

Les chondrichthyens de la série callovo-oxfordienne (Jurassique moyen-supérieur) de Normandie (France)

Marjolaine Furic
M2 PPP _ Université Rennes 1
2015-2016

Tuteur : Laurent Picot
Référent : Romain Vullo



Falaises des Vaches Noires, par Gregory Wait.

Résumé : Les chondrichthyens du Jurassique normand ont été assez peu étudiés depuis les débuts de la paléontologie en Normandie. Ce travail a été réalisé à partir de trois collections privées, et a révélé au moins neuf genres et seize espèces différentes dans la série callovo-oxfordienne du Calvados. La majorité des fossiles appartient aux hybodontiformes. Les néosélaciens sont présents, avec des dents et aiguillons plus réduits. Enfin, les holocéphales sont représentés par des plaques dentaires et fragments d'aiguillons dorsaux d'*Ischyodus*. Des restes squelettiques de *Planohybodus* ont été partiellement examinés. Cette diversité spécifique dévoile une diversité écologique à travers les différents morphotypes dentaires et régimes alimentaires de ces chondrichthyens.

Mots clés : Callovien, Oxfordien, Normandie, hybodontes, néosélaciens, holocéphales, paléoécologie

Abstract: Chondrichthyans from the norman Jurassic have been poorly studied since the beginning of paleoichthyology in Normandy. This work has been based on three private collections, and revealed at least nine genera and sixteen different species in the callovo-oxfordian serie of Calvados. Most of the fossils refer to the hybodontiforms. The neoselachians are also recorded with moderate-sized teeth and fin spines. Finally, the holocephalian are represented by dental plates and dorsal fin spines of *Ischyodus*. Skeletal remains of *Planohybodus* were partially examined. This specific diversity unveiled an ecologic diversity through the different dental morphotypes and feeding strategies of these chondrichthyans.

Key words: Callovian, Oxfordian, Normandy, hybodonts, neoselachians, holocephalians, paleoecology

Introduction

La paléontologie des vertébrés du Jurassique de Normandie possède une histoire longue de plus de deux siècles. Depuis les écrits de l'abbé Dicquemare (1776), les vertébrés mésozoïques de Normandie suscitèrent un intérêt croissant jusqu'à la première guerre mondiale. Par ailleurs, les plus anciennes interprétations à tendance évolutionniste faites à partir de fossiles concernaient les « gavials de Honfleur » (Buffetaut, 1983 ; Tabouelle, 2008). Ces crocodiliens ont fait l'objet de nombreuses études et d'un grand débat entre le transformiste Geoffroy Saint-Hilaire (1825, 1831), et le fixiste/catastrophiste Cuvier (1800, 1808, 1812, 1824). Par la suite, les travaux des Eudes-Deslongchamps figureront parmi les plus éminents de la paléontologie normande.

Mais ces études ont pour l'essentiel concerné les crocodiliens, les reptiles marins et les dinosauriens. La paléoichthyologie normande a pourtant débuté dès la première moitié du XIXème siècle (Brignon, 2015). Les premières études détaillées concernant des Chondrichthyens ont été réalisées à partir de fossiles extraits du Calcaire de Caen (Bathonien). Signalés dès 1820 par Lamouroux, des « dents ou palais triturans de poissons marins » (Desnoyers, 1824) et des « dents de squal » sont cités dans une publication d'Eudes-Deslongchamps en 1825, avec la description d'un aiguillon de « mourine ou raie-aigle ». Il faut attendre le volume 3 des monumentales « Recherches sur les poissons fossiles » d'Agassiz (1833-1843) pour obtenir des descriptions précises et des illustrations d'« ichthyodorulites » (épines), de dents d'élastrorhanches et de fragments de mâchoires d'holocéphales issus du Jurassique normand. Dans le Callovien des Vaches Noires, des aiguillons d'Hybodontiformes furent signalés par de la Beche en 1822. Enfin, les chondrichthyens du Kimméridgien du Cap de la Hève furent documentés par les dessins de Lesueur (1778-1846) conservés au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre (Lepage, 1996). La paléontologie normande a connu un fort déclin au cours de la première moitié du XXème siècle, d'autant que les collections des muséums du Havre et de Caen, et de l'université de Caen ont été durement touchées au cours des bombardements de 1944 (Dangeard, 1951). L'acquisition par le British Museum au milieu du XIXème siècle d'une partie de ces collections a sauvé certains spécimens, référencés dans les catalogues des poissons fossiles du British Museum de Woodward (1889, 1891a). On retrouve les fossiles décrits par Eudes-Deslongchamps, Agassiz et Woodward dans l'inventaire des sélaciens du Calvados et de l'Orne de Bigot (1896), puis dans l'étude des poissons fossiles du Bassin Parisien de Priem (1908).

Les faunes de chondrichthyens de la limite Jurassique moyen-supérieur font la transition entre celles du Trias-Jurassique inférieur, dans lesquelles les hybodontiformes sont majoritaires, et celles du

Jurassique terminal et du Crétacé inférieur dans lesquelles les néosélaciens dominent les milieux marins. Ce travail s'est porté sur les chondrichthyens de la série callovo-oxfordienne du Calvados. Il s'est effectué sur plus de 200 fossiles issus de trois collections privées.

Contexte géologique

La série callovo-oxfordienne de la bordure occidentale du bassin anglo-parisien est particulièrement bien représentée dans le nord du Calvados. Quasi-continue de l'est de Caen jusqu'au sud de Honfleur, elle est surtout visible au niveau des falaises littorales du Pays d'Auge. Le Callovien affleure assez mal. Il est caractérisé par une abondante sédimentation terrigène issue de l'érosion du Massif armoricain et qui provoque l'envasement de la plateforme carbonatée du Bathonien. Les premiers dépôts de la transgression callovienne ont été mis en évidence dans les carrières d'Escoville et d'Argences, situées à l'est de Caen. La liaison entre ces carrières et les falaises littorales reste mal définie, les contacts entre les formations de l'Avant-Pays d'Auge et les formations littorales n'étant que ponctuellement observables. De plus, les « Couches du Mauvais pas » qui constituent la base des dépôts littoraux (Hébert, 1854, 1860) ne sont plus accessibles aujourd'hui. Le reste de la série callovo-oxfordienne est quasiment complète de Houlgate à Villerville, au travers des Falaises des Vaches Noires et des Falaises des Roches Noires. La sédimentation argileuse perdurera jusqu'à l'Oxfordien moyen, au cours duquel

une nouvelle plateforme carbonatée est mise en place. Cette plateforme conduit localement à la formation de bouquets récifaux (Coral-rag). L'Oxfordien supérieur est caractérisé par le retour de la sédimentation terrigène. Cette série a été révisée en 1989 par O. Dugué, qui l'a divisé en 13 formations distinctes (voir annexe 1). Les sites concernés par ce travail (Fig.1) recoupent plusieurs de ces formations et offrent ainsi un aperçu des faunes de chondrichthyens présentes à différents niveaux de la série callovo-oxfordienne.

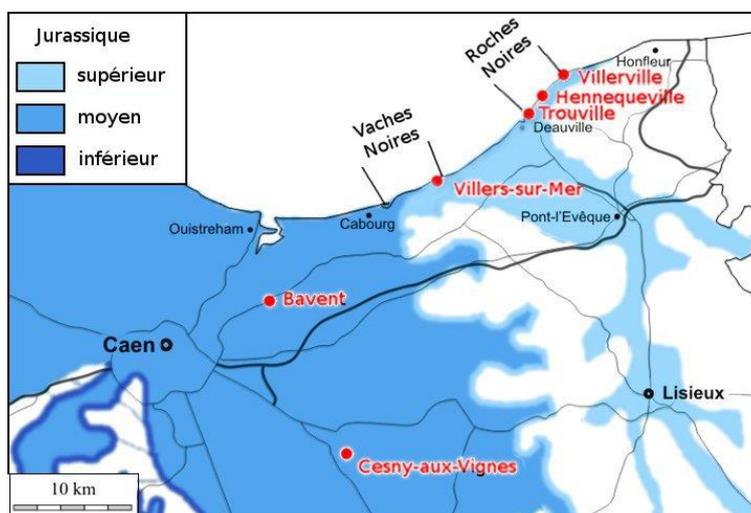


Fig. 1 : Emplacement des sites concernés dans le Jurassique normand. Carte modifiée d'après l'APGN et la Lithothèque normande (Univ. Caen)

Bavent : Marnes d'Escoville et Marnes à Belemnopsis latesulcatus

Les carrières de Bavent sont encore en activité pour l'exploitation des marnes, utilisées pour la fabrication de tuiles et de poteries. Le site se trouve sur la route de Caen à Cabourg, à une dizaine de kilomètres à l'est de Caen. Les marnes qui s'y trouvent regroupent trois formations définies par Dugué (1989), datées du Callovien inférieur au Callovien moyen : les Marnes d'Escoville, les Marnes d'Argences et les Marnes à *Belemnopsis latesulcatus*. Le site a livré 46 fossiles de chondrichthyens issus du niveau supérieur des Marnes d'Escoville (Callovien inférieur) et du sommet des Marnes à *Belemnopsis latesulcatus* (Callovien moyen). Les Marnes d'Argences n'ont livré aucun reste de vertébrés dans cette carrière. La faune de la formation des Marnes d'Escoville est surtout composée d'organismes benthiques (brachiopodes, bivalves, échinodermes) et les organismes pélagiques sont largement minoritaires (céphalopodes et quelques vertébrés). À Bavent, le sommet des Marnes à *Belemnopsis latesulcatus* est occupé par un banc calcaire contenant des restes de vertébrés. D'une manière générale, la faune pélagique est plus importante que dans les Marnes d'Escoville, et des taxons à affinités mésogéennes sont présents. Le milieu de sédimentation à l'origine de ces formations

correspond à une vasière calme proche des terres émergées (présence de bois) et en voie d'ouverture sur le domaine marin (Deroin *et al.*, 1999).

Cesny-aux-Vignes : Marnes d'Argences

Cesny-aux-Vignes est une petite commune située à une vingtaine de kilomètres au sud-est de Caen. Il s'agit du site qui a livré le moins de fossiles, seulement 3, représentant 2 genres distincts. Ces fossiles proviennent de la formation des Marnes d'Argences, datées du Callovien inférieur. Cette formation se situe entre les Marnes d'Escoville et les Marnes à *Belemnopsis latesulcatus* et marquent la transition du Callovien inférieur au Callovien moyen. Elle contient une faune comparable à celle des Marnes d'Escoville, et les organismes benthiques (fouisseurs et de surface) sont majoritaires. La faune pélagique est globalement plus importante, avec notamment des céphalopodes à affinités boréales et quelques vertébrés.

Falaises des Vaches Noires (Villers-sur-Mer) : Marnes de Dives, Marnes de Villers, Coral-rag

Villers-sur-Mer est une commune du littoral située entre Houlgate et Deauville, à environ 40 km au nord-est de Caen. Cette station balnéaire est connue pour le gisement des Falaises des Vaches Noires. Ces falaises qui s'étendent sur 5 km entre Houlgate et Villers sont formées de couches allant du Callovien supérieur (Marnes de Dives) à l'Albo-Cénomancien (craie). Une lacune sédimentaire de près de 60 millions d'années sépare les derniers niveaux de l'Oxfordien moyen (Coral-rag) de la craie crétacée. Ce site, très prisé des amateurs, a acquis sa renommée grâce aux restes squelettiques de reptiles marins et aux nombreuses ammonites qu'il renferme. Dans le cadre de ce mémoire, 98 fossiles provenant du Callovien des Marnes de Dives (74), de l'Oxfordien des Marnes de Villers (19) et du Coral-rag (5) ont été examinés. Ces fossiles sont répartis dans 8 genres distincts. De grands changements environnementaux surviennent entre la formation des Marnes de Dives et le Coral-rag. Dans les marnes, la faune est dominée par les organismes benthiques (huîtres), mais les organismes pélagiques sont bien représentés (céphalopodes et vertébrés), surtout au Callovien supérieur. Le milieu de sédimentation était une vasière à huîtres ouverte sur le domaine marin, mais proche des terres émergées (bois, dinosaures, ptérosaures). Le Coral-rag correspond à un niveau à constructions récifales, contenant peu d'organismes pélagiques. Cette formation est très hétérogène de Villers à Trouville. Aux Vaches Noires, le milieu de formation est soumis à de fortes variations de l'énergie, et est caractérisé par une accumulation lumachelique (Dugué, 1989 ; Dugué *et al.*, 1998 ; Lebrun & Courville, 2013).

Falaises des Roches Noires : Calcaires gréseux d'Hennequeville et Marnes de Villerville

Les Falaises des Roches Noires se trouvent à l'est des Vaches Noires, entre Trouville et Villerville. Elles doivent leur nom aux grands accidents siliceux et aux blocs de silex noir tombés sur la plage. Elles se composent de couches de l'Oxfordien moyen à la base (Calcaire Oolithique de Trouville) à l'Oxfordien supérieur (Marnes de Villerville). 63 fossiles issus de ces falaises ont été examinés au cours de ce travail. 53 d'entre eux proviennent d'Hennequeville, 8 de Villerville, et 2 de Trouville. Ces fossiles sont regroupés dans 8 genres différents. Après l'épisode émergésif qui a suivi la formation du Coral-rag, les dépôts calcaro-marneux des Calcaires d'Hennequeville témoignent d'un approfondissement du milieu et de la reprise de la sédimentation (Dugué & Rioult, 1987). Le milieu de dépôt est une vasière subtidale protégée du large, calme, et subissant un refroidissement (retour des faunes boréales). L'énergie hydrodynamique augmente au cours du temps jusqu'au retour massif des sédiments terrigènes (Marnes de Villerville).

L'origine des restes squelettiques est incertaine. Ils proviennent de dépôts de l'Oxfordien supérieur-Kimméridgien inférieur (« Séquanien », Perchey, 1976) situés entre Trouville-Hennequeville et Vasouy (Marnes de Cricqueboeuf ?).

Matériel et méthodes

La récolte des fossiles examinés au cours de ce travail s'est réalisée sur plusieurs années. L'effort d'échantillonnage est différent d'un site à l'autre, et les fossiles les plus grands et les mieux préservés ont été favorisés. Ces fossiles ont été préparés et dégagés avant le prêt des collections. Ils ont été déterminés à l'œil nu et à l'aide d'une loupe binoculaire. Les photos ont été prises à l'aide d'un Nikon D300 et d'un Canon PowerShot G10.

Résultats

La systématique suit Rees & Underwood (2008), Klug (2010) et Kriwet & Klug (2011b, 2014). La terminologie utilisée est détaillée en annexe 2 (Fig. 5, 6, 7).

Classe des Chondrichthyes Huxley 1880

Sous-classe des Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Ordre des Hybodontiformes Patterson, 1966

Famille des Hybodontidae Owen, 1846

Genre *Hybodus* Agassiz, 1837

Hybodus obtusus Agassiz, 1843

Matériel: 9 dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 4**

Description: Ces dents sont robustes, avec une cuspidé principale peu élevée et conique. La plupart possède deux paires de denticules latéraux, mais une troisième paire peut être présente. Les dents antérieures ont une cuspidé principale proportionnellement plus haute et élancée que les postérieures, chez lesquelles elle est à peine plus haute que les denticules qui l'encadrent. L'ornementation consiste en des plis assez épais mais peu nombreux tant sur la face linguale que labiale. Des protubérances ornent la base de la face labiale. Les plus grosses se situent au centre de la couronne, et peuvent arborer des plis similaires à ceux qui parcourent les cuspidés. Lingualement, de plus petites protubérances sont présentes, surtout au niveau des denticules latéraux. Une crête occlusale longe la cuspidé principale et les denticules latéraux. Seulement trois dents ont conservé une base racinaire massive. L'une des dents de Bavent a été retrouvée en association avec une vertèbre de plésiosaure.

Remarques: Le genre *Hybodus* a été défini à partir des dents à cuspidé haute et acérée (type arracheur) de l'espèce *H. reticulatus*. Par ailleurs, cette espèce est connue d'après des dents, mais aussi par des éléments squelettiques, ce qui a permis de compléter sa description. Le genre *Hybodus* regroupe pourtant des espèces définies à partir de dents isolées et/ou de fragments d'épines dorsales. De ce fait, des problèmes de synonymie (pas de prise en compte de l'hétérodontie, pas d'association entre les dents et les épines dorsales) et de mauvaises déterminations (épines dorsales similaires entre *Hybodus* et *Acrodus* par exemple) interviennent dans la nomenclature (Maisey, 1987). Les dents de *H. obtusus* diffèrent de celle de *H. reticulatus* par leur aspect trapu, davantage de type agrippeur-écraseur. Par conséquent, les *Hybodus* regroupent des espèces aux morphologies dentaires variables et une révision du genre reste indispensable, comme l'atteste la création récente des genres *Egertonodus* (Maisey, 1987) et *Planohybodus* (Rees & Underwood, 2008).

Occurrence: Marnes d'Escoville, à *Belemnopsis latesulcatus* et Marnes de Dives, Calcaires gréseux d'Hennequeville.

Hybodus sp. 1

Matériel: 5 fragments d'épine dorsale (2 coll. Pannetier, 3 coll. Pezy)

Description: Ces deux fragments présentent la même ornementation, constituée d'arêtes longitudinales saillantes caractéristiques des épines dorsales d'*Hybodus*. Ces arêtes légèrement sinueuses sont plus étroites que les sillons qui les séparent. Elles convergent toutes vers la pointe de l'épine et ne se

recoupent jamais. Certaines en revanche se terminent avant d'atteindre la pointe. Le bord postérieur présente deux rangées parallèles de denticules en « crochets » recourbés vers la base. Ces denticules sont disposés régulièrement, et alternativement d'une rangée à l'autre. Les deux rangées se rejoignent et n'en forment plus qu'une vers la pointe de l'épine. Un espace finement strié sépare ces denticules des arêtes longitudinales. La coupe transversale de ces épines est losangique, avec la partie antérieure plus arrondie que la partie postérieure.

Remarques: L'attribution des épines dorsales de chondrichthyes à une espèce précise est difficile, et peut conduire à de la synonymie entre noms associés aux épines ou aux dents (cf. *Asteracanthus* et *Strophodus*). Il faut par ailleurs remarquer que les épines des genres *Hybodus*, *Acrodus* et *Egertonodus* sont quasiment impossibles à différencier (Maisey, 1978, 1983). Les fragments présentés ici sont proches des épines d'*Hybodus crassus* d'après la description d'Agassiz (1833-1843). Bigot (1896) référence cette espèce dans le gisement bathonien d'Allemagne (ancien nom de Fleury-sur-Orne, Calvados). En revanche, aucune épine d'*H. crassus* n'avait auparavant été décrite dans le Callovien de Villers. La description d'*Hybodus acutus* (Agassiz, 1833-1843) correspond elle aussi aux pointes d'épines étudiées. De plus, une épine auparavant attribuée à *H. acutus*, puis à *H. obtusus*, référencée au Natural History Museum (PV OR 46461) présente une ornementation similaire. Enfin, la collection de paléontologie du Hunterian Museum and Art Gallery (Glasgow) contient des épines issues de l'Oxford Clay et attribuées à *H. obtusus*, qui malgré une « quille » importante sur le bord postérieur, sont comparables aux fragments d'épines décrits ici (GLAHM 109313, GLAHM 132845, GLAHM 149174).

Occurrence: Marnes de Dives, Calcaire gréseux d'Hennequeville et Marnes de Villerville.

***Hybodus* sp. 2**

Matériel: Une épine dorsale d'environ 20 cm de long (coll. Pezy)

Description: Il ne manque que la pointe à cette épine pour être complète. L'ornementation est très émoussée, mais les arêtes longitudinales qui caractérisent les épines d'hybodontes sont encore visibles. Elles sont plus grosses et moins nombreuses que chez les épines décrites précédemment, et certaines forment des pointillés dans la partie proximale. Elles ne se recoupent pas. La base non ornementée et l'espace séparant les arêtes des denticules postérieurs sont finement striés. Les denticules sont disposés en deux rangées serrées qui se rejoignent vers la pointe. Cette épine est fine et élancée, avec des bords latéraux comprimés et une cavité assez étroite.

Remarques: L'attribution de cette épine à un genre précis est hasardeuse, pour les raisons évoquées précédemment (cf. *Hybodus* sp. 1). Il semblerait que les épines du genre *Planothyodus* puisse être écartées, par leur forme plus massive et trapue, et par la bifurcation des arêtes dans la partie proximo-postérieure de l'épine (Rees & Underwood, 2008). Chez *Hybodus* et *Acrodus*, les arêtes longitudinales sont fréquemment ponctuées dans la partie proximale (Maisey, 1978).

Occurrence: Marnes de Dives.

Genre *Planothyodus* Rees & Underwood, 2008

***Planothyodus grossiconus* (Agassiz, 1843)**

Matériel: 57 dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 6 et 2. 8**

Description: Les dents de *Planothyodus* peuvent atteindre de grande taille (la plus grande observée, incomplète, mesurait déjà 15 mm). Elles sont triangulaires et hautes, plus ou moins aplaties labio-lingualement. Une certaine variation existe, entre des dents qui semblent plus basses et trapues et des dents franchement hautes. La plupart de ces dents sont peu inclinées postérieurement et apparaissent symétriques. Une à deux paires de denticules latéraux peut encadrer la cuspside principale, mais la majorité des dents n'a conservé que la cuspside centrale. Le bord tranchant est bien développé sur la

cuspidale centrale et les denticules, et situé à peu près à égale distance des faces labiale et linguale. L'ornementation consiste en de fins plis recouvrant la base de la couronne, et atteignant le sommet des denticules latéraux. De manière générale, les plis sont plus marqués sur la face labiale. Comme pour la forme, l'ornementation est variable, et certaines dents portent des plis dépassant la moitié de la hauteur de la cuspidale centrale. La pointe est toujours lisse. Quelques dents présentent un renflement à la base de leur face labiale. Quatorze dents présentent l'ensemble de ces caractères, mais sont de bien plus petite taille que les autres. La plupart a en plus un profil sigmoïdal, rare chez les grandes dents.

Remarques: Les différences de formes peuvent être le reflet d'une hétérodontie dignathique, les dents de la mâchoire supérieure étant plus larges que les dents de la mâchoire inférieure. On retrouve cette hétérodontie chez les Carcharhinidae et les Hemigaleidae actuels (Cappetta, 1986). Par ailleurs, une hétérodontie monognathique graduelle, même faible, n'est pas exclue, les dents antérieures apparaissant alors plus hautes que les dents postérieures. L'hétérodontie dignathique est connue chez les trois espèces incluses dans le genre *Planohybodus* par Rees et Underwood (2008), *P. grossiconus*, *P. peterboroughensis* et *P. ensis* (Rees & Underwood, 2008 ; Underwood & Rees, 2002). Les variations de l'ornementation peuvent souligner la présence de *P. peterboroughensis*. Cette espèce, présente dans le Callovien de Peterborough et le Bathonien du Yorkshire se distingue de *P. grossiconus* par des plis plus marqués et étendus sur les cuspidales principales (Rees & Underwood, 2008). Les quatorze plus petites dents sont interprétées comme étant des dents de juvénile. Le profil sigmoïdal a été utilisé afin de différencier les dents d'*Egertonodus* de celles de *Planohybodus* et *Hybodus* (Rees & Underwood, 2008), mais il est bien présent chez certaines dents attribuées à *Planohybodus* (Bermúdez-Rochas, 2009).

Occurrence: Marnes d'Escoville, d'Argences et de Dives, Coral-rag, Calcaire gréseux d'Hennequeville.

***Planohybodus* sp. 1**

Matériel: 4 dents (coll. Pezy)

Description: Certaines dents attribuées au genre *Planohybodus* présentent de très fines crénelures au niveau des bords tranchants. Ces crénelures étant très peu marquées, elles sont surtout visibles grâce à des variations de lumière. L'ornementation de ces dents est très peu marquée, voire même quasi-absente. L'une de ces dents a gardé une paire de denticules latéraux.

Remarques: Des bords tranchants crénelés sont connus chez *P. ensis*, mais n'ont jamais été décrits chez *P. grossiconus* ou *P. peterboroughensis*. La faible ornementation est également caractéristique de *P. ensis*. Il s'agit d'une espèce plus récente que les deux autres, décrite initialement par Woodward en 1916 dans le Crétacé basal du sud de l'Angleterre. Elle a depuis été retrouvée dans des couches de même âge en France (Biddle, 1993) et en Espagne (Bermúdez-Rochas, 2009). L'attribution de ces dents à *P. ensis* serait hasardeuse, et supposerait une lacune dans le registre fossile de plus de 12 millions d'années.

Occurrence: Marnes de Dives et Calcaires gréseux d'Hennequeville.

***Planohybodus* sp. 2**

Matériel: 2 épines dorsales sub-complètes (coll. Pezy). **Annexe 2, Fig. 6**

Description: Ces épines sont très proches des épines d'*Hybodus* sp. décrites précédemment. Elles s'en différencient par leur cavité centrale plus étroite et leur ornementation. Les arêtes longitudinales postérieures bifurquent dans la partie proximale de la zone ornementée. Ces épines sont assez petites et élancées. Les denticules postérieurs sont très irréguliers chez l'une d'entre elle.

Remarques: La formation des denticules postérieurs se fait de façon secondaire au cours de la croissance de l'épîne, ce qui peut entraîner des irrégularités dans leur disposition (Maisey, 1978). Il ne

s'agit pas d'un caractère taxinomique. La bifurcation des arêtes longitudinales en revanche rappelle l'ornementation des épines de *Planohyodus* (Rees & Underwood, 2008).

Occurrence: Marnes à *Belemnopsis latesulcatus* et de Dives.

Genre *Egertonodus* Maisey, 1987

***Egertonodus* sp.**

Matériel: 13 dents et fragments de dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 7**

Description: La cuspide principale paraît moins large. Seule la face labiale est aplatie, ce qui provoque un décalage du bord tranchant vers cette face. La face linguale est convexe. Le profil est sigmoïdal, surtout au niveau des dents antérieures. Une à deux paires de denticules latéraux bien détachés de la cuspide principale peut être présente, mais la grande majorité des dents inventoriées n'en possédait plus un seul. Ces denticules sont proportionnellement plus grands que chez *Planohyodus*. L'ornementation consiste en des plis qui atteignent parfois les deux tiers de la cuspide principale, surtout chez les dents les plus trapues. Ces plis sont davantage marqués que chez *Planohyodus*. Ils sont plus étendus sur la face linguale que sur la face labiale. De la même manière que chez *Planohyodus*, une variation de l'ornementation existe. Aucune des dents n'est symétrique, elles sont toutes plus ou moins inclinées distalement. Une seule a conservé la base racinaire assez épaisse, rectangulaire, avec des foramens sur la face linguale.

Remarques: Le genre *Egertonodus* a tout d'abord été érigé d'après la comparaison des caractéristiques crâniennes d'*Hybodus reticulatus* Agassiz, 1837, et d'*Hybodus basanus* (Egerton, 1845) réalisée par Maisey en 1987. Les caractères dentaires ont pu être définis grâce notamment à des dents retrouvées en Suède (Rees, 1996), ce qui a permis de les distinguer de celles des *Hybodus*. Néanmoins, ces dents restent proches de celles de *Planohyodus*. En effet, si les dents de *Planohyodus* sont plutôt aplaties labio-lingualement, quelques exemples ont une face linguale plus convexe que la face labiale (Underwood & Rees, 2002). Le genre *Egertonodus* est connu dans le Crétacé inférieur avec l'espèce-type *E. basanus*, et au Jurassique avec *E. duffini*. De plus, des dents décrites par Underwood dans le Kimméridgien du sud de l'Angleterre (*Hybodus* sp. 1 dans Underwood, 2002) suggèrent la présence d'une autre espèce (Rees & Underwood, 2008). Les dents de la collection Pezy sont très comparables à ces dernières : elles sont moins étroites et n'ont pas les trois paires de denticules latéraux d'*E. duffini*. Une hétérodonie monognathique graduelle est reconnue : les dents antérieures sont plus effilées, avec une ornementation moins marquée et étendue que les dents postérieures (Rees & Underwood, 2008).

Occurrence: Marnes d'Escoville et de Dives, Coral-rag et Calcaires gréseux d'Hennequeville.

Sous-famille des Acrodontinae Casier, 1959 *sensu* Maisey, 1989

Genre *Asteracanthus* Agassiz, 1837

***Asteracanthus ornatissimus* Agassiz, 1837**

Matériel: 7 fragments d'épine (5 coll. Pezy, 2 coll. Pennetier), 51 dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 1 et 2. 5**

Description: L'épine la plus complète mesure 26 cm. L'extrémité de la pointe est cassée, et seule une petite partie de la base non ornementée est visible. L'ornementation est constituée d'une multitude de tubercules « étoilés » recouverts d'émailloïde et disposés en rangées plus ou moins régulières. Dans la partie la plus distale, les tubercules sont remplacés par des stries longitudinales. Deux rangées de denticules en « crochet » occupent le bord postérieur. Ces rangées se rapprochent et se rejoignent vers la pointe. L'espace qui les sépare de l'ornementation est finement strié, de même que la base non ornementée. La coupe transversale de ces épines est losangique, avec des bords latéraux légèrement comprimés et un bord postérieur convexe.

Les dents d'*Asteracanthus* sont de type broyeur. Il existe une forte hétéroodontie monognathique, avec des dents antérieures courbes et possédant un dôme développé, des dents latérales à couronne élargie avec un dôme dans la partie antérieure de la dent, et des dents postérieures circulaires et planes. L'ornementation est complexe, avec de forts plis parfois ramifiés accompagnés de stries plus fines qui prennent naissance au centre de la dent. Les plis se rejoignent en une crête occlusale au niveau des dents antérieures. En s'éloignant du dôme central, les plis sont peu à peu remplacés par une ornementation réticulée. L'ornementation est de moins en moins complexe d'avant en arrière de la mâchoire. La racine n'est conservée sur aucune des dents étudiées.

Remarques: À l'origine, les dents et les épines dorsales d'*Asteracanthus* étaient séparées dans deux genres différents, *Asteracanthus* pour les épines, *Strophodus* pour les dents. Ces genres sont réunis en 1888 par Woodward, dans une description de dents, d'épines dorsales et d'épines céphaliques d'*A. ornatissimus* en association. *A. ornatissimus* est commun dans les dépôts du Jurassique moyen d'Europe. Cette espèce est connue dans des couches du Bathonien au Kimméridgien du sud de l'Angleterre, de France, de Suisse et d'Allemagne (Woodward, 1889 ; Bigot, 1896 ; Priem, 1908 ; Martill, 1991 ; Rees & Underwood, 2008).

Occurrence: Marnes d'Escoville, d'Argences, à *Belemnopsis latesulcatus* et de Dives, Calcaires gréseux d'Hennequeville.

***Asteracanthus semisulcatus* Agassiz, 1837**

Matériel: 2 fragments d'épine dorsale (coll. Pezy)

Description: L'ornementation de ces deux fragments est caractéristique d'*Asteracanthus*, avec de nombreux tubercules distribués en rangées longitudinales. Ces tubercules, bien séparés vers le bord postérieur, se rejoignent jusqu'à former des arêtes longitudinales rappelant les épines d'*Hybodus* vers le bord antérieur. Ces arêtes sont plus fréquentes dans la partie basale de l'épine que vers la pointe. Le premier fragment, très érodé, présente un bord postérieur finement strié où se distinguent encore l'emplacement de quelques denticules (les plus basaux). Ces denticules ne semblent pas disposés de manière régulière. Le second fragment a conservé la cavité centrale. En coupe transversale, les murs latéraux de cette cavité sont très épais, ce qui explique l'aspect imposant de ces deux morceaux d'épine.

Remarques: Cette espèce est présente dans des gisements du Bathonien de Normandie et du sud de l'Angleterre (Woodward, 1890 ; Bigot, 1896). Les épines d'*Asteracanthus* sont généralement séparées de celles des *Hybodus* par leur ornementation tuberculée, tandis que les *Hybodus* arborent une ornementation faite d'arêtes longitudinales. La distinction n'est cependant pas si simple : chez *Asteracanthus*, la pointe est souvent ornée d'arêtes (cf. *A. ornatissimus*), tandis que chez *Hybodus*, les arêtes sont parfois ponctuées à la base (cf. *Hybodus* sp. 2). Les arêtes interviendraient donc avant la ponctuation au cours de la croissance de l'épine, le changement se produisant bien plus tôt chez *Asteracanthus* (juvénile) que chez *Hybodus* (Maisey, 1978).

Occurrence: Calcaires gréseux d'Hennequeville.

***Asteracanthus* sp.**

Matériel: 6 dents (coll. Pezy)

Description: Ces dents sont de trois types différents. Deux d'entre elles sont larges, planes et rectangulaires, trois sont asymétriques et de forme sub-triangulaire, la dernière est plus petite et circulaire. L'ornementation est fortement atténuée. Elle est grossièrement réticulée au centre de la couronne, avec des plis irréguliers sur le pourtour des plus grandes dents.

Remarques: Les dents d'*Asteracanthus* sont difficiles à différencier les unes des autres et beaucoup de synonymie existe entre les espèces établies. Ces dents peuvent être rapprochées de plusieurs espèces. Tout d'abord, leur forme générale et l'ornementation ponctuée qu'elles présentent rappellent les dents d'*Asteracanthus magnus*. Les dents antérieures d'*A. magnus* sont asymétriques et sub-triangulaires, tandis que les dents latérales sont rectangulaires et imposantes et que les dents postérieures sont petites et sub-circulaires (Rigal & Cuny, 2016). Cette espèce est connue dans le Bathonien de Normandie (Bigot, 1896 ; Priem, 1908 ; Rees & Underwood, 2008 ; Rigal & Cuny, 2016). En revanche, elle n'a pas été retrouvée dans le Callovien et l'Oxfordien français. Les dents de *Strophodus reticulatus* et de *S. subreticulatus* référencées dans le Callovien-Oxfordien de Villers, ont elles aussi un aspect proche de celui des dents décrites ici (Agassiz, 1833-1843 ; Bigot, 1896). Elles sont aujourd'hui rattachées à *A. ornatissimus* (Priem, 1908). Cette attribution ne semble pas déraisonnable, compte tenu des nombreux fossiles retrouvés dans les couches de même âge.

Occurrence: Marnes de Dives, Coral-rag et Calcaires gréseux d'Hennequeville.

Sous-cohorte des Neoselachii Compagno, 1977

Ordre des Synechodontiformes Duffin & Ward, 1993

Famille des Orthacodontidae de Beaumont, 1960

Genre *Sphenodus* Agassiz, 1843

***Sphenodus longidens* Agassiz, 1943**

Matériel: 7 dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 10**

Description: Les dents de *Sphenodus* sont hautes et acérées, avec un profil sigmoïdal et des bords tranchants nets. Elles sont dépourvues de toute ornementation et la majorité d'entre elles ne comporte pas de denticules latéraux. La face labiale est fortement aplatie par rapport à la face linguale, et comporte sur certaines dents une dépression centrale. La cuspide peut être fortement inclinée lingualement. Une dent latéro-postérieure est inclinée distalement et est encadrée de deux denticules latéraux. La base racinaire est projetée lingualement, et présente une vascularisation pseudopolyaulacorhize (de petits forams, voire de petits sillons verticaux peuvent être visibles). Elle est plane et rectangulaire en vue basale.

Remarques: L'extension stratigraphique de *Sphenodus* est très large, allant du Jurassique inférieur au Paléocène (Duffin 1993). De nombreuses espèces incluses dans ce genre n'ont été décrites qu'à partir de dents isolées, parfois même de cuspides dépourvues de base racinaire. Trois espèces sont connues dans le Jurassique moyen et supérieur d'Europe centrale et occidentale : *S. longidens*, *S. nitidus* et *S. macer*. Ces deux dernières ont livré des restes squelettiques assez bien conservés (Rees, 2010 ; Böttcher & Duffin, 2000). *S. longidens* est la plus grande de ces trois espèces. Elle est présente entre autres dans le Callovien des Vaches Noires (Priem, 1908), de l'Oxford Clay (Martill, 1991 ; Duffin, 1993) ou encore de Pologne (Rees, 2010). Les dents possédant des denticules latéraux sont assez rares, et sont probablement placées dans la partie postérieure de la mâchoire (Martill, 1991 ; Delsate & Felten, 2015). Les affinités taxinomiques de ce genre ont été largement discutées, mais la vascularisation pseudopolyaulacorhize de la base racinaire le place dans les synéchodontiformes, où il est seul représentant de la famille des Orthacodontidae (Duffin & Ward, 1993 ; Klug, 2008, 2010).

Occurrence: Marnes de Dives et Calcaires gréseux d'Hennequeville.

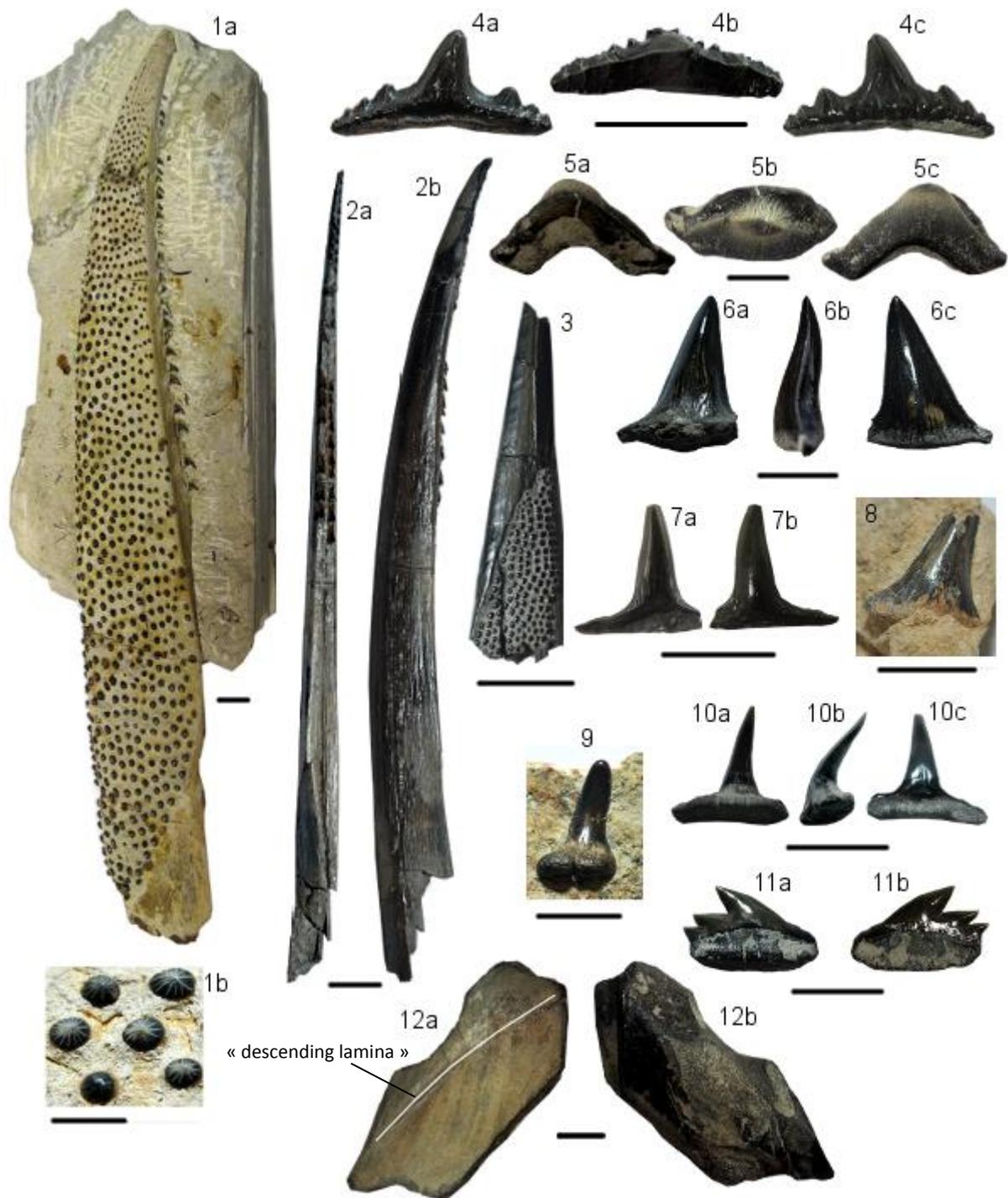


Fig. 2 : **1, 5.** *Asteracanthus ornatissimus*. 1, aiguillon dorsal (a, coll. Pennetier), tubercules étoilés (b) ; 5, couronne d'une dent antérieure, vue linguale (a), occlusale (b) et labiale (c). **2, 12.** *Ischyodus* sp. 2, fragment de l'aiguillon dorsal, vue postérieure (a) et latérale gauche (b) ; 12, plaque mandibulaire droite, vue basale (a) et occlusale (b). **3.** *Paracestracion falcifer*. Pointe d'aiguillon dorsal. **4.** *Hybodus obtusus*. Couronne, vue linguale (a), occlusale (b), labiale (c). **6.** *Planohybodus grossiconus*. Couronne, vue linguale (a), latérale (b) et labiale (c). **7.** *Egertonodus* sp. Couronne, vue linguale (a) et labiale (b). **8.** *Planohybodus grossiconus*. Couronne sur bloc, vue labiale. Coral-rag. **9.** *Palaeocarcharias stromeri*. Dent sur bloc, vue linguale. **10.** *Sphenodus longidens*. Dent, vue linguale, latérale et labiale. **11.** *Notidanoides muensteri*. Dent, vue linguale (a) et labiale (b). Barres d'échelle = 1 cm, sauf pour 1b et 9 (5 mm).

Collection Pezy sauf mention contraire.

Super-ordre des Squalomorphii Compagno, 1973**Ordre des Hexanchiformes de Buen, 1926****Famille des Crassonotidae Kriwet & Klug, 2011a****Genre *Notidanooides* Maisey, 1986*****Notidanooides muensteri* (Agassiz, 1843)**

Matériel: 3 dents (coll. Pezy). **Fig. 2. 11**

Description: Ces dents de type coupeur sont larges et aplaties labio-lingualement. Elles se composent de quatre cuspidés de taille décroissante mésio-distalement, et recourbées distalement. Elles sont lisses, mais des dentelures très peu marquées peuvent être présentes sur le bord mésial de la première cuspide. La base racinaire, projetée lingualement, est massive et plus épaisse que la couronne. Seule la face linguale est visible sur les dents ayant conservé leur base racinaire : anaulacorhize (Kriwet & Klug, 2014), elle est striée de sillons superficiels.

Remarques: Les premiers hexanchiformes sont datés du début du Jurassique. Ils sont représentés aujourd'hui par six espèces réparties dans deux à trois familles selon les scientifiques. Leur taxinomie est sujette à discussion, et les Chlamidoselachidae (requins-lézards) sont parfois séparés des Hexanchidae (requins-vaches). Ils partagent cependant des caractères tels que le nombre de fentes branchiales et de chambres cardiaques (Kriwet & Klug, 2014). En ce qui concerne les fossiles du Jurassique, le manque de matériel et la synonymie ont conduit au rejet de certains taxons (Rees, 2010). Le genre *Notidanooides*, l'un des plus anciens (Cuny, 2013), est décrit par Maisey (1986a) à partir de restes squelettiques issus du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne). Les dents de *Notidanooides* se distinguent de celles du genre *Crassodontidanus*, par leur bord mésial dépourvu de denticules (Kriwet & Klug, 2011a). Enfin, les dents multicuspidées des Pseudonotidanidae (synéchodontiformes) rappellent celles des hexanchiformes, mais possèdent une base racinaire pseudopolyaulacorhize avec une dépression labiale (Klug & Kriwet, 2010 ; Kriwet & Klug, 2011a).

Occurrence: Marnes de Dives et de Villers.

Super-ordre des Galeomorphii Compagno, 1973**? Ordre des Lamniformes Berg, 1958*****incertae familiae*****Genre *Palaeocarcharias* de Beaumont, 1960*****Palaeocarcharias stromeri* de Beaumont, 1960**

Matériel: 1 dent sur bloc (coll. Pezy). **Fig. 2. 9**

Description: Seule la face linguale est bien visible. Malgré son aspect émoussé, cette dent présente des caractéristiques des dents de type arracheur des lamniformes. Elle est haute et élancée, sans ornementation ni denticules latéraux. La cuspide est courbée lingualement. Le côté labial semble aplati. La base racinaire est holaulacorhize : un sillon la divise en deux lobes latéraux. Une protubérance linguale est présente.

Remarques: Cette espèce découverte autour du site d'Eichstätt (Bavière) est connue d'après des spécimens complets du Kimméridgien (Duffin, 1988). Son rattachement à l'ordre des lamniformes a été sujet à discussion. En effet, si ses dents ressemblent à celles de lamniformes fossiles et actuels (notamment à celles de certains Odontaspidae), la morphologie générale de *P. stromeri* rappelle plutôt les formes benthiques à necto-benthiques de certains orectolobiformes. De Beaumont (1960) a ainsi considéré cette espèce comme étant une forme intermédiaire entre ces deux ordres. Cappetta (1987) confirme le rattachement de *P. stromeri* aux lamniformes, mais en *incertae familiae*. Les dents du néosélacien synéchodontiforme *Sphenodus*, de type arracheur et dépourvues d'ornementation, pourraient être confondues avec celles de *P. stromeri* si la base racinaire est manquante ou mal

conservée. Chez *Sphenodus*, la vascularisation de type pseudopolyaulacorhize conduit à une « racine » plane en vue basale, sans sillon nutritif et lobes latéraux (cf. *Sphenodus* sp.).

Occurrence: Calcaires gréseux d'Hennequeville.

Ordre des Heterodontiformes Berg, 1940

Famille des Heterodontidae Gray, 1851

Genre *Paracestracion* Koken in Zittel, 1911

***Paracestracion falcifer* (Wagner, 1857)**

Matériel: Une pointe d'épine dorsale (coll. Pezy). **Fig. 2. 3**

Description: Cette épine présente un mur postérieur droit, dépourvu de denticules mais parcouru d'un sillon. Le bord antérieur n'est que légèrement courbe. La coupe transversale, triangulaire, rappelle la forme des aiguillons d'holocéphales (cf. *Ischyodus*). L'ornementation de cette épine est très reconnaissable : la pointe est recouverte d'un émailloïde lisse qui se divise en de multiples tubercules au niveau des bords latéraux. Ces tubercules sont distribués en lignes longitudinales plus ou moins sinueuses. Le mur postérieur est dénué de toute ornementation et n'est pas recouvert d'émailloïde. La coupe transversale laisse apparaître de petits canaux vasculaires dans la partie antérieure du tronc (partie interne de l'épine recouverte par l'ornementation et constituant la base non ornementée assurant l'insertion).

Remarques: La pointe émaillée de cette épine est caractéristique de néosélaciens (Cuny, 2013). Le genre *Paracestracion* a été érigé en 1911 par Koken (*In Zittel, 1911*) à partir des dents et épines d'*Heterodontus falcifer*. La présence de tubercules sur les bords latéraux de l'épine dorsale était ainsi vu comme un caractère dissociant le genre ancestral *Paracestracion* du genre plus moderne *Heterodontus* (Maisey, 1982). Toutefois, Maisey décrit en 1982 deux rayons attribués à *Heterodontus tuberculatus*, très proches des épines dorsales de *P. falcifer*, et présentant une ornementation tuberculée similaire. La différence entre ces deux genres se fait alors par la présence (*Paracestracion*) ou l'absence (*Heterodontus*) de canaux vasculaires (Maisey, 1982 ; Kriwet & Klug, 2004). Par ailleurs, l'un des rayons attribué à *H. tuberculatus* par Maisey avait auparavant été décrit sous le nom de *Synechodus* par Woodward (Woodward, 1891b). Cette attribution ne pouvait être retenue : le genre *Synechodus* (synéchodontiforme) ne possède pas d'épine dorsale (Klug, 2008, 2010 ; Kriwet, 2008).

Occurrence: Marnes de Dives.

Sous-classe des Subterbranchialia Zangerl, 1981

Super-ordre des Holocephali Bonaparte, 1832

Ordre des Chimaeriformes Patterson, 1965

Famille des Callorhynchidae Garman, 1901

Genre *Ischyodus* Egerton, 1843

***Ischyodus* sp.**

Matériel: 1 aiguillon (coll. Pannetier), 3 aiguillons + 23 plaques dentaires (coll. Pezy). **Annexe 2, Fig. 7. ; Fig. 2. 2 et 2. 12**

Description: Les aiguillons sont beaucoup plus fins et graciles que chez les élasmobranches. Leur coupe transversale est triangulaire, avec un bord postérieur plat et des bords latéraux très comprimés. L'un de ces aiguillons est encore recouvert d'une fine couche d'émailloïde, et tous portent de fines stries longitudinales. Deux rangées de denticules triangulaires et recourbés vers la base occupent approximativement le premier tiers distal du mur postérieur. Contrairement aux épines d'hyodontiformes, ces rangées de denticules ne se rejoignent pas vers la pointe. La partie proximale (environ les deux premiers tiers) est droite, la courbure de la pointe s'accroissant fortement à peu près

au niveau des denticules les plus basaux. La plus longue épine, à laquelle la pointe et la base sont manquantes, atteint déjà 14,5 cm.

Les plaques mandibulaires sont massives mais partielles. Elles portent trois triturateurs sur leur face occlusale. Le triturateur médian est le plus large, et peut avoir une forme ovale ou échancrée vers l'avant. Les deux autres, plus petits, ovales et plus ou moins allongés, se situent au niveau des deux protubérances de la marge labiale. En vue basale, une bande oblique légèrement proéminente souligne la marge labiale (« descending lamina », Patterson, 1992). Les plaques palatines sont triangulaires en vue occlusale, et portent quatre triturateurs ovales et allongés. Deux des triturateurs se situent sur la marge symphysaire (« interne »), un troisième est médian, le dernier est labial (« externe »). Le plus large correspond toujours au triturateur symphysaire postérieur. Le plus fin correspond le plus souvent au triturateur médian. Les deux autres sont de taille intermédiaire.

Remarques: Que ce soit au niveau des épines dorsales ou des plaques dentaires, le genre *Ischyodus* est très proche du genre *Edaphodon*. Ce dernier présente une épine dorsale moins comprimée qu'*Ischyodus* et une cavité pulpaire ovale (Takeuchi & Huddleston, 2006), et ne possède pas de « descending lamina » au niveau de ses plaques dentaires (Patterson, 1992 ; Stahl, 1999 ; Kriwet & Klug, 2011b). La détermination d'une espèce précise pour les restes décrits ici est incertaine. En effet, un certain nombre d'espèces d'*Ischyodus* sont très ressemblantes, et considérées par certains auteurs comme étant synonymes. Ainsi, une révision du genre réalisée en 2009 par Popov *et al.* a rattaché à *I. egertoni* six à neuf espèces décrites pour le Jurassique supérieur. De plus, Woodward signale en 1891 que les différences de proportions soulignées par Agassiz (1833-1843) entre *I. emarginatus* (synonyme junior d'*I. tessoni* (Popov & Ward, 2008 ; Brignon, 2015)) et *I. egertoni* ne suffisent pas à séparer ces deux espèces (Woodward, 1891a ; Stahl, 1999). Or elles sont toutes les deux présentes dans le Jurassique de Normandie ou du sud de l'Angleterre (Woodward, 1891a, 1892a, 1892b ; Bigot, 1896 ; Martill, 1991). Ces restes appartiennent à l'une ou l'autre de ces espèces, en attente d'une révision mettant –ou non– en évidence une synonymie.

Occurrence: Marnes d'Escoville et à *Belemnopsis latesulcatus*, de Dives et de Villers et Calcaires gréseux d'Hennequeville.

Restes squelettiques de *Planohybodus* sp. 3 (coll. Perchey)

Les restes squelettiques de la collection Perchey comprennent deux grands fragments et un certains nombres de fragments de plus petite taille, ainsi que 5 dents isolées. Ces restes ont pu être rassemblés : ils correspondent aux mâchoires inférieure et supérieure (Fig. 3. 1).

Dents

Les dents ont toutes conservé la base racinaire. Les cinq dents isolées présentent des cuspides hautes, larges et triangulaires (Fig. 3. 3). Parmi les dents encore en place sur deux des fragments squelettiques, les dents sont aussi hautes mais plus étroites. Cette différence rappelle l'hétérodonie des *Planohybodus* (cf. *Planohybodus grossiconus*) et les dents les plus larges sont interprétées comme appartenant à la mâchoire supérieure (Rees & Underwood, 2008). Celle-ci porte 4 bases racinaires sans cuspide. La mâchoire inférieure est visible en deux morceaux, le plus grand ne porte plus qu'une dent, le plus petit présente trois files de renouvellement avec 1, 2 et 5 dents successives. La base racinaire est de type anaulacorhize. Elle est épaisse et rectangulaire, avec une série de foramens bien visibles sur la face linguale. La couronne est très large (2,2 cm pour la plus large), et composée d'une cuspide principale haute et triangulaire, et parfois d'un ou deux denticules latéraux. La cuspide principale est aplatie labio-lingualement, avec un bord tranchant non crénelé décalé vers la face labiale. Certaines dents ont un profil sigmoïdal (c'est surtout le cas des dents de la mâchoire inférieure mais une dent isolée présente également un profil en S), et toutes les dents isolées sont franchement recourbées

labialement. Aucune n'est courbée distalement, et elles sont toutes à peu près symétriques. L'ornementation est bien marquée sur les deux faces, avec des plis atteignant les 2/3 de la face linguale, et la moitié de la face labiale. Côté labial, des plis fins et courts se situent entre des plis plus marqués et plus longs, ce qui donne un aspect très dense à l'ornementation de la base de la couronne. Il n'est pas rare que ces plis sinuent ou se rejoignent. Côté linguale, seuls de longs plis marqués sont présents et semblent ainsi plus espacés. Les denticules visibles sont recouverts par l'ornementation.

Denticules dermiques

Des denticules dermiques sont visibles sur un fragment isolé que l'on peut rattacher à la mâchoire inférieure (Fig. 3. 2). Ces denticules sont de forme circulaire en vue occlusale. La base est plate, et plus large que la couronne, qui forme comme un bouton au centre du denticule. La couronne est émaillée et couverte de forts plis verticaux qui se rejoignent au centre de la face occlusale, ce qui lui donne un aspect étoilé. Certains de ses plis se ramifient en deux ou trois branches.

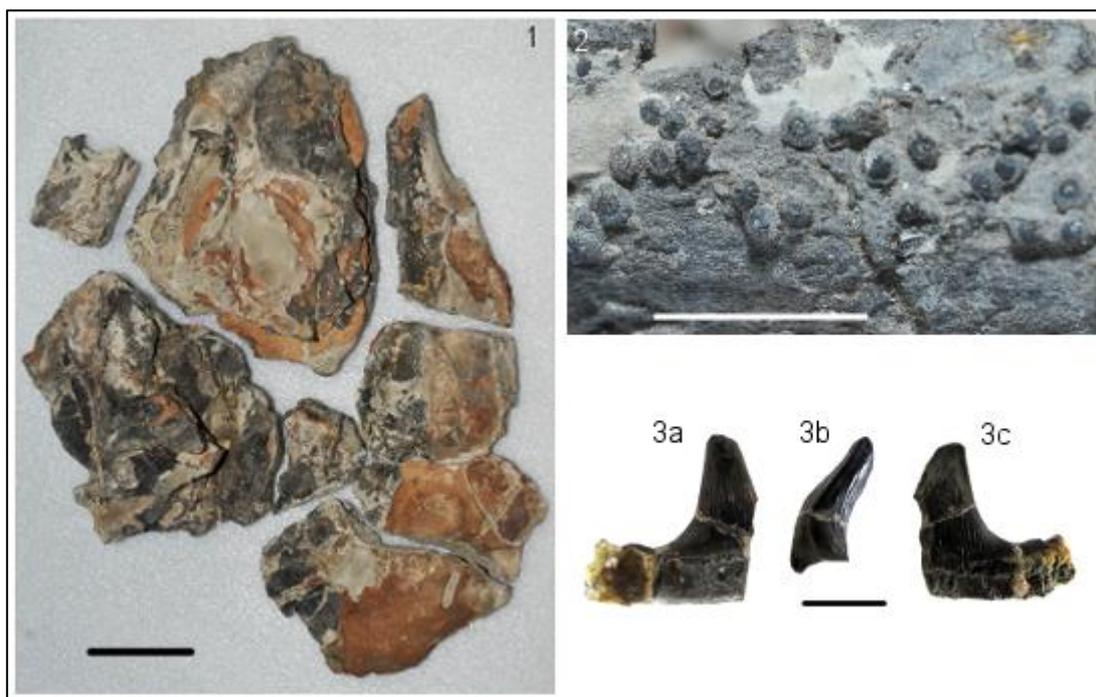


Fig. 3 : *Planohybodus* sp. 3. (coll. Perchey). **1.** Ensemble en vue ventrale. **2.** Denticules dermiques. **3.** Dents de la mâchoire supérieure, vue linguale (a), latérale (b) et labiale (c). Barres d'échelle = 1 cm, sauf pour 1 (10 cm).

Remarques

Ces dents rappellent celles de *Planohybodus* et *Egertonodus*. De *Planohybodus*, elles ont le profil aplati, la forme haute, triangulaire et symétrique des cuspidés principales, ainsi que l'hétérodontie dignathique (agrippeur-coupeur). D'*Egertonodus*, elles ont le profil sigmoïdal bien marqué, l'ornementation plus étendue, et le décalage du bord tranchant vers la face labiale. Il reste que chez *Planohybodus*, un profil sigmoïdal et une face linguale bombée ont été observés (cf. *Planohybodus grossiconus* et *Egertonodus* sp.). De ce fait, il est tentant de rattacher ces restes squelettiques au genre *Planohybodus*. Néanmoins, l'ornementation de ces dents les distingue franchement de celles des espèces de *Planohybodus* connues (Rees & Underwood, 2008). Le bord tranchant lisse distingue également ces dents de celles de *Planohybodus* sp. 1. Les denticules dermiques correspondent au Morphotype 1 du Kimméridgien allemand décrit par Thies en 1995. Il s'agit d'un morphotype d'Hybodontoides, sans toutefois être restreint à une espèce, un genre ou une famille particulière. Il est présent au niveau de la mâchoire inférieure d'*Hybodus delabechei* du Sinémurien de Lyme Regis, et chez des hybodontes du Rhétien (Reif, 1978).

Une étude approfondie de ces restes n'a pu être réalisée, faute de temps. Néanmoins, des comparaisons pourront être réalisées à partir des restes squelettiques décrits d'hybodontes (Maisey, 1983, 1986b, 1987 ; Rees & Underwood, 2008 ; Lane, 2010). Dernièrement, des crânes et squelettes partiels de *Planohybodus* provenant du Kimméridgien et du Tithonien basal de Grande-Bretagne ont été étudiés. Ce genre serait également présent dans le Crétacé basal d'Espagne (Underwood, comm. pers.). Cette étude pourrait confirmer l'appartenance de ces restes à une nouvelle espèce.

Discussion

Taphonomie

Les fossiles examinés sont en général bien préservés, avec une ornementation bien conservée, ce qui suggère un enfouissement rapide dans un milieu calme avec un taux de sédimentation assez élevé. C'est surtout le cas dans les Marnes de Villers, mais certains spécimens issus des Marnes de Dives et des Calcaires d'Hennequeville ont conservé une très belle ornementation (Fig. 2. 1). Certains spécimens retrouvés dans les mêmes couches sont émoussés, avec une ornementation franchement abrasée. Cette différence peut s'expliquer par une exposition plus longue aux courants marins. Les aiguillons et les plaques dentaires sont rarement complets, avec des zones de cassures plutôt nettes au niveau des parties les plus fragiles (extrémités). Ces cassures pourraient être dues à la pression induite par la masse des sédiments sus-jacents (Lyman, 1994). Elles ne sont caractéristiques d'aucune formation particulière. Les restes issus des carrières de Bavent et Cesny-aux-Vignes ont probablement été fragilisés par l'exploitation mécanisée des sédiments. À Bavent en particulier, la présence d'une ancienne terrasse fluviatile de la « PaléoDives » suggère une érosion des buttes calloviennes par l'écoulement mais aussi par l'action du gel au cours des glaciations du Quaternaire (Pezy, comm. pers. ; Jamet, 2014). Enfin, certains fossiles ont pu être brisés au cours de leur extraction, c'est par exemple le cas des restes squelettiques de *Planohybodus* sp. Les dents, même très bien préservées, présentent rarement la base racinaire. Cette caractéristique est très courante chez les dents d'hybodontes post-triassiques, et témoignerait de la perte de la dent au cours de la vie de l'animal (Underwood & Cumbaa, 2010). Les dents les plus abîmées sont celles issues du Coral-rag de Villers (Fig. 2. 8) : la couche d'émailloïde qui les recouvre présente des craquelures longitudinales et des zones de décollement. De telles traces d'usures ont été décrites pour les os par Behrensmeyer en 1978 (*weathering*, stade 1). Elles ont également été observées par Irmis & Elliott (2006) après l'exposition de dents d'élastombranches actuels à des conditions environnementales contrôlées imitant un milieu marin proximal soumis à l'action des vagues. En revanche, l'ornementation est assez bien conservée et les bords tranchants sont présents. Ces dents n'ont donc pas été soumises aux courants de façon prolongée et régulière, ce qui aurait entraîné une abrasion plus forte, mais ont plutôt été exposées à de brusques variations de l'hydrodynamisme et de la température, et à des chocs. Ces craquelures soulignent la haute énergie du milieu de fossilisation, et une éventuelle exposition à l'air libre qui aurait entraîné la dessiccation puis le craquèlement de l'émailloïde (Behrensmeyer, 1978 ; Martin, 1999 ; Irmis & Elliott, 2006).

On remarque un gap entre la fin des Marnes de Villers (Oxfordien inférieur) et le Coral-rag (Oxfordien moyen) dans lequel aucun reste de chondrichthyens ne semble avoir été découvert. Les organismes pélagiques sont relativement rares dans les Argiles à *Lopha*, le Calcaire d'Auberville et le Calcaire oolithique de Trouville, mais pas dans l'Oolithe ferrugineuse de Villers (Lebrun & Courville, 2013). L'apparente absence de chondrichthyens dans ces couches peut s'expliquer de différentes façons. La nature même des falaises des Vaches Noires, où affleurent l'ensemble de ces couches, ne permet pas toujours une bonne estimation de l'origine stratigraphique des fossiles : ceux-ci se retrouvent accumulés aux pieds des falaises suite à des éboulements et des coulées de boue, et y sont

mélangés les uns aux autres. Seuls les fossiles sur gangue permettent de déterminer la formation d'origine (Picot, comm. pers.). Ensuite, les couches géologiques concernées par ce gap se sont déposées dans des milieux différents de ceux dans lesquelles les marnes sous-jacentes se sont formées. Cette différence s'exprime par une augmentation de l'énergie hydrodynamique, un taux de sédimentation irrégulier et une bioturbation plus importante (Dugué, 1989). Ces paramètres environnementaux rendent la fossilisation plus difficile, avec un enfouissement aléatoire, un séjour prolongé à la surface du sédiment et donc une abrasion importante, un transport potentiel, et parfois une exhumation des restes causée par l'érosion (houle, tempêtes, marées) ou la bioturbation. Enfin, les Argiles à *Lopha* sont caractérisées par une faune oligospécifique, avec une surabondance des huîtres *Actinostreon (Lopha) gregareum*. Cette diminution de la diversité s'explique par l'arrivée de décharges détritiques soudaines et répétées qui envasent le benthos et augmentent la turbidité du milieu (Dugué, 1989). Si la rareté des restes de chondrichthyens se vérifie dans ce niveau de la falaise, elle serait plutôt due à la diminution de la diversité des proies, et seulement indirectement à la turbidité. En effet, certaines espèces d'élastombranches actuelles occupent préférentiellement les milieux turbides, au moins au stade juvénile (Yates *et al.*, 2014). Par ailleurs, les grandes espèces de requins (>3 m) ont une aire de répartition importante et ne sont présentes dans les milieux côtiers que temporairement (au cours de migrations, en période de reproduction ou au cours des premiers stades de développement, Roff *et al.*, 2016 ; Heupel *et al.*, 2014). Au contraire, ces environnements sont occupés de façon permanente par de petits individus. Cependant, la technique d'échantillonnage appliquée au cours de la mise en place de ces collections a favorisé la récolte de fossiles de grande taille, au détriment des plus petits, potentiellement plus abondants.

Paléoécologie

Les néosélaciens sont connus dans le registre fossile dès le Permien inférieur, mais ils restent relativement discrets jusqu'à la fin du Trias. Ils connaissent, dès le début du Jurassique une diversification qui va progressivement leur permettre de coloniser de nouveaux milieux et de dominer les faunes marines de chondrichthyens (Underwood & Ward, 2004, Underwood, 2006). En effet leurs centres vertébraux calcifiés leur confèrent un avantage de vitesse, tandis que leurs adaptations dentaires leur permettent la prédation d'un large panel de proies. La compétition avec les néosélaciens va conduire à une diversification des hybodontes dans les milieux d'eau douce, et à l'apparition de nouvelles spécialisations (dents coupeuses ou écraseuses). Cette diversification des hybodontes dans les eaux douces amorcée à la fin du Lias va connaître son apogée au Crétacé inférieur (Cuny, 2013). Il n'y a pas de changement notable à travers ce travail entre les faunes du Callovien et de l'Oxfordien. Les hybodontes paraissent dominants tandis que les néosélaciens sont minoritaires. Ce paradoxe peut être dû à un biais d'échantillonnage. En effet, les fossiles d'hybodontes sont généralement plus grands et visibles que ceux des néosélaciens : ces derniers ne présentent pas tous d'épine dorsale, tandis que leurs dents sont souvent plus petites ou plus graciles. Ces différences ont probablement contribué à la rareté des néosélaciens dans la littérature ancienne (Underwood, 2006). Seul un échantillonnage par lavage-tamassage pourrait mettre en évidence de petites dents de néosélaciens (raies et petits requins), et ainsi donner une image exhaustive de la radiation de ce groupe en Normandie. Malgré tout, la diversité des morphotypes dentaires chez les hybodontes est importante, et illustrent la variété de niches écologiques marines qu'ils occupaient encore au Jurassique moyen. La taille de leurs restes suggère des animaux de grandes dimensions, que seul *Sphenodus* a pu approcher (Martill *et al.*, 1994).

Les dents broyeuses d'*Asteracanthus* (Fig. 2. 5) et les plaques dentaires d'*Ischyodus* (Fig. 2. 12) permettaient la prédation d'invertébrés à coquilles épaisses (huîtres). Comme les chimères actuelles, *Ischyodus* devait avoir un mode de vie benthique à necto-benthique. C'est également le cas de

Paracestracion, qui possédait une denture de type agrippeur-broyeur, comme les hétérodontiformes (requins dormeurs) actuels (Kriwet, 2008, Cappetta, 1986). *Asteracanthus* a pu tolérer de grandes variations de températures et de salinité (Leuzinger *et al.*, 2015), et chasser des invertébrés benthiques et pélagiques tels que les ammonites (Martill *et al.*, 1994 ; Anderson *et al.*, 1994). Les dents coupeuses de *Notidanooides* (Fig. 2. 11) et arracheuses d'*Egertonodus* (Fig. 2. 7), *Sphenodus* (Fig. 2. 10) et *Palaecarcharias* (Fig. 2. 9) suggèrent la prédation d'animaux à corps mous tels que céphalopodes et actinoptérygiens. Les plus grandes espèces devaient pouvoir s'attaquer à de plus grosses proies tels que petits reptiles marins et autres requins. C'est également le cas de *Planohyodus*, dont les dents coupeuses-agrippeuses (Fig. 2. 6) devaient permettre une utilisation différentielle des mâchoires, l'une agrippant la proie, l'autre coupant la chair. Enfin, les dents moins spécialisées d'*Hybodus obtusus* (Fig. 2. 4) devaient permettre la prédation d'un large spectre de proies telles que petits poissons, crustacés et oursins (Rees & Underwood, 2008). L'une des dents de *H. obtusus* a été retrouvée associée à une vertèbre de plésiosaure sur le site de Bavent: de nombreux élasmodontes sont opportunistes, et il est probable que certains d'entre eux aient été charognards et se soient attaqués à des carcasses de reptiles marins ou terrestres (Martill, 1991 ; Martill *et al.*, 1994 ; Wahl, 2005). Ils occupaient donc le sommet des réseaux trophiques, sans toutefois atteindre la place de super-prédateurs, alors occupée par les reptiles marins (Vullo, 2013), et auxquels ils ont pu tenir lieu de proies (Wahl, 2005). Ils devaient jouer le rôle de mésoprédateurs (Heupel *et al.*, 2014).

Les quatorze petites dents de *Planohyodus* retrouvées dans les Calcaires d'Hennequeville suggèrent un mélange de génération. Le milieu de dépôt de cette formation correspond à une vasière subtidale protégée du large et recevant périodiquement des apports issus d'un delta sableux proche. La température des eaux devait y être relativement élevée, comme l'atteste la présence de céphalopodes d'affinités plutôt mésogéennes au moins à la base de la formation (Dugué, 1989). Ce type d'environnement est propice au développement de jeunes requins, ainsi protégés des super-prédateurs du large (Roff *et al.*, 2016 ; Heupel *et al.*, 2014). De plus la proximité d'un delta ne devait pas poser de problèmes aux hybodontes, ceux-ci étant euryhalins voire adaptés aux milieux d'eau douce (Leuzinger *et al.*, 2015).

Conclusion

La série callovo-oxfordienne normande a déjà livré de nombreux fossiles de vertébrés et invertébrés divers, parfois très bien préservés. Des problèmes liés au manque d'affleurement de certains niveaux (Callovien inférieur et moyen) existent et entravent la collecte. Au niveau des falaises littorales, l'accumulation des fossiles à leur pied rend parfois difficile la détermination de leur origine stratigraphique. L'exposition à la marée induit également une « durée de vie » limitée sur l'estran. Néanmoins, les sites échantillonnés ont dévoilé une diversité de poissons cartilagineux importante, et ces fossiles apportent de riches informations paléoécologiques. De nouvelles espèces de chondrichthyens sont encore à déterminer, et l'aide des paléontologues amateurs s'avère précieuse dans la récolte de nouveaux macrofossiles. Un lavage-tamisage permettrait aussi la mise en évidence de microrestes appartenant à de petites espèces de néosélaciens. Le *Planohyodus* de la collection Perchey augmente le nombre de restes squelettiques connus d'hybodontiformes et prouve ainsi l'intérêt paléoichthyologique des gisements de la côte du Calvados. De futures études pourront apporter des données supplémentaires sur les biotopes marins de la limite Dogger-Malm. Elles permettront en outre de documenter le passage de faunes marines dominées par les hybodontiformes à des faunes de néosélaciens, prémices des biotopes actuelles. Enfin, les hybodontiformes de la série callovo-oxfordienne de Normandie pourraient s'inscrire dans la révision taxinomique du groupe.

Remerciements : Je tiens à remercier Mr Pezy, Mr et Mme Pannetier, ainsi que Mme Perchey pour la confiance qu'ils m'ont accordée en me laissant étudier leurs collections. Je remercie également toute l'équipe du Paléospace, qui m'a accueillie, soutenue (ou supportée) et encouragée tout au long de mon stage.

Bibliographie

- AGASSIZ L.** (1833-1843)_ *Recherches sur les poissons fossiles*, 3. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel, 390 p.
- ANDERSON T.F., POPP B.N., WILLIAMS A.C., HO L.Z. & HUDSON J.D.** (1994)_ The stable isotopic records of fossils from the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK: palaeoenvironmental implications. *J. Geol. Soc. London*, 151, pp. 125-138.
- BEAUMONT G. de** (1960)_ Observations préliminaires sur trois Sélaciens nouveaux du calcaire lithographique d'Eichstätt (Bavière). *Eclogae Geol. Helv.*, 53, 1, pp. 315-328.
- BECHE H. T. de la** (1822)_ Remarks on the geology of the South coast of England, from Bridport Harbour, Dorset, to Babbacombe Bay, Devon. *Trans. Geol. Soc. London*, 2, 1, 1, pp. 40-47.
- BEHRENSMEYER A.K.** (1978)_ Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4, pp. 150-162.
- BERMUDEZ-ROCHAS D.D.** (2009)_ New hybodont shark assemblage from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. *Geobios*, 42, 6, pp. 675-686.
- BIDDLE J.P.** (1993)_ Liste d'élasmobranches du Crétacé inférieur du bassin de Paris. *Cossmanniana*, HS 2, pp. 49-51
- BIGOT A.** (1896)_ Catalogue des Sélaciens jurassiques du Calvados & de l'Orne. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4, 10, pp. 7-13.
- BÖTTCHER R. & DUFFIN C.J.** (2000)_ The neoselachian shark *Sphenodus* from the Late Kimmeridgian (Late Jurassic) of Nusplingen and Egesheim (Baden-Württemberg, Germany). *Stuttg. Beitr. Naturkd*, B, 283, pp. 1-31.
- BRIGNON A.** (2015)_ Les débuts de la paléoichthyologie en Normandie et dans le Boulonnais. *Fossiles*, 21, pp. 43-63.
- BUFFETAUT E.** (1983)_ La Paléontologie des vertébrés mésozoïques en Normandie du 18^e siècle à nos jours : un essai historique. *Actes du Muséum de Rouen*, 2, pp. 39-59.
- CAPPETTA H.** (1986)_ Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata*, 16, 2, pp. 57-76.
- CAPPETTA H.** (1987)_ Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. *Handbook of Paleichthyology*, 3B, Stuttgart, 193 p.
- CUNY G.** (2013)_ *Requins - De la préhistoire à nos jours*. Ed. Belin, Paris, 224 p.
- CUVIER G.** (1800)_ Sur une nouvelle espèce de crocodile fossile. *Bull. Soc. Philom.*, 2, pp. 159.
- CUVIER G.** (1808)_ Sur les ossements fossiles de crocodiles, et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringe. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 12, pp. 73-110.
- CUVIER G.** (1812)_ Sur les ossements fossiles de crocodiles. In: *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes* (1ère édition). Ed. Déterville, Paris, 4, 38 p.
- CUVIER G.** (1824)_ *Recherches sur les ossements fossiles* (2e édition). Ed. Dufour et d'Ocagne, Paris, 5, 2e partie, 548 p.
- DANGEARD L.** (1951)_ *La Normandie*. Coll. Géologie régionale de la France, Ed. Hermann & Cie, Paris, 251p.
- DELSATE D. & FELTEN R.** (2015)_ Chondrichthyens et Actinoptérygiens du Bajocien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg et des régions frontalières. *Ferrantia*, 71, pp. 9-38.
- DEROIN J.P., LEROUGE G., BARBIER G., VERNHET Y., COUTARD J.P., OZOUF J.C., LANGEVIN C.** (1999)_ Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille Mézidon (146). BRGM, Orléans, 150 p.
- DESNOYERS J.** (1824)_ Observations sur quelques systèmes de la formation Oolithique du nord-ouest de la France, et particulièrement sur une oolite à Fougères, de Mamers, dans le département de la Sarthe. *Ann. Sci. Nat.*, 4R, pp. 353-388.
- DICQUEMARE J.-F.** (1776)_ Ostéolithes. *Observation sur la Physique, sur l'Histoire Naturelle et les Arts*, Paris, 7, pp. 406-414.
- DUFFIN C.J.** (1988)_ The Upper Jurassic selachian *Palaeocarcharias* of Beaumont (1960). *Zool. J. Linn. Soc.*, 94, 3, pp. 271-286.
- DUFFIN C.J.** (1993)_ New records of Late Jurassic sharks teeth from southern Germany. *Stuttg. Beitr. Naturkd*, B, 193, pp. 1-13.
- DUFFIN C.J. & WARD D.J.** (1993)_ The Early Jurassic palaeosinacid sharks of Lyme Regis, southern England. In: Herman, J.S. et al. (1993). *Elasmobranches et Stratigraphie, Professional Paper, Geological Survey of Belgium*, 264, pp. 53-101.
- DUGUÉ O.** (1989)_ *Géodynamique d'une bordure de massifs anciens. La bordure occidentale du Bassin anglo-parisien au Callovo-oxfordien. Pulsations épirogéniques et cycles eustatiques*. Thèse, Univ. Caen, 593 p.
- DUGUÉ O. & RIOULT M.** (1987)_ Renversement majeur dans la dynamique sédimentaire de la bordure occidentale du Bassin anglo-parisien au Jurassique supérieur : son enregistrement dans le « Calcaire gréseux de Hennequeville » (Normandie, France). - *C. R. Acad. Sci. Paris*, 304, 2, 8, pp. 365-370.
- DUGUÉ O., FILY G. & RIOULT M.** (1998)_ Le Jurassique des Côtes du Calvados. Biostratigraphie, sédimentologie, paléoécologie, paléogéographie, et stratigraphie séquentielle. *Bull. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 85, 2, 132p.
- EUDES-DESLONGSCHAMPS J.A.** (1825)_ Sur un fossile du Calcaire de Caen, présumé être une défense caudale d'une espèce inconnue de Mourine, ou Raie-aigle. *Mém. Soc. Linn. Normandie*, 1825R, pp. 271-282.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE É.** (1825)_ Recherches sur l'organisation des gavials. *Mem. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 12, pp. 97-155.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE É.** (1831)_ *Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile vers les confins maritimes de la Basse Normandie, attribués d'abord au crocodile, puis déterminés sous les noms de Téléosaurus et Sténéosaurus*. Ed. Firmin Didot Frères, Paris, 138 p.
- HÉBERT E.** (1854)_ Note sur le terrain jurassique du bord occidental du bassin parisien. - *Bull. Soc. géol. France*, Paris, série 2, 12, pp. 79-86.
- HÉBERT E.** (1860)_ Du terrain jurassique supérieur sur les côtes de la Manche. - *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 2, 17, pp. 300-316.

- HEUPEL M.R., KNIP D.M., SIMPFENDORFER C.A. & DULVY N.K.** (2014)_ Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 495, pp. 291-298.
- IRMIS R.B. & ELLIOTT D.K.** (2006)_ Taphonomy of a Middle Pennsylvanian marine vertebrate assemblage and an actualistic model for marine abrasion of teeth. *Palaios*, 21, 5, pp. 466-479.
- JAMET G.** (2014)_ *Réponses sédimentaires d'un bassin versant côtier aux variations glacio-eustatiques et au soulèvement plio-quadernaires : l'exemple du bassin versant côtier de la baie de Seine (Seine, Touque et Dives)*. Thèse, Univ. Caen, 422p.
- KLUG S.** (2008)_ *Morphology and Phylogeny of Synechodontiform Sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii) with Comments on the Origin and Early Evolution of Neoselachii*. Unpublished PhD dissertation, Freie Universität Berlin, 59 p.
- KLUG S.** (2010)_ Monophyly, Phylogeny and Systematic Position of the Synechodontiformes (Chondrichthyes, Neoselachii). *Zool. Scr.*, 39, 1, pp. 37-49.
- KLUG S. & KRIWET J.** (2010)_ A new Late Jurassic species of the rare synechodontiform shark, *Welcommia* (Chondrichthyes, Neoselachii). *Palaeontol. Z.*, 84, 3, pp. 413-419.
- KOKEN E.** (1911)_ *Pisces*. – In: ZITTEL, K. A.: *Grundzüge der Paläontologie. Zweite Abteilung, Vertebrata*, Ed. Oldenbourg München, Berlin, 142 p.
- KRIWET J.** (2008)_ A new species of extinct bullhead sharks, *Paracestracion viohli* sp. nov. (Neoselachii, Heterodontiformes), from the Upper Jurassic of South Germany. *Acta. Geol. Pol.*, 58, 2, pp. 235-241.
- KRIWET J. & KLUG S.** (2004)_ Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: Re-evaluation on taxonomy and diversity. *Zitteliana*, A 44, pp. 67-95.
- KRIWET J. & KLUG S.** (2011a)_ A new Jurassic cow shark (Chondrichthyes, Hexanchiformes) with comments on Jurassic hexanchiform systematics. *Swiss J. Geos.*, 104 (Suppl. 1), pp. 107-114.
- KRIWET J. & KLUG S.** (2011b)_ An embryonic mandibular tooth plate and associated remains of a Late Jurassic chimaeroid (Holocephali, Chimaeriformes) from the Iberian Peninsula. *J. Vert. Paleontol.*, 31, 5, pp. 945-961.
- KRIWET J. & KLUG S.** (2014)_ Dental Patterns of the Stem-Group Hexanchoid Shark, *Notidanoides muensteri* (Elasmobranchii, Hexanchiformes). *J. Vert. Paleontol.*, 34, 6, pp. 1292-1306.
- LAMOUREUX J.-V.-F.** (1820)_ Sur le crocodile fossile trouvé dans les carrières du bourg d'Allemagne, à un quart de lieue de Caen. *Ann. Gén. Sci. Phys.*, 3, pp. 160-164.
- LANE J.A.** (2010)_ Morphology of the Braincase in the Cretaceous Hybodont Shark *Tribodus limae* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), Based on CT Scanning. *Am. Mus. Novit.*, 3681, pp. 1-70.
- LEBRUN P. & COURVILLE P.** (2013)_ Le Jurassique des falaises des Vaches-Noires. *Fossiles*, HS 4, pp. 16-28.
- LEPAGE G.** (1996)_ Inventaire des vertébrés jurassiques havrais de la collection Nicolas Poulain, conservée au Musée cantonal de Géologie de Lausanne (Suisse). *Ann. Mus. Havre*, 52, pp. 1-10.
- LEUZINGER L., KOCSIS L., BILLON-BRUYAT J.-P., SPEZZAFERR S. & VENNEMANN T.** (2015)_ Stable isotope study of a new chondrichthyan fauna (Kimmeridgian, Porrentruy, Swiss Jura): an unusual freshwater-influenced isotopic composition for the hybodont shark *Asteracanthus*. *Biogeosciences*, 12, 23, pp. 6945-6954.
- LYMAN R.L.** (1994)_ *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 524p.
- MAISEY J.G.** (1978)_ Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology*, 21, 3, pp. 657-666.
- MAISEY J.G.** (1982)_ Fossil hornshark finspines (Elasmobranchii: Heterodontidae) with notes on a new species (*Heterodontus tuberculatus*). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 164, 3, pp. 393-413.
- MAISEY J.G.** (1983)_ Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. *Am. Mus. Novit.*, 2758, pp. 1-64.
- MAISEY J.G.** (1986a)_ The Upper Jurassic Hexanchoid elasmobranch *Notidanoides* n. g.. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 172, 1, pp. 83-106.
- MAISEY J.G.** (1986b)_ Anatomical Revision of the Fossil Shark *Hybodus fraasi* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Am. Mus. Novit.*, 2857, pp. 1-16.
- MAISEY J.G.** (1987)_ Cranial anatomy of the lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on hybodontid systematics. *Am. Mus. Novit.*, 2878, pp. 1-39.
- MARTILL D.M.** (1991)_ Fish. In: MARTILL D.M. & HUDSON J.D.: *Fossils of the Oxford Clay*. The Paleontological Association Field guide to Fossils, 4, pp. 198-226.
- MARTILL D.M., TAYLOR M.A., DUFF K.L., RIDING J.B. & BROWN P.R.** (1994)_ The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. *J. Geol. Soc. London*, 151, pp. 173-194.
- MARTIN R.E.** (1999)_ *Taphonomy: a process approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 526p.
- PATTERSON C.** (1992)_ Interpretation of the toothplates of chimaeroid fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 106, 1, pp. 33-61.
- PERCHEY G.** (1976)_ La Paléontologie à Trouville est une réalité. *Athena sur la Touque*, 47.
- POPOV E. V. & WARD D. J.** (2008)_ A revision of the chimaeroid fishes (Chimaeroidei) from the Stonesfield Slate (Middle Jurassic, Bathonian) of Oxfordshire, England. p. 74. Posters Abstracts. In *The Palaeontological Association. 52nd Annual Meeting. University of Glasgow*. The PalAss. 69, pp. 1-88.
- POPOV E.V., WARD D. & LEPAGE G.** (2009)_ The diversity and nomenclatural revision of the holocephalian fishes (Chimaeriformes) from the Kimmeridgian (late Jurassic) of western Europe. Abstract *J. Vert. Paleontol.*, 29 (Supplement to Number 3), 166A.
- PRIEM M.F.** (1908)_ *Etude des poissons fossiles du Bassin Parisien*. Ed. Masson, Paris, 144 p.
- REES J.** (1996)_ A new hybodont shark fauna from the Upper Jurassic Vitabäck Clays at Eriksdal, Scania, southern Swede. *Examensarbete i geologi vid Lunds universitet. Historik geologi och paleontology*. 74, pp. 1-20.
- REES J.** (2010)_ Neoselachian sharks from the Callovian-Oxfordian (Jurassic) of Ogdzieniec, Zawiercie Region, southern Poland. *Palaeontology*, 53, 4, pp. 887-902.

- REES J. & UNDERWOOD C.J.** (2008)_ Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 51, 1, pp. 117-147.
- REIF W.-E.** (1978)_ Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Palaeontol. Z.*, 52, 1/2, pp. 110-128.
- RIGAL S. & CUNY G.** (2016)_ On the rarity of anterior teeth of *Asteracanthus magnus* (Euselachii: Hybodontiformes). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 279, 1, pp. 35-41.
- ROFF G., DOROPOULOS C., ROGERS A., BOZEC Y.M., KRUECK N.C., AURELLADO E., PRIEST M., BIRRELL C. & MUMBY P.J.** (2016)_ The Ecological Role of Sharks on Coral Reefs. *Trends Ecol. Evol.*, 31, 5, pp. 395-407.
- STAHL B.J.** (1999)_ *Handbook of Paleichthyology, Vol. 4: Chondrichthyes III. Holocephali*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 164 p.
- TABOUELLE J.** (2008)_ La Paléontologie en Normandie. *Bull. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 95, 2, pp. 193-205.
- TAKEUCHI G.T. & HUDDLESTON R.W.** (2006)_ A Miocene Chimaeroid Fin Spine from Kern County, California. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 105, 2, pp. 85-90.
- THIES D.** (1995)_ Placoid scales (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of northern Germany. *J. Vert. Paleontol.*, 15, 3, pp. 463-481.
- UNDERWOOD C.J.** (2002)_ Sharks, rays and a chimaeroid from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Ringstead, Southern England. *Palaeontology*, 45, 2, pp. 297-325.
- UNDERWOOD C. J.** (2006)_ Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. *Paleobiology*, 32, 2, pp. 215-235.
- UNDERWOOD C.J. & CUMBAA S.L.** (2010)_ Chondrichthyans from a Cenomanian (Late Cretaceous) bonebed, Saskatchewan, Canada. *Palaeontology*, 53, 4, pp. 903-944.
- UNDERWOOD C.J. & REES J.** (2002)_ Selachian faunas from the earliest Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. *Spec. Pap. Palaeontol.*, 68, pp. 83-101.
- UNDERWOOD C.J. & WARD D.J.** (2004)_ Environmental distribution of Bathonian (Middle Jurassic) neoselachians in southern England. In: *Mesozoic Fishes 3- Systematics, Palaeoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 111-122.
- VULLO R.** (2013)_ Les poissons du Jurassique des Vaches-Noires. *Fossiles*, HS 4, pp. 85-89.
- WAHL, W.R.** (2005)_ A hybodont shark from the Redwater Shale Member, Sundance Formation (Jurassic), Natrona County, Wyoming. *Paludicola*, 5, pp. 15-19.
- WOODWARD A.S.** (1888)_ On some remains of the extinct selachian *Asteracanthus* from the Oxford Clay of Peterborough, preserved in the collection of Alfred N. Leeds, esq., of Eyebury. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6, 2, pp. 336-342.
- WOODWARD A.S.** (1889)_ *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part. I.* British Museum Natural History, 474p.
- WOODWARD A.S.** (1890)_ A Synopsis of the Fossil fishes of the English lower Oolites. *P. Geologists Assoc.*, 11, 6, pp. 285-306.
- WOODWARD A.S.** (1891a)_ *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part II. containing the Elasmobranchii (Acanthodii). Holocephali, Ichthyodorulites, Ostracodermi, Dipnoi, and Teleostomi (Crossopterygii and chondrosteian Actinopterygii)*, London, 611p.
- WOODWARD A.S.** (1891b)_ The hybodont and cestraciont sharks of the cretaceous period. *P. York. Geol. Soc.*, 12, pp. 62-68.
- WOODWARD A.S.** (1892a)_ Supplementary observations on some fossil fishes from the English Lower Oolites. *P. Geologists Assoc.*, 12, 6, pp. 238-241
- WOODWARD A.S.** (1892b)_ On the skeleton of a chimaeroid fish (*Ischyodus*) from the Oxford Clay of Christian Malford, Wiltshire. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9, pp. 94-6.
- WOODWARD A.S.** (1916)_ The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. *Palaeontogr. Soc. Monogr.*, 69, pp. 1-48.
- YATES P.M., HEUPEL M.R., TOBIN A.J. & SIMPFENDORFER C.A.** (2015)_ Ecological Drivers of Shark Distributions along a Tropical Coastline. *PLoS ONE*, 10, 4, e0121346.

Sites internet consultés (carte)

Géologie en Basse-Normandie. In **APGN, Association Patrimoine Géologique Normandie**,

[disponible sur internet] : <http://www.apgn.fr/bassenormandie.php>

Carte Calvados. In **AUBRY J. & GIGOT F., Lithothèque de Normandie**,

[disponible sur internet] : <http://www.etab.ac-caen.fr/discip/geologie/introduc/Cartenormandie/cartgene.htm>

Collections muséales consultées

Hunterian Museum and Art Gallery_ *Search the Hunterian Museum Geology catalogues*.

[disponible sur internet] : <http://www.huntsearch.gla.ac.uk/cgi-bin/foxweb/huntsearch/SearchForm.fwx?collection=geology>

Natural History Museum_ *Dataset: Collection specimens. Resource: Specimens*.

[disponible sur internet]: http://data.nhm.ac.uk/dataset/56e711e6-c847-4f99-915a-6894bb5c5dea/resource/05ff2255-c38a-40c9-b657-4ccb55ab2feb?view_id=6b611d29-1dcf-4c60-b6b5-4ccb69fdf4fe&filters=collectionCode%3APAL

ANNEXE 1: STRATIGRAPHIE

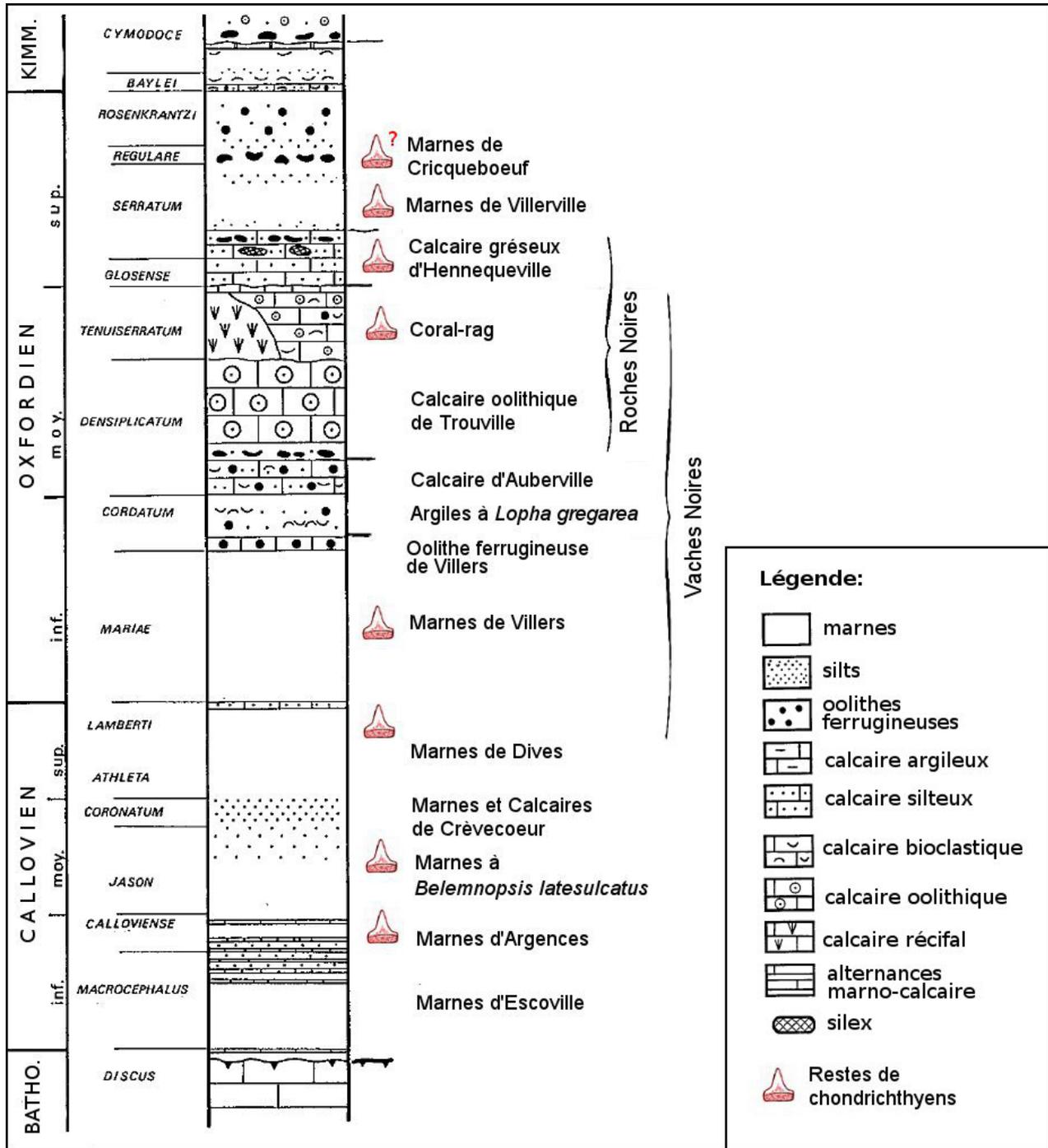


Fig. 4: Coupe stratigraphique de la série callovo-oxfordienne de Normandie, modifiée d'après Dugué (1989).

ANNEXE 2: TERMINOLOGIE

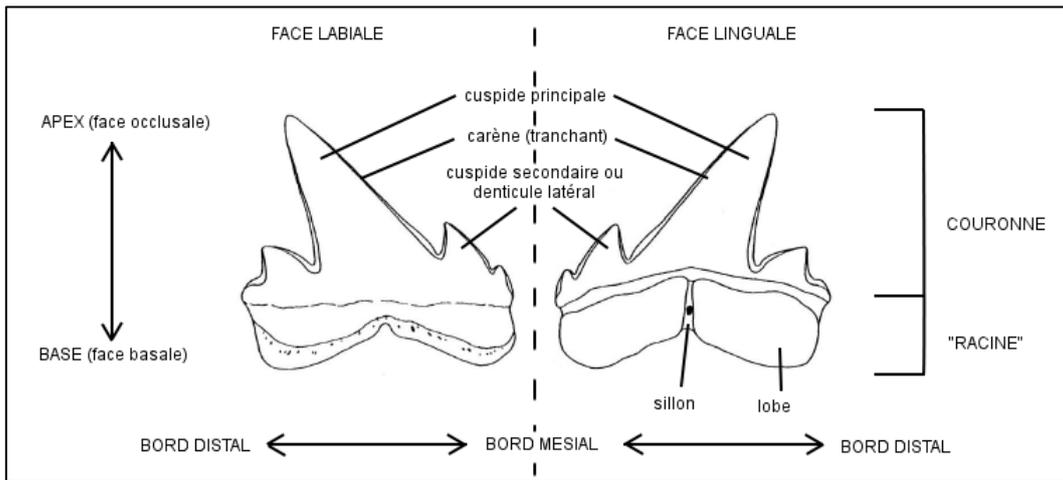


Fig. 5: Vocabulaire lié aux dents. Schéma général d'une dent de néosélacien.

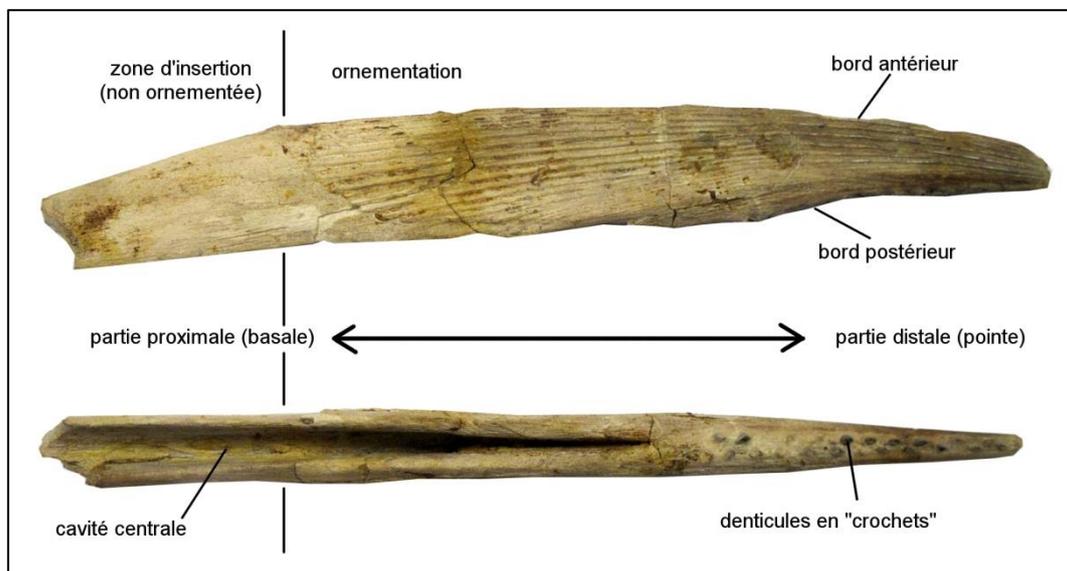


Fig. 6: Vocabulaire lié aux épines dorsales. Epine de *Planothyodus* sp. 2.

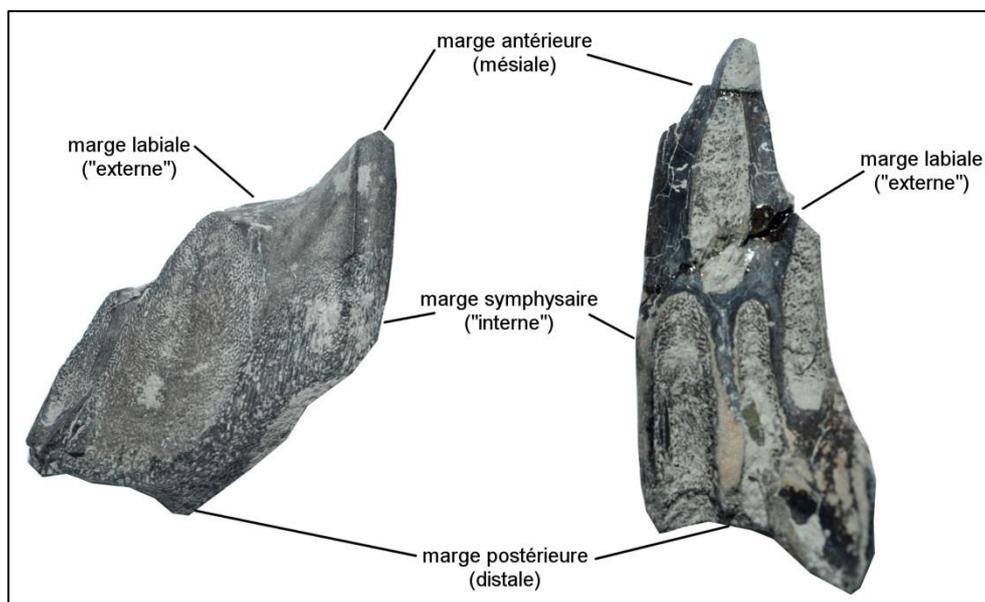


Fig. 7: Vocabulaire lié aux plaques dentaires d'holocéphales. Plaques mandibulaire et palatine d'*Ischyodus* sp.