

# Dimorphisme des Dactyloceratidae du Toarcien

Autor(en): **Guex, Jean**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **66 (1973)**

Heft 3

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-164207>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Dimorphisme des *Dactylioceratidae* du Toarcien

par JEAN GUEX<sup>1</sup>

Avec 47 figures dans le texte et 3 planches

## ABSTRACT

The taxonomic implications of dimorphism are once again discussed. The author concludes that a classification in which the microconch groups are considered as subgenera of the macroconch genera implies the existence of multiple subordinations: 1 microconch subgenus corresponding to 2 or more macroconch genera. Microconch taxa are therefore classified at a generic level. On the other hand, the author presents the results of a study on the ontogeny and biometry of the genera *Zugodactylites*, *Catacoeloceras*, *Porpoceras* and *Nodicoeloceras* whose microconch homologues are respectively the genera *Gabillytes*, *Mucrodactylites* and *Collina* for the last two. The phylogeny of the *Dactylioceratidae* is briefly discussed.

## SOMMAIRE

Dimorphisme et taxonomie . . . . .	545
Dimorphisme et sexe des ammonites . . . . .	549
Dimorphisme chez les <i>Dactylioceratidae</i> . . . . .	550
Méthode d'étude . . . . .	550
Cadre géographique et biostratigraphique . . . . .	551
Biométrie et morphogénèse: . . . . .	551
<i>Gabillytes</i> – <i>Zugodactylites</i> . . . . .	551
<i>Mucrodactylites</i> – <i>Catacoeloceras</i> . . . . .	553
<i>Collina</i> – <i>Porpoceras</i> . . . . .	558
<i>Collina</i> – <i>Nodicoeloceras</i> . . . . .	565
Extension verticale des genres étudiés . . . . .	573
Remarques sur la phylogénèse . . . . .	575
Notes critiques . . . . .	578
Conclusions . . . . .	581

## Dimorphisme et taxonomie

Pour justifier le traitement taxonomique que nous avons appliqué aux *Dactylioceratidae* du Toarcien (micro- et macroconches classés dans des genres différents), nous dirons quelques mots des raisons qui ont déterminé notre option.

### A. Niveau spécifique

Le point de vue strictement biologique conduit à grouper les couples dimorphes dans le même taxon. Mais en l'occurrence, ce point de vue est théorique et doit s'accommoder des nécessités pratiques. Il vaut la peine de se demander une fois encore:

<sup>1</sup>) Laboratoire de Paléontologie, 13 rue des Maraichers, 1211 Genève.

est-il judicieux de donner aux biospecies dimorphes le même nom spécifique lorsque l'homologie des micro- et macroconches paraît démontrée?

CALLOMON (1969) a donné un exemple aussi fameux qu'humoristique pour montrer dans quelle situation absurde on peut se trouver si l'on met en synonymie les morphospecies micro-macroconches présumées appartenir à la même biospecies. Nous résumons brièvement: *Kosmoceras jason* (REIN. 1818) est l'espèce indicelle de la sous-zone à *Jason* (Callovien moyen). Son homologue microconche est *Kosmoceras gulielmi* (Sow. 1821). *Kosmoceras obductum* (BUCK. 1925) est l'index de la sous-zone à *Obductum*, sus-jacente à *Jason*. Son homologue microconche, indistinguable de celui de *K. jason*, est également la morphospecies *K. gulielmi*. Si l'on adopte une classification biospécifique, on doit appliquer la Loi de Priorité: ce qui amène à trouver que *gulielmi* = *jason*, que *obductum* = *gulielmi*, et que par conséquent *obductum* = *jason*; ce qui est absurde puisque ces deux «espèces» peuvent être distinguées et utilisées comme marqueurs biostratigraphiques ...

Les cas où l'extension verticale des morphospecies (non des biospecies) microconches est plus vaste que celle des homologues macroconches semblent assez fréquents: par exemple *Collina gemma* BON. qui apparaît dans la sous-zone à *Bifrons* des Causses et qui est utilisée comme index de la «sous-zone à *Gemma*» (= zone à *Variabilis* inf.) en Italie et en Algérie. Cela tient d'une part au fait évident que les morphospecies microconches montrent moins de caractères diagnostiques que les macroconches. Mais cela tient également au «retard ontogénique» (cf. p. 550) que les microconches montrent souvent par rapport à leurs homologues macroconches. Ce retard ontogénique (sur le plan morphologique bien entendu) se traduit aussi par un retard phylogénétique des microconches lorsqu'on considère l'évolution parallèle des couples.

A l'inverse de leur extension verticale, les morphospecies microconches paraissent toujours avoir une répartition géographique plus restreinte que leurs homologues macroconches (GUEx 1971). Cela peut tenir à des facteurs écologiques divers: migrations saisonnières des femelles vers les lieux de ponte (STURANI 1967), inadaptation de certains microconches à la nage en haute mer (GUEx 1970a), nombreux indices tendant à prouver que les formes microconches sont liées aux herbiers algaires (STURANI 1967, 1971). Si l'on donne le même nom spécifique aux formes micro- et macroconches, on étendra l'aire d'extension géographique d'une biospecies donnée à celle de la morphospecies (appartenant à cette biospecies) qui est soumise au contrôle écologique le plus faible. On perdra ainsi un moyen terminologique clair permettant de discuter les différences qui existent dans la répartition géographique des dimorphes.

Comme le dit CALLOMON (1969, p. 118), une classification biospécifique peut paraître simple pour traiter une faune isolée, provenant d'un horizon unique, mais elle est inadéquate lorsqu'on en vient à discuter de l'extension spatiale des biospecies. Les cas où l'homologie des formes micro- et macroconches peut être démontrée de manière rigoureuse sont rares, et tributaires des exigences matérielles (échantillons abondants, bien conservés etc.). De telles démonstrations permettent d'établir de manière sûre le dimorphisme des groupes étudiés, mais elles ne résolvent pas, à cause de la sporadicité de la documentation, les problèmes que posent le traitement taxonomique des lignées phylogénétiques parallèles (micro-macroconches) et des mor-

phospecies écologiquement contrôlées. Callomon a également souligné qu'une classification paléontologique prétendument biospécifique n'est pas plus objective qu'une classification purement morphologique. Tout en autorisant n'importe quelle discussion paléoécologique («provinces» micro-macroconches) et biostratigraphique, une classification essentiellement morphotypique fournit un outil de travail maniable et efficace, non entaché de spéculations paléobiologiques. Nous rappellerons que MAKOWSKI (1962, 1971) estime qu'il faut, par principe, donner le même nom spécifique aux micro-macroconches d'un même couple. Pour tourner la difficulté discutée par Callomon (morphospecies microconche pouvant correspondre simultanément à plusieurs homologues macroconches d'âge différent), MAKOWSKI (1971, p. 338) écrit: "Thus, identical small forms might be called by various specific names depending on the stratigraphic horizon." D'un point de vue pratique aussi bien que théorique, cette opinion semble difficilement soutenable: si l'on était obligé de déterminer (tant au niveau spécifique que générique) les microconches en fonction de leur homologue macroconches (= de leur position stratigraphique), on tomberait irrémédiablement dans des impasses, en partie causées par le contrôle écologique plus sévère qui semble régir la répartition de certains d'entre eux. On doit aussi faire la remarque suivante: la détermination de l'âge d'un horizon biostratigraphique est subordonnée aux déterminations spécifiques des morphotypes qui se trouvent dans cet horizon. Les déterminations spécifiques de ces morphotypes ne peuvent donc pas être subordonnées à leur position biostratigraphique.

Nous pensons avoir ainsi suffisamment justifié notre adhésion aux préceptes de Callomon: on ne peut pas appliquer le même nom spécifique aux micro- et macroconches présumés appartenir à une même espèce biologique, lorsque ceux-ci montrent un fort dimorphisme morphologique<sup>2)</sup>.

### *B. Niveau supra-spécifique*

Il s'agit maintenant de savoir si le traitement taxonomique préconisé par Callomon et par de nombreux autres auteurs (taxa microconches considérés comme des sous-genres des genres macroconches) est réellement applicable sans restrictions.

Schématisons le problème de la manière suivante: Soit un genre d'ammonite macroconche défini par les caractères ontogéniques des espèces qu'il groupe. Ces espèces montrent un stade morphologique juvénile du type A et un stade morphologique adulte du type B: c'est le genre AB.

Les descendants du genre AB ont acquis un caractère C qui permet de les distinguer aisément de leurs ancêtres: c'est le genre ABC. La distinction taxonomique des genres AB et ABC est utile aux biostratigraphes.

Les homologues microconches du genre AB ont un stade juvénile identique à celui des macroconches: stade morphologique de type A. Leurs caractères adultes sont en revanche différents: morphologie de type A', caractérisant (en partie) le «retard ontogénique» (morphologique) du microconche par rapport à son homologue macroconche. On va donc classer ces microconches dans le taxon AA'.

<sup>2)</sup> Il est bien entendu que le traitement taxonomique «monospécifique» s'impose dans la classification des groupes d'ammonites chez lesquels il n'y a pas de dimorphisme morphologique mais seulement un «dimorphisme» de taille.

Les descendants de ce groupe morphologique, en plus du retard ontogénique qui les distingue des macroconches, manifestent également un certain retard phylogénétique (morphologique) par rapport à leurs homologues macroconches: ils n'acquièrent pas de caractère morphologique nouveau qui permettrait de les distinguer taxonomiquement de leurs ancêtres. On doit donc également les classer dans le taxon AA'.

Nous nous trouvons donc devant le problème suivant: ce taxon AA' groupe simultanément des homologues microconches d'espèces appartenant aux genres AB et ABC. Par conséquent on ne peut pas considérer le taxon AA' comme un sous-genre de AB puisqu'il serait en même temps un sous-genre de ABC.

Dans certains groupes, le genre a une acception large: on place l'un des taxa macroconches au niveau générique et on traite tous les autres taxa au niveau subgénérique (par exemple: gen. AB [subgen. AB]; gen. AB [subgen. ABC]; gen. AB [subgen. AA']). Ce qui évite la situation inadmissible du sous-genre microconche subordonné simultanément à deux genres macroconches différents. Un tel traitement taxonomique utilise le niveau subgénérique de deux façons complètement différentes, ce qui peut devenir une source de confusions et obscurcir les problèmes biologiques au lieu de les clarifier. On pourrait envisager de placer les microconches au niveau générique et traiter les macroconches comme des sous-genres. C'est contraire à l'usage et cette solution n'est pas satisfaisante. En revanche, si l'on traite les taxa micro- et macroconches au niveau du genre, on évite ce problème de subordinations multiples. Dans une telle optique, on conservera aux sous-genres leur fonction première qui est de différencier, à l'intérieur d'un genre donné, un groupement morphologique particulier, sans faire intervenir des spéculations paléobiologiques. On ne mélangera pas non plus les taxa micro- et macroconches par l'intermédiaire du sous-genre.

Cette conclusion nous place tout de même devant un nouveau dilemme, analogue à celui posé par le traitement taxonomique des dimorphes au niveau spécifique: d'un point de vue général, le genre devrait (en principe) être fondé sur des considérations phylogénétiques. Or le genre, tel qu'il découle du schéma taxonomique discuté plus haut, n'est pas forcément le strict reflet d'un petit phylum. Les deux problèmes ont en réalité la même origine: les considérations phylogénétiques sont subordonnées aux données biostratigraphiques. Un inventaire biostratigraphique local n'est jamais complet (lacunes, provinces, fossilisation etc.). Un inventaire général est donc nécessaire pour établir des lignées phylogénétiques. Cet inventaire général est subordonné aux corrélations. Les corrélations biostratigraphiques sont elles-mêmes subordonnées aux déterminations des espèces qui servent à les établir. La précision des corrélations est fonction du «*range*» des espèces indicielles. Le «*range*» est lui-même fonction (sur le plan formel) du système taxonomique utilisé (cf. l'exemple de Callomon): cela nous amène une fois encore devant l'aspect pratique du traitement taxonomique des dimorphes au niveau spécifique, discuté au début de ce chapitre.

Nous tenons toutefois à préciser que les remarques ci-dessus n'ont trait qu'aux problèmes de classification (générique) qui peuvent être rencontrés dans un intervalle biostratigraphique relativement court. Il est en effet bien évident qu'à grande échelle on constate fréquemment des cas d'homéomorphie entre des genres qui sont sans relations phylétiques directes. Dans de tels cas, il est bien entendu que les considérations purement morphologiques sont subordonnées aux considérations phylogénétiques.

Nous soulignerons encore ceci: le fait de classer micro- et macroconches dans des «genres» différents n'est pas moins déconcertant, en réalité, que de les classer dans des sous-genres différents: le sous-genre, en tant qu'unité supra-spécifique, devrait aussi (en principe) être fondé sur des considérations phylogénétiques puisqu'il ne groupe pas forcément des «espèces» du même âge. Les objections philosophiques qui peuvent être avancées contre le classement des taxa microconches au niveau générique peuvent donc également être avancées contre le modèle sub-générique, et par là être réfutées de la même manière.

En résumé, nous avons passé en revue une partie des faits qui rendent pratiquement impossible l'application d'un nom spécifique unique aux micro-macroconches présumés appartenir à une même biospécies. Nous avons également vu qu'une classification dans laquelle les groupements microconches sont considérés comme des sous-genres des macroconches peut impliquer des subordinations multiples: un sous-genre micro- correspondant à 2 ou plusieurs genres macroconches.

Nous avons ainsi exposé les raisons pour lesquelles nous traitons les groupements microconches comme des genres. L'exemple du genre *Collina*, correspondant simultanément aux genres *Nodicoeloceras* et *Porpoceras* constitue un cas précis parlant en faveur de cette manière de voir.

### Dimorphisme et sexe des ammonites

Nous profitons de cette discussion générale sur le dimorphisme pour aborder une fois encore le problème du sexe respectif des micro- et des macroconches (mâles ou femelles?).

Les seules considérations que les auteurs font sur ce problème sont basées sur les rapports de taille des mâles et des femelles chez les céphalopodes actuels. L'opinion quasi-générale veut que les microconches soient des ammonites mâles, mais cette opinion n'est étayée par aucune analogie avec les céphalopodes actuels. On sait en effet depuis longtemps qu'il existe des groupes de céphalopodes vivants chez lesquels les femelles adultes sont plus grandes que les mâles adultes, mais on sait que l'inverse existe aussi. Il en découle que les recherches sur le sexe des ammonites orientées dans ce sens n'ont amené aucun argument probant en faveur de la théorie «microconche = ammonite mâle».

En 1970, nous avons publié une petite étude sur cette question. Le point important (dans la mesure où le problème l'est aussi) de ce travail était le suivant:

MANGOLD-WIRZ (1963) a montré que les mâles des dibranchiaux actuels étaient toujours sexuellement mûrs plus tôt que les femelles et capables de se reproduire à une taille inférieure à celles-ci. Or il semble raisonnable d'admettre que l'état morphologique «adulte» des microconches (déterminé par les critères classiques tels que resserrement cloisonnaire, ouverture définitive construite etc.) implique un état de maturité sexuelle. Cet état morphologique adulte des microconches est souvent atteint à un stade de développement ontogénique incomplet (morphologiquement parlant) par rapport au développement ontogénique complet des macroconches. En d'autres termes, la maturité sexuelle des microconches semble être atteinte à un stade de développement ontogénique incomplet par rapport au développement ontogénique complet du correspondant macroconche. En conséquence on est en droit de supposer

que la maturité sexuelle des microconches était plus précoce que celle des macroconches. Ce «retard ontogénique» des microconches adultes, de même que leur taille adulte réduite par rapport à celle des macroconches, nous semblait donc constituer une analogie intéressante avec la maturité sexuelle précoce des mâles des dibranchiaux actuels (GUEX 1970a).

MAKOWSKI (1971) a publié un important article sur le dimorphisme dans lequel il critique la note dont nous venons de donner l'essentiel. Dans son travail, il ne mentionne absolument pas la conclusion de notre discussion. Il fait en revanche un exposé précis sur le sens qu'il convient de donner au terme «néoténie» que nous avons employé de manière abusive. Nous avons en effet eu le tort d'utiliser ce mot dans un sens trop large: «apte à la reproduction à un stade de développement ontogénique incomplet» alors que «néoténie» ne devrait s'appliquer qu'à l'aptitude à la reproduction au stade larvaire. Ce qui n'est évidemment pas le cas chez les ammonites.

D'autre part, Makowski sort complètement du sujet que nous avons discuté lorsqu'il écrit: "On the other hand, in regard to GUEX's (1970) opinion, it should be stressed that, although the development of the dimorphic, neotenic form was bound to set in motion new evolutionary processes of the species comprised by this phenomenon, but – in his view – the role of neoteny in the evolutionary process was considerably smaller, as it did not directly lead to the formation of a new taxonomic unit."

«*In his view*»: Comment Makowski peut-il nous prêter une telle opinion puisque nous n'avons nullement abordé ni mentionné l'aspect phylogénétique du dimorphisme sexuel des ammonites? Notre opinion est au contraire voisine de celle de Makowski: un aspect important des changements de groupes chez les ammonites relève précisément d'un phénomène qui doit être plus ou moins directement lié à la néoténie.

### **Dimorphisme chez les Dactylioceratidae**

#### *Méthode*

Pour mettre en évidence le dimorphisme des Dactylioceratidae du Toarcien, nous utiliserons la méthode de PALFRAMAN (1966). Cette méthode biométrique et morphogénétique paraît être la meilleure. Elle est en tout cas la plus convaincante puisqu'elle montre de manière indiscutable la similitude des stades ontogéniques jeunes des dimorphes que l'on présume appartenir à une même espèce biologique. Nous rappellerons que Palframan a démontré le dimorphisme de certaines «espèces» d'ammonites par l'étude quantitative (nombreux individus mesurés) des courbes de croissance (paramètres ombilic, épaisseur et hauteur des tours reportés en fonction du diamètre) et de l'ontogenèse suturale des deux types morphologiques (micro- et macroconches). Cela l'a amené à montrer que:

- a) Les courbes de croissance des formes microconches et macroconches sont confondues dans le stade juvénile.
- b) L'ontogenèse suturale dans le stade juvénile des formes microconches est identique à celle des macroconches considérés au même stade de développement.
- c) Les protoconques des formes micro- et macroconches ne peuvent être distinguées.
- d) Les formes microconches adultes sont plus comprimées, ont un ombilic plus large et des tours moins élevés que les formes macroconches prises à même diamètre.

La présentation de nos résultats sera différente de celle de Palframan. Cet auteur a publié in extenso les courbes de croissance brutes (nuages de points) des paramètres qu'il a mesurés (ombilic, épaisseur, hauteur reportés sur échelle logarithmique en fonction du diamètre). Sur ces nuages de points, il a tracé les courbes de croissance ajustées (confondues dans le stade juvénile des couples micro- et macroconches). La publication in extenso des nuages de points ne nous semble justifiée que s'ils sont accompagnés des tableaux de mesures. Pour des raisons de place, nous ne publions que les courbes de croissance ajustées. Le matériel et les tableaux de mesures sont déposés au Musée de Géologie de Lausanne où ils peuvent être consultés.

Nous allons étudier ici le dimorphisme des genres *Zugodactylites*, *Catacoeloceras*, *Porpoceras* et *Nodicoeloceras*. Le dimorphisme du genre *Dactyloceras* a déjà été démontré par LEHMANN (1968).

Dans une note récente (GUEX 1971) nous avons proposé une classification dichotomique des *Dactyloceratidae*, basée sur la succession des stades morphologiques se manifestant au cours de l'ontogénèse. C'est ce modèle taxonomique que nous utiliserons: pour les définitions des genres, le lecteur est prié de se référer à la note mentionnée.

#### *Cadre géographique et biostratigraphique*

Le matériel utilisé pour la démonstration qui suit est constitué intégralement par des ammonites pyriteuses provenant des séries pélitiques du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (Aveyron, France). La situation des gisements, les profils et le contexte biostratigraphique détaillé de la présente étude ont été décrits récemment (GUEX 1972). Pour la localisation des coupes et la numérotation des bancs d'où proviennent les populations analysées, le lecteur voudra bien se référer à ce travail.

#### *Biométrie et morphogénèse*

#### *Gabillytes–Zugodactylites*

Population étudiée: plus de 80 individus provenant de la base de la sous-zone à *Bifrons* de Larbussel, niv. 3 (dans GUEX 1972).

Taxonomie: dans GUEX 1971, 1972.

Illustrations complémentaires: MONESTIER 1931, pl. III, fig. 10, 15–17, 24; GUEX 1971, pl. II, fig. 2; GUEX 1972, pl. VIII, fig. 1, 2.

#### *Gabillytes larbusselensis* GUEX

Pl. III, fig. 9, 12, 13, 14; texte-fig. 1, 3, 5, 7, 9

#### Description ontogénique

Jusqu'à un diamètre moyen de 2,7 mm, la coquille est lisse. A partir de ce diamètre, la costulation latérale apparaît. Les 2–4 premières côtes latérales reportées sur les courbes de costulation (fig. 5) ne sont individualisées que par le tubercule ventro-latéral. L'aire ventrale est lisse jusqu'à un diamètre moyen de 6,3 mm. L'ontogénèse suturale est illustrée par la figure 7. La variation des paramètres biométriques (O, E, H fonction de D) est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 9). La forme de la coquille est ovoïde dans les 2–3 premiers tours et devient  $\pm$  quadratique par

la suite (fig. 1A et B). La loge d'habitation adulte est souvent caractérisée par une crête médio-ventrale (fig. 1A; pl. III, fig. 9, 14). Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 9,8 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand individu adulte de notre matériel a un phragmocône de 12,2 mm de diamètre.

*Zugodactylites braunianus* (D'ORB.)

Pl. III, fig. 10, 11; texte-fig. 2, 4, 6, 8, 9

Description ontogénique

Jusqu'à un diamètre moyen de 2,8 mm, la coquille est lisse. A partir de ce diamètre, la costulation latérale apparaît (fig. 4, 6). Les 2-4 premières côtes latérales reportées sur les courbes de costulation (fig. 6) ne sont individualisées que par le tubercule ventro-latéral. L'aire ventrale est lisse jusqu'à un diamètre moyen de 6,95 mm. L'ontogenèse suturale est illustrée par la figure 8. La variation des paramètres biométriques est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 9). La forme de la coquille est ovoïde dans les 2-3 premiers tours et devient quadratique par la suite (fig. 2). Le diamètre moyen du phragmocône mature est d'environ 35 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand individu adulte de notre matériel a un phragmocône de 47,7 mm de diamètre.

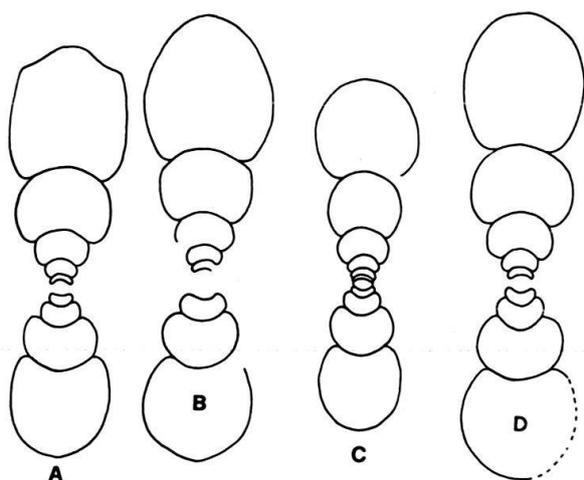


Fig. 1. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX.  
Sections d'individus adultes.

A:  $\varnothing = 11,8$  mm; B:  $\varnothing = 12,8$  mm;  
C:  $\varnothing = 10,0$  mm; D:  $\varnothing = 12,5$  mm.

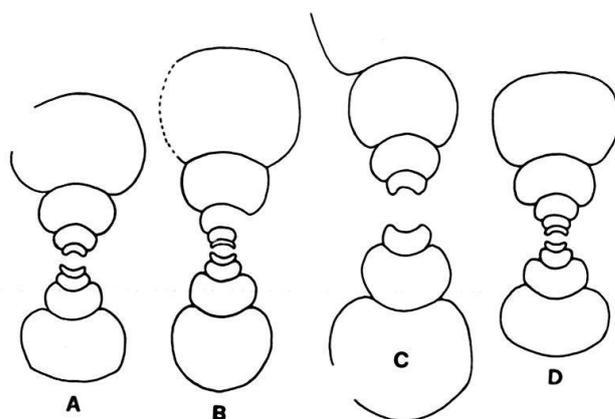


Fig. 2. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.).  
Sections d'individus juvéniles.

A:  $\varnothing = 8,4$  mm; B:  $\varnothing = 9,5$  mm;  
C:  $\varnothing = 10,3$  mm; D:  $\varnothing = 8,3$  mm.

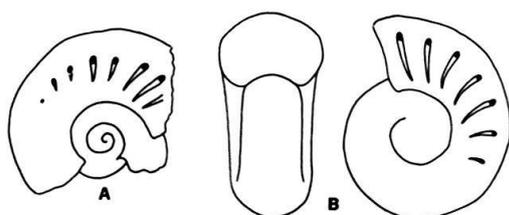


Fig. 3. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX.  
Premier stade orné.

A:  $\varnothing = 3,45$  mm; B:  $\varnothing = 3,7$  mm.

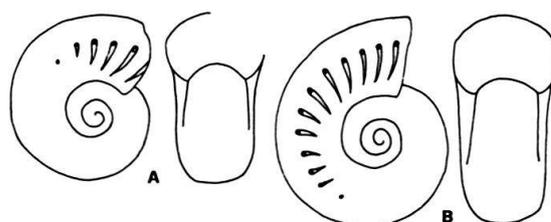


Fig. 4. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.).  
Premier stade orné.

A:  $\varnothing = 2,4$  mm; B:  $\varnothing = 3,8$  mm.

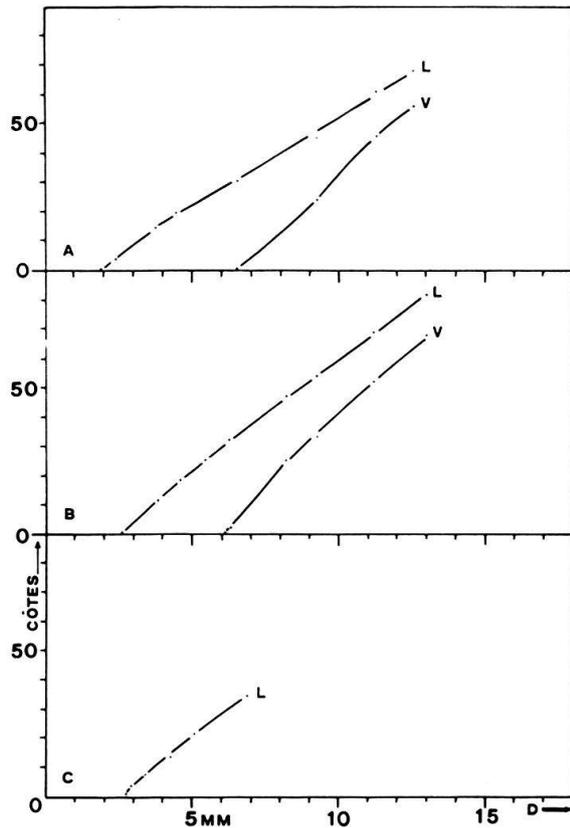


Fig. 5. *Gabillytes larbusseleensis* GUÉX. Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale. A: individu n° 45170; B: individu n° 45171; C: individu n° 45172.

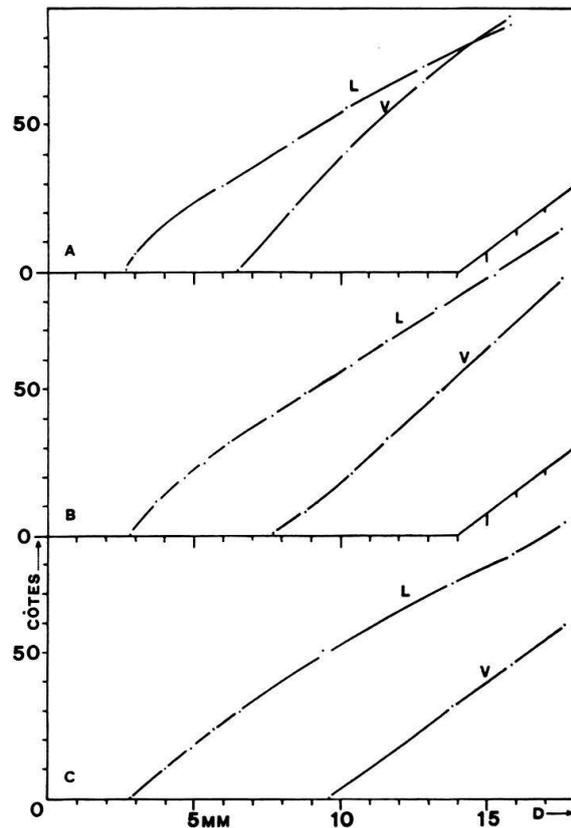


Fig. 6. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.). Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale. A: individu n° 45173; B: individu n° 45174; C: individu n° 45175.

Remarque: SCHMIDT-EFFING (1972, p. 66) estime que *Gabillytes* est un synonyme de *Zugodactylites*. Le travail de cet auteur est discuté dans les notes critiques (p. 581) de la présente publication, c'est pourquoi nous ne nous y attarderons pas ici. Nous nous bornerons à faire remarquer que les *Zugodactylites* adultes sont de relativement grande taille et qu'ils ne montrent jamais de crête médio-ventrale sur leur loge d'habitation. *Gabillytes* groupe des formes adultes de petite taille qui montrent souvent une crête médio-ventrale. C'est un ensemble morphologique suffisamment bien individualisé pour qu'il n'y ait pas lieu de le considérer comme synonyme de *Zugodactylites*. D'ailleurs si Schmidt-Effing veut mettre en synonymie les taxa micro- et macroconches des *Dactylioceratidae* du Toarcien, il doit être systématique: *Porpoceras* = synonyme junior de *Collina*, *Mucrodactylites* = synonyme junior de *Catacoeloceras* (et non de *Collina* comme le pense l'auteur en question) etc. Un tel point de vue serait propre à compliquer singulièrement la taxonomie des *Dactylioceratidae* et on pourrait écrire un roman sur les absurdités qui en découleraient.

### *Mucrodactylites-Catacoeloceras* (I)

Population étudiée: plus de 80 individus provenant de la sous-zone à *Semipolium* du Clavier, niv. 30 (dans GUÉX 1972).

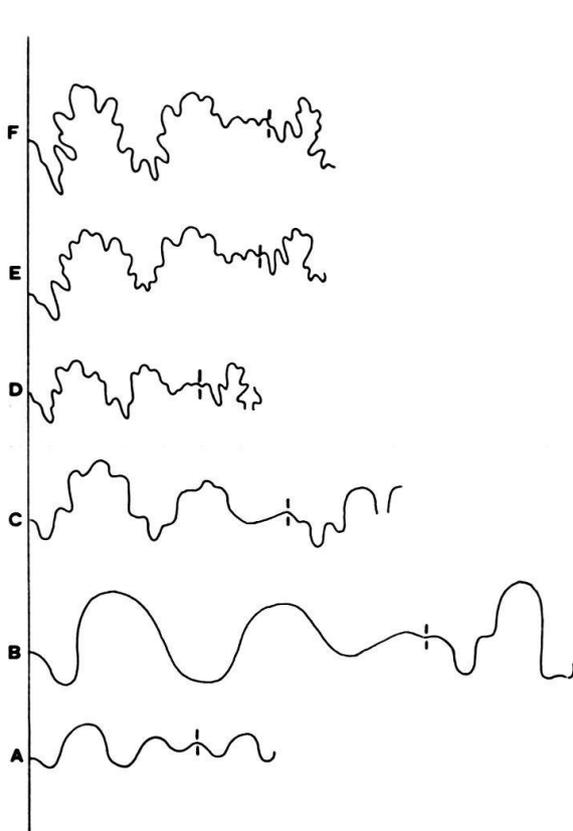


Fig. 7. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX.  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45176.  
A:  $\varnothing = 1,02$  mm; B:  $\varnothing = 2,1$  mm;  
C:  $\varnothing = 4,1$  mm; D:  $\varnothing = 5,4$  mm;  
E:  $\varnothing = 8,0$  mm; F:  $\varnothing = 9,0$  mm.

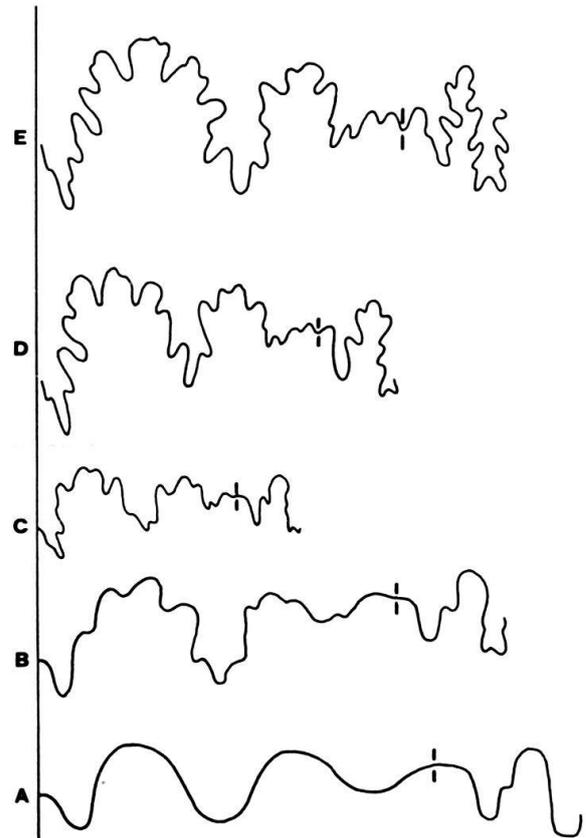


Fig. 8. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.).  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45177.  
A:  $\varnothing = 2$  mm (c); B:  $\varnothing = 4,5$  mm;  
C:  $\varnothing = 6,0$  mm; D:  $\varnothing = 9,2$  mm;  
E:  $\varnothing = 11,5$  mm.

Taxonomie: dans GUEX 1972.

Illustrations complémentaires: GUEX 1972, pl. X, fig. 15, 16; pl. XI, fig. 1, 2.

*Mucrodactylites clapiensis* GUEX

Pl. I, fig. 5, 6, 7, 8; texte-fig 10, 12, 14, 16, 18

Description ontogénique

Jusqu'à un diamètre moyen de 2,56 mm, la coquille est lisse. A partir de ce diamètre les côtes latérales apparaissent, d'abord individualisées par leur tubercule marginal (fig. 12) puis se développant à partir de celui-ci. Les côtes ventrales apparaissent à un diamètre moyen de 5,35 mm. L'ontogenèse suturale est illustrée par la figure 16. La variation des paramètres biométriques est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 18). La forme de la coquille (fig. 10) est cadicône dans les 4-5 premiers tours; elle tend à devenir quadratique dans la morphologie adulte, mais les tours restent plus larges que hauts. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 18,8 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand phragmocône de notre matériel a un diamètre de 24,6 mm.

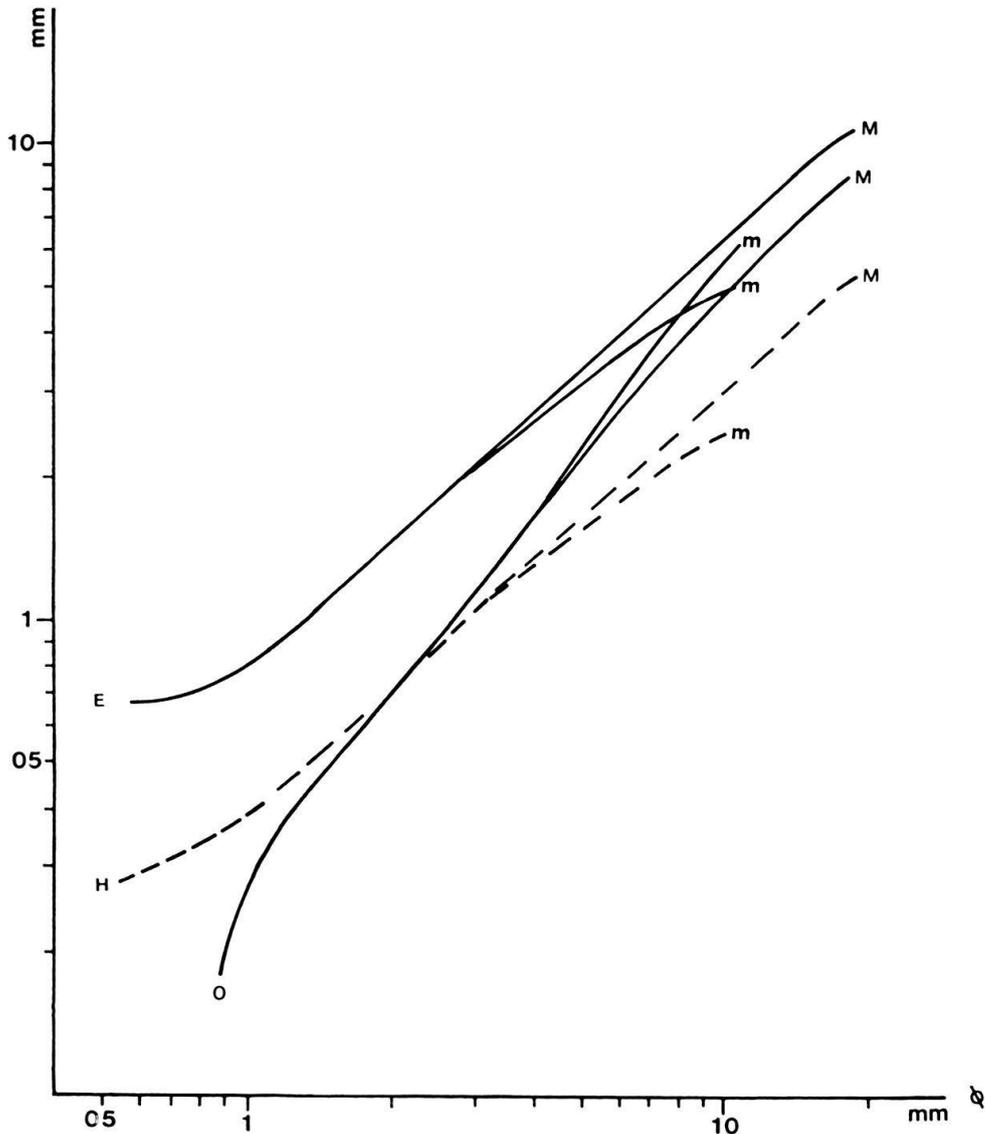


Fig. 9. Courbes de croissance ajustées: m = *G. larbusseleensis*; M = *Z. braunianus*.  
O = ombilic; E = épaisseur; H = hauteur. Report en fonction du diamètre.  
Echelle logarithmique. Nombre total de mesures: environ 750.

*Catacoeloceras jordani* GUEX

Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4; texte-fig. 11, 13, 15, 17, 18

Description ontogénique

Jusqu'à un diamètre moyen de 2,56 mm, la coquille est lisse. A partir de ce diamètre, les côtes latérales apparaissent, d'abord individualisées par leur tubercule marginal, puis se développant à partir de celui-ci (fig. 13, 15). Les côtes ventrales apparaissent à un diamètre moyen de 5,47 mm. L'ontogenèse suturale est illustrée par la figure 17. La variation des paramètres biométriques est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 18). La forme de la coquille (fig. 11) est cadicône jusqu'à la fin du phragmocône adulte. La loge d'habitation adulte tend à devenir quadratique, mais les tours restent déprimés. Le diamètre moyen du phragmocône mature est d'environ 24,2 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand phragmocône de notre matériel a un diamètre de 30,5 mm.

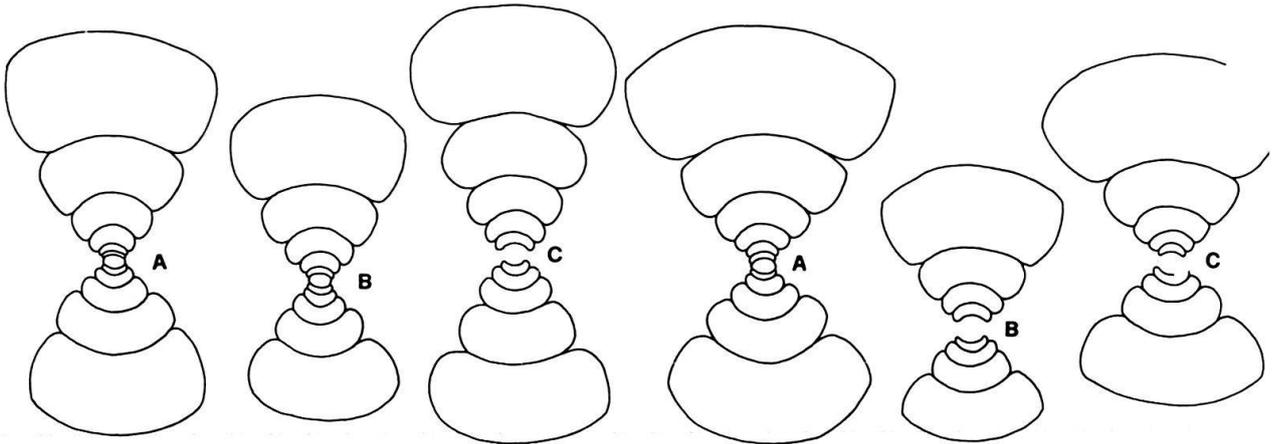


Fig. 10. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX.  
Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 10,9$  mm; B:  $\varnothing = 9,3$  mm;  
C:  $\varnothing = 12,0$  mm.

Fig. 11. *Catacoeloceras jordani* GUEX.  
Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 11,3$  mm; B:  $\varnothing = 7,7$  mm;  
C:  $\varnothing = 9,8$  mm.

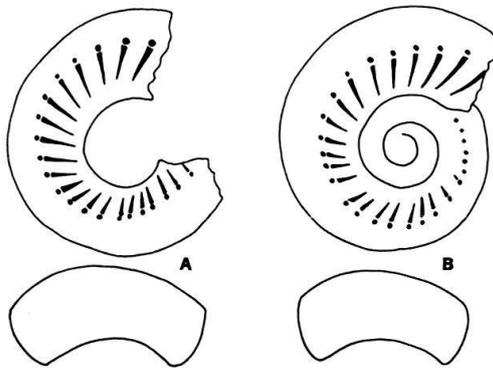


Fig. 12. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX.  
Premier stade orné.  
A:  $\varnothing = 4,6$  mm; B:  $\varnothing = 4,5$  mm.

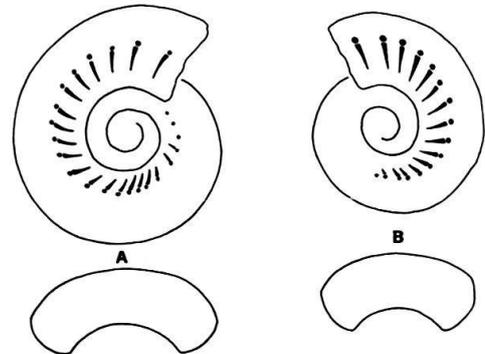


Fig. 13. *Catacoeloceras jordani* GUEX.  
Premier stade orné.  
A:  $\varnothing = 4,3$  mm; B:  $\varnothing = 3,7$  mm.

### *Mucrodactylites-Catacoeloceras* (II)

Population étudiée: plus de 100 individus provenant de St-Paul-des-Fonts, niv. 63, base de la sous-zone à *Illustris* (dans GUEX 1972).

Taxonomie: dans GUEX 1972.

Illustrations complémentaires: GUEX 1972, pl. X, fig. 20; pl. XI, fig. 6.

#### *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.)

Pl. II, fig. 1, 2, 3, 4, texte-fig. 19, 21, 23, 25, 27

#### Description ontogénique

Coquille lisse jusqu'à un diamètre moyen de 2,5 mm. A partir de ce diamètre, les côtes latérales apparaissent. Elles sont d'abord individualisées par le tubercule marginal (fig. 21, 23) puis se développent à partir de celui-ci. La costulation ventrale apparaît à un diamètre moyen de 6,4 mm. L'ontogenèse suturale est illustrée par la

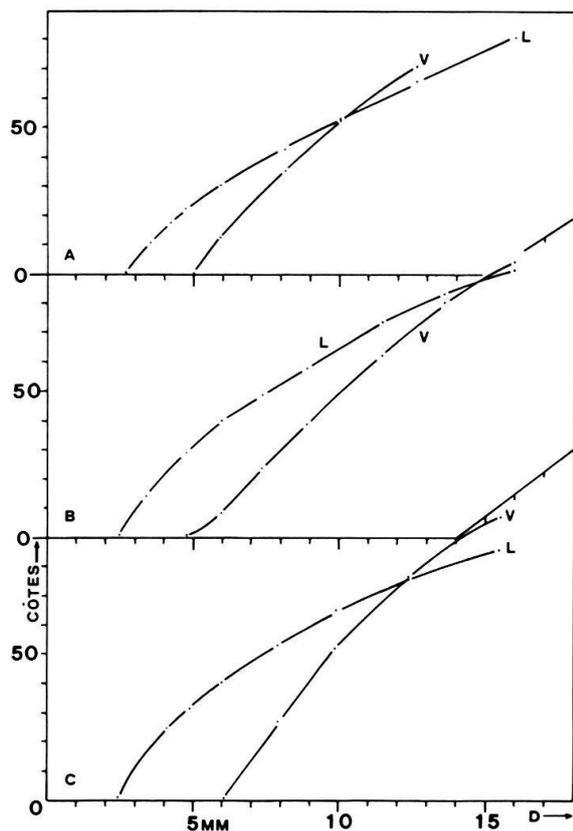


Fig. 14. *Mucrodactylites clapiensis* GUÉX.  
 Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale.  
 A: individu n° 45178; B: individu n° 45179;  
 C: individu n° 45180.

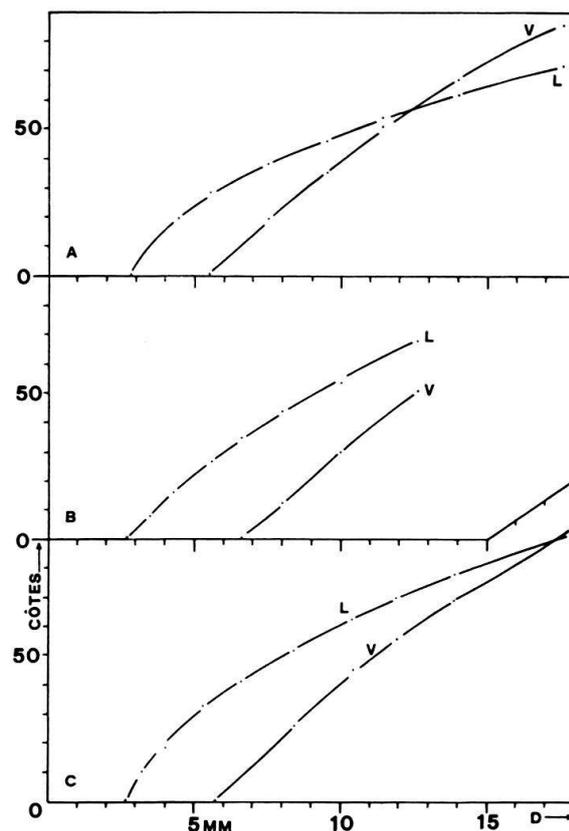


Fig. 15. *Catacoeloceras jordani* GUÉX.  
 Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale.  
 A: individu n° 45181; B: individu n° 45182;  
 C: individu n° 45183.

figure 25. La variation des paramètres biométriques est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 27). La forme de la coquille (fig. 19) est cadicône dans les 3-4 premiers tours; elle tend à devenir quadratique dans la morphologie adulte. La loge d'habitation adulte développe parfois une légère surélévation médio-ventrale. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 16,9 mm (moyenne sur 25 individus adultes). Le plus grand phragmocône de notre matériel a un diamètre de 20,2 mm.

#### *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.)

Pl. I, fig. 9, 10, 11, 12, texte-fig. 20, 22, 24, 26, 27

#### Description ontogénique

Coquille lisse jusqu'à un diamètre moyen de 2,5 mm. A partir de ce diamètre, les côtes latérales apparaissent. Elles sont d'abord individualisées par leur tubercule marginal (fig. 22, 24) puis se développent à partir de celui-ci. Les côtes ventrales apparaissent à un diamètre moyen de 6,8 mm. L'ontogenèse suturale est illustrée par la figure 26. La variation des paramètres biométriques est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 27). La forme de la coquille (fig. 20) est cadicône jusqu'à la fin du phragmocône mature, la loge d'habitation tendant à devenir quadratique dé-

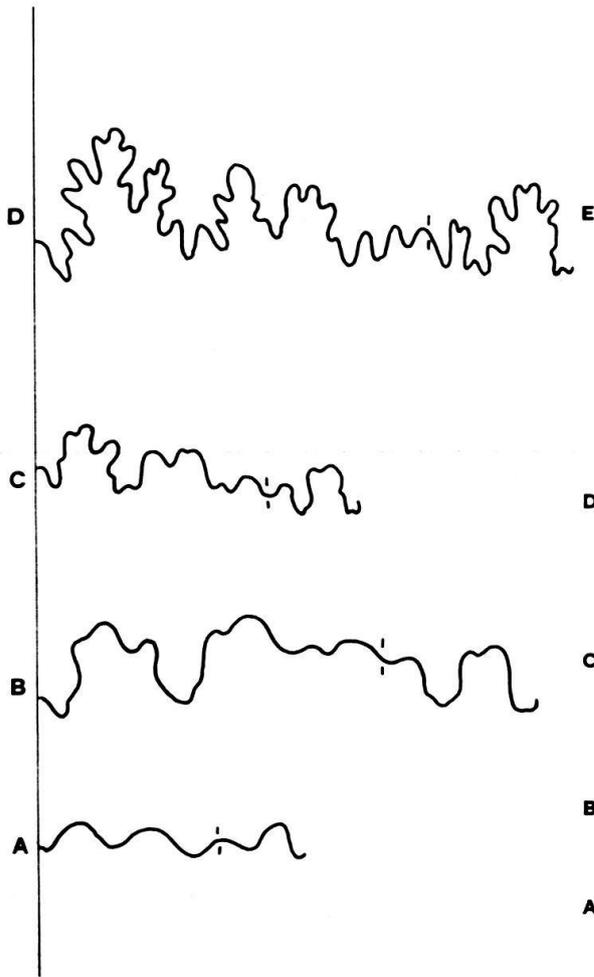


Fig. 16. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX.  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45184.  
A:  $\varnothing = 0,95$  mm; B:  $\varnothing = 1,75$  mm;  
C:  $\varnothing = 2,25$  mm; D:  $\varnothing = 3,5$  mm.

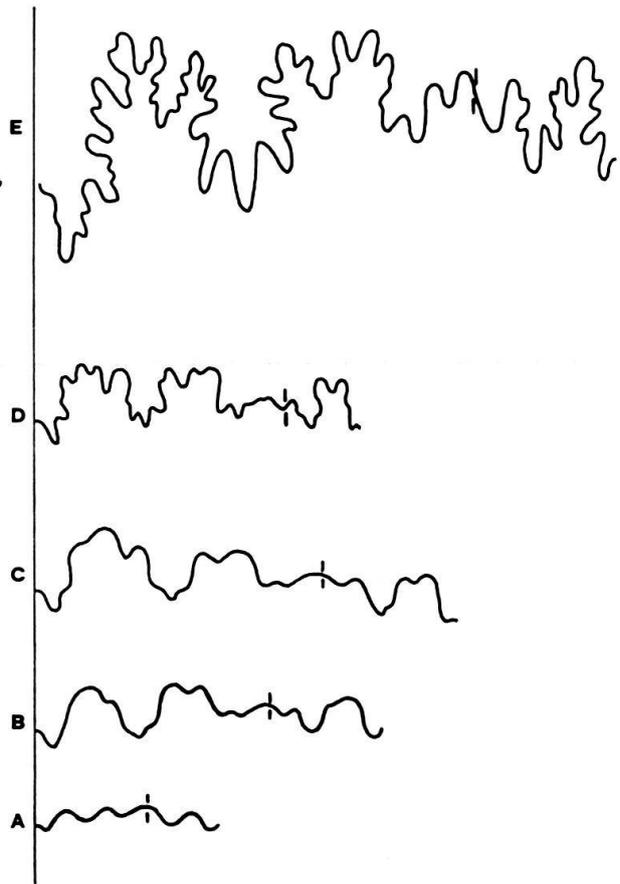


Fig. 17. *Catacoeloceras jordani* GUEX.  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45185.  
A:  $\varnothing = 0,9$  mm; B:  $\varnothing = 1,45$  mm;  
C:  $\varnothing = 1,75$  mm; D:  $\varnothing = 2,5$  mm;  
E:  $\varnothing = 4,5$  mm.

primée. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 24 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand phragmocône de notre matériel a un diamètre de 28 mm.

### *Collina-Porpoceras*

Population étudiée: plus de 80 individus provenant de la sous-zone à *Bifrons* du Clapier niv. 10 sup., Larbussel niv. 9 sup., Tournadous niv. 18 sup. (il s'agit d'un seul et même banc). Situation dans GUEX 1972.

Illustrations complémentaires: MONESTIER 1931: Pl. I, fig. 32, 34, 48, 52; pl. III, fig. 3; GUEX 1972: Pl. VIII, fig. 16; pl. IX, fig. 1, 15; pl. X, fig. 3

Taxonomie: Les formes macroconches du groupe *Porpoceras vortex* (SIMPS.) – *P. vorticellum* (SIMPS.) – *P. verticosum* BUCK. sont associées dans un niveau unique et on observe tous les intermédiaires entre ces trois morphospecies. Selon toute vraisemblance, il s'agit d'une même biospecies. Pour des raisons pratiques, nous conser-

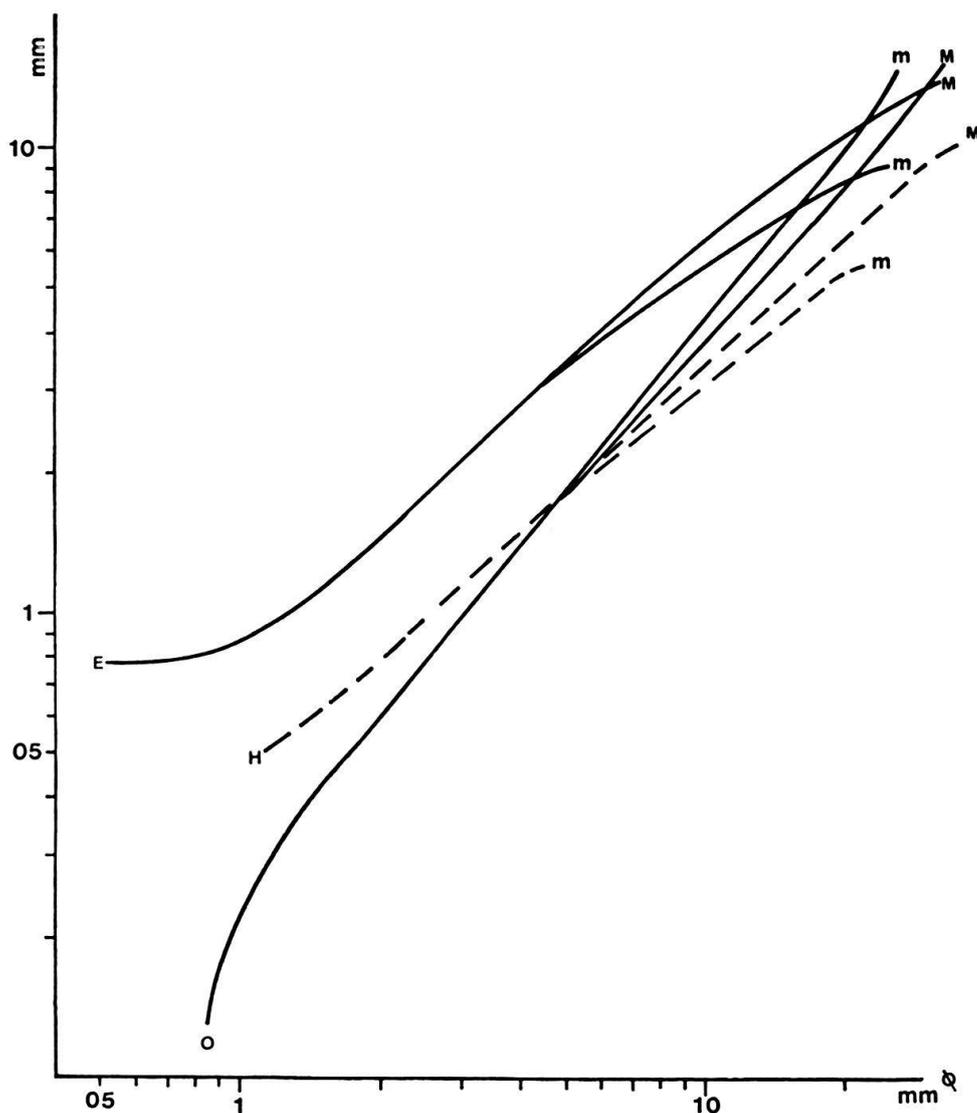


Fig. 18. Courbes de croissance ajustées: m = *M. clapiensis*; M = *C. jordani*. O = ombilic; E = épaisseur; H = hauteur. Report en fonction du diamètre. Echelle logarithmique. Nombre total de mesures: environ 1200.

vons les trois noms morphotypiques. L'espèce *P. vortex* groupe les morphotypes à tours larges. L'espèce *P. verticosum* groupe les morphotypes intermédiaires (qui sont les plus communs). C'est sous ce nom que nous décrivons la population étudiée.

Ces formes macroconches sont associées à des *Collina* que nous rattachons au groupe *gemma* BONARELLI. L'holotype de cette espèce provient probablement de la zone à *Variabilis*, peut-être du sommet de la zone à *Bifrons*. Nos échantillons proviennent de la sous-zone à *Bifrons*: nous devons donc justifier notre détermination:

1. Les individus de la population étudiée ici ont une ornementation ventrale *gemmoïde* (fig. 35).

2. Les paramètres biométriques O et E de l'holotype de *C. gemma*, publiés par GALLITELLI (1970), tombent exactement sur les courbes de croissance ajustées

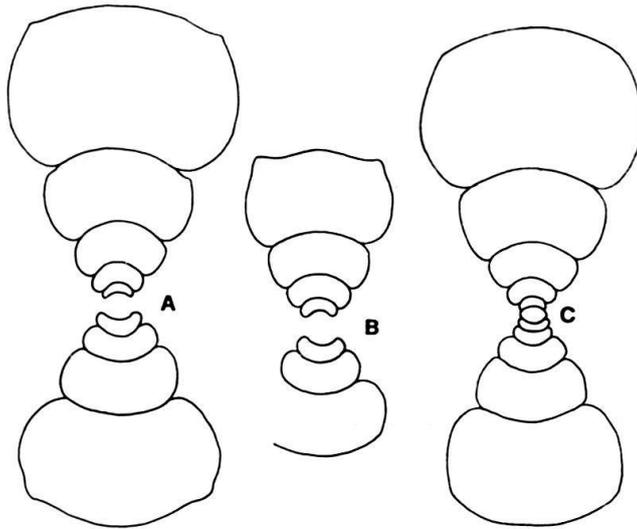


Fig. 19. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 14,0$  mm; B:  $\varnothing = 8,6$  mm; C:  $\varnothing = 13,4$  mm.

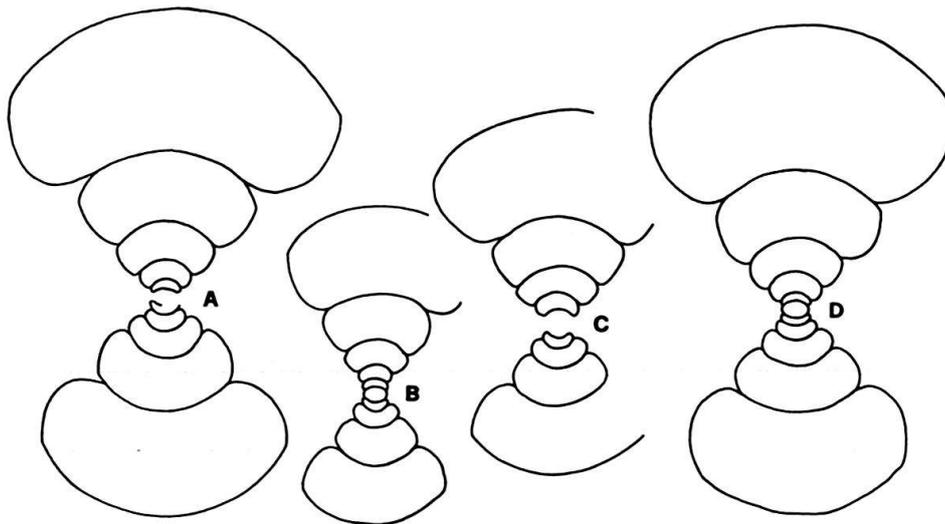


Fig. 20. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 13,8$  mm; B:  $\varnothing = 9,2$  mm; C:  $\varnothing = 10,5$  mm; D:  $\varnothing = 13,2$  mm.

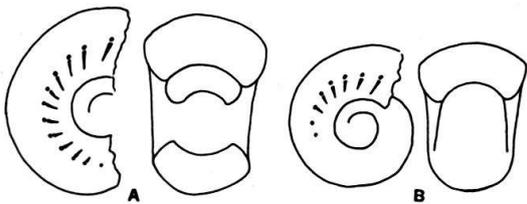


Fig. 21. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.).  
Premier stade orné.  
A:  $\varnothing = 3,4$  mm; B:  $\varnothing = 2,7$  mm.

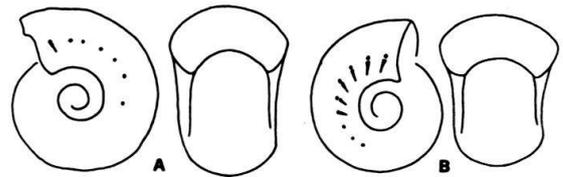


Fig. 22. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.).  
Premier stade orné.  
A:  $\varnothing = 3,1$  mm; B:  $\varnothing = 2,8$  mm.

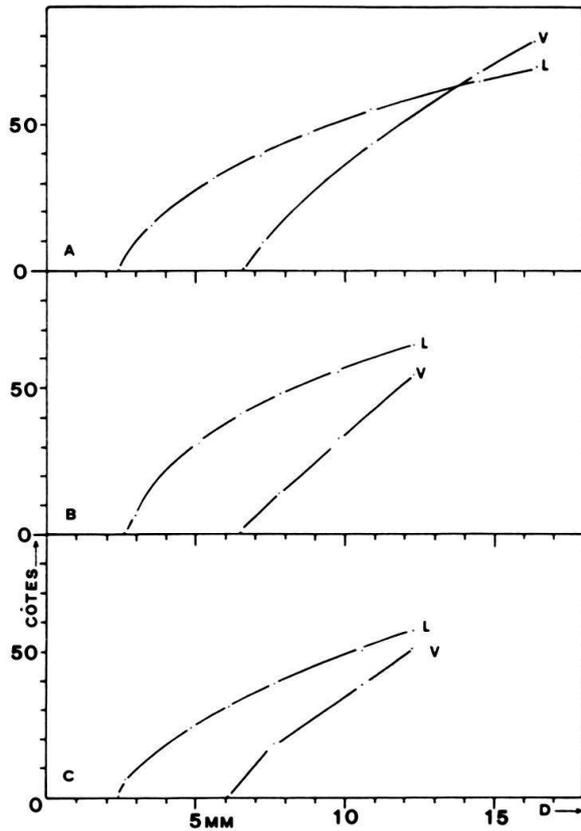


Fig. 23. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale. A: individu n° 45186; B: individu n° 45187; C: individu n° 45188.

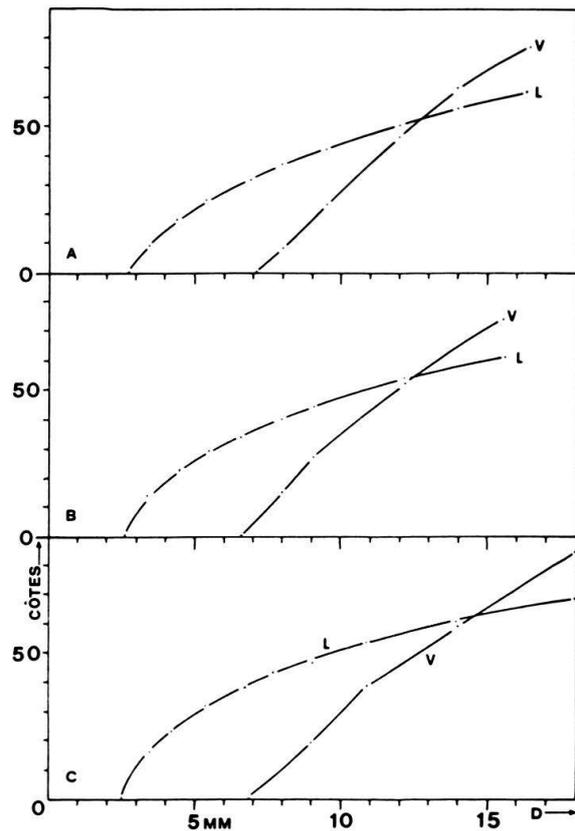


Fig. 24. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). Courbes de costulation. L = costulation latérale; V = costulation ventrale. A: individu n° 45189; B: individu n° 45190; C: individu n° 45191.

(fig. 34) qui sont établies ici. Le paramètre H se situe légèrement au-dessous de la courbe, mais il se trouve dans le nuage de points de la courbe brute.

3. Le phragmocône de l'holotype a un diamètre de 29 mm, c'est à dire qu'il correspond à la moyenne que nous avons observée sur notre matériel d'individus adultes complets. A ce propos il faut avouer que nous ne sommes pas gâtés: seules 5 *Collina* sont complètes et adultes, le reste du matériel étant composé de formes immatures (cf. remarque ci-dessous).

Remarque: Le matériel du niveau à *Porpoceras-Collina* est en général imparfaitement conservé. Les fossiles sont souvent fragmentaires et les nuclei pyriteux ( $\varnothing$  inférieur à 5 mm) ne sont pas abondants. Pour cette raison, nous avons dû étudier les paramètres biométriques à  $\varnothing < 5$  mm, uniquement sur des sections polies passant par la protoconque. C'est aussi pour cela que nous n'avons pas pu établir les courbes de costulation pour ce groupe.

Au sujet de l'étude du diamètre moyen des phragmocônes matures, il convient également de souligner ceci:

Il est actuellement plus facile de trouver des ammonites bien conservées, complètes et adultes, dans les «super-marchés» que sur le terrain. Le pillage systématique des gisements par les amateurs de monnaie rend difficile le traitement de certains

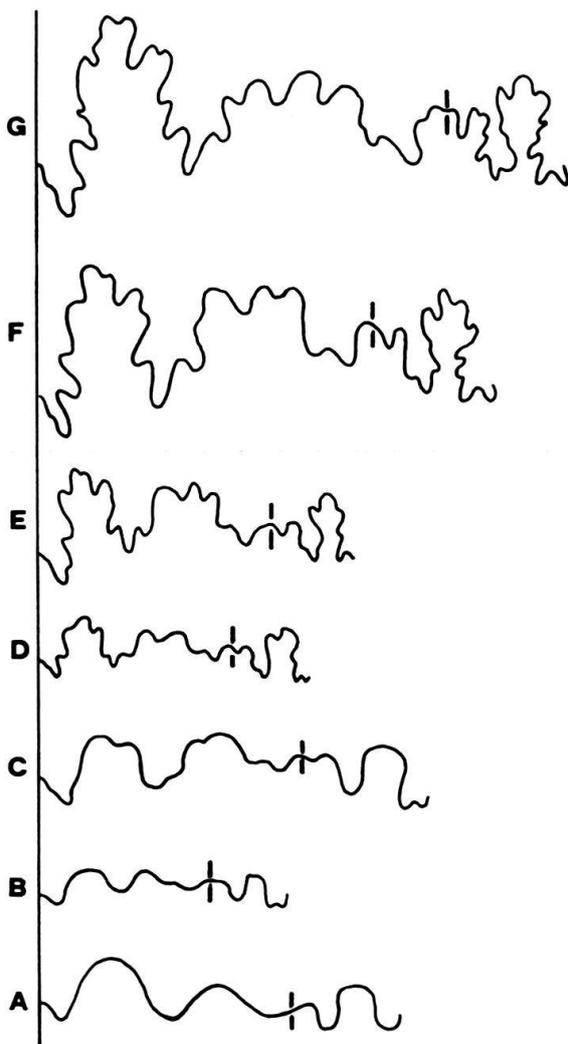


Fig. 25. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.).  
Ontogénèse suturale de l'individu n° 45192.

A:  $\varnothing = 1,1$  mm; B:  $\varnothing = 1,5$  mm;  
C:  $\varnothing = 2,5$  mm; D:  $\varnothing = 4,0$  mm;  
E:  $\varnothing = 5,0$  mm; F:  $\varnothing = 8,5$  mm;  
G:  $\varnothing = 11,0$  mm.

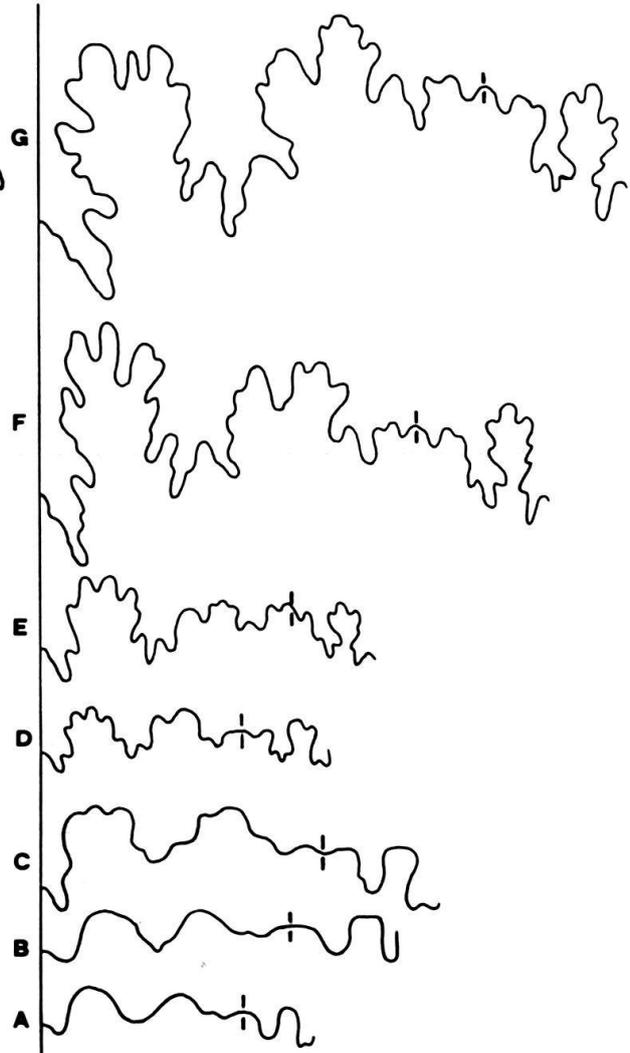


Fig. 26. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.).  
Ontogénèse suturale de l'individu n° 45193.

A:  $\varnothing = 1,3$  mm; B:  $\varnothing = 1,5$  mm;  
C:  $\varnothing = 2,8$  mm; D:  $\varnothing = 4,0$  mm;  
E:  $\varnothing = 5,5$  mm; F:  $\varnothing = 8,5$  mm;  
G:  $\varnothing = 11,0$  mm.

problèmes, notamment toutes les questions relatives à la morphologie adulte des espèces de grande taille. Les grands fossiles n'échappent jamais à l'œil des amateurs, qu'ils soient éclairés, borgnes ou aveugles. Ceci est assez ennuyeux, car il est bien connu que les ammonites pyriteuses (comme celles qui sont étudiées ici) sont rarement pourvues de leur loge d'habitation. Dans le cas des *Porpoceras* et des *Collina*, nous n'avons pu trouver qu'un petit nombre d'individus complets, pourvus de leur loge d'habitation adulte.

#### *Collina* gr. *gemma* BON.

Pl. III, fig. 5, 6, 7, 8; texte-fig. 28, 30, 32, 34

#### Description ontogénique

Chez l'individu illustré à la figure 30, la costulation latérale apparaît à un diamètre inférieur à 2,8 mm. Le diamètre d'apparition de la costulation ventrale n'est

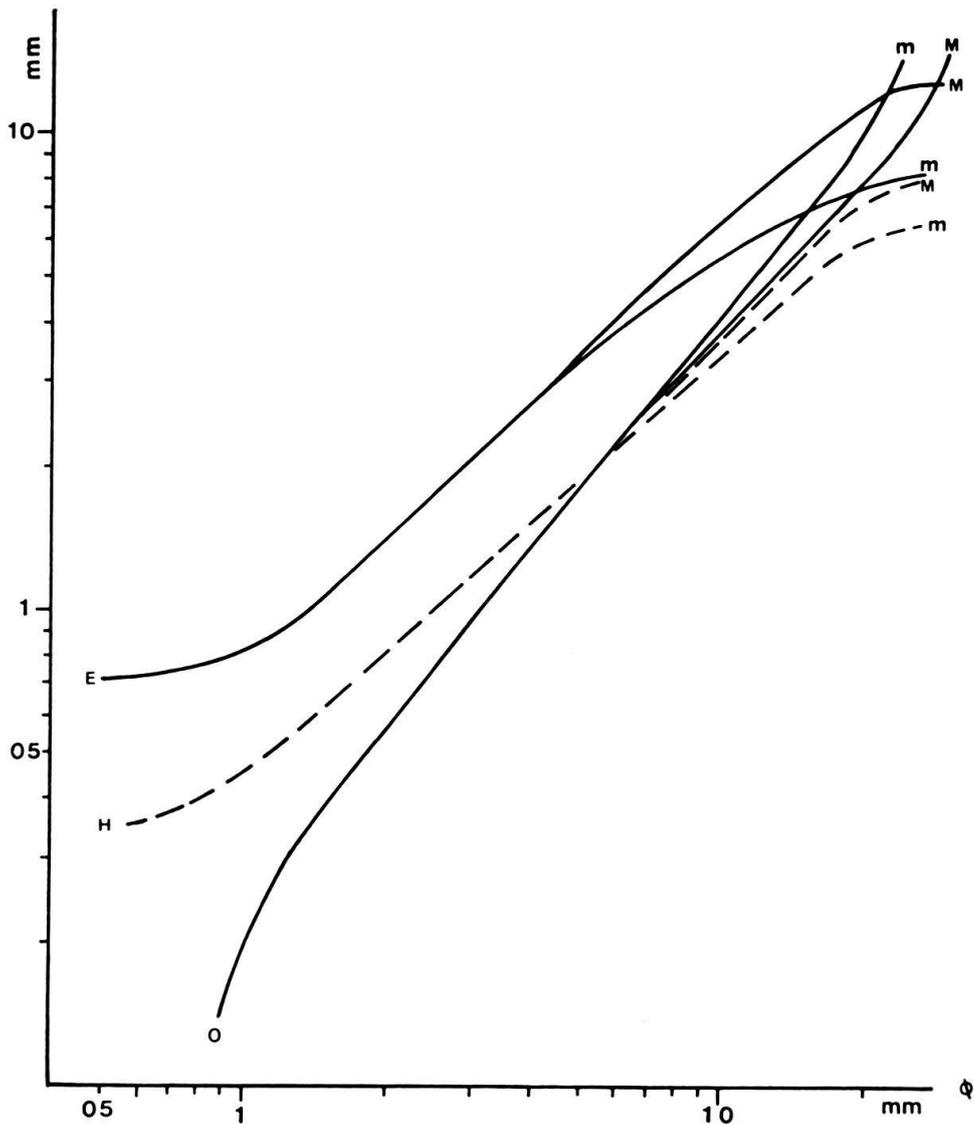


Fig. 27. Courbes de croissance ajustées: m = *M. mucronatus*; M = *C. raquinianum*.  
O = ombilic; E = épaisseur; H = hauteur. Report en fonction du diamètre.  
Echelle logarithmique. Nombre total de mesures: environ 1200.

pas connu. Le développement du tracé sutural est illustré par la figure 32. La variation des paramètres biométriques (D, O, E, H) est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 34). La forme de la coquille (fig. 28) est cadicône dans les 3,5–4 premiers tours. Elle devient ensuite quadratique, plus ou moins déprimée, dans la morphologie adulte. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 29 mm (moyenne sur 5 individus adultes). Le plus grand individu de notre matériel a un phragmocône mature de 32 mm de diamètre.

*Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK.

Pl. III, fig. 1, 2, 3, 4; texte-fig. 29, 31, 33, 34

Description ontogénique

Chez l'individu illustré à la figure 31, la costulation latérale apparaît à un diamètre de 2,7 mm. Le diamètre d'apparition de la costulation ventrale n'est pas connu.

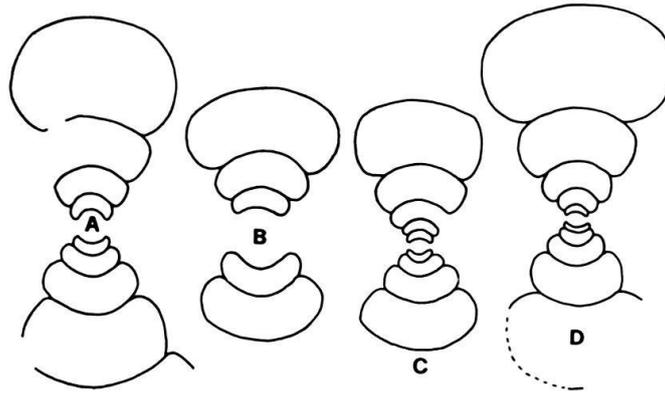


Fig. 28. *Collina* gr. *gemma* BON. Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 10,4$  mm; B:  $\varnothing = 7,4$  mm; C:  $\varnothing = 7,15$  mm; D:  $\varnothing = 10,8$  mm.

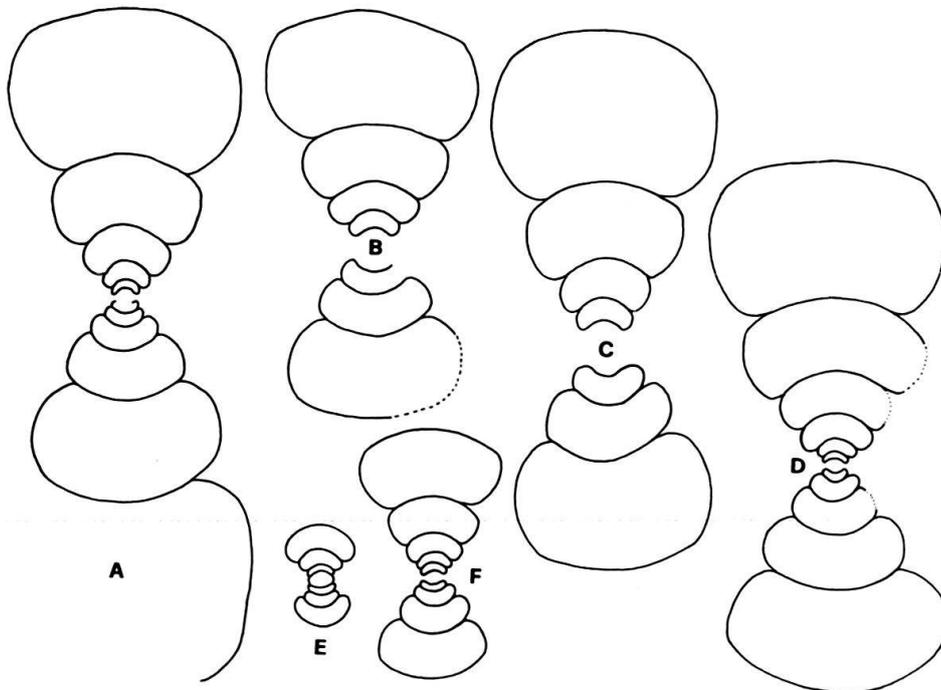


Fig. 29. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK. Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 14,0$  mm; B:  $\varnothing = 11,5$  mm; C:  $\varnothing = 15,5$  mm; D:  $\varnothing = 15,3$  mm; E:  $\varnothing = 2,95$  mm;  
F:  $\varnothing = 7,1$  mm.

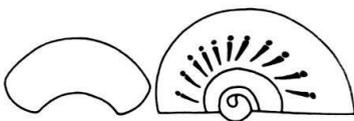


Fig. 30. *Collina* gr. *gemma* BON.  
Premier stade orné.  $\varnothing = 4,0$  mm.

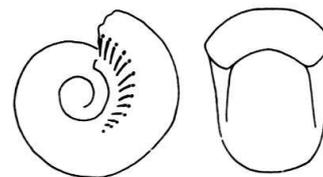


Fig. 31. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK.  
Premier stade orné.  $\varnothing = 3,0$  mm.

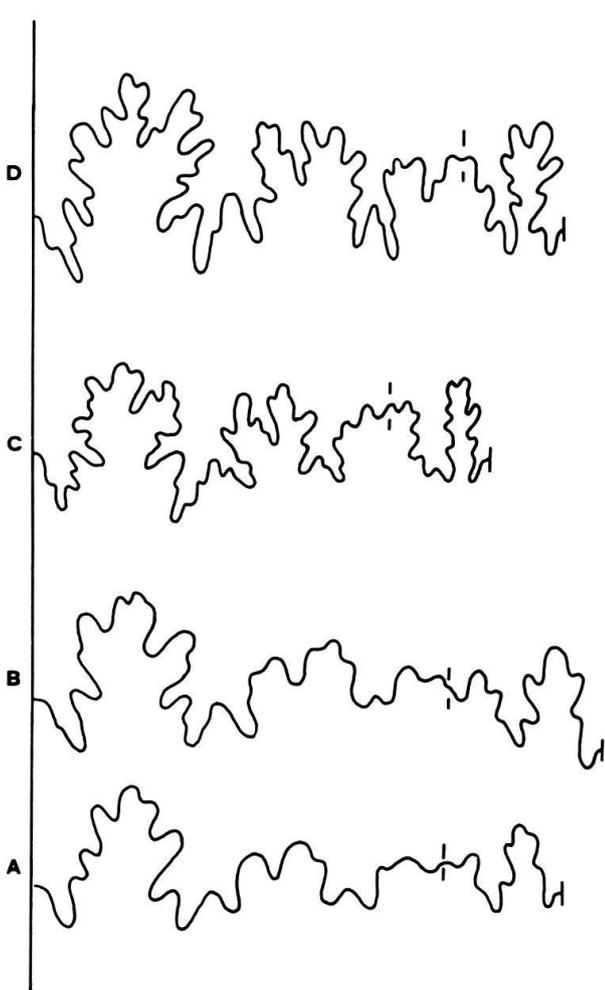


Fig. 32. *Collina* gr. *gemma* BON.  
Développement du tracé sutural.  
A: individu n° 45194,  $\varnothing = 4,8$  mm;  
B: individu n° 45194,  $\varnothing = 5,6$  mm;  
C: individu n° 45194,  $\varnothing = 10$  mm;  
D: individu n° 45195,  $\varnothing = 16,5$  mm.

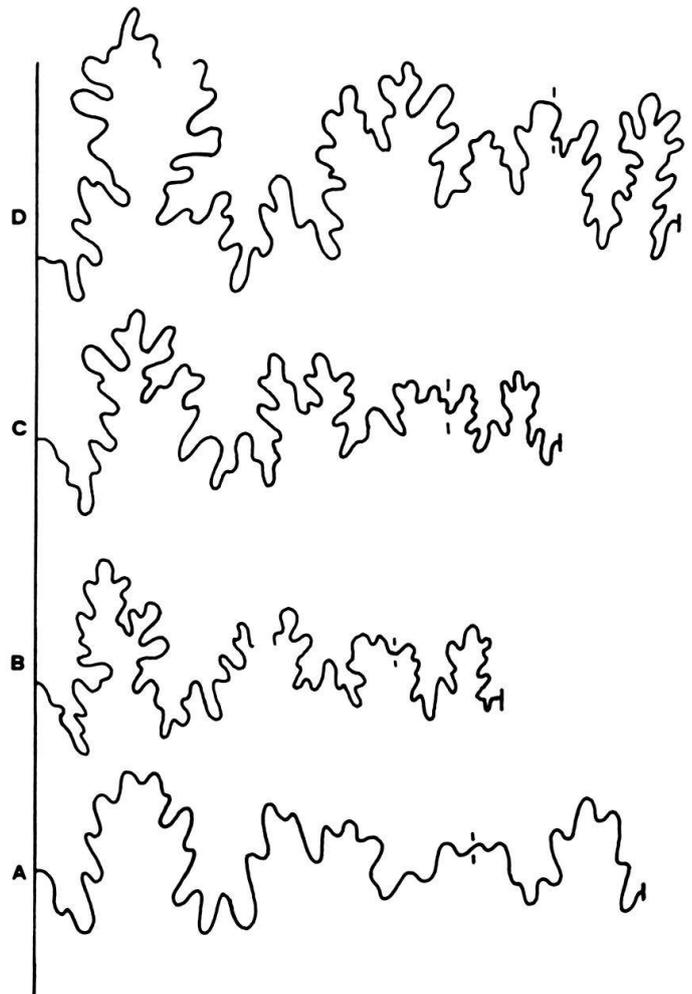


Fig. 33. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK.  
Développement du tracé sutural.  
A: individu n° 45196,  $\varnothing = 4$  mm;  
B: individu n° 45196,  $\varnothing = 11,0$  mm;  
C: individu n° 45197,  $\varnothing = 15,0$  mm;  
D: individu n° 45196,  $\varnothing = 20$  mm.

Le développement du tracé sutural est illustré par la figure 33. La variation des paramètres biométriques (D, O, E, H) est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 34). La forme de la coquille (fig. 29) est cadicône dans les 4–5 premiers tours. Elle devient ensuite quadratique déprimée dans la morphologie adulte. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 41,8 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand individu de notre matériel a un phragmocône mature de 49,8 mm de diamètre.

### *Nodicoeloceras*

Discussion préliminaire sur les «*Collina*» homologues de *Nodicoeloceras*

Commençons par rappeler la diagnose du genre *Collina* que nous avons précisée en 1971: Coquille intégralement tuberculée à tours internes cadicônes devenant  $\pm$

quadratiques dans la morphologie adulte. Loge d'habitation adulte développant fréquemment une crête médio-ventrale.

D'après cette diagnose, les microconches des *Nodicoeloceras* (cf. p. 570) sont bien des *Collina*.

La création d'un taxon nouveau groupant ces microconches serait toutefois utile puisqu'elle permettrait d'éviter la correspondance simultanée du morphogénère *Collina* aux *Nodicoeloceras* et aux *Porpoceras*. Pour établir une diagnose différentielle de cet éventuel taxon nouveau, il faudrait mettre en évidence des critères morphologiques caractérisant uniquement les microconches des *Nodicoeloceras*. Nous allons voir que ce problème n'est pas simple. En dehors de la forme de la coquille, les critères diagnostiques envisageables sont: la taille, la suture, la costulation latérale, l'ornementation ventrale et la tuberculation.

*La taille:* certaines *Collina* typiques homologues de *Porpoceras* (ex: *C. meneghini*) sont de grande taille: d'autres, non moins typiques (ex: *C. lauxi*) sont de fort petite taille. Le morphogénère *Collina* ne peut donc pas être subdivisé sur la base de ce critère. Nous pouvons toutefois souligner qu'actuellement on ne connaît pas de «morpho-*Collina*» homologues de *Nodicoeloceras* qui soient de grande taille.

*La suture:* si l'on commence à utiliser les variations du tracé sutural pour établir des subdivisions génériques au sein des *Dactylioceratidae*, on risque d'aller au devant de problèmes taxonomiques insolubles. Nous écartons cette éventualité d'autant plus volontiers que le tracé sutural des «*Collina (Nodi.)*» est très voisin de celui des «*Collina (Porpo.)*»: il ne peut donc pas servir de critère distinctif entre ces deux groupes.

*La costulation latérale* des *Collina* n'offre pas non plus la possibilité d'établir une différenciation au sein du genre car elle est trop simple.

*L'ornementation ventrale:* les «*Collina (Porpo.)*» ont très souvent une ornementation ventrale de type *gemmoïde* (fig. 35). Nous allons montrer que c'est également le cas chez les homologues microconches des *Nodicoeloceras* actuellement connus et que par conséquent ce type d'ornementation ne peut pas être utilisé comme critère distinctif (négatif) de ces microconches.

1. Une partie des *Collina* homologues des *Nodicoeloceras* du Toarcien moyen ont une ornementation ventrale *gemmoïde*: par exemple *Collina spinata* GUEx qui est l'homologue microconche de *Nodicoeloceras fontis* GUEx. Cette espèce est la dernière de la lignée: *C. nicklesi* → *C. zitteli* → *C. spinata* (cf. GUEx 1972).

2. Les plus anciennes *Collina* connues (*Collina* sp. A et *C. florigemma*, GUEx 1973) ont une ornementation ventrale *gemmoïde*. Or il semble que ces formes soient des microconches de *Nodicoeloceras* car elles sont associées à des représentants de ce genre dans des niveaux où les *Porpoceras* sont absents.

3. L'ornementation ventrale de certaines espèces de *Collina* homologues de *Nodicoeloceras* semble, en première analyse, ne pas être de type *gemmoïde* (p. ex. *C. nicklesi* et *C. zitteli*). En réalité ça n'est pas le cas: nous allons le montrer ici, mais auparavant, nous devons revenir quelque peu en arrière:

Dans un travail intitulé *Sur les moules internes des Dactylioceratidae* (GUEx 1970), nous avons décrit un phénomène morphologique qui compliquait la description et l'étude taxonomique des *Dactylioceratidae*: des formes à côtes tranchantes peuvent avoir un moule interne orné de côtes mousses; une forme ornée d'épines peut avoir

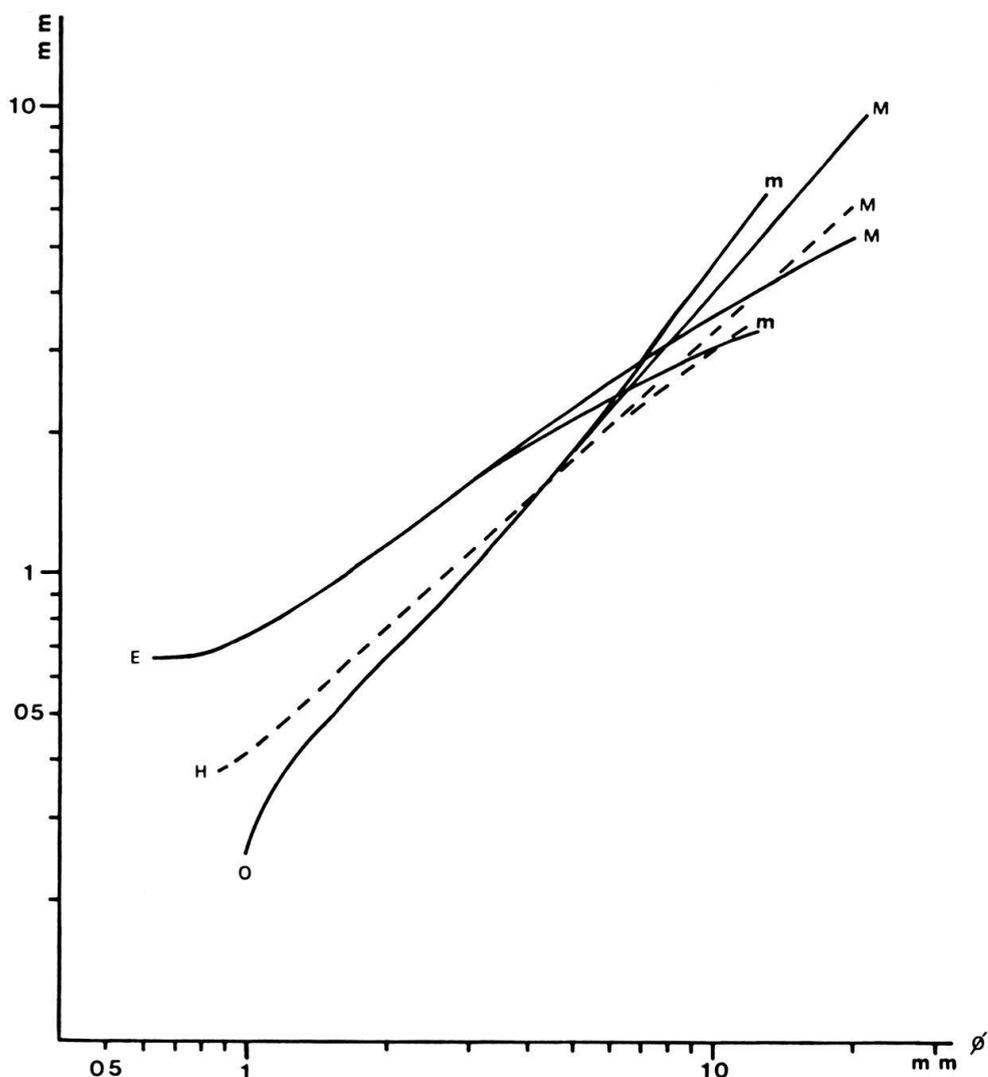


Fig. 34. Courbes de croissance ajustées: *m* = *C. gr. gemma*; *M* = *P. gr. verticosum*. *O* = ombilic; *E* = épaisseur; *H* = hauteur. Report en fonction du diamètre. Echelle logarithmique.  
Nombre total de mesures: environ 600.

un moule interne qui en est dépourvu; une forme dont la coquille est ornée de côtes ventrales ininterrompues dans la partie médiane peut montrer un moule interne où ces côtes sont interrompues etc....

Ces particularités morphologiques sont dûes à l'existence d'une «couche pré-septale» qui tapisse la portion apicale de la loge d'habitation et qui modifie ainsi la morphologie du moule interne par rapport à la morphologie réelle de la coquille. Comme notre optique taxonomique des *Dactylioceratidae* est basée sur la forme de la coquille et sur la présence (ou l'absence) des épines, il est clair que cette couche pré-septale peut nous poser des problèmes. Dans la note citée plus haut, nous avons montré qu'il était en général possible de connaître la morphologie externe de la conothèque grâce à l'étude des caractères du moule interne, notamment par l'observation de la partie de la loge d'habitation (portion aperturale) qui n'est pas oblitérée par la couche pré-septale et dont l'ornementation est identique (à peu près) à celle d'un moule externe. Nous avons également souligné que, dans de nombreux cas, la

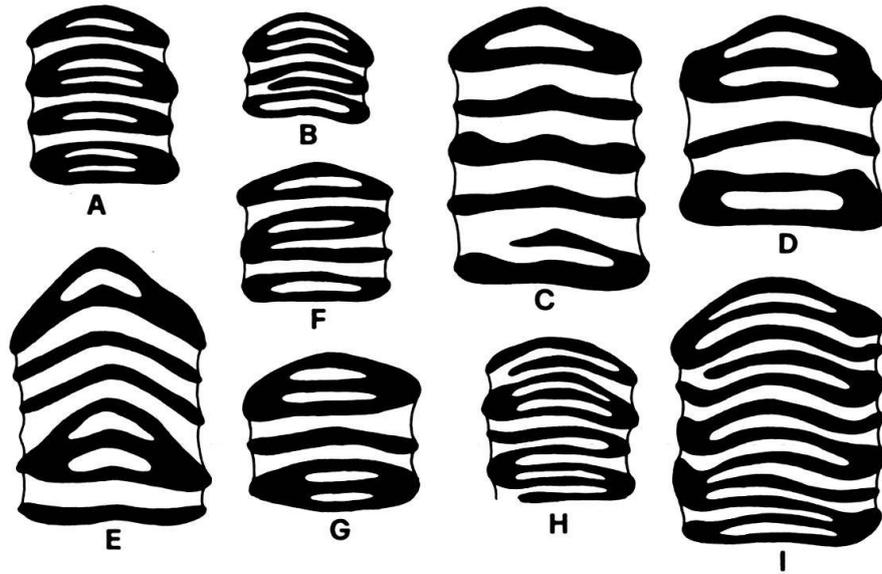


Fig. 35. Quelques types d'ornementation ventrale gemmoïde.

- A: *Collina gemma* BON. Original de GALLITELLI (1970, pl. 6, fig. 5c);  $\varnothing$  = environ 18 mm.  
 B: *Collina* gr. *gemma* Individu n° 45206 provenant du Clapier niv. 10;  $\varnothing$  = 10 mm.  
 C: *Collina* gr. *gemma*. Individu n° 45207 provenant de Larbussel niv. 9 sup.; Ep. = Haut. = 9,0 mm.  
 D: *Collina* gr. *gemma*. Individu n° 45208 provenant de Larbussel, niv. 9 sup.;  $\varnothing$  = 30 mm.  
 E: *Collina lauxi* (MON.), néotype dans GUEX 1972.  $\varnothing$  = 12 mm.  
 F: *Collina* gr. *gemma*. Individu n° 45211 provenant du Clapier, niv. 10;  $\varnothing$  = 17 mm.  
 G: *Collina* gr. *gemma*. Individu n° 45209 provenant du Tournadous, niv. 18;  $\varnothing$  = 25 mm.  
 H: *Collina* gr. *gemma*. Individu n° 45210 provenant du Clapier niv. 10;  $\varnothing$  = 12 mm.  
 I: *Collina linæ* P. et V. Original GUEX 1972, n° G 105;  $\varnothing$  = 11 mm.

couche préseptale des *Dactylioceratidae* laissait un vide entre elle-même et les parties saillantes de la conothèque (côtes tranchantes, épines creuses). Au sein d'une même espèce, la couche préseptale peut mouler plus ou moins bien ces parties saillantes. Il en découle une certaine variabilité morphologique des moules internes, dûe uniquement à la présence de cette couche. Comme nous l'avons déjà rappelé, une même espèce peut montrer (ou ne pas montrer) une interruption médiane des côtes ventrales dans la partie du moule interne où la couche préseptale existe. D'autre part, une même espèce, conservée à l'état de moule interne, peut être ornée d'épines ou en être dépourvue suivant les caprices de cette couche préseptale. En conséquence une conclusion s'impose: les caractères morphologiques des moules internes qui découlent strictement de la présence de la couche préseptale ne devraient pas être utilisés dans la systématique au niveau du genre.

Il nous reste donc à montrer maintenant que l'ornementation ventrale des *Collina nicklesi* et *C. zitteli* est en réalité de type gemmoïde, bien qu'en première analyse ce semble ne pas être le cas: la différence qui paraît exister entre l'ornementation ventrale de ces *Collina* et le motif gemmoïde typique est précisément dûe à la présence de la couche préseptale.

La figure 36 illustre une *Collina zitteli* (= homologue microconche de *N. crateriforme*). Chez cette forme, la couche préseptale moule correctement l'intérieur de la conothèque sur une partie de la loge d'habitation: dans cette portion de la loge, les épines sont creuses (représentées par un tubercule en tête de clou) et le motif ventral

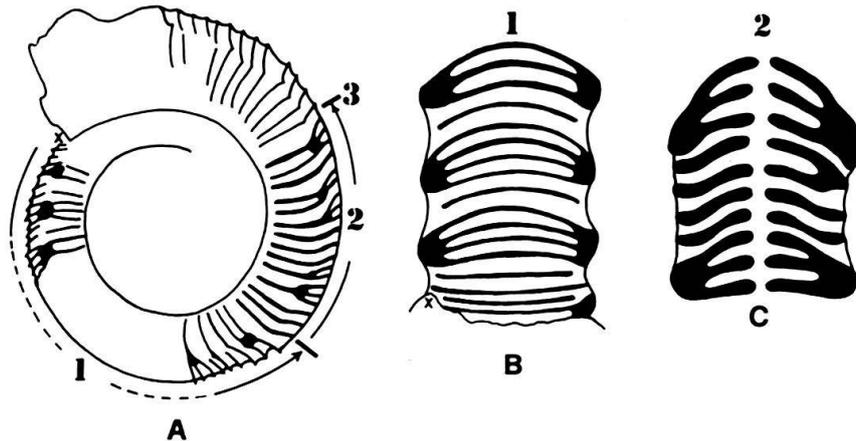


Fig. 36. *Collina zitteli* (OPPEL). Original GUEX 1972, n° G 103.

A: Vue latérale: 1. Zone où la couche préseptale moule l'intérieur de la conothèque. 2. Zone où la couche préseptale n'adhère pas complètement à la conothèque. 3. Fin de la couche préseptale.

B: Vue ventrale de la zone 1 ( $\varnothing = 10$  mm).

C: Vue ventrale de la zone 2 ( $\varnothing = 14$  mm).

paraît être non-gemmoïde (fig. 36 B). En revanche, vers la fin de la zone qu'elle oblitère, la couche préseptale n'épouse pas parfaitement la forme intérieure de la conothèque: les côtes sont mousses et l'ornementation est typiquement gemmoïde (fig. 36 C). Il est donc clair que ces différences d'ornementation ventrale sont dues uniquement à l'existence de la couche préseptale. Nous voyons ainsi que toutes les morpho-*Collina* connues (qu'elles soient homologues de *Nodicoeloceras* ou de *Porpoceras*) ont une ornementation ventrale de type gemmoïde.

*La tuberculation:* Dans les tours qui précèdent immédiatement la loge d'habitation adulte, certains microconches de *Nodicoeloceras* (*C. nicklesi*, *zitteli* et *spinata*) sont ornés de longues épines. Ce caractère morphologique s'observe aussi chez certaines *Collina* s. s. (p. ex. *C. linae* in GUEX 1972, pl. X, fig. 10): il n'est donc pas exclusivement caractéristique des «*Collina (Nodi.)*».

### Conclusion

Il n'est actuellement pas possible de mettre en évidence un critère morphologique permettant d'établir une diagnose différentielle non équivoque s'appliquant uniquement aux *Collina* homologues de *Nodicoeloceras*. On nous objectera certainement qu'une évidence phylogénétique doit prendre le pas sur des considérations purement morphologiques. A ceci nous répondrons que les données phylogénétiques sûres, qui pourraient autoriser une distinction taxonomique entre «*Collina (Nodi.)*» et «*Collina (Porpo.)*» sont encore insuffisantes. Il est clair que les morpho-*Collina* que l'on sait être des microconches de *Nodicoeloceras* diffèrent de celles qui sont homologues de *Porpoceras*. Les différences qui les séparent sont toutefois d'ordre spécifique: si elles avaient une signification générique, elles seraient suffisamment nettes pour permettre l'élaboration d'une diagnose différentielle exclusive, ce qui n'est pas le cas. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous préférons conserver le point de vue

typologiste, quitte à introduire plus tard un taxon nouveau pour classer ces microconches problématiques.

Remarque: On peut aussi faire remarquer que le fait de classer les «*Collina (Nodi.)*» dans un taxon indépendant ne résoudrait probablement pas le problème des correspondances multiples du morphogénère *Collina*. Nous nous expliquons:

a) Les rares *Transicoeloceras viallii* que nous avons trouvés sont associés à *Nodicoeloceras dayi*. *T. viallii*, dans sa forme typique, se distingue de *N. dayi* par son ombilic beaucoup plus étroit et ses tours plus déprimés. En dehors de cela, la morphologie des deux «espèces» est très voisine: certains *N. dayi* à tours internes fortement tuberculés et ombilic étroit donnent à penser que des formes intermédiaires entre les deux groupes devraient exister. De là à présumer que les homologues microconches des *Transicoeloceras* sont très voisins de ceux des *Nodicoeloceras* du Toarcien moyen, il n'y a qu'un pas.

b) Le genre *Platystrophites* LEVI-SETTI et PINNA montre les caractères essentiels de *Porpoceras*: il s'en distingue uniquement par la forme plus trapue. Il est à notre avis presque certain que ses homologues microconches sont des *Collina* s. s. bien que cette question n'ait pas encore été étudiée.

### *Collina–Nodicoeloceras*

Population étudiée: plus de 80 individus provenant du Clavier niv. 30, sous-zone à *Semipolitum* (dans GUEX 1972).

Taxonomie: pages précédentes et GUEX 1971.

Illustrations complémentaires: MONESTIER 1931: Pl. I, fig. 7, 13, 17, 27, 29, 30; GUEX 1971: Pl. II, fig. 1, 3; GUEX 1972: Pl. IX, fig. 4, 7, 10, 13; pl. X, fig. 5.

### *Collina nicklesi* GUEX

Pl. II, fig. 10, 11, 12, 13, 14; texte-fig. 37, 39, 41, 43, 45

#### Description ontogénique

Coquille lisse jusqu'à un diamètre moyen de 1,8 mm. A partir de ce diamètre, les tubercules marginaux apparaissent et les côtes latérales se développent ultérieurement à partir de ceux-ci (fig. 39, 41). Les côtes surmontées d'un tubercule s'espacent progressivement et des côtes non tuberculées de plus en plus nombreuses s'intercalent entre elles. La costulation ventrale apparaît à un diamètre moyen de 6,5 mm. L'ontogénèse suturale est illustrée par la figure 43. La variation des paramètres biométriques (D, O, E, H) est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 45). La forme des tours (fig. 37) est cadicône jusqu'à la fin du phragmocône mature. La loge d'habitation tend à devenir quadratique tout en restant déprimée. Elle développe parfois une légère surélévation médio-ventrale. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 8,7 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand individu de notre matériel a un phragmocône de 10,5 mm de diamètre.

*Nodicoeloceras dayi* (REYNES)

Pl. II, fig. 5, 6, 7, 8, 9; texte-fig. 38, 40, 42, 44, 45

## Description ontogénique

Coquille lisse jusqu'à un diamètre moyen de 1,8 mm. A partir de ce diamètre, les tubercules marginaux apparaissent. Les côtes latérales se développent ultérieurement à partir de ceux-ci (fig. 40, 42). Les tubercules s'espacent progressivement et des côtes non-tuberculées de plus en plus nombreuses s'intercalent entre les côtes tuberculées. La costulation ventrale apparaît à un diamètre moyen de 6,9 mm. L'ontogénèse suturale est illustrée par la figure 44. La variation des paramètres biométriques (D, O, E, H) est illustrée par les courbes de croissance ajustées (fig. 45). La forme de la coquille est cadicône jusqu'à la fin du phragmocône mature (fig. 38). La loge d'habitation adulte tend à acquérir une section ovoïde déprimée, et elle perd la tuberculation. Le diamètre moyen du phragmocône mature est de 17 mm (moyenne sur 10 individus adultes). Le plus grand individu adulte de notre matériel a un phragmocône de 19,5 mm de diamètre.

Remarques: 1. GALLITELLI (1969, tab. 2) a montré que les *Nodicoeloceras ghinii* et *N. broilii* apparaissent au début de la zone à *Bifrons* de l'Apennin et s'éteignent dans la partie inférieure de la zone à *Erbaense*. Nous devons remarquer ici que *Nodicoeloceras dayi* est une forme très voisine de ces deux espèces méditerranéennes (cf. la forme illustrée dans GUEx 1971, pl. II, fig. 1: individu adulte et presque complet). Nous ne serions donc pas étonné si leurs homologues microconches montraient également une morphologie proche de celle du correspondant microconche de *N. dayi*,

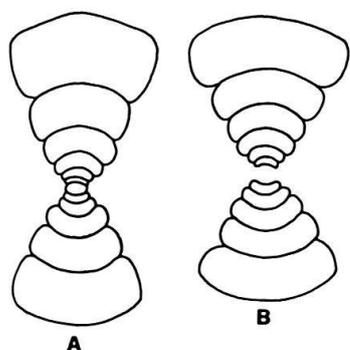


Fig. 37. *Collina nicklesi* GUEx.  
Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 8,4$  mm; B:  $\varnothing = 8,0$  mm.

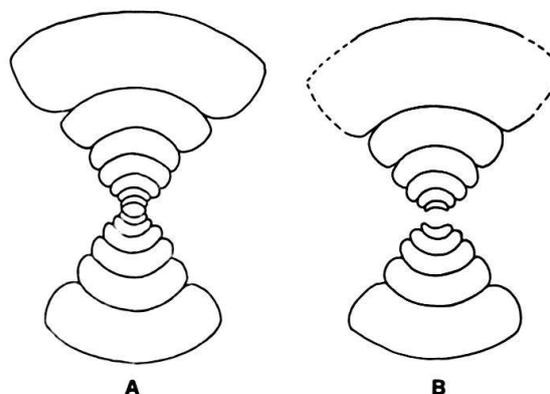


Fig. 38. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES).  
Sections d'individus juvéniles.  
A:  $\varnothing = 9,7$  mm; B:  $\varnothing = 10,5$  mm.

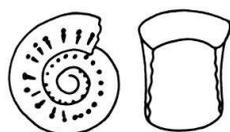


Fig. 39. *Collina nicklesi* GUEx.  
Premier stade orné.  
Individu de 4,5 mm de diamètre.

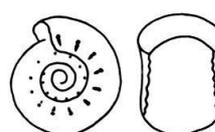


Fig. 40. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES).  
Premier stade orné.  
Individu de 4,4 mm de diamètre.

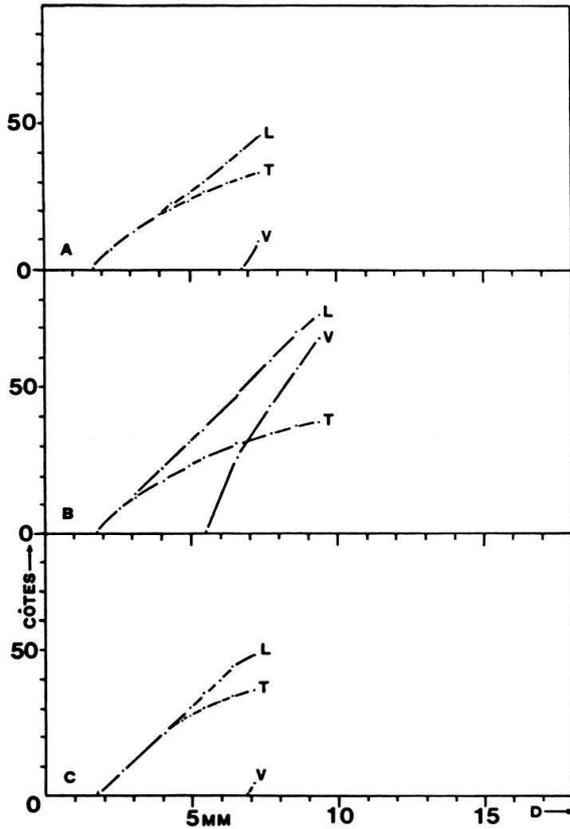


Fig. 41. *Collina nicklesi* GUEX.  
 Courbes de costulation. T = tubercules;  
 L = costulation latérale; V = costulation  
 ventrale. A: individu n° 45198; B: individu  
 n° 45199; C: individu n° 45200.

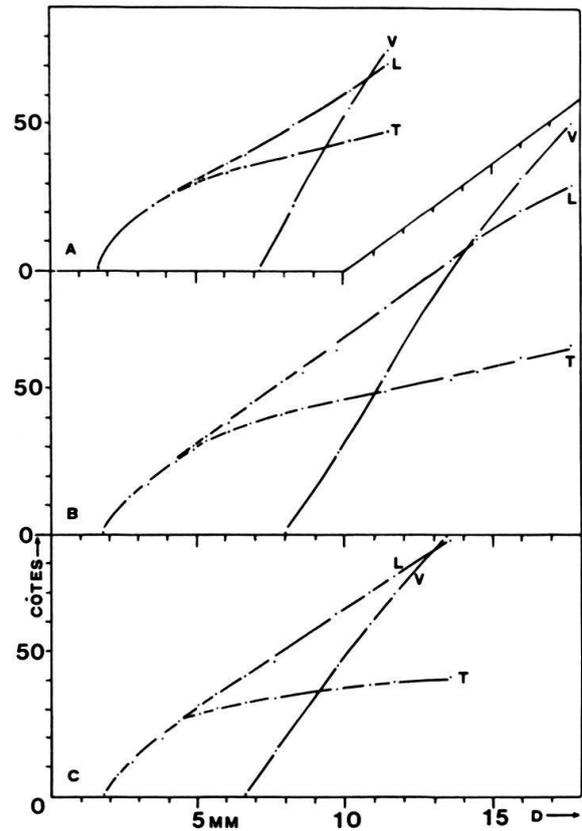


Fig. 42. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES).  
 Courbes de costulation. T = tubercules;  
 L = costulation latérale; V = costulation  
 ventrale; A: individu n° 45201; B: individu  
 n° 45202; C: individu n° 45203.

c'est à dire de *Collina nicklesi*. Cependant Gallitelli n'a pas décrit ni signalé d'ammonites microconches de ce type, associées aux *N. ghinii* et *N. broilii*. Plusieurs raisons peuvent expliquer ceci, mais nous n'en envisagerons qu'une: des ammonites microconches de très petite taille n'ont jamais été décrites dans le Toarcien de l'Apennin (p. ex. *Onychoceras*, *Pseudobrodieia*, *Micropolyplectus*, microconche de *Pseudogrammoceras* etc.). Il est donc possible que les coupes du Toarcien italien qui se prêtent à des études biostratigraphiques détaillées ne soient précisément pas situées dans des domaines écologiques favorables à la vie des formes microconches de petite taille (cf. STURANI 1967, 1971; GUEX 1970a et 1971, p. 236-237).

2. Nous relevons ici un point que nous avons omis de discuter dans notre « Révision de Monestier ... » (GUEX 1972). *Collina pseudoyoungi* GUEX montre plus d'affinités avec *C. nicklesi* qu'avec les « *Collina* (*Porpo.*) ». Son homologue macroconche est probablement *Porpoceras* (?) *crassicostatum* GUEX. Dans la diagnose différentielle de *P. crassicostatum*, nous aurions dû insister sur l'incertitude qui entache l'attribution générique de cette espèce: notre matériel ne comprend pas d'individu complet et il est possible qu'il s'agisse en réalité d'un *Nodicoeloceras*.

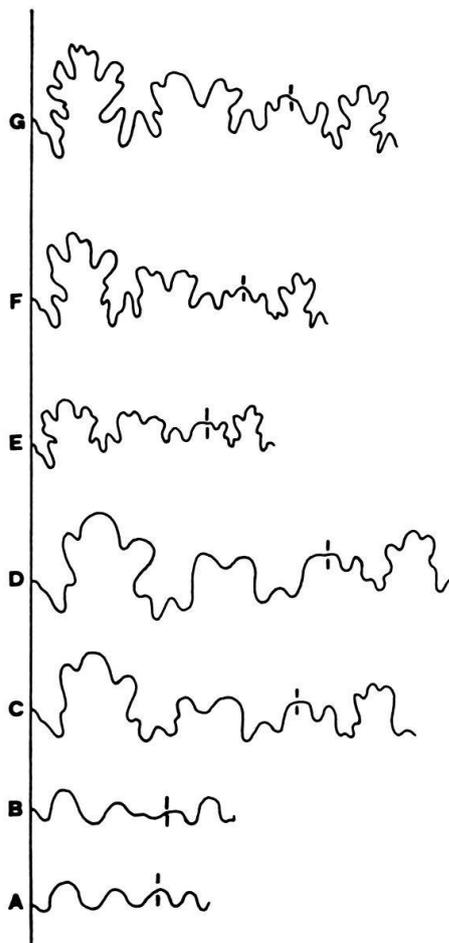


Fig. 43. *Collina nicklesi* GUEx.  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45204.  
A:  $\varnothing = 0,8$  mm; B:  $\varnothing = 1,2$  mm;  
C:  $\varnothing = 2,5$  mm; D:  $\varnothing = 3,2$  mm;  
E:  $\varnothing = 4,5$  mm; F:  $\varnothing = 6,0$  mm;  
G:  $\varnothing = 7,2$  mm.

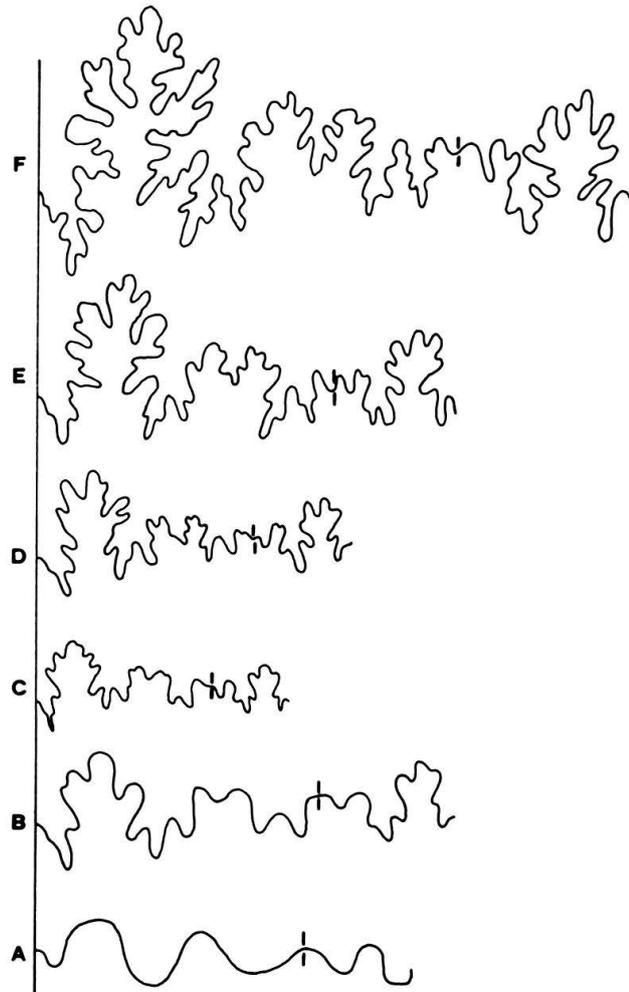


Fig. 44. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES).  
Ontogenèse suturale de l'individu n° 45205.  
A:  $\varnothing = 0,9$  mm; B:  $\varnothing = 3,2$  mm;  
C:  $\varnothing = 4,3$  mm; D:  $\varnothing = 5,5$  mm;  
E:  $\varnothing = 7,6$  mm; F:  $\varnothing = 11,0$  mm.

#### Extension verticale des genres étudiés (Europe et Méditerranée)

Dans le tableau ci-dessous, nous donnons la répartition verticale des genres étudiés ici, telle qu'on la connaît actuellement en Europe et dans la région méditerranéenne. Ce tableau a été établi par la compilation des données fournies par DONOVAN (1958), GABILLY et al. (1967-1971), GALLITELLI (1970), GUEx (1972, 1973), HOWARTH (1962), MOUTERDE (1967), MOUTERDE et al. (1971). Les données fournies par la littérature ont été interprétées en fonction du modèle taxonomique que nous utilisons, de sorte que les noms génériques publiés ici ne correspondent pas forcément avec ceux qui sont utilisés par les auteurs.

*Collina*: Les plus anciennes formes connues sont celles que nous avons décrites récemment (GUEx 1973): elles proviennent approximativement de la limite zone à *Tenuicostatum*-zone à *Falciferum*. Le genre n'a pas encore été décrit dans les sous-

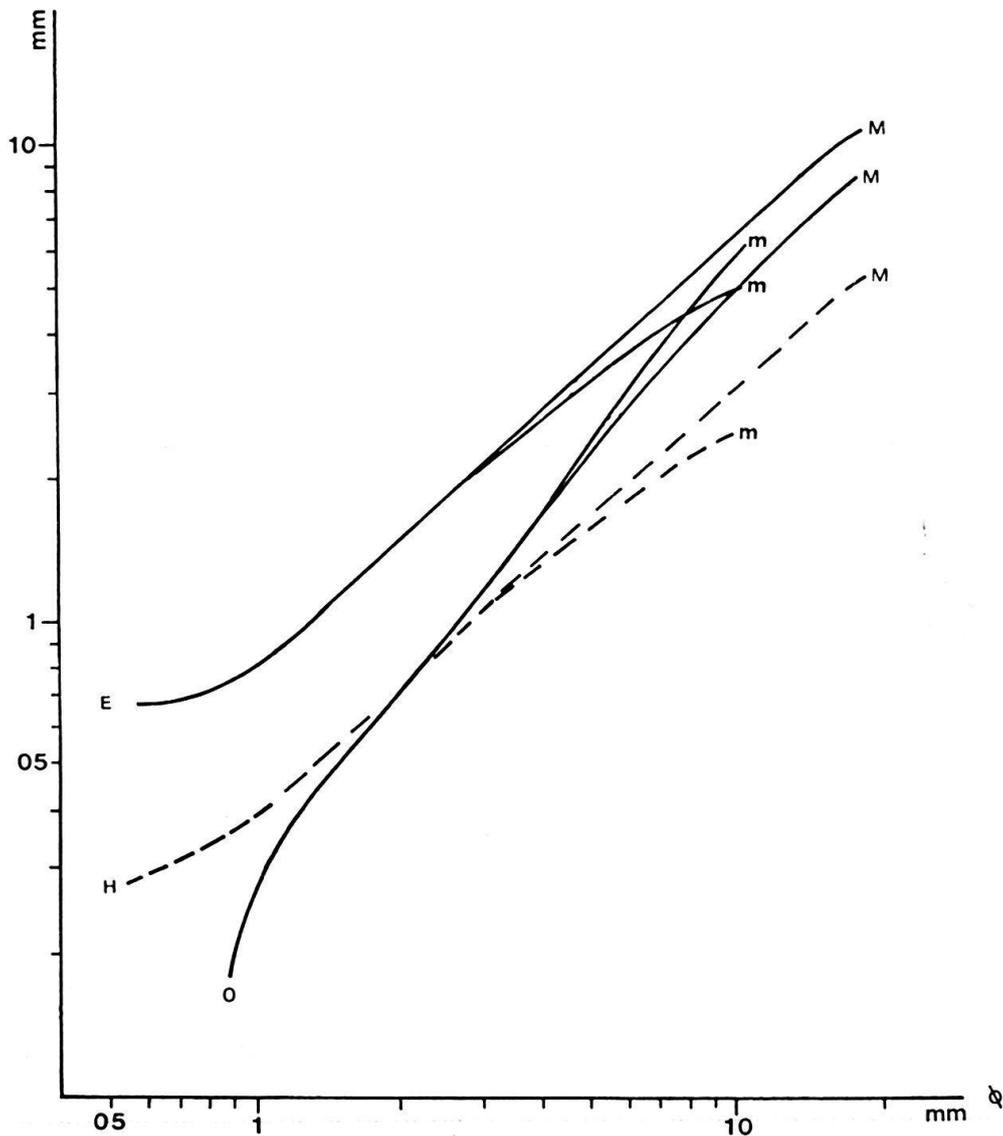


Fig. 45. Courbes de croissance ajustées: m = *C. nicklesi*; M = *N. dayi*. O = ombilic; E = épaisseur; H = hauteur. Report en fonction du diamètre. Echelle logarithmique. Nombre total de mesures: environ 900.

zones à *Falciferum* et *Sublevisoni*. Il est connu depuis longtemps dans les sous-zones à *Bifrons*, *Semipolitum*, *Variabilis* et *Illustris*.

*Nodicoeloceras*: Les plus anciennes formes connues proviennent de la base de la zone à *Falciferum* (HOWARTH 1962) et des niveaux situés au-dessous de *Hildaites levisoni* (GUEX 1973). Le genre persiste sans interruptions (d'après la documentation) jusque dans la partie inférieure de la zone à *Variabilis* (GALLITELLI 1970: *Nodicoeloceras ghinii* et *N. broilii*).

*Porpoceras*: Apparaît dans la sous-zone à *Falciferum* (GUEX 1973). Le genre est présent dans la sous-zone à *Sublevisoni* (*P. subarmatum*); il est fréquent dans les sous-zones à *Bifrons*, *Variabilis* et *Illustris*.

*Catacoeloceras* et *Mucrodactylites*: Apparaissent dans la sous-zone à *Falciferum* (GUEX 1973); existent dans la sous-zone à *Sublevisoni* (obs. inéd.); persistent jusque dans la partie inférieure de la sous-zone à *Illustris*.

TEN.		FALC.		BIFR.			VAR.			Zones
TE	SM	EX	FA	SU	BI	SE	VA	IL	VI	Sous-zones
										<b>GENRES</b>
Collina										
Nodicoeloceras										
Porpoceras										
Mucrodactylites										
Catacoeloceras										
Gabillytes										
Zugodactylites										

Fig. 46. Extension verticale des genres étudiés.

Zones: TEN. = *Tenuicostatum*; FALC. = *Falciferum*; BIFR. = *Bifrons*; VAR. = *Variabilis*.

Sous-zones: TE = *Tenuicostatum*; SM = *Semicelatum*; EX = *Exaratum*; FA = *Falciferum*; SU = *Sublevisoni*; BI = *Bifrons*; SE = *Semipolium*; VA = *Variabilis*; IL = *Illustris*; VI = *Vitiosa*.

*Zugodactylites* et *Gabillytes*: Semblent être strictement limités à la sous-zone à *Sublevisoni* et à la partie inférieure de la sous-zone à *Bifrons*.

Remarque: Dans la discussion phylogénétique qui suit, nous nous limitons aux genres macroconches, car il est évident que les données précises sur le dimorphisme des *Dactylioceratidae* sont encore trop fragmentaires.

### Remarques sur la phylogénèse

A l'extrême base du Toarcien, on trouve deux groupes morphologiques très différents:

1. Des formes à tours ovoïdes non tuberculés tout au long de l'ontogénèse: *Dactylioceras*.

2. Des formes intégralement tuberculées à tours internes cadicônes. Certaines de ces formes sont très voisines du genre *Catacoeloceras*: «*Catacoeloceras*» quasi-homéomorphe de certaines espèces du Toarcien moyen, trouvé par Jean Gabilly dans l'horizon à *Paltus* du Poitou (cf. GUEX 1971, p. 240).

«*Coeloceras compactum*» décrit par Schmidt-Effing (1972, pl. I, fig. 1), provenant du niveau à *D. mirabile* de Castrovido (Espagne).

D'autres ressemblent plus aux *Porpoceras* (tuberculation et costulation forte):

«*Catacoeloceras indunense*» décrit par CANTALUPPI et SAVI (1968, pl. XIX, fig. 11), provenant du niveau à *D. mirabile* du Molino Grasso (Appenin). *Kedonoceras compactum* DAGIS (1968, pl. I, fig. 1), probablement d'âge Toarcien inférieur basal.

En 1971, nous avons considéré le genre *Kedonoceras* DAGIS comme un synonyme de *Porpoceras* BUCK. car le genre de Dagis montre les caractères morphologiques essen-

tiels de celui de Buckman. Ici, pour la commodité de la discussion, nous revenons sur notre opinion antérieure: à titre provisoire, nous utiliserons le genre *Kedonoceras* pour grouper les formes du Toarcien inférieur basal qui sont intégralement tuberculées et montrent des tours internes cadicônes, sans regard à leur type de spination (cf. GUEX 1971, p. 229: distinction entre *Catacoeloceras* et *Porpoceras*). En d'autres termes, nous groupons dans ce genre des formes anciennes qui sont soit de type *Porpoceras*, soit de type *Catacoeloceras*. Ça n'est pas très objectif, mais c'est pratique: d'une part on ne connaît qu'un nombre très réduit d'individus de cet âge montrant les caractères morphologiques mentionnés plus haut; d'autre part on ne sait encore rien du dimorphisme de ce groupe (ce qui est bien normal si l'on prend en considération la très faible documentation actuellement établie).

### *Dactylioceras*

#### 1. Origine

Nous avons émis l'hypothèse que ce genre devait trouver son origine chez les *Reynesoceras* (pris ici dans un sens large et groupant les formes que Pinna et Levi-Setti ont dénommées *Aveyronoceras*). SCHMIDT-EFFING (1972, p. 172) estime que notre opinion est «invraisemblable», aussi nous efforçons-nous de la justifier:

Les *Reynesoceras* (s. l.) sont construits sur le même schéma morphologique que les *Nodicoeloceras* et en diffèrent par leur costulation adulte. Il s'agit de formes à tours internes cadicônes tuberculés, devenant ovoïdes non tuberculés au stade adulte. Cette variation géométrique, qui s'opère au cours de l'ontogenèse, nous enseigne que l'apparition des tours ovoïdes est de toute évidence liée à la perte de la tuberculation. Il est donc aisé d'imaginer que si un tel processus se poursuit de manière palingénétique au cours de l'évolution, les *Reynesoceras* doivent donner naissance, géométriquement, à des *Dactylioceras*: tours ovoïdes non tuberculés tout au long de l'ontogenèse. Cette hypothèse est compatible avec les faits biostratigraphiques: DEAN, DONOVAN et HOWARTH (1961) signalent la coexistence de *Dactylioceras directum* et de *Pleuroceras*. Notre ami Milos Rakus nous a montré un *Dactylioceras* qu'il a récolté in situ au-dessous des *Pleuroceras*: cette découverte est unique et importante.

Quant à l'origine des *Reynesoceras* s. l. eux-mêmes, elle semble devoir être cherchée chez les *Coeloderoceras* du Carixien: perte de la tuberculation adulte (→ tours arrondis) et perte de la rangée interne de tubercules juvéniles.

#### 2. Descendance

Le genre *Dactylioceras* persiste jusqu'au sommet de la sous-zone à *Sublevisoni*. Dans cette sous-zone (peut-être même avant), il donne naissance aux *Peronoceras* par développement d'une forte tuberculation dans la morphologie adulte. Dans la même sous-zone il donne naissance aux *Zugodactylites* par développement d'une fine spination sur la bordure ventro-latérale.

### «*Kedonoceras*»

#### 1. Origine

L'origine des «*Kedonoceras*» est plus problématique. Les données biostratigraphiques précises actuellement publiées semblent montrer que les formes intégralement

tuberculées à tours internes cadicônes sont absentes au Domérien. Pour cette raison (et en l'absence d'arguments contradictoires), nous pensons que ce groupe doit aussi descendre des *Reynesoceras* s.l. Le processus évolutif ayant engendré ce groupe serait alors complètement différent de celui qui a donné naissance aux *Dactylioceras*. En effet, si l'origine des *Dactylioceras* s'explique aisément par un processus palingénétique (de caractère continu), la relation présumée «*Reynesoceras*» → «*Kedonoceras*» relève d'une variation brutale dans laquelle le groupe nouveau (*Kedonoceras*) a des caractères morphologiques analogues (globalement) à ceux de certains *Eoderocera-tidae* «évolués» du Carixien (par exemple: *Coeloderoceras inaequicostatum* FUCINI).

2. Descendance

La première apparition des *Nodicoeloceras* survient vers la limite zone à *Tenuicostatum*–zone à *Falciferum*: l'origine de ce genre chez les «*Kedonoceras*» du Toarcien basal par perte de la tuberculation dans la morphologie adulte nous paraît assez probable.

C'est d'autre part dans la zone à *Falciferum* que s'individualisent les *Porpoceras* et *Catacoeloceras* (plus typiques du Toarcien moyen). L'origine de ces deux genres chez leur quasi-homéomorphe du Toarcien basal ne fait à nos yeux aucun doute. Le fait que *Mucrodactylites* a toujours été considéré comme un synonyme de *Collina* parle d'ailleurs en faveur d'une origine commune de leurs homologues macroconches respectifs. A ce propos on peut souligner que certains *Mucrodactylites* ressemblent effectivement beaucoup, en première approximation, à de vraies *Collina*: ils s'en distinguent par leur ornementation ventrale qui n'est jamais gemmoïde.

Dans la figure ci-dessous, nous résumons schématiquement la discussion phylogénétique qui précède.

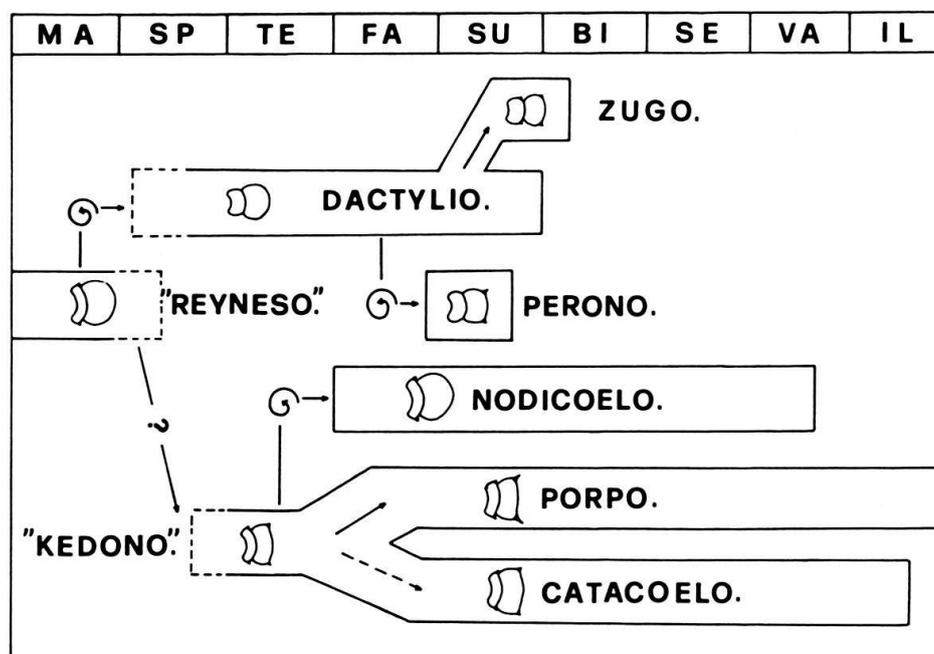


Fig. 47. Schéma phylogénétique: les petites spirales symbolisent les variations palingénétiques (cf. texte). Unités biostratigraphiques: MA = zone à *Margaritatus*; SP = zone à *Spinatum*; autres abréviations: cf. légende textfigure 46.

### Notes critiques

Trois publications récentes sur les Dactylioceratidae sont en contradiction avec nos déductions taxonomiques et phylogénétiques. Nous en donnons une brève analyse.

#### I. PINNA et LEVI-SETTI 1971: *Dactylioceratidae della Provincia Mediterranea*

Le Dr. G. Pinna nous a informé qu'il avait modifié certaines de ses vues et qu'il préparait une mise au point visant à corriger les inexactitudes de terminologie biostratigraphique qui se trouvent dans la publication citée (corrélations entre NW-Europe et Méditerranée; extension verticale de certains genres: op. cit., p. 57-58). Nous ne discuterons donc pas les implications que ces inexactitudes ont sur les interprétations phylogénétiques et zoogéographiques. Nous nous bornerons à justifier notre opinion sur les genres *Telodactylites* et *Mesodactylites* proposés par Pinna et Levi-Setti.

##### a) *Telodactylites*

L'espèce-type de ce genre est l'*A. desplacei* D'ORB. Cette espèce pose un problème, car la diagnose originale («observations», D'ORB. 1844, p. 335) ne correspond absolument pas à l'individu que d'Orbigny a figuré (Lectotype: Pl. 107). Les «observations» de d'Orbigny peuvent se résumer ainsi: L'*Ammonites desplacei* a des tours internes très déprimés, tuberculés, devenant arrondis non tuberculés dans la morphologie adulte. C'est une description de *Nodicoeloceras*. La figure originale nous montre toutefois une ammonite fortement tuberculée dans sa morphologie adulte et apparemment non tuberculée dans le stade juvénile. Grâce à l'obligeance du Professeur J. Sornay, nous possédons un moulage de l'individu qui a selon toute vraisemblance servi de modèle à la figuration originale et qui peut de ce fait être considéré comme le lectotype de l'espèce: cette ammonite a des tours internes imparfaitement conservés, mais ils semblent bien être non tuberculés et ovoïdes: il s'agirait donc d'un *Peronoceras*.

De toute manière cette espèce de d'Orbigny ne montre aucun caractère morphologique qui peut justifier la création d'un genre nouveau, en raison même des incertitudes qui subsistent sur la forme de ses tours internes.

Une partie des *Telodactylites* figurés par Pinna et Levi-Setti sont des *Nodicoeloceras* (pl. X, fig. 1-5, 7, 10, 11, 13, 14), d'autres sont des *Porpoceras* (pl. XI, fig. 1, 2, 12?), d'autres encore sont plus difficiles à interpréter et pourraient être soit des *Porpoceras* soit des *Nodicoeloceras* (pl. X, fig. 6, 8, 9, 12; pl. XI, fig. 14).

##### b) *Mesodactylites*

La création d'un genre nouveau (*Mesodactylites*) pour classer les formes toarciennes à tours internes cadicônes tuberculés devenant ovoïdes non tuberculés dans la morphologie adulte nous paraît injustifiée. Le genre *Nodicoeloceras* caractérise en effet exactement les espèces italiennes que Pinna et Levi-Setti ont groupées en *Mesodactylites*. Le morphogène *Nodicoeloceras*, très homogène, apparaît environ à la limite zone à *Tenuicostatum*-zone à *Falciferum* et il persiste sans interruption jusque dans la partie inférieure de la zone à *Erbaense*. Pinna et Levi-Setti le font dériver des *Orthodactylites* (= *Dactylioceras*). Pour de simples raisons géométriques, nous

pensons que cette origine est peu probable: nous voyons mal en effet comment un *Dactylioceras*, dont la morphologie est ovoïde non tuberculée tout au long de l'ontogénèse, pourrait donner naissance à un groupe dont les tours internes sont cadicônes tuberculés (cf. p. 577 «Remarques sur la phylogénèse»).

## II. ATROPS 1972: *Le genre Collina. Mise en évidence d'un dimorphisme*

ATROPS (op. cit., p. 1597) a constaté qu'il existait des *Collina* de grande taille et des *Collina* de petite taille. Il estime que les grandes *Collina* sont des macroconches. En conséquence il introduit un sous-genre nouveau pour les classer: *Collinites*, dont l'espèce-type est *C. meneghinii* (BON.). Le sous-genre *Collina* est réservé aux formes microconches et l'espèce-type de ce sous-genre est *C. gemma* (BON.). Ces deux sous-genres sont subordonnés au genre *Collina* BON.

Quelques remarques:

a) Il semble évident que le critère taille n'implique pas, en soi, l'existence d'un dimorphisme. Les morphospecies de petite taille ne sont pas forcément des microconches et les morphospecies de taille relativement grande ne sont pas toutes des macroconches. Atrops invoque l'existence d'un hiatus entre le diamètre maximum de *C. gemma* et celui de *C. meneghinii*, mais il ne réfute pas l'opinion de Pinna et Levi-Setti qui prétendent que ces deux «espèces» sont synonymes et s'intègrent dans un même domaine de variabilité. A ce propos, il n'envisage nullement qu'il puisse exister plusieurs espèces de *Collina* différant (en partie) par leur taille.

b) Atrops ne mentionne pas l'existence des grands *Porpoceras* souvent figurés dans la littérature méditerranéenne. Or il est intéressant de noter que sa diagnose du sous-genre «*Collinites*» est une excellente description d'un *Porpoceras*: «Au cours de la croissance, la section s'aplatit, les côtes secondaires restant toujours fines, généralement sans trace de carène ni d'épaississement médio-ventral. (...); la ligne de suture est toujours beaucoup plus découpée que chez *Collina*.» Les grands *Porpoceras* méditerranéens de la sous-zone à *Gemma* (= *pro parte* zone à *Variabilis*) figurés dans la littérature correspondent à cette diagnose et sont justement les homologues macroconches des grandes *Collina* du groupe *meneghinii*. Leur diamètre maximum adulte est nettement supérieur à celui des plus grandes *Collina* connues. Il convient d'ailleurs de souligner que les caractères morphologiques de *C. meneghinii* s'intègrent réellement mal à la diagnose du «sous-genre» dont elle est l'espèce-type puisque l'holotype de cette morphospecies montre précisément la forte carène médio-ventrale caractéristique des *Dactylioceratidae* microconches.

c) Nous anticipons ici sur un problème qui sera discuté dans un travail en cours sur l'évolution des ammonites du Lias supérieur: Une opinion fréquemment émise par les auteurs veut que le dimorphisme morphologique s'accroisse au cours de l'évolution. Nos constatations personnelles ne nous permettent pas d'admettre ce point de vue. Chez les groupes que nous avons étudiés, le dimorphisme morphologique tend à diminuer au cours du temps. C'est notamment le cas dans le groupe *Porpoceras-Collina*. Les *Collina* anciennes sont petites et diffèrent sensiblement de leurs homologues macroconches. Elles sont ainsi faciles à identifier comme microconches. Les *Collina* récentes (zone à *Variabilis*) ont souvent une taille assez grande. Dépourvues de leur loge d'habitation, il devient presque impossible de les distinguer des

*Porpoceras* juvéniles. Les indications que nous donnons ici n'ont nullement le caractère d'une démonstration: elles expliquent seulement pourquoi nous pensons qu'une confusion entre *Collina* et *Porpoceras* récents est parfaitement compréhensible. Il est d'ailleurs possible que le phénomène mentionné plus haut soit assez général. ZIEGLER (1972) tend à développer une théorie selon laquelle les groupes macroconches descendent des microconches. Son point de vue est fondé sur l'étude des *Aulacostephanus* microconches, dont l'évolution est caractérisée par un accroissement progressif de la taille. Ziegler pense que *Aulacostephanus autissiodorensis* (macroconche) descend de *A. volgensis* (microconche) par perte des apophyses jugales chez les descendants de cette dernière espèce. On peut faire remarquer qu'un accroissement progressif de la taille des microconches implique une diminution du dimorphisme morphologique par rapport à leurs homologues macroconches. Cela n'implique pas que les microconches se transforment en macroconches au cours de l'évolution.

d) Pour terminer, nous devons encore réfuter quelques affirmations avancées par Atrops:

p. 1599, cet auteur écrit: «*Ainsi, <Collina> nicklesi GUEX, équivalent microconche des Porpoceras du groupe vortex subarmatum, se sépare nettement des Collina du groupe gemma par sa section épaisse, son aire ventrale large ...*»

Réponse: 1. Les homologues microconches des *Porpoceras* du groupe *vortex* (sous-zone à *Bifrons*) sont voisins de *C. gemma* (cf. p. 559).

2. Les homologues microconches des *Porpoceras* du groupe *subarmatum* (sous-zone à *Sublevisoni*) ne sont pas connus.

3. GUEX (1971, p. 238) affirme que *C. nicklesi* est l'homologue microconche de *Nodicoeloceras dayi*.

4. Le lecteur peut comparer la variation du paramètre «épaisseur des tours» (E) de «*C.*» *nicklesi* (fig. 45) avec de *Collina* groupe *gemma* (fig. 34): il constatera qu'à diamètre égal, l'épaisseur des tours d'une «*C.*» *nicklesi* est identique à celle d'une *C. gemma* (N.B. la figure originale de l'espèce *nicklesi* est agrandie plus de 2 ×).

Le texte d'Atrops continue en ces termes: «Un nom nouveau s'impose donc pour caractériser les formes microconches de la zone à *Bifrons* de l'Aveyron»: le bien-fondé de cette opinion est loin d'être évident, comme nous l'avons vu dans la discussion relative à la position systématique des microconches de *Nodicoeloceras* (p. 565 et suiv.).

Atrops dit en outre: «*Notons enfin que M. F. Gallitelli-Wendt a récemment signalé de nombreuses espèces de <Peronoceras> (= Porpoceras?) dans la sous-zone à Gemma d'Italie centrale. Malheureusement aucune figure n'en est donnée ...*». Question: dans quel genre Atrops veut-il classer le *Porpoceras eucosmum* (LIP.-BONC.) figuré par GALLITELLI (1969, pl. VI, fig. 7; attribué à l'espèce *Peronoceras fibulatum*)?

Conclusion: Nous pensons que la majeure partie des *Collinites* d'Atrops sont des *Porpoceras*, le reste étant des grandes *Collina*. Il est probable que certaines *Collina* adultes soient plus grandes que les plus petits *Porpoceras* adultes qui constituent le matériel d'Atrops. Un tel phénomène est d'ailleurs connu: PALFRAMAN (1966, p. 297, 304) a trouvé un *Creniceras renggeri* dont le phragmocône mature a 17 mm, alors que le plus petit phragmocône mature de *T. richei* a un diamètre de 14 mm.

III. SCHMIDT-EFFING 1972: *Die Dactylioceratidae, eine Ammoniten-Familie des unteren Jura (Systematik, Stratigraphie, Zoogeographie, Phylogenie ...)*

Le travail de Schmidt-Effing nous a d'autant plus intéressé qu'il apparaît en partie comme une démolition systématique de notre note de 1971 sur la classification des *Dactylioceratidae*.

Nous ne ferons que passer en revue l'essentiel des concepts morphologiques, taxonomiques et biostratigraphiques de cet auteur.

1. Pour Schmidt-Effing (p. 39) il va de soi que si le dimorphisme d'un groupe est démontré, il faut donner aux micro- et macroconches le même nom spécifique et à fortiori les classer dans le même genre. La justesse de ce point de vue est loin d'être évidente (cf. p. 545 et suiv.).

2. Schmidt-Effing (p. 39) estime que la présence de tubercules dans les tours internes ne saurait être considérée comme un critère morphologique important et ne peut pas servir de point de départ à une classification des *Dactylioceratidae*. En conséquence de quoi il prétend (p. 109) que le genre *Rakusites* est un synonyme de *Dactylioceras* et que le genre *Porpoceras* est un synonyme de *Peronoceras* (p. 69). En d'autres termes, Schmidt-Effing classe des formes à tours internes tuberculés dans le même genre que des formes à tours internes non tuberculés. De même il classe des formes à tours internes cadicônes dans le même genre que des formes à tours internes ovoïdes. Cela implique simplement que cadicône = ovoïde et que tuberculé = non tuberculé. Ces égalités morphologiques sont difficiles à admettre.

3. Schmidt-Effing discute également les problèmes de la zonation du Toarcien (p. 181). L'étude de la littérature l'a amené à la conclusion que *Harpoceras falciferum* persistait jusque dans la zone à *Erbaense*. Il affirme d'autre part que cette espèce se trouve aussi au-dessous de *D. tenuicostatum* en Péninsule Ibérique. Ces considérations constituent d'après lui un exemple des difficultés que l'on peut rencontrer dans l'utilisation des espèces indicelles pour établir des corrélations entre deux provinces. Nous pensons plutôt que ces considérations constituent un exemple des effets que les déterminations erronées ont généralement sur les corrélations à grande échelle.

4. Schmidt-Effing expose aussi son opinion sur la phylogénèse des *Dactylioceratidae*. Dans le tableau qu'il a publié (p. 169) on constate que les genres *Coeloceras* et *Sphaerocoeloceras* sont présents dans le Toarcien moyen: c'est inexact. On constate aussi que le genre *Coeloderoceras* existe à la base du Toarcien inférieur: nous serions curieux de voir un *Eoderocerataceae* à tours internes bituberculés dans le Toarcien ... On constate encore que les *Collina* descendent des *Nodicoeloceras* et que les *Catacoeloceras* dérivent des *Dactylioceras* (syn. *Eodactylites*) etc. Comme le dit si bien Schmidt-Effing: «Neben stratigraphischen Bedenken ist es namentlich die Gehäusemorphologie, die eine solche Abstammung unwahrscheinlich macht.»

### Conclusions

Dans la première partie de cette note, les implications taxonomiques du dimorphisme sont une fois de plus discutées. Nous y exposons les raisons pour lesquelles nous classons les taxa microconches au niveau générique, et non sub-générique comme le veut la tradition. En bref ces raisons sont les suivantes: un système taxo-

nomique dans lequel les taxa microconches sont considérés comme des sous-genres des genres macroconches implique l'existence de subordinations multiples: en d'autres termes, un sous-genre microconche peut théoriquement être subordonné simultanément à plusieurs genres macroconches, ce qui est contraire aux principes mêmes du système taxonomique utilisé. Dans une deuxième partie, nous étudions le dimorphisme des genres macroconches *Zugodactylites*, *Catacoeloceras*, *Porpoceras* et *Nodicoeloceras* dont les homologues sont respectivement les genres *Gabillytes*, *Mucrodactylites* et *Collina*. Cette étude constitue la justification du modèle dichotomique que nous avons proposé en 1971 pour classer les *Dactylioceratidae* du Toarcien. A la fin de cette note, nous discutons brièvement la phylogénèse de cette famille. De même nous donnons la critique de trois publications récentes qui sont en désaccord avec nos déductions taxonomiques et phylogénétiques.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ATROPS, F. (1972): *Le genre Collina. Mise en évidence d'un dimorphisme*. C.r. Acad. Sci. Paris 275, D.
- CALLOMON, J. H. (1969): *Dimorphism in Jurassic Ammonites*. Dans: *Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa* (Schweitzerbart, Stuttgart).
- CANTALUPPI, G., et SAVI, A. (1968): *Le ammoniti di Molino Grasso d'Olona*. Atti Soc. ital. Sci. nat. 107/3.
- DAGIS, A. A. (1968): *Toarcian Ammonites (Dactylioceratidae) of Northern Siberia*. Bull. Inst. Geol. Geoph. 40 (Moscou; en russe).
- DEAN, W. T., DONOVAN, D. T., et HOWARTH, M. K. (1961): *The Liassic Ammonites Zones*. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 4.
- DONOVAN, D. T. (1958): *Ammonites Zones of the Toarcian of Southern Switzerland and Italy*. Eclogae geol. Helv. 51.
- D'ORBIGNY, A. (1842): *Paléontologie Française. Terrains jurassiques. Céphalopodes*. Cosson, Paris.
- GABILLY, J., ELMI, S., MATTEI, J., et MOUTERDE, R. (1971): *Toarcien*. Dans: *Les Zones du Jurassique en France*. C.r.S. Soc. géol. France 6.
- GALLITELLI, M. F. (1970): *Ammoniti e stratigrafia del Toarciano umbromarchigiano*. Boll. Soc. Pal. Ital. 8.
- GUEX, J. (1970a): *Sur le sexe des ammonites*. Bull. Lab. géol. Univ. Lausanne 178.
- (1970b): *Sur les moules internes des Dactylioceratidae*. (Bull. Lab. géol. Univ. Lausanne) 182.
- (1971): *Sur la classification des Dactylioceratidae*. Eclogae geol. Helv. 64/2.
- (1972): *Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier (1931)*. Eclogae geol. Helv. 65/3.
- (1973): *Aperçu biostratigraphique sur le Toarcien inférieur du Moyen-Atlas*. Eclogae geol. Helv. 66/3.
- HOWARTH, M. K. (1962): *The Jet Rock Series and the Alum Shale Series of the Yorkshire Coast*. Proc. York. Geol. Soc. 33/4.
- LEHMANN, U. (1968): *Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glazial-Geschiebe*. Mitt. Geol. Staatsinst. 37.
- MAKOWSKI, H. (1971): *Some Remarks on the Ontogenetic Development and Sexual Dimorphism in the Ammonoidea*. Acta Geol. Polon. 21/3.
- MANGOLD-WIRZ, K. (1963): *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane*. Lab. Arago. Hermann, Paris.
- MOUTERDE, R. (1967): *Le Lias du Portugal. Vue d'ensemble et divisions en zones*. Com. Serv. Geol. Portugal 52.
- MOUTERDE, R., RAMALHO, M., ROCHA, R. B., RUGET, C., et TINTANT, H. (1971): *Le Jurassique du Portugal. Esquisse stratigraphique et zonale*. Bol. Soc. Geol. Portugal 18.
- PALFRAMAN, D. F. B. (1966): *Variation and Ontogeny of some Oxfordian Ammonites*. Paleontology 9/2.
- PINNA, G., et LEVI-SETTI, F. (1971): *Dactylioceratidae della Provincia Mediterranea*. Mem. Soc. Ital. Sci. Nat. XIV/II.

- SCHMIDT-EFFING, R. (1972): *Die Dactylioceratidae, eine Ammoniten-Familie des unteren Jura*. Münster Forsch. Geol. Pal. 25/26.
- STURANI, C. (1967): *Réflexions sur les faciès lumachelliques du Dogger mésogéen*. Boll. Soc. Geol. Ital. 86/126.
- (1971): *Ammonites and Stratigraphy of the "Posidonia alpina" Beds of the Venetian Alps*. Mem. Ist. Geol. Min. Uni. Padova XXVIII.
- ZIEGLER, B. (1972): *Artbildung bei Ammoniten der Gattung Aulacostephanus (Oberjura)*. Jh. Ges. Nat. Württ. 127.

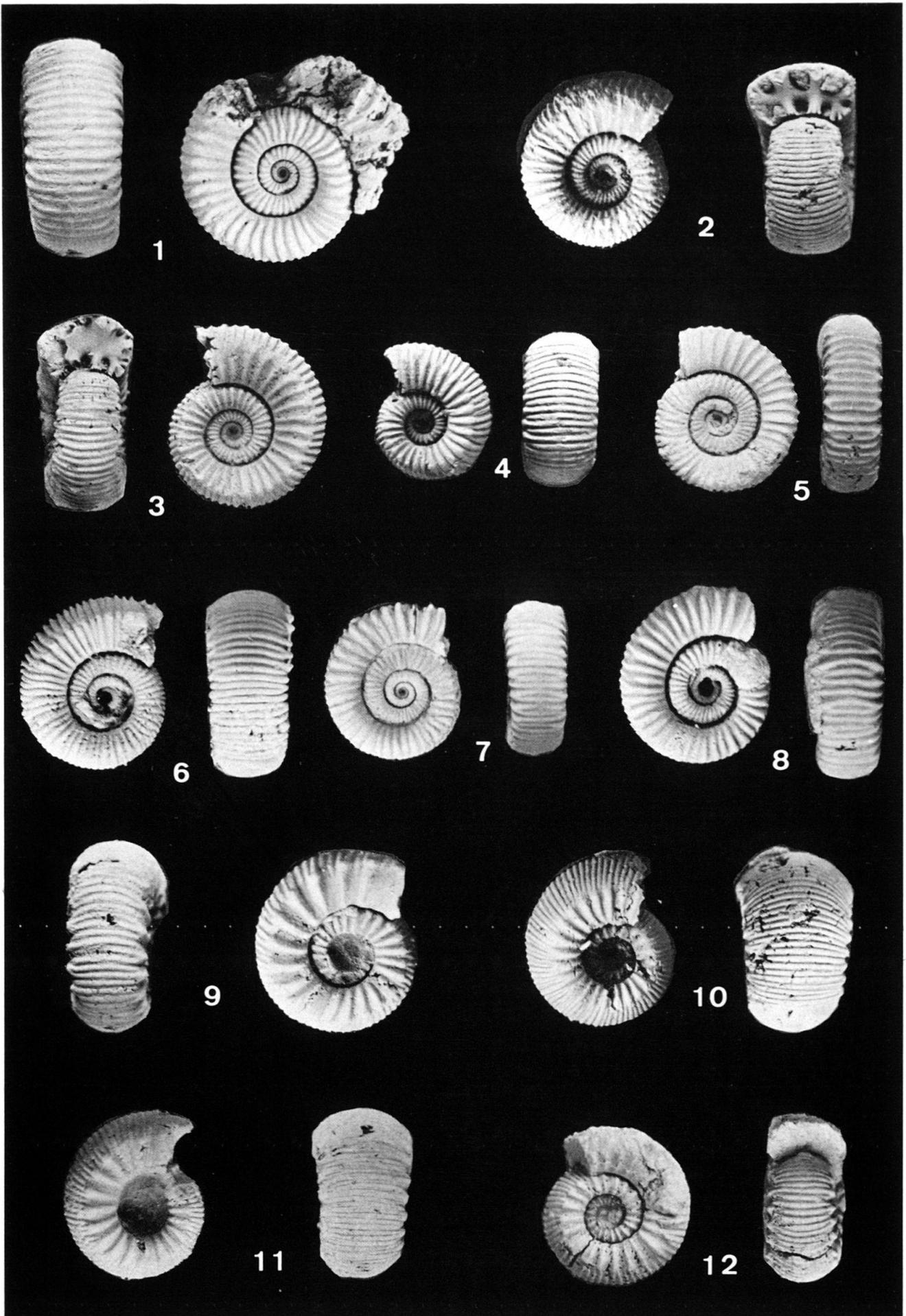
### Remerciements

Ce travail, commencé en 1969, a été achevé dans le cadre de la Bourse Burrus 1972. La Maison Burrus trouvera ici l'expression de mes remerciements. D'autre part les Professeurs H. Badoux, H. Masson et R. Trümpy m'ont aidé et stimulé par leurs avis critiques et je les en remercie cordialement.

Manuscrit déposé le 15 juin 1973.

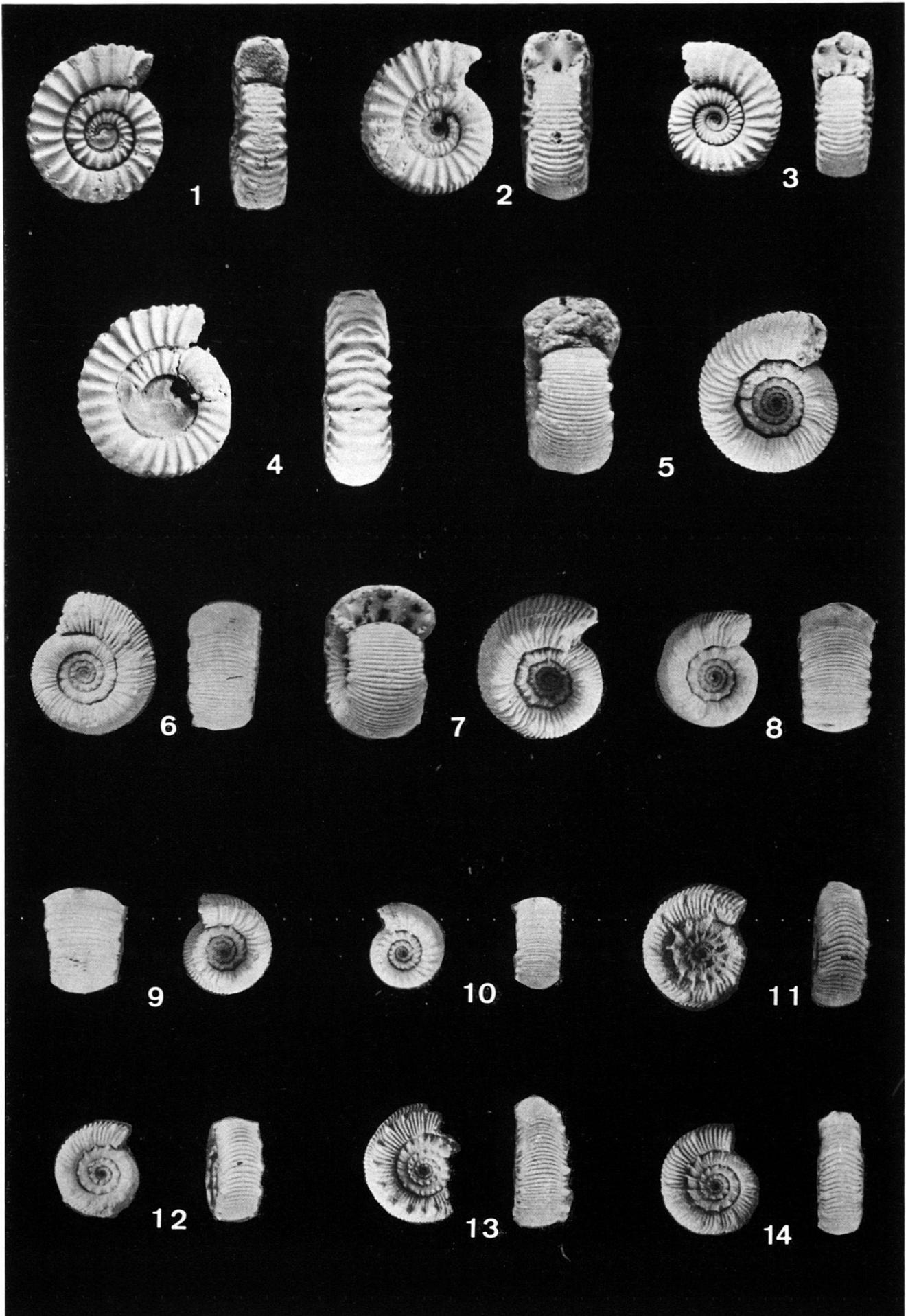
## Planche I

- Fig. 1. *Catacoeloceras jordani* GUEX. N° 45212. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 37,5 mm; O: 19,9 mm; E: 14 mm (c)
- Fig. 2. *Catacoeloceras jordani* GUEX. N° 45213. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 20,6 mm; O: 9,6 mm; E: 11,6 mm; H: 6,3 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 3. *Catacoeloceras jordani* GUEX. N° 45214. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 30,0 mm; O: 13,8 mm; E: 14,8 mm; H: 9,5 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 4. *Catacoeloceras jordani* GUEX. N° 45215. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  ] 16,6 mm; O: 6,5 mm; E: 8,3 mm; H: 5,5 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 5. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX. N° 45216. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 28,0 mm; O: 15,3 mm; H: 7,5 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$  : 22,2 mm.
- Fig. 6. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX. N° 45217. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 21,0 mm; O: 9,7 mm; E: 9,3 mm; H: 6,4 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$  : 16,4 mm.
- Fig. 7. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX. N° 45218. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 25,0 mm; O: 14,5 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$  : 18 mm (c).
- Fig. 8. *Mucrodactylites clapiensis* GUEX. N° 45219. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$  : 21,1 mm; O: 11,0 mm; E: 8,0 mm (c); H: 5,8 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$  : 16 mm (c)
- Fig. 9. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63. N° 45220.  $\varnothing$  : 21,7 mm; O: 10,0 mm; H: 7,0 mm (c). Individu juvénile.
- Fig. 10. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). N° 45221. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$  : 20,0 mm; O: 7,4 mm; E: 12,9 mm; H: 7,4 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 11. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). N° 45222. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$  : 19,5 mm; O: 7,6 mm; E: 11,0 mm; H: 7,0 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 12. *Catacoeloceras raquinianum* (D'ORB.). N° 45223. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$  : 27 mm (c); O: 11,8 mm; H: 12,0 mm. Phragmocône adulte: 21,6 mm.



## Planche II

- Fig. 1. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). N° 45224. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$ : 25,5 mm; O: 13,7 mm; E: 7,7 mm; H: 6,3 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 19 mm (c).
- Fig. 2. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). N° 45225. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$ : 17,5 mm; O: 9,6 mm; E: 7,3 mm; H: 5,8 mm.  
Phragmocône adulte.
- Fig. 3. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). N° 45226. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$ : 16,0 mm; O: 7,7 mm; E: 6,2 mm; H: 5,0 mm.  
Phragmocône adulte.
- Fig. 4. *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORB.). N° 45227. Provenance: St-Paul-des-Fonts, niveau 63.  $\varnothing$ : 21,0 mm; O: 11,4 mm; E: 6,5 mm; H: 5,0 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 13 mm (c).
- Fig. 5. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES). N° 45228. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 19,3 mm; O: 9,3 mm; E: 11,0 mm (c); H: 5,8 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 17,1 mm.
- Fig. 6. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES). N° 45229. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 16,6 mm; O: 8,5 mm; E: 8,0 mm; H: 4,6 mm;  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 14,0 mm.
- Fig. 7. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES). N° 45230. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 16,8 mm; O: 7,2 mm; E: 11,7 mm; H: 5,5 mm.  
Phragmocône adulte.
- Fig. 8. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES). N° 45231. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 13,6 mm; O: 6,6 mm; E: 8,1 mm; H: 4,3 mm.  
Individu juvénile.
- Fig. 9. *Nodicoeloceras dayi* (REYNES). N° 45232. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 11,6 mm; O: 5,4 mm; E: 9,3 mm; H: 4,0 mm.  
Individu juvénile.
- Fig. 10. *Collina nicklesi* GUEX. N° 45233. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 10,2 mm; O: 4,9 mm; E: 5,3 mm; H: 3,0 mm.  
Phragmocône adulte.
- Fig. 11. *Collina nicklesi* GUEX. N° 45234. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 13,7 mm; O: 7,5 mm; E: 5,5 mm; H: 4,2 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 9,8 mm.
- Fig. 12. *Collina nicklesi* GUEX. N° 45235. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 9,0 mm; O: 5,0 mm; E: 4,0 mm; H: 2,3 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 6,7 mm.
- Fig. 13. *Collina nicklesi* GUEX. N° 45236. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 13,1 mm; O: 7,0 mm; E: 4,8 mm; H: 3,4 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 9,5 mm (c).
- Fig. 14. *Collina nicklesi* GUEX. N° 45237. Provenance: Le Clapier, niveau 30.  $\varnothing$ : 12,2 mm; O: 6,8 mm; E: 4,0 mm; H: 3,0 mm.  
Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 7,8 mm (c).



### Planche III

- Fig. 1. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK. N° 45238. Provenance: Le Tournadou, niveau 18 sup.  $\varnothing$ : 41,2 mm; O: 21,8 mm; H: 11,5 mm (c). Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 36,6 mm.
- Fig. 2. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK. N° 45239. Provenance: Le Tournadou, niveau 18 sup.  $\varnothing$ : 40,5 mm; O: 22,0 mm; E: 12,0 mm (c); H: 10,0 mm. Phragmocône adulte.
- Fig. 3. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK. N° 45240. Provenance: Le Clapier, niveau 10 sup.  $\varnothing$ : 35,5 mm; O: 19,1 mm; E: 12,2 mm; H: 9,7 mm. Phragmocône adulte.
- Fig. 4. *Porpoceras* gr. *verticosum* BUCK. N° 45241. Provenance: Le Clapier, niveau 10 sup.  $\varnothing$ : 26,8 mm; O: 14,7 mm; E: 9,3 mm; H: 7,2 mm. Phragmocône juvénile.
- Fig. 5. *Collina* gr. *gemma* BON. N° 45242. Provenance: Le Tournadou, niveau 18 sup.  $\varnothing$ : 23,2 mm; O: 12,1 mm; E: 7,3 mm; H: 6,3 mm. Phragmocône adulte.
- Fig. 6. *Collina* gr. *gemma* BON. N° 45209. Provenance: Le Tournadou, niveau 18 sup.  $\varnothing$ : 35 mm (c); O: 20,5 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 27,4 mm.
- Fig. 7. *Collina* gr. *gemma* BON. N° 45208. Provenance: Larbussel, niveau 9 sup.  $\varnothing$ : 31,0 mm; O: 16,5 mm; E: 8,8 mm; H: 8,0 mm. Phragmocône adulte.
- Fig. 8. *Collina* gr. *gemma* BON. N° 45243. Provenance: Le Tournadou, niveau 18 sup.  $\varnothing$ : 33,5 mm; O: 18,5 mm; E: 9,2 mm; H: 8,5 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 25,0 mm.
- Fig. 9. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX. N° 45244. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 10,0 mm; O: 4,1 mm; E: 3,0 mm; H: 4 mm (c). Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 6,5 mm.
- Fig. 10. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.). N° 45245. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 38,0 mm; O: 19,6 mm; E: 8,1 mm; H: 11,2 mm. Phragmocône adulte et début de la loge d'habitation.
- Fig. 11. *Zugodactylites braunianus* (D'ORB.). N° 45246. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 31,6 mm; O: 15,5 mm; H: 9,0 mm. Individu juvénile.
- Fig. 12. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX. N° 45247. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 15,6 mm; O: 6,7 mm; E: 4,3 mm; H: 5,0 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 10 mm.
- Fig. 13. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX. N° 45248. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 16,5 mm; O: 8,2 mm. E: 4,2 mm; H: 5,4 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 13,4 mm.
- Fig. 14. *Gabillytes larbusseleensis* GUEX. N° 45249. Provenance: Larbussel, niveau 3.  $\varnothing$ : 13,9 mm; O: 6,5 mm; E: 3,6 mm; H: 4,2 mm. Phragmocône adulte:  $\varnothing$ : 9,5 mm.

Tous les individus figurés sont déposés au Musée de Géologie de Lausanne.

