparition de la maturité sexuelle (fig. 16). Dans le premier cas, le raccourcissement du développement germinal induit une augmentation du taux de reproduction (fécondité élevée) qui entraîne une rotation rapide des générations. Ce processus de sélection «r» ou stratégie «r» correspond aux espèces opportunistes, peu spécialisées qui se propagent rapidement. Il s'oppose à la stratégie «K» qui est celle des espèces spécialisées, endémiques chez lesquelles le renouvellement des générations est beaucoup plus lent. Contrairement aux espèces opportunistes à forte valence écologique qui sont capables de supporter de fortes variations environnementales (milieu instable) et de coloniser de nouvelles niches écologiques, les espèces «d'équilibre» occupent des milieux stables où les facteurs abiotiques varient peu. Ces communautés seront composées par un grand nombre de taxons et par peu d'individus.

L'aspect quantitatif de cette étude a permis d'isoler au moins deux cas de «réussite adaptative» : *Saynoceras verrucosum* (D'ORBIGNY) et *Teschenites callidiscus* (THIEULOY). Leur histoire évolutive est constituée de progénèses et de néoténies qui les désignent comme des stratèges «r».

Bien que l'assemblage faunique de l'horizon à *Verrucosum* soit dominé par les Neocomitidés (Reboulet et Atrops, 1995), *S. verrucosum* constitue une part importante de la composition faunique. Leur fréquence représente parfois plus de 50 % des Olcostephanidés. Comparé aux formes ancestrales, les *S. verrucosum* sont nettement progénétiques car leur taille adulte n'exède pas 3 cm de diamètre. Leur extension stratigraphique est limitée à 5 ou 6 interbancs mameux (Atrops et Reboulet, 1993).

Dans la zone à *Callidiscus*, on note l'explosion de *T. callidiscus* qui est limitée aux bancs 182 à 186 sur la coupe de La Charce où il constitue jusqu'à 54 % de la population totale d'ammonites et 84,3 % des *Teschenites* (banc 183). On peut supposer que durant un court laps de temps (5 bancs), il y a eu compétition entre les différentes espèces de *Teschenites* et que *T. callidiscus* est la forme la mieux adaptée aux contraintes environnementales. Excepté les *Neolissoceras*, cette compétition interspécifique s'exerce également sur la totalité de la faune d'ammonites, particulièrement sur les Olcostephanidés. Ceci traduirait le passage d'une stratégie «K» à une stratégie «r». *T. callidiscus* est une espèce opportuniste montrant toutes les caractéristiques des organismes à stratégie «r» : forme de petite taille (progénèse) qui témoigne de sa faible longévité et grande abondance (182 individus dans le banc 183) qui résulte d'un taux de renouvellement des générations important (Reboulet *et al.*, 1992).

Ces deux espèces opportunistes ont donc en commun une extension stratigraphique très limitée et une vaste répartition géographique. *S. verrucosum* est largement répandu dans la province méditerranéenne (Sud-Est France, Espagne, Caucase, Afrique du Nord) dans le bassin de Basse-

Saxe (Allemagne) et en Pologne. L'extension de *T. callidiscus* est également vaste : Sud-Est France, Espagne, Balkans, Carpates, Afrique du Nord.

3-3 - LE DIMORPHISME

3-3-1 - Expression du dimorphisme

a) *Les Neocomitinae*

Au sein de cette famille, les premiers cas de dimorphisme intraspécifique furent décrits chez *Teschenites callidiscus* (Thieuloy, 1971), *Karakaschiceras attenuata* (Riccardi *et al.*, 1971) et *Neocomites peregrinus* (Rawson et Kemper, 1978).

La très grande rareté des exemplaires de *Kilianella*, *Sarasinella*, *Karakaschiceras* et *Neohoploceras*, très souvent incomplets et fragmentaires, n'a pas permis de reconstituer les couples dimorphes de leurs principales espèces. En ce qui concerne les *Karakaschiceras*, l'expression du dimorphisme semble être limitée à une différence de taille, car il n'existe pas de différences morphologiques importantes entre les formes de petite et de grande taille. Ce raisonnement peut être appliqué avec beaucoup plus de réserves aux *Neohoploceras*.

- *Busnardoites* : Tel qu'il est conçu et défini actuellement, le genre *Busnardoites* regroupe uniquement des formes microconches pourvues de longues apophyses latérales. L'équivalent macroconche des *B. campylotoxus* est certainement à rechercher parmi les formes de très grande taille figurées par Ettachfini (1991) et qui marquent certaines affinités morphologiques avec les *Distoloceras*. Elles n'ont sans doute aucune affinité avec ces formes boréales de l'Hauterivien inférieur.

- *Neocomites* : L'expression du dimorphisme chez les *Neocomites* est plus ou moins marquée selon les espèces. Ainsi, les *N. neocomiensis* macroconches se différencient principalement des formes microconches par une taille légèrement supérieure et un effacement latéral de la costulation au stade adulte (Company, 1987) alors que les *N. peregrinus* macroconches se distinguent très facilement des exemplaires microconches par leur plus grande taille et leur loge à costulation trituberculée (Rawson et Kemper, 1978).

Ce motif trituberculé se retrouve également chez les macroconches des *N. platycostatus*, figurés ici pour la première fois.

A l'instar de *N. neocomiensis*, les macroconches de *N. praediscus* n. sp. sont caractérisés par une taille légèrement plus importante et par un effacement de la costulation plus prononcé que leurs équivalents microconches.

Concernant les espèces *N. beaumugnensis* et *N. teschenensis*, très faiblement représentées, le dimorphisme n'a pu être mis en évidence.

- *Teschenites* : Contrairement aux *Neocomites*, les individus macroconches des diverses espèces de *Teschenites* ne présentent jamais de motif tuberculé au stade adulte. L'étude comparée de leur dimorphisme intraspécifique permet de bien séparer ces deux taxons, ce qui justifie le statut générique de *Teschenites*.

Néanmoins, les différences morphologiques entre les microconches et les macroconches des *Teschenites* restent importantes. Les formes microconches se distinguent généralement par leur petite taille, des côtes fines parfois remplacées par des stries et par le franchissement ventral des côtes dès le début de la loge. Les individus macroconches se caractérisent par une taille plus importante, une ornementation plus vigoureuse et surtout par un franchissement tardif des côtes qui s'effectue seulement sur la partie adorale de la loge d'habitation.

T. neocomiensiformis (UHLIG in Thieuloy, 1977) est interprété comme l'équivalent macroconche de *T. subpachydicranus* n. sp.. Le dimorphisme de cette espèce est nettement plus accentué que celui que l'on observe chez *T. subflucticulus*.

T. jodariensis (DOUVILLE) est probablement la forme microconche de *T. flucticulus*. Les formes macroconches de *T. flucticulus* et les formes macroconches de *T. pachydicranus* (= *T. aff. neocomiensiformis* UHLIG in Thieuloy, 1977) se distinguent par un effacement important de leur costulation latérale qui affecte une grande partie de la chambre d'habitation.

Le péristome des formes microconches des genres *Neocomites* et *Teschenites* sont généralement pourvus d'une petite visière ventrale et d'oreillettes latérales courtes et étroites. Les formes macroconches se distinguent par une ouverture simple, parallèle à la costulation.

- «Endemoceratinés» : Bien que Thieuloy (1977) ait reconnu deux lignées parallèles microconches et macroconches au sein des «Endemoceratinés», il n'envisage pas l'existence d'un dimorphisme entre les *Breistrofferella* microconches et les *Acanthodiscus-Leopoldia* macroconches. Il existe effectivement d'importantes différences de taille et de morphologie entre ces deux groupes qui rendent leur association difficile. Néanmoins, par leur extension stratigraphique assez semblable et par les affinités ornementales de leurs tours internes, *Breistrofferella* et *Acanthodiscus* pourraient constituer le couple dimorphe.

La découverte de *Breistrofferella* «primitives» éminemment caractérisées dans les tours internes par des clavi marginaux est un argument supplémentaire pour associer ces formes microconches aux formes macroconches qui conservent ce caractère morphologique très tardivement au cours de leur développement. Cependant, le matériel en ma possession ne me permette pas d'étayer définitivement cette hypothèse qui impliquerait de profonds bouleversements nomenclaturaux. C'est pour cette raison que la séparation générique entre les *Breistrofferella* microconches et les *Acanthodiscus* macroconches a été maintenue.

- *Eleniceras* : Comme l'avait déjà remarqué Breskovski (1967), le genre *Eleniceras* se distingue uniquement des Neocomitidés contemporains par son stade adulte trituberculé, les tours internes étant très comparables. La validité du genre *Eleniceras* fut donc très légitimement discutée par Thieuloy (1977), Wright (1975) et Company (1987). Comme pour *Varlheidites*, Company (1987) doute de la valeur générique du motif trituberculé et suggère implicitement de placer *Eleniceras* et *Varlheidites* en synonymie avec le genre *Neocomites*. Cependant, à la différence des *N. peregrinus* et des *Teschenites*, les microconches du genre *Eleniceras*, représentés par *Eleniceras* n. sp. aff. *nikolovi*, ont une costulation trituberculée sur la partie adorale de leur loge, ce qui justifie pleinement son statut générique.

- *Criosarasinella* : L'étude du développement ontogénétique de *Teschenites neocomiensiformis drumensis* THIEULOY a permis d'attribuer cette sous-espèce au genre *Criosarasinella* et de l'interpréter comme l'équivalent macroconche adulte de *Criosarasinella furcillata* THIEULOY. Le stade juvénile des exemplaires macroconches est représenté par l'holotype de cette espèce figuré par Thieuloy (1977, pl. 5, fig. 3). Excepté une importante différence de taille, l'ornementation des microconches et celle des macroconches sont relativement proches. Les formes macroconches acquièrent simplement sur la loge une ornementation constituée de côtes principales fasciculées près de l'ombilic qui alternent avec des côtes intercalaires simples de plus faible relief.

Dans les mêmes niveaux stratigraphiques, le macroconche de *Criosarasinella mandovi* THIEULOY correspond probablement à des formes de grande taille, trituberculées, qui correspondent assez bien à l'acception des *Eleniceras* de ces niveaux stratigraphiques. Mais par les nombreuses bifurcations externes des côtes dans les tours internes, ces exemplaires se rapprochent des *Criosarasinella*.

Les microconches de *C. furcillata* et de *C. mandovi* se distinguent tous deux par la précocité du franchissement ventral des côtes qui n'intervient que sur la fin de la loge chez leurs équivalents macroconches. Le péristome des formes microconches est apparemment peu différencié : apophyses jugales trapues et visière ventrale courte.

b) Autres groupes

- *Olcostephanidae* : La plupart des espèces du genre *Olcostephanus* présentent un dimorphisme bien marqué qui se manifeste par une différence de taille relativement importante. Si l'ornementation est comparable, elle est néanmoins plus fine et plus dense sur les individus macroconches. Leur ouverture se compose d'un fort bourrelet auquel succède une profonde constriction qui se prolonge en visière. Les formes microconches se distinguent par un ombilic plus ouvert et par un péristome orné d'apophyses jugales relativement longues, étroites et plus ou moins spatulées à leur extrémité.

Les différences morphologiques entre les microconches et macroconches des *Saynoceras* sont par contre très atténuées. A partir d'une étude biométrique effectuée sur des individus pyriteux de *S. verrucosum*, Bulot *et al.* (1990) ont reconnu deux groupes de formes qui se différencient par leur taille et l'aspect de leur section. Ce dimorphisme est peu marqué car l'ouverture buccale de ces deux morphotypes est toujours ornée d'apophyses jugales. Le dimorphisme est certainement peu marqué chez les *Valanginites* et les *Baronnites*.

- *Oosterellidae* : La révision du genre *Oosterella* m'a permis de distinguer deux types morphologiques qui correspondent certainement aux individus microconche et macroconche des différentes espèces.

Les formes de petite taille (microconches) se distinguent par une section subquadratique, une costulation grossière et généralement par une carène encadrée par deux sillons. Les individus de grande taille (macroconches) se caractérisent par leur section oxycône, une costulation relativement fine qui tend à s'effacer latéralement, une carène bien développée et l'absence de sillons ventraux.

Contrairement à l'opinion de Thieuloy *et al.* (1992), l'importante diversité morphologique et ornementale des *Oosterella* doit être interprétée comme l'expression d'un dimorphisme très accentué, qui s'accompagne parfois d'une variabilité plus importante chez les individus microconches. Ainsi, si le microconche d'*Oosterella gaudryi* est représenté par trois morphotypes, «*Mortoniceras gaudryi*», «*Mortoniceras vilanovae*» et «*Mortoniceras vidali*», il n'existe paradoxalement qu'une morphologie macroconche qui correspond à «*Oosterella fascigera*».

- *Haploceratidae* : L'étude comparée du dimorphisme des *Haploceras* ZITTEL et des *Neolissoceras* SPATH a permis de confirmer leurs relations phylétiques.

A l'instar des *Haploceras*, les apophyses jugales des individus de grande taille de *Neolissoceras* sont «anormalement» développées pour des formes macroconches. Toutefois, leur bord buccal reste plus ou moins sinueux sans jamais se différencier en de véritables oreillettes.

Le péristome des formes microconches de *Haploceras* et de *Neolissoceras* est nettement caractérisé par des apophyses plus ou moins développées, généralement courtes et trapues, mais toujours bien individualisées.

Cette évolution parallèle entre microconches et macroconches de ces deux taxons est un argument supplémentaire pour faire dériver les *Neolissoceras* des *Haploceras*.

Cependant, la comparaison de ces deux unités taxonomiques montre que les espèces microconches de *Haploceras* (*H. leisoma*, *H. caracteis*, *H. cristifer*...) sont éminemment caractérisées par des bourrelets transverses sur la région ventrale, alors que celle-ci en est totalement

dépourvue chez les microconches de *Neolissoceras*. Cette différence morphologique justifie pleinement le statut générique de *Neolissoceras*.

Neolissoceras cornutus se distingue des microconches de *N. grasianum* (D'ORBIGNY) et de *N. desmoceratoides* (WIEDMANN) par la présence d'une corne ventrale, de fines côtes sur la partie adorale de la loge mais elles sont limitées au bord marginal du tour et ne franchissent jamais la région siphonale qui est caractérisée dans sa partie médiane par une carène.

- Divers : L'existence d'un dimorphisme a également été évoqué à propos de certaines formes de déroulés comme les *Himantoceras* et les *Crioceratites*. Cependant, le nombre trop faible d'individus récoltés et mal conservés ne permet pas de confirmer cette hypothèse.

Au sein des Phylloceratidés, Lytoceratidés et Bochianitidés, le dimorphisme est peu marqué. Seule une différence de taille permet de séparer microconche et macroconche.

3-3-2 - Intensité du dimorphisme

Un dimorphisme a donc été reconnu chez la plupart des groupes d'ammonites du Valangien-Hauterivien inférieur, mais il se manifeste de façons très différentes.

Il peut être très accentué, au point qu'il est parfois difficile de reconstituer le couple dimorphe. Ainsi, il existe d'importantes différences morphologiques entre les microconches et les macroconches des taxons suivants : *Busnardoites campylotoxus*, *Neocomites peregrinus*, *Rodigheroites belimelensis*, *Teschenites subpachydicanus* n. sp., *Teschenites pachydicanus*, *Eleniceras*, *Criosarasinella* et *Oosterella*.

Lorsque le dimorphisme est peu marqué, il s'exprime principalement par des variations de taille qui s'accompagnent uniquement de quelques légères modifications ornementales. C'est le cas par exemple de *Neocomites neocomiensis*, *Neocomites praediscus* n. sp., *Teschenites subflucticulus* n. sp., *Teschenites flucticulus*, *Teschenites callidiscus*, *Saynoceras* et probablement de *Karakaschiceras*, de *Neohoploceras*, de *Valanginites* et de *Baronnites*.

Si l'on compare l'expression du dimorphisme de chacun de ces taxons avec les modalités évolutives responsables de leur apparition (fig. 18, 19), on constate que l'intensité du dimorphisme est plus importante lorsque ces évolutions se font à partir de mécanismes péramorphiques et plus faible lorsqu'elles s'effectuent à partir de phénomènes paedomorphiques.

L'augmentation de la taille des individus adultes, qui est nettement plus forte chez les formes macroconches, conduit à l'apparition de caractères nouveaux, ce qui accentue les différences morphologiques avec les individus microconches.

Cependant, certaines phases de «spéciations» réalisées à partir de processus péramorphiques n'engendrent pas de dimorphisme très accentué. Ainsi, l'apparition de *N. praediscus* n. sp., et de *T. callidiscus*, qui fait intervenir l'accélération du développement, ne s'accompagne pas de fortes différences morphologiques entre microconches et macroconches.

Inversement, les dérivations qui impliquent des processus progénétiques (*N. neocomiensis* et *Saynoceras*) s'accompagnent d'une diminution de l'intensité du dimorphisme. Il devient alors très difficile de séparer les individus microconches et macroconches à l'instar de *S. verrucosum*, dont l'évolution est le résultat d'une succession de progénèse.

Le dimorphisme étant assez mal connu au sein des *Karakaschiceras* et de *Neohoploceras*, il est difficile d'estimer ici l'influence des processus néoténiques sur l'intensité du dimorphisme. Néanmoins, ils pourraient expliquer la faible intensité d'un dimorphisme au sein de ces deux genres.

L'intervention de mécanismes hypermorphiques au niveau des phases de spéciation s'accompagne donc systématiquement d'une amplification du dimorphisme chez l'espèce dérivée. Les phénomènes progénétiques auront un effet contraire.

Les fortes différences morphologiques entre les *Acanthodiscus* et les *Breistrofferella*, respectivement interprétés comme les macroconches et les microconches des mêmes espèces biologiques, peuvent s'expliquer par l'intervention de processus hétérochroniques opposés, qui ont pour conséquence d'amplifier le dimorphisme. Ceci rendra l'individualisation des couples dimorphes plus difficile.

Chapitre 2

LES COUPES DE RÉFÉRENCE DU BASSIN VOCONTIEN

Les coupes du bassin vocontien constituent les documents de référence de ce travail. Elles ont été présentées dans la partie «Introduction». Chaque fois que cela a été possible, j'ai représenté les données quantitatives qui seront utilisées principalement dans le chapitre 3. L'extension verticale des espèces permettra l'élaboration d'une zonation détaillée présentée dans le chapitre 4.

1 - MÉTHODE DE TRAVAIL ET ÉCHANTILLONNAGE

Ces coupes ont été échantillonnées banc par banc. Excepté pour la coupe de Vergol (Drôme), seuls les bancs calcaires ont été exploités. La récolte a été faite de manière systématique et quantitative. Plus de 23600 ammonites ont été récoltées sur l'ensemble des 9 coupes, dont près de 15000 proviennent de la coupe de La Charce (Drôme).

Sur une même coupe, l'abondance des récoltes dépend des conditions d'affleurements. Le prélèvement est ainsi plus facile si le banc affleure en surface structurale car les ammonites se trouvent préférentiellement en surface de banc. Le pourcentage en carbonate conditionne la dureté et le débit du banc (en blocs ou en plaquettes) et donc l'extraction des ammonites et la qualité du matériel. Les conditions de récolte ne sont donc jamais uniformes, ce qui peut parfois expliquer les fortes variations du nombre d'ammonites d'un banc à un autre. J'ai donc tenté de concilier temps de récolte et volume débité pour essayer d'homogénéiser les récoltes. La méthode la plus objective et la plus rigoureuse consisterait à casser un cubage de roches identique pour tous les bancs. Si le principe est simple, la pratique est de mise en oeuvre très difficile.

2 - LES COUPES

La macrofaune est constituée à plus de 99 % d'ammonites. Les autres invertébrés sont des bélemnites (*Duvalia dilatata*, *D. lata*, *D. conica*, *D. binervia*, *D. emereci*, *Pseudobelus bipartitus*, *Vaunagites pistiliformis* et *Castellanibelus orbignanus* ; détermination Combémoré), des bivalves (Pectinidés gr. *Chlamys*, *Posidonia* sp., *Veneroida* sp. ; détermination Babin), des gastéropodes et de rares brachiopodes.

Ces groupes étant très peu abondants, la composition des spectres fauniques de chaque banc calcaire a été calculée à partir du nombre total d'ammonites qui est indiqué sur chaque coupe. Cependant, lorsque la population d'ammonites est inférieure à 25 ou 30 individus par banc, limite

choisie en fonction de la richesse des coupes, le pourcentage de chaque espèce est représenté par un petit carré qui marque simplement sa présence. Dans le cas contraire, l'échantillonnage est considéré comme représentatif d'une population et six classes de pourcentages ont été individualisées.

- **La coupe d'Angles** (Alpes de Hautes-Provence) (fig. 20), qui est située dans le domaine septentrional de l'Arc de Castellane, a été choisie par Busnardo et Thieuloy (1979) comme l'hypostratotype mésogéen du Valanginien, car elle permet une meilleure définition biostratigraphique de l'étage que le stratotype de Valangin. Ces auteurs donnent le profil détaillé de cette coupe et la succession de la faune d'ammonites depuis le Valanginein inférieur (zone à *Otopeta*) jusqu'à l'Hauterivien inférieur (zone à *Radiatus*). Les faunes d'ammonites situées de part et d'autre de la limite Valanginien-Hauterivien ont été étudiées par Thieuloy (1977).

La puissance de la série valanginienne est de 240 mètres. Quelques glissements synsédimentaires de faible importance perturbent la série du Valanginien inférieur mais la succession reste dans l'ensemble très continue.

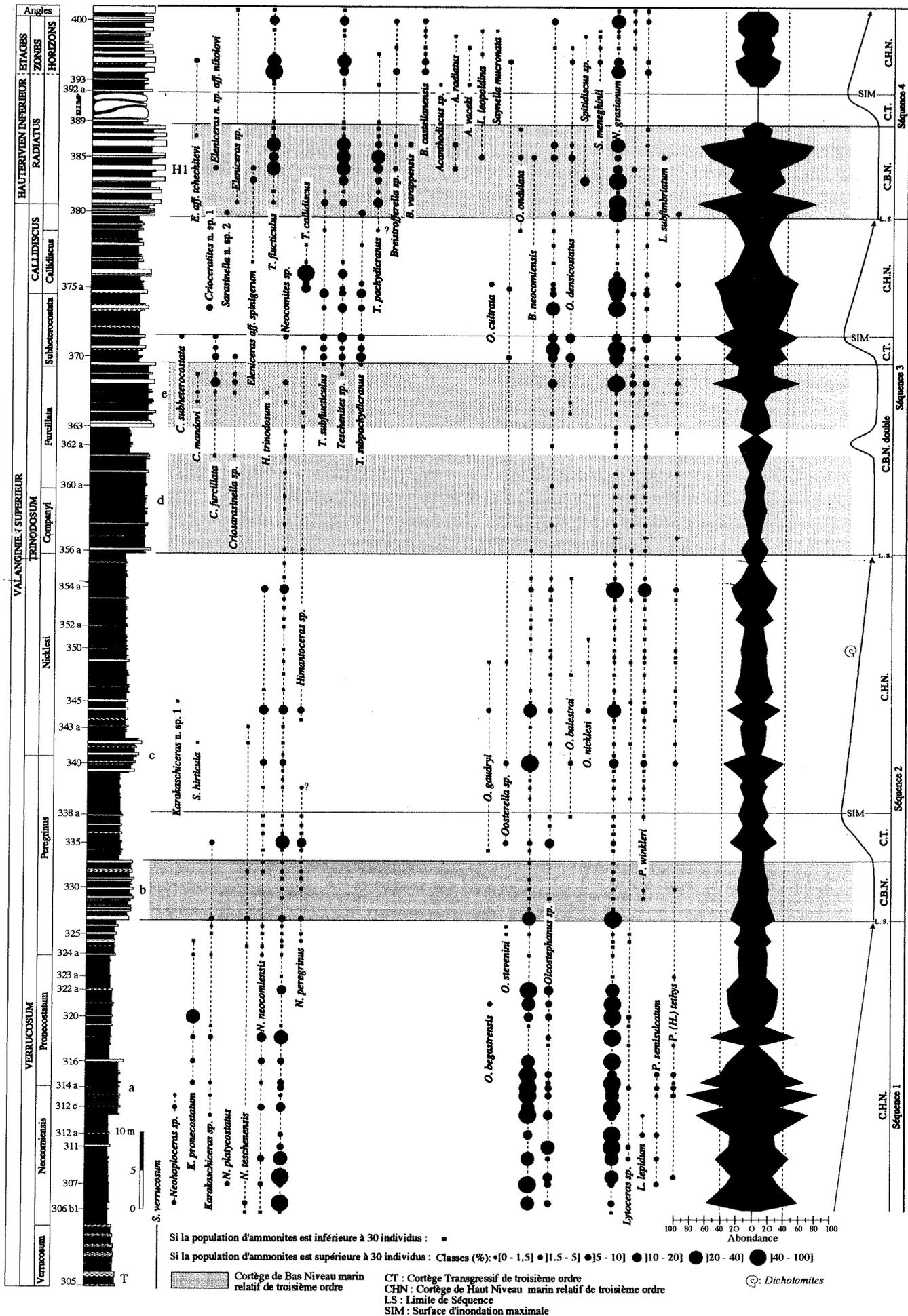
Seuls le Valanginien supérieur et la partie basale de l'Hauterivien ont été étudiés. La base du Valanginien supérieur se caractérise par une phase argileuse importante avec des niveaux très riches en fossiles pyriteux ; les bancs sont alors souvent représentés par de minces lits de calcaires délités à peine individualisés. Vers le haut de la série, les bancs carbonatés réapparaissent progressivement et sont alors groupés en faisceaux. Le sommet du Valanginien et l'Hauterivien basal sont caractérisés par de gros bancs calcaires rapprochés séparés par des intercalations marneuses peu épaisses. Cette alternance est perturbée par un petit "slump".

La coupe d'Angles a été levée très précisément et, dans la mesure du possible, j'ai gardé la même numérotation que celle utilisée par Busnardo et Thieuloy (1979). Ceci a facilité les comparaisons avec leur coupe. Sur les 180 mètres de coupe, de l'horizon *Verrucosum* à la zone à *Radiatus*, 2700 ammonites ont été récoltées. Les individus pyriteux n'ont pas été comptabilisés.

La coupe d'Angles a fait l'objet d'études détaillées concernant la biostratigraphie, la paléontologie et les renouvellements de plusieurs groupes : les ammonites (Thieuloy et Busnardo, 1979 ; Boisseau *et al.*, 1982 ; Besse *et al.*, 1986 ; Atrops et Reboulet, 1993), les bélemnites (Combémourel, 1979), les foraminifères (Moullade, 1979), les *nannoconus* (Manivit, 1979) etc. Ces travaux paléontologiques ont été complétés par des études sédimentologiques (Rio *et al.*, 1989 ; Giraud, 1995), magnétostratigraphiques (Besse *et al.* 1986 ; Ferry *et al.*, 1989), géochimiques (Emmanuel, 1993) etc.

Face à l'intérêt porté à cette coupe par la communauté scientifique et aux progrès importants apportés à la zonation du Valanginien supérieur (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Reboulet *et al.*, 1992), le découpage stratigraphique proposé par Busnardo et Thieuloy (1979) offrait un degré de précision insuffisant. Il devenait donc nécessaire d'entreprendre une nouvelle étude biostratigraphique de ce sous-étage dans l'hypostratotype d'Angles (Atrops et Reboulet, 1993).

Fig. 20 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe d'Angles.



- **La série de La Charce (Drôme)** (fig. 21, 22, 23) est la coupe de référence de ce travail. Il s'agit de la coupe proposée par Thieuloy (1977) comme stratotype de limite Valanginien-Hauterivien, qui donne un profil détaillé de ces niveaux. Cette coupe a fait l'objet de publications pour la microfaune (Moullade, 1966) et pour les ammonites (Thieuloy, 1977).

Sur les 250 mètres de coupe, du sommet de la zone à Pertransiens au sommet de la zone à *Nodosoplicatum*, près de 15000 ammonites ont été récoltées, dont 715 dans le banc 174. La coupe a été levée à partir de deux sites : le lieu dit du «Vieux moulin» pour les niveaux du Valanginien et au «Serre de l'âne» pour le Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur.

L'évolution de l'ammonitofaune a pu être suivie de façon presque continue de la base de la zone à *Campylotoxus* jusqu'au sommet de la zone à *Nodosoplicatum*. Cette coupe est cependant affectée dans sa partie basale par un slump (plaquettes rousses) qui perturbe les niveaux situés à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. Le découpage biostratigraphique détaillé de ces niveaux permet de cerner très précisément l'ampleur du slump qui intéresse ici toutes les couches comprises entre les horizons à *Fuhri* et à *Pronecostatum* (Atrops et Reboulet, 1995). Deux autres slumps, de moindre importance, sont localisés dans l'Hauterivien inférieur, au sommet de la zone à *Radius* et à la limite des zones à *Loryi* et à *Nodosoplicatum*. Des corrélations banc à banc, effectuées entre plusieurs coupes du bassin vocontien, distantes de plusieurs dizaines de kilomètres, permettent non seulement de confirmer que l'enregistrement sédimentaire du temps est très continu (Atrops et Reboulet, 1993) mais aussi de compléter ces niveaux glissés.

- **La coupe de Vergol (Drôme)** (fig. 24) intéresse les couches comprises entre le sommet de la zone à Pertransiens et l'horizon à *Neocomiensis*, soit approximativement une cinquantaine de mètres d'épaisseur. Elle s'est révélée fort intéressante pour l'étude du Valanginien inférieur sommital. Cet intervalle stratigraphique est caractérisé par des niveaux marneux riches en ammonites pyriteuses. La faune d'ammonites est également bien représentée dans les calcaires (1780 ammonites au total), ce qui a permis de faire des comparaisons quantitatives entre banc et interbanc.

- **La coupe des Prades (Drôme)** (fig. 25) est beaucoup plus pauvre en ammonites ; seulement 324 exemplaires ont été récoltés du sommet de la zone à Pertransiens jusqu'à la tétrade (horizon à *Verrucosum*) (55 mètres d'épaisseur). Seuls les interbancs marneux sont relativement riches en faune pyriteuse. La monotonie de cette série alternante est rompue par deux petits niveaux lumachelliques (bancs 64 et 65), qui peuvent être interprétés comme des turbitites ou des tempestites. Ces lits, d'épaisseur centimétrique, sont composés de fragments de petits bivalves (*Pectinidés* essentiellement) qui sont plus nombreux à la base qu'au sommet, leur taille décroissant vers le haut.

- **La coupe de Morenas (Drôme)** (fig. 26) a été choisie pour sa continuité lithologique de part et d'autre de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. Sur les 70 mètres de coupe, 593 ammonites ont été récoltées. Elle permet ainsi de compléter le niveau glissé de la coupe de Vergol qui se situe immédiatement sous la tétrade. La coupe de Morenas présente également l'avantage d'être géographiquement très proche de la coupe de Vergol.

- **La coupe du Gouravour (Hautes-Alpes)** (fig. 27), épaisse de 26 mètres, recouvre une partie de la zone à *Verrucosum* (de l'horizon à *Neocomiensis* à l'horizon à *Peregrinus*). Elle est exceptionnellement riche : 775 ammonites ont été récoltées, dont 222 dans le banc 108. Malheureusement, un slump perturbe cette série à sa base.

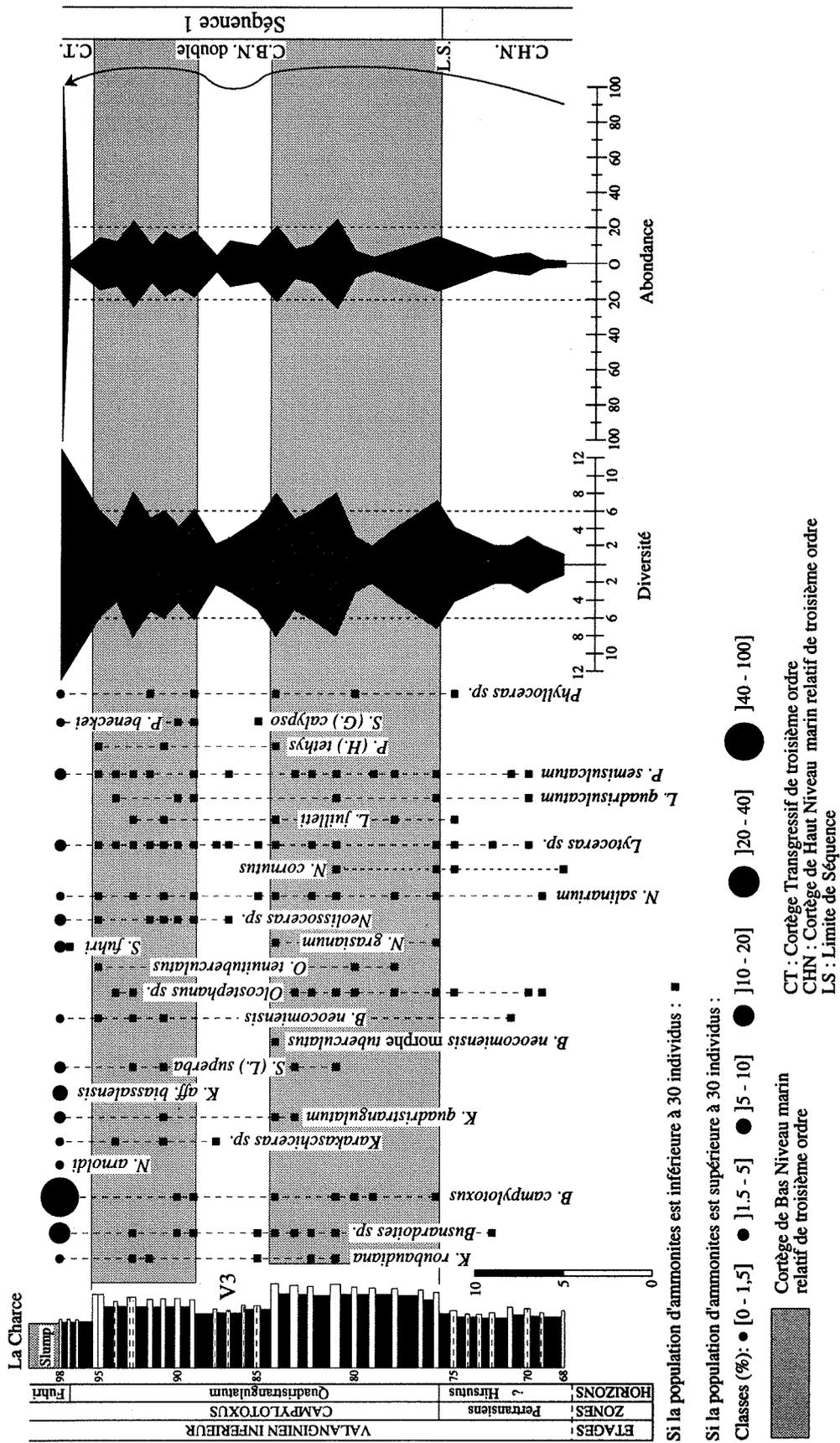


Fig. 21 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue et diversité des espèces d'ammonites du Valanginien inférieur de la coupe de La Charce.

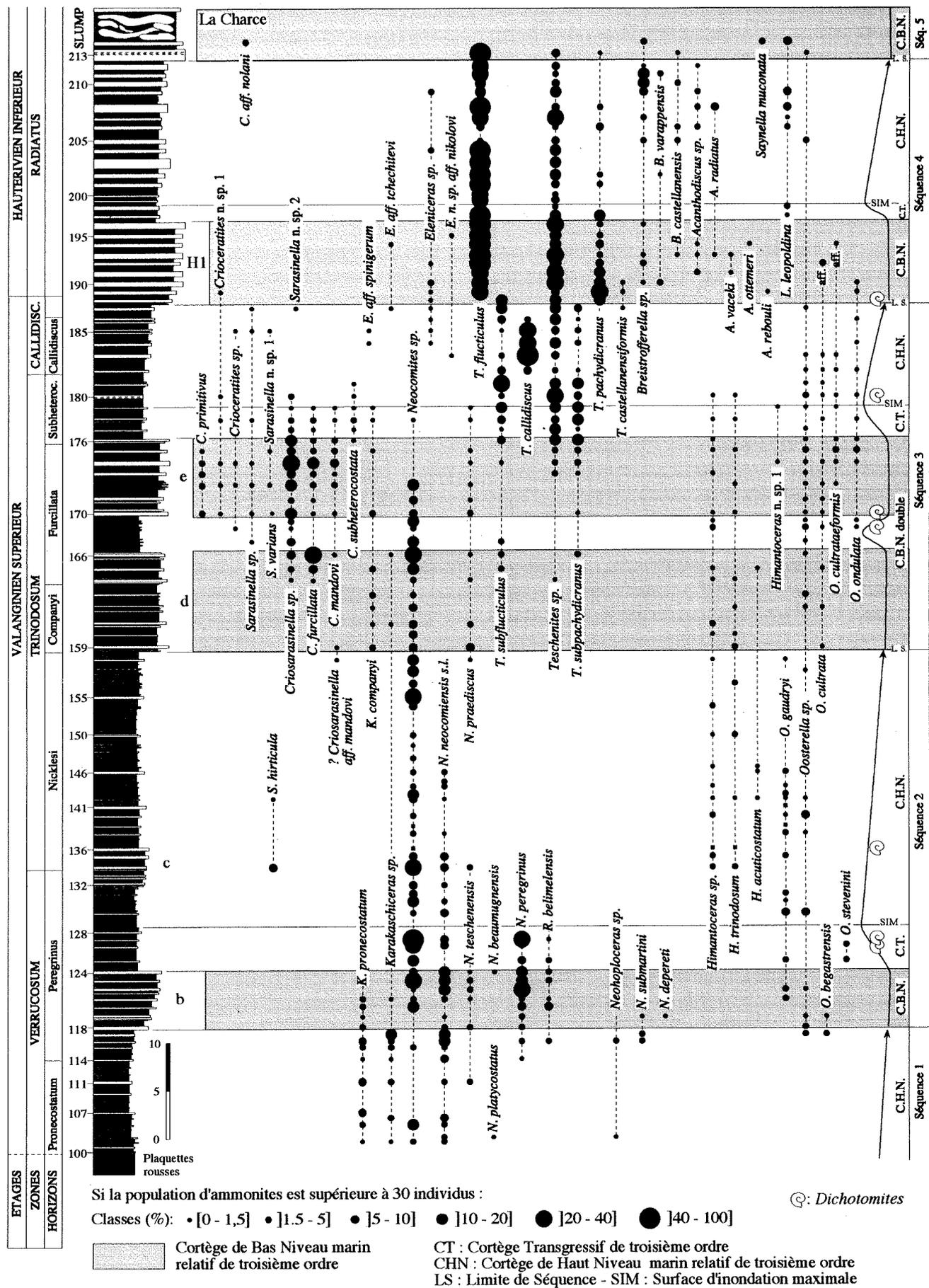


Fig. 22 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces

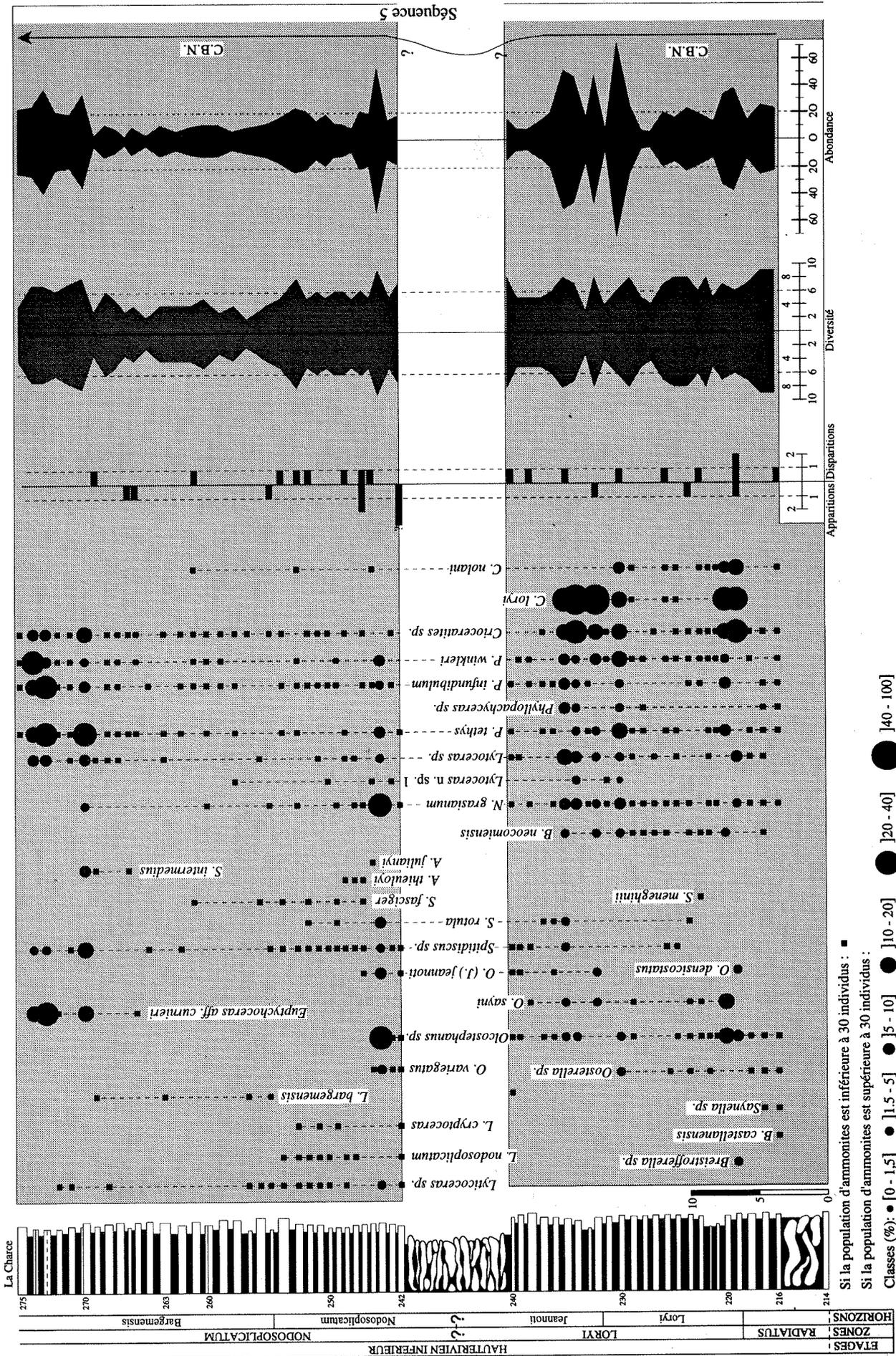


Fig. 23 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue, diversité et apparitions-disparitions des ammonites de l'Hauteriviens inférieur de la coupe de La Chance.

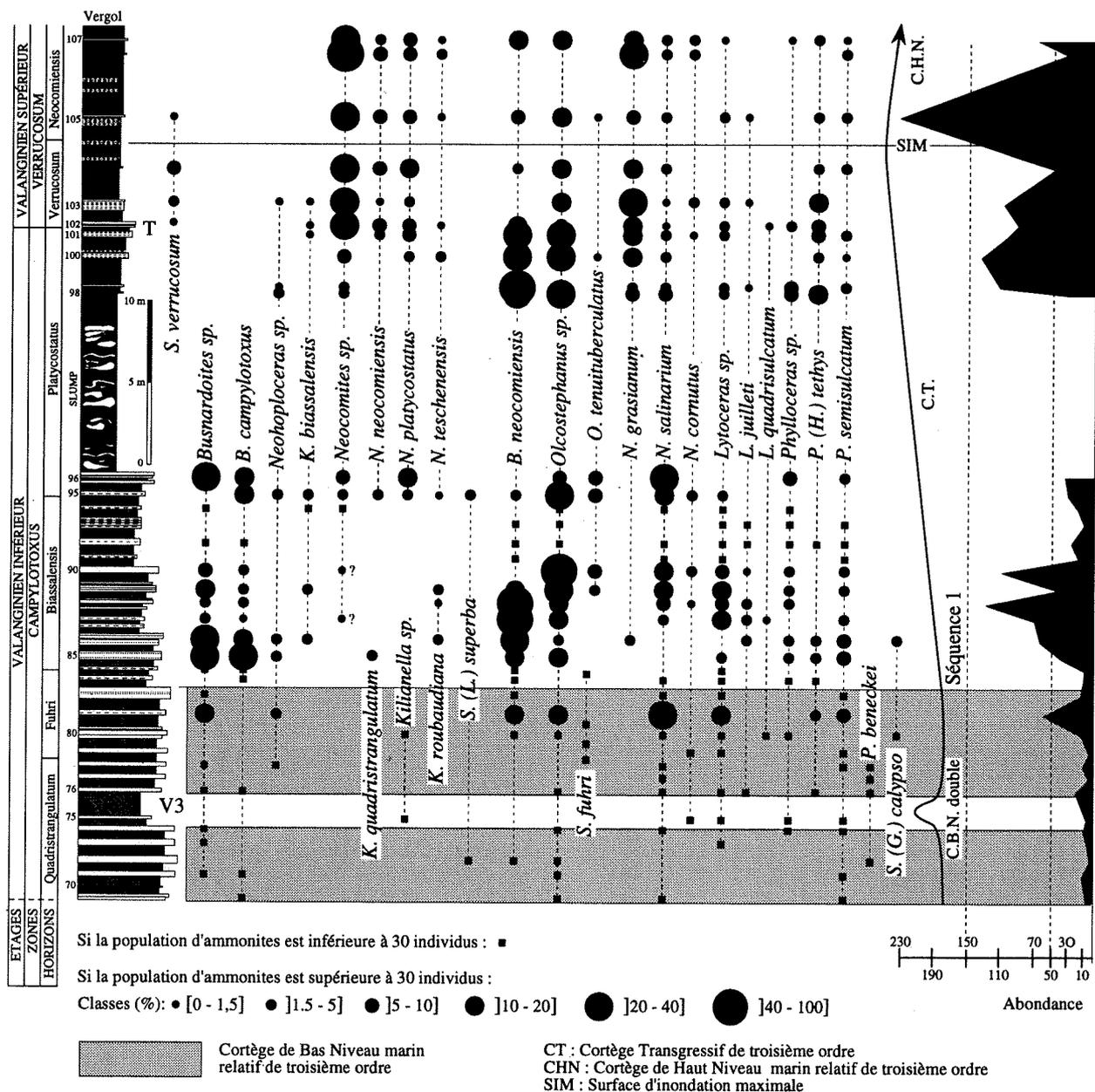
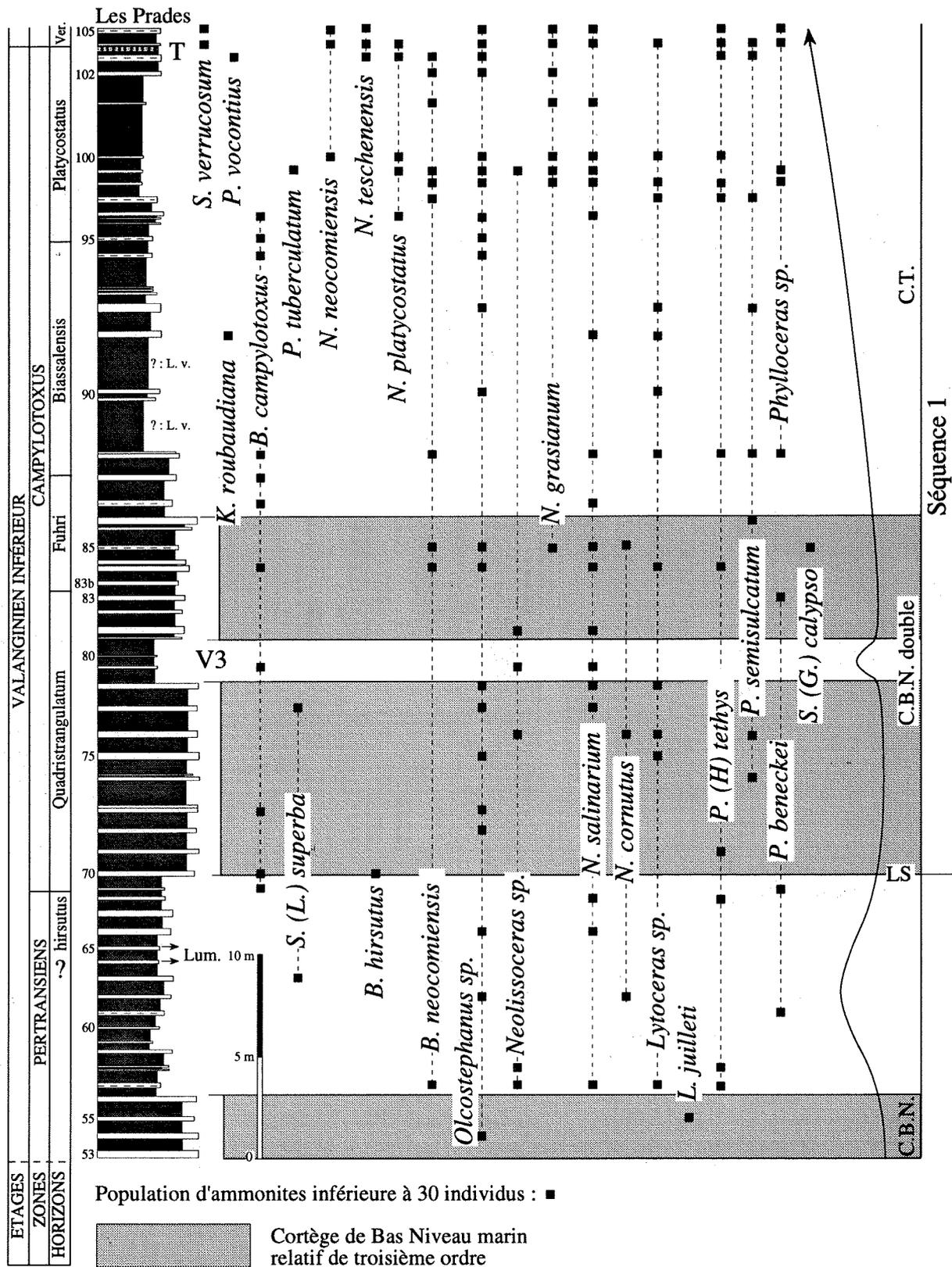


Fig. 24 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Vergol.



CT : Cortège Transgressif de troisième ordre
 CHN : Cortège de Haut Niveau marin relatif de troisième ordre
 LS : Limite de Séquence
 Lum. : Lumachelle (nombreux fragments de petits bivalves (Pectinidés)).

Fig. 25 - Répartitions stratigraphiques des espèces d'ammonites du Valanginien inférieur sommital de la coupe des Prades.

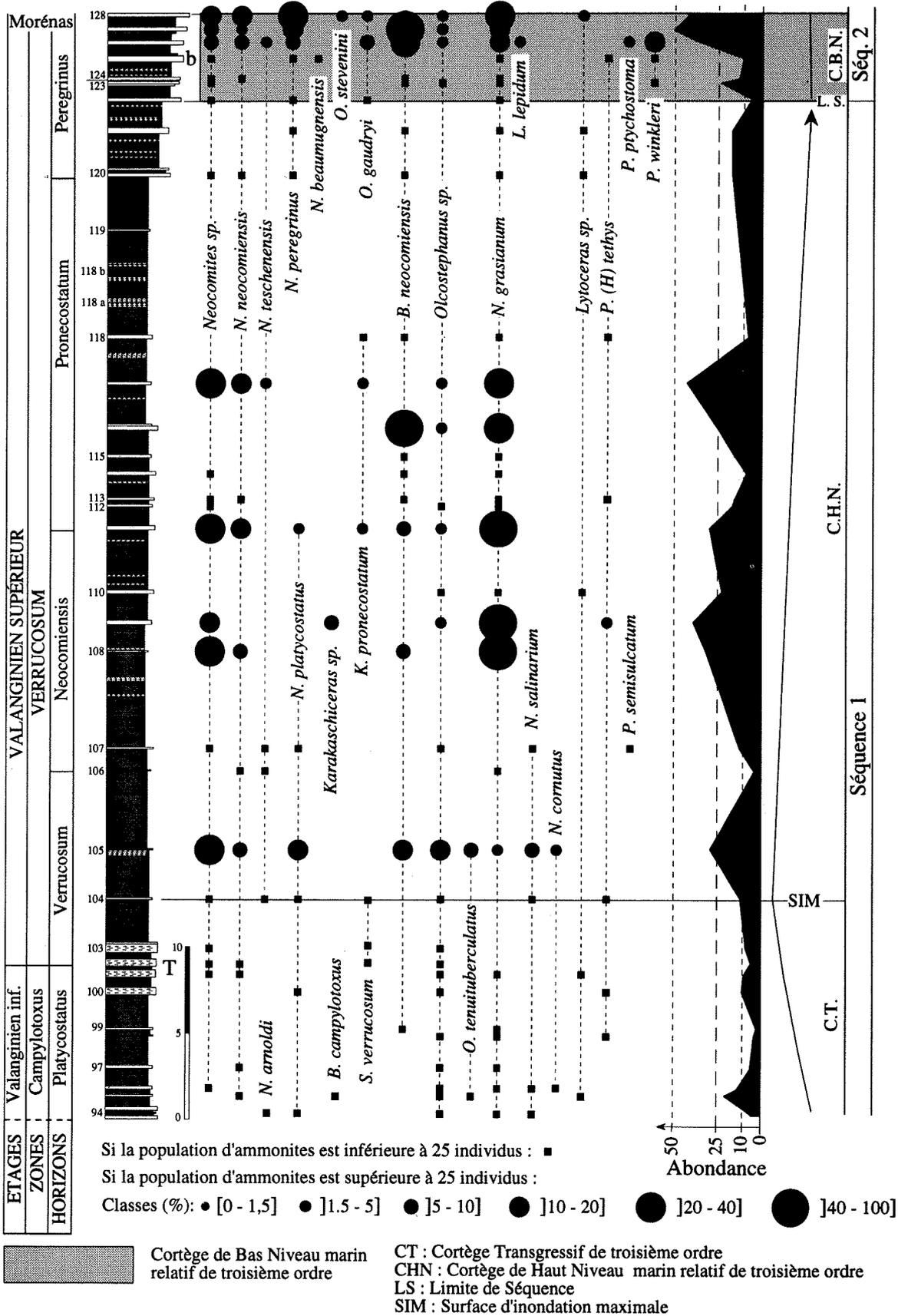


Fig. 26 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Morenas.

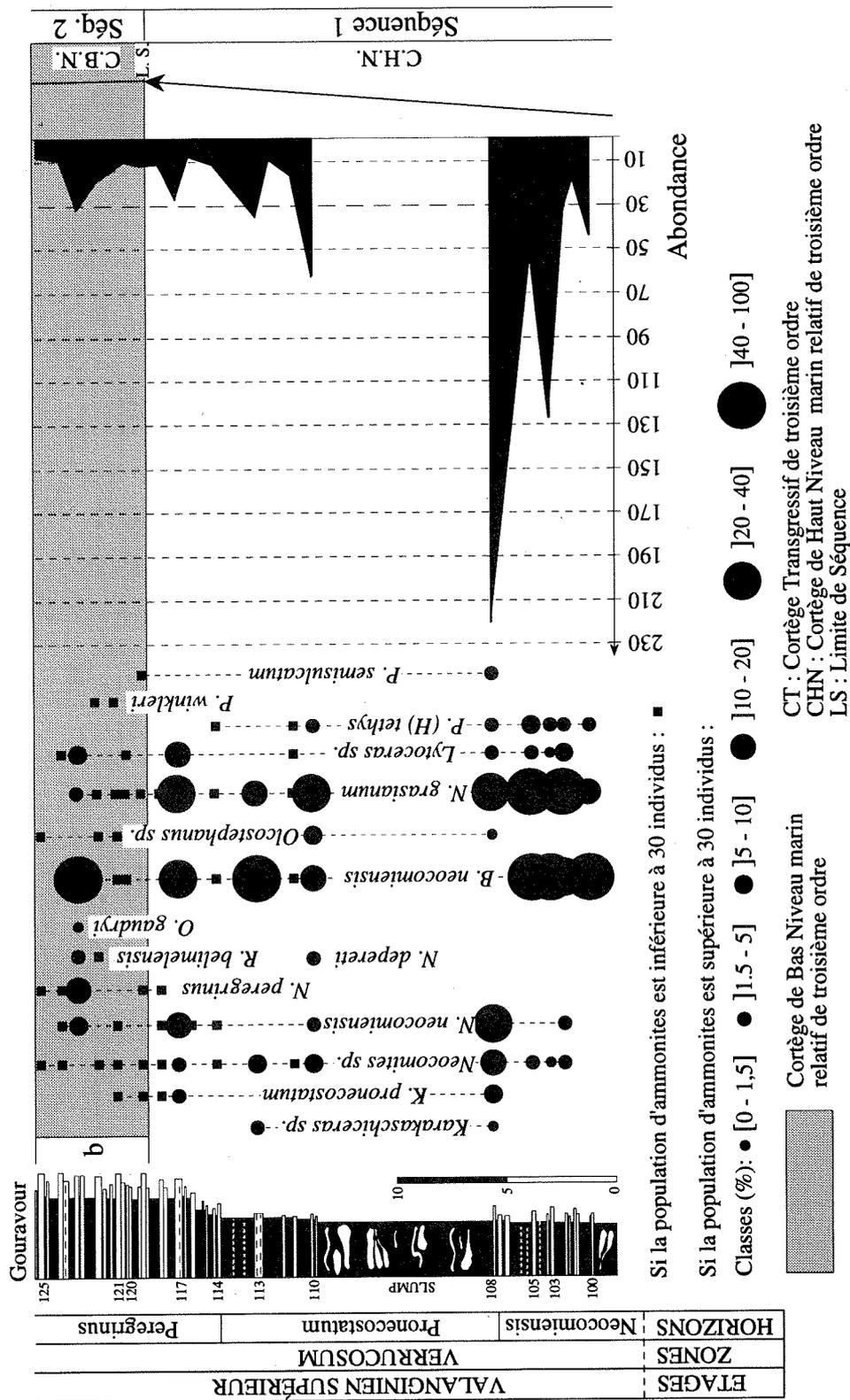


Fig. 27 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginién supérieur de la coupe du Gouravour.

- **La coupe de Montclus** (Hautes-Alpes) (fig. 28) (35 mètres de puissance environ) montre une succession continue depuis les niveaux à *S. verrucosum* jusqu'au sommet de l'horizon à *Peregrinus*. 855 ammonites ont été récoltées.

- **La série de Chateaufieux** (Hautes-Alpes) (fig. 29) est épaisse de 90 mètres et recouvre les couches comprises entre l'horizon à *Peregrinus* et la zone à *Radiatus*. Elle présente un niveau glissé d'une dizaine de mètre au sommet de la zone à *Trinodosum*. Cette coupe est relativement pauvre en ammonites (1412 exemplaires).

- **La coupe des Sias** (Drôme) (fig. 30) (25 mètres d'épaisseur), qui intéresse la limite Valanginien-Hauterivien, s'est révélée par contre fort intéressante du fait de sa très grande richesse en ammonites: 722 spécimens, relativement bien conservés, ont été récoltés sur seulement 19 bancs.

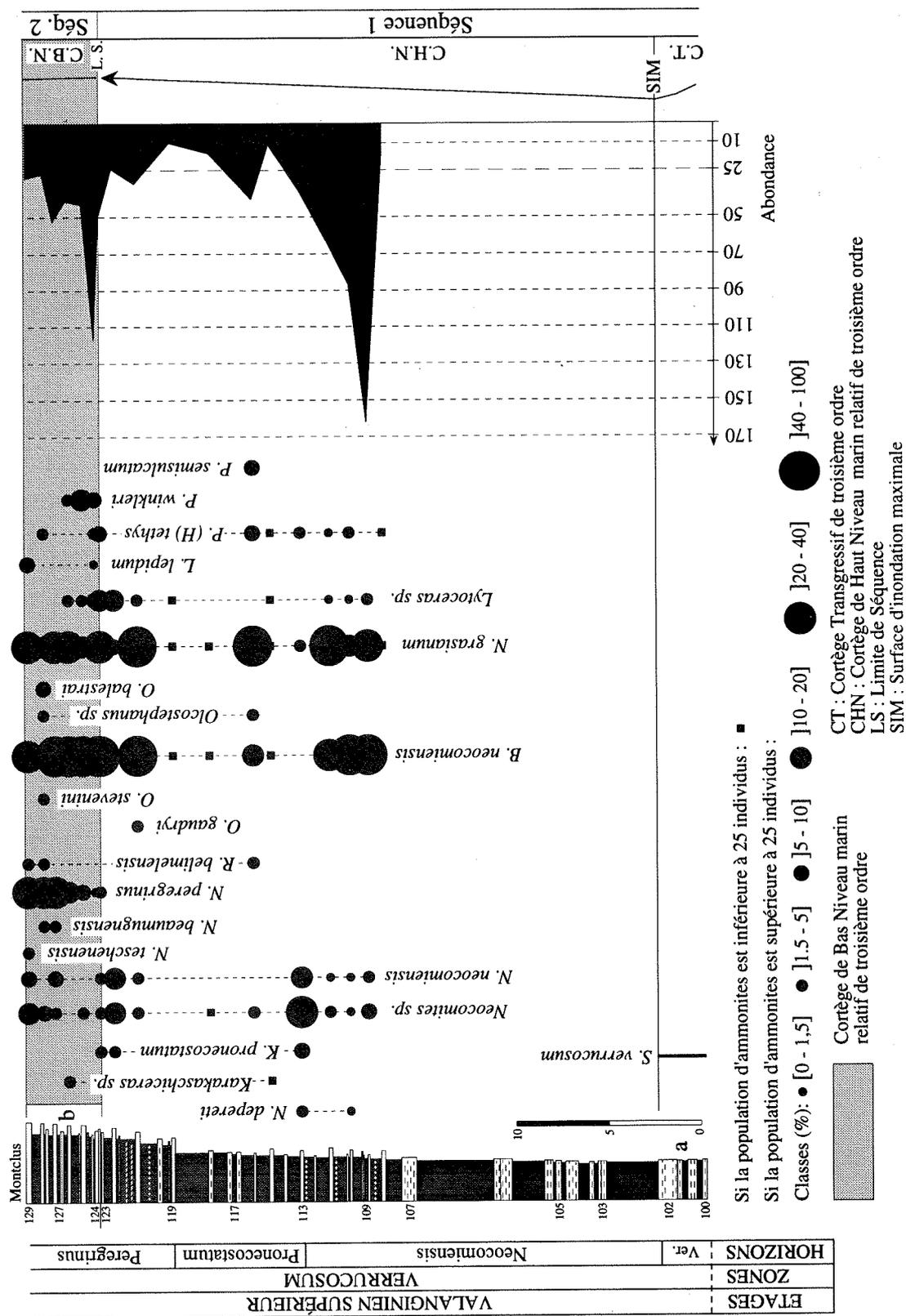


Fig. 28 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valangien supérieur de la coupe de Montclus.

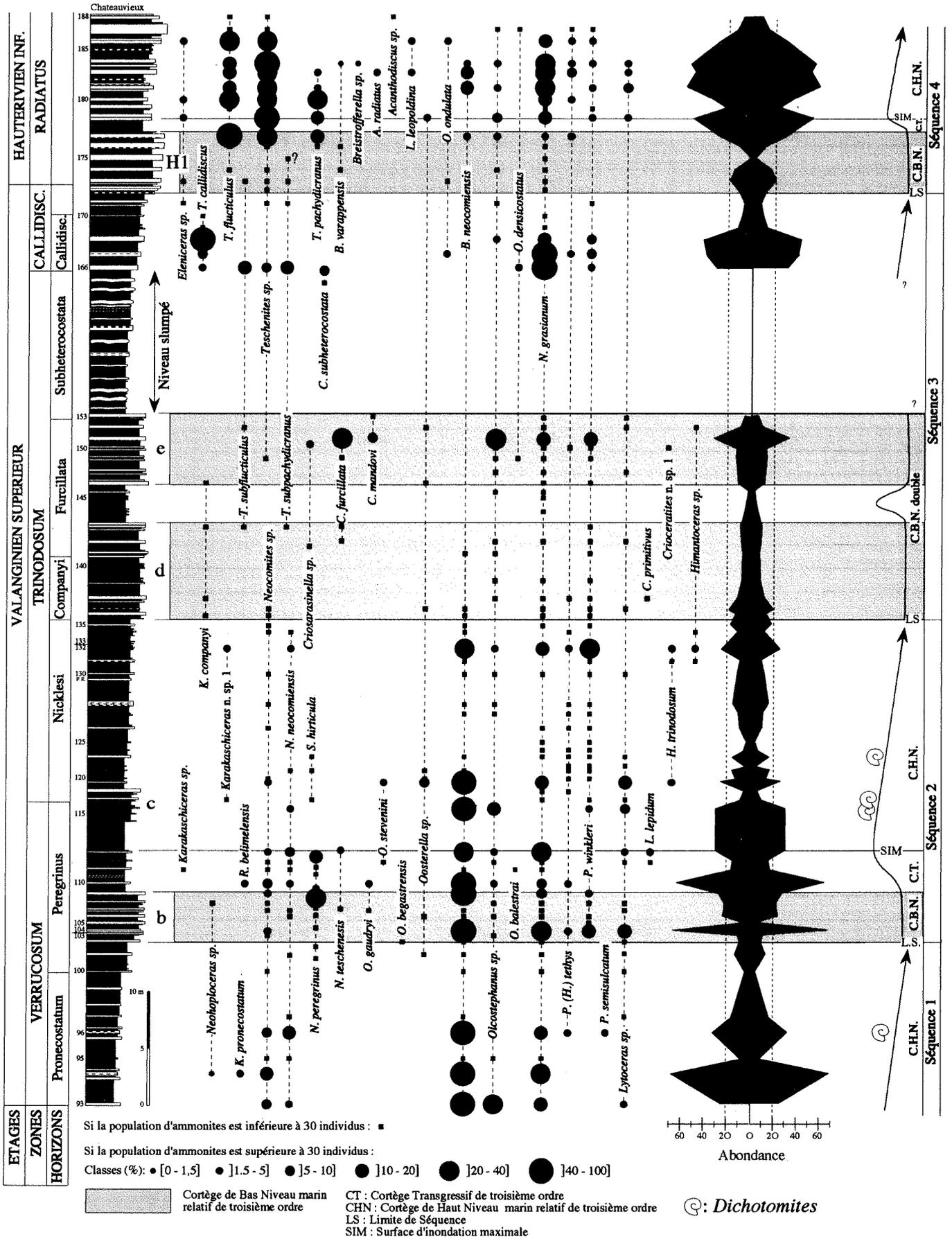


Fig. 29 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de Chateauvieux.

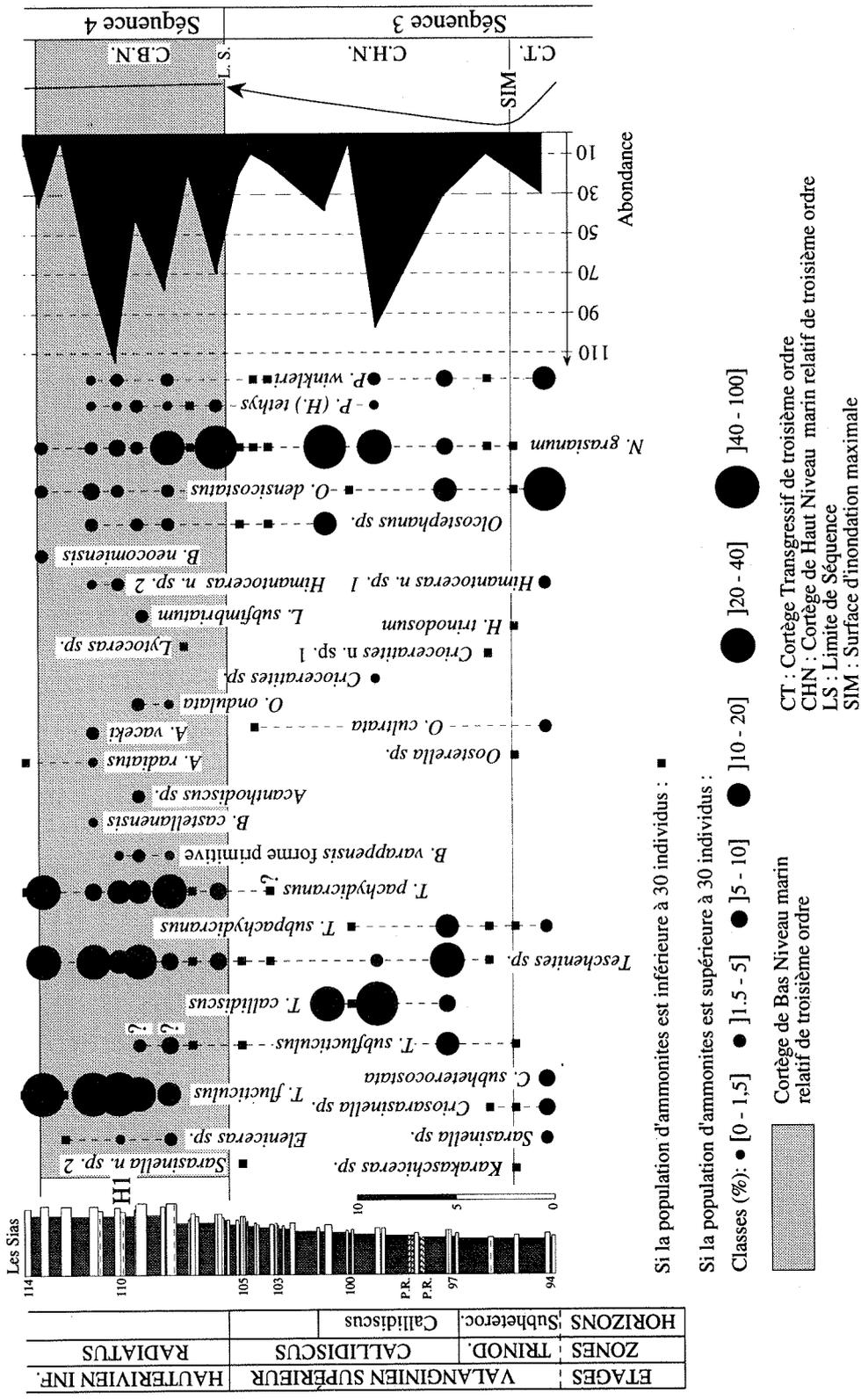


Fig. 30 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à la limite Valanginien-supérieur-Hauteriviien inférieur de la coupe des Sias.

Chapitre 3

ANALYSE QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DE L'ÉVOLUTION DE LA FAUNE D'AMMONITES

INTRODUCTION

Le fait que les ammonites soient d'excellents fossiles stratigraphiques a souvent conduit à privilégier leur intérêt purement stratigraphique et à considérer que leur évolution était peu influencée par les conditions environnementales. Or, Ziegler (1967) a pu mettre en évidence que la distribution des ammonites dépendait des facteurs du milieu, en particulier de la profondeur et montrer ainsi que les différents groupes d'ammonites ont des exigences écologiques précises. Cependant, cette étude intéressait un intervalle de temps assez large et s'étendait sur un vaste domaine géographique qui couvrait des milieux très différents. Mais peu de travaux ont tenté de suivre l'évolution verticale des populations d'ammonites, dans un milieu donné, soumis à des changements des conditions environnementales au cours du temps.

Les faunes d'ammonites que nous avons recueillies dans les différentes coupes n'ont certainement pas subi de transport important car elles sont bien conservées, sans trace d'abrasion, complètes, avec des expansions fragiles telles que de longues apophyses latérales (*Olcostephanus*) ou une visière ventrale mince et étroite (*Neolissoceras*). De plus, certains exemplaires montrent l'*aptychus* en place à l'intérieur de la loge (*Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY)). La présence de jeunes et d'adultes au sein des assemblages est également un argument qui plaide en faveur de l'autochtonie des coquilles.

Dans un premier temps, la succession des peuplements d'ammonites du Valanginien-Hauteriviien inférieur, provenant uniquement de récoltes faites dans les bancs calcaires des séries pélagiques et très dilatées du bassin vocontien, sera replacée dans un cadre de stratigraphie séquentielle, ce qui permettra de relier les renouvellements fauniques aux variations du niveau marin relatif (Reboulet *et al.*, 1992 ; Reboulet et Atrops, 1995). On étudiera ensuite les variations de la composition des peuplements d'ammonites au cours de l'intervalle concerné puis entre le banc et l'interbanc (Reboulet et Atrops, 1995). La nature des facteurs contrôlant l'évolution et la composition des peuplements d'ammonites sera discutée dans chacune de ces parties.

1 - TRANSFORMATIONS FAUNIQUES DANS LE CADRE SÉQUENTIEL

Ce travail s'inscrit dans une série d'études ayant pour objectif de replacer l'évolution des ammonites dans un cadre de stratigraphie séquentielle (Atrops et Ferry, 1987, 1989 ; Mouterde *et al.*, 1989). Cette évolution a été replacée par rapport à des tranches d'alternances qualifiées de « bas

niveau», de «cortège transgressif» ou de «haut niveau» selon que respectivement les bancs calcaires ou les interlits dominant.

Le bassin pélagique vocontien mésozoïque et les plates-formes carbonatées environnantes permettent de définir ce cadre séquentiel avec une très grande précision, notamment en zone profonde où ne sont apparemment pas enregistrés les effets directs des variations du niveau marin, mais une modulation des cycles à haute fréquence de productivité en carbonate (Ferry et Rubino, 1987 ; Ferry, 1991), ces derniers étant sous dépendance climatique (Cotillon *et al.*, 1980).

Cependant, si les variations du niveau marin n'ont que très peu d'influence sur la sédimentation en domaine pélagique, elles ne doivent pas être sous-estimées vis-à-vis du contrôle de la biosphère marine. Cet eustatisme implique, entre autres, des variations de la superficie des niches écologiques (Schaff, 1994) qui sont susceptibles d'agir directement sur les renouvellements de l'ammonitofaune (compétitions interspécifiques).

Les variations des deux facteurs, eustatique et climatique, dont le poids respectif devrait être estimé, sont certainement à l'origine des phases de diversifications et de crises fauniques qui ponctuent l'évolution de la faune d'ammonites par le biais des modifications environnementales et des migrations.

L'évolution de la faune d'ammonites a pu être subdivisée en cinq étapes : un renouvellement majeur (R1) au sommet du Valanginien inférieur (zone à *Campylotoxus*) et quatre renouvellements moins importants (R2 à R5) au cours du Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur (fig. 31).

1-1 - LE RENOUVELLEMENT DU VALANGINIEN INFÉRIEUR SOMMITAL (R1)

Le renouvellement de la faune d'ammonites du Valanginien inférieur s'effectue au cours de la transgression de deuxième ordre qui débute à la limite des zones à *Pertransiens* et à *Campylotoxus* (fig. 31). Il est composé de quatre phases d'apparitions (A1) qui affectent simultanément les *Neocomitinae* et les *Olcostephanidae* et de deux épisodes de disparitions (D1) qui intéressent principalement des espèces d'apparition beaucoup plus anciennes.

La première phase de diversification est caractérisée par l'apparition des *Baronnites* au sommet du cortège de haut niveau marin relatif de troisième ordre (horizon à *Hirsutus*), rapidement suivie par celle des *Busnardoites* à l'extrême base du bas niveau marin relatif de troisième ordre de la séquence 1 (base de l'horizon à *Campylotoxus*) (fig. 31). Cette évolution, qui s'effectue respectivement à partir des *Olcostephanus* et des *Tirnovella*, est marquée par un saut morphologique important.

L'apparition des *Karakaschiceras* (phase 2) et des *Neohoploceras* (phase 3) est respectivement concomitante de celle des *Valanginites*, dans la partie inférieure du cortège de bas niveau marin relatif de la séquence S1 (horizon à *Quadrangulatum*), et de celle des *Saynoceras* au sommet de celui-ci (horizon à *Fuhri*) (fig. 31). Les différences morphologiques entre l'espèce souche et l'espèce dérivée sont relativement peu marquées et, dans le cas des *Neocomitidés*, il est parfois difficile de distinguer d'une part un *B. desori* d'un *K. quadrangulatum* et d'autre part un *Neohoploceras* d'un *Karakaschiceras* «primitif».

Ces trois phases de diversification se traduisent apparemment au sein de chaque genre par l'apparition d'une seule espèce, qui sont : *Baronnites hirsutus*, *Busnardoites campylotoxus*, *Valanginites paludensis*, *Karakaschiceras quadrangulatum*, *Saynoceras fuhri* et *Neohoploceras arnoldi*.

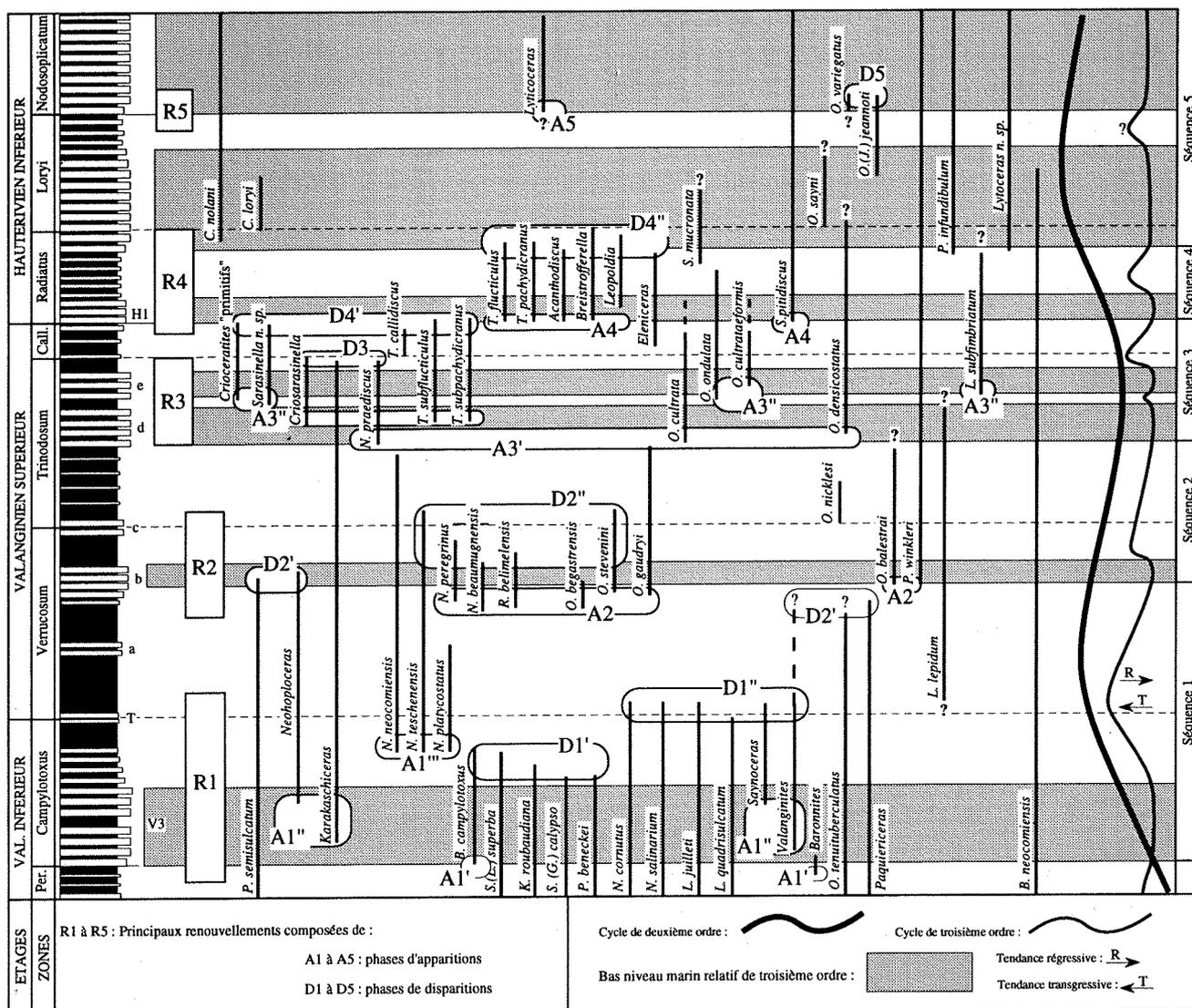


Fig. 31 - Principaux renouvellements de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur replacés dans le cadre séquentiel.

La quatrième phase de spéciation (horizon à *Platycostatus*) est par contre caractérisée par l'apparition concomitante de trois espèces de *Neocomites* (*N. neocomiensis*, *N. platycostatus* et *N. teschenensis*) à partir des *Busnardoites* (fig. 31). Cette évolution s'accompagne de transformations morphologiques très importantes et il est relativement facile de distinguer ces *Neocomites* d'un *B. campylotoxus*. Cette dernière phase se distingue également des précédentes par la grande fréquence des espèces nouvellement apparues qui constituent parfois un pourcentage important des spectres fauniques (coupe de Vergol, fig. 24).

Excepté la disparition des *Thurmanniceras* au sommet de la zone à Pertransiens, le remplacement de la faune du Valanginien inférieur s'effectue essentiellement au cours de la transgression de troisième ordre de la séquence S1 (fig. 31). L'extrême base de ce cortège est caractérisée par la disparition de *Phyllopachyceras* aff. *benecke* et *Salfeldiella* (*Gyrophyllites*) *calypso*. Au cours de cette transgression, la phase d'extinction devient progressivement plus massive avec la disparition des *Kilianella*, des *Busnardoites* et de *Sarasinella* (*Luppovella*) *superba*. Cette première crise faunique (D1'), qui s'effectue à la limite des horizons à Fuhri et à Biassalensis, est suivie par une deuxième période d'extinctions (D1'') au sommet de ce cortège transgressif lors de la période d'inondation maximale où disparaissent les *Saynoceras*, *Lytoceras quadrisulcatum*, *Lytoceras juilleti*, *Neolissoceras salinarium* et *Neolissoceras cornutus* (fig. 31).

Le renouvellement R1 s'accompagne d'une augmentation du nombre et de la diversité des ammonites, dès la base de la transgression de troisième ordre de la zone à Campylotoxus (coupe de Vergol, fig. 32). Ils semblent atteindre leur maximum au sommet de ce cortège transgressif.

Suite à l'importante crise faunique (D1'') qui s'effectue à la limite des horizons à Verrucosum et à Neocomiensis, le cortège de haut niveau marin relatif de la partie inférieure de la zone à Verrucosum est alors globalement caractérisé par une faune appauvrie et peu diversifiée (La Charce, fig. 22 ; Angles, fig. 20 ; Chateauvieux, fig. 29 ; Montclus, fig. 28 ; Morenas, fig. 26 ; Gouravour, fig. 27). Cependant, bien qu'il n'y ait pas de nouvelles apparitions au niveau du faisceau calcaire «a» (horizon à *Pronecostatium*), on constate sur la coupe d'Angles (fig. 20) une augmentation de la richesse en ammonites. Mais elle n'est due qu'à des conditions d'affleurement plus favorables à la récolte .

1-2 - LES RENOUVELLEMENTS (R2 À R5) DU VALANGINIEN SUPÉRIEUR ET DE L'HAUTERIVIEN INFÉRIEUR

Renouvellement R2 : L'épisode d'appauvrissement de la faune d'ammonites de la base de la zone à Verrucosum est suivi par un renouvellement moins important (R2) qui débute, au sommet du cortège de haut niveau marin relatif de troisième ordre de la zone à Verrucosum, par l'apparition quasiconcomitante (A2) de *Neocomites beaumugnsis*, *Neocomites peregrinus*, *Rodighierites bilemelensis*, *Oosterella begastrensis*, *Oosterella stevenini*, *Oosterella gaudryi*, *Phyllopachyceras winkleri* et *Olcostephanus balestrai* (fig. 31).

Bien que cette phase de spéciations soit accompagnée de la disparition (D2') des genres *Neohoploceras*, *Paquiericeras*, *Valanginites* et des espèces *Olcostephanus tenuituberculatus* et *Ptychophylloceras semisulcatum*, la partie inférieure de l'horizon à *Peregrinus* est caractérisée par une augmentation notable de la diversité et de l'abondance (La Charce, fig. 33).

La plupart des taxons nouvellement apparus disparaissent au sommet du cortège transgressif ou au tout début du cortège de haut niveau marin relatif de la séquence S2 (D2'') (fig. 31). Suite à cette extinction massive, les Neocomitidés de la base de la zone à Trinodosum ne sont plus représentés que par *Neocomites neocomiensis*, *Sarasinella hirticula* et *Karakaschiceras* n. sp.1 et les Oosterellidés par *O. gaudryi* (fig. 20, 22, 29).

La faune d'ammonites de horizon à Nicklesi est donc caractérisée par une diminution de sa diversité et de son abondance (La Charce, fig. 33).

Renouvellement R3 : La dernière radiation évolutive majeure du Valanginien supérieur (A3) s'effectue dans le bas niveau double du sommet de la zone à Trinodosum (Séquence S3) (horizons à Companyi et à Furcillata) (fig. 31). Les ultimes *Neocomites* aff. *neocomiensis* sont ainsi

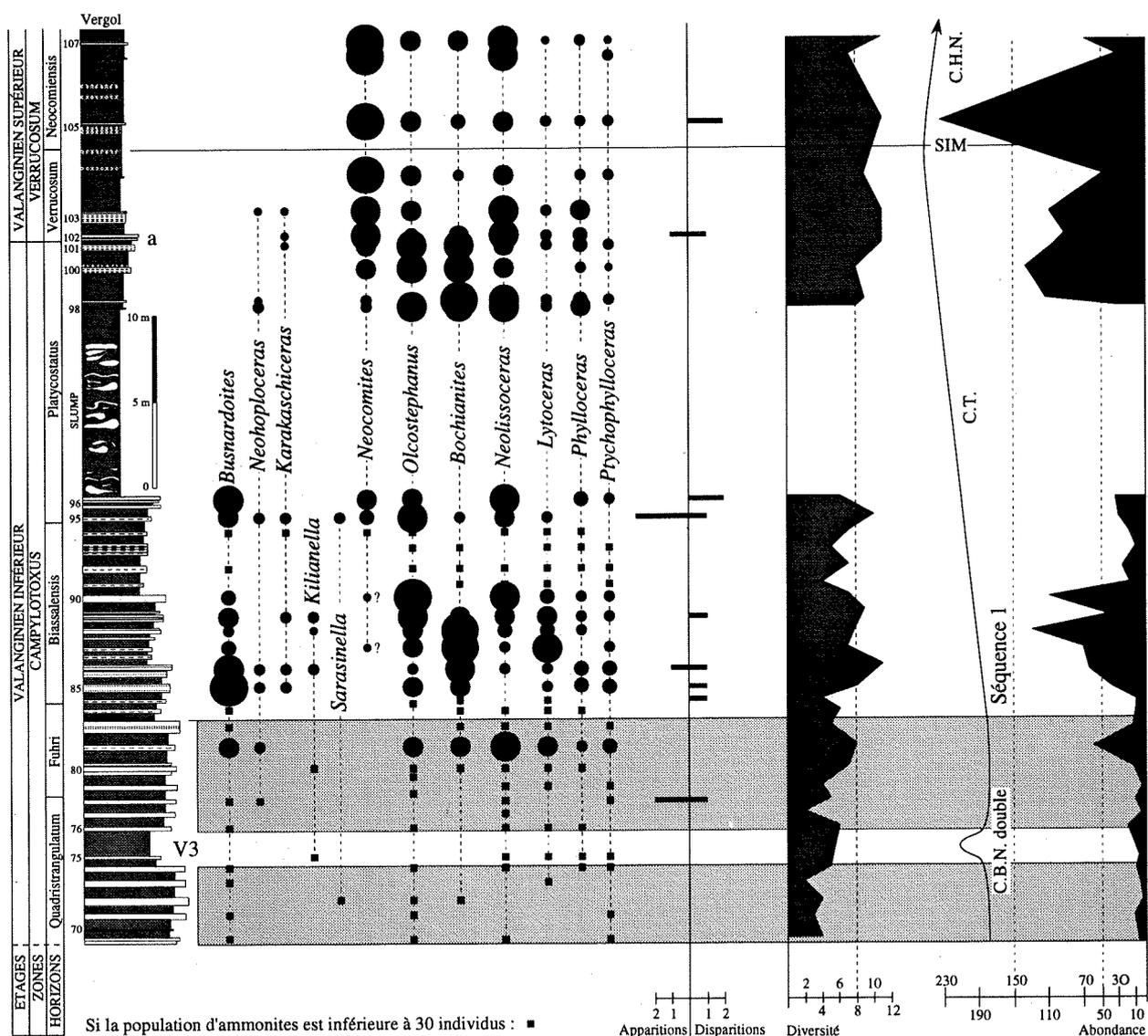
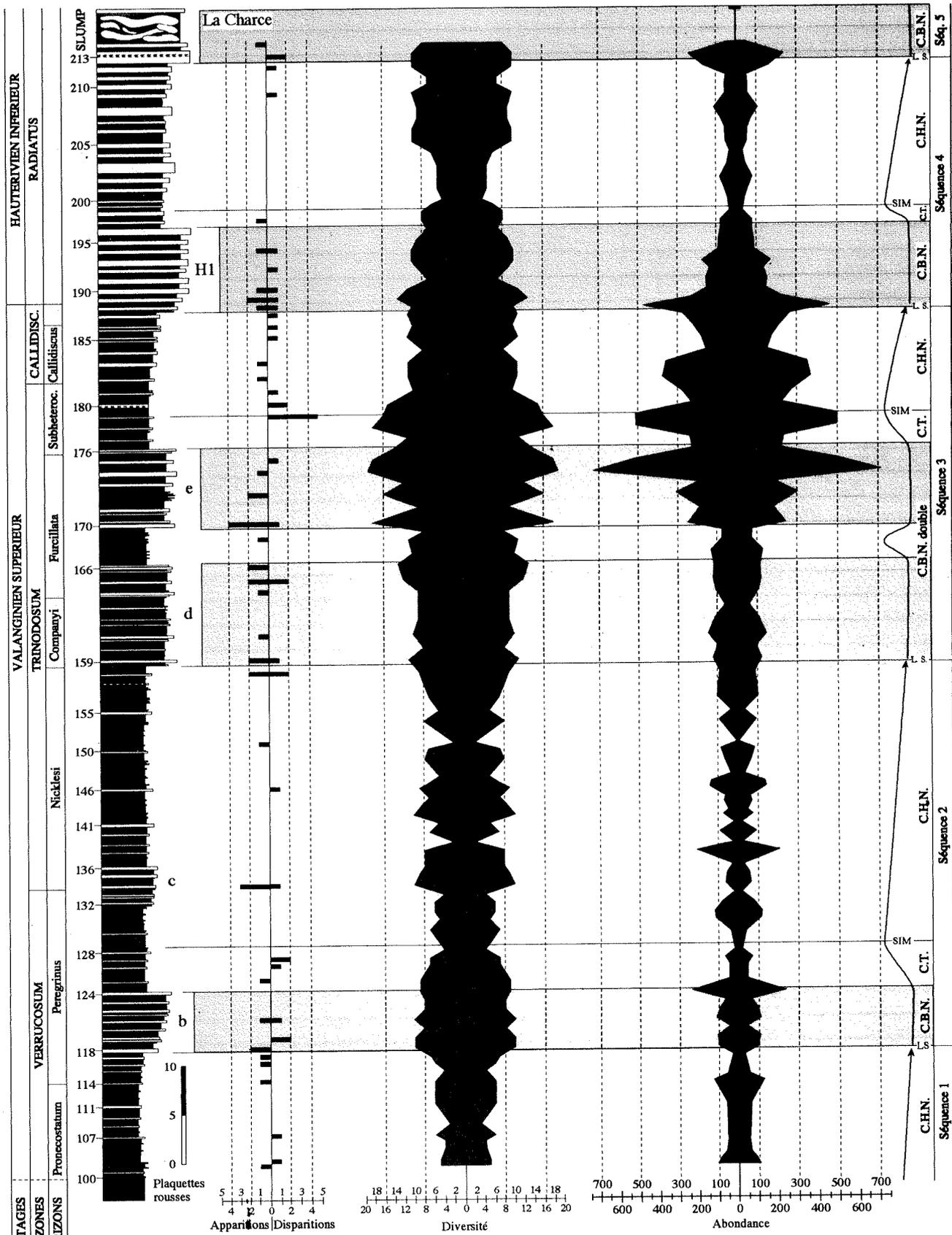


Fig. 32 - Répartitions stratigraphiques, abondance relative des genres d'ammonites, abondance absolue, diversité, apparitions et disparitions des espèces à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Vergol.



Cortège de Bas Niveau marin relatif de troisième ordre

CT : Cortège Transgressif de troisième ordre
 CHN : Cortège de Haut Niveau marin relatif de troisième ordre
 LS : Limite de Séquence - SIM : Surface d'inondation maximale

à l'origine de *Neocomites praediscus* n. sp., de *Teschenites subflucticulus* n. sp. et de *Teschenites subpachydicranus* n. sp. L'apparition discrète de ces *Teschenites* est concomitante de celle de *Criosarasinella furcillata* et *Criosarasinella mandovi*, espèces qui sont immédiatement très abondantes (La Charce, fig. 22). *C. subheterocostata* n. sp. apparaît un peu plus tardivement et est relativement peu abondante. Les *Sarasinella* évoluées, qui donnent naissance à deux espèces nouvelles de *Crioceratites* «primitifs», sont également diversifiées car elles sont représentées par trois taxons.

Le renouvellement est également caractérisé par l'individualisation de nombreuses espèces qui sont relativement bien représentées (fig. 22 et 31) : *Karakaschiceras companyi* n. sp., *Oosterella cultrata*, *Oosterella Cultrataeformis*, *Oosterella ondulata* n. sp., *Olcostephanus densicostatus*, *Himantoceras* n. sp. 1, *Jeanthieuloyites solignaci*, *Jeanthieuloyites quinquestriatus* et *Lytoceras subfimbriatum*. Ce renouvellement se traduit dans la plupart des familles d'ammonites par des transformations morphologiques importantes.

Le bas niveau marin relatif de la séquence S3 est donc caractérisé par une forte diversité (La Charce, fig. 33). Celle-ci devient très importante dans la deuxième partie de ce cortège (faisceau «e») et s'accompagne alors d'une augmentation considérable du nombre d'ammonites. En effet, 19 espèces et plus de 700 ammonites ont été comptabilisées dans le banc 174 de la coupe de La Charce.

La plupart des taxons nouvellement apparus, *Criosarasinella furcillata*, *Criosarasinella mandovi*, *Neocomites praediscus* n. sp., *Karakaschiceras companyi* n. sp. disparaissent (D3) au maximum d'inondation de la transgression de la séquence S3, qui correspond au banc 179 de la coupe de La Charce (horizon à *Subheterocostata*) (fig. 22 et 31). L'extrême base du cortège de haut niveau marin relatif est également caractérisée par l'extinction de plusieurs taxons : *Himantoceras trinodosum*, *Jeanthieuloyites quinquestriatus* et *Criosarasinella subheterocostata* n. sp. (horizon à *Subheterocostata*).

Cette crise faunique importante est marquée par une diminution de la diversité et de l'abondance des ammonites de l'horizon à *Callidiscus* (La Charce, fig. 33). Cependant, la base du cortège de haut niveau marin relatif est caractérisée par l'apparition des *Eleniceras* et l'explosion brutale de *Teschenites callidiscus*, qui représente une part très importante de la composition des spectres fauniques de ces niveaux stratigraphiques (La Charce, fig. 22 et 31).

Renouvellement R4 : L'apparition (A4) des «Endemoceratinés» et des *Spitidiscus* à la limite Valanginien-Hauterivien est localisée à l'extrême base du bas niveau marin relatif de troisième ordre (fig. 31). Cette limite de séquence (LS) correspond également à la spéciation des *Teschenites flucticulus* et *Teschenites pachydicranus*. L'individualisation des *Leopoldia* est un peu plus tardive. Cet épisode de diversification s'accompagne d'une augmentation importante et rapide du nombre d'ammonites (La Charce, fig. 33).

Cet intervalle stratigraphique est également caractérisé par la disparition (D4') de *Teschenites subflucticulus* n. sp., *Teschenites subpachydicranus* n. sp., *Crioceratites* «primitifs», *Himantoceras*, *Sarasinella* et de la plupart des *Oosterella* (fig. 31).

La surface d'inondation maximale du cortège transgressif de la séquence 4 est caractérisée par une baisse très importante et rapide de la diversité et de l'abondance, qui diminuent progressivement depuis la base du cortège de bas niveau marin relatif de troisième ordre (La

Fig. 33 - Apparitions-disparitions, diversité et abondance des ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de La Charce.

Charce, fig. 33). Cependant, si le nombre d'espèces augmente de nouveau dans la partie supérieure du haut niveau marin relatif de cette séquence, le nombre d'ammonites reste pratiquement constant et n'augmente que dans la partie sommitale du cortège de haut niveau marin relatif.

Ce renouvellement se termine à la base du bas niveau de la séquence S5 par une importante crise faunique marquée par la disparition (D4") des *Eleniceras*, *Teschenites*, *Acanthodiscus*, *Breistrofferella* et *Leopoldia* (fig. 31). Les Neocomitidés ne sont plus représentés que par les *Saynella* qui étaient apparues au sommet de la zone à *Radiatus*.

Cette extinction massive permet l'explosion des *Crioceratites* qui dominent très nettement les assemblages faunique de la zone à *Loryi* (fig. 23). Cet intervalle stratigraphique est néanmoins caractérisé par la dernière phase évolutive des *Olcostephanidés* qui sont à l'origine des (*Olcostephanus*) *Jeannoticeras* (fig. 31).

Renouvellement R5 : Le dernier renouvellement est marqué par l'apparition des *Lyticoceras* qui est immédiatement suivie par la disparition des *Olcostephanus* et des (*Olcostephanus*) *Jeannoticeras* à la base du cortège de bas niveau marin relatif de troisième ordre (horizon à *Nodosoplicatum*) (fig. 31).

L'Hauterivien inférieur n'est donc caractérisé par aucun renouvellement majeur. Le bas niveau composite de la séquence S5 correspond à une période de «stase évolutive». Les changements morphologiques importants s'effectueront seulement lors de la tendance transgressive de troisième ordre de la zone à *Sayni*, avec l'apparition des *Subsaynella* et des *Cruasiceras*.

1-3 - INTERPRÉTATIONS DANS LE CADRE SÉQUENTIEL

La confrontation des données paléontologiques avec celles de l'analyse séquentielle montre que les différentes phases évolutives de plusieurs familles d'ammonites ne se placent pas de façon quelconque par rapport aux cortèges sédimentaires. Les cinq renouvellements qui ont été reconnus, R1 à R5, peuvent être reliés respectivement avec les cinq séquences de troisième ordre, S1 à S5, de la série synthétique du bassin vocontien. Chaque renouvellement peut être décomposé en trois étapes qui correspondent aux trois cortèges sédimentaires d'une séquence de troisième ordre : bas niveau marin relatif, cortège transgressif et haut niveau marin relatif.

a) Excepté l'individualisation des *Neocomites* dans le cortège transgressif de la séquence S1, les grandes périodes d'apparitions (A1 à A5) s'effectuent au maximum de la régression de troisième ordre et généralement au sein des bas niveaux marins relatifs (fig. 31).

Certaines de ces apparitions coïncident avec les limites de séquence (LS) de ces cortèges. Elles correspondent alors à des transformations morphologiques majeures ; c'est le cas de l'individualisation des *Busnardoites*, des «Endemoceratinés» et des *Spitidiscus*.

L'augmentation de la diversité s'accompagne aussi de celle de l'abondance (fig. 32 et 33). Chaque phase évolutive intéresse simultanément plusieurs espèces d'ammonites appartenant à des familles différentes (fig. 31).

b) Les crises fauniques importantes (D1", D2" et D3) sont principalement localisées au sommet des cortèges transgressifs et à l'extrême base des hauts niveaux marins relatifs de troisième ordre (fig. 31). La plupart des disparitions coïncident avec la surface d'inondation maximale (SIM). Elles affectent simultanément plusieurs familles d'ammonites.

Dans le cas du renouvellement R1, il existe une autre phase de disparitions (D1') qui est située à la base du cortège transgressif de troisième ordre et qui correspond à la période d'ennoyage.

Les crises fauniques intéressent le plus souvent les taxons nouvellement apparus (Besse *et al.*, 1986). Ce n'est cependant pas le cas des phases de disparitions du renouvellement R1 qui affectent principalement des groupes d'origine plus ancienne (fig. 31).

Certaines disparitions d'espèces (D4') s'effectuent à l'extrême base des bas niveaux marins relatifs de troisième ordre.

c) Suite à ces importantes phases d'extinctions, la population d'ammonites est peu abondante et peu diversifiée dans les cortèges de haut niveau marin relatif de troisième ordre des séquences S1 à S4 (fig. 33). La diminution de la diversité et de l'abondance s'effectue dès la base de ces cortèges. Ils ne sont caractérisés par aucune apparition et disparition massives et correspondent donc à des périodes de stases évolutives.

A partir de ces observations, il est possible de proposer un modèle synthétisant l'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur en relation avec la stratigraphie séquentielle (fig. 34) :

- Les phases d'apparitions (A) se situent préférentiellement dans les cortèges de bas niveau marin relatif, le plus souvent à leur base. Elles coïncident parfois avec les limites de séquences (LS). Cette augmentation de la diversité s'accompagne de celle de l'abondance.

- Les crises fauniques (D) se positionnent soit à proximité de la surface d'inondation maximale (SIM) des cortèges transgressifs (cas le plus fréquent), soit près des surfaces de transgression (ST) ou des limites de séquence (LS). Le renouvellement complet de la faune d'ammonites s'achève donc avant l'inondation maximale de la transgression de troisième ordre.

- Les peuplements d'ammonites sont pauvres et peu diversifiés dans les cortèges de haut niveau marin relatif.

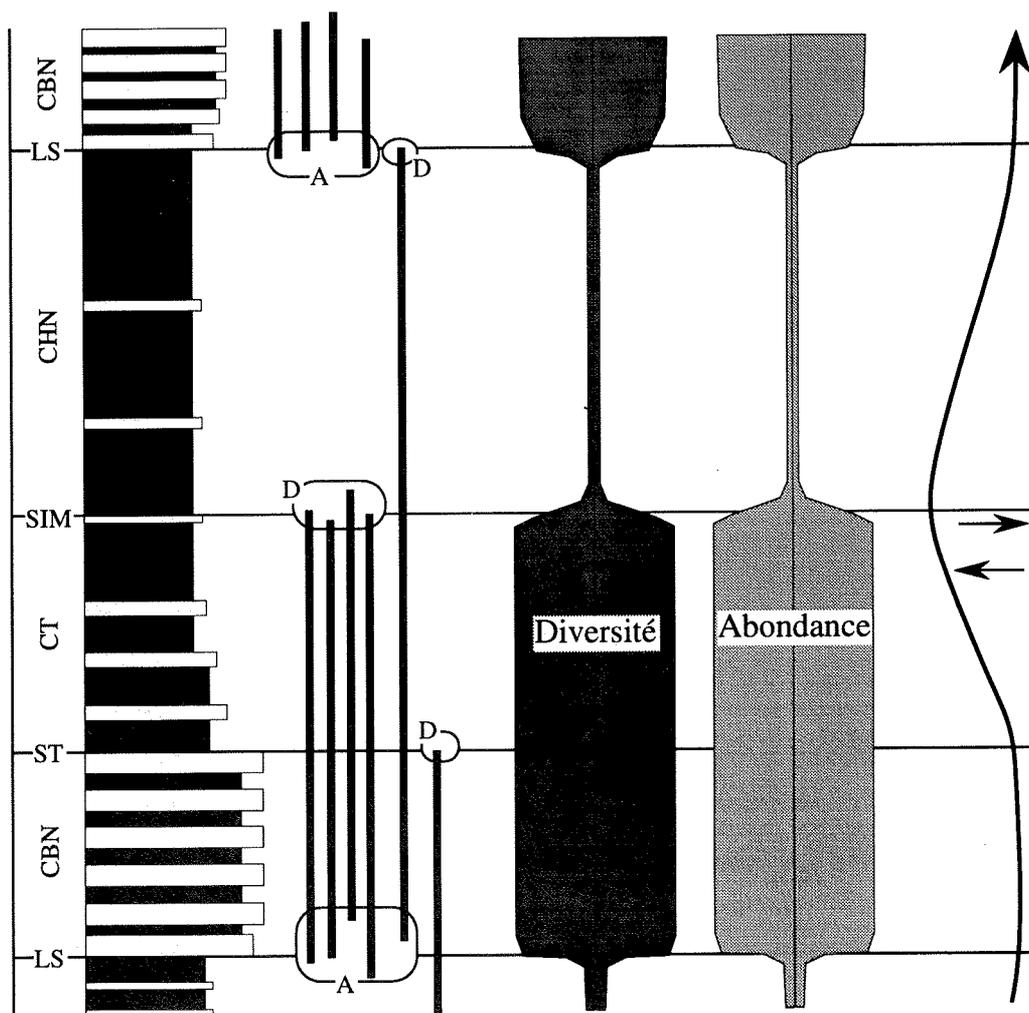
L'étude de l'évolution de la faune d'ammonites du Kimméridgien inférieur (*Ataxioceratae*) (Atrops, 1982), qui a été ultérieurement replacée dans un cadre séquentiel (Atrops et Ferry, 1989), permet d'établir des éléments de comparaison avec l'exemple du Valanginien-Hauterivien inférieur (fig. 35).

Atrops et Ferry (1989) remarquent également que certaines phases d'apparitions et de disparitions coïncident avec des limites stratigraphiques de troisième ordre (limite de séquence et surface d'inondation maximale).

D'après ces auteurs, les transformations fauniques les plus importantes s'effectuent pendant les cortèges transgressifs de troisième ordre (zone à *Platynota*). La surface d'inondation maximale est caractérisée par une accélération de l'évolution des taxons issus des *Orthosphinctes*.

Néanmoins, il faut ajouter qu'il existe de nombreuses phases d'apparitions dans les bas niveaux marins relatifs des zones à *Planula* et à *Lothari* (apparition des *Progeronia*, *Crussoliceras*, *Taramelliceras* du groupe *compsum*).

La surface de transgression de la sous-zone à Galar est caractérisée par l'extinction de certains taxons, en particulier des *Subnebrodites*. Les crises fauniques les plus importantes se situent dans le cortège transgressif de troisième ordre de la base des zones à *Divisum* (disparitions de *Parataxioceras* groupe *lothari*, *Ardescia* groupe *inconditus* et de *Metahaploceras*) et à *Eudoxus* (disparitions de *Progeronia*, et de *Nebrodites* et coïncident le plus souvent avec les surfaces d'inondation maximale).



Séquence de troisième ordre :

- CBN : Cortège de bas niveau marin relatif
- CT : Cortège transgressif
- CHN : Cortège de haut niveau marin relatif
- LS : Limite de séquence
- ST : Surface de transgression
- SIM : Surface d'inondation maximale

- A : Phase d'apparitions des espèces
- D : Phase de disparitions des espèces

Tendance régressive →
Tendance transgressive ←

Fig. 34 - Modèle synthétisant l'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur en relation avec la stratigraphie séquentielle.

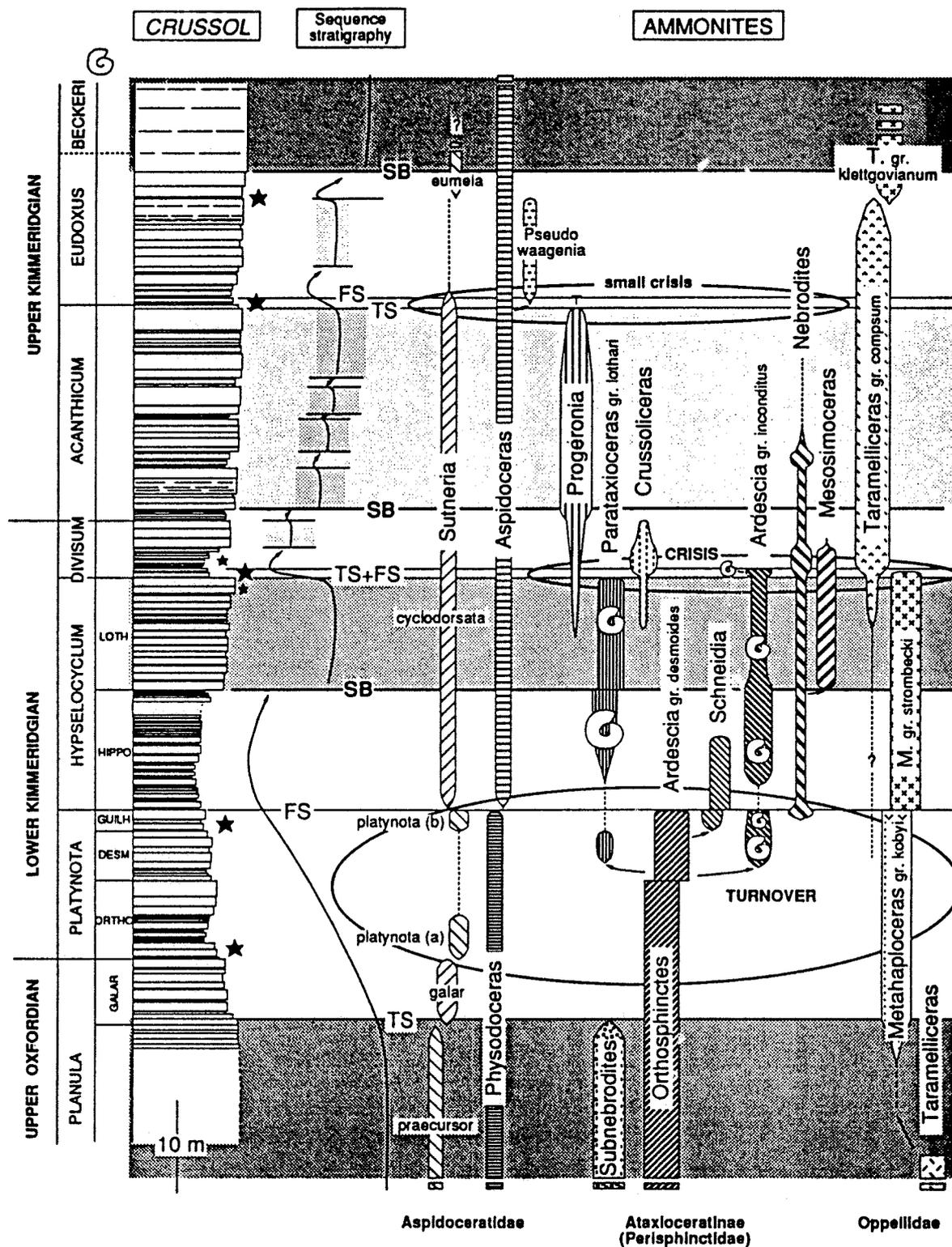


Fig. 35 - Renouvellements de la faune d'ammonites de l'Oxfordien supérieur-Kimmeridgien du Sud-Est de la France dans le cadre séquentiel (d'après Atrops et Ferry, 1989).

Comme pour le Valanginien-Hauterivien inférieur, les grandes phases évolutives de la faune d'ammonites du Kimméridgien coïncident très souvent avec les limites des cortèges des séquences de troisième ordre. La phase de diversification des *Orthosphinctes* dans le cortège transgressif de la zone à Platynota est à rapprocher de celle des *Neocomites* qui s'effectue également dans le cortège transgressif de troisième ordre de la zone à Campylotoxus. Il existe également des phases d'apparitions dans les bas niveaux marins relatifs. Les crises fauniques massives s'effectuent au sommet des cortèges transgressifs de troisième ordre. Les périodes de renouvellement s'achèvent donc avant l'inondation maximale de la transgression de troisième ordre.

Malheureusement, l'absence de données quantitatives pour le Kimméridgien ne permet pas d'effectuer des comparaisons avec le Valanginien-Hauterivien en ce qui concerne la diversité et l'abondance.

En conclusion, il serait souhaitable de multiplier les exemples à partir de l'étude de l'évolution des ammonites provenant d'autres niveaux stratigraphiques, ce qui permettrait de mettre en évidence les insuffisances et le degré de réfutabilité du modèle proposé. Néanmoins, si certains faits contredisent le modèle, ceci n'implique pas nécessairement qu'il soit inutilisable, mais nécessite qu'il soit amélioré.

1-4 - DISCUSSIONS

Les principaux renouvellements d'ammonites (R1 à R5) qui s'effectuent au cours du Valanginien-Hauterivien inférieur semblent être «ponctués» par les variations du niveau marin relatif de troisième ordre. La fréquence de ces transformations fauniques est apparemment plus importante lors des périodes d'instabilité relative du niveau marin relatif de troisième ordre du Valanginien supérieur, qui se traduisent par des cortèges sédimentaires peu développés (fig. 31). Inversement, les périodes de «stases évolutives» sont contemporaines des phases de stabilité importantes du niveau marin relatif de troisième ordre qui correspondent aux cortèges de haut niveau marin relatif des séquences S1 et S2 et au bas niveau composite de la séquence S5, qui sont relativement dilatés (fig. 31).

Cette «dépendance» suggère que les facteurs qui contrôlent la sédimentation ont également une incidence sur l'évolution des ammonites, par le biais des modifications environnementales qui affecteraient aussi d'autres groupes d'organismes.

Des périodes de renouvellements, contemporaines de celles des ammonites, ont été effectivement reconnues par Arnaud-Vanneau *et al.* (1982) puis Besse *et al.* (1986) à partir des répartitions des ostracodes et des foraminifères données respectivement par Donze et Moullade (*in* Busnardo *et al.*, 1979) sur la coupe d'Angles. Ces renouvellements sont toutefois moins fréquents et moins marqués, excepté pour celui du sommet de la zone à Campylotoxus.

Il faut cependant noter qu'au sommet du Valanginien supérieur, le comportement des faunes d'ammonites et de foraminifères benthiques est, en termes d'abondance et de renouvellement des espèces, totalement différent et opposé (Magniez-Jannin et Dommergues, 1994). Alors que l'abondance et la diversité des ammonites croît au début de la transgression hauterivienne de deuxième ordre, la faune de foraminifères s'appauvrit et le nombre d'espèces stagne. Cette étude met donc en évidence le comportement totalement différent de deux groupes d'organismes dans le même contexte eustatique.

En ce qui concerne les apparitions de nouveaux taxons d'ammonites, il est toujours très difficile de faire la part entre ce qui est dû à une évolution sur place à la suite de modifications environnementales et ce qui est imputable à des phénomènes migratoires.

Dans le cas du Valanginien-Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France, l'apparition de nouveaux taxons par migration ne peut être exclue, mais cela nécessite d'avoir une bonne connaissance de la répartition des faunes d'ammonites dans plusieurs domaines, ce qui n'est pas toujours le cas ici.

L'hypothèse d'une migration a été évoquée pour expliquer l'apparition des *Teschenites* dans le bas niveau double de la zone à Trinodosum des séries pélagiques du bassin vocontien. Ces faunes auraient migrées depuis le domaine bétique (Reboulet *et al.*, 1992). Ce scénario nous conduisait alors à admettre l'existence de migrations en bas niveau marin relatif de troisième ordre. Il ne s'agissait pas là d'un exemple isolé puisqu'un cas similaire avait été observé au Kimméridgien inférieur dans le cortège de bas niveau du sommet de la zone à Hypselocyclum (sous-zone à Lothari) où arrivent, en provenance de la province méditerranéenne, les *Taramemelliceras* du groupe *compsum* et les *Crussoliceras* (Atrops et Ferry, 1989) (fig. 35).

L'apparition des *Karakaschiceras*, à la base de la zone à Campylotoxus, par migration depuis la Pologne a également été envisagée (cf étude systématique). Ce genre semble en effet apparaître plus précocement dans cette région (zone à Pertransiens ; Kutek *et al.*, 1987) et pourrait alors dériver des *Tirnovella*. Si cette hypothèse se vérifiait, elle plaiderait également en faveur de l'arrivée de faunes mésogéennes en bas niveau marin relatif.

Dans cette hypothèse, nous sommes conduits à admettre que ce n'est pas seulement l'ouverture des voies d'échanges lors des transgressions qui favorisent les migrations comme cela est généralement souligné (Wiedmann, 1973 ; Hallam, 1978 ; Enay, 1980) mais qu'elles sont souvent sous la dépendance du climat (Atrops et Ferry, 1987, 1989). Le réchauffement qui accompagne la phase de bas niveau marin relatif de troisième ordre (Ferry, 1991) (fig. 13) permettrait l'arrivée de faunes mésogéennes dans le bassin vocontien.

L'hypothèse d'un contrôle climatique dominant semble confirmée par l'arrivée de faunes boréales (*Dichotomites*) dans le bassin vocontien qui s'effectue à plusieurs reprises au cours du Valanginien supérieur. Elle se situe essentiellement dans les cortèges transgressifs (La Charce, fig. 22) ce qui confirme les observations faites dans le Kimméridgien local (Atrops et Ferry, 1989) (fig. 35). Ces derniers seraient liés aux refroidissements climatiques qui accompagnent les transgressions (Ferry, 1991) (fig. 13).

Le déphasage entre l'apparition de faunes «mésogéennes» en bas niveau marin relatif de troisième ordre et l'apparition de faunes «boréales» lors des cortèges transgressif est un argument en faveur de l'hypothèse d'un provincialisme climatique en milieu marin ouvert pour les ammonites (Atrops et Ferry, 1989).

Admettre l'importance du rôle des migrations dans l'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien du Sud-Est de la France, conduit à repousser le problème de l'individualisation de nouveaux taxons dans leur province d'origine. Les hypothèses phylétiques sont donc différentes de celles qui sont proposées lorsqu'on admet une évolution sur place dans le bassin vocontien et ses bordures. J'ai été confronté à plusieurs reprises au problème des migrations ou de l'évolution sur place. Il semble que beaucoup d'espèces se sont individualisées sur place et que les différentes phases de renouvellements (apparitions, disparitions) soient contrôlées par les modifications du milieu.

Les phases évolutives ne sont apparemment pas liées aux inversions du champ magnétique terrestre, comme le proposent Besse *et al.* (1986) (fig. 36). Contrairement à leurs assertions, les renouvellements ne coïncident pas exactement avec les inversions du champ

Coupe synthétique du bassin vocontien

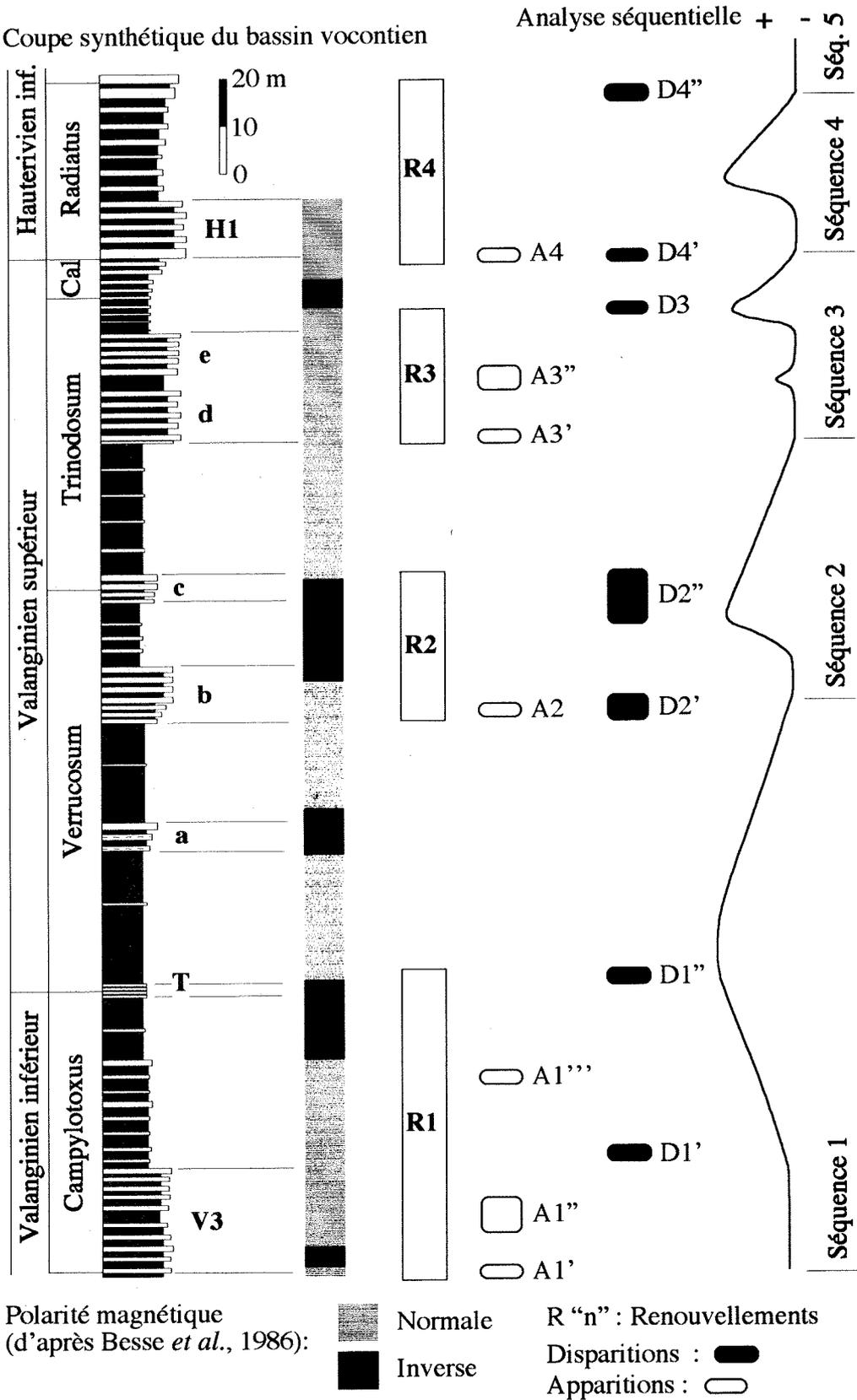


Fig. 36 - Comparaisons des différentes phases évolutives de la faune d'ammonites et des inversions du champ magnétique terrestre du Valanginien-Hauterivien basal.

magnétiques terrestre. Seule la phase d'apparition de la base de la zone à *Campylotoxus* (A1') et certaines crises fauniques du Valanginien supérieur (D1" ; D2" et D3) semblent être contemporaines de ces périodes d'inversions. Ces corrélations sont donc trop peu nombreuses pour pouvoir invoquer une relation directe entre inversions du champ magnétique terrestre et évolution des faunes d'ammonites.

De plus, certaines phases évolutives de la faune d'ammonites (A1"- A1"' ; A2 ; A3 et A4) ne correspondent à aucune période d'inversion. Inversement, la double inversion du champ magnétique de l'horizon à *Pronecostatum* (faisceau «a») n'a aucune influence sur l'évolution des faunes d'ammonites.

Aucun synchronisme réellement démonstratif n'a donc pu être observé entre les phases d'apparitions et de disparitions de la faune d'ammonites et les inversions du champ magnétique terrestre. «Cependant, on sait que le passage d'un état stable à un autre lors d'une inversion est de l'ordre de quelques milliers d'années pendant lequel le champ cesse ou diminue beaucoup (Harrison et Somayasulu, 1966). Les rayons cosmiques pourraient alors arroser la totalité de la Terre et leur effet mutagène modifier profondément et rapidement certains groupes vivants (Uffen, 1963)» (in Dercourt *et al.*, 1986).

La diminution de la superficie des niches écologiques lors de l'abaissement du niveau marin relatif semble incompatible avec l'apparition de nouveaux taxons. En effet, ces phases d'abaissement du niveau marin relatif sont habituellement considérées comme des périodes de «stress» biologique néfastes à l'évolution des différents groupes d'organismes, car elles induisent une compétition interspécifique qui favorise les taxons les mieux adaptés et la disparition d'un grand nombre d'espèces.

Cependant, ces périodes d'abaissement du niveau marin relatif peuvent progressivement morceler l'aire de distribution d'une espèce ancestrale stable (Hallam, 1978). De nombreuses petites populations de cette espèce «souche» seront donc isolées de la population originelle. Cet isolement peut être dû à la création de barrières géographiques mais aussi aux changements de la composition chimique (salinité, etc) et de température de l'eau. Les populations marginales, qui s'adapteront avec succès à ces nouvelles contraintes environnementales, seront à l'origine de nouvelles espèces, en équilibre avec le milieu.

A titre d'exemple, lors de la dernière glaciation (20 000 ans BP), la baisse relative de 120 m du niveau de la mer exonde plus de 7 % de la superficie des plateaux continentaux et le domaine benthique lié à la zone photique diminue de plus de 80 % (Schaaf, 1994). Cette diminution (ou augmentation) drastique de la superficie des niches écologiques du plateau continental est vraisemblablement l'un des moteurs essentiels du renouvellement de la biosphère marine.

La disparition de nombreux organismes benthiques lors des périodes d'abaissement du niveau marin relatif serait alors susceptible de favoriser le développement d'organismes necto-benthiques comme les ammonites, qui seraient moins directement affectées par ces variations paléoécologiques.

En tout cas, dans l'exemple du Valanginien-Hauterivien inférieur, la conquête de nouveaux biotopes lors des regressions de troisième ordre est apparemment plus favorable à la spéciation des ammonites que lors des transgressions de troisième ordre qui correspondent le plus souvent aux périodes de disparitions.

Les périodes de transgressions de troisième ordre seraient le résultat de bouleversements tectoniques globaux qui, par l'intermédiaire d'une plus grande activité volcanique associée, agiraient indirectement sur le climat pour amplifier le signal de Milankovitch et donc l'amplitude des oscillations glacio-eustatiques à haute fréquence (Ferry, 1991) (fig. 13). L'amplification momentanée de l'oscillation à haute fréquence du niveau marin lors des périodes de transgressions de

troisième ordre engendre des émergences répétées des domaines de plate-forme qui modifient rapidement la superficie des niches écologiques et leur distribution spatiale. **Ces modifications paléoenvironnementales peuvent alors expliquer la disparition de nombreux taxons qui sont incapables de s'adapter aux transformations trop rapides du milieu.**

La détérioration climatique permet, non seulement d'expliquer la migration de faunes boréales dans les cortèges transgressifs de troisième ordre, mais aussi la disparition des taxons mésogéens non adaptés à ce refroidissement.

De plus, lors des transgressions, la remise en communication de certains biotopes auparavant isolés conduit vraisemblablement à la disparition de certaines espèces (Dercourt *et al.*, 1986).

Les périodes d'expansion des dorsales océaniques, qui sont certainement à l'origine de l'activité tectonique globale (fig. 9), modifient la composition chimique des océans qui est susceptible de moduler également l'évolution de la biosphère marine (Dercourt *et al.*, 1986). L'effet de l'hydrothermalisme sur la composition de l'eau de mer se combine avec celui dû à l'inondation des plates-formes, qui remobilise en grande quantité des éléments tel que le carbonate (Dercourt *et al.*, 1986).

Enfin, quel que soit le régime alimentaire des ammonites (Lehmann, 1981), les variations de la productivité planctonique, entre les périodes à dominante calcaire et celles à dominante mameuse, pourraient avoir directement ou indirectement un impact sur la diversité et/ou l'abondance des ammonites.

1-5 - CONCLUSIONS

L'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur comporte cinq renouvellements majeurs (R1 à R5) (fig. 31). La limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur est caractérisée par le renouvellement faunique le plus important (R1). Il est en effet marqué par l'apparition de nombreux genres, qui seront à l'origine de la faune du Valanginien supérieur, et par la disparition massive de la faune du Valanginien inférieur. Cette coupure majeure dans l'évolution de la faune d'ammonites va donc à l'encontre d'une subdivision tripartite du Valanginien proposée par Bulot *et al.* (1993).

Les renouvellements sont constitués d'une période d'apparitions et d'une phase de disparitions qui correspondent respectivement aux cortèges de bas niveau marin relatif et aux cortèges transgressifs de troisième ordre. Ces événements affectent simultanément plusieurs espèces d'ammonites appartenant à des familles différentes. Les crises fauniques intéressent le plus souvent les taxons nouvellement apparus.

Les renouvellements correspondent seulement aux intervalles stratigraphiques dans lesquels les peuplements d'ammonites sont à la fois les plus riches et les plus diversifiés. Ils s'achèvent avant l'inondation maximale de la transgression (SIM).

Ils sont suivis par des périodes de stases évolutives qui sont contemporaines des cortèges de haut niveau marin relatif de troisième ordre. Ils sont caractérisés par la faible diversité et la pauvreté de la faune d'ammonites.

L'évolution de la faune d'ammonites est donc apparemment rythmée par les variations du niveau marin relatif de troisième ordre ; elle coïncide souvent avec les limites de séquences

stratigraphiques (LS et SIM). Ces corrélations suggèrent que les mécanismes de contrôle de la sédimentation influencent également l'évolution de la faune d'ammonites par le biais des modifications paléoenvironnementales. Il est toutefois très difficile d'estimer le poids respectif des différents facteurs tels que les variations eustatiques, climatiques, paléomagnétiques.

2 - ANALYSE QUANTITATIVE DE LA SUCCESSION DES PEUPELEMENTS D'AMMONITES

Contrairement à l'étude des transformations fauniques qui s'intéressaient plus particulièrement aux groupes à évolution rapide, l'analyse quantitative de la succession des peuplements d'ammonites considère la totalité de la faune d'ammonites. L'étude des variations de la composition des spectres fauniques au cours du temps implique obligatoirement une récolte intensive pour que l'échantillonnage soit représentatif d'une population. Les coupes ont donc été sélectionnées en fonction de leur richesse en ammonites et de leurs conditions d'affleurements afin de s'affranchir au mieux des aléas de récoltes.

La première partie de cette étude quantitative ne concerne cependant que les bancs calcaires de l'alternance. Dans les niveaux marneux des séries alternantes, les conditions de récolte sont beaucoup plus difficiles et il est impossible de rassembler des populations abondantes aisément déterminables. La comparaison des spectres fauniques entre le banc et l'interbanc n'a pu être réalisée que lorsqu'on rencontre de nombreuses faunes pyriteuses dans les marnes.

2-1 - ANALYSE QUANTITATIVE SUR L'ENSEMBLE DE L'INTERVALLE VALANGINIEN-HAUTERIVIEN INFÉRIEUR

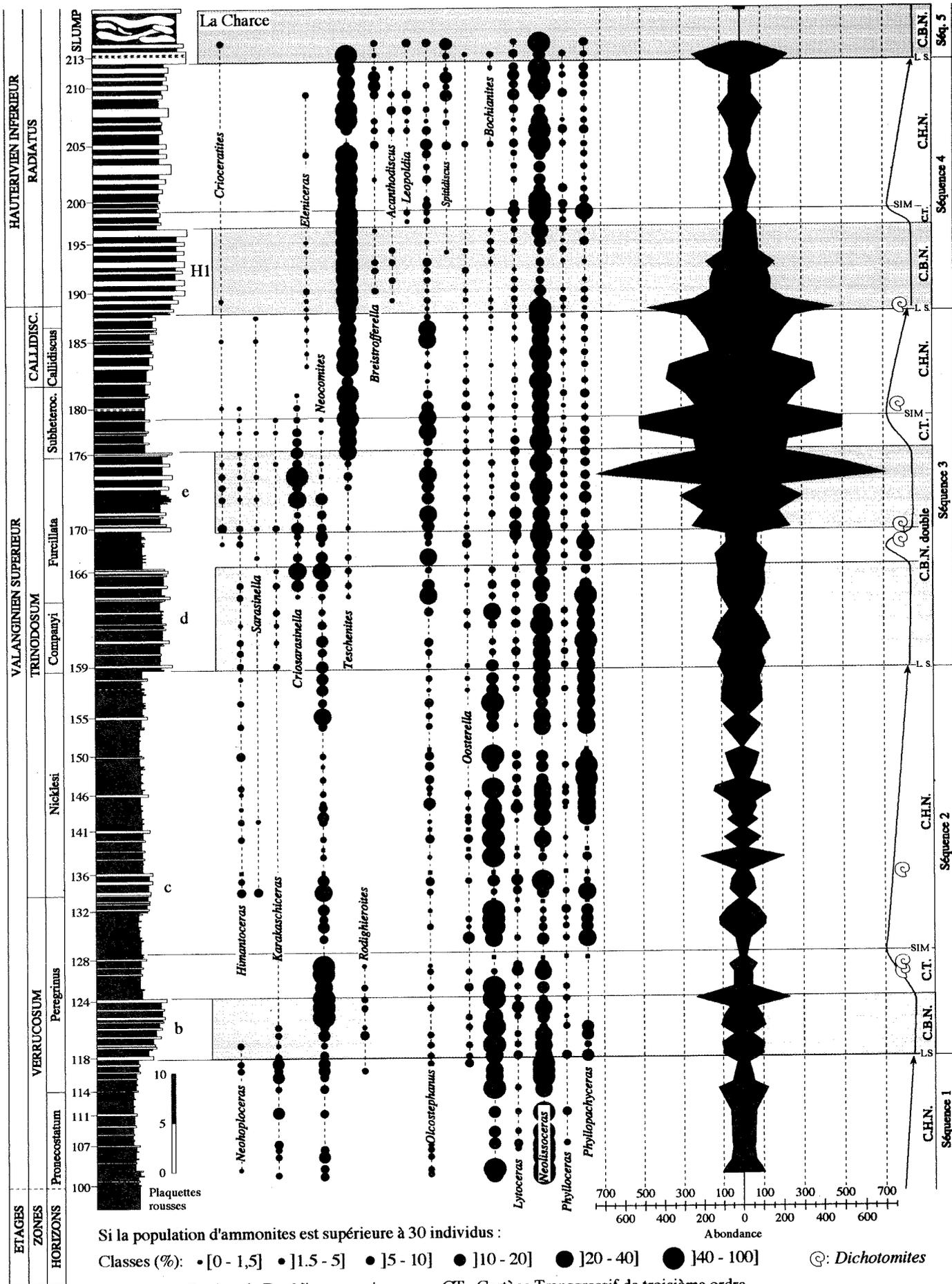
Cette étude quantitative a été réalisée principalement à partir des coupes de Vergol (fig. 32) pour le Valanginien inférieur et de La Charce (fig. 23 et 37) pour le Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur. Contrairement aux autres coupes étudiées, elles présentent l'avantage d'être uniformément riches en ammonites, ce qui permet d'analyser de façon continue les variations de l'abondance relative des différents taxons au cours du temps.

L'étude de la composition des spectres fauniques des différentes coupes étudiées met en évidence que la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur est principalement représentée par les Haploceratidés et les Phylloceratidés qui constituent assez fréquemment plus de 50 % de l'assemblage faunique d'un banc. Cependant, si les *Neolissoceras* sont représentés quantitativement de façon relativement homogène sur l'ensemble du Valanginien-Hauterivien inférieur, les Phylloceratidés régressent notablement à partir du sommet de l'horizon à *Furcillata*. Leur pourcentage ne dépasse alors que très rarement les 10 % (fig. 37).

Les *Bochianites*, qui étaient massivement représentés depuis le sommet du Valanginien inférieur (fig. 32), montrent une chute spectaculaire de leur pourcentage dans le premier paquet calcaire du bas niveau double de la zone à *Trinodosum* (fig. 37). Ils constituent alors très souvent moins de 5 % de la composition des spectres fauniques jusqu'à leur disparition au sommet de la zone à *Loryi* (fig. 23).

Les *Lytoceras* sont très peu abondants ; ils représentent généralement moins de 10 % de la population totale. Ce genre est cependant relativement mieux représenté dans la partie inférieure de la zone à *Campylotoxus* où leur fréquence varie parfois entre 10 et 20 % (fig. 32).

Les Oosterellidés et les *Himantoceras* constituent toujours une part très faible des assemblages fauniques, chacun ne dépassant que très rarement les 5% (fig. 37).



Si la population d'ammonites est supérieure à 30 individus :

Classes (%): • [0 - 1,5] • [1,5 - 5] • [5 - 10] ● [10 - 20] ● [20 - 40] ● [40 - 100]

⊙ : *Dichotomites*

■ Cortège de Bas Niveau marin relatif de troisième ordre

CT : Cortège Transgressif de troisième ordre

CHN : Cortège de Haut Niveau marin relatif de troisième ordre

LS : Limite de Séquence - SIM : Surface d'inondation maximale

L'étude des transformations fauniques a montré que les renouvellements correspondaient aux périodes pendant lesquelles les peuplements sont à la fois les plus riches et les plus diversifiés. Les phases successives de spéciations s'effectuaient principalement chez les Neocomitidés et les Olcostephanidés. Les variations les plus importantes de la composition des spectres fauniques au cours du Valanginien-Hauterivien inférieur sont donc imputables à l'augmentation ou à la diminution de la diversité au sein de ces deux familles. Elles seront donc analysées par rapport aux différentes phases de renouvellements.

La zone à *Campylotoxus* est caractérisée par l'abondance relative des Neocomitidés et des Olcostephanidés qui constituent généralement près de 40 % des assemblages fauniques (coupe de Vergol, fig. 32). Cependant, on peut remarquer que lorsque la fréquence des *Busnardoites* diminue dans la partie inférieure de l'horizon à *Biassalensis*, celle des *Olcostephanus* augmente. Ce phénomène se reproduit avec la disparition des *Busnardoites*, dans la partie basale de l'horizon à *Platycostatus*. Inversement, l'explosion des *Neocomites* (35,7 % dans le banc VGL 105) au tout début de l'horizon à *Verrucosum* se manifeste par le déclin des *Olcostephanus*, malgré l'apparition des *S. verrucosum*. Cet événement est contemporain d'une baisse de la fréquence des *Bochianites* et des *Neolissoceras*.

L'abondance des *Neocomites*, principalement représentés par *N. neocomiensis*, reste importante jusqu'au sommet de la zone à *Verrucosum* (fig. 37). La disparition de *K. pronecostatum* est rapidement suivie par une forte augmentation du pourcentage des *Neocomites* qui atteignent plus de 40 % de la population avec l'apparition des *N. peregrinus*, dont la fréquence est très souvent supérieure à 20 % de la population totale (25,5 % dans le banc LCH 122) (fig. 22).

La domination des *Neocomites* affecte également la représentativité des *Karakaschiceras* et des *Neohoploceras* qui étaient déjà peu abondants dans la zone à *Campylotoxus* (fig. 32).

La partie inférieure de la zone à *Trinodosum* est caractérisée par une diminution importante du pourcentage des Neocomitidés et des Olcostephanidés, qui atteignent parfois seulement moins de 5 % de la composition des spectres fauniques (fig. 37). La population d'ammonites est alors essentiellement représentée par les *Bochianites*, dont la fréquence est très souvent supérieure à 40 %, les *Phylloceratidés* (plus de 20 %) et les *Neolissoceras* (plus de 20 %).

La nouvelle augmentation de la fréquence des Neocomitidés est due à l'apparition massive des *Criosarasinella* qui constituent fréquemment plus de 20 % de la composition des spectres fauniques (26,4 % dans le banc LCH 174) (fig. 37). Leur déclin dans la partie supérieure de la zone à *Trinodosum* (horizon à *Subheterocostata*) permet l'explosion des *Teschenites*, qui représentent très rapidement 20 à 40% de l'ammonitofaune. Dans la zone à *Callidiscus*, on note l'explosion de *T. callidiscus* qui constitue généralement plus de 50 % de la population totale d'ammonites (54,6 % dans le banc LCH 183) et parfois plus de 80 % des *Teschenites* (84,3 % dans le banc LCH 183) (fig. 22).

La disparition rapide de cette espèce est suivie par l'augmentation de la fréquence des autres espèces de *Teschenites*. Contrairement aux *T. pachydicranus* qui régressent dès la base de la zone à *Radiatus*, l'abondance des *T. flucticulus* demeure importante. Cette espèce représente en effet très fréquemment plus de 40% de la composition des spectres fauniques (62 % dans le banc LCH 192) (fig. 22).

Fig. 37 - Répartitions stratigraphiques, abondance relative des genres d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de La Charce.

Si les *Olcostephanus* sont de nouveau relativement bien représentés au sommet du Valanginien supérieur, dès la base de l'horizon à *Furcillata*, on remarque néanmoins que la diminution de leur abondance relative coïncide par deux fois avec le fort développement des *Teschenites* : la première est contemporaine de l'explosion de *T. callidiscus* et la deuxième de celle des *T. flucticulus* (fig. 22 et 37).

Les «Endemoceratinés» sont très peu abondants, en particulier les *Leopoldia* et les *Acanthodiscus* qui constituent assez souvent moins de 5% de la population d'ammonites (fig. 37). Les *Breistrofferella* sont plus abondantes et représentent entre 5 et 10% de la composition des spectres fauniques.

Les *Eleniceras* constituent presque toujours moins de 1,5% de la faune d'ammonites (fig. 37).

A la base de la zone à *Loryi*, l'explosion des *Crioceratites* (46,2 % dans le banc LCH 221), qui étaient apparus au sommet de la zone à *Radiatus*, est consécutive à la disparition des *Teschenites*, des *Eleniceras* et de la plupart des «Endemoceratinés» (fig. 23).

Conclusions : Deux groupes d'ammonites ont pu être distingués. Les familles à évolution «lente», telles que les Phylloceratidés, les Haploceratidés, les Bochianitidés et les Lytoceratidés, qui ne montrent pas de variations importantes de leur abondance relative au cours de l'intervalle étudié. Leur grande fréquence confirme que le bassin vocontien correspond à un milieu profond.

Les Néocomitidés et les *Olcostephanidés* se distinguent par des variations plus importantes et plus fréquentes de leurs pourcentages qui modifient de façon remarquable la composition des spectres fauniques. La comparaison de leurs abondances relatives permet de penser qu'il y a eu une compétition écologique entre ces deux groupes. En effet, à plusieurs reprises au cours du Valanginien-Hauterivien inférieur, il apparaît clairement que l'abondance des Néocomitidés se fait au détriment des *Olcostephanidés*. La diminution de la fréquence de l'un de ces deux groupes est sans doute bénéfique à l'autre qui semble profiter de la libération d'une partie des niches écologiques laissées vacantes.

Il n'existe apparemment pas de relations entre les modifications de la composition des spectres fauniques et les variations du niveau marin relatif de troisième ordre. Aucune liaison n'a pu être mise en évidence également entre les variations de l'abondance absolue de plusieurs genres et les variations du niveau marin relatif de troisième ordre (Reboulet, 1991).

2-2 - VARIATIONS DES PEUPELEMENTS D'AMMONITES AU NIVEAU BANC-INTERBANC

La comparaison des spectres fauniques entre bancs et interbancs au sein des séries alternantes marnes-calcaires avait déjà été effectuée pour la microfaune (Darmedru *et al.*, 1982 ; Darmedru, 1984) mais elle n'avait jamais été réalisée pour les ammonites. Un premier essai a donc été tenté sur une dizaine de couples calcaire-marne localisés à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Vergol (Drôme) (Reboulet et Atrops, 1995) (fig. 24). Cette étude préliminaire a montré qu'il existait de très nettes différences dans la composition des spectres fauniques. Cependant, l'intervalle de temps choisi était restreint et ne permettait pas

de faire des comparaisons entre les différents cortèges sédimentaires qui composent une séquence stratigraphique de troisième ordre. Sur la même coupe, ce travail a donc été étendu à la quasi-totalité de la zone à *Campylotoxus*, incluant ainsi une trentaine de couples élémentaires dont la succession constitue une séquence stratigraphique de troisième ordre presque complète.

L'étude de la composition des spectres fauniques dans les différents cortèges de cette séquence permet de replacer l'influence des modifications des conditions environnementales sur l'évolution des peuplements d'ammonites dans un cadre de stratigraphie séquentielle. Il ne faut cependant pas perdre de vue que toutes ces modifications sont aussi conditionnées par l'évolution de la faune au cours de l'intervalle étudié, qui peut toutefois être minimisée puisque cette étude est limitée à un intervalle réduit, de l'ordre de la zone d'ammonite (zone à *Campylotoxus p.p.* et horizon à *Verrucosum*).

2-2-1 - Comparaisons des spectres fauniques entre le banc et l'interbanc

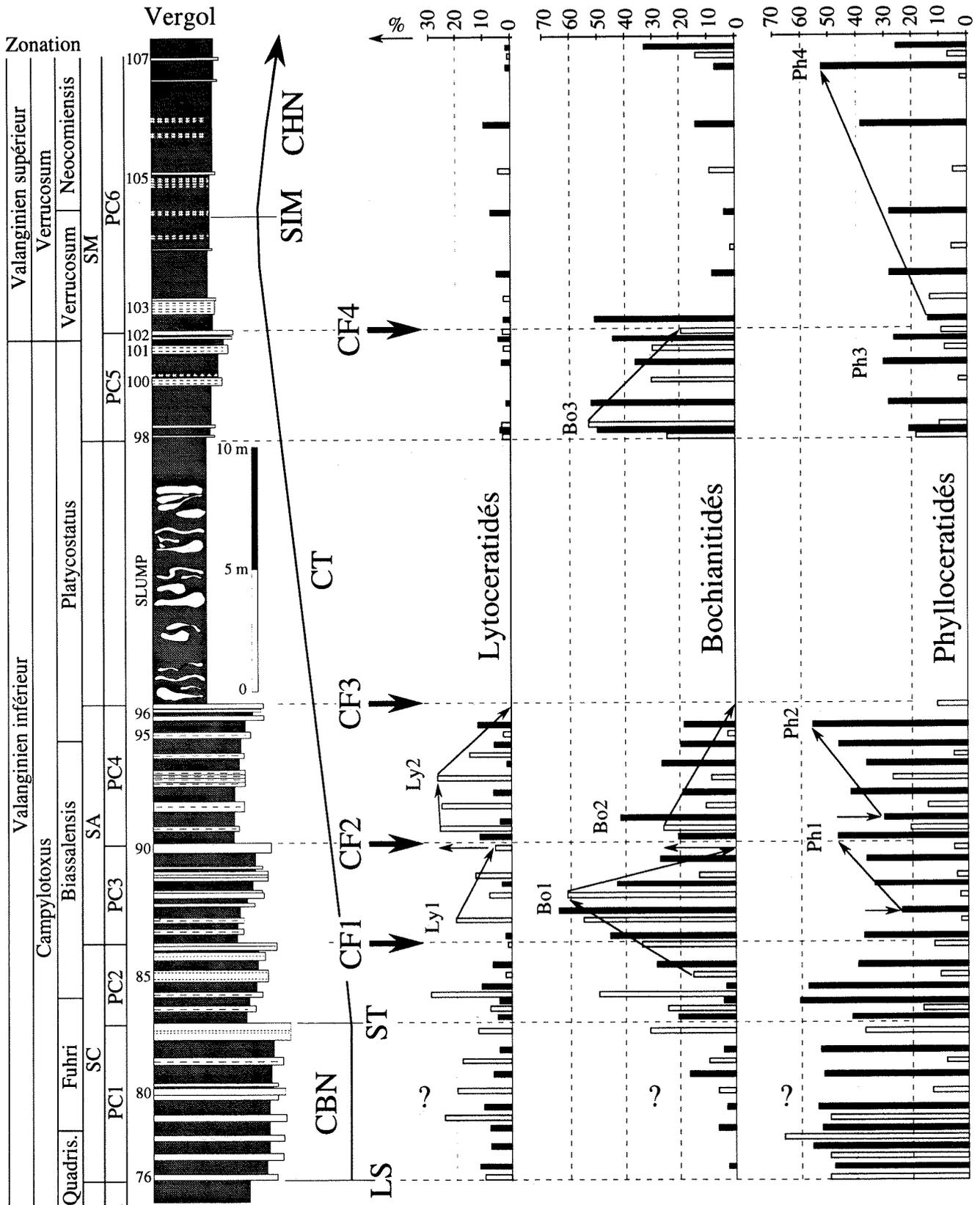
L'aspect quantitatif de cette étude nécessite une récolte importante d'individus à la fois dans les bancs calcaires et dans les interbancs marneux pour que chaque échantillonnage soit représentatif d'une population. Dans les interlits marneux, les conditions de récolte sont beaucoup plus difficiles que dans les bancs calcaires et il est souvent impossible de rassembler des populations abondantes aisément déterminables. Par contre, certains niveaux marneux sont très riches en faunes pyriteuses et la comparaison avec la faune des bancs calcaires peut être réalisée. Mais dans ce cas il faut veiller à ce qu'il n'y ait aucun mélange entre la faune des différents niveaux marneux.

Le Valanginien inférieur sommital et la base du Valanginien supérieur de la coupe de Vergol sont bien adaptés à ce style d'étude, car ces niveaux sont caractérisés par des marnes très riches en ammonites pyriteuses et par des bancs calcaires suffisamment fossilifères. Cette coupe, composée d'une série alternante irrégulière où l'épaisseur des bancs calcaires et surtout celle des interbancs marneux sont très variables, a pu être subdivisée en trois parties : une série à dominante calcaire à la base de la zone à *Campylotoxus* (bancs 76 à 82), une série intermédiaire marno-calcaire (bancs 83 à 96) et une série à dominante marneuse localisée au sommet de la zone à *Campylotoxus* et à la base de la zone à *Verrucosum* (bancs 98 à 107) (fig. 38).

Le nombre d'ammonites récoltées dans les marnes est généralement supérieur à celui des niveaux calcaires, en particulier dans la série à dominante marneuse. Si l'abondance en ammonites pyriteuses est très élevée dans les interlits marneux au sein des séries marno-calcaire et calcaire, le nombre d'ammonites récoltées dans les bancs est par contre souvent inférieur à 30 individus. Les données provenant des bancs calcaires sont donc peu significatives, en particulier pour la base de la coupe.

Chaque spectre faunique concerne six grands groupes de formes : Les Phylloceratidés, les Haploceratidés, les Bochianitidés, les Lytoceratidés, les Olcostephanidés (*Olcostephanus*, *Saynoceras*, *Valanginites*) et les Neocomitidés (*Neocomites*, *Busnardoites*, *Karakaschiceras*, *Neohoploceras*, *Kilianella*).

Le fait que chaque taxon soit représenté à la fois dans les bancs et dans les interbancs suggère que leur abondance originelle n'a pas été modifiée par des processus de fossilisation différentiels entre les calcaires et les marnes. Cette hypothèse pourrait être envisagée si un taxon était systématiquement absent, soit dans les bancs ou soit dans les interbancs, ce qui n'est pas le cas ici. De plus, les conditions de fossilisation ne peuvent expliquer les fortes variations de pourcentage des différents taxons que l'on observe soit dans les calcaires soit dans les marnes, car le mode de conservation est a priori semblable pour tous les bancs ou tous les interbancs.

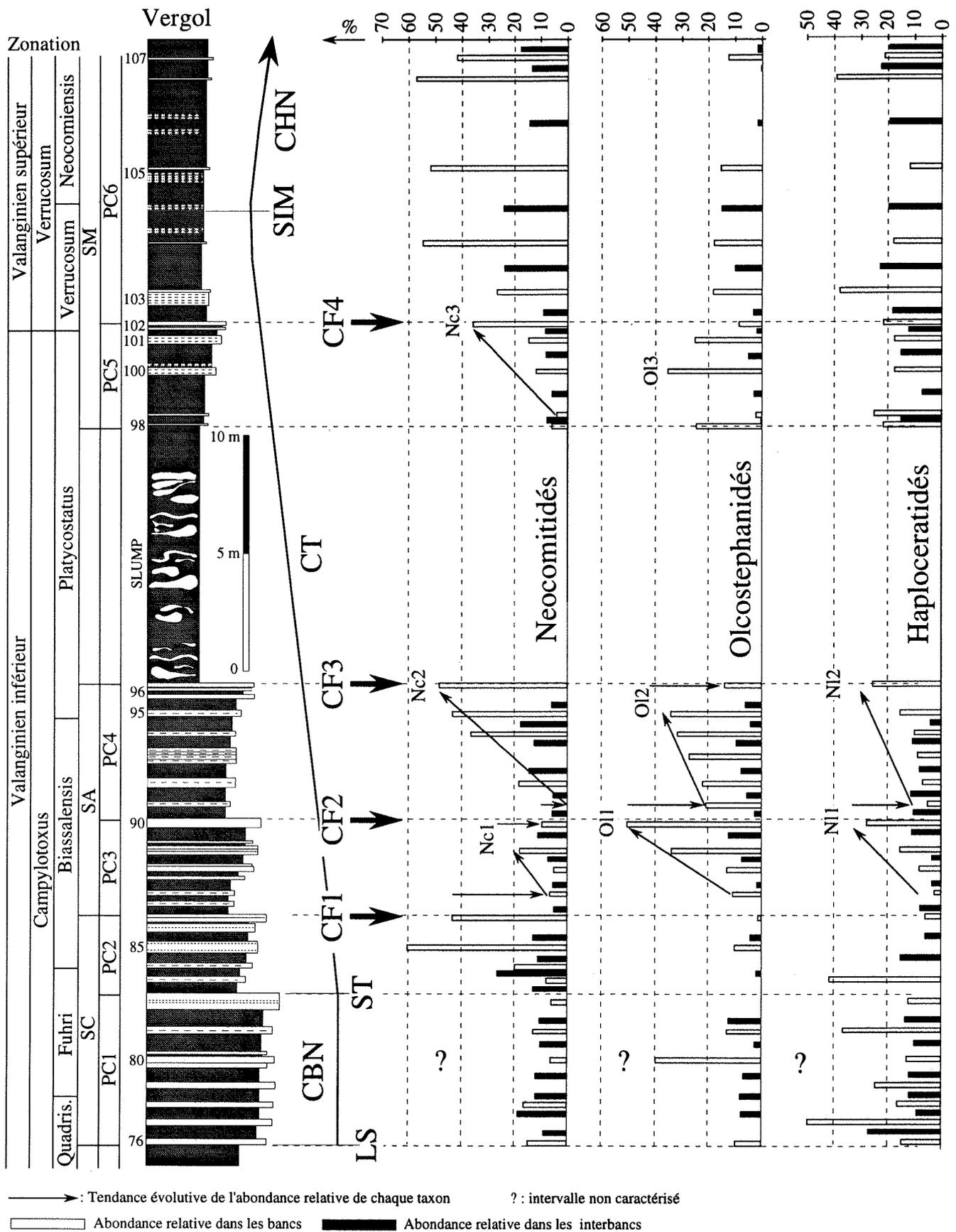


Principaux pics d'abondance maximale des 6 taxons étudiés : Nc 1-4 = Neocomitidés - Ol 1-3 = Olcostephanidés - Ni 1-2 = *Neolissoceras*
 Ph 1-4 = *Phylloceras* - Bo 1-3 = *Bochianites* - Ly 1-2 = *Lytoceras*.

CF 1 à CF 4 : Périodes des principaux changements fauniques

Degré de fiabilité des zones en fonction du nombre total d'ammonites récoltées dans les bancs calcaires :
 Zone très significative: Zone significative: Zone non significative:
 bancs 76 à 84 85 à 96 98 à 107

Fig. 38 - Composition des spectres banc-interbanc de la faune d'ammonites



de la coupe de Vergol à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur.

La très faible quantité d'exemplaires récoltés dans les bancs de la série calcaire basale ne permet pas d'établir des comparaisons fiables entre les spectres fauniques des bancs et des interbancs (fig. 32). Par contre, l'étude des séries marno-calcaire et marneuse met clairement en évidence l'existence d'une cyclicité dans la variation des pourcentages fauniques, rythmée sur l'alternance calcaire-marne (fig. 38). Ainsi, les Phylloceratidés sont nettement plus abondants dans les interlits marneux alors que les Olcostephanidés et les Neocomitidés sont mieux représentés dans les bancs calcaires. Ces différences entre le banc et l'interbanc sont un peu moins marquées pour les autres taxons. Toutefois, les Haploceratidés sont souvent légèrement plus abondants dans les calcaires, tandis que les Bochianitidés sont souvent plus fréquents dans les marnes. Les *Lytocera-tidés*, qui sont mieux représentés dans les bancs de la série marno-calcaire, le sont moins dans ceux de la série marneuse.

2-2-2 - Etude de l'évolution des spectres fauniques entre le banc et l'interbanc en liaison avec la stratigraphie séquentielle (fig. 38)

En domaine pélagique, les séries à dominante calcaire (SC), marno-calcaire (SA) et à dominante marneuse (SM) sont interprétées respectivement comme des bas niveaux marins relatifs de troisième ordre, des cortèges transgressifs et des hauts niveaux marins (Ferry, 1991). Chacun de ces cortèges sédimentaires peut être décomposé plus ou moins facilement en plusieurs unités lithologiques appelées paracycles (PC1 à PC6) qui correspondent à un empilement de quelques couples banc-interbanc dont la polarité calcaire s'accroît vers le sommet de ces unités. Les variations de la composition des spectres fauniques des bancs et des interbancs peuvent être alors comparées aux modifications lithologiques.

a) La série calcaire (PC1) est caractérisée par une faible variation du pourcentage de tous les taxons dans les niveaux marneux, et en particulier des Phylloceratidés qui représentent en moyenne plus de 50 % de la population. Aucune indication ne peut être apportée en ce qui concerne les données provenant des bancs calcaires où, excepté le banc 81 avec 60 exemplaires, le très faible nombre d'individus récoltés ne permet pas d'établir des comparaisons fiables.

b) L'examen de tous les spectres fauniques de la série marno-calcaire permet d'identifier trois parties bien distinctes dans l'évolution de leur composition, qui correspondent aux paracycles 2, 3 et 4.

C'est seulement à partir du banc 85 que les données deviennent significatives. La partie sommitale de l'unité calcaire (PC2) est caractérisée par un changement de la composition des spectres fauniques. Alors que le pourcentage des Neocomitidés demeure relativement stable dans les marnes, ce groupe devient nettement plus abondant dans les bancs 85 et 86 où il constitue respectivement plus de 60 et 40 % des assemblages fauniques.

Cet intervalle est également marqué par une diminution importante de la fréquence des Phylloceratidés entre les interbancs 84 et 85. Les Bochianitidés, jusqu'alors très faiblement abondants dans les marnes, deviennent plus fréquents à la fois dans les calcaires et dans les marnes. Le nombre très faible des Olcostephanidés dans la partie basale de la coupe peut s'expliquer par l'apparition relativement récente de ce groupe, encore peu diversifié.

Les Haploceratidés et les Lytoceratidés ne montrent pas de changements significatifs dans leur abondance et sont toujours très faiblement représentés.

La deuxième unité (PC3) est caractérisée par une augmentation progressive du pourcentage des Phylloceratidés, des Haploceratidés, des Olcostephanidés et dans une moindre mesure des Neocomitidés, et ceci indifféremment dans les bancs et dans les interbancs.

La troisième partie (PC4) montre également une hausse graduelle de l'abondance relative de ces mêmes taxons jusqu'au banc 96, mais uniquement dans les bancs calcaires pour les Neocomitidés, les Olcostephanidés et les Haploceratidés et uniquement dans les marnes pour les Phylloceratidés. Il faut cependant noter que l'abondance relative des Neocomitidés et celle des Olcostephanidés diminue respectivement dans les bancs 90 et 96.

Alors que la fréquence des autres taxons est assez comparable et stable pour ces deux bancs, on remarque que lorsque la fréquence des Olcostephanidés atteint plus de 50 % de la population dans le banc 90, l'abondance des Neocomitidés diminue. C'est l'inverse dans le banc 96 où les Neocomitidés dominent les assemblages fauniques à plus de 50 %. Ceci peut expliquer la baisse de leurs fréquences alors que la tendance globale au sein de ces deux unités est marquée par une augmentation de l'abondance relative. Ces observations confirment l'existence d'un phénomène de compétition directe entre ces deux taxons, qui avait déjà été mis en évidence lors de l'analyse de la variation de la composition des spectres fauniques au cours du Valanginien-Hauterivien inférieur.

Ces deux périodes d'augmentation de l'abondance relative sont séparées par la chute brutale et synchrone de la fréquence des quatre groupes qui correspond à la limite des deux paracycles. La coupure majeure se situe au niveau des Olcostephanidés et des Haploceratidés dont l'abondance relative diminue respectivement de 30 et de 20 % au passage des bancs 90 à 91.

Les Bochianitidés sont par contre beaucoup plus abondants à la base des deux paracycles et ceci indifféremment dans les calcaires et dans les marnes. Cependant la diminution de leur abondance relative vers le sommet de ces deux unités lithologiques se fait plus rapidement dans les bancs que dans les marnes, pour être finalement totalement absent des assemblages fauniques des bancs 90 et 96. La différence entre l'abondance des Bochianitidés dans les bancs et dans les interbancs est donc plus importante au sommet de ces deux paracycles.

Les Lytoceratidés montrent une évolution comparable de leur pourcentage mais uniquement au niveau des bancs calcaires. Les Bochianitidés et les Lytoceratidés présentent également une modification importante et rapide de leur pourcentage au passage des bancs 90 et 91 où leur abondance relative augmente respectivement de 25 % et de 20 %.

c) Au sein de la série marneuse, les variations de pourcentage entre le banc et l'interbanc sont également très importantes pour tous les taxons, excepté pour les Lytoceratidés, qui sont très peu abondants aussi bien dans les calcaires que dans les marnes, et pour les Haploceratidés où seulement les pourcentages des bancs 103 et 106 s'écartent de la valeur moyenne qui est de 20 %. Le changement assez brutal de la composition des spectres fauniques des quatre autres taxons entre le banc 102 et 103 permet de distinguer également deux ensembles dans l'évolution des peuplements qui correspondent aux paracycles 5 et 6.

La première partie (PC5) est caractérisée dans sa partie basale par un pourcentage important de Bochianitidés et ceci indifféremment dans les calcaires et dans les marnes. Alors que leur fréquence diminue progressivement dans les bancs, et qu'elle reste relativement stable dans les marnes, on note parallèlement une augmentation du pourcentage des Neocomitidés dans les calcaires qui est cependant atténuée par celle des Olcostephanidés. Si pour ces deux taxons, cette hausse de l'abondance relative est peu marquée dans les marnes, elle est en revanche beaucoup plus accentuée pour les Phylloceratidés.

La base de la deuxième unité (PC6) est marquée par une baisse brutale du pourcentage des *Bochiantes*, aussi bien dans les marnes que dans les calcaires. Ce genre représente ensuite à peine 15 % des assemblages fauniques. Cette partie est également caractérisée par l'abondance des

Neocomitidés (50 % environ dans les calcaires) qui se développent aux dépens des Olcostephanidés, très peu représentés (moins de 20 %). Dans les interlits marneux, le pourcentage des Phylloceratidés augmente et représente plus de 50 % de l'ammonitofaune dans l'interbanc 106.

2-2-3 - Interprétations

Les variations de la composition des peuplements montrent que l'évolution de l'ammonitofaune est rythmée sur les paracycles. Les changements fauniques sont importants au sein de la série marno-calcaire et un peu moins dans la série marneuse. Ils sont par contre très peu marqués dans la série calcaire où l'abondance relative de la plupart des taxons n'évolue presque pas. Il est alors intéressant de remarquer que l'évolution de la composition des spectres fauniques est d'autant plus marquée que les paracycles sont plus facilement individualisables.

Les relations très étroites existant entre la composition des spectres fauniques et la nature lithologique des différents cortèges sédimentaires sont confortées par leur évolution parallèle au cours d'un paracycle. En effet, la dérive graduelle de la sédimentation vers les calcaires au sein d'un paracycle est à comparer avec les variations progressives de l'abondance relative des taxons. Le changement lithologique brutal entre deux paraséquences se traduit également par des modifications rapides et importantes de la composition des spectres fauniques qui ont permis d'individualiser quatre périodes de changements fauniques (CF1 à CF4) bien distinctes, en particulier au niveau de la série marno-calcaire (fig. 38).

Il est intéressant de remarquer également que si l'augmentation ou la diminution de l'abondance relative de certains groupes sont souvent synchrones au sein de certains paracycles, elles se font parfois d'une façon plus ou moins rapide entre les calcaires et les marnes. Ainsi, de la base au sommet des paracycles 3, 4 et 5, on observe dans certains cas une diminution de l'abondance relative des Bochianitidés et une augmentation des Haploceratidés, des Neocomitidés et/ou des Olcostephanidés mais qui se font plus rapidement dans les calcaires que dans les marnes. Chez les Phylloceratidés, ce contraste est également maximal au sommet des paracycles 3, 4 et 6 mais l'augmentation des fréquences est plus rapide dans les niveaux marneux.

Les différences de pourcentages de chacun de ces taxons entre les bancs et les interbancs sont donc plus importantes et maximales au sommet des paracycles. Il faut noter que ces écarts de pourcentage entre les calcaires et les marnes sont encore plus accentués au sommet du paracycle PC4 car les tendances observées dans les calcaires sont inverses dans les marnes et réciproquement.

Sur l'intervalle étudié, la succession des pics d'abondance maximale des Phylloceratidés, des Bochianitidés, des Neocomitidés et des Olcostephanidés se fait d'une façon déterminée.

Ainsi, les pics d'abondance des Bochianitidés, observés à la base des paracycles 3, 4 et 5, indifféremment dans les calcaires et dans les marnes, sont suivis et remplacés au sommet de ces paracycles par des pics d'abondance d'Olcostephanidés et de Neocomitidés, tous deux mieux marqués au niveau des calcaires.

Cependant, si la fréquence de ces deux derniers groupes augmente parallèlement jusqu'au sommet de ces paracycles, témoignant des mêmes exigences écologiques, alternativement, un de ces deux taxons devient prépondérant aux dépens de l'autre. Ces observations confirment l'hypothèse d'un phénomène de compétition directe entre les Neocomitidés et les Olcostephanidés qui occupaient vraisemblablement les mêmes niches écologiques.

Il semblerait que la dominance de l'un de ces deux groupes soit conditionnée par l'abondance des Bochianitidés qui précèdent. En effet, les pics d'abondance d'Olcostephanidés succèdent à des

pics d'abondance de Bochianitidés qui sont supérieurs ou égaux à 50 %, alors que ce pourcentage est inférieur à cette valeur lorsque ce sont les Neocomitidés qui dominent ensuite. Il y a peut être là aussi des relations écologiques entre les Bochianitidés et les Neocomitidés. Le développement important des Bochianitidés à la base des paracycles ralentirait celui des Neocomitidés, ce qui permettrait l'explosion des Olcostephanidés au sommet de ces paracycles.

L'augmentation synchrone de l'abondance relative des Neocomitidés et des Olcostephanidés est à relier avec l'augmentation du pourcentage des Phylloceratidés dans les marnes et parfois dans les calcaires, car lorsque les Neocomitidés dominent les assemblages fauniques par rapport aux Olcostephanidés, on observe parallèlement une diminution des Phylloceratidés dans les bancs.

2-2-4 - Discussions

Sur l'intervalle étudié, la composition des peuplements d'ammonites est rythmée non seulement sur l'alternance, mais aussi sur les paracycles. De tels changements fauniques, calqués sur l'alternance, ont été également observés à partir d'études faites sur d'autres groupes comme les nannofossiles et les microfossiles (Noël, 1968 ; Darmedru *et al.*, 1982). Très récemment, une étude sur les foraminifères benthiques du bassin vocontien au Crétacé inférieur montre des évolutions cycliques de leurs associations, à différentes échelles, qui se calquent sur les séquences de dépôts *sensu* Vail (1987), et en particulier sur les paraséquences (Magniez-Jannin, 1992). L'évolution de ces organismes semble donc étroitement liée à celle de la lithologie. Un facteur de contrôle commun, agissant directement ou indirectement sur le monde biologique, pourrait expliquer leur évolution parallèle, au moins à l'échelle de la paraséquence.

Le mécanisme le plus souvent avancé pour expliquer la mise en place de l'alternance (cycles à haute fréquence) est le glacio-eustatisme sous contrôle climatique (Ferry, 1991) (fig. 8). Les différences observées dans la composition des spectres d'ammonites entre le banc et l'interbanc pourraient également être sous la dépendance du facteur climatique comme cela a déjà été envisagé pour la microfaune (Cotillon *et al.*, 1980 ; Darmedru *et al.*, 1982 ; Darmedru, 1984). La similitude de l'évolution de la faune au niveau des paracycles suggère que ces cycles à plus basse fréquence étaient liés au climat.

En effet, il semble que le développement des Neocomitidés, des Olcostephanidés et dans une moindre mesure celui des Haploceratidés, soit favorisé lorsque la sédimentation devient plus calcaire au sommet des paracycles. Ceci est en accord avec leur représentation plus importante dans les bancs calcaires que dans les interlits marneux. Inversement, l'apogée des Bochianitidés se produit lorsque la sédimentation redevient plus marneuse, c'est-à-dire à la base des paracycles. La diminution plus rapide de leur abondance dans les bancs vers le sommet des paracycles confirme ces observations.

Cependant, l'évolution particulière des Phylloceratidés tendrait à infirmer cette hypothèse. Ce groupe, qui est nettement plus abondant dans les interlits marneux que dans les bancs calcaire, montre une augmentation de son abondance dans les marnes vers le sommet des paracycles alors que la sédimentation devient apparemment plus calcaire. Seule une mesure précise du taux de carbonate permettrait de savoir si les marnes du sommet des paracycles sont plus ou moins carbonatées que celles de la base.

Cette étude quantitative a montré que les différences de pourcentage de chacun des taxons entre les bancs et les interbancs étaient plus importantes au sommet des paracycles et que les variations de la composition des spectres fauniques étaient apparemment mieux marquées au sein

du cortège transgressif de troisième ordre (plus particulièrement à sa base) que dans les cortèges de bas et de haut niveau marin relatif de troisième ordre. Ces observations suggèrent que l'intensité du ou des facteurs de contrôle n'est apparemment pas identique au sein d'un paracycle et au sein d'un cortège de troisième ordre. L'amplification momentanée du glacio-eustatisme à haute fréquence lors des périodes de transgression de troisième ordre (Ferry, 1991) (fig. 13) pourrait expliquer les fortes variations de la composition des spectres fauniques entre bancs-interbancs observées à ce niveau. Il est alors possible que le contraste climatique soit également plus marqué au sommet des paracycles qu'à leur base.

Toutefois, si le parallélisme observé entre les rythmes fauniques et lithologiques suggère une correspondance, ces étroites relations n'impliquent pas obligatoirement qu'ils dépendent des mêmes facteurs de contrôle. En effet, même si les variations climatiques sont réellement responsables des changements lithologiques à hautes fréquences (alternances et paracycles), elles n'ont peut-être eu aucune influence, même indirecte, sur l'évolution de la faune. Celle-ci pourrait être contrôlée par un ou plusieurs facteurs, indépendants des changements climatiques. Mais le synchronisme de l'évolution faunique et lithologique ne permet pas de dissocier le ou les facteurs qui les contrôlent.

La rareté des informations écologiques concernant les ammonites ne nous permet pas de répondre définitivement. Il ne faudrait pas négliger l'influence d'autres facteurs tels que les variations du niveau marin, qui peuvent également être sous le contrôle de la tectonique. Elles conditionnent l'augmentation ou la diminution des niches écologiques au niveau des mers épicontinentales et conduisent à des compétitions écologiques entre les divers taxons.

Cet eustatisme était également susceptible de modifier la répartition spatiale de certains groupes qui vivaient dans une tranche bathymétrique donnée et de les obliger à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales, pouvant être néfastes à certains groupes.

Les variations du niveau marin modifiaient certainement les circulations océaniques, ce qui pouvait modifier les apports nutritifs et la productivité primaire.

2-2-5 - Conclusions

Toutes ces données montrent qu'il y a une évolution cyclique, à différentes échelles, de la composition des assemblages d'ammonites. Ainsi, les Neocomitidés, les Olcostephanidés et les Haploceratidés qui sont mieux représentés dans les bancs sont également plus abondants au sommet des paracycles qui marquent une dérive de la sédimentation vers le pôle calcaire.

Inversement, la fréquence des Biochianitidés, plus importante dans les marnes, diminue au sommet des paracycles. Une compétition entre les Neocomitidés et les Olcostephanidés est également mise en évidence.

Le parallélisme entre les rythmicités faunique et lithologique suggère une correspondance. **Il est alors possible que les facteurs qui contrôlent le dépôt des formations lithologiques, soient également responsables des changements fauniques en modifiant les conditions environnementales.** Si le facteur climatique est le plus souvent évoqué, il ne faut pas non plus négliger l'influence directe des variations du niveau marin, qui ont pu jouer parallèlement. Les modifications du milieu ont pu induire des phénomènes de compétition entre les différents groupes.

Chapitre 4

BIOZONATION DU VALANGINIEN- HAUTERIVIEN INFÉRIEUR

1 - INTRODUCTION

L'étude paléontologique, qui a été réalisée à partir d'un matériel abondant et bien repéré stratigraphiquement, a permis de retracer de façon détaillée l'évolution de la faune d'ammonites au cours du Valanginen-Hauterivien inférieur. Les Neocomitidés, bien représentés et évoluant rapidement, constituent un matériel de choix pour l'établissement d'une zonation précise.

Le nouveau découpage proposé a été effectué essentiellement à partir de la coupe très fossilifère de La Charce (fig. 21, 22, 23), où la succession des faunes est pratiquement complète de la zone à *Campylotoxus* à la zone à *Nodosoplicatum*. Certaines unités biostratigraphiques du Valanginien inférieur et du Valanginien supérieur ont été également définies respectivement à partir de la coupe de Vergol (fig. 24) et de l'hypostratotype d'Angles (fig. 20).

La succession des faunes établie à partir de ces trois coupes de référence se retrouve pratiquement identique sur les autres profils étudiés. Elle est synthétisée par la figure 39. Les corrélations lithologiques très fines (banc à banc) permettent parfois de préciser la zonation sur les coupes qui sont moins riches en ammonites.

Les différentes zones de l'intervalle stratigraphique étudié ont été seulement subdivisées en horizons (fig. 40). L'utilisation de sous-zones nécessite leur reconnaissance sur un plus vaste domaine. L'extension verticale des faunes d'ammonites du Valanginien et de l'Hauterivien étant encore mal connue dans plusieurs secteurs du domaine téthysien, cette nouvelle échelle biostratigraphique n'est pour le moment valable que pour le Sud-Est de la France.

La plupart des biohorizons débutent à l'apparition de l'espèce-indice et sont caractérisés par une association faunique particulière. Chaque fois que cela a été possible, le choix des marqueurs biostratigraphiques a été guidé par les critères suivants : faible extension verticale, abondance, fort potentiel de corrélation entre le bassin et les plates-formes environnantes, identification aisée.

Afin d'homogénéiser la zonation, priorité a été donnée aux taxons appartenant à la famille des Neocomitidés, groupe toujours bien représenté et à évolution rapide. Entre chaque phase de renouvellement, il existe des périodes de plus faibles transformations fauniques où même l'évolution des Neocomitidés est «ralentie». Il devient alors plus difficile d'effectuer un découpage très fin.

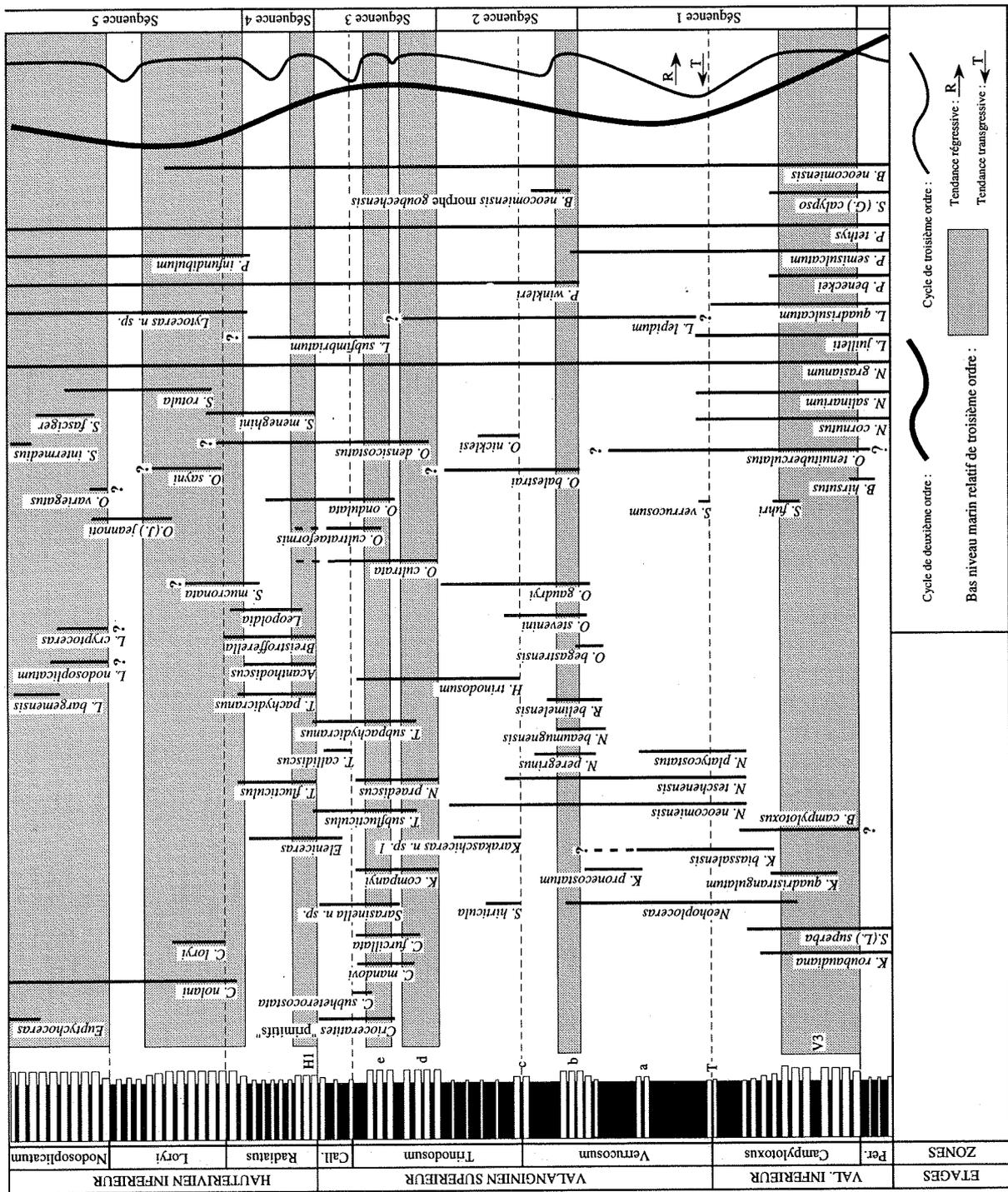


Fig. 39 - Répartition des principales espèces d'ammonites du Valangien-Hauterivien inférieur.

2 - BIOZONATION DU VALANGINIEN-HAUTERIVIEN INFÉRIEUR (fig. 40)

2-1 - LE VALANGINIEN INFÉRIEUR SOMMITAL

V3 - La zone à *Campylotoxus* débute à l'apparition de l'espèce-index (*Busnardoites campylotoxus*), qui d'après mes données s'étend sur la quasi-totalité de la zone. Elle commence dans la banc 67 de la coupe de Barret-le-Bas (Hautes-Alpes) (Busnardo et Thieuloy, 1979), qui a été choisie comme coupe de référence, et elle se termine à l'apparition des premiers *Saynoceras verrucosum* (banc 93), qui marquent le début de la zone sus-jacente. L'importante phase de diversification du sommet du Valanginien inférieur a permis d'individualiser 4 horizons dans la zone à *Campylotoxus* : les biohorizons à *Quadrirangulatum*, à *Fuhri*, à *Biassalensis* et à *Platycostatus*.

La connaissance de l'extension de *Neolissoceras salinarium* dans le bassin vocontien permet d'effectuer des corrélations précises entre la zone à *Campylotoxus* et la zone à *Salinarium* définie par Company (1987) dans les Chaînes bétiques. *N. salinarium* a la même extension dans ces deux régions où les deux zones sont pratiquement équivalentes. Mais leurs limites inférieures ne sont pas exactement corrélables. En effet, la base de la zone à *Salinarium*, qui débute à l'apparition de *Baronnites hirsutus*, au-dessous des premiers *B. campylotoxus*, appartient encore à la zone à Pertransiens. L'horizon à *Hirsutus* (Busnardo et Thieuloy, 1979) qui a d'abord été placé à la partie supérieure de la zone à Pertransiens, puis à la base de la zone à *Campylotoxus* (Bulot *et al.*, 1993), n'a malheureusement jamais été défini. En proposant de faire débiter cet horizon à l'apparition de l'espèce indice, c'est-à-dire au-dessous des premiers *B. campylotoxus*, on peut considérer *ipso facto*, qu'il constitue, au sommet de la zone à Pertransiens, l'horizon immédiatement sous-jacent à l'horizon à *Quadrirangulatum* et qu'il n'y a aucun recouvrement entre les deux (Atrops et Reboulet, 1995).

V3-1 - L'horizon à *Karakaschiceras quadrirangulatum* (Atrops et Reboulet, 1995) débute à l'apparition de *B. campylotoxus* qui est associée à *K. quadrirangulatum*. On rencontre également *N. salinarium*, *Neolissoceras cornutus*, *Kilianella roubaudiana*, *Sarasinella (Luppovella) superba*, *Ptychophylloceras semisulcatum*, *Lytoceras quadrisulcatum*, *Lytoceras juilleti* et *Phyllopachyceras aff. beneckeii*. La base de cet horizon est caractérisée par les derniers *B. hirsutus*. L'horizon se termine à l'apparition des premiers *Saynoceras fuhri*.

La coupe de référence (bancs 76 à 96) est choisie à La Charce (fig. 21). Cet horizon n'a pu être individualisé sur les autres coupes étudiées. Cependant, la position stratigraphique de *K. quadrirangulatum* sur la coupe de Barret-le-Bas (Hautes-Alpes), à la base de la zone à *Campylotoxus* (fig. 13, p. 44 *in* Busnardo et Thieuloy, 1979), est cohérente avec son extension verticale sur la coupe de La Charce. Cette espèce n'a pas été citée en domaine de plate-forme. L'espèce-indice est le premier représentant du genre *Karakaschiceras* dans le Sud-Est de la France où elle était seulement connue par des tours internes pyriteux. Les exemplaires calcaires complets que nous avons récoltés, s'accordent bien avec les figurations données par Kutek *et al.* (1987) des formes adultes de l'espèce.

V3-2 - L'horizon à *Saynoceras fuhri* (Atrops et Reboulet, 1995) correspond à l'extension de l'espèce-indice, qui à l'exception de *B. hirsutus*, est associée aux espèces citées dans l'horizon sous-jacent. La série de Vergol (bancs 79 à 83) (fig. 24), choisie comme coupe de référence, est riche en *S. fuhri* pyriteux. De grands exemplaires calcaires de l'espèce ont été récoltés à La Charce dans les bancs 97 et 98 (fig. 21), immédiatement sous le slump formé de niveaux détritiques (plaquettes rousses). Par corrélation lithologique avec la coupe de Vergol, l'horizon à *Fuhri* devrait débiter

avec le banc 92 de la coupe de La Charce. Cependant, l'horizon à Fuhri n'ayant été reconnu dans sa totalité que sur une seule coupe du bassin vocontien et de surcroît uniquement à partir d'individus pyriteux, il est difficile de connaître exactement son extension verticale. Dans l'attente de la connaissance précise de l'extension de l'espèce-indice sur plusieurs coupes, la base du biohorizon à Fuhri est placée sur la coupe de La Charce, au banc 97 avec lequel apparaissent les premiers *S. fuhri*.

L'horizon à Fuhri caractérise le deuxième paquet calcaire du bas niveau double de la zone à *Campylotoxus*. *S. fuhri* a été cité par Bulot *et al.* (1990) dans la formation 7 de la coupe de Carajuan.

V3-3 - L'horizon à *Karakaschiceras biassalensis* proposé par Cotillon (1971, p. 36) (fig. 5) recouvrait à l'origine la partie supérieure de la zone à *Campylotoxus* et la zone à *Verrucosum*. Depuis la redéfinition de la zone à *Verrucosum* (Busnardo et Thieuloy, 1979), cet horizon est limité à la partie supérieure de la zone à *Campylotoxus* (Bulot *et al.*, 1993, p. 53). Mais il n'avait pas encore été défini.

L'horizon à *Biassalensis* correspond à l'intervalle entre les horizons à Fuhri et à *Platycostatus* (nouvel horizon). Sa base est marquée par la disparition de *S. fuhri* et son sommet par l'apparition des premiers *Neocomites platycostatus*. Il est caractérisé par l'acmé de *K. biassalensis*, associé aux derniers *B. campylotoxus*. On rencontre également *N. salinarium*, *N. cornutus*, *L. juilleti*, *L. quadrisulcatum* et *P. semisulcatum*.

La coupe de référence est choisie à Vergol (bancs 84 à 94) (fig. 24).

K. biassalensis est également abondant sur la plate-forme provençale où il apparaît au sommet de la formation 7 et monte jusque dans les formations 8 à 11 (Cotillon, 1971) (fig. 5).

V3-4 - L'horizon à *Neocomites platycostatus* (Atrops et Reboulet, 1995) débute à l'apparition de l'espèce-indice et se termine sous les premiers *S. verrucosum*. *N. platycostatus* est associé aux taxons cités dans l'horizon sous-jacent. Son apparition est concomitante de celle de *Neocomites neocomiensis* et de *Neocomites teschenensis*.

La coupe de Vergol est choisie comme localité-type (fig. 24). Cet intervalle biostratigraphique correspond aux bancs 95 à 101. Le niveau glissé du sommet de la zone à *Campylotoxus* de la coupe de Vergol ne remet pas en cause l'individualisation de l'horizon à *Platycostatus* car ce slump s'est mis en place après l'apparition de l'espèce-index.

De plus, les corrélations banc à banc avec la coupe de Morenas (fig. 26) permettent d'affirmer que le niveau glissé intéresse un intervalle stratigraphique très réduit. Les bancs 96 et 98, qui encadrent le slump de la coupe de Vergol, correspondent respectivement aux bancs 94 et 98 de la coupe de Morenas. L'intervalle correspondant aux bancs 95, 96 et 97 de la coupe de Morenas a donc été glissé sur la coupe de Vergol.

Les mêmes observations peuvent être faites sur la coupe des Prades (fig. 25) où *N. platycostatus* apparaît dans le banc 96, qui correspond au banc 96 de la coupe de Vergol. Le synchronisme de l'apparition de cette espèce sur plusieurs coupes du bassin vocontien est remarquable.

Il est également intéressant de noter que *B. campylotoxus* ne subsiste qu'à l'extrême base de ce nouvel horizon.

2-2 - LE VALANGINIEN SUPERIEUR

V4 - La zone à *Verrucosum* couvre l'intervalle compris entre l'apparition de son espèce-index et les premiers *Himantoceras trinodosum* (Busnardo et Thieuloy, 1979). La coupe de

référence a été choisie à Angles où la zone débute avec le banc 305 (fig. 20). Elle peut être subdivisée en 4 horizons : les biohorizons à *Verrucosum*, à *Neocomiensis*, à *Pronecostatum* et à *Peregrinus*.

V4-1 - L'espèce-indice, *S. verrucosum* est limitée à la base de la zone où elle permet de séparer un horizon à *Saynoceras verrucosum* (Busnardo et Thieuloy, 1979) qui correspond à l'extension de cette espèce.

Les coupes d'Angles et de Saint Firmin (Alpes de Haute-Provence) ont été choisies par Bulot *et al.* (1993) comme coupes de référence. L'extension stratigraphique de *S. verrucosum* est limitée à 6 bancs sur la coupe d'Angles (fig. 20) (bancs 305 à 306a5, Atrops et Reboulet, 1993).

L'horizon, riche en ammonites pyriteuses, renferme en plus de l'espèce-index, de nombreux *N. neocomiensis*, *N. platycostatus*, quelques *N. teschenensis* et les ultimes *N. salinarium*, *N. cornutus* et *L. juilleti*.

L'abondance de *S. verrucosum* permet de caractériser le faisceau «T» des séries pélagiques. Cette espèce est connue également dans quelques coupes des plates-formes jurassienne (Masse *et al.*, 1975) et provençale (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Autran, 1993), ce qui permet d'effectuer des corrélations avec le bassin vocontien.

V4-2 - L'horizon à *Neocomites neocomiensis* (Atrops et Reboulet, 1993) correspond à l'intervalle entre les horizons à *Verrucosum* et à *Pronecostatum*. Il ne comporte aucune espèce caractéristique. Mais cet horizon, riche en exemplaires pyriteux de *N. neocomiensis*, est cependant bien caractérisé car sa base est marquée par la dernière présence de *S. verrucosum* et son sommet par l'apparition des premiers *Karakaschiceras pronecostatum*.

L'hypostratotype d'Angles a été choisi comme coupe de référence (bancs 306b1 à 313) (fig. 20).

V4-3 - L'horizon à *Karakaschiceras pronecostatum* (Reboulet *et al.*, 1992) : Il débute à l'apparition de l'espèce-indice qui est associée à *N. neocomiensis* et à de rares *N. teschenensis*. Il se termine à l'apparition des premiers *Neocomites peregrinus*.

La coupe de La Charce a été choisie comme coupe de référence (bancs 100 à 113) (fig. 22). Mais ici, le slump à plaquettes rousses ne permet pas d'étudier les niveaux de passage entre les horizons à *Neocomiensis* et à *Pronecostatum*. La coupe de l'hypostratotype d'Angles (fig. 20) présente par contre une succession continue au passage de ces deux horizons. Sur la coupe d'Angles, l'horizon débute avec le banc 314a, qui a pu être corrélé avec le banc 100 de la coupe de La Charce (Atrops et Reboulet, 1993). L'espèce-indice caractérise le faisceau calcaire «a».

V4-4 - L'horizon à *Neocomites peregrinus* (Reboulet *et al.*, 1992) qui débute à l'apparition de l'espèce indice, se termine au-dessous des premiers *Olcostephanus nicklesi*. *N. peregrinus* est associé à *N. neocomiensis*, *N. teschenensis*, *Neocomites beaumugnensis* et *Rodighierites belimelensis*. Cet horizon est caractérisé par les derniers *Neohoploceras* (*N. submartini*), *P. semisulcatum* et par l'apparition d'*Oosterella begastrensis*, *Oosterella stevenini*, *Oosterella gaudryi*, *Olcostephanus balestrai* et *Phyllopachyceras winkleri*. On rencontre également *Bochiarnites neocomiensis* morphe *goubechensis*. *K. pronecostatum* disparaît dans la partie basale de l'horizon à *Peregrinus*, ce qui implique un léger recouvrement de ces deux horizons.

La coupe de référence a été choisie à La Charce (bancs 114 à 133) (fig. 22). L'abondance des *N. peregrinus* dans ces niveaux stratigraphiques permet de caractériser le faisceau «b» des coupes de bassin. Cette espèce a également été récoltée sur la plate-forme nord provençale (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Autran, 1993).

V5 - La zone à *Trinodosum* : Sa base est définie par l'apparition de *H. trinodosum* (Busnardo et Thieuloy, 1979). Sa limite supérieure a été rehaussée lors de la redéfinition de la zone à *Callidiscus* par Busnardo et Thieuloy (1979). Sur l'hypostratotype d'Angles (fig. 20), *H. trinodosum* n'était cité par ces mêmes auteurs que sur une épaisseur de 7 m environ, dans l'intervalle compris entre les bancs 355 et 360 (fig 12, p. 42 in Busnardo et Thieuloy, 1979). Sa zone d'extension est en fait nettement plus étendue puisqu'elle débute dans le banc 343 et qu'elle se termine avec le banc 373 (Atrops et Reboulet, 1993). Ces nouvelles récoltes conduisent à baisser de près de 25 m la limite inférieure de la zone, ce qui réduit d'autant la zone à *Verrucosum*. Cette répartition est conforme à celle qui a été observée sur la coupe de La Charce (fig. 22), où la zone à *Trinodosum* s'étend du bancs 134 au banc 180 (Reboulet, 1991 ; Reboulet *et al.*, 1992).

La zone à *Trinodosum* a pu être subdivisée en 4 horizons : les biohorizons à *Nicklesi*, à *Companyi*, à *Furcillata* et à *Subheterocostata*.

La découverte de très rares *T. subpachydicranus* n.sp. (= *T. pachydicranus* variant A) et *T. subflucticulus* n.sp., dès la base de l'horizon à *Furcillata*, me conduit à abandonner définitivement l'horizon à *Pachydicranus* A qui avait été individualisé au sommet de la zone à *Trinodosum* (Reboulet *et al.*, 1992). Cette intervalle stratigraphique est désormais caractérisé par *Criosarasinnella subheterocostata* n. sp..

V5-1 - L'horizon à *Olcostephanus nicklesi* (Thieuloy *et al.*, 1990) = sous-zone à *Sanctifirminensis* (Busnardo et Thieuloy, 1979) : Dans sa conception originelle, cette unité biostratigraphique caractérisait la partie inférieure du faisceau double «d-e» de la coupe d'Angles (fig. 20) ; elle débutait avec le banc 356 où avaient été trouvés les premiers *H. trinodosum* (fig 6 et 12, tab. 7, in Busnardo et Thieuloy, 1979 ; fig. 10, p. 81, in Thieuloy *et al.*, 1990). Après que nous ayons abaissé la limite inférieure de la zone à *Trinodosum* de plus de 25 m jusque dans le faisceau «c» (Reboulet *et al.*, 1992), Bulot *et al.* (1993) reconnaissent l'existence de deux morphotypes successifs d'*Olcostephanus nicklesi* : la forme typique qui paraît limitée à la base de son horizon (Atrops et Reboulet, 1993) et le morphe «*thieuloyi*» (Autran, 1993) qui apparaît au sommet de l'horizon à *Nicklesi* et qui s'éteint dans l'horizon à *Furcillata* (faisceau «e»). L'horizon à *Nicklesi sensu* Thieuloy *et al.* (1990) correspondait en fait uniquement à l'intervalle stratigraphique caractérisé par *Olcostephanus nicklesi* morphe *thieuloyi*.

De plus, dans sa définition originelle, le biohorizon à *Nicklesi* comprenait probablement aussi la partie supérieure de la zone à *Verrucosum*, car l'espèce-indice était citée en association avec *N. peregrinus* (coupe des Allaves, fig 6, p. 61, in Thieuloy *et al.*, 1990), espèce qui ne coexiste jamais dans les séries du bassin vocontien avec *H. trinodosum* et *O. nicklesi*. Leur conception de l'horizon à *Nicklesi* était donc très différente de celle qui est admise actuellement.

L'horizon à *Nicklesi* débute avec le banc 134 de la coupe de La Charce (fig. 22) qui livre les premiers *H. trinodosum* ; ils sont associés aux premiers *O. nicklesi*, au-dessus de l'horizon à *Peregrinus*. D'après mes récoltes, l'espèce-indice caractérise l'intervalle compris entre les bancs 134 à 147. La coupe de La Charce a été choisie comme localité-type par Bulot *et al.* (1993).

L'association de *O. nicklesi* et de *H. trinodosum* est caractéristique de cet horizon. Cependant, la faible diversité de ces niveaux stratigraphiques due à l'importante phase d'extinction qui affecte les *Neocomitidés* au sommet de la zone à *Verrucosum* ne permet pas de définir un assemblage faunique caractéristique. L'espèce-indice est associée à *N. neocomiensis*, *O. gaudryi* et *O. balestrai*. On rencontre également quelques *Sarasinnella hirticula* et *Karakaschiceras* n. sp. 1.

Cette unité biostratigraphique a été reconnue dans l'Arc de Castellane (Thieuloy *et al.*, 1990). En l'absence d'*H. trinodosum*, qui est très rare en domaine de plate-forme, *O. nicklesi* est donc un excellent marqueur de la base de la zone à *Trinodosum*.

V5-2 - L'horizon à *Karakaschiceras companyi* n. sp. (nouvel horizon) débute à l'apparition de l'espèce-indice et se termine sous les premières *Criosarasinella furcillata*. La coupe de La Charce est choisie comme localité-type (bancs 159 à 163) (fig. 22). Cet horizon a été reconnu sur la coupe de Chateaufieux (fig. 29).

Cette espèce n'a pas été récoltée sur la bordure provençale. Les *Karakaschiceras* étant relativement bien représentés en domaine de plate-forme, l'absence de *K. companyi* n. sp. est due à la lacune des niveaux correspondants (Atrops et Reboulet, 1995 ; cf. chapitre 5).

La diversité de la faune de cet intervalle stratigraphique est particulièrement faible. Néanmoins, cet horizon peut être caractérisé par *H. trinodosum*, *Neocomites praediscus* n. sp., *O. cultrata* et *O. nicklesi* morphe *thieuloyi*.

V5-3 - L'horizon à *Criosarasinella furcillata* (Thieuloy *et al.*, 1990) = sous-zone à *Furcillata* (Busnardo et Thieuloy, 1979) : il recouvrait à l'origine la moitié supérieure de la zone à *Trinodosum*. Les nouvelles récoltes montrent que *H. trinodosum* et *C. furcillata* ne se succèdent pas, avec un hiatus, dans la zone à *Trinodosum*, comme l'indiquaient Busnardo et Thieuloy (1979, p. 42), mais que les zones d'extension de ces deux espèces se chevauchent largement (Angles, bancs 361 à 372) (Atrops et Reboulet, 1993). Elles disparaissent approximativement au même niveau. L'horizon débute à l'apparition de l'espèce-indice qui est associée à des *Himantoceras*.

La coupe de référence a été choisie à La Charce (Bulot *et al.*, 1993). D'après mes récoltes, l'extension verticale de *C. furcillata* caractérise les bancs 164 à 179 (fig. 22).

L'espèce-indice est associée à *Criosarasinella mandovi*, *N. praediscus* n. sp., *O. cultrata*, à de très rares *Teschenites subflucticulus* n. sp., *Teschenites subpachydicanus* n. sp., *Karakaschiceras companyi* n. sp. et *Jeanthieuloyites*. Sa partie supérieure est caractérisée par les premiers *Oosterella cultrataeformis*, *Oosterella undulata* n. sp. et *Himantoceras* n. sp. 1.

Cet horizon a pu être reconnu sur la coupe de Terre Masse (Alpes de Haute-Provence) (Thieuloy *et al.*, 1990), au sein des horizons polyzonaux de condensation de l'Arc de Castellane (Autran, 1993) et sur la coupe de Carajuan (Atrops et Reboulet, 1995).

V5-4 - L'horizon à *Criosarasinella subheterocostata* n. sp. (nouvel horizon) est défini par l'apparition de l'espèce-indice. L'horizon à *Subheterocostata* semble correspondre à l'extension de l'espèce-index qui disparaît dans le banc précédant l'apparition de *Teschenites callidiscus*, marqueur de l'horizon sus-jacent. Le relai entre les deux horizons est donc parfait ; il n'y a donc pas de hiatus ni de recouvrement entre les deux horizons.

La coupe de La Charce est choisie comme localité-type (bancs 176 à 181) (fig. 22). Cet horizon a été reconnu sur les coupes d'Angles (fig. 20), de Chateaufieux (fig. 29) et des Sias (fig. 30). *C. subheterocostata* n. sp. a également été récolté sur la coupe de Carajuan (Atrops et Reboulet, 1995). Sa remarquable stabilité en domaine de bassin et sa présence sur la bordure provençale confère à cette espèce un pouvoir de corrélation important.

La base de l'horizon à *Subheterocostata* est caractérisé par les ultimes *C. furcillata*, *C. mandovi*, *N. praediscus* n. sp., *K. companyi* n. sp. et *Himantoceras* n. sp. 1. On rencontre également *T. subflucticulus* n. sp., *T. subpachydicanus* n. sp., *O. cultrata*, *O. cultrataeformis*, *Oosterella undulata* n. sp. et accessoirement *Jeanthieuloyites quinquestriatus*.

V6 - La zone à *Callidiscus* - Elle débute à l'apparition de l'espèce indice (Busnardo et Thieuloy, 1979), dans le banc 375 de l'hypostratotype d'Angles (fig. 20), qui a été désigné comme localité-type. Elle se termine à l'apparition des premiers *Acanthodiscus*.

L'intervalle compris entre l'horizon à *Callidiscus* et la zone à *Radiatus* est difficile à caractériser. Bulot (1990) puis Reboulet *et al.* (1992) avaient successivement individualisé les horizons à *Teschenites flucticulus* et à *Teschenites pachydicanus*. En accord avec Bulot *et al.*

(1993), je pense que le caractère transitoire de cette faune ne permet pas de maintenir ces unités biostratigraphiques. Cet intervalle est cependant marqué par la présence de *Teschenites castellanensisiformis*. Cette espèce est malheureusement trop rare pour être utilisée comme marqueur de ces niveaux stratigraphiques. En effet, cette espèce n'a été pour l'instant récoltée qu'à La Charce (bancs 187 à 190) (fig. 22).

V6-1 - L'horizon à *Teschenites callidiscus* (Busnardo et Thieuloy, 1979) : il a été proposé par ces mêmes auteurs comme sous-zone, pour caractériser la partie inférieure de la zone à *Callidiscus*. Il correspond à l'extension de l'espèce-indice, qui est associée à de rares *T. subflucticulus* n. sp. et *T. subpachydicranus* n. sp.

La coupe de La Charce a été choisie comme coupe de référence (Bulot *et al.*, 1993). Cet horizon recouvre l'intervalle stratigraphique compris entre les bancs 182 et 186 (fig. 22).

Cette espèce est associée à de très rares *T. subflucticulus* n. sp. et *T. subpachydicranus* n. sp. On rencontre également *O. cultrata*, *O. cultrataeformis* et *O. undulata* n. sp.

Les corrélations lithologiques banc à banc entre les différentes coupes de bassin montrent que l'extension verticale de cette espèce est strictement limitée à cinq bancs et que son apparition est parfaitement synchrone.

T. callidiscus, espèce toujours très abondante dans les séries pélagiques du bassin vocontien, est très rare en domaine de plate-forme. Elle a été récoltée uniquement dans les horizons condensés et polyzonaux de quelques séries réduites de l'Arc de Castellane (Autran, 1993). Cette espèce est donc difficile à utiliser pour corrélérer les séries du bassin vocontien et des plates-formes périvocontiennes.

2-3 - L'HAUTERIVIEN INFÉRIEUR

H1 - La zone à *Radiatus* : Il est classiquement admis que la base de l'Hauterivien débute avec les premiers *Acanthodiscus radiatus*, qui apparaissent dans le banc 193 de la coupe-type de La Charce (Thieuloy, 1977 ; Bulot *et al.*, 1993). Cependant, cette conception de la zone à *Radiatus* rend son utilisation difficile en domaine de bassin où l'espèce-indice est très peu abondante. Il est donc préférable de faire débiter la zone avec les premiers *Acanthodiscus* qui apparaissent en même temps que les *Breistrofferella* dans le bassin vocontien. Ce taxon étant aussi bien représenté en domaine de plate-forme que de bassin, l'association d'espèces appartenant à ces deux genres permet ainsi une bonne définition de la zone à *Radiatus* et des corrélations aisées entre les séries de bassin et de plate-forme.

La découverte d'un *Acanthodiscus rebouli* dans le banc 189 de la coupe-type de La Charce marque donc la base de la zone à *Radiatus* (fig. 22).

Ainsi conçue, la limite Valanginien-Hauterivien correspond à une évolution majeure des *Neocomitidae* et des *Olcostephanidae* avec respectivement l'individualisation des «*Endemoceratinae*» et celle des *Spitidiscus*, qui s'effectuent lors d'un changement lithologique important à la base du faisceau H1 (fig. 39). L'intervalle stratigraphique non caractérisé entre les derniers *T. callidiscus* et les premiers *Acanthodiscus* est ainsi réduit à 2 bancs (LCH 187-188) (fig. 22).

L'espèce-indice est associée à de très nombreux *T. flucticulus*. On rencontre également *T. pachydicranus*, abondant dans la partie basale de cette zone, *Spitidiscus meneghinii*, de rares *Eleniceras* et *Phyllopachyceras infundibulum*, qui apparaît à la partie sommitale de la zone.

Le découpage de la zone à *Radiatus* en deux horizons (*Castellanensis* et *Buxtorfi*) tel qu'il est proposé par Bulot *et al.* (1993) n'a pas été pas retenu. En effet, si ces unités biostratigraphiques

sont facilement identifiables sur les bordures de plate-forme où les «*Endemoceratinae*» sont bien représentés (Jura - Arc de Castellane), leur reconnaissance en faciès de bassin est beaucoup plus délicate. Les données paléontologiques actuellement disponibles ne permettent donc pas de subdiviser la zone à *Radiatus* en horizon, dans le bassin.

H2 - La zone à *Loryi* a été créée par Moullade et Thieuloy (1967). Elle débute à l'apparition de l'espèce-index (banc LCH 219 sur le coupe de La Charce (fig. 23)) et se termine à l'apparition de *Lyticoceras nodosoplicatum*, marqueur de la dernière zone de l'Hauterivien inférieur. La coupe de La Charce a été désignée comme localité-type par Bulot *et al.* (1993). L'association de la zone à *Loryi* est marquée par une très faible diversité de la faune d'ammonites consécutive à l'extinction massive de la plupart des Neocomitidés à l'exception des *Saynella*.

Cette zone est subdivisée en deux horizons : les biohorizons à *Crioceratites loryi* et à *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti*.

H2-1 - L'horizon à *Crioceratites loryi* a été introduit par Bulot et Thieuloy (*in* Hoedemaeker et Bulot, 1990) et formellement défini par Bulot *et al.* (1993). Il débute à l'apparition de l'espèce-index (banc LCH 219 sur la coupe de La Charce (fig. 23)) et se termine avec les premiers *O. (J.) jeannoti*.

La base de cet horizon est caractérisée par la disparition de *S. meneghinii*, *Olcostephanus densicostatus* et du genre *Oosterella*.

Si les *C. loryi* sont très fréquents dans le bassin vocontien, ils sont en revanche beaucoup plus rares en domaine de plate-forme. La pauvreté de l'assemblage faunique de cet horizon est un inconvénient supplémentaire qui rend plus difficile les corrélations entre les deux domaines.

H2-2 - L'horizon à *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* : Après avoir été abandonnée par Busnardo (1984), la zone à *Jeannoti* (Moullade et Thieuloy, 1967) a été réintroduite comme sous-zone par Bulot (1990) puis comme horizon de la zone à *Loryi* par Bulot et Thieuloy (*in* Hoedemaeker et Bulot, 1990) et finalement définie par Bulot *et al.* (1993).

L'horizon à *Jeannoti*, qui débute à l'apparition de l'espèce-index (banc LCH 232 sur la coupe de La Charce (fig. 23)), se termine à l'apparition des premiers *L. nodosoplicatum*. Les coupes de La Charce et de Salérans ont été choisies comme localités types par Bulot *et al.* (1993).

Cette unité biostratigraphique est marquée par la disparition de *C. loryi* et de *B. neocomiensis*. L'apparition des *Abrytusites* permet de caractériser le sommet de l'horizon à *Jeannoti* (coupe de Salérans, Bulot *et al.*, 1993). L'espèce-index est bien représentée aussi bien dans le bassin vocontien qu'en domaine de plate-forme.

H3 - L'interprétation de la zone à *Nodosoplicatum* a subi plusieurs modifications depuis sa création par Moullade et Thieuloy (1967). La limite supérieure de cette unité biostratigraphique a été abaissée lors de l'individualisation de la zone à *Cruasense* au sommet de l'Hauterivien inférieur (Busnardo, 1984). Cette dernière zone fut ultérieurement considérée comme une sous-zone de la zone à *Nodosoplicatum* (Hoedemaker et Bulot, 1990), conception qui correspondait à la définition originelle de Thieuloy (1977). Cependant, la découverte de *Subsaynella sayni* dans les bancs à *Cruassiceras cruasense*, a conduit Bulot *et al.* (1993) à revoir cette définition et à intégrer le biohorizon à *Cruasense* dans la zone à *Sayni*.

L'étude paléontologique des *Lyticoceras* m'a permis de montrer que *L. bargemensis* s'individualisait à partir de *Lyticoceras nodosoplicatum* dans la deuxième partie de cette zone. Ceci a permis de définir deux horizons : un biohorizon à *Nodosoplicatum* et un horizon à *Bargemensis*. Cette subdivision a l'avantage d'être basée sur le même groupe de Neocomitidés, dont l'extension verticale est limitée à la zone à *Nodosoplicatum*. Les représentants du genre *Lyticoceras* sont de

plus très facilement identifiables et très fréquents aussi bien en domaine de bassin (Bulot *et al.*, 1993 ; ce travail) que sur les plates-formes jurassienne (Busnardo et Thieuloy, 1989) et provençale (Autran, 1993).

L'horizon à *Variiegatus*, introduit par (Bulot, 1990) n'a pas été retenu. *Olcostephanus variegatus* apparaît déjà au sommet de la zone à Loryi (Bulot *et al.*, 1993). Il est donc préférable d'utiliser *L. nodosoplicatum* dont l'apparition marque le début de la zone.

H3-1 : L'horizon à *Lyticoceras nodosoplicatum* a été introduit par Hoedemaeker et Bulot (1990) sans être défini et a été remplacé ultérieurement par l'horizon à *Variiegatus* (Bulot *et al.*, 1993). L'horizon à *Lyticoceras nodosoplicatum* débute à l'apparition de l'espèce-index (banc 85 de la coupe de Salérans, *in* Bulot *et al.*, 1993) et se termine lorsque apparaissent les premiers *L. bargemensis*, qui caractérisent l'horizon sus-jacent. La succession lithologique de la partie inférieure de la zone à *Nodosoplicatum* de la coupe de La Charce étant comprise dans un slump, la coupe de Salérans (Hautes-Alpes) (Bulot *et al.*, 1993) a été choisie comme localité-type.

L. nodosoplicatum est associé à *Lyticoceras cryptoceras*, *Spitidiscus rotula*, *Spitidiscus fasciger*, *Abrytusites thieuloyi* et *Abrytusites julyani*. Dans la partie basale de cette unité biostratigraphique, on rencontre également les derniers *O. variegatus* et *O. (J.) jeannoti*. Cette association faunique est très caractéristique en l'absence de l'espèce-index.

H3-2 : L'horizon à *Lyticoceras bargemensis* (nouvel horizon) est défini par l'apparition de l'espèce-index. Il débute dans le banc LCH 255 de la coupe de La Charce (fig. 23). Il s'achève à l'apparition des premiers *S. sayni* qui marquent le début de l'Hauterivien supérieur. La coupe de La Charce a été choisie comme coupe de référence (fig. 23). Ce biohorizon relaie sans hiatus stratigraphique l'acrozone de *L. nodosoplicatum*, si l'on admet que les *L. gr. nodosoplicatum* cités par Bulot *et al.* (1993) peuvent s'apparenter à *L. bargemensis* qui a une extension verticale comparable. D'après les répartitions stratigraphiques de ces deux espèces, le recouvrement des deux horizons est peu important (un banc seulement sur la coupe de La Charce, *in* Bulot *et al.*, 1993). *L. bargemensis*, qui semble disparaître légèrement avant la fin de son horizon, est associé dans sa partie inférieure aux ultimes *S. fasciger* et dans sa partie supérieure aux premiers *Spitiscus intermedius* et *Euptychoceras aff. curnieri*. La pauvreté de l'assemblage faunique de cet horizon peut s'expliquer par la diminution de la diversité spécifique au cours de la zone à *Nodosoplicatum*.

3 - INTERPRÉTATIONS DANS LE CADRE SÉQUENTIEL

La confrontation des données biostratigraphiques avec celles de l'analyse séquentielle montre que la zonation du Valanginien-Hauterivien inférieur est plus ou moins détaillée selon la nature des cortèges sédimentaires (fig. 40). La précision de cette échelle biostratigraphique est la plus importante lors des périodes de renouvellements majeurs de l'ammonitofaune (R1 à R3) qui sont contemporains des bas niveaux marins relatifs et des cortèges transgressifs de troisième ordre du Valanginien (fig. 31). Inversement, le découpage biostratigraphique est beaucoup moins détaillé lors des périodes de «stases évolutives» qui correspondent aux cortèges dilatés de haut niveau marin relatif des zones à *Verrucosum* et à *Trinodosum* et au cortège de bas niveau marin relatif composite de l'Hauterivien inférieur.

La durée de ces horizons est donc particulièrement faible lors des périodes d'instabilité du niveau marin relatif des séquences de troisième ordre et plus importante pendant les périodes de stabilité (fig. 40).

Bien que la finesse du schéma zonal puisse être mis en relation avec les variations du niveau marin relatif des séquences de troisième ordre, la plupart des limites de zones et d'horizons ne correspondent pas avec celles des cortèges sédimentaires. Néanmoins, on peut noter que certaines limites biostratigraphiques coïncident avec les limites de séquence (LS) (zones à *Campylotoxus*, *Radiatus* et horizon à *Companyi*), les surfaces d'inondation (horizon à *Subheterocostata*) et les surfaces d'inondation maximale (SIM) (horizon à *Verrucosum*) (fig. 40).

Dans l'exemple étudié, l'analyse des relations existant entre la biostratigraphie et l'analyse séquentielle restent donc trop sommaires. Ceci est sans doute dû, au moins en partie à l'hétérogénéité de la zonation qui a été construite à partir de plusieurs familles d'ammonites. Il aurait été préférable que la zonation du Valanginien-Hauterivien ait pu être élaborée à partir de l'évolution du seul groupe des *Neocomitidés* qui constitue l'élément majeur des niveaux étudiés.

L'étude paléontologique plus fine de certaines espèces de *Neocomitidae*, en permettant d'améliorer aussi la zonation, peut sans doute concourir à une meilleure connaissance des relations liant la précision de l'échelle biostratigraphique et la nature des séquences.

4 - CONCLUSIONS

A partir des séries fossilifères du bassin vocontien, 18 horizons ont été individualisés entre le sommet des zones à *Pertransiens* et à *Nodosoplicatum* (fig. 40). La plupart sont définis par l'apparition d'une espèce-indice. Seuls les horizons à *Biassalensis* et à *Neocomiensis* correspondent à des horizons d'intervalle. Cette zonation détaillée permet de contrôler les corrélations lithologiques fines entre plusieurs coupes de ce domaine. Il a également été possible de cerner très précisément l'ampleur du slump des plaquettes rousses de La Charce, qui perturbe les niveaux situés au passage Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. Ce niveau glissé intéresse toutes les couches comprises entre les horizons à *Fuhri* et à *Pronecostatum*.

Cette échelle biostratigraphique permet également une meilleure analyse de la succession des ammonites dans les séries de la plate-forme provençale, qui sont généralement moins uniformément riches en ammonites. La plupart des zones et horizons définis dans le bassin ont été reconnus sur plusieurs coupes des séries réduites de l'Arc de Castellane, ce qui permet d'effectuer des corrélations très précises entre ces deux domaines, avec le contrôle de la biostratigraphie.

Chapitre 5

CORRÉLATIONS ENTRE LE BASSIN VOCONTIEN ET LA BORDURE PROVENÇALE

INTRODUCTION

Si les séries pélagiques du Valanginien du bassin vocontien sont aisément corrélables, souvent au banc près (Atrops et Reboulet, 1993), elles le sont beaucoup moins facilement avec les séries «néritiques» de la plate-forme provençale où la succession lithologique est bien différente. En effet, ces dernières sont globalement beaucoup moins riches en ammonites et présentent des lacunes souvent importantes et des niveaux condensés.

Les problèmes de corrélation étaient dus principalement à la méconnaissance de la succession précise des faunes d'ammonites dans les séries réduites de l'Arc de Castellane. En effet, lorsque Cotillon (1971, fig 12) élabore la zonéographie du Crétacé inférieur de cette région, le Valanginien est subdivisé seulement en deux zones d'ammonites correspondant aux formations 2 à 11 définies par cet auteur (fig. 5). La zone à *Verrucosum*, qui débute dans la partie sommitale de la formation 2, recouvre alors la totalité du Valanginien supérieur de ces séries néritiques.

Une découverte biostratigraphique importante a été faite par Thieuloy (1973), qui a mis en évidence un horizon à *Saynoceras verrucosum* immédiatement au sommet de la «petite luma-chelle» (F9) sur plusieurs coupes classiques de cette région. La découverte de l'horizon à *Verrucosum* a permis à Thieuloy (1973) de faire débiter le Valanginien supérieur avec la formation mameuse 10. Ainsi, l'horizon à *Campylotoxus* (*sensu* Cotillon, 1971) et la partie inférieure de l'horizon à *Biassalensis* (*sensu* Cotillon, 1971) sont intégrés dans le Valanginien inférieur, qui inclut donc les formations 2 à 9.

Les tentatives de corrélations interrégionales dans le Sud-Est de la France (Arnaud-Vanneau *et al.*, 1982 ; Ferry et Monier, 1987), stimulées par le développement de la stratigraphie séquentielle, ont mis en évidence les insuffisances de la zonation classiquement admise pour le Valanginien (Busnardo et Thieuloy, 1979 ; Busnardo, 1984).

A partir des séries dilatées du bassin vocontien, plusieurs équipes ont donc tenté d'établir une biozonation plus détaillée, à l'échelle de l'horizon, pour le Valanginien inférieur sommital (Atrops et Reboulet, 1995), le Valanginien supérieur (Reboulet *et al.*, 1992 ; Bulot *et al.*, 1993 ; Atrops et Reboulet, 1993) et l'Hauterivien inférieur (Bulot *et al.*, 1993). Une meilleure connaissance de la succession de la faune d'ammonites des séries néritiques de la bordure provençale se révélait également nécessaire (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Atrops et Reboulet, 1993 et 1995). Il devient alors possible de proposer des corrélations précises entre la plate-forme et le bassin.

1 - CORRÉLATIONS ENTRE LA SÉRIE DU BASSIN VOCONTIEN ET LA COUPE DE CARAJUAN (Alpes de Haute-Provence)

La coupe de Carajuan a servi à Cotillon (1971) pour élaborer le profil synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane (fig. 5). Elle a été implicitement reconnue comme coupe-type du Valanginien de l'Arc de Castellane par de nombreux auteurs (Cotillon et Mascotay, 1979 ; Arnaud *et al.*, 1981 et Ferry et Monier, 1987). La description de cette coupe de référence et la répartition de la faune d'ammonites de la zone à *Verrucosum* à la zone à *Radiatus* ont été données par Thieuloy *et al.* (1990).

Une grande partie de la coupe, du sommet de la formation 7 jusqu'à la formation 11 (fig. 41), a été levée au niveau du ravin principal, une centaine de mètres en amont du pont de Carajuan en bordure du CD 952. La formation 12, qui est le plus souvent masquée par la végétation à cet endroit, et la formation 13 ont été levées dans le ravin des Fondis, en dessous du lieu dit «la Beule».

L'épaisseur de cette coupe, de la formation 7 à la formation 13, est approximativement de 70 mètres. Seules les formations 12 et 13 ont fait l'objet d'une récolte intensive afin de préciser les corrélations avec les séries du bassin vocontien (Atrops et Reboulet, 1995).

Jusqu'à maintenant, les corrélations entre les séries de la plate-forme provençale et du bassin vocontien avaient seulement pu être établies pour certains niveaux du Valanginien supérieur (Thieuloy *et al.*, 1990 ; Atrops et Reboulet, 1993) et restaient encore hypothétiques pour beaucoup d'autres (Arnaud *et al.*, 1982 ; Ferry et Monier, 1987).

Le levé détaillé, banc à banc, de la coupe de Carajuan, qui n'avait encore jamais été donné en totalité pour l'intervalle allant de la zone à *Campylotoxus* à la zone à *Radiatus*, permet désormais de préciser et de compléter les corrélations établies précédemment entre cette coupe de référence de la série néritique de l'Arc de Castellane et les séries du bassin vocontien (Atrops et Reboulet, 1995) (fig. 41).

Les corrélations proposées s'appuient sur de nouvelles récoltes d'ammonites effectuées sur la coupe de Carajuan. Elles sont également basées sur les données biostratigraphiques provenant d'autres coupes de la plate-forme provençale et qui ont été regroupées sur la coupe synthétique de l'Arc de Castellane proposée par Cotillon (1971, fig. 12) (fig. 5). Toutes ces données biostratigraphiques sont facilement transférables sur la coupe de Carajuan sur laquelle ont été reportées les formations 7 à 12 définies par Cotillon (1971) (fig. 41). Plusieurs horizons, définis à partir des séries du bassin vocontien (fig. 40), sont individualisables sur cette coupe (fig. 41).

La présence de *Saynoceras fuhri* au sommet de la formation 7 (bancs à «*Karakaschiceras*») (Bulot *et al.*, 1990), qui forme un ressaut bien marqué, permet une bonne corrélation avec le faisceau calcaire V3 des séries de bassin, dont le sommet appartient également à l'horizon à *Fuhri*.

La formation 8, constituée d'une série à dominante marneuse, appartient à l'horizon à *Biassalensis* dont la base coïncide exactement avec celle de l'horizon à *Biassalensis sensu* Cotillon (1971, fig. 12) (fig. 5). Au passage entre les horizons à *Fuhri* et à *Biassalensis* s'opère un changement lithologique assez net, aussi bien sur la plate-forme que dans le bassin (fig. 41).

L'horizon à *Platycostatus* n'a pas été reconnu sur la coupe de Carajuan.

La formation 9 (petite lumachelle), qui est surmontée par une série marneuse (formation 10) livrant à sa base *S. verrucosum*, appartient sans doute à la partie sommitale de la zone à *Campylotoxus*, peut être à l'horizon à *Platycostatus*, mais il est pour l'instant impossible de le prouver. Les deux bancs 115 et 116 sont corrélables avec la tétrade, située à la limite des horizons à *Platycostatus* et à *Verrucosum*.

Au-dessus du niveau à Verrucosum, l'essentiel de la formation 10 est attribuée à l'horizon à *Neocomiensis*, mais sans preuve paléontologique décisive. La présence de *Neocomites platycostatus* dans le banc 124 de la coupe de Carajuan (Thieuloy *et al.*, 1990) permet d'envisager que ce banc puisse se corréliser avec le faisceau «a» des séries de bassin qui livre encore à sa base les derniers *N. platycostatus*.

La partie supérieure de la formation 10 est attribuée sans preuves paléontologiques à l'horizon à *Pronocostatum* qui débute dans le faisceau «a» des séries de bassin.

L'âge de la grande lumachelle fut toujours très controversé. Elle fut successivement datée de la zone à *Callidiscus* (Thieuloy, 1973), de la zone à *Trinodosum* (Arnaud *et al.*, 1981) et du sommet de la zone à *Verrucosum* (Thieuloy *et al.*, 1990).

Cette formation peut être corrélée, au moins à son sommet, avec le faisceau médian des séries du bassin vocontien (Atrops et Reboulet, 1993). En effet, le banc sommital (n°131) de cette formation a livré des ammonites de l'horizon à *Peregrinus*, en particulier *Neocomites peregrinus*, *Bochianites neocomiensis* morphe *goubechensis* (Thieuloy *et al.*, 1990), *Dicostella allavensis* et *Neohoplloceras submartini*.

La grande lumachelle est couronnée par la discontinuité du Valanginien supérieur (= DVS ; Autran, 1993) qui a une valeur régionale dans les séries néritiques de l'Arc de Castellane où il existe, à ce niveau, des lacunes importantes et des niveaux condensés.

Cette discontinuité, qui couronne le banc 131, est marquée par la lacune du sommet de l'horizon à *Peregrinus* et de l'horizon à *Nicklesi* car les niveaux immédiatement sus-jacent sont datés de l'horizon à *Furcillata*.

A Carajuan, l'âge de la formation 12 restait hypothétique car cette formation à dominante mameuse (avec quatre minces bancs de calcaire argileux) n'avait encore jamais livré d'ammonites. Elle était attribuée avec doute et sans argument paléontologique aux zones à *Trinodosum* et à *Callidiscus* (Thieuloy *et al.*, 1990). La découverte, dans le banc 135, de nombreuses *Criosarasinella furcillata* et de quelques *Criosarasinella subheterocostata* n. sp. permet de caractériser, au sommet de la formation 12, l'horizon à *Subheterocostata*. L'association de ces deux espèces n'est pas en contradiction avec leur extension dans le bassin où les premiers *C. subheterocostata* n. sp. sont associés aux derniers *C. furcillata*. Ces données paléontologiques montrent que l'horizon à *Subheterocostata* débute au minimum avec le banc 135. Au-dessous, les ammonites sont beaucoup plus rares. Seul le banc 132 m'a livré un individu macroconche attribué à *Criosarasinella mandovi*. La présence de cette seule espèce ne permet pas de savoir si on est déjà dans l'horizon à *Subheterocostata* ou dans l'horizon à *Furcillata*.

La discontinuité du Valanginien supérieur correspond à une importante lacune stratigraphique. Il est probable qu'elle intéresse également les horizons à *Companyi* et à *Furcillata* correspondant en domaine de bassin, au faisceau double «d-e». Ce dernier n'aurait donc pas d'équivalent à Carajuan. De toutes façons, la partie sommitale de la formation 12 ne peut pas être attribuée à la zone à *Callidiscus*, comme cela avait été envisagé par Thieuloy *et al.* (1990). Cette zone est tout au plus présente dans le niveau condensé de la base de la formation 13. Ainsi, la formation 12 est probablement corrélable avec la vire qui surmonte le faisceau «d-e». Cette corrélation n'est en désaccord avec aucune des données paléontologiques en notre possession.

La formation 13, constituée de calcaires glauconieux, débute avec le banc 136. Il a livré à son extrême base, dans un mince niveau ferrugineux de 10 cm d'épaisseur, *Breistrofferella* n. sp. 2 et *B. varappensis* (forme primitive). Cette association n'est pas connue dans les séries du bassin vocontien. En l'absence des *Acanthodiscus* dans ce niveau, il pourrait s'agir d'une association

caractérisant, en domaine de plate-forme, l'équivalent de la zone à *Callidiscus*. La présence, dans ce niveau, de *C. subheterocostata* caractéristique de l'horizon à *Subheterocostata* indique qu'il s'agit d'un niveau condensé.

Les premiers *Acanthodiscus*, caractérisant la zone à *Radiatus*, n'apparaissent qu'au-dessus. Si on exclue le mince niveau condensé, la plus grande partie de la formation 13 correspond au faisceau H1 des séries de bassin où les *Acanthodiscus* sont également présents.

2 - CORRÉLATIONS ENTRE LA SÉRIE DU BASSIN VOCONTIEN ET LES COUPES DE LA BÉGUDE ET DES ALLAVES (Alpes de Haute-Provence) (fig. 42 et 43)

a) La Bégude (fig. 42) : L'individualisation, dans les séries du bassin vocontien, d'un horizon à *Peregrinus* au sommet de la zone à *Verrucosum* (Reboulet *et al.*, 1992), nous a permis de corréler le faisceau «b» (= faisceau fédian) avec la grande lumachelle, qui est surmontée par une vire marneuse (niveau 102b-d = base de la formation 12) datée de l'horizon à *Peregrinus* (Atrops et Reboulet, 1993) et non pas de l'horizon à *Nicklesi* comme l'affirmaient Thieuloy *et al.* (1990). L'horizon à *Nicklesi* débute à l'apparition de l'espèce index dans le banc 103, qui peut être corrélé avec le faisceau «c» des séries pélagiques dans lequel apparaît *Olcostephanus nicklesi* (Atrops et Reboulet, 1993).

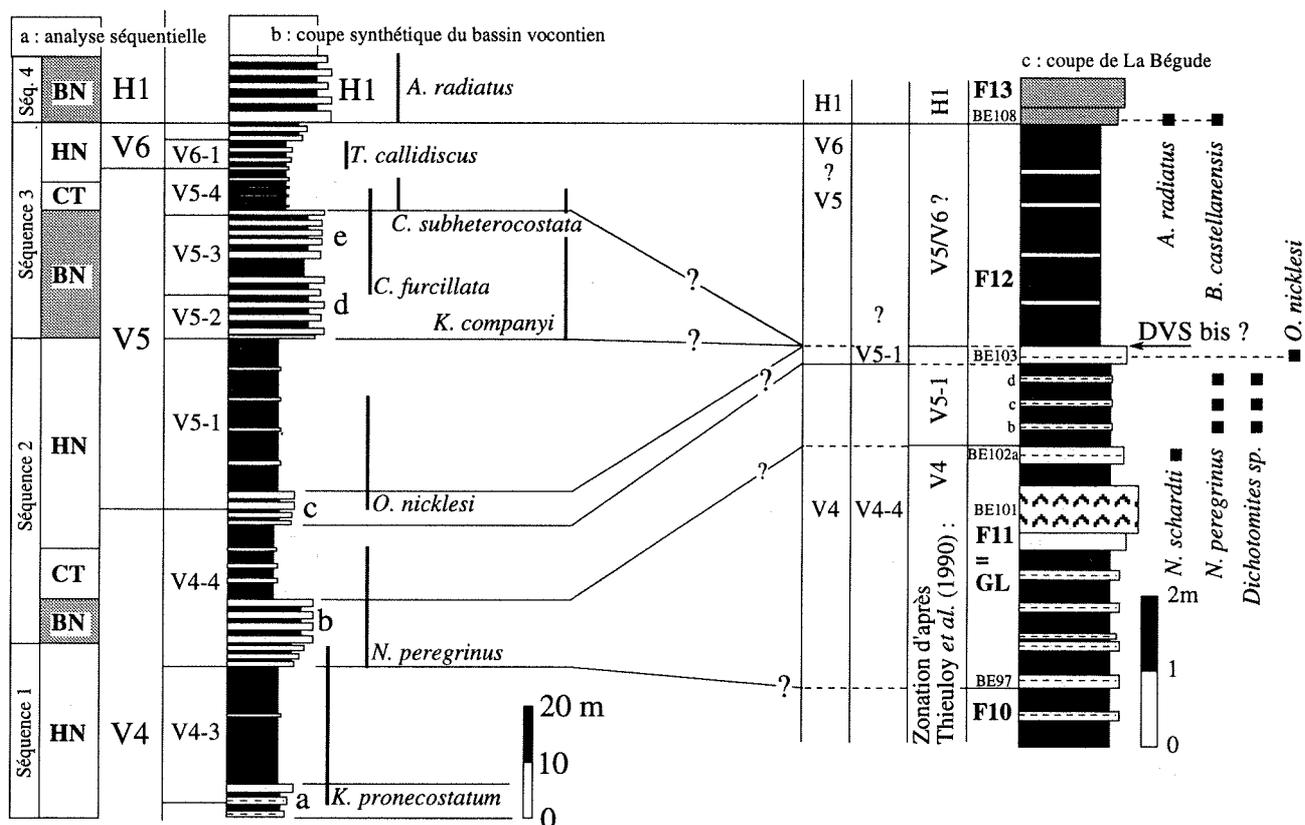


Fig. 42 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe de La Bégude (d'après les données de Thieuloy *et al.*, 1990).

La partie supérieure de la formation marneuse 12, qui n'a pu être datée précisément, est scellée par une barre de calcaire glauconieux qui se corrèle avec le faisceau H1 des séries vocontiennes, car ces deux unités lithologiques ont livré une association faunique caractéristique de la zone à *Radiatus*.

Toutes ces données montrent que l'horizon à *Peregrinus* est plus développé à La Bégude qu'à Carajuan et que l'horizon à *Nicklesi* est présent dans le banc 103. La série de La Bégude est donc plus complète. Mais comme à Carajuan, il y a certainement aussi lacune des horizons à *Companyi* et à *Furcillata*, au-dessus du banc 103. En effet, même en l'absence des données biostratigraphiques dans la vire 104 à 107 qui comporte 4 minces bancs de calcaires argileux, la corrélation lithologique est aisée avec la vire 132 à 135 (avec également 4 petits bancs) de la coupe de Carajuan qui a été datée de l'horizon à *Subheterocostata*. Ceci laisse supposer qu'à La Bégude, il y a sans doute une discontinuité au sommet du banc 103.

b) Les Allaves (fig. 43) : Le dernier banc (X109) de la grande lumachelle n'a pas livré d'ammonites permettant de déterminer précisément son âge. La présence de *Dicostella allavensis* permet de dater ce banc de la partie sommitale de la zone à *Verrucosum* (Thieuloy *et al.*, 1990). Le banc X109 est couronné par la discontinuité du Valanginien supérieur (DVS, Autran, 1993). Mais il n'y a pas à ce niveau de lacune biostratigraphiquement décelable (Atrops et Reboulet, 1993). Contrairement aux assertions de Thieuloy *et al.* (1990), la base de la formation 12 est datée de l'horizon à *Peregrinus*. En effet, l'espèce-indice a été récoltée dans les trois premiers bancs de cette unité, aux côtés de nombreux autres taxons caractéristiques de cet horizon.

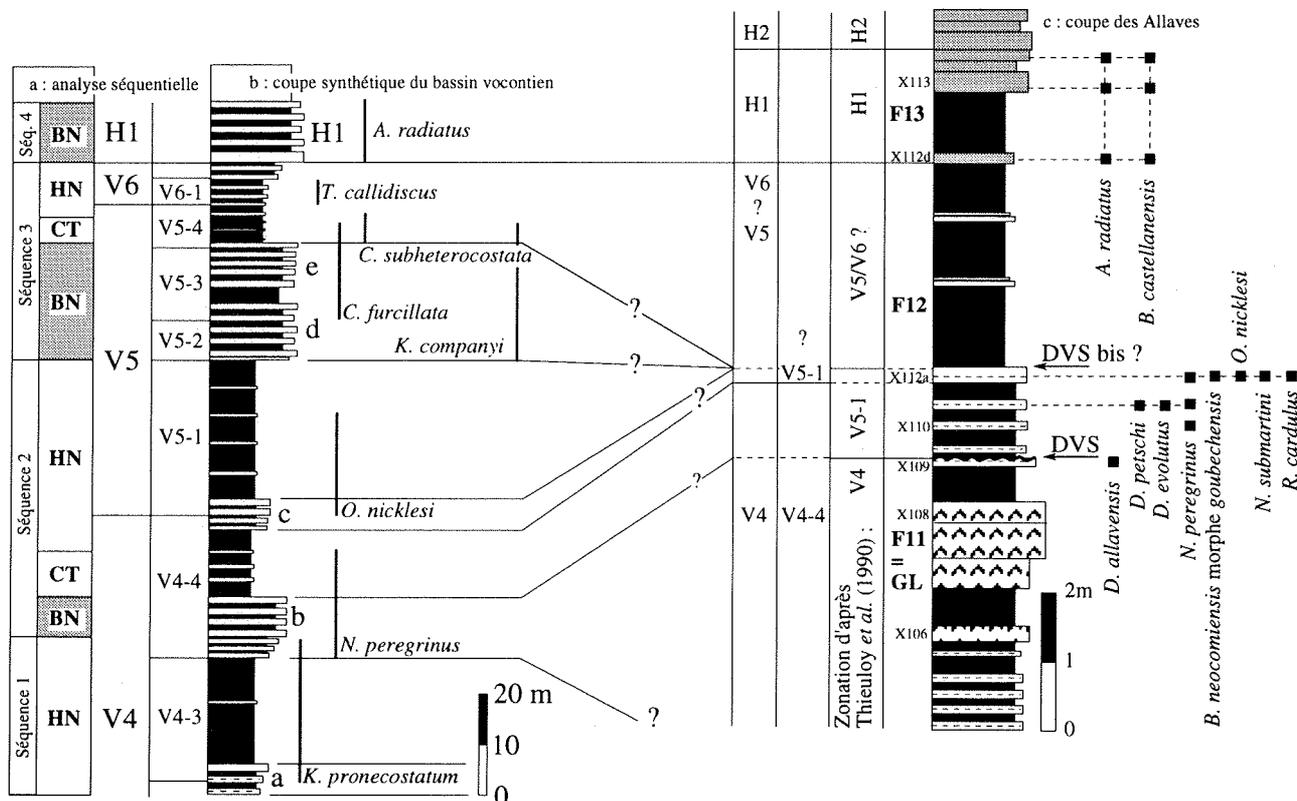


Fig. 43 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe des Allaves (d'après les données de Thieuloy *et al.*, 1990).

Le banc X112a correspond sans doute à un niveau condensé, car il a livré *Neocomites peregrinus* et *Olcostephanus nicklesi*, espèces qui ne coexistent jamais dans les séries du bassin vocontien. Le biohorizon à Nicklesi débute donc avec le banc X112a, qui correspond certainement au faisceau «c» des séries pélagiques dans lequel l'espèce-indice apparaît.

La partie supérieure de la zone à Trinodosum et la zone à Callidiscus n'ont pas été caractérisées sur cette coupe. Même en l'absence de données biostratigraphiques et pour les mêmes raisons qu'à La Bégude, il y a certainement aussi aux Allaves, lacune des horizons à Company et à Furcillata. Le sommet de la formation 12 (X112 b-c) appartient vraisemblablement aussi l'horizon à Subheterocostata. Le banc X112a est donc couronné par une discontinuité. Les deux discontinuités DVS et DVS bis des coupes des Allaves et de La Bégude se réunissent en une seule à Carajuan où la série est moins complète.

Cette formation marneuse F12 est surmontée par les calcaires glauconieux de la formation 13, datés de la zone à Radiatus. Cette formation se corrèle donc avec le faisceau H1 des séries de bassin où les *Acanthodiscus* et les *Breistrofferella* sont également présents.

3 - CORRÉLATIONS ENTRE LA SÉRIE DU BASSIN VOCONTIEN ET LA COUPE DU DESTOURBES (Alpes de Haute-Provence) (fig. 44)

La coupe du Destourbes (fig. 44), puissante d'une cinquantaine de mètres, se distingue des séries classiques de l'Arc de Castellane par l'absence des formations 9 et 11, c'est à dire respectivement de la petite et de la grande lumachelle. La série du Destourbes est composée d'une alternance de bancs marno-calcaires et de marnes gris-bleuté.

Elle est caractérisée dans sa partie sommitale par un niveau centimétrique de marnes glauconieuses riches en fragments d'ammonites attribuées aux genres *Criosarasinella* et *Teschonites*. Ce niveau condensé est plaqué immédiatement au-dessus du banc 103. Il est surmonté par une trentaine de centimètres de marnes grises auxquelles succède une formation alternante à dominante calcaire de 5 mètres d'épaisseur et riche en glauconie. L'extrême base de cette unité (banc 104) a livré des *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) et des *Breistrofferella* THIEULOY.

La coupe du Destourbes est composée de deux ensembles plus calcaires qui encadrent une formation nettement plus marneuse.

La première unité est datée de la zone à Campylotoxus, vraisemblablement de l'horizon à Quadristrangulatum, grâce à la présence de *Karakaschiceras aff. quadristrangulatum* dans le banc 76 et de *Kilianella roubaudiana* dans le banc 77. Cette formation est probablement corrélable avec le faisceau «V3» des séries de bassin, qui appartient aussi à cet horizon.

La série sus-jacente, plus marneuse, est datée à sa base (banc 82) de l'horizon à Verrucosum, grâce à la présence de *Paquiericeras paradoxum*. En effet, dans les séries dilatées du bassin vocontien, cette espèce apparaît avec les premiers *Saynoceras verrucosum* et son extension verticale est apparemment limitée à l'horizon à Verrucosum (Bulot *et al.*, 1993). L'intervalle compris entre les bancs 78 à 81 n'a pas été daté paléontologiquement. Il pourrait appartenir à tout ou partie de l'intervalle correspondant aux horizons à Fuhri, à Biassalensis et à Platycostatus car c'est à ce niveau qu'on observe une dérive de la sédimentation vers les marnes aussi bien en bassin que sur la plate-forme.

De nombreux *Bochianites neocomiensis* ont été récoltés dans les bancs 84, 90, 91 et 95. Cette abondance est à rapprocher de celle qui a été observée sur la coupe de La Charce où cette espèce

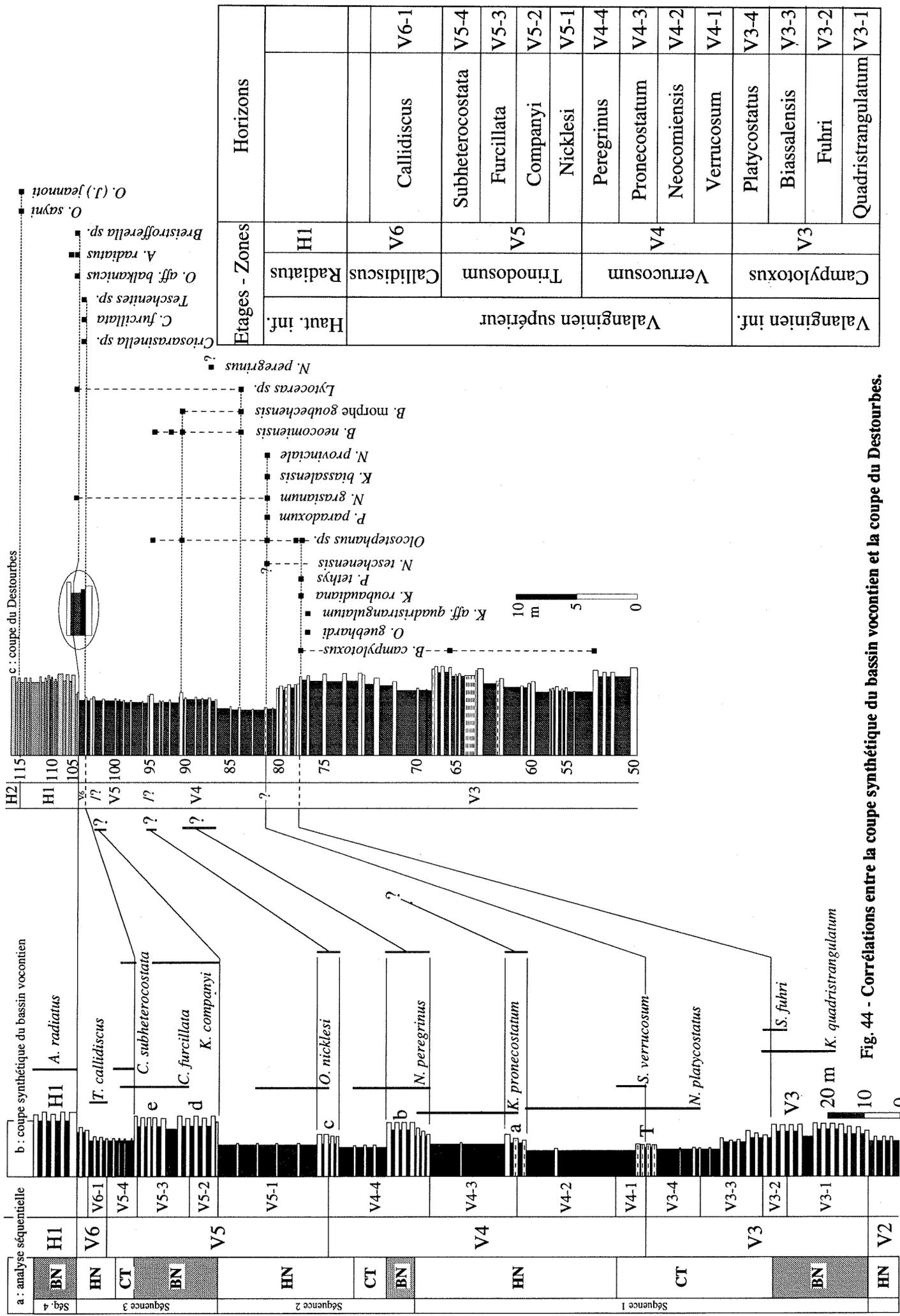


Fig. 44 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe du Destourbes.

est très bien représentée jusqu'au sommet de l'horizon à Nicklesi. La présence de *B. neocomiensis* morphe *goubechensis* dans les bancs 84 et 90 et la découverte dans le banc 86 d'un exemplaire appartenant vraisemblablement à *N. peregrinus* permet d'attribuer cet intervalle au sommet de la zone à Verrucosum. En effet, le morphotype «*goubechensis*» apparaît dans le bassin dans l'horizon à Peregrinus.

Les données biostratigraphiques, au-dessus de l'horizon à Verrucosum, ne permettent pas d'effectuer des corrélations fines avec la série du bassin vocontien.

La partie supérieure de cette formation marneuse n'a pas livré d'ammonites, excepté dans un niveau centimétrique de calcaire ferrugineux situé immédiatement au-dessus du dernier banc de calcaire argileux gris (n° 103) et recouvert par une cinquantaine de centimètres de marnes grises glauconieuses qui livrent déjà à leur sommet des ammonites de la zone à Radiatus.

Le mince niveau ferrugineux renferme de très nombreux fragments d'ammonites et de belemnites roulés. Les *Criosarasinella* sont très abondantes et *C. furcillata* a pu être reconnue. Les *Teschenites* sont plus rares. Cette association faunique permet d'attribuer ce niveau au sommet de la zone à Trinodosum (horizon à Furcillata ?). Bien que l'horizon à Subheterocostata n'ait pas été individualisé, on peut penser que la base de la vire de marnes glauconieuses appartient à cet horizon et qu'elle est corrélable avec la vire marneuse qui surmonte le faisceau double «d-e» des séries vocontiennes.

La formation sus-jacente de calcaire glauconieux a livré quelques *Acanthodiscus radiatus* et des *Breistrofferella* qui caractérisent la zone à Radiatus. Elle correspond donc au faisceau H1 des séries de bassin où cette association faunique est également représentée. En l'absence d'autres marqueurs biostratigraphiques, la découverte d'*Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* dans le banc 115 permet d'attribuer le sommet de cette formation à la zone Loryi (horizon à Jeannoti).

4 - CONCLUSIONS ET INTERPRÉTATIONS DANS LE CADRE SÉQUENTIEL

Nous disposons donc désormais, pour la série-type de la plate-forme provençale (Carajuan) (fig. 41), d'une biostratigraphie beaucoup plus fine que celle qui avait été établie précédemment (Thieuloy *et al.*, 1990). Les horizons à Fuhri, Biassalensis, Verrucosum, Peregrinus, Furcillata et à Subheterocostata ont été caractérisés paléontologiquement. Ceci conduit, à mettre en évidence, dans cette série réduite du Valanginien supérieur, des lacunes importantes et des niveaux condensés. Les nouvelles corrélations qui ont été établies, au niveau de l'horizon, entre cette série et celle du bassin vocontien, sont nettement plus fines, plus complètes et pour certains niveaux, bien différentes, de celles qui avaient été proposées par Arnaud *et al.* (1982), Ferry et Monier (1987), Ferry *et al.* (1989) et Atrops et Reboulet (1993).

La petite lumachelle, qui se situe à la partie supérieure de la zone à Campylotoxus (horizon à Platycostatus ?), n'est donc pas corrélable avec le faisceau V3 comme cela avait été proposé (Ferry *et al.*, 1989). Mais il n'est pas possible de savoir quel est son équivalent exact, dans la série de bassin, où les horizons à Biassalensis et à Platycostatus sont représentés par une série à dominante marneuse.

Sur les séries de Carajuan (fig. 41), de La Bégude (fig. 42) et des Allaves (fig. 43), la grande lumachelle est corrélable avec le faisceau médian (faisceau «b» de l'horizon à Peregrinus) et non pas avec le faisceau double «d-e» (zone à Trinodosum) comme l'avaient proposé Ferry *et al.* (1989).

Pour ces deux coupes, le premier banc calcaire de l'horizon à Nicklesi correspond au faisceau «c» des séries de bassin.

Une lacune importante (DVS), du sommet de l'horizon à Peregrinus jusqu'au sommet de l'horizon à Furcillata, a été mise en évidence sur la coupe de Carajuan (fig. 42).

Sur les coupes de La Bégude (fig. 42) et des Allaves (fig. 43), il n'y a pas de lacune biostratigraphiquement décelable entre l'horizon à Peregrinus et à l'horizon à Nicklesi. En effet, au-dessus de la discontinuité (DVS) qui couronne la grande lumachelle, les horizons à Peregrinus et Nicklesi sont représentés.

Une deuxième discontinuité (DVS bis) est marquée, au passage à la série très marneuse du sommet de la formation 12, par une lacune des horizons à Companyi et à Furcillata.

La partie supérieure de la formation 12 n'a pas pu être datée paléontologiquement sur les coupes des Allaves et de La Bégude mais les corrélations lithologiques avec la coupe de Carajuan, bien datée à ce niveau, permettent de l'attribuer à l'horizon à Subheterocostata.

Sur la coupe de Carajuan (fig. 41), un niveau condensé a été mis en évidence à la base du banc 136 (zone à *Callidiscus* probable et horizon à Subheterocostata). Sur la coupe des Allaves (fig. 43), le banc X112a est également interprété comme un niveau légèrement condensé (horizons à Peregrinus et à Nicklesi).

Les nouvelles corrélations proposées montrent donc que plusieurs niveaux calcaires des séries de la plate-forme externe de la bordure provençale se corrélaient avec des faisceaux calcaires de la série alternante du bassin vocontien (V3, T, b, H1), interprétés comme des bas niveaux marins relatifs de troisième ordre (Ferry, 1991). Il est également possible de corréler plusieurs vires à dominante marneuse qui sont interprétées comme des périodes d'ennoyage (cortèges transgressifs et cortèges de haut niveau marin relatif de troisième ordre). L'analyse séquentielle portée en regard de la coupe synthétique du bassin vocontien est conforme à celle qui a été établie par Ferry (1991). Ainsi, les séquences régressives de plate-forme sont interprétées comme des bas niveaux marins relatifs de troisième ordre et non pas comme des hauts niveaux marins relatifs comme il est classiquement admis (Vail *et al.*, 1987 ; Posamentier et Vail, 1988). Les discontinuités souvent érosives qui les surmontent ne seraient pas, dans de nombreux cas, des limites de séquence de troisième ordre mais des surfaces correspondant à des abaissements du niveau de base qui naîtraient par amplification du signal glacio-eustatique à haute fréquence lors des phases d'élévation du niveau marin (fig. 13) (Ferry, 1991 ; Malatre *et al.*, 1992 ; Malatre, 1994 ; Cochet *et al.*, 1994).

Il est donc fort probable que la discontinuité DVS, qui surmonte la grande lumachelle sur la coupe de Carajuan (fig. 41), se raccorde avec la surface de transgression de la séquence 2 des séries vocontiennes (cortège transgressif de l'horizon à Peregrinus). Cependant, la précision de l'échelle biostratigraphique ne permet pas de suivre et de placer très exactement cette surface au sein de la séquence 2.

Les corrélations biostratigraphiques ont également mis en évidence que certains faisceaux calcaires ne sont pas représentés sur la bordure provençale. Ainsi, sur la coupe de Carajuan (fig. 41), les faisceaux «c, d-e» ne sont pas représentés alors qu'à La Bégude (fig. 42) et aux Allaves (fig. 43) seul le faisceau double «d-e» est absent.

La comparaison des coupes des Allaves, La Bégude et de Carajuan permet de montrer que l'ampleur de la discontinuité DVS est différente selon les localités. A Carajuan (fig. 41), cette discontinuité regroupe au moins deux surfaces d'érosion emboîtées dues à plusieurs variations eustatiques. Toutefois, des mouvements tectoniques locaux (jeu de blocs basculés) sont également susceptibles de modifier les systèmes de dépôt sur la plate-forme.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Parmi les neuf coupes du bassin vocontien ayant fait l'objet d'une récolte intensive banc à banc, les coupes de La Charce et de Vergol (Drôme) sont les plus intéressantes par leur richesse en ammonites. Elles ont permis de suivre de façon relativement continue l'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur (de la zone à *Campylotoxus* à la zone à *Nodosoplicatum*), qui a été intégrée dans une analyse séquentielle à l'échelle du bassin subalpin. Ces deux coupes ont permis d'établir une échelle biostratigraphique détaillée qui a pu être reconnue sur plusieurs autres coupes du bassin vocontien et de la bordure provençale.

1 - La révision systématique de la faune du Valanginien-Hauterivien inférieur du Sud-Est de la France a permis d'établir un schéma phylétique différent en partie de ceux qui avaient été proposés (Thieuloy, 1977 ; Company, 1987). Les modifications paléontologiques les plus importantes concernent les *Neocomitinae*. L'étude conjointe du développement ontogénétique et du dimorphisme des principales espèces a permis de préciser les relations de parenté au sein de ce groupe et de proposer une systématique plus phylogénétique.

Les *Busnardoites* NIKOLOV, qui dérivent de *Tirnovella premolica* (SAYN), sont à l'origine des *Karakaschiceras* THIEULOY et des *Neocomites* UHLIG. Le genre *Neocomites* a été restreint au groupe de l'*A. neocomiensis* D'ORBIGNY. Il comprend également : *N. teschenensis* (UHLIG), *N. platycostatus* SAYN, *N. peregrinus* (KEMPER et RAWSON) et *N. beaumugnensis* SAYN. Cette espèce est à l'origine des *Rodigheroites* COMPANYY, dont les *Himantoceras* THIEULOY dérivent très certainement.

Le genre *Teschenites* THIEULOY s'enracine parmi les ultimes représentants du genre *Neocomites*. *T. subpachydicranus* n. sp. est à l'origine des «Endemoceratinés». Cette évolution s'effectue apparemment sur les plates-formes périvocontiennes (jurassienne et/ou provençale). *N. (T.) neocomiensiformis neocomiensiformis* THIEULOY est interprété comme le macroconche de *T. subpachydicranus* n. sp.

Les *Eleniceras* BRESKOVSKI dérivent probablement de *T. subflucticulus* n. sp. Les *Eleniceras* sont probablement à l'origine des *Crioceratites* SARKAR de l'Hauterivien basal, qui sont absents dans la partie inférieure de la zone à *Radiatus*.

Les *Sarasinella* UHLIG, qui disparaissent au sommet de la zone à *Callidiscus*, sont vraisemblablement à l'origine des *Criosarasinella* THIEULOY et des *Criocerarites* «primitifs» du sommet du Valanginien supérieur. L'ornementation du stade juvénile des *Criosarasinella* est typiquement trituberculée. Le déroulement des tours internes n'a cependant jamais été observé. *N. (T.) neocomiensiformis drumensis* THIEULOY est considéré comme l'équivalent macroconche de *C. furcillata* THIEULOY.

De nombreux couples dimorphes ont été reconstitués chez les *Neocomitinae*, *Oosterellidae*, *Olcostephanidae* et *Haploceratidae*. Le dimorphisme s'exprime de façons très différentes au sein d'une même famille. Les différences morphologiques entre le microconche et le macroconche sont plus importantes lorsque la spéciation s'effectue à partir de processus péramorphiques. L'intensité du dimorphisme est plus faible lorsqu'elle s'effectue à partir de phénomènes paedomorphiques.

2 - L'évolution de la faune d'ammonites a été replacée dans un cadre de stratigraphie séquentielle, ce qui permet de relier les renouvellements des peuplements d'ammonites aux variations du niveau marin relatif.

Cinq renouvellements majeurs ont pu être distingués de la zone à *Campylotoxus* (Valangien inférieur) à la zone à *Nodosplicatum* (Hauterivien inférieur). Ils se composent d'une période d'apparitions et d'une phase de disparitions qui sont respectivement contemporaines des périodes de bas niveaux marins relatifs et des cortèges transgressifs de troisième ordre. Ces événements affectent simultanément plusieurs familles d'ammonites.

Les phases de diversifications s'effectuent le plus souvent à partir des mécanismes péramorphiques (accélération et/ou hypermorphose) et plus rarement par des processus paedomorphiques (néoténie et/ou progénèse). Chaque renouvellement est caractérisé par un même type de mécanismes évolutifs (péramorphose ou paedomorphose) chez différentes familles (*Neocomitinae*, *Olcostephanidae* et *Oosterellidae*).

L'étude quantitative de la succession des peuplements a été réalisée sur toutes les coupes du bassin vocontien. La composition des spectres fauniques montre des différences significatives entre le banc et l'interbanc (6^{ème} ordre) et au sein des paracycles (5^{ème} ordre).

L'évolution et la composition quantitative des peuplements d'ammonites paraissent donc rythmées par les variations du niveau marin relatif (troisième ordre à sixième ordre). Cette correspondance suggère que les mécanismes de contrôle de la sédimentation (climat, variations du niveau marin, etc.) influencent également l'évolution de la faune d'ammonites par le biais des modifications paléoenvironnementales.

«L'univocité» des mécanismes évolutifs responsables de l'individualisation simultanée de plusieurs espèces appartenant à des familles différentes exclut donc un contrôle exclusif du génome (facteurs intrinsèques) sur les possibilités de modification des séquences ontogénétiques par hétérochronie.

L'ensemble de ces observations plaident en faveur d'un contrôle relativement important des contraintes extrinsèques sur l'évolution et la composition quantitative de la faune d'ammonites. En revanche, il est toutefois très difficile d'estimer le poids respectif des différents facteurs tels que les variations eustatiques, climatiques, paléomagnétiques.

Des phénomènes migratoires ont parfois été envisagés pour expliquer l'apparition dans le Sud-Est de la France de certains taxons, en particulier lors des périodes de bas niveau marin relatif de troisième ordre. Ceci nous a conduit à admettre que ce n'est pas seulement l'ouverture des voies d'échanges lors des transgressions qui favorisent les migrations comme cela est généralement souligné. En milieu marin ouvert, le climat pourrait être l'un des facteurs contrôlant les migrations des faunes d'ammonites.

Mais la mise en évidence de phénomènes migratoires nécessite une connaissance parfaite de la succession de la faune d'ammonites dans les différents bassins. Il serait donc intéressant d'avoir des données biostratigraphiques et quantitatives dans d'autres secteurs du domaine mésogéen (Espagne méridionale, Maroc, Pologne, etc.), mais aussi des données plus importantes dans les séries des plates-formes périvocontiennes.

3 - A partir des séries fossilifères du bassin vocontien, 18 horizons ont été individualisés du sommet de la zone à Pertransiens (Valanginien inférieur) au sommet de la zone à *Nodosoplicatum* (Hauterivien inférieur). La plupart de ces unités biostratigraphiques ont pu être reconnues sur plusieurs coupes de la bordure provençale, ce qui a permis d'établir des corrélations fines entre les deux domaines.

En conclusion, l'étude paléontologique, en particulier des *Neocomitinae*, a permis de bâtir un cadre biostratigraphique très fin, valable pour le bassin vocontien et la plate-forme provençale. Les séries très fossilifères du bassin vocontien se sont révélées très favorables à une étude quantitative sur tout l'intervalle étudié ; un tel type d'étude n'avait jamais été réalisé sur un intervalle aussi large et relié de façon aussi étroite au cadre séquentiel.

La biostratigraphie fine des séries de la plate-forme provençale est désormais mieux connue. Il nous reste maintenant à récolter des populations d'ammonites importantes dans ce domaine. Ceci permettra de mieux comparer les peuplements du bassin et de la plate-forme et de mieux apprécier l'impact des changements environnementaux sur la différenciation des faunes d'ammonites.

Toutes ces observations et les conclusions qui en découlent demandent néanmoins à être confirmées en effectuant des comparaisons avec d'autres organismes benthiques ou necto-benthiques et sur d'autres périodes de temps.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARKELL W.J., KUMMEL B. et WRIGHT C. (1957) - Mesozoic *Ammonoidea*, in MOORE R.C. (ed.) : Treatise on Invertebrate Paleontology, 4 : 80-437. *Geol. Soc. Amer. Univ., Kansas Press*, New York /Lawrence.
- ARNAUD H., GIDON M. et THIEULOY J.P. (1981) - Les Calcaires du Fontanil des environs de Grenoble : leur place dans la stratigraphie du Néocomien entre le Jura et le domaine vocontien. *Eclog. Geol. Helv.*, 74 : 109-137.
- ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., BOISSEAU T., DARSAC C., THIEULOY J.P. et VIEBAN F. (1982) - Synchronisme des crises biologiques et paléogéographiques dans le Crétacé inférieur du S.E. de la France : un outil pour les corrélations plate-forme - bassin. *Géol. Méditer.*, 9, 3 : 153-165.
- ATROPS F. (1967) - Etude de quelques genres de la sous-famille des *Neocomitinae*. Genres : *Distoloceras*, *Acanthodiscus*, *Leopoldia* et *Saynella*. *D.E.S., Grenoble*, 1-122 (inédit).
- ATROPS F. (1982) - La sous famille des *Ataxioceratinae* (*Ammonitina*) dans le Kimméridgien du Sud-Est de la France. Systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 83 : 1-463.
- ATROPS F. (1984) - Genres et sous-genres chez les *Ataxioceratinae* (*Ammonitina*, *Perisphinctidae*) de l'Oxfordien supérieur-Kimméridgien inférieur. *Bull. Soc. géol. France*, 7, 26, 4 : 633-644.
- ATROPS F. et FERRY S. (1987) - Les glissements sous-marins kimméridgiens du bassin subalpin, témoins fossiles de variations eustatiques négatives. *Géol. alpine*, Mém. h.s., 13 : 179-185.
- ATROPS F. et FERRY S. (1989) - Sequence stratigraphy and changes in the ammonite fauna (Upper Jurassic, S-E France). In «Mesozoic record of Western Tethyan margin.» 2è Congrès français de sédimentologie Lyon, Résumé : 7-9.
- ATROPS F. et REBOULET S. (1993) - Nouvelles données sur la zonation par ammonites du Valanginien supérieur de l'hypostratotype d'Angles (Alpes de Haute-Provence) et sur ses corrélations. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 2, 317 : 499-506.
- ATROPS F. et REBOULET S. (1995) - Le Valanginien-Hauterivien basal du bassin vocontien et de la bordure provençale : zonation et corrélations. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 2, 320 : 985-992.
- ATROPS F. et REBOULET S. (1995) - *Neolissoceras* (*Carinites*), nouveau sous-genre d'ammonites du Valanginien du bassin vocontien (SE de la France). *C. R. Acad. Sci. Paris* (Note acceptée et sous-pressé).
- AUTRAN G. (1993) - L'évolution de la marge Nord-Est provençale (Arc de Castellane) du Valanginien moyen à l'Hauterivien à travers l'analyse biostratigraphique des séries de la région de Peyroules : séries condensées, discontinuités et indices d'une tectogenèse distensive. Paléobiologie. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, 10, 240 p.
- AUTRAN G. (1994) - Reflections on the subfamily *Endemoceratinae* SCHINDEWOLF, 1966 at the Valanginian-Hauterivian boundary. Third workshop of Lower Cretaceous Cephalopod Team, Piobbico (Italie), 5-8 Juillet 1994. Abstract book, p. 4.
- BABIN C. (1991) - Principes de paléontologie. Armand Colin édit. Paris, 449 p.
- BASSE E. (1952) - *Ammonoidea s. str.* In Piveteau J. (ed.) : *Traité de Paléontologie*, 2 : 581-688. Masson et Cie, Paris.

- BASSE E. et DURAND DELGA M. (1954) - Présence en Afrique du nord dans le Tell constantinois, d'Ammonites néocomiennes de la famille des Ostéréllidés. *C.R. Som. séances Soc. géol. France*, 15 : 326-329.
- BAUMBERGER E. (1903-1910) - Fauna der untern Kreide im westschweizerischen Jura. *Abh. schweiz. paläont. Ges.*, 30 (1903) : 1-60 ; 32 (1905) : 1-80 ; 33 (1906) : 1-30 ; 34 (1907) : 1-47 ; 35 (1908) : 1-40 ; 36 (1910) : 1-57.
- BAUMBERGER E., HEIM A. et BUXTORF A. (1907) - Palaeontologisch-stratigraphische Untersuchung zweier fossilhorizonte an der Valangien-Hauterivien-grenze im Churfürsten-Mattstockgebiet. Stratigraphie der analogen Schichten der Zentralschweiz. *Abh. schweiz. paläont. Ges.*, Zürich, 34 : 33 p.
- BESSE J., BOISSEAU T., ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., MASCLE G. et THIEULOUY J.P. (1986) - Modifications sédimentaires, renouvellement des faunes et inversions magnétiques dans le Valanginien de l'hypostratotype d'Angles. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, 10 (2) : 365-368.
- BLANCHET F. (1922) - Sur un groupe d'ammonites éocécrotées dérivées des «*Cosmoceras*». *Ann. Univ. Grenoble*, 34, 2 : 235-237.
- BOISSEAU T., THIEULOUY J.P., ARNAUD-VANNEAU A. et ARNAUD H. (1982) - Crises biologiques, coupures biostratigraphiques et migrations de faunes : l'exemple du Valanginien dans le Sud-Est de la France. 9^o réun. ann. *Sc.Terre, Soc. géol. Fr. édit.* Paris : p. 64.
- BOURGUET (1742) - Traité des pétrifications. 1 vol. in 4^o : 1-163.
- BRESKOVSKI S. (1967) - *Eleniceras*, genre nouveau d'ammonites hauterivien. *Izv. geol. Inst. (Sofia), Ser. Paleont.*, 16 : 47-52.
- BULOT L. (1990) - Evolution des *Olcostephaninae* (*Ammonitina*, *Cephalopoda*) dans le contexte paléobiogéographique du Crétacé inférieur (Valanginien-Hauterivien) du Sud-Est de la France. *D.E.S. Univ. Dijon*, 177 p. (inédit).
- BULOT L. (1990) - Révision des types et figurés de la collection Matheron 2. *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *perinflatus* (Matheron, 1878) et *Olcostephanus* ? *mittreanus* (Matheron non d'Orb., 1850). *Mésogée*, 50 : 3-8.
- BULOT L., COMPANY M. et THIEULOUY J.P. (1990) - Origine, évolution et systématique du genre Valanginien *Saynoceras* (*Ammonitina*, *Olcostephaninae*). *Geobios*, 23, 4 : 399-413.
- BULOT L., THIEULOUY J.P., BLANC E. et KLEIN J. (1993) - Le cadre stratigraphique du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien du Sud-Est de la France : définition des biochronozones et caractérisation de nouveaux biohorizons. *Géol. Alpine* (1992), 68 : 13-56.
- BUSNARDO R. (1970) - *Torcapella*, nouveau genre d'Ammonites du Barrémien inférieur. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 37 : 85-131.
- BUSNARDO R. (1984) - Crétacé inférieur : échelles biostratigraphiques. In : DEBRAND PASSARD S. et al. (eds) : Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 125 : 291-294.
- BUSNARDO R. et COTILLON P. (1964) - Stratigraphie du Crétacé inférieur dans la région des gorges du Verdon (Basses-Alpes et Var). *C.R. Soc. géol. France*, 8 : 321-322.
- BUSNARDO R., ENAY R. et PITRE B. (1966) - L'Hauterivien inférieur et ses Ammonites près de Hauteville (Ain). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon (n.s.)*, 13 : 229-241.
- BUSNARDO R. et THIEULOUY J.P. (1979) - Les zones d'ammonites du Valanginien. In : BUSNARDO R., THIEULOUY J.P., MOULLADE M. (eds) : Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-Est de la France). Les stratotypes français, *C.N.R.S.*, 6 : 58-68 et 127-134.
- BUSNARDO R. et THIEULOUY J.P. (1989) - Les ammonites de l'Hauterivien jurassien : révision des faunes de la région du stratotype historique de l'étage hauterivien. *Mém. Soc. neuchât. Sci. nat.*, 11 : 101-147.
- CALLOMON J.H. (1963) - Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *trans. Leicester lit. phil. Soc.*, 57 : 21-56.

- CECCA F. (1985) - Alcune ammoniti provenienti dalla «Maiolica» dell'Appennino Centrale (Umbria, Marche e Sabina). *Bull. Serv. géol. Italia*, 103 : 133-162.
- CHANDEBOIS R. (1993) - Pour en finir avec le darwinisme. Une nouvelle logique du vivant. Edit. Espaces 34, Montpellier, 268 p.
- COCHET F., FERRY S., ENAY R. et CONTINI D. (1994) - Passage Oxfordien-Kimméridgien dans les carbonates du Jura français au bassin vocontien. Régression forcée et cortège transgressif. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 319, 2 : 1041-1047.
- COLLIGNON M. (1962) - Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). *Ann. géol. Serv. Mines, Tananariva*, 8 : 1-96.
- COMBÉMOREL R. (1979) - Les Belemnites. In : BUSNARDO R., THIEULOUY J. P., MOULLADE M. (eds) : Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-Est de la France). Les stratotypes français, *C.N.R.S*, 6 : 69-76.
- COMPANY M. (1982) - Contribución a la bioestratigrafía del Valanginiense en las Cordilleras Béticas. In : II Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Cretácico de España (Albacete, septiembre, 1982). *Cuad. Geol. ibérica*, 8 : 563-578.
- COMPANY M. (1985) - La Subzona de Verrucosum (Valanginiense superior) en el Barranco de la Querola (SE de España). *Mediterránea (Ser. Geol.)*, 4 : 113-127.
- COMPANY M. (1987) - Los Ammonites del Valanginiense del sector de las Cordilleras Béticas (SE de España). *Tesis Doctoral Univ. Granada*, 1-294.
- COTILLON P. (1971) - Le Crétacé inférieur de l'arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var, stratigraphie et sédimentologie. *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 68 : 1-243.
- COTILLON P. (1984) - Paléogéographie. In : DEBRAND PASSARD S. et al. (eds) : Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 125 : 328-330.
- COTILLON P. et MACSOTAY O. (1979) - Apport de la paléocéologie des Mollusques benthiques à la connaissance des facteurs de la sédimentation : un exemple dans la série valanginienne de Carajuan, SW de Castellane (Alpes de Haute-Provence). *7 è R.S.T. Lyon*, S.G.F. édit. p. 180.
- COTILLON P., FERRY S., GAILLARD C., JAUTÉE E., LATREILLE G. et RIO M. (1980) - Fluctuation des paramètres du milieu marin dans le domaine vocontien (France Sud-Est) au Crétacé inférieur : mise en évidence par l'étude des formations marno-calcaires alternantes. *Bull. Soc. géol. France*, 22, 5 : 735-744.
- COTTREAU J. (1934) - Types du prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny. *Ann. Paléont.* Paris, 23 : 45-80.
- COURVILLE P. et THIERRY T. (1993) - Sous-espèces géographiques et/ou contrôle environnemental de la variabilité morphologique chez «*Thomasites*» *gongilensis* (Woods, 1911), (*Ammonitina*, *Acanthocerataceae*, *Vascoceratinae*) du Turonien inférieur de la Haute Benoué (Nigéria). *Geobios*, M.s., 15 : 73-89.
- DARMEDRU C. (1984) - Variations du taux de sédimentation et oscillations climatiques lors du dépôt des alternances marne-calcaire pélagiques. Exemple du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 26, 1 : 63-70.
- DARMEDRU C., COTILLON P. et RIO M. (1982) - Rythmes climatiques et biologiques en milieu marin pélagique. Leurs relations dans les dépôts crétacés alternants du bassin vocontien (Sud-Est de la France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 24, 3 : 627-640.
- DEBELMAS J. et THIEULOUY J.P. (1965) - Etage Hauterivien. In : Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre 1963). *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, 34 : 85-95.
- DERCOURT J. FOUCAULT A. et RENARD M. (1986) - Liasons entre les phénomènes globaux, les changements de milieu et les grandes crises du monde vivant. *Bull. Centres Rech. Explor. Elf-Aquitaine*, 10, 2, 285-311.
- DIMITROVA N. (1967) - Fosilite na Bălgarija, IV. Dolna Kreda. Glavonogi (*Nautiloidea* i *Ammonoidea*). Bălgar Akad. Nauk., Sofija : 236 p.

- DOMMERGUES J.L., DAVID B. et MARCHAND D. (1986) - Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques. *Geobios*, 19, 3 : 335-356.
- DOMMERGUES J.L. et MEISTER C. (1989) - Trajectoires ontogénétiques et hétérochronies complexes chez les ammonites (*Harpoceratinae*) du Jurassique inférieur (Domien). In : *Geobios*, Mém. sp., Lyon, n° 12 (Ontogénèse et évolution ed. par B. David, J.L. Dommergues, J. Chaline, B. Laurin) : 157-166.
- DONOVAN D.T., CALLOMON J.H. et HOWARTH M.K. (1981) - Classification of the Jurassic *Ammonitina*, part 1, p. 101-155. In *The Ammonoidea*, House and Senior edit. The systematics association, 18.
- DONZE P. (1979) - Les Ostracodes In : BUSNARDO R., THIEULOUY J.P., MOULLADE M. (eds) : Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-Est de la France). Les stratotypes français, *C.N.R.S*, 6 : 77-86.
- DOUVILLÉ R. (1906) - Esquisse géologique des Préalpes subbétiques (partie centrale). *Thèse présentée à la Fac. Sci. Paris*, A, 526, 1246 : 1-222.
- DRUSCHITS V.V. (1960) - Ammonity, 1. In DRUSHCHITS V.V. ET KUDRYAVTS M.P. edit. Atlas niznemelavoj fauny Severnogo Kavkaza, Kryma. *Gostopetekhizdat*, 249-308.
- ELDREDGE N. (1971) - The allopatric model and phylogeny in paleozoic Invertebrates. *Evolution*. Lawrance, 25 : 156-167.
- ELDREDGE N. and GOULD S.J. (1972) - Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualisme. in SCHOPF T.S.M. édit., *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman, Cooper : 82-115.
- EMMANUEL L. (1993) - Apport de la géochimie à la stratigraphie séquentielle. Application au Crétacé inférieur vocontien. *Thèse 3e cycle, Univ P. et M. Curie Paris, Mém. Sci. Terre*, 93-5, 191 p.
- ENAY R. (1976) - A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. *Haliotis*, Paris, 6 : 97-118.
- ENAY R. (1980) - Paléobiogéographie et ammonites jurassiques : «rythmes fauniques» et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mém. h.s. Soc. géol. France*, 10 : 261-281.
- ETTACHFINI M. (1991) - Le Valanginien de l'Atlas atlantique (Maroc) : stratigraphie et ammonitofaune. *Thèse Univ. Cadi Ayyad, Fac. Sciences Marrakech*, 153 p. (inédit).
- FALLOT P. et TERMIER H. (1923) - Ammonites nouvelles des îles Baléares. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Ser. geol.*, 32 : 1-83.
- FELIX J. (1891) - Versteinerungen aus der mexikanischen Jura-und Kreideformation. *Palaeontographica*, 37 : 140-199.
- FERRY S. (1976) - Cones d'épandage bioclastique en eau profonde et glissement dans le Barrémien et l'Aptien inférieur vocontien de la Drôme. Implications paléostructurales. *Thèse 3e cycle, Univ. Lyon I*, 1-144.
- FERRY S. (1984) - Apports détritiques dans le bassin vocontien. In : DEBRAND PASSARD S. et al. (eds) : Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mém. Bur. Rech. Géol. et Min.*, Paris, 125 : 332-334.
- FERRY S. (1991) - Une alternative au modèle de stratigraphie séquentielle d'Exxon : la modulation tectono-climatique des cycles orbitaux. *Géol. alpine*, 18, h. s., 47-99.
- FERRY S. et MONNIER P. (1987) - Correspondances entre alternances marno-calcaires de bassin et de plate-forme (Crétacé du Sud-Est de la France). *Bull. Soc. géol. France*, 3, 5 : 961-964.
- FERRY S. et RUBINO J.L. (1987) - La modulation eustatique du signal orbital dans les sédiments pélagiques. *C.R. Acad. Sci.*, 2, 394, 15 : 917-922.
- FERRY S., POCACHARD J., RUBINO J.L. et GAUTIER F. (1989) - Inversions magnétiques et cycles sédimentaires : un premier résultat dans le Crétacé de la fosse vocontienne (Sud-Est de la France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 2, 308 : 773-780.

- FISCHER A.G. et BOTTJER D.J. (1991) - Orbital forcing and sedimentary sequences. *J. Sed. Petrol.*, 61 : 1063-1069.
- FULOP P. (1958) - Die kretazeischen Bildungen des Gerecse-Gebirges. *Geologica hung.*, 11 : 1-124.
- FULOP P. (1964) - Unterkreide-Bildungen des Bakony-Gebirges. *Geol. Hung.*, 13 : 194 p.
- GAILLARD C. (1984) - Bioturbation des sédiments pélagiques du Crétacé inférieur dans le bassin vocontien (Chaînes subalpines méridionales, France). *Geobios*, Mém. sp., 8 : 205-214.
- GIRAUD F. (1995) - Recherche des périodicités astronomiques et des fluctuations du niveau marin à partir de l'étude du signal carbonaté des séries pélagiques alternantes. Application au crétacé inférieur du Sud Est de la France (bassin vocontien), de l'Atlantique central (Site 534 DSDP) et du golfe du Mexique (Site 535 DSDP). *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 134 : 1-279.
- GOGUEL J. (1940) - Contribution à l'étude du groupe *Acanthodiscus radiatus*. *Ann. paleont. Paris*, 28 : 43-67.
- GOLDHAMMER R.K., DUNN P.A. AND HARDIE L.A. (1987) - High frequency glacio-eustatic sea-level oscillations with Milankovitch characteristics recorded in Middle Triassic platform carbonates in northern Italy. *Amer. Journ. Sci.*, 287 : 853-892.
- GOULD S.J. (1977) - Ontogeny and Phylogeny. *The Belknap Press of Harvard Univ. Press*, Cambridge, 1-501.
- GOULD S.J. (1983) - Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués. in : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, édit. CNRS. *Coll. internationaux du CNRS*, 330.
- GOULD S.J. and ELDREDGE N. (1977) - Punctuated equilibria ; the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3 : 115-151.
- HALLAM A. (1978) - Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 23, 1 : 1-32.
- HALLAM A. (1978) - How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance. Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiology*, 4 : 16-25.
- HOEDEMAEKER P.J. et BULOT L. (1990) - Preliminary ammonite zonation for the lower Cretaceous of the mediterranean region. *Géol. alp., Grenoble*, 66 : 123-127.
- HYATT A. (1900) - *Cephalopoda*. In ZITTEL K.A. (ed.) : Textbook of Paleontology (502-592) 1ère ed. inglesa (trad. C.R. Eastman), London/New York.
- IMLAY R.W. (1938) - Ammonites of Taraises formation of the northern Mexico. *Bull. Soc. géol. Amérique*, 49 : 539-602.
- JELETZKY J.A. (1979) - Euroasian crospeiditid genera *Temnoptychites* and *Tollia* in the lower Valanginian of Sver dups Basin, District of Franklin. *Bull. Geol. Surv. Canada*, 299 : 1-60.
- JOLY B. (1993) - Les *Phyllocerataceae* malgaches au Crétacé (*Phylloceratina*, *Ammonoidea*). *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 127 : 1-171.
- KARAKASCH N. (1889) - Uber einige Neocomablagerungen in der Krim. *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Cl.*, 98 : 428-438.
- KARAKASCH N. (1902) - Note sur le Crétacé inférieur de Biassala (Crimée). *Ann. Univ. Grenoble*, 14 : 411-425.
- KARAKASCH N. (1907) - Niznemelovye ot lozenija Kryma i ikh fauna. *Trudy imp. St. Peterb. Obsc. Estest.*, 32/5 : 1-482.
- KEMPER E. (1993) - Die tiefe Unterkreide im Vechte-Dinkel-Gebiet (westliches Niedersächsisches Becken), mit einem paläobotanischen Beitrag von J. van der Burgh. *Alfeld : Dobler impr.* 95 p.
- KEMPER E., RAWSON P.F. et THIEULOY J.P. (1981) - Ammonites of Tethyan ancestry in the early Lower Cretaceous of north-west Europe. *Palaeontology*, 24 : 251-311.
- KILIAN W. (1888) - Sur quelques fossiles du Crétacé inférieur de la Provence. *Bull. Soc. géol. France*, (3), 16 : 663-691.

- KILIAN W. (1907) - Allgemeines über Palaeocretacium ; Unterkreideim südöstlichen Frankreich, Eileitung. In FRECH F. (ed.) : *Lethaea geognostica*. II Teil : Das Mesozoicum. 3 Bd. : Kreide 1 Abt. : unterkreide (Palaeocretacium) (II Liefg. : 169-287) Schweizerbat, Stuttgart.
- KILIAN W. (1910) - Un nouvel exemple de phénomènes de convergence chez les Ammonitidés. Sur les origines du groupe de l'"*Ammonites bicurvatus*" Mich. (sous-genre *Saynella* Kil.). *C. R. Acad. Sci.*, 150 : 149-152.
- KILIAN W. et ZURCHER P. (1896) - Notice sur la région d'Escragnolles (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3, 23 : 952-969.
- KILIAN W. et REBOUL P. (1915) - Contribution à l'étude des faunes paléocrétacées du Sud-Est de la France. II. Sur quelques ammonites de l'Hauterivien de la Bégude (Basse-Alpes). *Mém. Serv. Carte géol. France*, 14 : 223-288.
- KOENEN A. VON (1902) - Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom. *Abh. k. preuss. geol. Landesanst. (n.f.)*, 24 : 1-451.
- KUTEK J., MARCINOWSKI R. et WIEDMANN J. (1987) - The Wawal Section, Central Poland - An important Link between Boreal and Tethyan Valanginian. Cretaceous of the Western Tethys - Proceedings of the 3rd - International Cretaceous Symposium, ed. Wiedmann J.: 717-754.
- KVANTALIANI et SAKHAROV (1986) - Valanginian ammonites from Northern Caucasus. *Geol. Balcanica*, 16, 1 : 55-68.
- LE HÉGARAT G. (1973) - Le Berriasien du Sud-Est de la France. *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 43 : 1-576.
- LEHMANN U. (1981) - The ammonites. Their life and their world. Cambridge Univ. Press : 1-246.
- LEVEILLÉ C. (1837) - Description de quelques nouvelles coquilles fossiles du département des Basses-Alpes. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 10 : 313-315.
- LORIOU P. DE (1861) - Description des animaux invertébrés fossiles contenus dans l'étage néocomien moyen du Mont-Salève. *Georg. Genève/Bâle* : 214.
- LORY P. (1898) - Sur le Crétacé inférieur du Dévoluy et des régions voisines. *Extr. Bull. Soc. géol. France*, Paris, 3, 26 : 132-138.
- MAGNIEZ-JANNIN F. (1992) - Enregistrement de l'eustatisme par les foraminifères dans les séquences de dépôt du Crétacé inférieur du bassin vocontien (Sud-Est de la France). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1991, 247-262.
- MAGNIEZ-JANNIN F. et DOMMARGUES J.L. (1994) - Foraminifères vs. ammonites en fosse vocontienne vers la limite Valanginien-Hauterivien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319, 2 : 957-962.
- MAHÉ J. et DEVILLERS C. (1981) - Stabilité de l'espèce et évolution : la théorie de l'équilibre intermittent («*punctuated equilibrium*»). *Geobios*, 14, 4 : 477-491.
- MAKOWSKI H. (1962) - Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Paleont. pol.*, Varsovie, 12 : 1-92.
- MALARTRE F. (1994) - Stratigraphie séquentielle du Crétacé supérieur du bassin vocontien occidental (Sud-Est, France). Comparaison avec d'autres bassins. *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 131 : 1-219.
- MALARTRE F., FERRY S. et RUBINO J.L. (1992) - Creusements de vallées en contexte transgressif. Le cas du Turonien supérieur d'Uchaux (vallée du Rhône). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 315, 2 : 1733-1739.
- MANDOV G. (1971) - Predstaviteli na rod *Bochianites* LORY, 1898 (*Ammonoidea*) v dolnokrednite otlozenija v Bálgarija. *Izv. geol. Inst. (Sofija), Ser. Paleont.*, 20 : 91-106.
- MANDOV G. (1974) - Predstaviteli na rod *Himantoceras* THIEULOY 1964 (*Ammonoidea*) v dolnokrednite otlozenija v Bálgarija. *Spis. bálgar. geol. Druz.*, 35 : 143-148.
- MANDOV G. (1976) - L'étage Hauterivien dans les Balkanides occidentales (Bulgarie de l'Ouest) et sa faune d'ammonites. *Ann. Univ. Sofia*, 67, liv. 1 géol., 1-99.
- MANGOLD C. (1970) - Les *Perisphinctidae* (*Ammonitina*) du Jura méridional au Bathonien et au Callovien. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 41, 2 : 1-246.

- MANIVIT H. (1979) - Les nannofossiles. *In* : BUSNARDO R., THIEULOUY J.P., MOULLADE M. (eds), Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (S-E de la France), (CNRS), Paris 6 : 87-98.
- MASSE J.P., BUSNARDO R., GERVAIS J., HUMBERT P. et THIEULOUY J.P. (1975) - Précisions sur l'âge des marnes inférieures hauteriviennes de la région de Marseille. *C.R. Acad. Sci. Paris.*, 280, 12, sér. D : 1429-1431.
- MASSE J.P. et LESBROS R. (1987) - Evénements géodynamiques médiovalanginiens dans le Sud-Est. de la France et leurs retentissements bathymétriques. Leur signification dans le cadre géodynamique de la Méditerranée occidentale. *Mém. géol. Univ. Dijon*, 11 : 149-156.
- MAYER-EYMAR K. (1887) - Systematisches Verzeichnis der Kreide- und Tertiärversteinerungen der Umgegend von Thun. *Beitr. geol. Karte Schweiz*, 24/2 : 1-128.
- MAYR E. (1963) - Animal species and evolution. 1 vol. in 8°, *Harvard Univ. Press, Cambridge* : 1-797.
- MEMMI L. (1970) - Remarques sur les *Oosterella* (*Ammonoidea*) du «sillon tunisien» oriental. *Bull. Soc. géol. France*, (7) , 12 : 146-150.
- MEMMI L. (1973) - *Neohoploceras solignaci*, ammonite nouvelle de l'Hauterivien de Tunisie. *Ann. Mines Géol.*, Tunis, 26 : 299-303.
- MICHALIK J. et VASICEK Z. (1987) - Lower cretaceous Stratigraphy and paleogeography of the Czechoslovakian Western Carpathians. Cretaceous of the Western Tethys - Proceedings of the 3rd - International Cretaceous Symposium, ed Wiedmann J. : 505-523.
- MITCHUM R.M. et VAN WAGONER J.C. (1991) - High-frequency sequences and their stacking patterns : sequence-stratigraphic evidences of high-frequency eustatic cycles. *Sed. Geol.*, 70 : 131-160.
- MOULLADE M. (1966) - Etude stratigraphique et micropaléontologique du Crétacé inférieur de la fosse vocontienne. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 15 : p. 1-369.
- MOULLADE M. (1979) - Les foraminifères du Valanginien hypostratotypique. *In* : BUSNARDO R., THIEULOUY J.P., MOULLADE M. (eds), *Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (S-E de la France)*, CNRS, Paris, 6 : 110-126.
- MOULLADE M. et THIEULOUY J.P. (1967) - Les zones d'ammonites du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien vocontiens. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, 6 : 228-230.
- MOUTERDE R., SADKI D., CHEVALIER T., et FERRY S. (1989) - Sea level changes and ammonites turnovers in the Bajocien of the Vocontien Trough (Sud-Est France). «*In Mesozoic record of Western Tethyan margins*». 2^{ème} Congrès français de sédimentologie Lyon, Résumé : 48-50.
- MUNIER-CHALMAS E.P. (1892) - Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. *C.R. somm. S.G.F.* : 170-174.
- NEUMAYR M. et UHLIG V. (1881) - Ueber Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands. *Palaeontographica*, 27 : 129-203.
- NICKLES R. (1891) - Etudes géologiques sur le Sud-Est de l'Espagne. Terrains secondaires et tertiaires de la province d'Alicante et du Sud de la province de Valence. *Ann. Hébert. Haug.*, Lille, 1 : 1-219.
- NICKLES R. (1892) - Recherches géologiques sur les terrains secondaires et tertiaires de la province d'Alicante et de Sud de la province de Valence. *Ann. Hébert*, 1 : 1-219.
- NIKOLOV T.G. (1960) - Ammonitina fauna ot valanza v Iztocnija Predbalkan. *Trud. Geol. Bâlgarija, ser. Paleont.*, 2 : 143-265.
- NIKOLOV T.G. (1966) - New genera and subgenera of ammonites of family *Berriasellidae*. *Dokl. bolgar. Akad. Nauk.*, 19 : 639-642.
- NIKOLOV T.G. (1977) : On the ammonite genus *Busnardoites* NIKOLOV, 1966 (*Berriasellidae*, Lower Cretaceous). *Geologica balcanica*, 7/4 : 107-118.

- NOEL D. (1968) - Nature et genèse des alternances de marnes et de calcaires du Barrémien supérieur d'Angles (Fosse vocontienne, Basses Alpes). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 266, D : 1223-1225.
- D'ORBIGNY A. (1840-1842) - Paléontologie française. Terrains Crétacés. I, Céphalopodes. Paris : 1-662. (1840 : 1-120 ; 1841 : 121-430 ; 1842 : 430-662).
- D'ORBIGNY A. (1850) - Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. II. Paris : 427.
- OOSTER W.A. (1860) - Pétrifications remarquables des Alpes Suisses - Catalogue des céphalopodes fossiles des Alpes suisses. *Nouv.Mém. Soc. Helvet. Sci. Nat. Zurich*, 18, 4^{ème} partie (1-60) et 5^{ème} partie (1-100).
- PAQUIER V. (1900) - Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies orientales. *Thèse Univ. Grenoble*, 1-410, (inédit).
- PATRULIUS D. et AVRAM E. (1976) - Les céphalopodes des couches de Carhaga (Tithonique supérieur - Barrémien inférieur). *Mém. Inst. Géol. Géophys. Bucarest*, 24 : 153-201.
- PAVLOW A. (1892) - Ammonites de Speeton et leurs rapports avec les ammonites des autres pays. In PAVLOW A. & LAMPLUGH G.W. (1891) - Argiles de Speeton et leurs équivalents. *Bull. Soc. Imp. Nat. de Moscou*, (n.s.), 5 : 181-276 et 455-570.
- PICTET F.J. et CAMPICHE G. (1858-1860) - Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. 1^{ère} partie. *Matér. Paléont. Suisse* (2), 2 : 1-380 (1858 : 1-96 ; 1859 : 97-208 ; 1860 : 209-380).
- POSAMENTIER H.W. et VAIL P.R. (1988) - Eustatics control on clastic deposition II. Sequence and systems tract models. In C. Wilgus (ed.) Sea level changes : an integrated approach. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral., sp. pub.*, 42 : 125-154.
- QUESNE D. et FERRY S. (1994) - Corrélations de détail entre prismes bioclastiques de plate-forme et cycles marnes-calcaires pélagiques (Barrémien du Sud-Est de la France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 165, 3 : 261-272.
- RAAB (1962) - Jurassic-early Cretaceous ammonites from the southern coastal plain, Israël. *Geol. Surv. Bull. Israël*, 34 : 24-30.
- RAWSON P.F. et KEMPER E. (1978) - *Varlheidites*, n. gen. (Ammonoidea, Neocomitinae) aus dem Obervalangin NW-Deutschlands. *Geol. Jb.*, A45 : 163-181.
- REBOULET S. (1991) - Renouveau et évolution des faunes d'ammonites, en relation avec les modifications du niveau marin, à la limite valanginien - Hauterivien : l'exemple de la coupe de La Charce (Drôme). *Mém. inédit*, 1-38.
- REBOULET S., ATROPS F., FERRY S. et SCHAAF A., (1992) - Renouveau des ammonites en fosse vocontienne à la limite Valanginien-Hauterivien. *Geobios*, 25, 4 : 469-476.
- REBOULET S. et ATROPS F. (1994) - Le Valanginien-Hauterivien basal du bassin vocontien et de la bordure provençale : zonation, corrélations et analyse séquentielle. Communication orale, premier congrès français de stratigraphie, Toulouse, du 12 au 14 septembre 1994. Livre des résumés, p. 129.
- REBOULET S. et ATROPS F. (1995) - Rôle du climat sur les migrations et la composition des peuplements d'ammonites du Valanginien supérieur du bassin vocontien (Sud-Est de la France). *Geobios, Mem. sp.*, 18 : 357-365.
- REBOULET S., ATROPS F. et AUTRAN G. (1996) - Origine, évolution et dimorphisme des *Breistrofferella* et des *Acanthodiscus* (*Ammonitina*) à la limite Valanginien-Hauterivien dans le Sud-Est de la France. *Geobios* (sous presse).
- RICCARDI A.C. WESTERMANN G.E.G. et LEVY R. (1971) - The lower Cretaceous *ammonitina* *Olcostephanus*, *Leopoldia* and *Favrella* from west-central Argentina. *Palaeontographica, Stuttgart*, Abt A, Bd 136, 1/6 : 83-121.
- RIO M., FERRY S. et COTILLON P. (1989) - Périodicités dans les séries pélagiques alternantes et variations de l'orbite terrestre. Exemple du Crétacé inférieur dans le Sud-Est de la France. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 309 : 73-79.

- RODIGHERO A. (1919) - Il sistema Cretaceo del Veneto occidentale compreso fra l'adige il Piave con speciale riguardo al Neocomiano dei Sette Comuni. *Mem. Paleontogr. Ital.*, 25 : 39-125.
- ROMAN F. (1933) - Sur quelques formes de céphalopodes de l'Hauterivien, de l'Yonne et des régions voisines. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 22 : 1-22.
- ROMAN F. (1938) - Les ammonites jurassiques et crétacées. Masson et Cie édit., Paris, 1-554.
- SARASIN C. et SCHÖNDELMAYER C. (1901-1902) - Etude monographique des ammonites du Crétacique inférieur de Châtel-Saint-Denis. *Mém. Soc. paléont. Suisse*, 28, (1901) : 1-91 ; 29, (1902) : 95-195.
- SARKAR S.S. (1955) - Révision des ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol., France*, mém. 72.
- SAYN G. (1901-1907) - Les ammonites pyriteuses des marnes valanginiennes du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France, Paléont.*, 9/23, (1901) : 1-27 ; 15/23, (1907) : 28-66.
- SCHAAF A. (1994) - Quand la terre fait la danseuse ... *Journées spécialisées Soc. Géol. France*, Lyon 1994, p. 28.
- SHERIDAN R.E. (1987) - Pulsation tectonics as the control of long-term stratigraphic cycles. *Palaeoceanography*, 2 : 97-118.
- SPATH L.F. (1923) - A monograph of the *Ammonoidea* of the Gault. Part. I. *Palaeontogr. Soc. (London)*, 75 (1921) : 1-72.
- SPATH L.F. (1924) - On the ammonites of the Speeton Clay and the subdivisions of the Neocomian. *Geol. Mag.*, 61 : 73-89.
- SPATH L.F. (1939) - The cephalopoda of the Neocomian belemnite beds of the salt range. *Paleont. Indica*, n.s., 25, 1 : 1-154.
- THIERMANN A. (1963) - Die Ammonitengattung *Endemoceras* n.g. aus dem Unter-Hauterive von Nordwest-Europa. *Geol. Jb.*, 81 : 345-412.
- THIERRY J. (1978) - Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). *Mém. Géol., Univ. Dijon*, 4 : 1-490.
- THIERRY J. (1978) - Dimorphisme et problèmes de nomenclature chez les Macrocéphalités calloviens. *6e Réunion. ann. Sc. Terre Orsay*, p. 386.
- THIEULOUY J.P. (1964) - Un céphalopode remarquable de l'Hauterivien basal de la Drôme : *Himantoceras* nov. gen. *Bull. Soc. géol. France*, 7, 6 : 205-213.
- THIEULOUY J.P. (1971) - *Neocomites (Teschinites) callidiscus* n. sp., nouveau céphalopode (*Ammonitina*) du Valanginien supérieur vocontien. *Géol. alp.*, 47 : 103-109.
- THIEULOUY J.P. (1971) - Réflexions sur le genre *Lyticoceras* HYATT, 1900 (*Ammonoidea*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, ser. D, 272 : 2297-2300.
- THIEULOUY J.P. (1972) - Biostratigraphie des lentilles à Pérégrinelles (Brachiopodes) de l'Hauterivien de Rottier (Drôme, France). *Geobios*, 5, 1 : 5-53.
- THIEULOUY J.P. (1973) - The occurrence and distribution of boreal ammonites from the Neocomian of Southeast France (Tethyan Province). *Geol. J.*, 5 : 289-302.
- THIEULOUY J.P. (1977) - La zone à *Callidiscus* du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). Lithostratigraphie, ammonitofaune, limite du Valanginien-Hauterivien, corrélations. *Géol. Alpine*, 53 : 83-143.
- THIEULOUY J.P. (1977) - Les ammonites boréales des formations néocomiennes du Sud-Est français (province subméditerranéenne). *Geobios*, 10, 3 : 395-461.
- THIEULOUY J.P. (1979) - Les ammonites : description des espèces indices et de quelques autres formes fondamentales. In : BUSNARDO R., THIEULOUY J.P., MOULLADE M. : Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-Est de la France). *Les stratotypes français, C.N.R.S.*, 6 : 37-57.
- THIEULOUY J.P., FUHR M. et BULOT L. (1990) - Biostratigraphie du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane (Sud-Est. de la France). 1 : Faunes d'ammonites du Valanginien supérieur et âge de l'horizon de «la grande lumachelle». *Géol. Méd.*, 17, 1 : 55-99.

- THIEULOY J.P. et BULOT L. (1992) - Ammonites du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France : 1. Nouvelles espèces à valeur stratigraphique pour le Valanginien et l'Hauterivien. *Géol. Alpine*, 68 : 85-103.
- TINTANT H. (1963) - Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. 1 vol. in 8°, PUF éd. Paris, public. Univ. de Dijon, 24 : 1-500.
- TZANKOV V. (1942) - Contribution à l'étude du genre *Holcostephanus*, Neumayr 1875. *Extr. Rev. Soc. Géol. Bulg.*, 15, 3 : 167-206.
- UHLIG V. (1882) - Zur Kenntnis der Cephalopoden der Rossfeldschichten. *Jb. k.k. geol. Reichsanst.*, 32 : 373-396.
- UHLIG V. (1883) - Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. *Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien math. natw. Cl.*, 46 : 127-290.
- UHLIG V. (1887) - Ueber neocomme Fossilien vom Gardenazza in Südtirol, nebst einem Anhang über das Neocom von Ischl. *Jahrbuch K. K. geol. R.*, Stuttgart, 37, 1 : 69-108.
- UHLIG V. (1901) - Über die Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischer Schichten. *Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, math-natw. Kl.*, 72 : 1-88.
- UHLIG V. (1903-1910) - Himalayan fossils. The fauna of the Spiti Shales. *Palaeontologia indica* (15), 4, 1 (1903) : 1-132 ; 2 (1910) : 133-306 ; 3 (1910) : 307-395.
- UHLIG V. (1905) : Einige Bemerkungen über die Ammonitengattung *Hoplites* Neumayr. *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl.*, 114 : 591-636.
- VAIL P.R., MITCHUM R.M., TODD R.G., WIDMERI J.W., THOMSON S., SANGREE J.B., BUBB J.N. and HATELID W.G. (1977) - Seismic stratigraphy and global changes of sea level. In Seismic stratigraphy. Application to hydrocarbon exploration. *Amer. Ass. Petr. Geologists Mem.*, 26 : 49-212.
- VAIL P.R., COLIN J.P., JAN DU CHENE R., KUCHLY J., MEDIAVILLA F. et TRIFILIEFF V. (1987) - La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassique du bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, 8, 3, 7 : 1301-1321.
- VAIL P.R., AUDEMARD F., BOWMAN S.A., EISNER P.N. et PEREZ-CRUZ C. (1991) - The stratigraphic signatures of tectonics, eustacy and sedimentology - an overview. In : EINSELE G. et SEILACHER A., (eds), *Cycles and Events in stratigraphy* (Springer-Verlag), Berlin, Heidelberg, New-York, 617-659.
- VASICEK E. (1975) - Zur Revision der Ammoniten von den Oberen Tesin-Schichten (Valendisstufe). *Sb. geol. Ved, Paleont.*, 17 : 71-107.
- VASICEK Z. et MICHALIK J. (1986) - The lower Cretaceous ammonites of the Manit unit (Mt. Butkov, West Carpathians). *Geologica Carpathica*, 37, 4 : 449-481.
- VERMEULEN J. (1972) - Contribution à l'étude du genre *Paquiericeras* SAYN, 1901. *Ann. Mus. Hist. nat. Nice*, 1 : 41-44.
- WEBER E. (1942) - Ein Beitrag zur Kenntnis der Rossfeldschichten und ihrer Fauna. *N. Jb. Mineral. Geol. Paläont.*, B86 : 247-281.
- WEGNER R.N. (1909) - Révision des formes «*Astieria*» du genre «*Holcostephanus*» connues à ce jour et description de deux espèces nouvelles. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble*, 9 : 655-670.
- WESTERMANN G.R.G. (1969) - Proposal : Classification and nomenclature of dimorphs at the genus-group level. In : Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. *Int. Un. Geol. Sc.*, A, 1, Stuttgart, Schweizerbat édit., 234-235.
- WIEDMANN J. (1966) - Stammesgeschichte und System der posttriadrischen Ammonoideen. Ein Überblick. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 125, (1966a) : 49-79 ; 127, (1966b) : 13-81.
- WIEDMANN J. (1973) - Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries. *Biol. Rev.*, 48 : 159-194.

- WIEDMANN J. et DIENI I. (1968) - Die Kreide Sardiniens und ihre Cephalopoden. *Palaeontographica Italica*, 64, n.s., 34, 1 : 1-171.
- WIERZBOWSKI A. et REMANE J. (1992) - The ammonite and calpionellid stratigraphy of the Berriasian and lowermost Valanginian in the Pieniny Klippen Belt (Carpathians, Poland). *Eclogae Geol. Helv.*, 85, 3 : 871-891.
- WRIGHT C.W. (1952) - A classification of the cretaceous ammonites. *Journal Paleont.*, 26, 2 : 213-222.
- WRIGHT C.W. (1975) - The Hauterivian ammonite genus *Lyticoceras* HYATT, 1900 and its synonym *Endemoceras* THIERMANN, 1963. *Palaeontology*, 18, 3 : 607-611.
- WRIGHT C.W. (1981) - Cretaceous Ammonoidea. In HOUSE M.R. et SENIOR J.R. (eds.) : *The Ammonoidea. Syst. Assoc. spec.* 18 : 157-174.
- ZIEGLER B. (1967) - Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geol. Rdsch.*, 56 : 439-464.
- ZITTEL K.A. (1868) - Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. *Palaeont. Mitt. Mus. K. bayer. Staates*, 2 : 1-118.
- ZITTEL K.A. (1870) - Fauna der aeltern Cephalopodenführenden Tithonbildungen. *Palaeontographica*, suppl : 1-192.

LISTE DES FIGURES

	Pages
Fig. 1 - Localisation et paléogéographie simplifiée du bassin subalpin au Mésozoïque.....	20
Fig. 2 - Localisation des coupes étudiées	22
Fig. 3 - Coordonnées des coupes du bassin vocontien	23
Fig. 4 - Série type du bassin vocontien pour l'intervalle Valanginien-Hauterivien inférieur.....	25
Fig. 5 - Zonation et biostratigraphie de la séquence virtuelle néritique de l'Arc de Castellane.....	27,28
Fig. 6 - Coordonnées des coupes de la plate-forme provençale	29
Fig. 7 - Zonation du Valanginien-Hauterivien inférieur.....	30
Fig. 8 - Cyclicités emboîtées dans l'alternance calcaire-marne vocontienne.....	34
Fig. 9 - Origine des cycles de 1° ordre par tectonique en pulsation	35
Fig. 10 - Relations entre la fréquence des inversions du champ magnétique, le taux d'expansion océanique, le niveau marin et la profondeur de compensation des carbonates pour l'Atlantique depuis 180 M.A	35
Fig. 11 - Les paramètres orbitaux de la terre	36
Fig. 12 - Stratigraphie séquentielle : séquence théorique de dépôt	38
Fig. 13 - Courbes eustatiques composites : modèle hiérarchique et alternative.....	39
Fig. 14 - Terminologie de la suture cloisonnaire	43
Fig. 15 - Paramètres de mesures	43
Fig. 16 - Les grands types d'hétérochronies et leurs incidences au niveau phylétique.....	49
Fig. 17 - Relations phylétiques au sein des <i>Neocomitidae</i> et <i>Olcostephanidae</i> du Valanginien du secteur oriental des Chaînes bétiques.....	197
Fig. 18 - Relations phylétiques et modalités évolutives au sein des principaux genres du Valanginien-Hauterivien inférieur dans le cadre séquentiel	198
Fig. 19 - Relations phylétiques et modalités évolutives au sein des <i>Neocomitinae</i> du Valanginien-Hauterivien inférieur dans le cadre séquentiel.....	199
Fig. 20 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe d'Angles.....	213
Fig. 21 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue et diversité des espèces d'ammonites du Valanginien inférieur de la coupe de La Charce.....	215
Fig. 22 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de La Charce.....	216,217
Fig. 23 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue, diversité et apparitions-disparitions des espèces d'ammonites de l'Hauterivien inférieur de la coupe de La Charce	218
Fig. 24 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Vergol	219

Fig. 25 - Répartitions stratigraphiques des espèces d'ammonites du Valanginien inférieur sommital de la coupe des Prades.....	220
Fig. 26 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Morenas.....	221
Fig. 27 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur de la coupe du Gouravour.....	222
Fig. 28 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur de la coupe de Montclus.....	224
Fig. 29 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de Chateaufvieux	225
Fig. 30 - Répartitions stratigraphiques, abondances relative et absolue des espèces d'ammonites à la limite Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur de la coupe des Sias.	226
Fig. 31 - Principaux renouvellements de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur replacés dans le cadre séquentiel.....	229
Fig. 32 - Répartitions stratigraphiques, abondance relative des genres d'ammonites, abondance absolue, diversité, apparitions et disparitions des espèces à proximité de la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur de la coupe de Vergol	231
Fig. 33 - Apparitions-disparitions, diversité et abondance des ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de La Charce	232
Fig. 34 - Modèle synthétisant l'évolution de la faune d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur en relation avec la stratigraphie séquentielle	236
Fig. 35 - Renouvellements de la faune d'ammonites de l'Oxfordien supérieur-Kimméridgien du Sud-Est de la France dans le cadre séquentiel.....	237
Fig. 36 - Comparaisons des différentes phases évolutives de la faune d'ammonites et des inversions du champ magnétique terrestre du Valanginien-Hauterivien basal.....	240
Fig. 37 - Répartitions stratigraphiques, abondance relative des genres d'ammonites du Valanginien supérieur-Hauterivien basal de la coupe de La Charce.....	244
Fig. 38 - Composition des spectres banc-interbanc de la faune d'ammonites de la coupe de Vergol à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur.....	248,249
Fig. 39 - Répartitions des principales espèces d'ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur	256
Fig. 40 - Biozonation du Valanginien-Hauterivien inférieur dans le cadre séquentiel.....	257
Fig. 41 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe de Carajuan.	269
Fig. 42 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe de La Bégude.	271
Fig. 43 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe des Allaves..	272
Fig. 44 - Corrélations entre la coupe synthétique du bassin vocontien et la coupe du Destourbes	274

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

PLANCHE 1

- Fig. 1 - *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - FSL 489895 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 2 - *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - FSL 489902 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 324c - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 3 - *Karakaschiceras* n. sp. 1 - FSL 489903 (coll. Reboulet) - Chateauvieux (Hautes-Alpes) - CTV 117 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 4 - *Karakaschiceras* n. sp. 1 - FSL 489904 (coll. Reboulet) - Chateauvieux (Hautes-Alpes) - CTV 132 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 5 - *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - FSL 489891 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 121 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 6 - *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - FSL 489897 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 7 - *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - FSL 487068 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 107 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 8 - *Karakaschiceras pronecostatum* (FELIX) - FSL 489901 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Hautes-Provence) - ANG 324a - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 9 - *Karakaschiceras biassalensis* (KARAKASCH) - FSL 489893 (coll. Reboulet) - Montclus (Hautes-Alpes) MTC 113 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 10 - *Karakaschiceras quadrirangulatum* (SAYN) - FSL 489827 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 11 - *Karakaschiceras quadrirangulatum* (SAYN) - FSL 489885 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 91 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 12 - *Karakaschiceras quadrirangulatum* (SAYN) - FSL 489884 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 84 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.

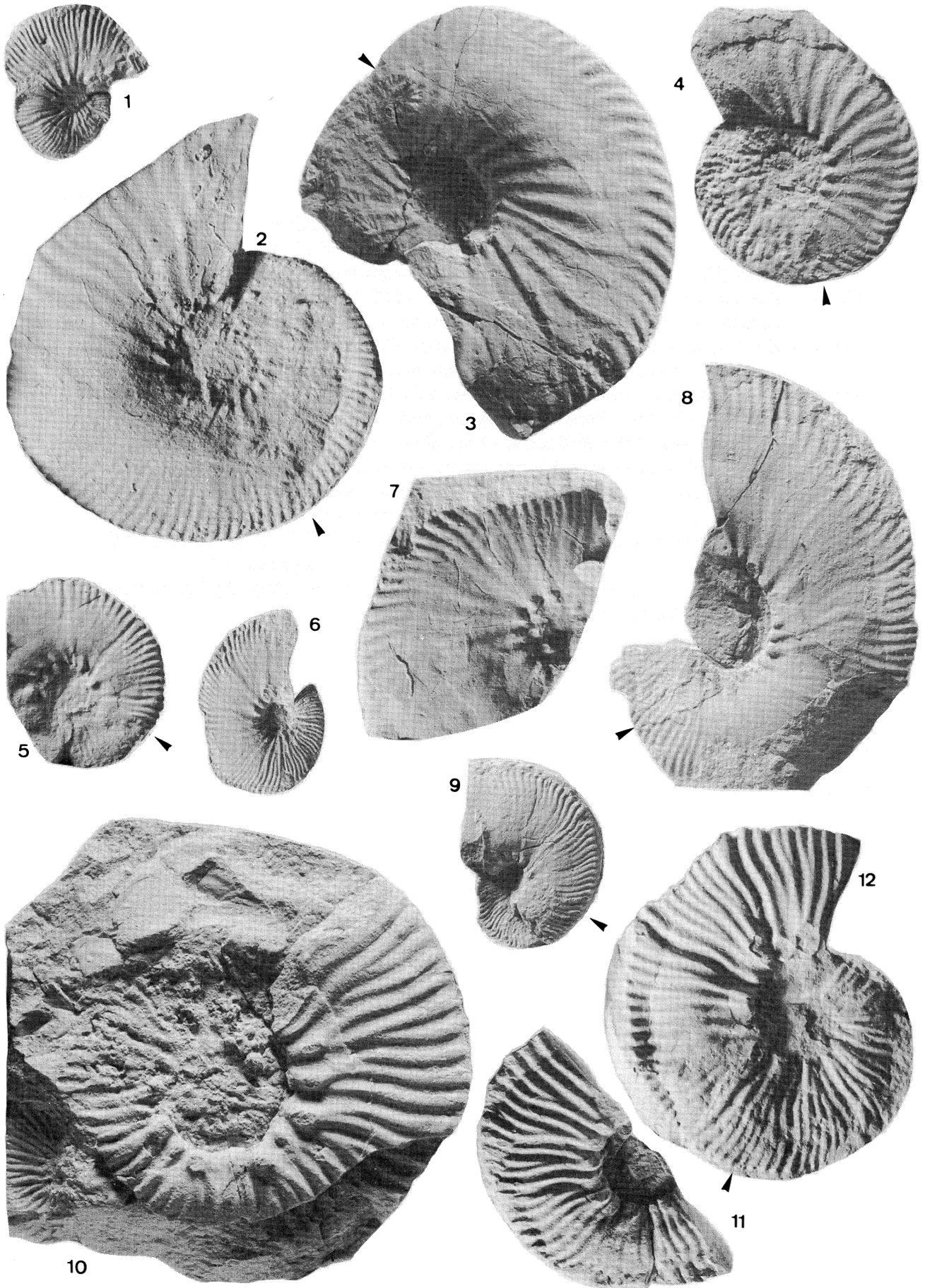


PLANCHE 2

- Fig. 1 - *Karakaschiceras companyi* n. sp. (paratype) - FSL 489910 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 2 - *Karakaschiceras companyi* n. sp. (holotype)- FSL 489905 (coll. Reboulet) - Chateau-vieux (Hautes-Alpes) - CTV 147 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Karakaschiceras companyi* n. sp. (paratype) - FSL 489906 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 4 - *Karakaschiceras companyi* n. sp. (paratype)- FSL 489909 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Neohoploceras depereti* (SAYN) - FSL 487074 (coll. Reboulet) - Montclus (Hautes-Alpes) - MTC 110 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 6 - *Neohoploceras depereti* (SAYN) - FSL 489919 (coll. Reboulet) - Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 110 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 7 - *Neohoploceras submartini* (MALLADA) - FSL 487075 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 8 - *Neohoploceras submartini* (MALLADA) - FSL 489917 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 119 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 9 - *Neohoploceras depereti* (SAYN) - FSL 489918 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 119 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.

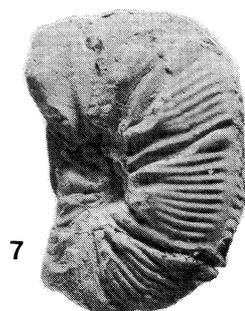
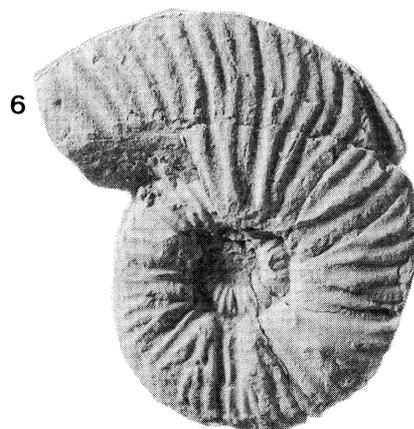
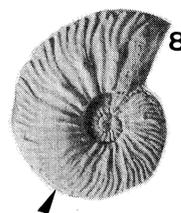
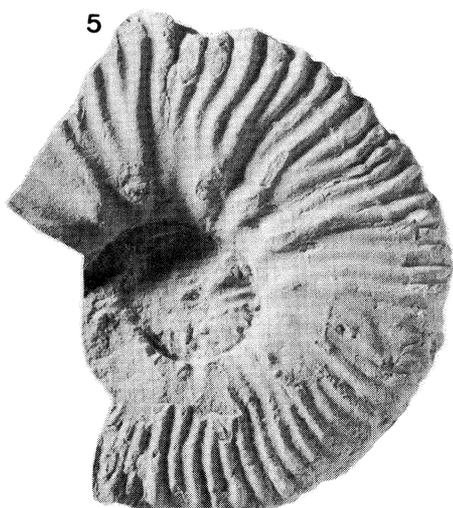
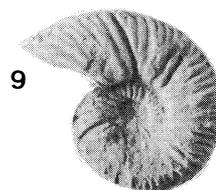
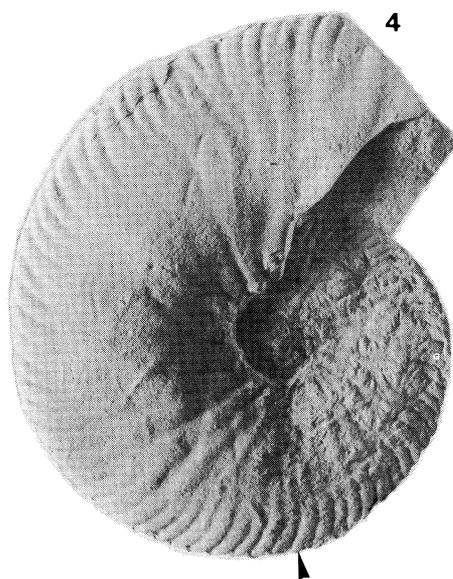
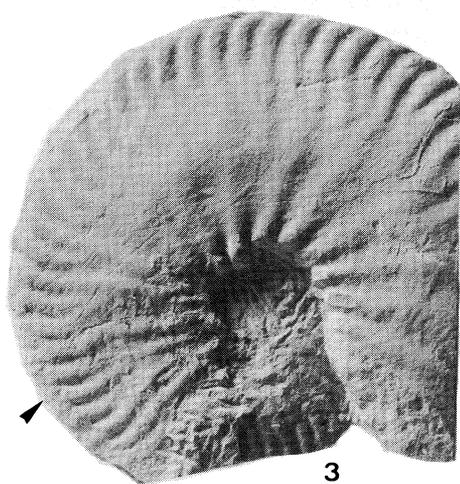
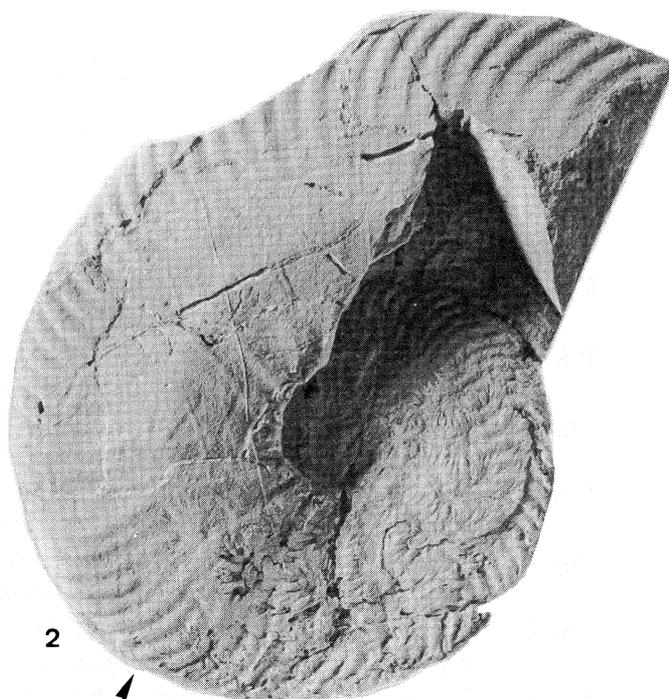
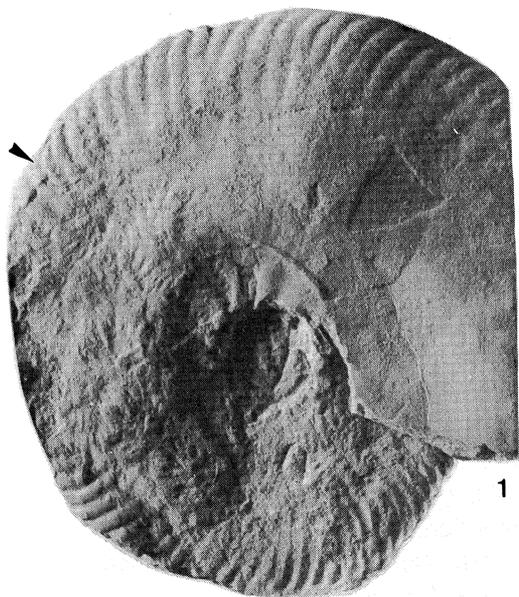


PLANCHE 3

- Fig. 1 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) (m) - FSL 489861 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 89 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 2 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) (m) - FSL 487882 (coll. Reboulet) - Les Prades (Drôme) - LPD 87 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 3 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - FSL 489869 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 4 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - FSL 489870 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 5 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) (m) - FSL 489863 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 6 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) - FSL 488867 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 7 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) (m) - FSL 488879 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 96 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.

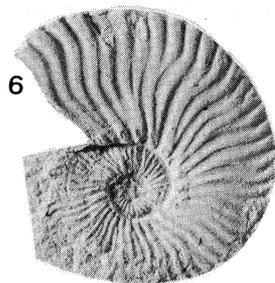
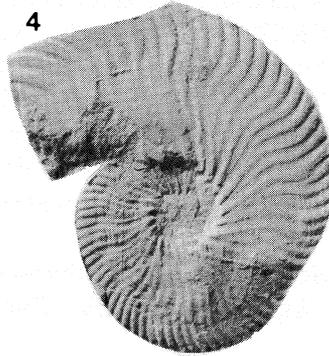
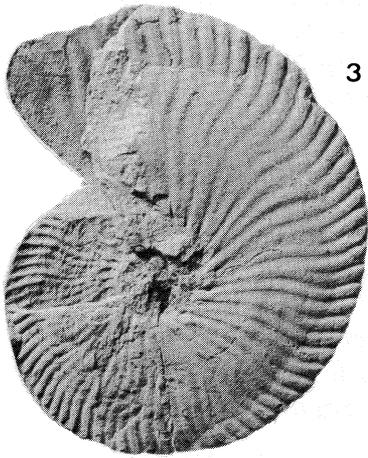
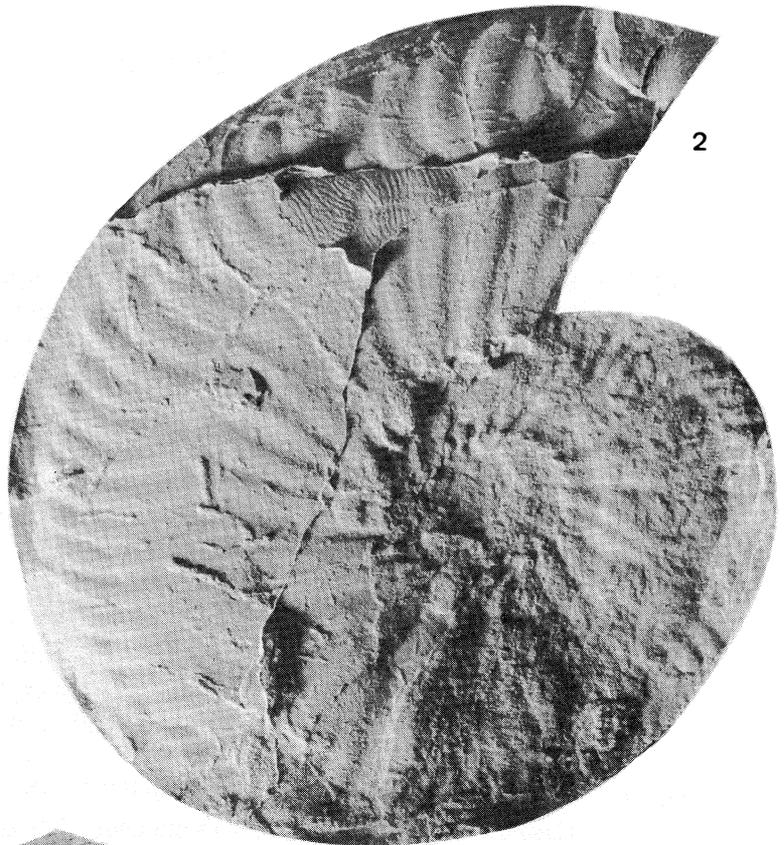
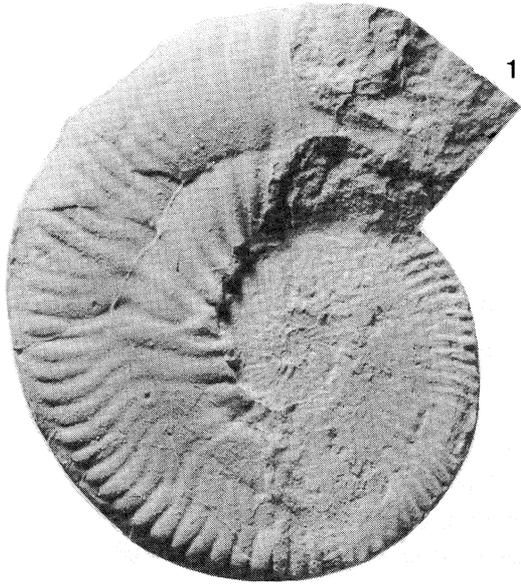


PLANCHE 4

- Fig. 1 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489942 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 146 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 2 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489920 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 103 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 3 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489992 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 105 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 4 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe grossièrement costé) - FSL 489934 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 5 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489931 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 123 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 6 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489940 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 130 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 7 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 487950 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 8 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489939 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 127 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 9 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489929 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 123 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 10 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489965 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 11 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489951 (coll. Reboulet) - Montclus (Hautes-Alpes) - MTC 123 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 12 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489958 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 325 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.

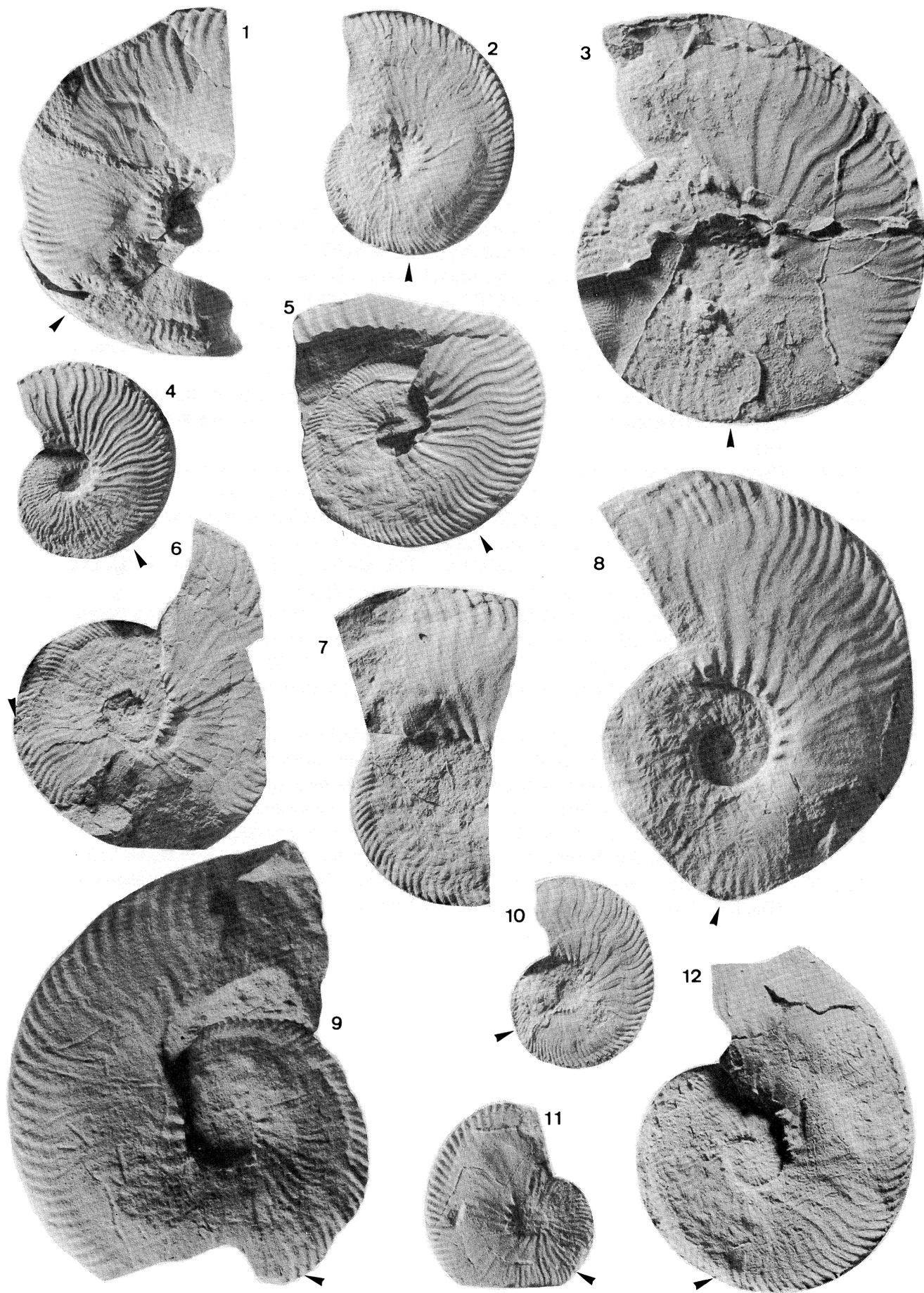


PLANCHE 5

- Fig. 1 - *Rodighieroites belimelensis* (MANDOV) (M) - FSL 489804 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 2 - *Rodighieroites belimelensis* (MANDOV) (m) - FSL 489913 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 3 - *Rodighieroites belimelensis* (MANDOV) (m) - FSL 487069 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 123 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 4 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489941 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 134 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 5 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489962 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 6 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489926 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 7 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489963 (coll. Reboulet) - (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 8 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489938 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 127 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 9 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489921 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 103 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 10 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 487209 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 11 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489961 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 333 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 12 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489993 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 105 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 13 - *Tirnovella premolica* (SAYN) - FSL 13596 (coll. Sayn) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - Col de Prémol, Jonchère (Drôme) - Valanginien inférieur, zone à «Roubaudi» - x1.
- Fig. 14 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489970 (coll. Reboulet) - Chateauvieux (Hautes-Alpes) - CTV 121 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.

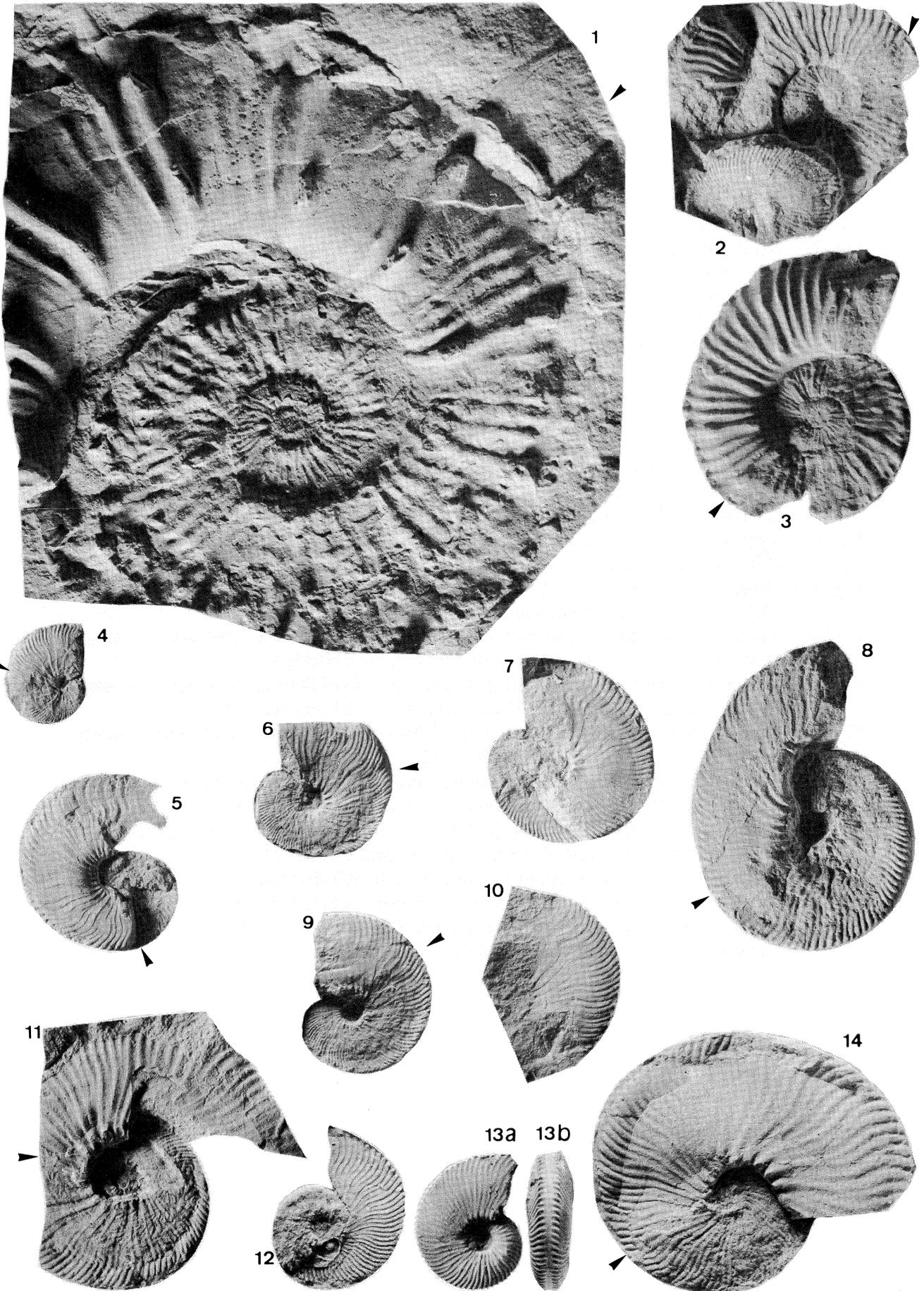


PLANCHE 6

- Fig. 1 - *Neocomites platycostatus* SAYN (M) - FSL 487076 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme)
- VGL 95 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
- Fig. 2 - *Neocomites platycostatus* SAYN - FSL 487073 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL
103 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum - x1.
- Fig. 3 - *Neocomites teschenensis* (UHLIG) - FSL 487072 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme)
- LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 4 - *Neocomites platycostatus* SAYN (m) - FSL 487071 (coll. Reboulet) - Morenas (Drôme)
- MOR 104 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum - x1.
- Fig. 5 - *Neocomites platycostatus* SAYN (M?) - FSL 487001 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 103 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 6 - *Neocomites platycostatus* SAYN (m?) - FSL 487007 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme)
- VGL 105 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 7 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489952 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 8 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489989 (coll. Reboulet) - Le Gouravour
(Hautes-Alpes) - GRV 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 9 - *Neocomites beaumugnensis* SAYN - FSL 489915 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme)
- LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 10 - *Neocomites praediscus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489944 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 158 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 11 - *Neocomites praediscus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489949 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 12 - *Neocomites praediscus* n. sp. (m) - FSL 489943 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) -
LCH 157 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 13 - *Neocomites praediscus* n. sp. (paratype) - FSL 489948 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 14 - *Neocomites praediscus* n. sp. (m) (holotype) - FSL 489953 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 15 - *Neocomites praediscus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489954 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 16 - *Neocomites praediscus* n. sp. (M) (paratype) - FSL 489946 (coll. Reboulet) - La Charce
(Drôme) - LCH 164 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

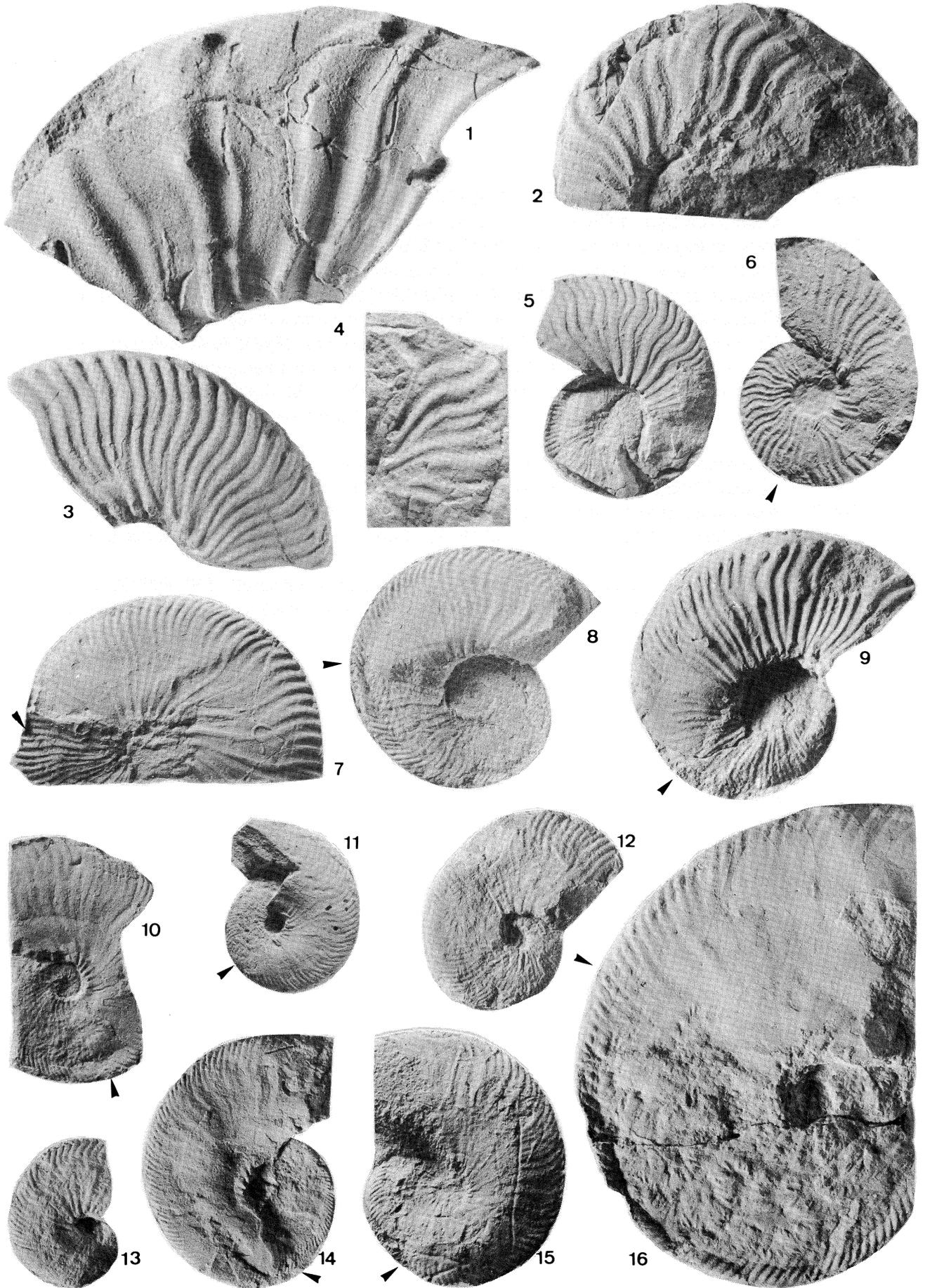


PLANCHE 7

- Fig. 1 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (M) - FSL 489807 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 2 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (m) - FSL 489813 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 3 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (m) - FSL 489805 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 4 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (m) - FSL 489815 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 5 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (M) - FSL 489818 (coll. Reboulet) - Chateauvieux (Hautes-Alpes) - CTV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 6 - *Neocomites peregrinus* (RAWSON et KEMPER) (m) - FSL 489814 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 7 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489932 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 123 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 8 - *Neocomites neocomiensis* (D'ORBIGNY) (morphe finement costé) - FSL 489966 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 108 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.

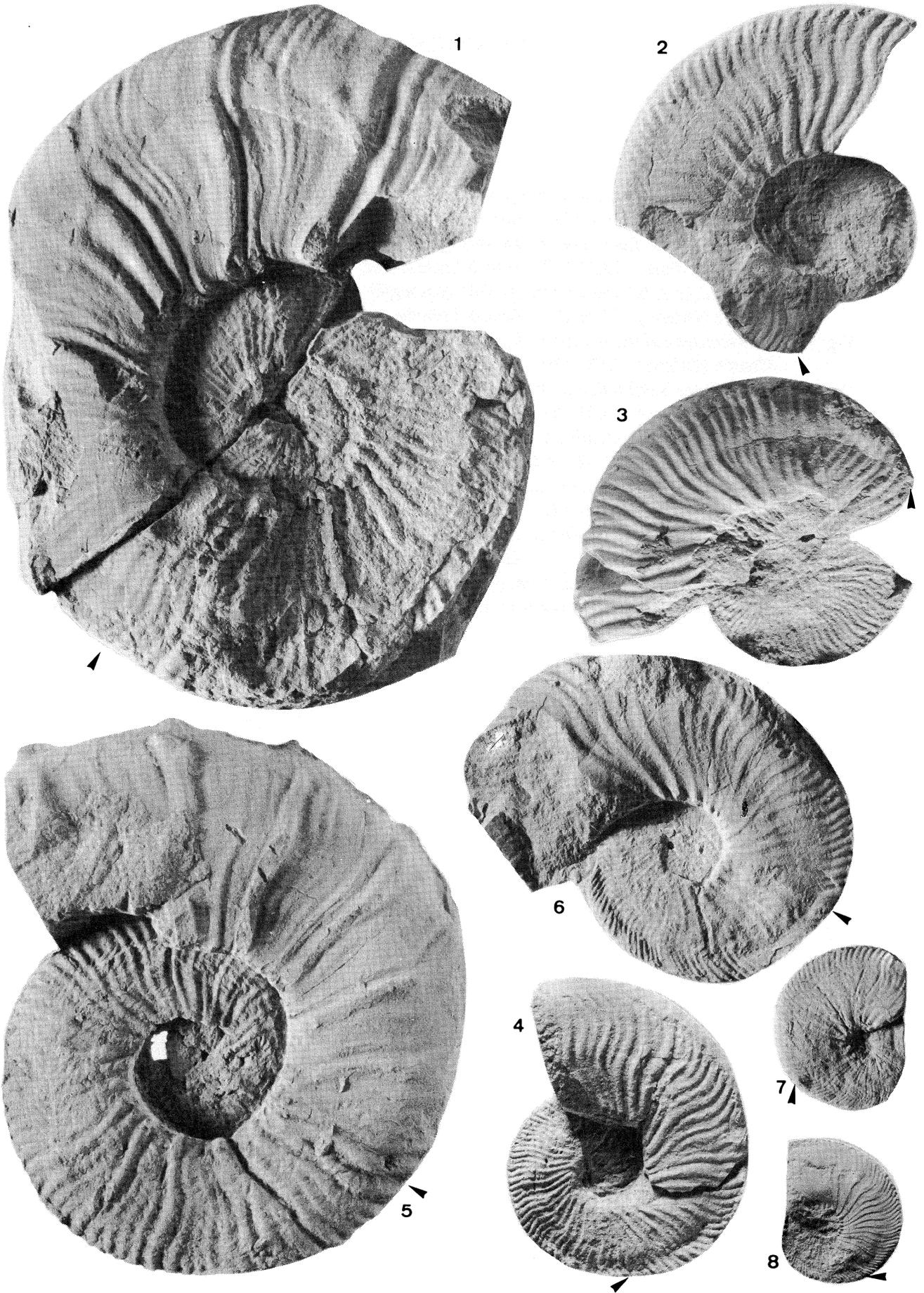


PLANCHE 8

- Fig. 1 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (M) - FSL 489722 (coll. Reboulet) - Chateaufvieux (Hautes-Alpes) - CTV 173 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488822 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (M) (paratype) - FSL 489545 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 181 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488827 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (m) (holotype) - FSL 488589 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (M juvénile ?) - FSL 488824 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 7 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488828 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 8 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488829 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 9 - *Teschenites subflucticulus* n. sp. (M) - FSL 488825 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.

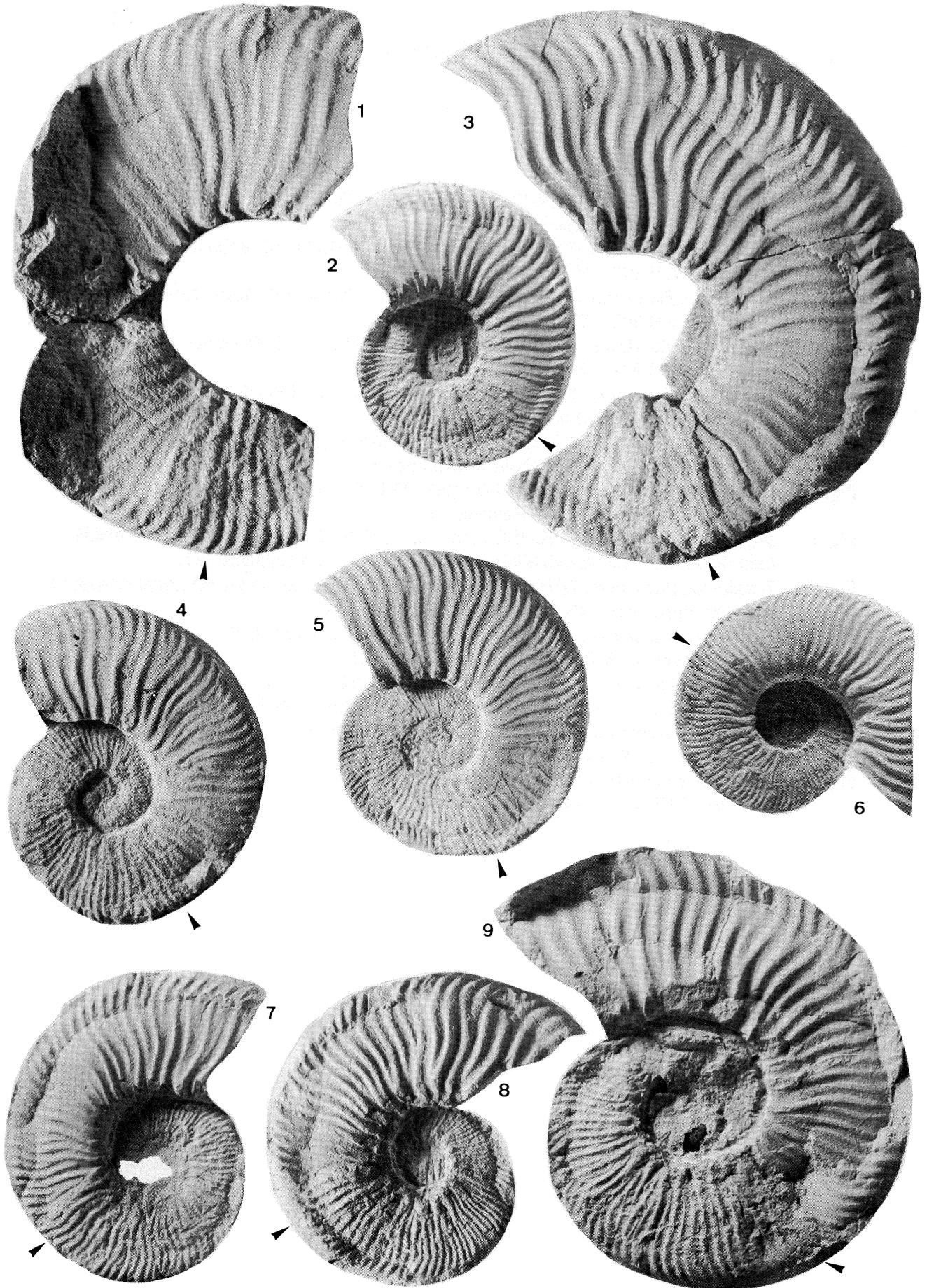


PLANCHE 9

- Fig. 1 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (M) - FSL 488889 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 193 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (m) - FSL 489408 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 194 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (M) - FSL 489434 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 202 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) - FSL 488925 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 202 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) - FSL 489606 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 110 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) - FSL 489588 (coll. Reboulet) - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 181 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (m) - FSL 489395 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 192 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 8 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (m) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - FSL 488926 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 202 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 9 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (M) - FSL 489917 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 382 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 10 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) - FSL 489570 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 385 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 11 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (m) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - FSL 488895 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 194 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 12 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) - FSL 488901 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 195 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 13 - *Teschenites fluticulus* (THIEULOY) (m) - FSL 489436 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 204 - Zone à Radiatus - x1.

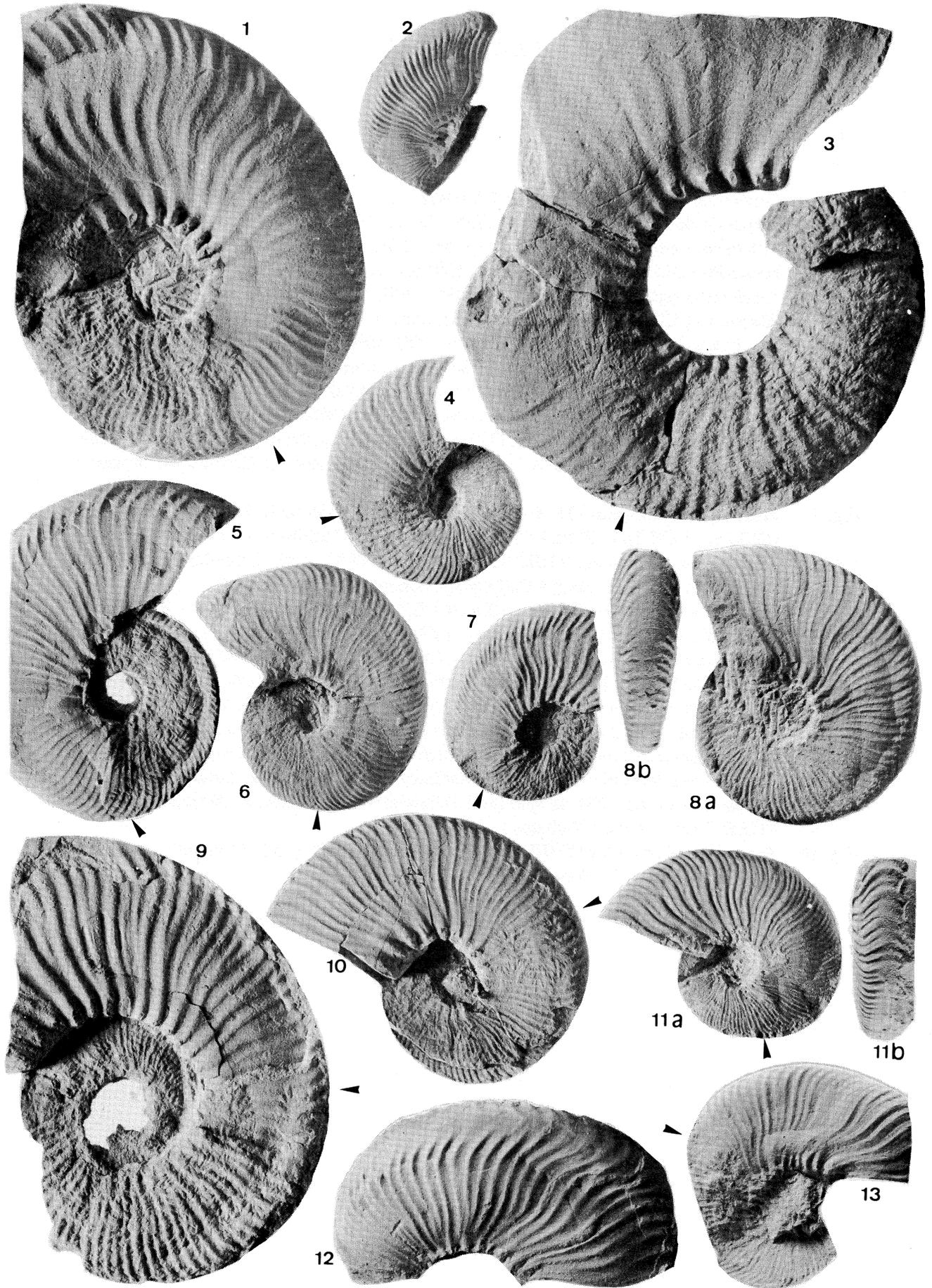


PLANCHE 10

- Fig. 1 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (M) - FSL 487080 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 375b - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (M) - FSL 489643 (coll. Reboulet) - (Alpes de Haute-Provence) - ANG 377 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (M) - FSL 488852 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 184 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (m) - FSL 489650 (coll. Reboulet) - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 169 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (m) - FSL 488854 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 184 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (m) (morphé grossièrement costé) - FSL 488844 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 183 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 7 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) (M) - FSL 488855 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 185 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 8 - *Teschenites callidiscus* (THIEULOY) - FSL 488837 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 182 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 9 - *Teschenites castellanensiformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN - FSL 489668 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 187 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 10 - *Teschenites castellanensiformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN (holotype) - FSL 488873 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 190 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 11 - *Teschenites castellanensiformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN (paratype) - FSL 488869 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 189 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 12 - *Teschenites castellanensiformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN (paratype) - FSL 488868 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 189 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 13 - *Teschenites* sp. ind. - FSL 487031 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 136 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 14 - *Teschenites flucticulus* (THIEULOY) (M) - FSL 488880 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 192 - Zone à Radiatus - x1.

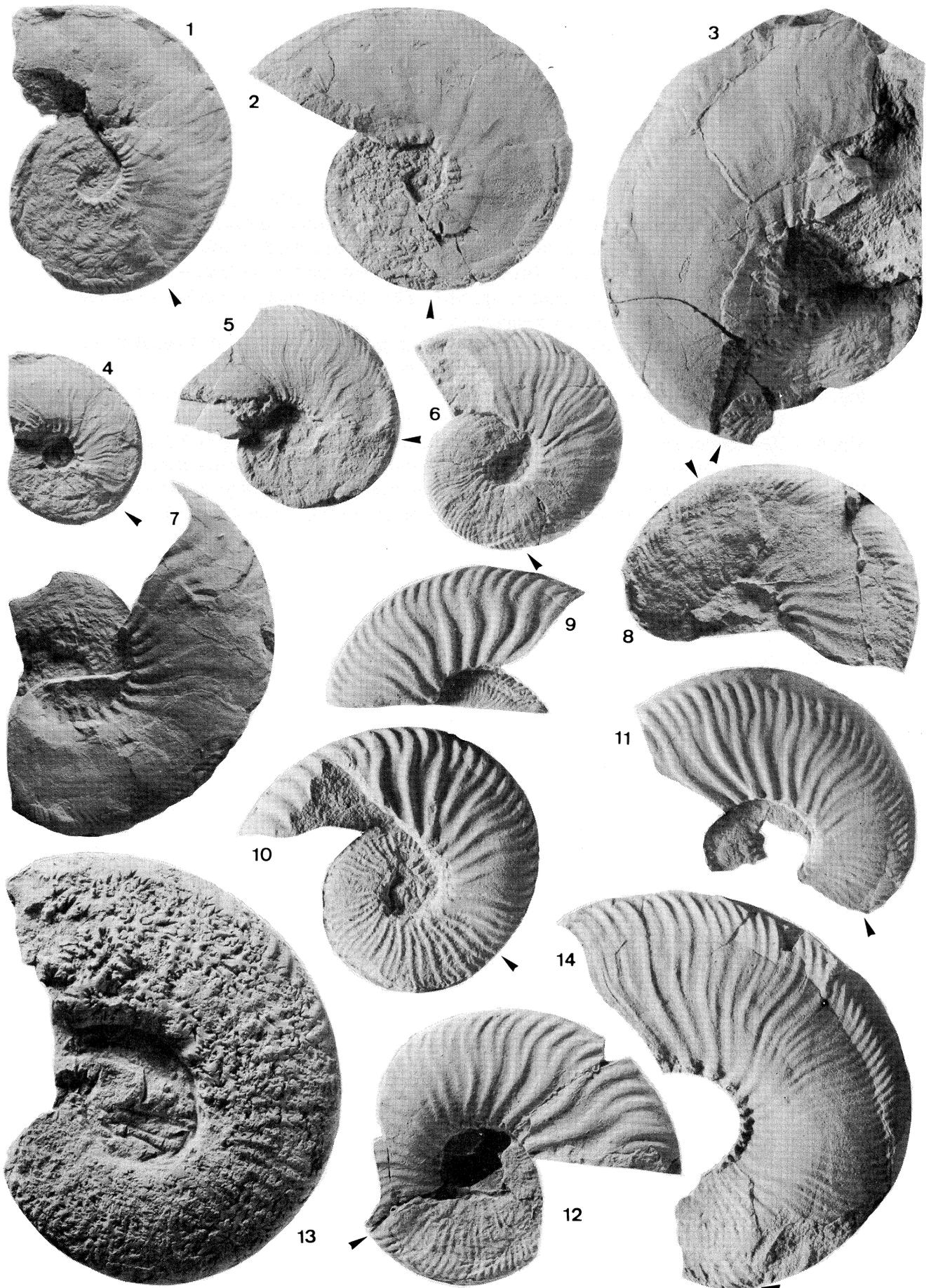


PLANCHE 11

- Fig. 1 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489659 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488819 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) - FSL 489710 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 110 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (M) (paratype) - FSL 489720 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 97 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (M) - FSL 489721 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 97 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) (holotype) - FSL 488832 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 181 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 7 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (M) (paratype) - FSL 488878 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 166 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

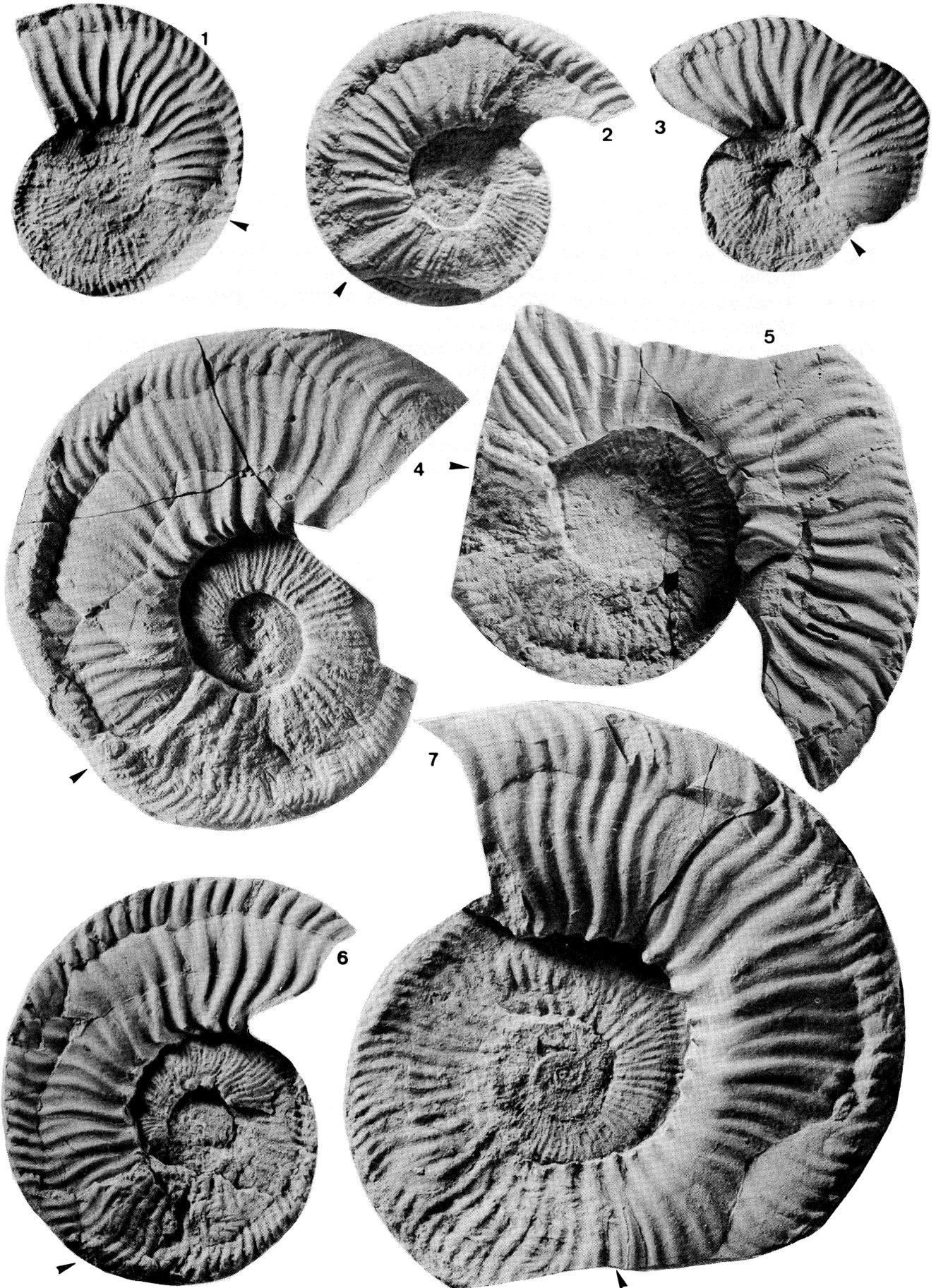


PLANCHE 12

- Fig. 1 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (M) - FSL 489725 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 111 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) - FSL 488805 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (M) - FSL 489726 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 113 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (M) - (paratype) - FSL 489719 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 97 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 488876 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 191 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) (paratype) - FSL 488821 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.



PLANCHE 13

- Fig. 1 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (M) - FSL 489723 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 396 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) - FSL 487083 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 114 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 3 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 488864 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 189 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 488865 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 189 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 5 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 488878 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 192 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 488872 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 190 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 489709 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 108 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 8 - *Teschenites subpachydicranus* n. sp. (m) - FSL 488818 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 9 - *Teschenites pachydicranus* (THIEULOY) (m) - FSL 489706 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 107 - Zone à Radiatus - x1.

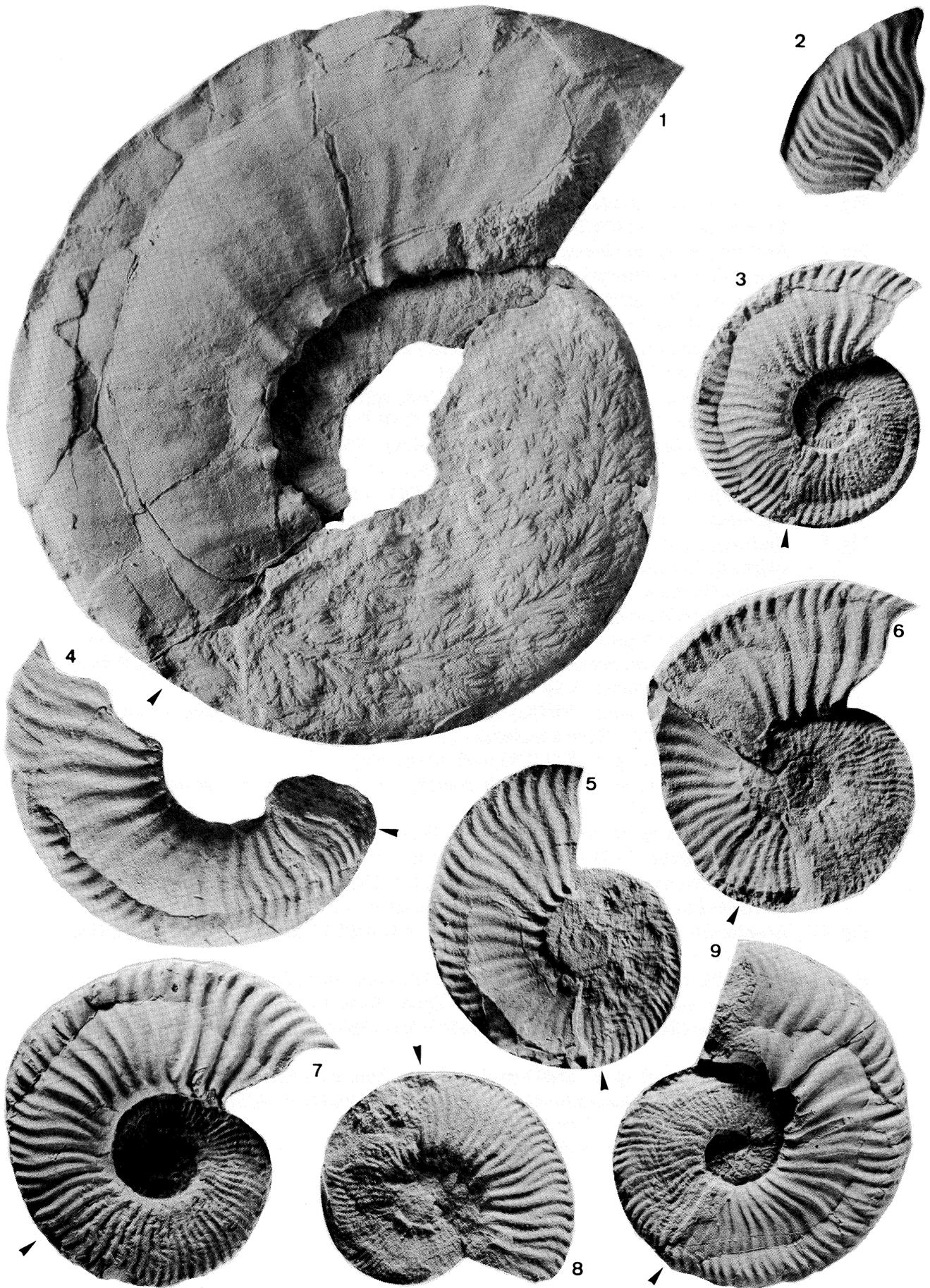


PLANCHE 14

- Fig. 1 - *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488927 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 205 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489831 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 399 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 3 - *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489832 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 400 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - FSL 487833 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 111 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 5 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) «primitive» - FSL 487019 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 136 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 6 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - FSL 489825 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 202 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - FSL 489835 (coll. Reboulet) - Chateavieux (Hautes-Alpes) - CTV 174 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 8 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - FSL 489826 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 386 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 9 - *Breistrofferella* n. sp. 2 - JU 4 - a : vue latérale ; b : vue ventrale.
- Fig. 10 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) «primitive» - FSL 487020 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 136 base - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 11 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) «primitive» - FSL 487078 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 108 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 12 - *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - FSL 488929 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 208 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 13 - *Breistrofferella* n. sp. 1 - EM II 43 (coll. Mascarelli) -
- Fig. 14 - *Breistrofferella* n. sp. 2 - 22788 (coll. Autran) - a : vue latérale ; b : vue ventrale. Zone à Callidiscus ? - x1.
- Fig. 15 - *Acanthodiscus vaceki* (NEUMAYR et UHLIG) - FSL 488875 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 191 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 16 - *Saynella mucronata* (BAUMBERGER) - FSL 487079 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 399 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 17 - *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - FSL 489837 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 114 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 18 - *Breistrofferella castellanensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489828 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 394 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 19 - *Breistrofferella varappensis* (BAUMBERGER) - 23509 (coll. Autran) - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 20 - *Breistrofferella* n. sp. 2 - 23421 (coll. Autran) - Zone à Callidiscus ? - x1.
- Fig. 21 - *Teschenites castellanensisiformis* REBOULET, ATROPS et AUTRAN (paratype) - 23822 (coll. Autran) - Zone à Callidiscus ? - x1.
- Fig. 22 - *Teschenites* aff. *subpachydicranus* n. sp. - 23860 (coll. Autran) - Zone à Callidiscus ? - x1.

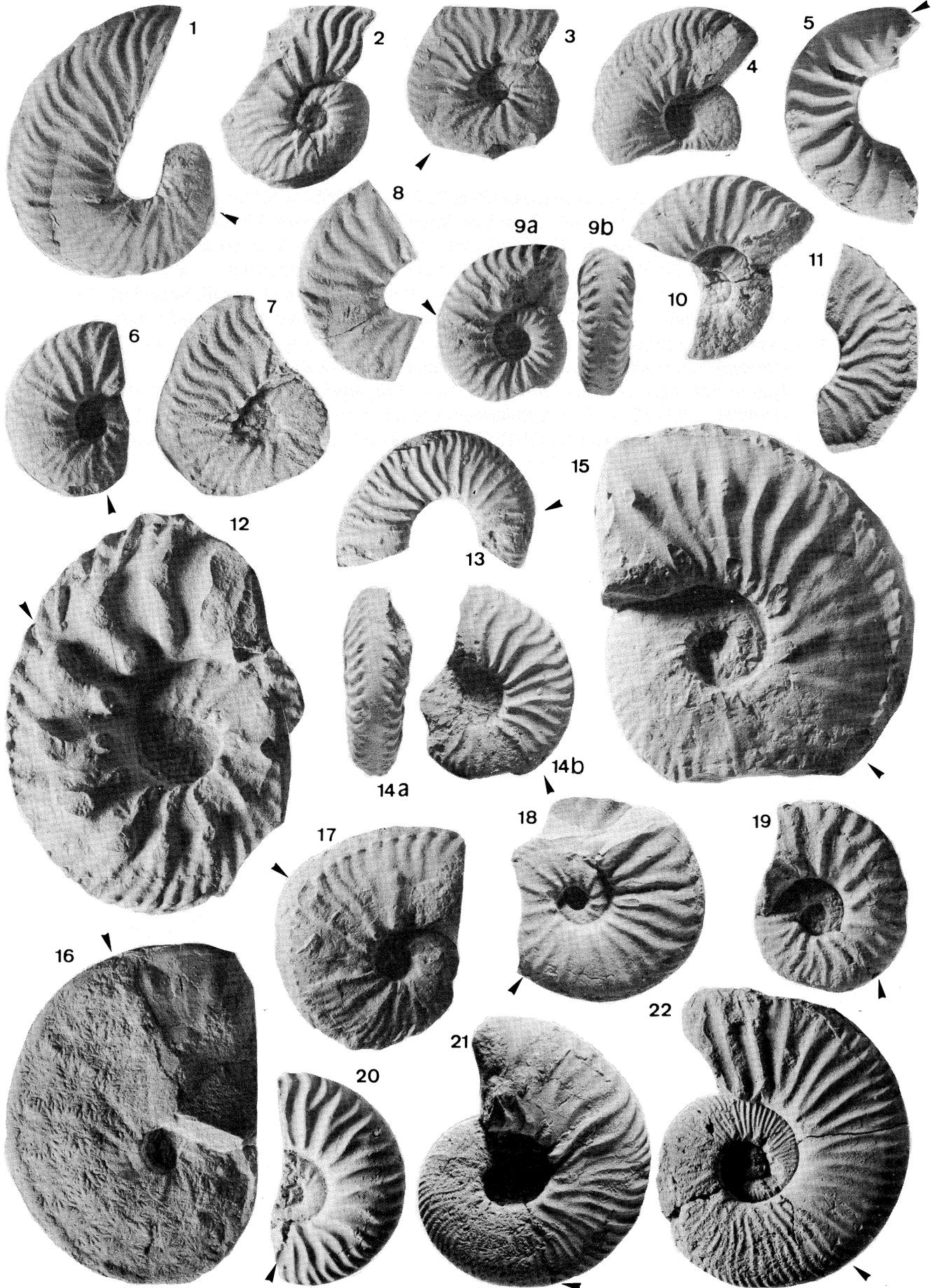


PLANCHE 15

- Fig. 1 - *Lyticoceras nododuplicatum* (KILIAN et REBOUL) - FSL 489846 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 249 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 2 - *Lyticoceras bargemensis* (KILIAN) (M) - FSL 489850 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 263 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bergemensis - x0,5.
- Fig. 3 - *Lyticoceras nododuplicatum* (KILIAN et REBOUL) - FSL 489839 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 242 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 4 - *Lyticoceras bargemensis* (KILIAN) (m) - FSL 489851 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 269 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 5 - *Lyticoceras cryptoceras* (D'ORBIGNY) (m?) - FSL 489847 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 251 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 6 - *Acanthodiscus radiatus* (BRUGUIERE) - FSL 487016 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR 136 - Zone à Radiatus - x0,5.

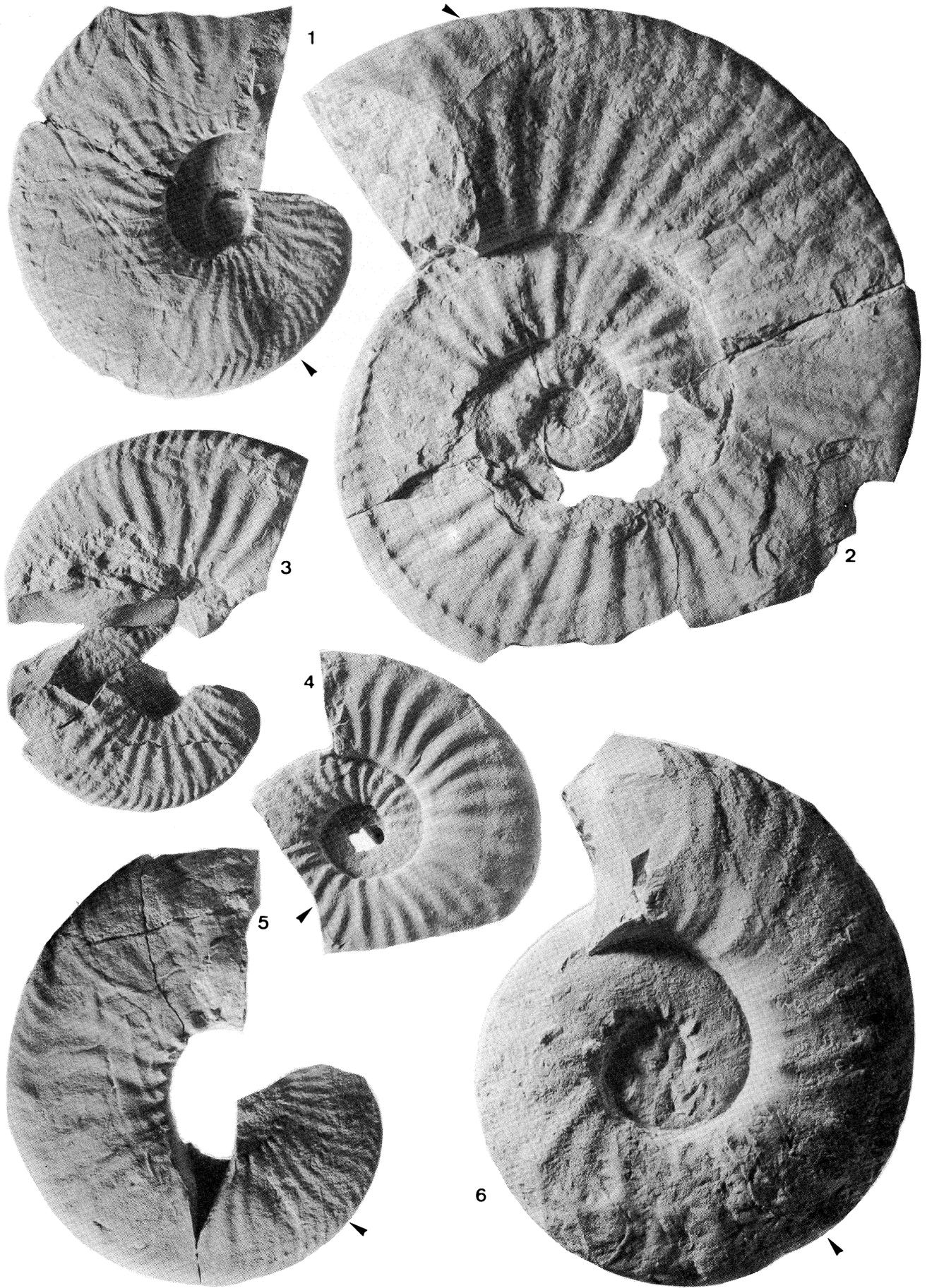


PLANCHE 16

- Fig. 1 - *Lyticoceras nodosoplicatum* (KILIAN et REBOUL) - FSL 489845 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 255 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 2 - *Lyticoceras bargemensis* (KILIAN) (m?) - FSL 489849 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 255 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 3 - *Sarasinella (Luppovella) superba* (SAYN) - FSL 487070 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 91 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 4 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (M) - FSL 489779 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 175 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.



PLANCHE 17

- Fig. 1 - *Busnardoites campylotoxus* (UHLIG) (M) - FSL 487096 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x0,5.
- Fig. 2 - *Kilianella roubaudiana* (D'ORBIGNY) - FSL 489856 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 92 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 3 - *Dicostella allavensis* THIEULOY, FUHR et BULOT - FSL 487035 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR 131 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 4 - *Kilianella roubaudiana* (D'ORBIGNY) - FSL 489855 (coll. Reboulet) - Les Prades (Drôme) - LPD 91 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 5 - *Croisarsinella furcillata* THIEULOY (M) - FSL 488831 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.



PLANCHE 18

- Fig. 1 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M) - FSL 487028 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) (morphe grossièrement costé) - FSL 489753 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) (morphe grossièrement costé) - FSL 488799 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M) - FSL 487049 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 488803 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 488798 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 7 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 488795 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M juvénile) - FSL 488596 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

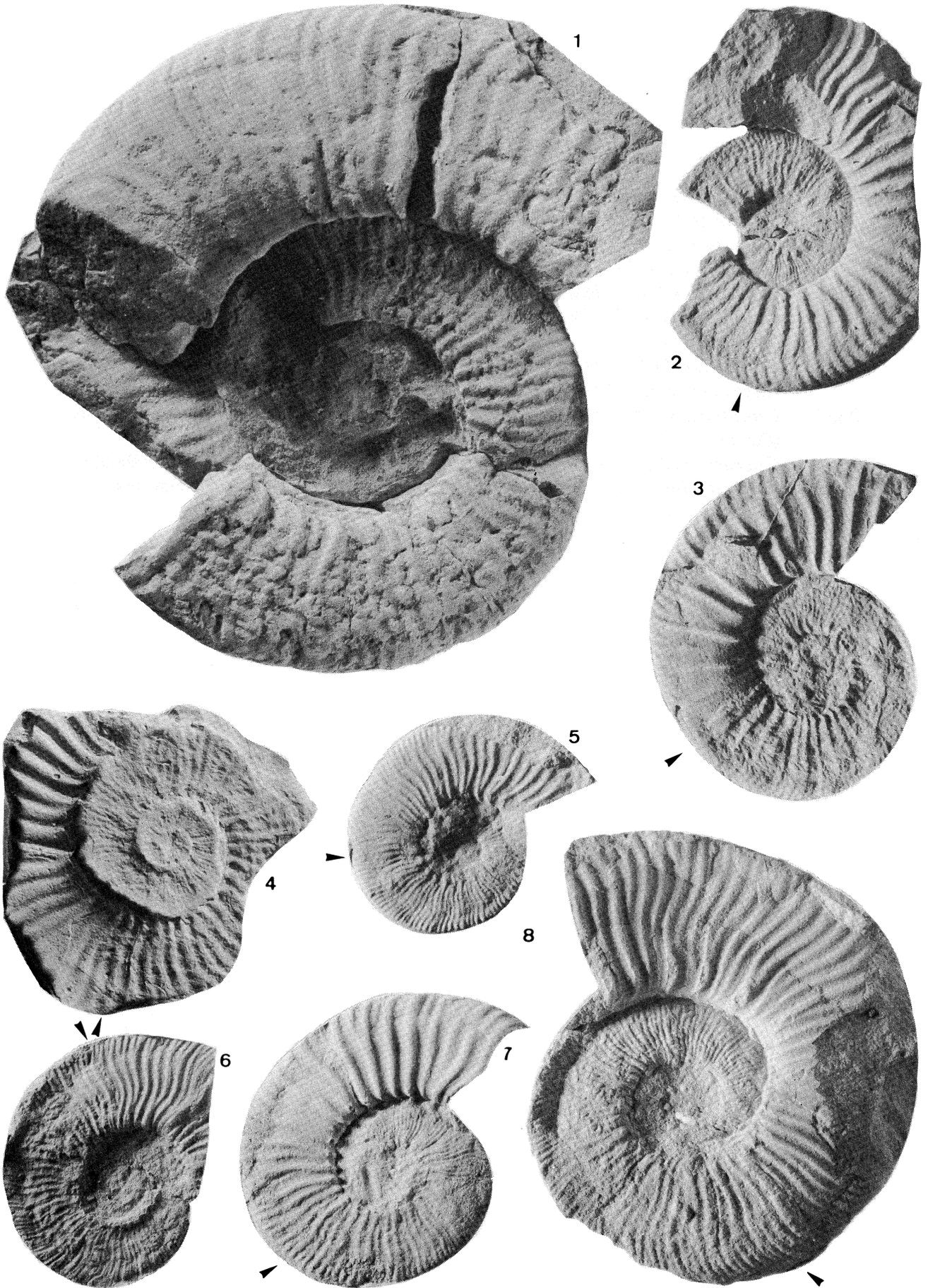


PLANCHE 19

- Fig. 1 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 487095 (coll. Reboulet) - Le Destourbes (Alpes de Haute-Provence) - DES 103 - Zone à Trinodosum ? - x1.
- Fig. 2 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M) - FSL 488593 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) (morphé grossièrement costé) - FSL 488806 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M juvénile) - FSL 488797 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 488807 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M juvénile ?) - FSL 487029 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.

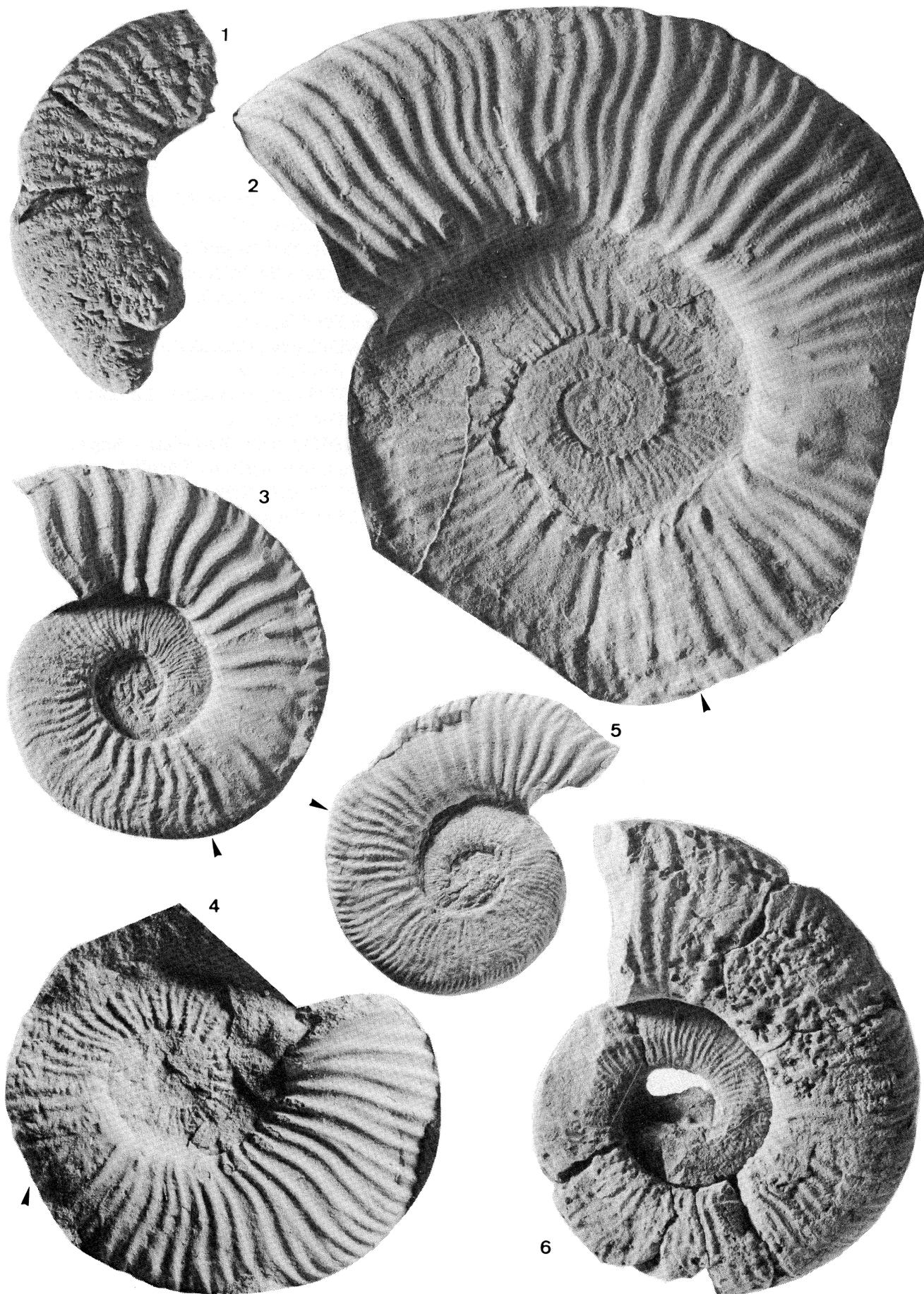


PLANCHE 20

- Fig. 1 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (M) - FSL 489776 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 2 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (M juvénile) - FSL 488816 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY - FSL 489739 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 488592 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 489738 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Criosarasinella furcillata* THIEULOY (m) - FSL 489742 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 366 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 7 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (M) - FSL 489778 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.



PLANCHE 21

- Fig. 1 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (m) - FSL 488804 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 2 - *Criosarasinella* sp. - FSL 488595 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (m) - FSL 489750 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (M) - FSL 487032 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 132 - Zone à Trinodosum (horizon à Furcillata ?) - x1.
- Fig. 5 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (m) - FSL 488594 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (m) - FSL 488801 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 7 - *Criosarasinella mandovi* THIEULOY (m?) - FSL 487092 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 173 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Criosarasinella* sp. - FSL 489728 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 166 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

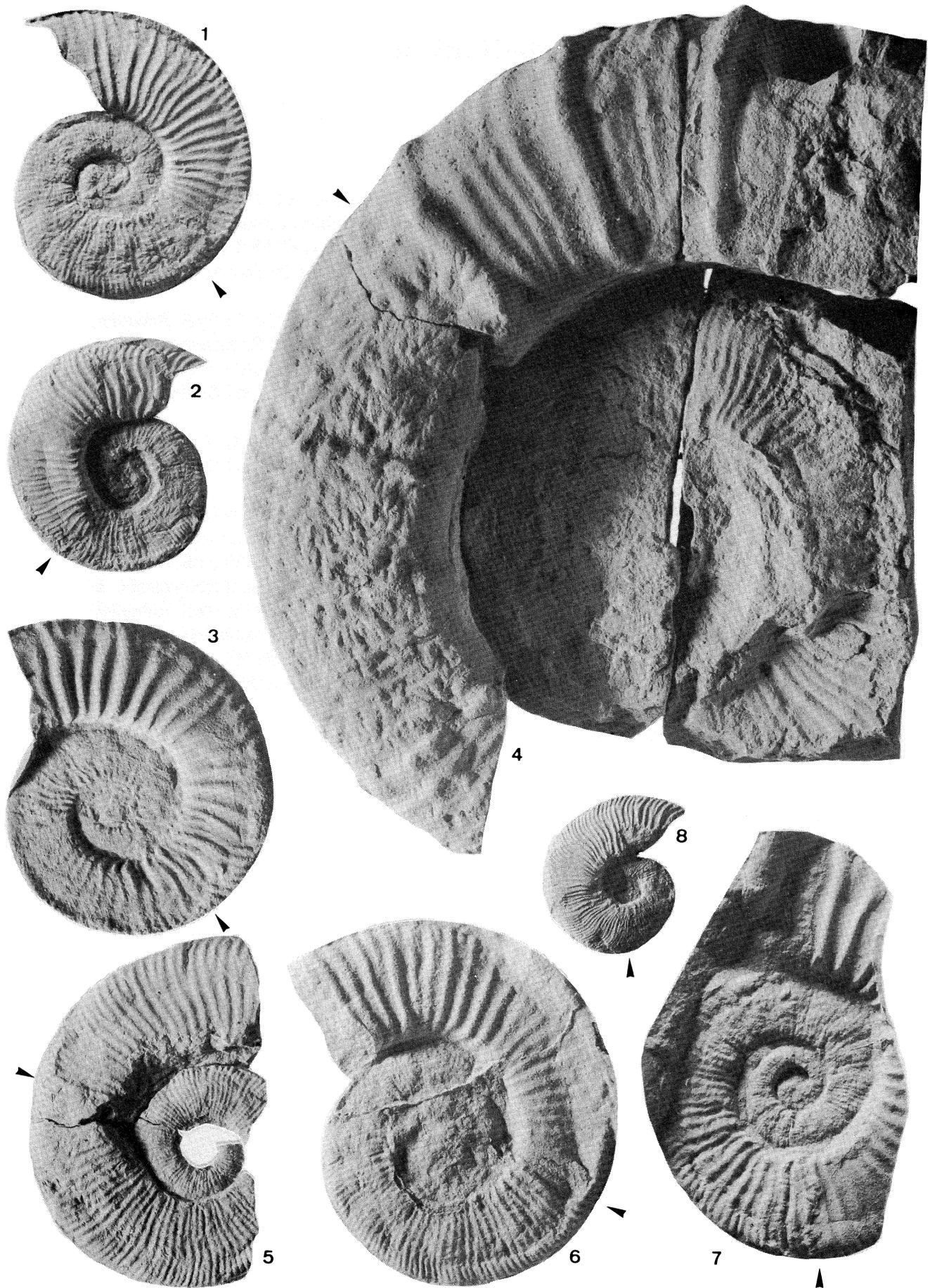


PLANCHE 22

- Fig. 1 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (M) - FSL 488830 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 181 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (paratype) - FSL 487093 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489771 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 4 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. - FSL 487081 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 136 base - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 5 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. - FSL 487099 (coll. Reboulet) - Carajuan (Alpes de Haute-Provence) - CAR F 136 base - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 6 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 487094 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 94 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 7 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (m) (holotype) - FSL 488820 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 8 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489756 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 9 - *Croisarsinella subheterocostata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489765 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.

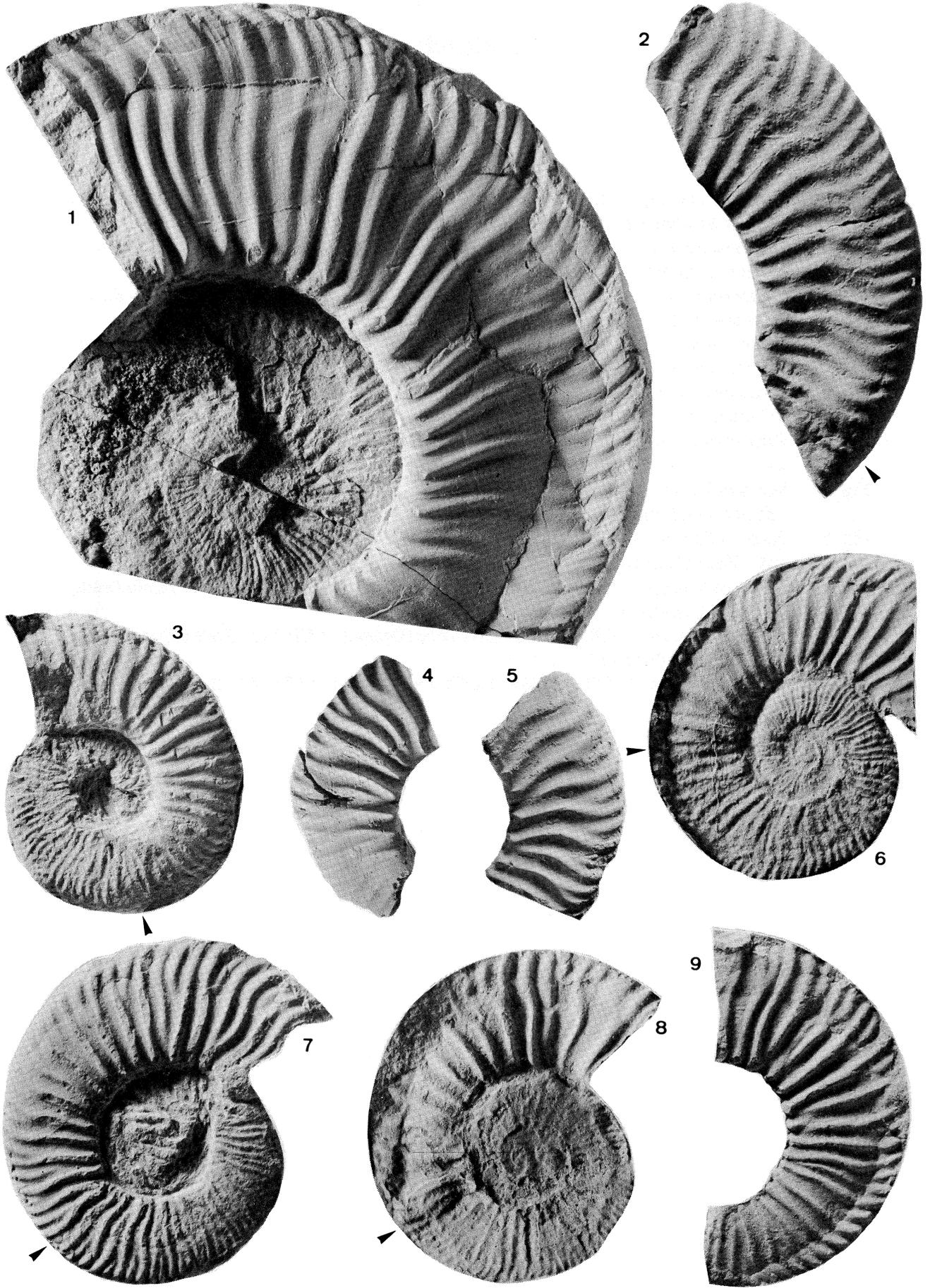


PLANCHE 23

- Fig. 1 - *Crioceratites* n. sp. 1 - FSL 487046 - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 2 - *Crioceratites* n. sp. 1 - FSL 487086 - La Charce (Drôme) - LCH 180 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Crioceratites primitivus* n. sp. - FSL 487087 - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Crioceratites* n. sp. 1 - FSL 487080 - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Sarasinella* n. sp. 2 - FSL 489801 - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 380 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 6 - *Sarasinella* n. sp. 2 - FSL 489800 - Les Sias (Drôme) - LSS 105 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 7 - *Sarasinella varians* (UHLIG) - FSL 489781 - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Sarasinella hirticula* THIEULOY et BULOT - FSL 487084 - La Charce (Drôme) - LCH 134 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 9 - *Sarasinella* n. sp. 1 - FSL 489797 - La Charce (Drôme) - LCH 185 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 10 - *Sarasinella* n. sp. 1 - FSL 489783 - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 11 - *Sarasinella* n. sp. 2 - FSL 489803 - La Charce (Drôme) - LCH 187 - Zone à Callidiscus - x1.

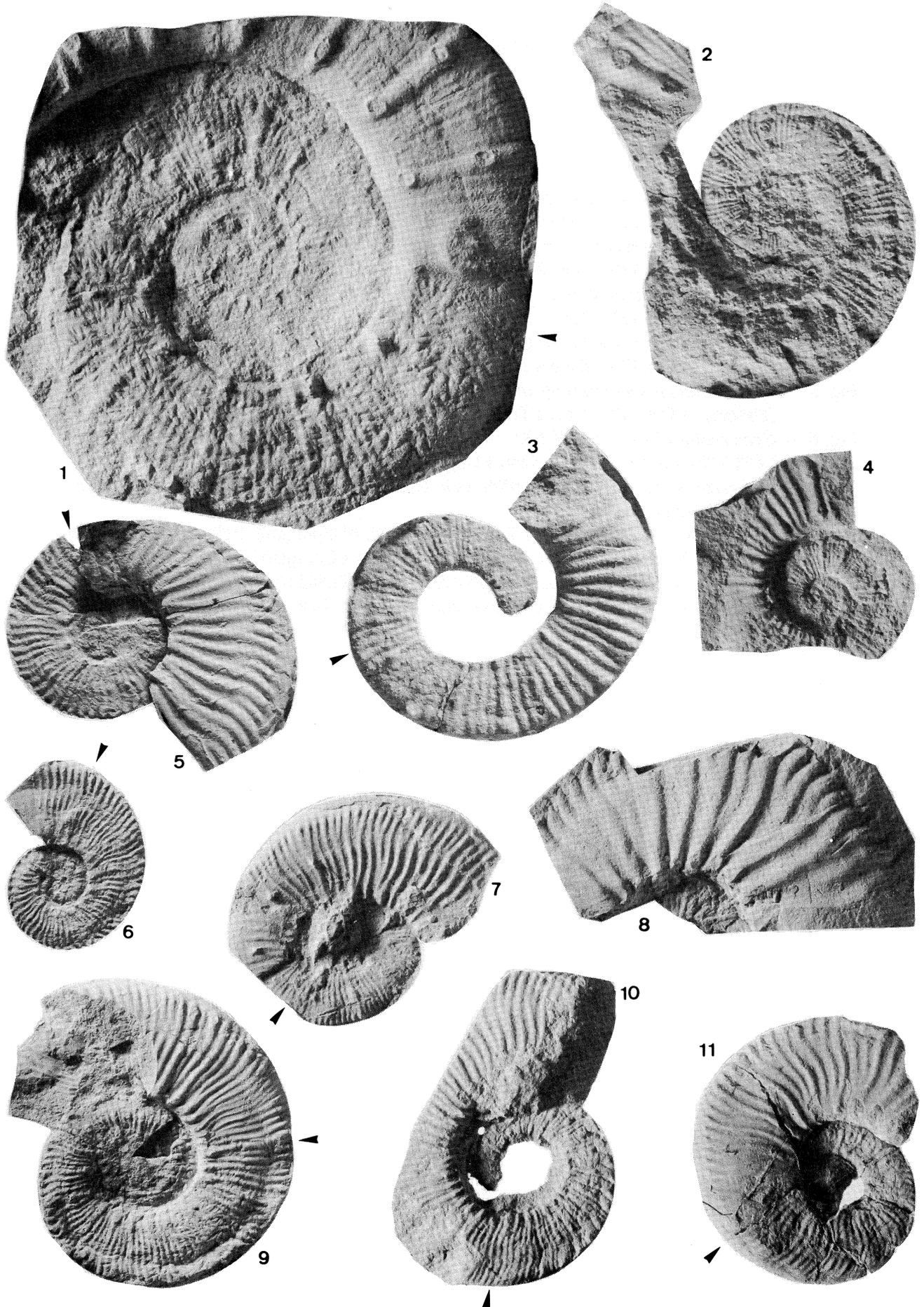


PLANCHE 24

- Fig. 1 - *Crioceratites primitivus* n. sp. (M?) (paratype) - FSL 487047 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 2 - *Crioceratites primitivus* n. sp. (m ?) (paratype) - FSL 487085 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Crioceratites primitivus* n. sp. (m ?) (holotype) - FSL 487045 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Crioceratites primitivus* n. sp. (m ?) (paratype) - FSL 487088 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Crioceratites primitivus* n. sp. (M?) (paratype) - FSL 487090 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 6 - *Crioceratites loryi* (SARKAR) - FSL 487091 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 230 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 7 - *Crioceratites* n. sp. 1 - FSL 487048 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 189 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 8 - ? *Criosarasinella* aff. *mandovi* THIEULOY - FSL 488588 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 9 - ? *Criosarasinella* aff. *mandovi* THIEULOY - FSL 488585 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 158 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.

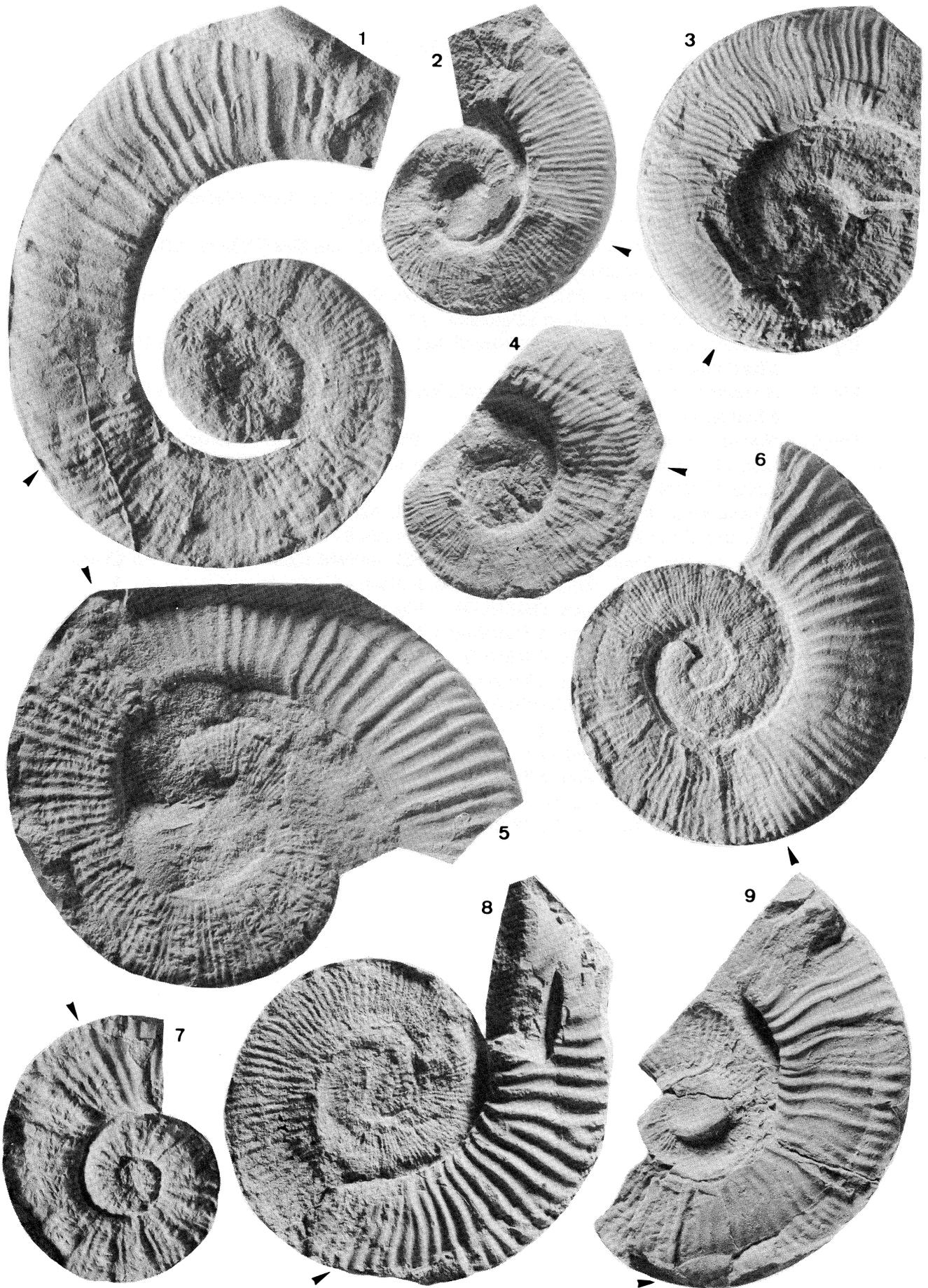


PLANCHE 25

- Fig. 1 - *Himantoceras* n sp. 1 - FSL 488964 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Himantoceras* n sp. 1 - FSL 488967 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 94 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Himantoceras* n sp. 1 - FSL 488956 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Himantoceras* n sp. 2 - FSL 488970 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 111 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 5 - *Himantoceras* n sp. 2 - FSL 488969 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 110 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY - FSL 488966 (coll. Reboulet) - a : tour externe ; b : tour interne (autre face) - Les Sias (Drôme) - LSS 95 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 7 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY - FSL 488953 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 164 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY - FSL 488948 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 9 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY - FSL 488949 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 10 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY - FSL 488961 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 175 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 11 - *Himantoceras trinodosum* THIEULOY (M?) - FSL 488947 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 156 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 12 - *Himantoceras acuticostatum* THIEULOY - FSL 488942 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 146 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 13 - *Himantoceras acuticostatum* THIEULOY - FSL 488951 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

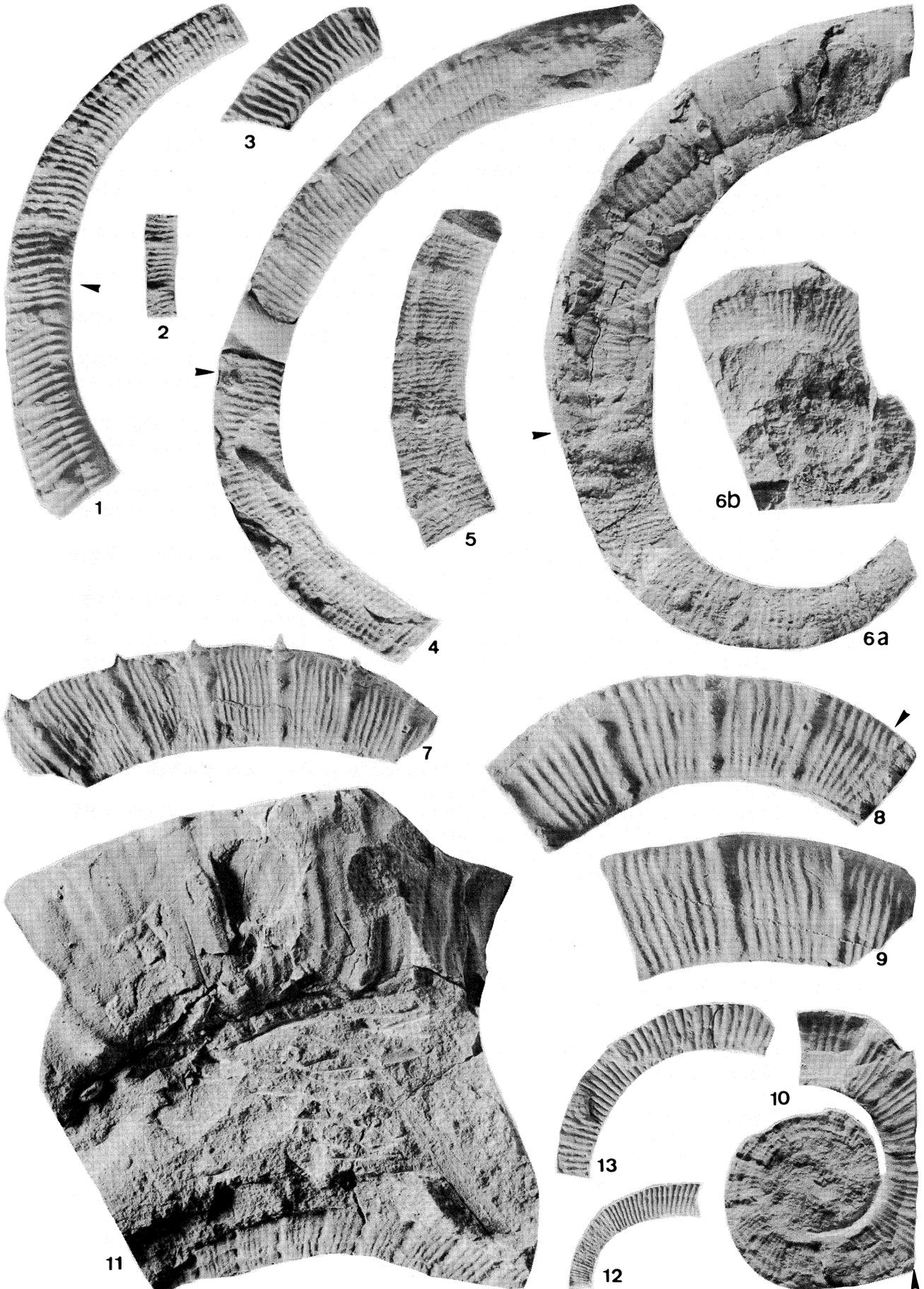


PLANCHE 26

- Fig. 1 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488624 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 193 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488710 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 113 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 3 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 489230 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 4 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488639 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 230 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 5 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488670 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
- Fig. 6 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488680 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
- Fig. 7 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *tuberculatus* MANDOV - FSL 488599 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 84 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 8 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *tuberculatus* MANDOV - FSL 488600 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 84 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 9 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *tuberculatus* MANDOV - FSL 488601 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 84 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 10 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488660 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 82 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 11 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) - FSL 488679 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
- Fig. 12 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488616 - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 13 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488613 - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 14 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488654 - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 340 -
- Fig. 15 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488614 - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 16 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488704 - Morenas (Drôme) - MOR 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 17 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488615 - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 18 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488618 - La Charce (Drôme) - LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 19 - *Bochianites neocomiensis* (D'ORBIGNY) morphe *goubechensis* MANDOV - FSL 488617 - La Charce (Drôme) - LCH 124 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 20 - *Euptychoceras* aff. *curnieri* THIEULOY - FSL 489231 - La Charce (Drôme) - LCH 273 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 21 - *Euptychoceras* aff. *curnieri* THIEULOY - FSL 488714 - La Charce (Drôme) - LCH 270 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 22 - *Euptychoceras* aff. *curnieri* THIEULOY - FSL 488712 - La Charce (Drôme) - LCH 270 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 23 - *Euptychoceras* aff. *curnieri* THIEULOY - FSL 489232 - La Charce (Drôme) - LCH 273 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.



PLANCHE 27

- Fig. 1 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489308 (coll Reboulet) - a et b : vues latérales ; c : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489306 (coll Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489296 (coll Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 4 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489297 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 5 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489309 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 6 - *Oosterella cultrataeformis* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489303 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 183 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 7 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489292 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489299 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 182 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 9 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489293 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 10 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489289 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 181 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 11 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (M. juvénile ?) - FSL 489287 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 162 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 12 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489288 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 13 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489305 (coll Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 94 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 14 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (M juvénile) - FSL 489286 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 15 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489298 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 182 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 16 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489300 (coll Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 182 - Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 17 - *Oosterella cultrata* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489290 (coll Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

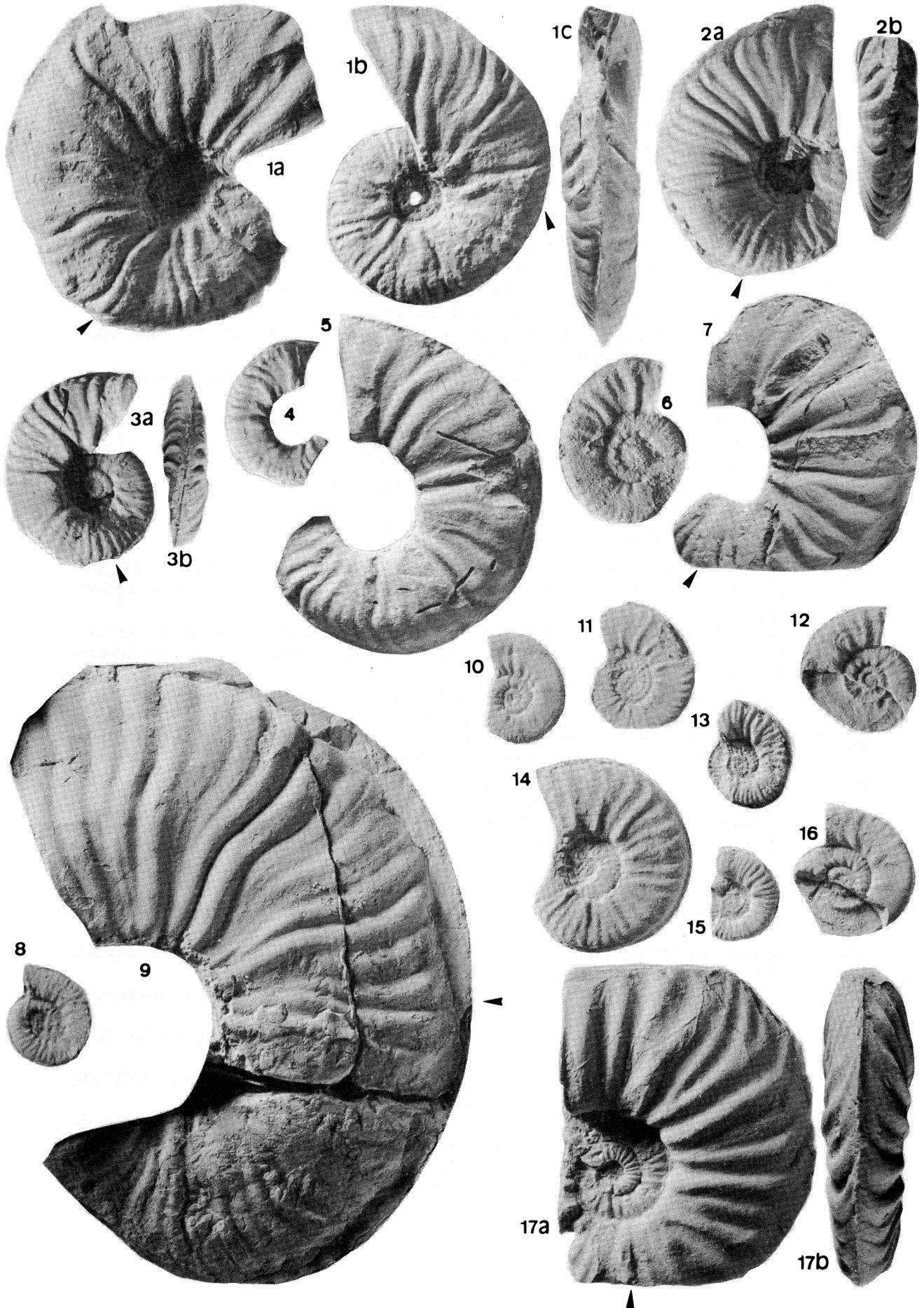


PLANCHE 28

- Fig. 1 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) (paratype)- FSL 489319 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 180 - Zone à Trinodosum, horizon Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) - FSL 489322 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 182 - Zone à Callidiscus, horizon Callidiscus - x1.
- Fig. 3 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489330 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 104 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 4 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) - FSL 489315 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 175 - Zone à Trinodosum, horizon Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) (paratype) - FSL 489329 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 385 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Oosterella undulata* n. sp. (m) - FSL 489313 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon Furcillata - x1.
- Fig. 7 - *Oosterella undulata* n. sp. (M. juvénile) - FSL 489328 (coll. Reboulet) - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 173 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 8 - *Oosterella undulata* n. sp. (M. juvénile) (paratype) - FSL 489333 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon Subheterocostata - x1.
- Fig. 9 - *Oosterella gaudryi* morphe *vilanovae* (m) - FSL 489257 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 107 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 10 - *Oosterella gaudryi* morphe *vilanovae* (m) - FSL 489259 (coll. Reboulet) - Morenas (Drôme) - MOR 126 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 11 - *Oosterella gaudryi* morphe *vilanovae* (m) - FSL 489253 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 12 - *Oosterella gaudryi* morphe *vilanovae* (m) - FSL 489252 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 122 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 13 - *Oosterella gaudryi* (m) - FSL 489254 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 135 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - x1.
- Fig. 14 - *Oosterella gaudryi* morphe *fascigera* (M) - FSL 489276 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 125 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 15 - *Oosterella gaudryi* morphe *fascigera* (M) - FSL 489274 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 123 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 16 - *Oosterella gaudryi* (m) - FSL 489265 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 146 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - a : x1 ; b : x3 (double approximation).
- Fig. 17 - *Oosterella gaudryi* (m) - FSL 489263 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 131 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 18 - *Oosterella gaudryi* morphe *vidali* (m) - FSL 489279 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 141 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - x1.
- Fig. 19 - *Oosterella gaudryi* morphe *vidali* (m) - FSL 489260 (coll. Reboulet) - Morenas (Drôme) - MOR 126 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 20 - *Oosterella gaudryi* (m) - FSL 489266 (coll. Reboulet) - LCH 146 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - x1.
- Fig. 21 - *Oosterella gaudryi* morphe *vidali* (m) - FSL 489275 (coll. Reboulet) - LCH 121 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 22 - *Oosterella gaudryi* (m) - FSL 489267 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 158 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - x1.
- Fig. 23 - *Oosterella stevenini* (NICKLES) - FSL 489281 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 325 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.
- Fig. 24 - *Oosterella stevenini* (NICKLES) - FSL 489283 (coll. Reboulet) - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 119 - Zone à Trinodosum, horizon Nicklesi - x1.
- Fig. 25 - *Oosterella begastrensis* COMPANY (m) - FSL 489249 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 117 - Zone à Verrucosum, horizon Peregrinus - x1.

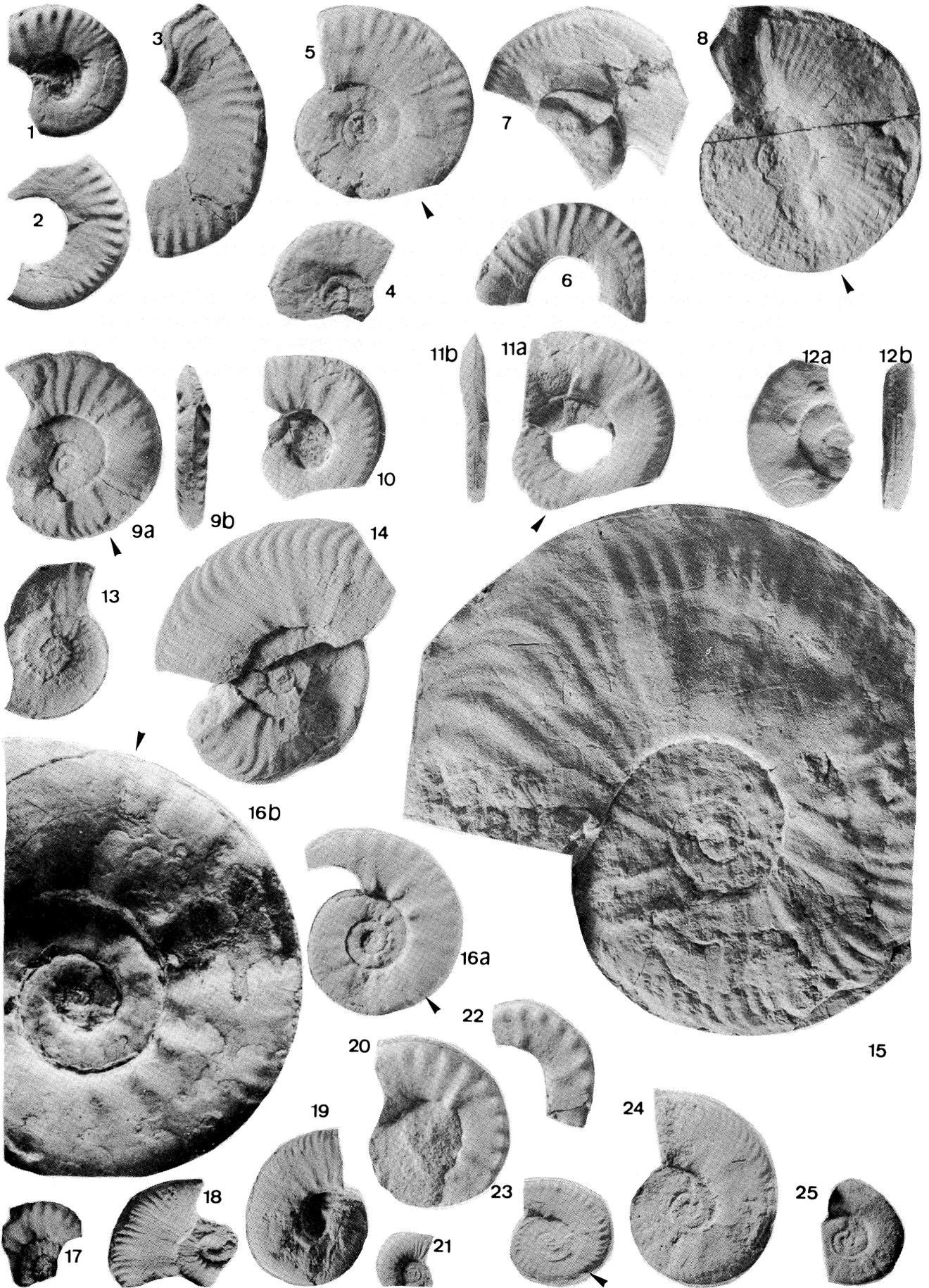


PLANCHE 29

- Fig. 1 - *Oosterella undulata* n. sp. (M juvénile) - FSL 489337 - Chateauvieux (Drôme) - CTV 167
- Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 2 - *Oosterella undulata* n. sp. (M) (holotype) - FSL 489334 - La Charce (Drôme) - LCH 182
- Zone à Callidiscus, horizon à Callidiscus - x1.
- Fig. 3 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487106 - La
Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 4 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487107 - La
Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 5 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487100 - La
Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.

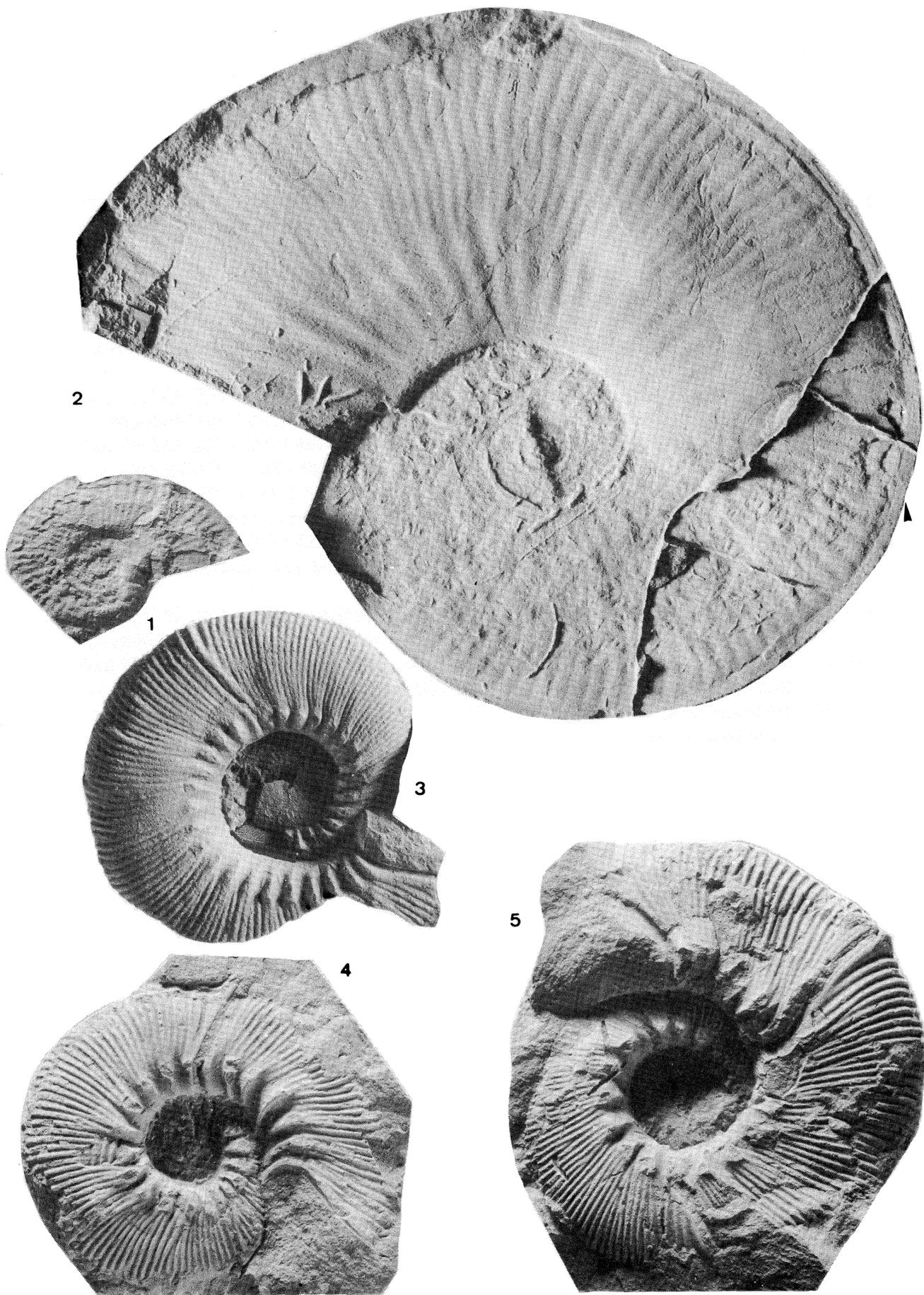


PLANCHE 30

- Fig. 1 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487102 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon Subheterocostata - x1.
- Fig. 2 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487105 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 208 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 3 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487125 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 183 - Zone à Callidiscus, horizon Callidiscus - x1.
- Fig. 4 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487111 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 183 - Zone à Callidiscus, horizon Callidiscus - x1.
- Fig. 5 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (M) - FSL 487145 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 380 - Zone à Callidiscus - x1.
- Fig. 6 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m ?) - FSL 487131 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon Furcillata - x1.
- Fig. 7 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487129 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon Subheterocostata - x1.
- Fig. 8 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487133 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 175 - Zone à Trinodosum, horizon Furcillata - x1.
- Fig. 9 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487139 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - Les Sias (Drôme) - LSS 111 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 10 - *Dichotomites* sp. - FSL 487118 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 188 - Zone à Callidiscus - x1.

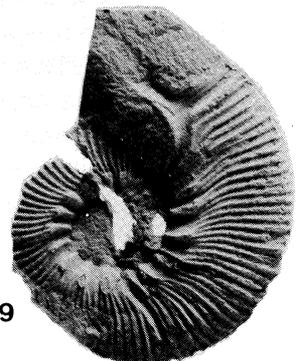
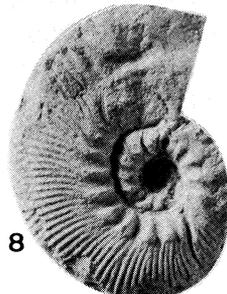
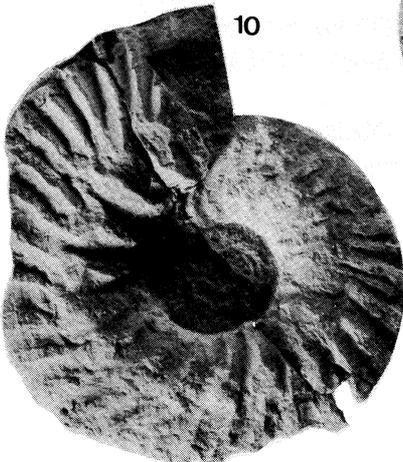
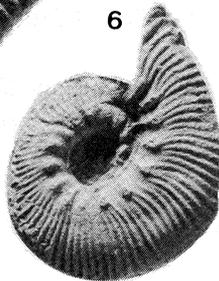
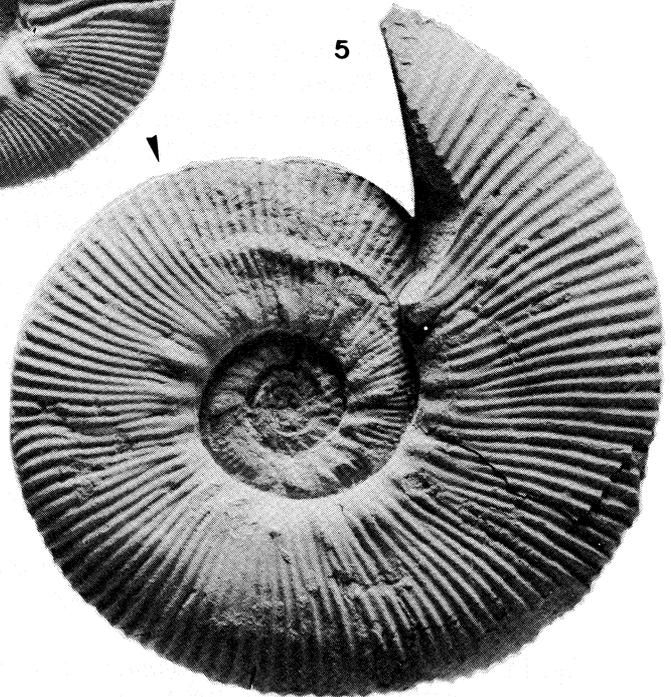
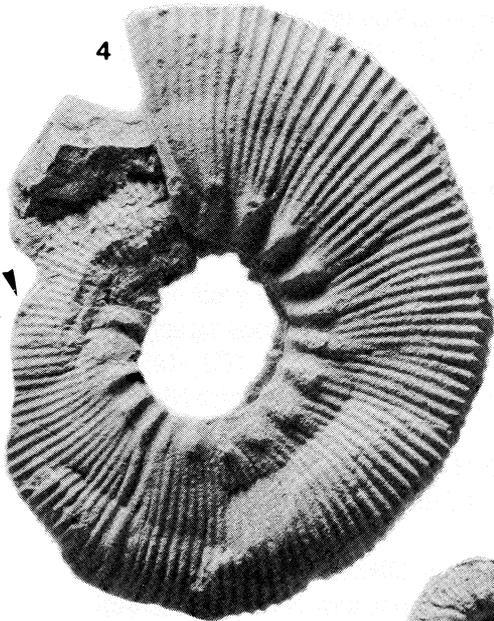
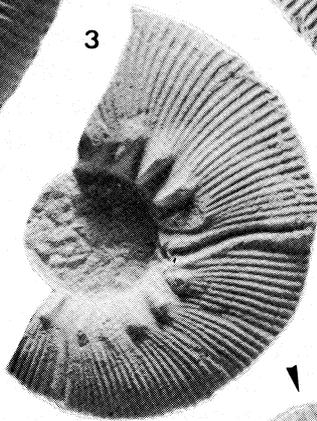
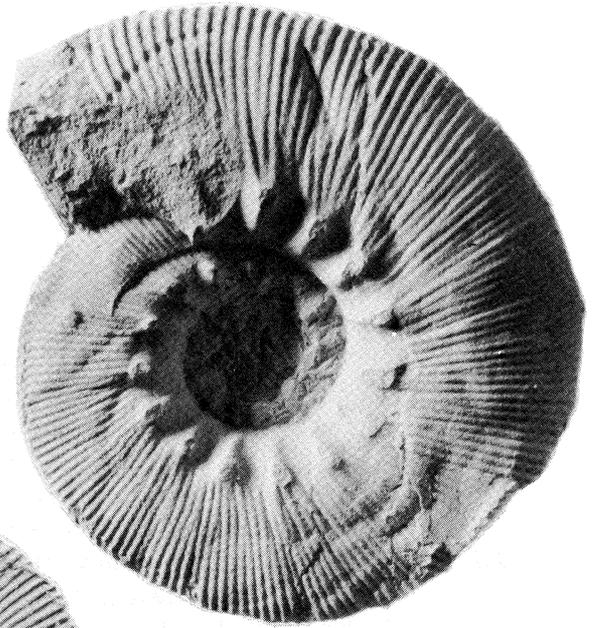
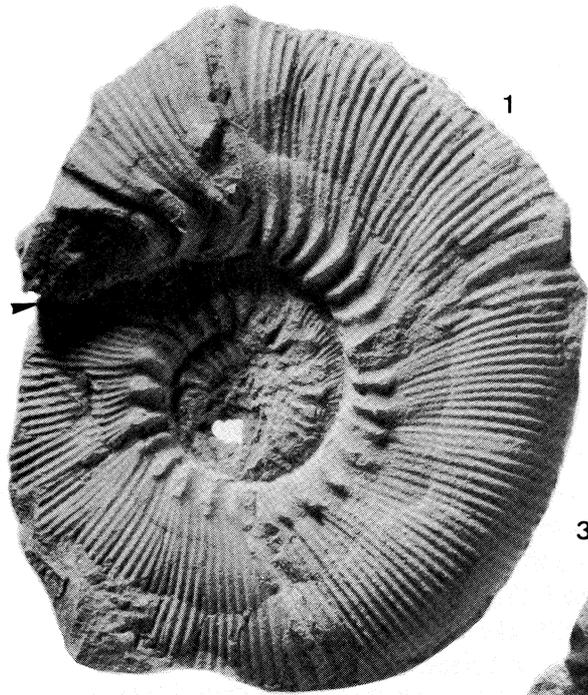


PLANCHE 31

- Fig. 1 - *Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus* (PAQUIER) - FSL 487114 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 243 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 2 - *Olcostephanus (Jeannoticerus) jeannoti* (D'ORBIGNY) - FSL 487115 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 244 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 3 - *Olcostephanus (Olcostephanus) sayni* (KILIAN) - FSL 487110 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 238 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 4 - *Dichotomites bidichotomus* (LEYMERIE) - FSL 487119 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 350 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 5 - *Dichotomites bidichotomus* (LEYMERIE) - FSL 487128 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 136 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 6 - *Dichotomites bidichotomus* (LEYMERIE) - FSL 487127 (coll. Reboulet) - Chateaufieux (Hautes-Alpes) - CTV 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 7 - *Olcostephanus (Olcostephanus) sayni* (KILIAN) - FSL 487103 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 224 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 8 - *Olcostephanus (Olcostephanus) sayni* (KILIAN) - FSL 487112 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 220 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 9 - *Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai* (RODIGHIERO) (M) - FSL 487143 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 118 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 10 - *Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus* BULOT - FSL 487144 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 107 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatium - x1.
- Fig. 11 - *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI (m) - FSL 487136 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 147 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 12 - *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI (m) - FSL 487138 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 151 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 13 - *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI (m) - FSL 487137 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 135 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 14 - *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI morphe *thieuloyi* AUTRAN (m) - FSL 487141 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 161 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 15 - *Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi* WIEDMANN et DIENI morphe *thieuloyi* AUTRAN (m) - FSL 487140 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 156 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 16 - *Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai* (RODIGHIERO) (m) - FSL 487142 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 125 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.

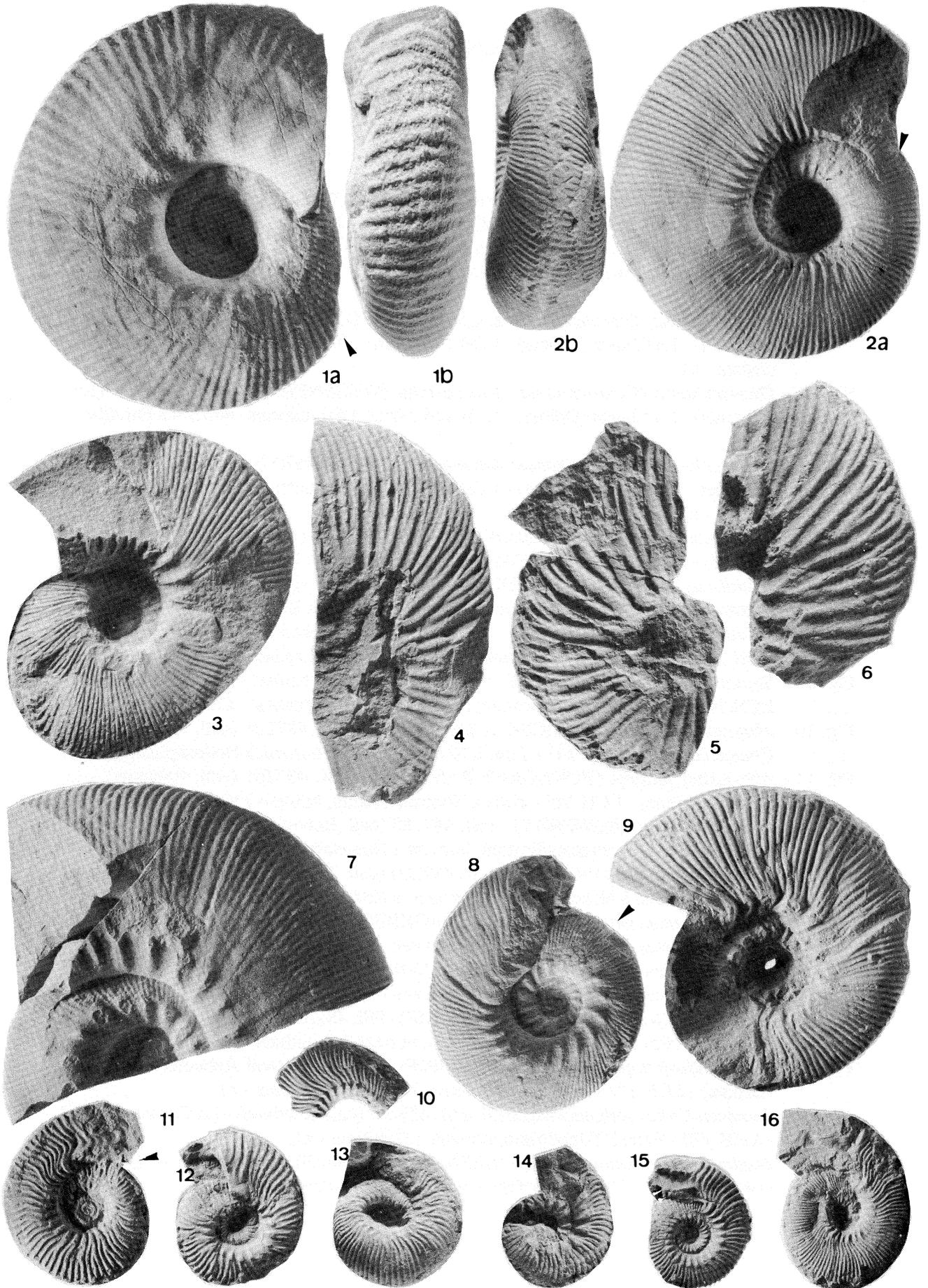


PLANCHE 32

- Fig. 1 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487134 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 193 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 2 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487130 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 3 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487132 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 179 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 4 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487123 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus* (WEGENER) (m) - FSL 487122 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 178 - Zone à Trinodosum, horizon à Subheterocostata - x1.
- Fig. 6 - *Spitidiscus intermedius* (D'ORBIGNY) - FSL 487190 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 266 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 7 - *Spitidiscus intermedius* (D'ORBIGNY) - FSL 487199 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 269 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 8 - *Spitidiscus fasciger* THIEULOY - FSL 487196 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 254 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 9 - *Spitidiscus fasciger* THIEULOY - FSL 487193 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 246 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 10 - *Abrytusites thieuloyi* VASICEK et MICHALIK - FSL 487205 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 247 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 11 - *Abrytusites juliany* (HONNORAT-BASTIDE) - FSL 487201 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 245 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 12 - *Spitidiscus rotula* (SOWERBY) - FSL 487188 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 244 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 13 - *Spitidiscus rotula* (SOWERBY) - FSL 487200 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 244 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 14 - *Spitidiscus meneghinii* (ZIGNO) in RODIGHIERO - FSL 487191 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 211 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 15 - *Spitidiscus meneghinii* (ZIGNO) in RODIGHIERO - FSL 487197 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 209 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 16 - *Jeanthieuloyites quinquestriatus* (BESAIRIE) - FSL 487208 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 17 - *Jeanthieuloyites quinquestriatus* (BESAIRIE) - FSL 487206 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 18 - *Jeanthieuloyites solignaci* MEMMI - FSL 487207 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 19 - *Jeanthieuloyites quinquestriatus* (BESAIRIE) - FSL 487202 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 172 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

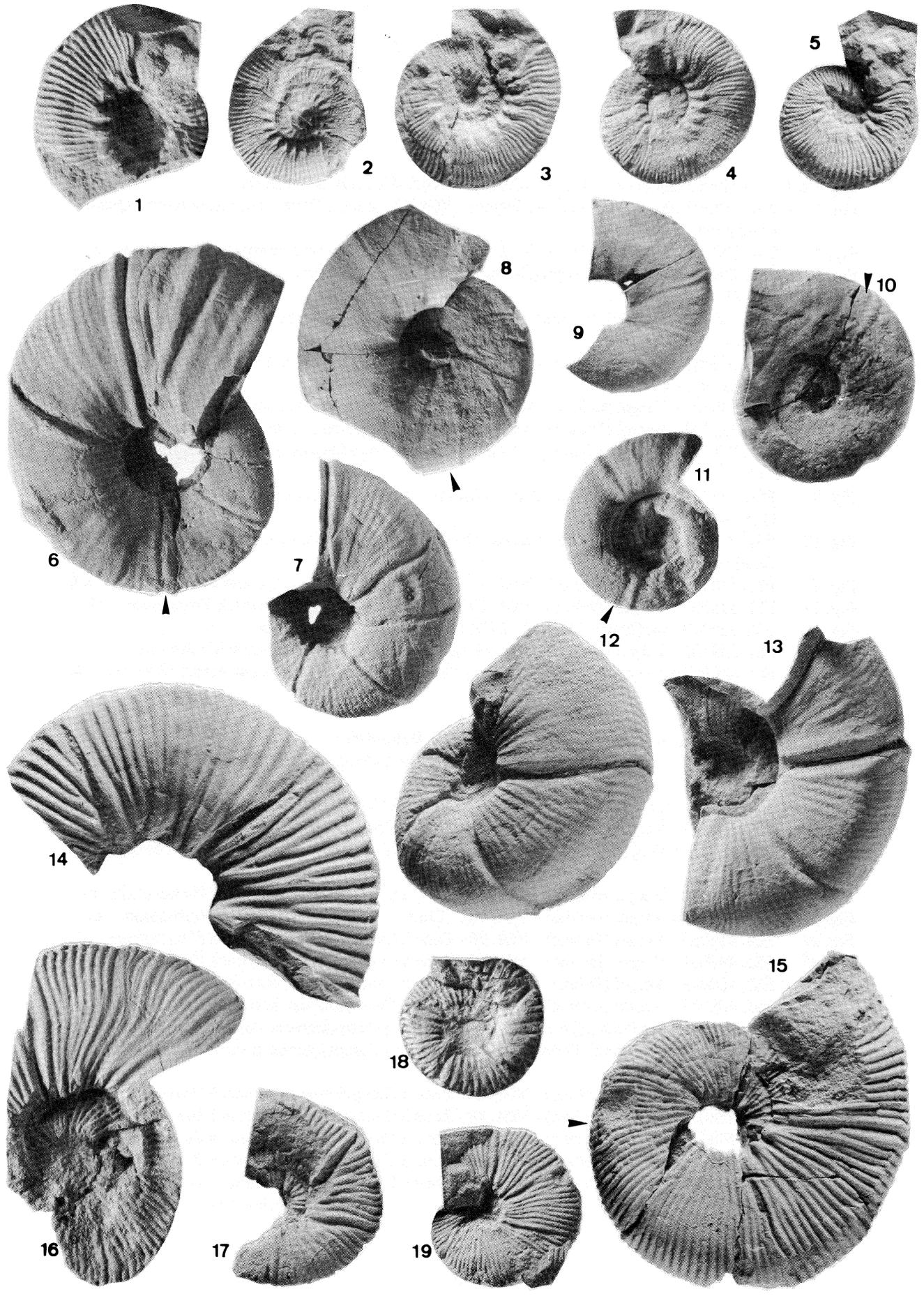


PLANCHE 33

Fig. 1 à 15 - *Neolissoceras cornutus* ATROPS et REBOULET (coll. Reboulet) :

- Fig. 1 - FSL 338201 (holotype) - Vergol (Drôme) - VGL 75 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri-
trangulatum - x1.
Fig. 2 - FSL 338204 - Vergol (Drôme) - VGL 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 3 - FSL 338209 (paratype) - Vergol (Drôme) - VGL 107 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomien-
sis - x1.
Fig. 4 - FSL 338208 (paratype) - Vergol (Drôme) - VGL 106 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomien-
sis - x1.
Fig. 5 - FSL 338216 (paratype) - Les Prades (Drôme) - LPD 85 - Zone à Campylotoxus, horizon à
Biassalensis - x1.
Fig. 6 - FSL 338203 - Vergol (Drôme) - VGL 101 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 7 - FSL 338203 - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 8 - FSL 338215 - Les Prades (Drôme) - LPD 76 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri-
trangulatum - x1.
Fig. 9 - FSL 338212 (paratype) - La Charce (Drôme) - LCH 76 - Zone à Campylotoxus, horizon à
Quadri-
trangulatum - x1.
Fig. 10 - FSL 338214 (paratype) - Les Prades (Drôme) - LPD 62 - Zone à Campylotoxus, horizon à
Quadri-
trangulatum - x1.
Fig. 11 - FSL 338278 - Vergol (Drôme) - VGL 95 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 12 - FSL 338207 - Vergol (Drôme) - VGL 103 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum - x1.
Fig. 13 - FSL 338210 - La Charce (Drôme) - LCH 68 - Zone à Pertransiens - x1.
Fig. 14 - FSL 338202 - Vergol (Drôme) - VGL 79 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
Fig. 15 - FSL 338207 (paratype) - Vergol (Drôme) - VGL 103 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum
- x1.

Fig. 16 à 33 - *Neolissoceras salinarium* (UHLIG) (coll. Reboulet) :

- Fig. 16 - FSL 338213 - La Charce (Drôme) - LCH 81 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri-
trangu-
lum - x1.
Fig. 17 - FSL 488106 - Les Prades (Drôme) - LPD 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 18 - FSL 488041 - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 19 - FSL 488033 - Vergol (Drôme) - VGL 69 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri-
trangu-
lum - x1.
Fig. 20 - FSL 488050 - Vergol (Drôme) - VGL 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 21 - FSL 488063 - Vergol (Drôme) - VGL 102 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum - x1.
Fig. 22 - FSL 488055 - Vergol (Drôme) - VGL 96 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 23 - FSL 488051 - Vergol (Drôme) - VGL 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 24 - FSL 488049 - Vergol (Drôme) - VGL 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 25 - FSL 488052 - Vergol (Drôme) - VGL 92 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 26 - FSL 338219 - Les Prades (Drôme) - LPD 91 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 27 - FSL 338283 - La Charce (Drôme) - LCH 89 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri-
trangu-
lum - x1.
Fig. 28 - FSL 488054 - Vergol (Drôme) - VGL 96 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 29 - FSL 338038 - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 30 - FSL 488053 - Vergol (Drôme) - VGL 96 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 31 - FSL 488055 - Vergol (Drôme) - VGL 96 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.
Fig. 32 - FSL 488040 - Vergol (Drôme) - VGL 88 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
Fig. 33 - FSL 488107 - Les Prades (Drôme) - LPD 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.

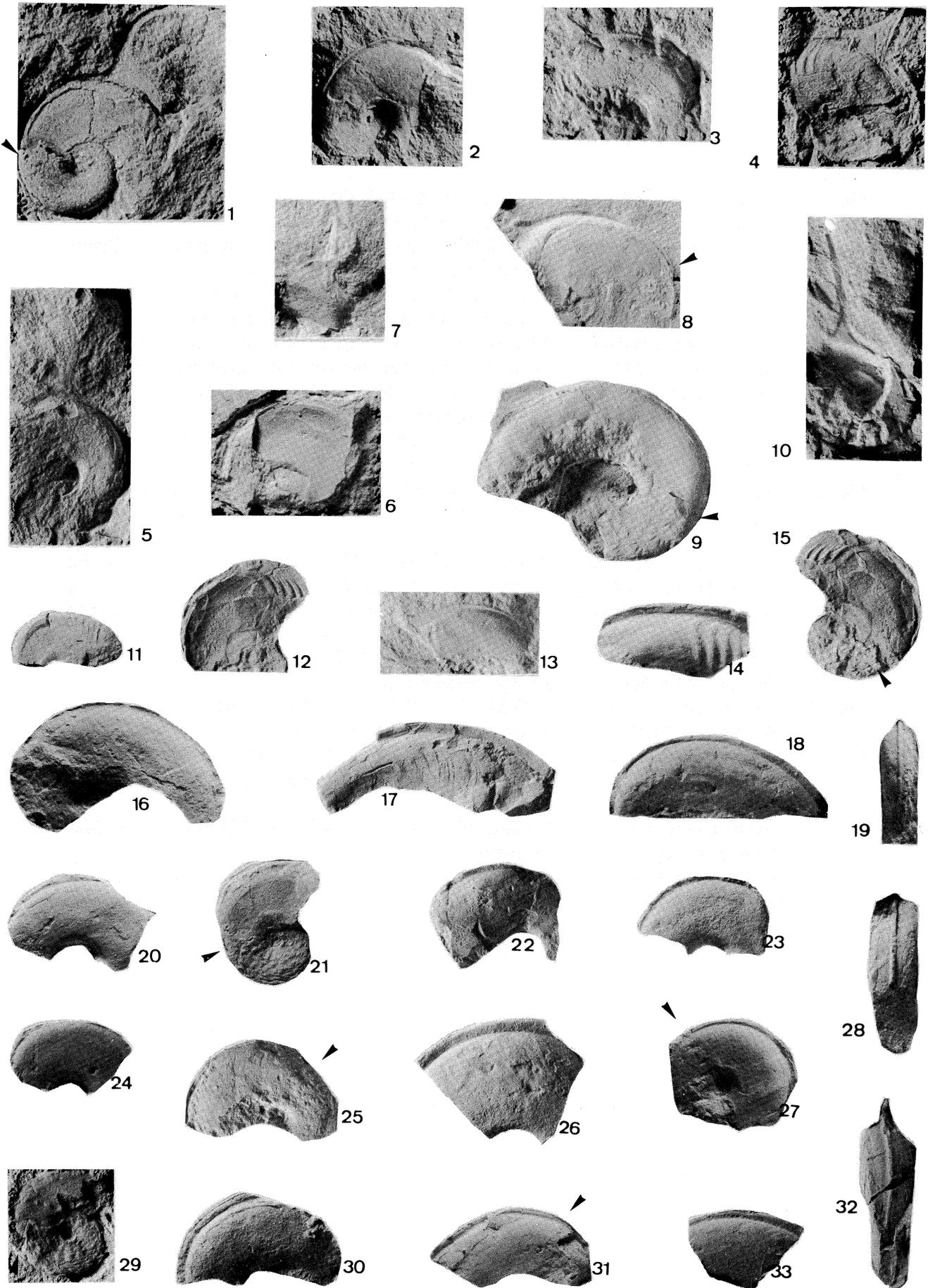


PLANCHE 34

- Fig. 1 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 338222 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 140 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 2 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338221 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 116 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 3 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - «a et b» : vues latérales - FSL 338255 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 218 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 4 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338290 (coll. Reboulet) - Montclus (Hautes-Alpes) - MTC 113 - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 5 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338029 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 104 - Zone à Verrucosum, horizon à Verrucosum - x1.
- Fig. 6 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338220 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 114 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 7 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 338238 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 313 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 8 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 338259 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 224 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 9 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 338262 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 226 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 10 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338264 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 230 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 11 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) - FSL 338267 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 245 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 12 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 338239 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 314b - Zone à Verrucosum, horizon à Pronecostatum - x1.
- Fig. 13 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 338297 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 109 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 14 - *Neolissoceras grasianum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 488576 (coll. Reboulet) - Les Sias (Drôme) - LSS 113 - Zone à Radiatus - x1.

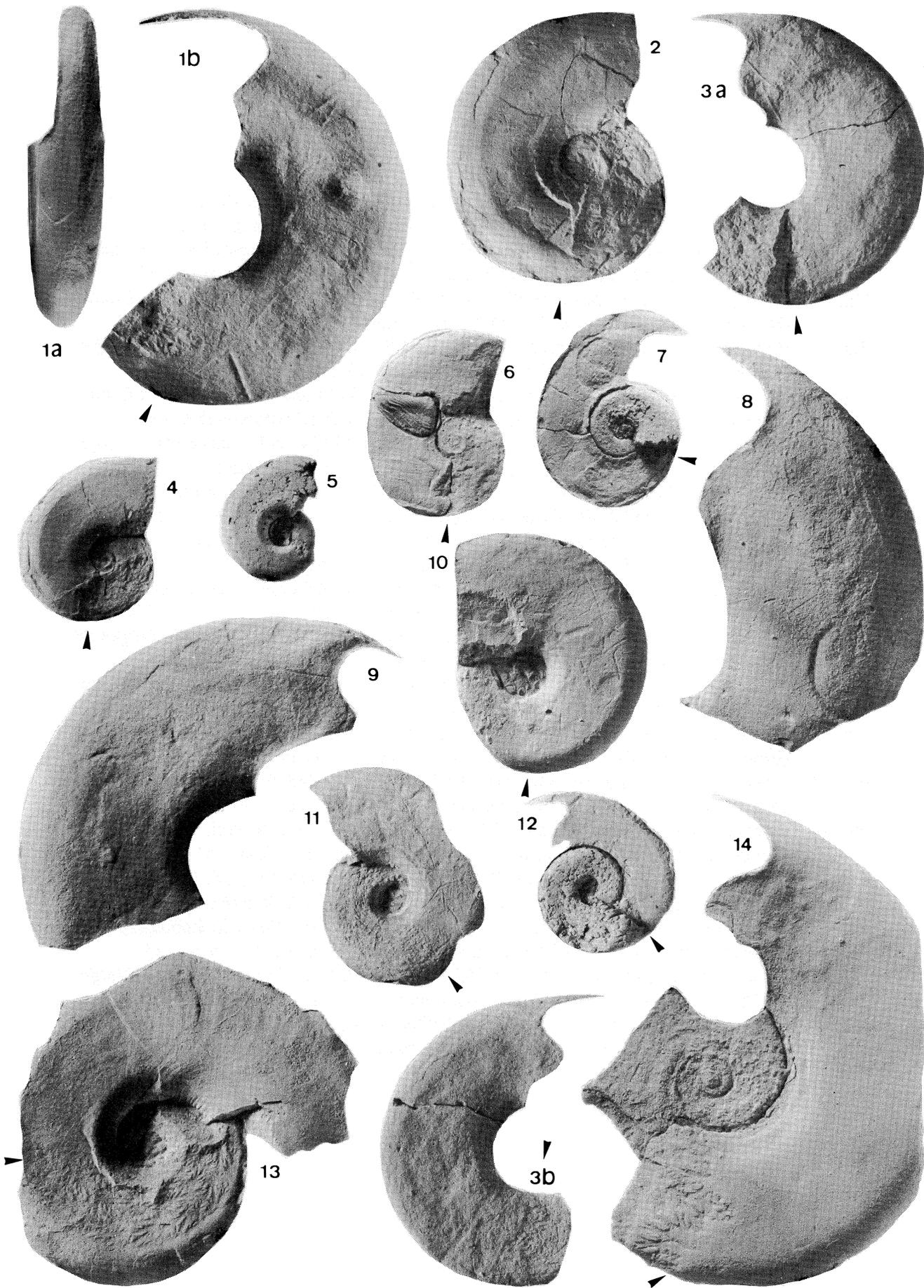


PLANCHE 35

- Fig. 1 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488425 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 78 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 2 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488429 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 3 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488430 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 4 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488422 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 78 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 5 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488428 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 90 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 6 - *Phyllopachyceras* aff. *benecke*i (ZITTEL) - FSL 488424 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 78 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 7 - *Salfeldiella* (*Gyrophyllites*) *calypso* (D'ORBIGNY) - FSL 488168 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 86 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
- Fig. 8 - *Phylloceras* *ptychostoma* (BENECKE) - FSL 488434 (coll. Reboulet) - Morenas (Drôme) - MOR 126 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 9-10 - *Phylloceras* *tethys* (D'ORBIGNY) - FSL 488289 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 11 - *Phylloceras* *tethys* (D'ORBIGNY) - FSL 488352 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 366 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 12 - *Phylloceras* *tethys* (D'ORBIGNY) - FSL 488295 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 226 - Zones à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 13 - *Phylloceras* *tethys* (D'ORBIGNY) - FSL 488566 (coll. Reboulet) - Le Gouravour (Hautes-Alpes) - GRV 122 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 14 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488206 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 94 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 15 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488209 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.
- Fig. 16 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488205 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 92 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadrirangulatum - x1.
- Fig. 17 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488190 (coll. Reboulet) - Les Prades (Drôme) - LPD 93 - Zone à Campylotoxus, horizon à Biassalensis - x1.
- Fig. 18 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488179 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 105 - Zone à Verrucosum, horizon à Neocomiensis - x1.
- Fig. 19 - *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 488210 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 98 - Zone à Campylotoxus, horizon à Fuhri - x1.

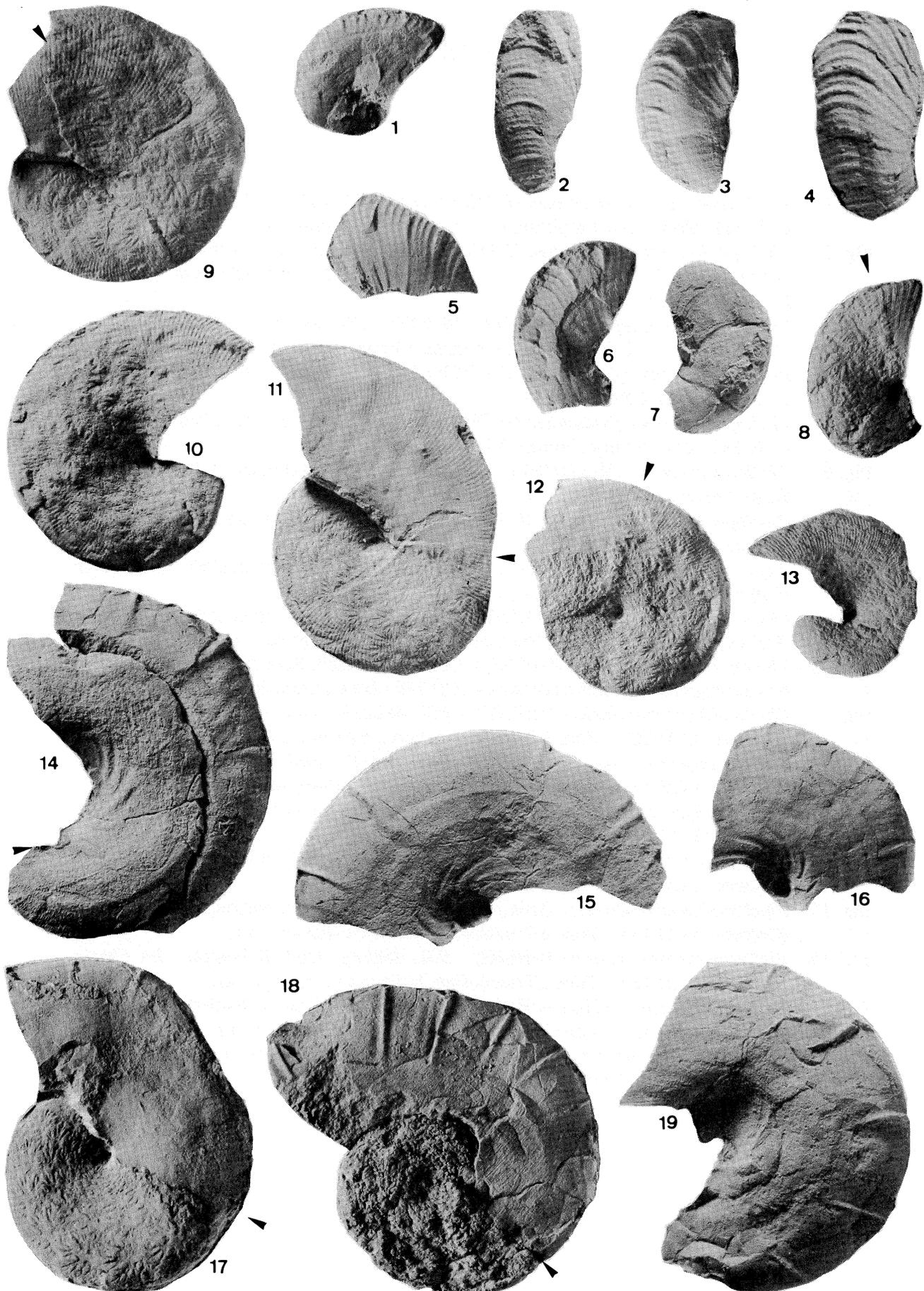


PLANCHE 36

- Fig. 1 - *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - FSL 488143 - La Charce (Drôme) - LCH 261 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 2 - *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - FSL 488151 - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 275 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 3 - *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - FSL488145 - La Charce (Drôme) - LCH 270 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Bargemensis - x1.
- Fig. 4 - *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - FSL 488248 - La Charce (Drôme) - LCH 212 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 5 - *Phyllopachyceras infundibulum* (D'ORBIGNY) - FSL 488126 - La Charce (Drôme) - LCH 238 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 6 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488 391 (coll. Reboulet) - Angles (Alpes de Haute-Provence) - ANG 400 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488269 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 239 -
- Fig. 8 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488259 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 230 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 9 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488217 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 128 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 10 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488268 (coll. Reboulet) - a : vue latérale ; b : vue ventrale - La Charce (Drôme) - LCH 239 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 11 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488233 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 161 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 12 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488227 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 13 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488250 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 216 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 14 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488261 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 230 - Zone à Loryi, horizon à Loryi - x1.
- Fig. 15 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488221 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 146 - Zone à Trinodosum, horizon à Nicklesi - x1.
- Fig. 16 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488228 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 17 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488229 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 159 - Zone à Trinodosum, horizon à Companyi - x1.
- Fig. 18 - *Phyllopachyceras winkleri* (UHLIG) - FSL 488236 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.

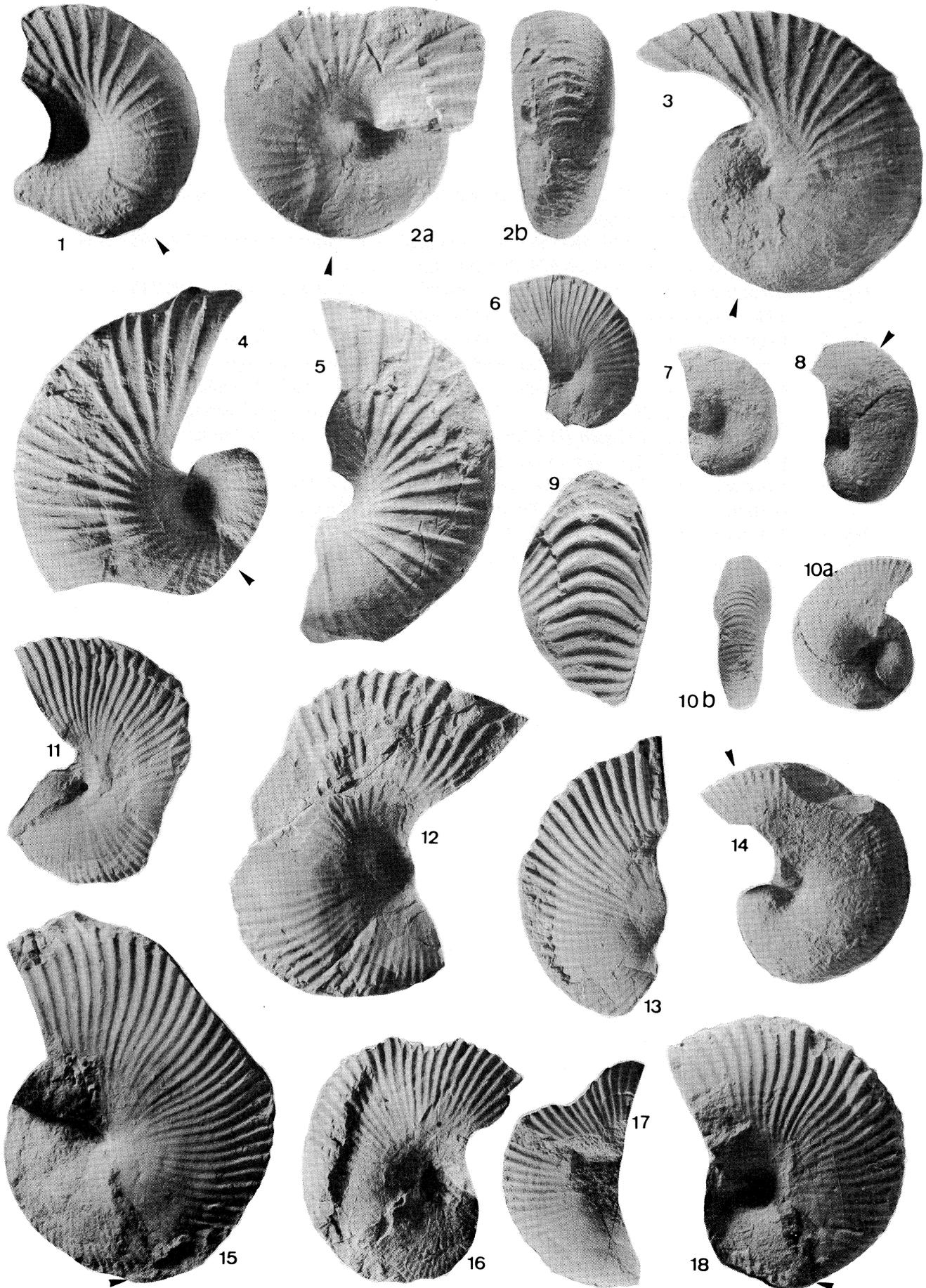


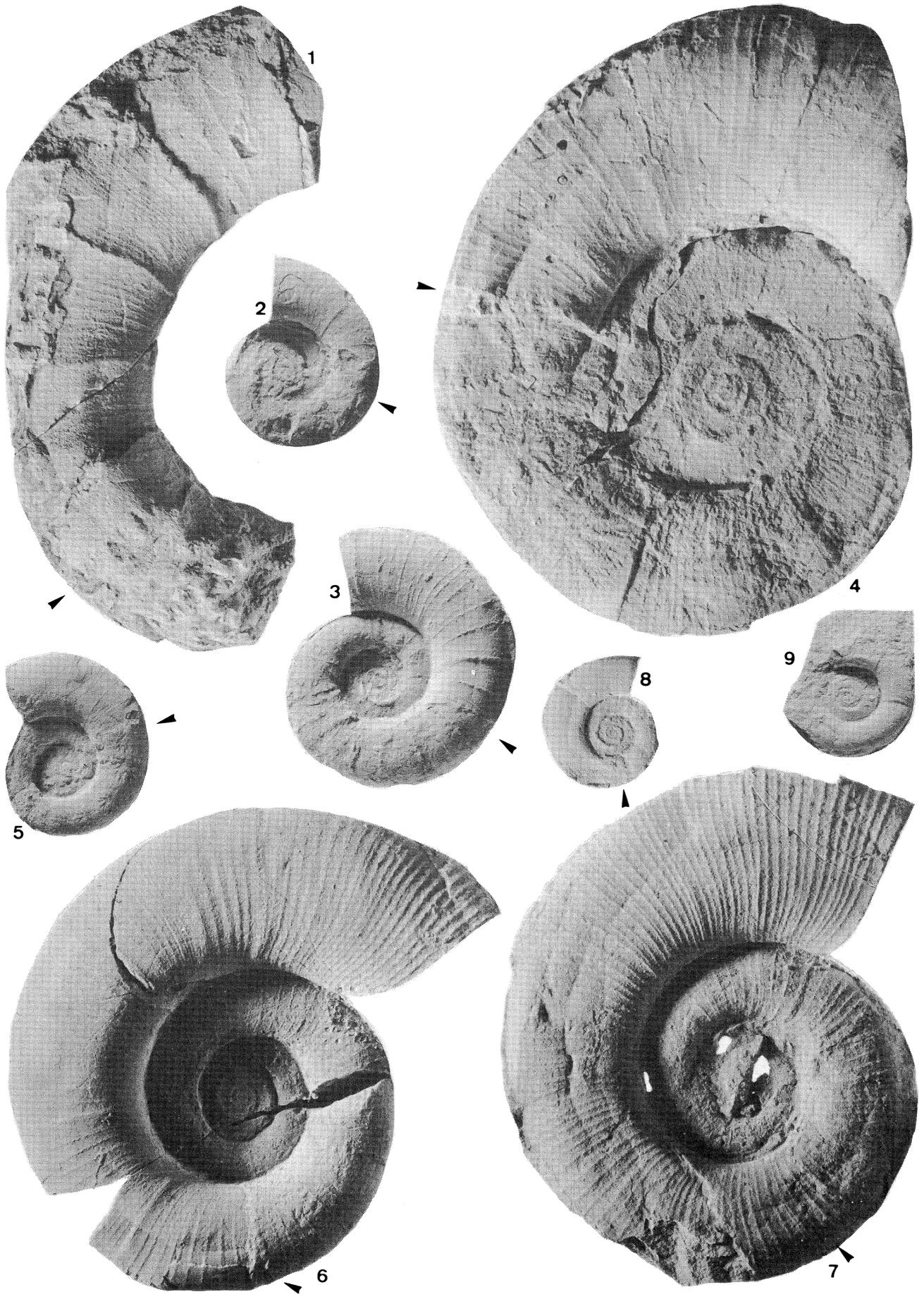
PLANCHE 37

- Fig. 1 - *Lytoceras* n. sp. 1 - FSL 489145 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 234 - Zone à Loryi, horizon à Jeannoti - x1.
- Fig. 2 - *Lytoceras* n. sp. 1 - FSL 489154 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 243 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 3 - *Lytoceras* n. sp. 1 - FSL 489156 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 245 - Zone à Nodosoplicatum, horizon à Nodosoplicatum - x1.
- Fig. 4 - *Lytoceras juilleti* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489067 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 91 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 5 - *Lytoceras juilleti* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489069 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 93 - (MC) Zone à Campylotoxus, horizon à Quadristrangulatum - x1.
- Fig. 6 - *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - FSL 489132 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 209 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489108 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 170 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Lytoceras* sp. - FSL 489223 (coll. Reboulet) - Vergol (Drôme) - VGL 101 - Zone à Campylotoxus, horizon à Platycostatus - x1.



PLANCHE 38

- Fig. 1 - *Lytoceras lepidum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489081 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 120 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 2 - *Lytoceras lepidum* (D'ORBIGNY) - FSL 489107 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 3 - *Lytoceras lepidum* (D'ORBIGNY) (m) - FSL 489089 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 127 - Zone à Verrucosum, horizon à Peregrinus - x1.
- Fig. 4 - *Lytoceras lepidum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489106 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 165 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 5 - *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) - FSL 489130 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 196 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 6 - *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489248 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 202 - Zone à Radiatus - x1.
- Fig. 7 - *Lytoceras subfimbriatum* (D'ORBIGNY) (M) - FSL 489115 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 174 - Zone à Trinodosum, horizon à Furcillata - x1.
- Fig. 8 - *Lytoceras quadrisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 489070 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 94 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri strangulatum - x1.
- Fig. 9 - *Lytoceras quadrisulcatum* (D'ORBIGNY) - FSL 489061 (coll. Reboulet) - La Charce (Drôme) - LCH 76 - Zone à Campylotoxus, horizon à Quadri strangulatum - x1.



	Tarif (sans/avec port)
1 - 1962 - RAPPORT ANNUEL 1962. 100 p., 4 texte-fig., 4 pl.	5 € / 6 €
2 - 1963 - L. DAVID - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. 1ère liste : Gastropodes Prosobranches secondaires. 152 p.	9 € / 11 €
3 - 1963 - RAPPORT ANNUEL 1963. 96 p., 4 pl.	5 € / 6 €
4 - 1964 - G. DUPRÉ - Contribution à l'étude des gisements préhistoriques du Saut-du-Perron (Loire). Nouvelles fouilles au Pré Brun. 88 p., 25 tabl., 37 pl.	10 € / 12 €
5 - 1964 - Y. ALMÉRAS - Brachiopodes du Lias et du Dogger. Essai bibliographique et critique de paléontologie stratigraphique. 161 p.	12 € / 15 €
6 - 1964 - B. WALTER - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. 2ème liste : Brachiopodes. 103 p.	6 € / 8 €
7 - 1964 - GÉOLOGIE 1964 (rapport annuel). 119 p. + 13 p., 6 cartes.	7 € / 9 €
8 - 1965 - N. MULLER - Étude géologique de la région comprise entre Oullins et Givors (Rhône). 102 p., 20 texte-pl., 3 tabl., 1 carte h. t.	épuisé
9 - 1965 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de ALMÉRAS, BALLÉSIO, MÉON-VILAIN, DAVID, BATTETA, MEIN, HUGUENEY. 127 p., 20 fig., 17 pl.	8 € / 10 €
10 - 1965 - N. MONGEREAU - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. 3ème liste : Échinodermes, Céphalopodes Coléoïdes. 91 p.	5 € / 6 €
11 - 1965 - C. GUÉRIN - <i>Gallogoral</i> (nov. gen.) <i>meneghinii</i> (Rütimeyer, 1878). Un Rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. 2 fasc., 353 p., 70 pl.	24 € / 28 €
12 - 1965 - GÉOLOGIE 1965 (rapport annuel). 112 p.	6 € / 8 €
13 - 1966 - R. VILAIN - Le gisement de Sous-Balme à Culoz (Ain) et ses industries microlithiques. 219 p., 23 pl., 45 texte-fig., 10 tabl., 4 cartes.	épuisé
14 - 1966 - J.P. GUELPA - Étude géologique, pétrographique et structurale des terrains cristallins au NW d'Annonay (Massif Central français). 111 p., 15 fig. h. t., carte h.t.	10 € / 12 €
15 - 1966 - M. MOULLADE - Étude stratigraphique et micropaléontologique du Crétacé inférieur de la «fosse vocontienne». 2 fasc., 369 p., 27 texte-fig., 17 pl. h.t.	25 € / 30 €
16 - 1966 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de GUÉRIN, ENAY, DAVID, MONGEREAU, WALTER, MATTEI. 147 p., 31 fig., 4 pl.	9 € / 11 €
17 - 1966 - C. MANGOLD et N. MONGEREAU - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. 4ème liste : Lamellibranches. 263 p.	16 € / 20 €
18 - 1966 - GÉOLOGIE 1966 (rapport annuel). 69 p.	4 € / 5 €
19 - 1967 - S. ELMI - Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. 3 fasc., 845 p., 17 pl., 206 texte-fig.	50 € / 56 €
20 - 1967 - D. PHILIBERT - Une station tardenoisienne dans le Beaujolais : Boitrait, commune de Saint-Georges-de-Reneins (Rhône). 120 p., 13 pl., 10 texte-fig.	10 € / 12 €
21 - 1967 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DAVOINE, DAVID, MARTIN. 100 p., 23 texte-fig., 7 tabl.	6 € / 8 €
22 - 1967 - L. DAVID - Formations glaciaires et fluvioglaciales de la région lyonnaise. 159 p., 37 texte-fig., 23 pl.	10 € / 12 €
23 - 1967 - GÉOLOGIE 1967 (rapport annuel). 87 p.	5 € / 6 €
24 - 1968 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de KOGBE, GRAMBAST, COTILLON, MÉON-VILAIN, ELMI, VILAIN. 147 p., 52 texte-fig., 5 pl.	9 € / 11 €
25 - 1968 - C. CHEVALIER - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. 5ème liste : Bryozoaires et Trilobites. 144 p.	9 € / 11 €
26 - 1968 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DAVOINE, DE MONTRAVEL, AIT SAADI, RIVE. 175 p., 18 texte-fig., 5 pl.	11 € / 14 €
27 - 1968 - R. MARTIN - Les mammifères fossiles du gisement quaternaire de Villereversure (Ain). Études des carnivores, des cervidés et des équidés. 153 p., 41 texte-fig., 36 tabl.	10 € / 12 €
28 - 1968 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de MAZENOT, COTILLON. 108 p., 20 texte-fig., 7 tabl.	7 € / 9 €

29 - 1968 - GÉOLOGIE 1968 (rapport annuel). 77 p.	5 € / 6 €
30 - 1969 - A. GUILLAUME - Contribution à l'étude géologique des Alpes liguro-piémontaises. 2 fasc., 658 p., 177 texte-fig.	40 € / 45 €
31 - 1969 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de SAUVAGE, GUÉRIN, MOURER, BALLÉSIO, MÉON-VILAIN, RUSSO. 185 p., 2 pl., 27 texte-fig., 8 tabl.	11 € / 14 €
32 - 1969 - G. CARBONNEL - Les ostracodes du Miocène rhodanien. Systématique, biostratigraphie écologique, paléobiologie. 2 fasc., 469 p., 16 pl., 48 texte-fig., 57 tabl.	28 € / 33 €
33 - 1969 - G. LATREILLE - La sédimentation détritique au Tertiaire dans le Bas-Dauphiné et les régions limitrophes. 254 p., 78 texte-fig., 39 tabl. + annexe, 81 p.	17 € / 21 €
34 - 1969 - M. HUGUENEY - Les rongeurs (<i>Mammalia</i>) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). 227 p., 5 pl., 116 texte-fig.	17 € / 21 €
35 - 1969 - B. WALTER - Les bryozoaires jurassiques en France. Étude systématique. Rapports avec la stratigraphie et la paléoécologie. 328 p., 20 pl., 16 texte-fig.	20 € / 24 €
36 - 1969 - GÉOLOGIE 1969 (rapport annuel). 91 p.	5 € / 6 €
37 - 1970 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DAVID, MIGUET, OBERT, MÉON-VILAIN, GUÉRIN, BUSNARDO, GHIURCA, CHEVALIER. 175 p., 4 pl., 88 fig., 4 tabl.	11 € / 14 €
38 - 1970 - H. MÉON-VILAIN - Palynologie des formations miocènes supérieures et pliocènes du bassin du Rhône (France). 167 p., 15 pl., 51 fig., 17 tabl.	17 € / 21 €
39 - 1970 - Y. ALMÉRAS - Les <i>Terebratulidae</i> du Dogger dans le Mâconnais, le Mont d'Or lyonnais et le Jura méridional. Étude systématique et biostratigraphique. Rapports avec la paléoécologie. 3 fasc., 690 p., 185 fig., 91 tabl., 211 pl.	42 € / 48 €
40 - 1970 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de MONGEREAU, DAVID, POUYET. 175 p., 10 pl., 36 fig., 24 tabl.	11 € / 14 €
41 - 1970 - C. MANGOLD - fasc. 1 : Stratigraphie des étages Bathonien et Callovien du Jura méridional. 376 p., 119 fig. fasc. 2 : Les <i>Perisphinctidae</i> (<i>Ammonitina</i>) du Jura méridional au Bathonien et au Callovien. 246 p., 16 pl., 160 fig.	f1 : 23 € / 28 € f2 : épuisé
42 - 1970 - GÉOLOGIE 1970 (rapport annuel). 97 p.	épuisé
43 - 1971 - G. LE HÉGARAT - Le Berriasien du Sud-Est de la France. 2 fasc., 576 p., 55 pl., 70 fig., 32 tabl.	35 € / 40 €
44 - 1971 - C. CHEVALIER - Catalogue des «types» et «figurés» conservés à la Faculté des Sciences de Lyon. Gastropodes (suite). 126 p.	8 € / 10 €
45 - 1971 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de CALOO, GAILLARD, PERROT, TCHOUMAKOV, ALEXEEVA. 151 p., 12 pl., 36 fig., 6 tabl.	9 € / 11 €
46 - 1971 - R. PERROT - Étude anthropologique d'un ossuaire protohistorique : l'aven Plérimond (Var). 268 p., 51 pl., 14 tabl.	15 € / 19 €
47 - 1971 - H. et G. TERMIER - Bryozoaires du Paléozoïque supérieur de l'Afghanistan. 52 p., 32 pl., 6 fig.	10 € / 12 €
48 - 1971 - GÉOLOGIE 1971 (rapport annuel). 107 p.	6 € / 8 €
49 - 1972 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DAVID, MEIN, TRIAT, TRUC, GUÉRIN, MÉON-VILAIN. 156 p., 7 pl., 24 fig., 33 tabl.	9 € / 11 €
50 - 1972 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de HUGUENEY, TRUC, BALLMANN, GAILLARD, RUGET, SIGAL. 161 p., 10 pl., 56 texte-fig., 10 tabl.	10 € / 12 €
51 - 1972 - M. PHILIPPE - Le Burdigalien (Miocène) du plateau des Courennes (Vaucluse). Étude stratigraphique et paléontologique. 275 p., 50 fig., 12 tabl.	15 € / 19 €
52 - 1972 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DAVID, MONGEREAU, POUYET, LATREILLE, LEDOUX, TOURAINÉ. 181 p., 23 fig., 6 tabl., 12 pl.	11 € / 14 €
53 - 1972 - R. BALLÉSIO - Étude stratigraphique du Pliocène rhodanien. 333 p., 4 pl., 73 fig., 43 tabl.	20 € / 25 €
54 - 1972 - GÉOLOGIE 1972 (rapport annuel). 83 p.	5 € / 6 €
55 - 1973 - S. POUYET - Révision systématique des Cellépores (<i>Bryozoa</i> , <i>Cheilostomata</i>) et des espèces fossiles européennes. Analyse de quelques populations à Cellépores dans le Néogène du bassin rhodanien. 266 p., 19 pl., 43 fig., 5 tabl.	17 € / 21 €
56 - 1973 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de MORELON, BEAUCHAMP, LEMOIGNE, REVERT, TCHOUMATCHENCO. 193 p., 63 fig., 7 tabl., 10 pl.	12 € / 15 €
57 - 1973 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de DONZE, FRAUDET, MARTIN, PAJAUD, TERMIER G., TERMIER H., de LAPPARENT, COMBÉMOREL, VILAIN. 227 p., 14 pl., 12 photos, 60 fig., 38 tabl.	14 € / 18 €
58 - 1973 - GÉOLOGIE 1973 (rapport annuel). 80 p.	épuisé
59 - 1974 - GROUPE FRANÇAIS D'ÉTUDE DU NÉOGENE - Étude biostratigraphique des gisements d'Escornebéou (Aquitaine méridionale, France). 86 p., 33 pl., 5 fig., 8 tabl. ...	9 € / 11 €

60 - 1974 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de SCHAAF, DAVID, POUYET. 257 p., 29 pl., 62 fig., 4 tabl.	17 € / 21 €
61 - 1974 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de ELMI, ATROPS, MANGOLD, DAVID, MONGEREAU, RAMIE, PAJAUD. 116 p., 7 pl., 18 fig.	7 € / 9 €
62 - 1974 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de CREMILLIEUX, PATRULIUS, PAJAUD, BODERGAT. 235 p., 43 pl., 57 fig., 9 tabl.	14 € / 18 €
63 - 1974 - GÉOLOGIE 1974 (rapport annuel). 65 p.	4 € / 5 €
64 - 1975 - C. MOURER-CHAUVIRÉ - Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. 2 fasc., 624 p., 22 pl., 72 fig., 89 tabl.	f1 : épuisé f2 : 21 € / 26 €
65 - 1975 - R. BUSNARDO - Prébétique et Subbétique de Jaén à Lucena (Andalousie). Introduction et Trias. 183 p., 3 pl., 37 fig., 1 tabl.	11 € / 14 €
66 - 1975 - GÉOLOGIE 1975 (rapport annuel). 77 p.	5 € / 6 €
67 - 1976 - B. JOLY - Les <i>Phylloceratidae</i> malgaches au Jurassique. Généralités sur les <i>Phylloceratidae</i> et quelques <i>Juraphyllitidae</i> . 471 p., 70 pl., 147 fig., 91 tabl.	27 € / 32 €
68 - 1976 - GÉOLOGIE 1976 (rapport annuel). 53 p.	5 € / 6 €
69 - 1977 - C. MONTENAT - Les bassins néogènes du Levant d'Alicante et de Murcia (Cordillères bétiques orientales - Espagne). Stratigraphie, paléogéographie et évolution dynamique. 345 p., 7 pl., 75 fig.	21 € / 26 €
70 - 1977 - GÉOLOGIE 1977 (rapport annuel). 109 p.	5 € / 6 €
71 - 1978 - L. HEBRARD - Contribution à l'étude géologique du Quaternaire du littoral mauritanien entre Nouakchott et Nouadhibou, 18°-21° latitude Nord. Participation à l'étude des désertifications du Sahara. 210 p., 59 fig.	13 € / 16 €
72 - 1978 - NOTES et MÉMOIRES - Travaux de ADROVER, BALLÉSIO, MÉON, TRUC, CARBONNEL, MEIN, MOISSENET, PAICHELER. 183 p., 40 fig., 23 tabl., 14 pl.	11 € / 14 €
73 - 1978 - GÉOLOGIE 1978 (rapport annuel). 60 p.	4 € / 5 €
74 - 1979 - R. BUSNARDO - Prébétique et Subbétique de Jaén à Lucena (Andalousie). Le Lias. 140 p., 57 fig.	11 € / 14 €
75 - 1979 - G. BUSSON - Milieux de sédimentation de schistes bitumineux et de Black Shales. 115 p., 18 fig., 8 pl.	épuisé
76 - 1979 - Y. ALMÉRAS et B. PEYBERNÈS - Monographies des Brachiopodes du Lias et du Dogger. 133 p., 40 fig., 7 pl.	17 € / 21 €
77 - 1979 - GÉOLOGIE 1979 (rapport annuel). 121 p.	7 € / 9 €
78 - 1980 - B. COURTINAT et C. GAILLARD - Les Dinoflagellés des Calcaires lités de Trept (Oxfordien supérieur). Inventaire et répartition comparée à celle de la microfane benthique. 123 p., 10 fig., 4 tabl., 10 pl.	11 € / 14 €
79 - 1980 - C. GUÉRIN - Les rhinocéros (<i>Mammalia</i> , <i>Perissodactyla</i>) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. 3 fasc., 1185 p., 115 fig., 161 tabl., 21 pl.	76 € / 85 €
80 - 1980 - GÉOLOGIE 1980 (rapport annuel). 61 p.	4 € / 5 €
81 - 1981 - G. BARALE - La paléoflore jurassique du Jura français : étude systématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. 467 p., 59 fig., 12 tabl., 66 pl.	43 € / 48 €
82 - 1981 - GÉOLOGIE 1981 (rapport annuel). 155 p.	11 € / 14 €
83 - 1982 - F. ATROPS - La sous-famille des <i>Ataxioceratinae</i> (<i>Ammonitina</i>) dans le Kimméridgien inférieur du Sud-Est de la France. Systématique, évolution, chronostratigraphie des genres <i>Orthosphinctes</i> et <i>Ataxioceras</i> . 463 p., 64 fig., 54 tabl., 45 pl.	41 € / 46 €
84 - 1982 - M. RIO - Les accidents siliceux dans le Crétacé du bassin vocontien (Sud-Est de la France). Contribution à l'étude de la silicification des formations calcaires. 178 p., 80 fig., 38 tabl., 6 pl., 1 carte h.t.	17 € / 21 €
85 - 1982 - G. CARBONNEL et R. BALLÉSIO - Les ostracodes pliocènes du Sud-Est de la France. 113 p., 11 fig., 9 tabl., 6 pl.	10 € / 12 €
86 - 1982 - Y. ALMÉRAS et G. MOULAN - Les Térébratulidés liasiques de Provence. Paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie, phylogénie. 365 p., 119 fig., 22 pl.	34 € / 39 €
87 - 1982 - GÉOLOGIE 1982 (rapport annuel). 63 p.	5 € / 6 €
88 - 1983 - A.-M. BODERGAT - Les ostracodes, témoins de leur environnement : approche chimique et écologie en milieu lagunaire et océanique. 246 p., 63 fig., 25 tabl., 1 pl.	23 € / 27 €
89 - 1983 - M.-P. AUBRY - Biostratigraphie du Paléogène épicontinental de l'Europe du Nord-Ouest. Étude fondée sur les nannofossiles calcaires. 317 p., 38 fig., 7 tabl., 8 pl.	30 € / 34 €
90 - 1983 - C. GAILLARD - Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura méridional. 515 p., 187 fig., 42 pl.	46 € / 51 €
91 - 1983 - GÉOLOGIE 1983 (rapport annuel). 133 p.	12 € / 15 €

- 92 - 1984 - P. BERNIER - Les formations carbonatées du Kimméridgien et du Portlandien dans le Jura méridional. Stratigraphie, micropaléontologie, sédimentologie. 2 fasc., 803 p., 218 fig., 21 tabl., 36 pl. 69 € / 75 €
- 93 - 1984 - GÉOLOGIE 1984 (rapport annuel). 39 p., 9 fig. 5 € / 6 €
- 94 - 1985 - C. RUGET - Les foraminifères (Nodosariidés) du Lias de l'Europe occidentale. 273 p., 48 fig., 9 tabl., 48 pl. 27 € / 31 €
- 95 - 1985 - M. BENEST - Évolution de la plate-forme de l'Ouest algérien et du Nord-Est marocain au cours du Jurassique supérieur et au début du Crétacé : stratigraphie, milieux de dépôt et dynamique sédimentaire. 2 fasc., 581 p., 145 fig., 23 pl. 58 € / 63 €
- 96 - 1986 - M. SEYLER - Magmatologie des séries volcaniques métamorphiques. L'exemple des métavolcanites cambro-ordoviciennes, en particulier alcalines, du socle provençal (France). 371 p., 139 fig., 33 tabl., 4 cartes. 37 € / 42 €
- 97 - 1987 - B. VRIELYNCK - Conodontes du Trias périméditerranéen. Systématique, stratigraphie. 301 p., 57 fig., 15 pl. 32 € / 36 €
- 98 - 1987 - J.-L. DOMMERGUES - L'évolution chez les *Ammonitina* du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. 297 p., 87 fig., 5 tabl., 12 pl. 34 € / 38 €
- 99 - 1987 - C. MOURER-CHAUVIRÉ (coordonnateur) - Table ronde internationale du CNRS, Lyon-Villeurbanne, 18-21 septembre 1985. L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles. 248 p., 51 fig., 24 tabl., 11 pl. 37 € / 41 €
- 100 - 1987 - A. CURIAL - La sédimentation salifère et suprasalifère du Paléogène bressan (France) : comparaison entre les données diagraphiques et lithologiques. Étude diagraphique du champ d'Étrez et synthèse du bassin. 192 p., 70 fig., 22 tabl. 22 € / 26 €
- 101 - 1988 - Y. ALMÉRAS et G. MOULAN - Les Térébratulidés du Dogger provençal. Paléontologie, biostratigraphie, phylogénie, paléoécologie. 277 p., 97 fig., 14 pl. 34 € / 38 €
- 102 - 1988 - P. MOISSETTE - Faunes de Bryozoaires du Messinien d'Algérie occidentale. 351 p., 23 fig., 6 tabl., 31 pl. 46 € / 51 €
- 103 - 1988 - E. DEBARD - Le Quaternaire du Bas-Vivarais d'après l'étude des remplissages d'avens, de porches de grottes et d'abris sous roche. Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie. 317 p., 125 fig., 13 tabl., 11 pl. 35 € / 39 €
- 104 - 1988 - R. COMBÉMOREL - Les Bélemnites de Madagascar. 239 p., 53 fig., 51 tabl., 23 pl. 30 € / 34 €
- 105 - 1989 - B. COURTINAT - Les organoclastes des formations lithologiques du Malm dans le Jura méridional. Systématique, biostratigraphie et éléments d'interprétation paléoécologique. 361 p., 99 fig., 35 pl. 49 € / 54 €
- 106 - 1989 - K. BENSILI - Lias-Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Sédimentologie, biostratigraphie et évolution paléogéographique. 285 p., 96 fig., 24 pl. 41 € / 45 €
- 107 - 1989 - F. CECCA, R. ENAY et G. LE HÉGARAT - L'Ardescien (Tithonique supérieur) de la région stratotypique : séries de référence et faunes (ammonites, calpionelles) de la bordure ardéchoise. 115 p., 25 fig., 11 tabl., 6 pl. 20 € / 23 €
- 108 - 1989 - A.-M. LACHENAL - Écologie des ostracodes du domaine méditerranéen : application au golfe de Gabès (Tunisie orientale). Les variations du niveau marin depuis 30 000 ans. 239 p., 28 fig., 3 tabl., 7 pl. 38 € / 42 €
- 109 - 1989 - N.-P. TRIBOVILLARD - Contrôles de la sédimentation marneuse en milieu pélagique semi-anoxique. Exemples dans le Mésozoïque du Sud-Est de la France et de l'Atlantique. 119 p., 35 fig., 3 tabl. 18 € / 21 €
- 110 - 1990 - D. ISKANDAR - La diatomite miocène de la montagne d'Andance, carrière de Saint-Bauzile (Ardèche, France). Étude palynologique, écostratigraphie, paléoclimatologie. 173 p., 19 fig., 9 pl. 30 € / 34 €
- 111 - 1990 - J. ARGANT - Climat et environnement au Quaternaire dans le Bassin du Rhône d'après les données palynologiques. 199 p., 29 fig., 18 tabl., 11 diag. 34 € / 38 €
- 112 - 1990 - M. BOUTAKIOUT - Les foraminifères du Jurassique des Rides sud-rifaines et des régions voisines (Maroc). 247 p., 50 fig., 15 pl. 37 € / 41 €
- 113 - 1990 - M.-P. DUVERNOIS - Les *Leptobos* (*Mammalia*, *Artiodactyla*) du Villafranchien d'Europe occidentale. Systématique, évolution, biostratigraphie, paléoécologie. 213 p., 65 fig., 34 tabl., 15 pl. 34 € / 38 €
- 114 - 1991 - J. LEVERT - Répartition géographique des minéraux argileux dans les sédiments mésozoïques du bassin subalpin : mise en évidence d'une diagenèse complexe. 175 p., 85 fig., 11 tabl., 3 pl. 27 € / 31 €
- 115 - 1991 - A. ARGANT - Carnivores quaternaires de Bourgogne. 301 p., 39 fig., 89 tabl., 9 pl. . épuisé
- 116 - 1991 - N. AMEZIANE-COMINARDI - Distribution bathymétrique des Pentacrinés du Pacifique occidental. Essai de modélisation et d'application aux faunes du Lias (problèmes de tectono-eustatisme au cours du rifting thétydien). 253 p., 68 fig., 103 tabl., 5 pl. ... 38 € / 42 €

117 - 1991 - Y. EL KHARIM - Sédimentologie et palynologie du Néogène du bassin de Boudinar. Implications paléogéographiques et paléoclimatiques (Rif Nord-Oriental, Maroc). 153 p., 74 fig., 12 tabl., 5 pl.	24 € / 28 €
118 - 1991 - W. PANNETIER - Enregistrement de l'eustatisme dans les sédiments quaternaires du Bassin des Loyauté (Nouvelle-Calédonie, Sud-Ouest Pacifique). 169 p., 63 fig., 6 tabl. 2 pl.	27 € / 31 €
119 - 1992 - P. ZEYEN - La base de données du Deep Sea Drilling Project : exploitation relationnelle et application à l'étude de la sédimentation néogène. 227 p., 111 fig.	34 € / 38 €
120 - 1992 - H. AÏT-SALEM - Le Trias détritique de l'Oued Mya (Sahara algérien). Sédimentation estuarienne, diagenèse et porogenèse, potentialités pétrolières. 171 p., 70 fig., 7 tabl., 4 pl.	28 € / 32 €
121 - 1992 - L. BEAUFORT - Dynamique du nannoplancton calcaire au cours du Néogène : implications climatiques et océanographiques. 141 p., 71 fig., 14 tabl.	23 € / 26 €
122 - 1992 - J. EVIN - Les datations par le radiocarbone en géologie et en archéologie. Fiabilité de la méthode selon l'origine et l'état des matériaux. 99 p., 7 fig., 16 tabl.	22 € / 25 €
123 - 1992 - K. EL HAJJAJI - Les Bryozoaires du Miocène supérieur du Maroc nord-oriental. 355 p., 12 fig., 7 tabl., 15 pl.	46 € / 51 €
124 - 1993 - Y. MIGNOT - Un problème de paléobiologie chez les Ammonoïdes (Cephalopoda) : croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. 113 p., 55 fig., 2 pl.	21 € / 24 €
125 - 1993 - M. GAYET (coordonnateur) - Table ronde européenne, Lyon, 7-8-9 juillet 1992. Paléontologie et stratigraphie d'Amérique latine. 313 p., 76 fig., 12 tabl., 15 pl.	47 € / 51 €
126 - 1993 - M. GAYET - Gonorhynchoidei du Crétacé supérieur marin du Liban et relations phylogénétiques des Charitosomidae nov. fam. 131 p., 49 fig., 4 tabl., 7 pl.	25 € / 28 €
127 - 1993 - B. JOLY - Les <i>Phyllocerataceae</i> malgaches au Crétacé (<i>Phylloceratina</i> , <i>Ammonoidea</i>). 171 p., 10 fig., 35 pl.	29 € / 33 €
128 - 1993 - C. BOULARD - Biochronologie quantitative : concepts, méthodes et validité. 259 p., 132 fig.	40 € / 44 €
129 - 1994 - D. OLIVERO - La trace fossile <i>Zoophycos</i> dans le Jurassique du Sud-Est de la France. Signification paléoenvironnementale. 329 p., 108 fig., 6 tabl. 15 pl.	49 € / 54 €
130 - 1994 - Y. ALMÉRAS - Le genre <i>Soaresirhynchia</i> nov. (<i>Brachiopoda</i> , <i>Rhynchonellacea</i> , <i>Wellerellidae</i>) dans le Toarcien du sous-bassin nord-lusitanien (Portugal). 135 p., 56 fig. 6 pl.	22 € / 25 €
131 - 1994 - F. MALARTRE - Stratigraphie séquentielle du Crétacé supérieur du bassin vocontien occidental (Sud-Est, France). Comparaison avec d'autres bassins. 219 p., 94 fig., 7 pl.	34 € / 38 €
132 - 1994 - A. BEN MOUSSA - Les Bivalves néogènes du Maroc septentrional (façades atlantique et méditerranéenne). Biostratigraphie, paléobiogéographie et paléoécologie. 281 p., 21 fig., 24 tabl., 10 pl.	39 € / 43 €
133 - 1995 - S. FERRY et C. MANGOLD (avec la collaboration de E. VARREL, Y. ROBIN et V. MAURIN) - Faciès de dépôt et stratigraphie séquentielle des calcaires bajociens du Jura méridional (livret-guide de l'excursion A.S.F. des 9-11 juin 1994). 96 p., 48 fig., 1 tabl.	18 € / 21 €
134 - 1995 - F. GIRAUD - Recherche des périodicités astronomiques et des fluctuations du niveau marin à partir de l'étude du signal carbonaté des séries pélagiques alternantes. Application au Crétacé inférieur du Sud-Est de la France (bassin vocontien), de l'Atlantique central (site 534 DSDP) et du golfe du Mexique (site 535 DSDP). 279 p., 104 fig., 16 tabl.	43 € / 47 €
135 - 1995 - G. CARBONNEL et C. MONCIARDINI - Ostracodes paléogènes au débouché de la mer transsaharienne (Mali - Niger). 123 p., 5 fig., 13 tabl., 7 pl.	21 € / 24 €
136 - 1995 - Four contributions to the study of Chonetoid Brachiopods. (P. R. Racheboeuf coord.). 238 p., 43 fig., 21 pl.	40 € / 44 €
137 - 1995 - S. REBOULET - L'évolution des Ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin vocontien et de la plate-forme provençale (Sud-Est de la France) : relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. 371 p., 44 fig., 67 tabl., 38 pl.	épuisé
138 - 1996 - Y. ALMÉRAS et collaborateurs - Brachiopodes toarciens et aaléniens de la Téthys nord-occidentale. 191 p., 59 fig., 8 tabl., 9 pl.	33 € / 37 €
139 - 1996 - A. GMIRA - Altération des granites d'Oulmès (Maroc central). Mécanismes et produits de la kaolinisation. 148 p., 61 fig., 17 tabl.	24 € / 28 €
140 - 1996 - A. HADDADI-HAMDANE - Bryozoaires du Pliocène du Sahel d'Alger. 189 p., 14 fig., 5 tabl., 12 pl.	30 € / 34 €

- 141 - 1996 - A. MAROK - Stratigraphie, sédimentologie et interprétations géodynamiques du Lias-début du Dogger : exemple de sédimentation carbonatée de plate-forme en Oranie (Monts de Sidi el Abed, Hautes-Plaines, Algérie occidentale). 199 p., 89 fig., 10 pl. . 32 € / 36 €
- 142 - 1996 - D. SADKI - Le Haut-Atlas central (Maroc). Stratigraphie et paléontologie du Lias supérieur et du Dogger inférieur. Dynamique du bassin et des peuplements. 245 p., 50 fig., 10 pl. 39 € / 43 €
- 143 - 1997 - B. ROUSSELLE - Partition stratigraphique des faciès et des volumes de dépôt en domaine de plate-forme carbonatée : exemple dans l'Aalénien du Sud-Est de la France. 225 p., 55 fig., 7 pl. 36 € / 40 €
- 144 - 1997 - Y. CASSEL - Évolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard septentrional) de l'Hettangien au Bajocien inférieur. 313 p., 112 fig., 2 tabl., 17 pl. 51 € / 55 €
- 145 - 1997 - S. POUYET - Les Bryozoaires du Badénien (Miocène moyen) d'Olimpow (Pologne). 125 p., 4 fig., 2 tabl., 8 pl. 21 € / 24 €
- 146 - 1997 - PAGES (Changements globaux du passé) - Paléoclimats des hémisphères nord et sud : le projet PANASH. Les transversales Pôle-Équateur-Pôle. 119 p., 20 fig., 1 tabl. 18 € / 21 €
- 147 - 1998 - L. MEKAHLI - Évolution des Monts des Ksour (Algérie) de l'Hettangien au Bajocien. Biostratigraphie, sédimentologie, paléogéographie et stratigraphie séquentielle. 319 p., 67 fig., 49 pl. 58 € / 63 €
- 148 - 1998 - P.R. RACHEBOEUF - The Chonetoidan Brachiopods. A revised and updated systematic and bibliographic catalogue. 178 p., 10 fig. 23 € / 27 €
- 149 - 1998 - L. RULLEAU - Évolution et systématique des Phylloceratidae et des Lytoceratidae du Toarcien et du Dogger inférieur de la région lyonnaise. 167 p. 14 fig., 35 pl. 30 € / 34 €
- 150 - 1999 - M. AMEUR - Histoire d'une plate-forme carbonatée de la marge sud-téthysienne : l'autochtone des Traras (Algérie occidentale) du Trias supérieur jusqu'au Bathonien moyen. 399 p., 157 fig., 17 pl. 49 € / 54 €
- 151 - 2000 - A. BOUHAMDJ - Composition, distribution et évolution des peuplements de foraminifères benthiques de la plate-forme au bassin. Oxfordien moyen du Sud-Est de la France. 213 p., 68 fig., 13 tabl., 20 pl. 36 € / 40 €
- 152 - 2000 - M. BENZAGGAGH - Le Malm supérieur et le Berriasien dans le Prérif interne et le Mésorif (Rif, Maroc) : biostratigraphie, lithostratigraphie, paléogéographie et évolution tectono-sédimentaire. 347 p., 128 fig., 14 pl. 47 € / 52 €
- 153 - 2001 - A.M.F. VALLI - Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : nouvelles données paléontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. 275 p., 108 fig., 160 tabl., 14 pl. 35 € / 39 €
- 154 - 2001 - L. RULLEAU, S. ELMI & B. THÉVENARD - Géologie et paléontologie des dépôts ferrugineux du Toarcien et de l'Aalénien aux environs de Lyon. 153 p., 24 fig., 31 pl. 23 € / 27 €
- 155 - 2002 - A. LOUCHART - Les oiseaux du Pléistocène de Corse et de quelques localités sardes. Écologie, évolution, biogéographie et extinctions. 287 p., 37 fig., 206 tabl., 9 pl. 37 € / 41 €
- 156 - 2002 - STRATI 2002 - 3ème congrès français de stratigraphie - Lyon, 8-10 juillet 2002. 248 p., 70 fig., 2 tabl. 32 € / 36 €
- 157 - 2002 - M. SOUSSI - Le Jurassique de la Tunisie atlasique. Stratigraphie, dynamique sédimentaire, paléogéographie et intérêt pétrolier. 357 p., 156 fig., 45 pl. 47 € / 52 €
- 158 - 2002 - A. BELOUZE - Compréhension morphologique et phylogénétique des taxons actuels et fossiles rapportés aux anguilliformes (« poissons », téléostéens). 401 p., 197 fig., 27 tabl., 8 pl. 48 € / 53 €
- 159 - 2003 - D. BERTHET - Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla). Étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléogéographiques, extinction. 205 p., 71 fig., 33 tabl., 10 pl. 29 € / 33 €
- 160 - 2004 - H. JOUSSE - Impact des variations environnementales sur la structure des communautés mammaliennes et l'anthropisation des milieux : exemple des faunes holocènes du Sahara occidental. 273 p., 139 fig., 55 tabl., 11 pl. 37 € / 41 €

DOCUMENTS HORS SÉRIE

- | | | |
|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| 1 - | 1973 - COLLOQUE SUR LA LIMITE JURASSIQUE-CRÉTACÉ (Lyon-Neuchâtel). Livret-guide des excursions. 154 p., 59 fig. | épuisé |
| 2 - | 1974 - G. TERMIER, H. TERMIER, A. F. de LAPPARENT et P. MARIN - Monographie du Permo-Carbonifère de Wardak (Afghanistan central). 245 p., 25 fig., 3 tabl., 38 pl. ... | 15 € / 19 € |
| 3 - | 1975 - BRYOZOA 1974 - Proceedings third international conference - LYON. 2 fasc., 690 p., 85 pl., 160 fig., 39 tabl. | 53 € / 62 € |
| 4 - | 1978 - LIVRE JUBILAIRE JACQUES FLANDRIN. Les sédiments, leur histoire, leur environnement et leur devenir. 426 p., 102 fig., 33 pl. | 46 € / 51 € |
| 5 - | 1979 - GROUPE FRANÇAIS D'ÉTUDE DU JURASSIQUE - Synthèse paléogéographique du Jurassique français. 210 p., 1 fig., 3 tabl., 42 cartes. | 49 € / 54 € |
| 6 - | 1981 - MÉMOIRE MAURICE COLLIGNON - Notice, bibliographie, notes posthumes. 299 p., 29 fig., 12 tabl., 36 pl. | 37 € / 41 € |
| 7 - | 1982 - PROJET P.I.C.G. 73/I/25, section 5 - Nouveaux résultats biostratigraphiques dans le bassin molassique, depuis le Vorarlberg jusqu'en Haute-Savoie (coordonnateur P. JUNG). 91 p., 28 fig., 8 tabl., 3 pl., 1 carte h.t. | 14 € / 18 € |
| 8 - | 1984 - E. CARIOU - Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Téthys occidentale. Dimorphisme et évolution. Étude à partir des gisements du Centre-Ouest de la France. 2 fasc., 599 p., 244 fig., 70 tabl., 69 pl. | 61 € / 66 € |
| 9 - | 1990 - JOURNÉE LOUIS DAVID (16 novembre 1988). 123 p., 26 fig., 2 tabl., 3 pl. | 26 € / 29 € |

Pour l'acquisition de ces ouvrages, s'adresser à :

«Les Documents»

U.F.R. des Sciences de la Terre, bât. Géode

Université Claude Bernard - Lyon 1

2, rue Raphaël Dubois

F-69622 VILLEURBANNE cedex

tél : 04.72.44.81.03

e-mail : spassot@univ-lyon1.fr

<http://dlgl.univ-lyon1.fr/>