

Les ammonites traditionnellement regroupées
dans la sous-famille des Bouleiceratinae (Hildoceratidae, Toarcien) :
aspects phylogénétiques, biogéographiques et systématiques

Ammonites generally classified in the Bouleiceratinae
sub-family (Hildoceratidae, Toarcian): phylogenetic,
biogeographic and systematic perspectives

L. Rulleau ^a, M. Bécaud ^b, P. Neige ^{c,*}

^a UFR des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard–Lyon I, 43, boulevard du 11-novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b 8, rue Saint-Exupéry, 44700 Orvault, France

^c Centre des Sciences de la Terre et UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

Reçu le 13 mai 2002 ; accepté le 24 octobre 2002

Résumé

Les genres d'ammonites, traditionnellement regroupés dans la sous-famille des Bouleiceratinae, appartiennent en fait à des lignées différentes de la famille des Hildoceratidae. Une approche utilisant des arguments paléogéographiques, stratigraphiques et morphologiques d'une part et une approche cladistique d'autre part ont permis de distinguer 3 groupes se succédant au cours du temps et à répartitions paléogéographiques différentes :

- les Bouleiceratinae s.s. (genres *Bouleiceras*, *Nejdia* et *Kohaticeras*) du Toarcien inférieur ;
- les Leukadiellinae (genres *Leukadiella* et *Renziceras*) du Toarcien moyen ;
- et les Paroniceratinae (genres *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*) du Toarcien moyen et supérieur.

Surtout abondants en domaine téthysien, les Paroniceratinae sont également connus en domaine NW européen et plus spécialement en France où des populations localement relativement abondantes ont été étudiées dans les Causses, dans le centre-ouest et dans la région lyonnaise. Des taxons nouveaux ont été créés : *Oxyparoniceras* (*Neoparoniceras*) nov. sub. gen., *O. (N.) brocardi* nov. sp. et *O. (N.) sciaui* nov. sp.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The genera usually considered into the Bouleiceratinae subfamily belong in fact to different lineages of the Hildoceratidae family. An approach using paleogeographical, stratigraphical and morphological arguments on one hand and a cladistic approach on the other hand have allowed to separate 3 clusters with different paleogeographical and stratigraphical localisations. These are:

- the Bouleiceratinae s.s. (genera *Bouleiceras*, *Nejdia* and *Kohaticeras*) from lower Toarcian;
- the Leukadiellinae (genera *Leukadiella* and *Renziceras*) from middle Toarcian;
- and the Paroniceratinae (genera *Frechiella*, *Paroniceras* and *Oxyparoniceras*) from middle and upper Toarcian. These latter are mainly present and the Tethyan domain, but are also known in the NW of Europe and especially in France where new populations have been studied in the Causses, in the centre-ouest and in the Lyon area. New taxa have been erected here: *Oxyparoniceras* (*Neoparoniceras*) nov. sub. gen., *O. (N.) brocardi* nov. sp. and *O. (N.) sciaui* nov. sp.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : pascal.neige@u-bourgogne.fr (P. Neige).

Mots clés : Bouleiceratinae s.l. ; Toarcien ; Phylogénie ; Cladistique ; Paléobiogéographie ; Systématique

Keywords: Bouleiceratinae s.l. Toarcian; Phylogeny; Cladistic; Paleobiogeography; Systematic

1. Introduction

Parmi les Hildoceratidae, les genres traditionnellement regroupés dans la sous-famille des Bouleiceratinae ont retenu l'attention de nombreux auteurs par leurs singularités morphologiques et paléogéographiques. Ce regroupement est fondé principalement sur l'aspect de la ligne de suture qui est généralement qualifiée de type cératitique. Cette ligne est — selon les genres traditionnellement inclus dans les Bouleiceratinae s.l. — plus ou moins simplifiée par rapport aux autres ammonites contemporaines. Pour les cas les plus extrêmes (e.g., genre *Bouleiceras*) les selles sont arrondies et les lobes dentelés, rappelant ainsi les lignes de sutures des cératites (Thévenin, 1908). En fait, ce type sutural simple n'existe pas chez tous les genres de Bouleiceratinae s.l. et l'existence de cette sous-famille en termes de groupe naturel monophylétique est maintenant largement critiquée. Le premier objectif de la présente étude sera de reconsidérer la phylogénie du groupe, à travers 2 approches différentes :

- l'une aboutissant à un arbre évolutif se fondant sur la cohérence entre les données morphologiques, paléogéographiques et stratigraphiques ;
- et l'autre aboutissant à des hypothèses de relations de parentés se fondant sur une analyse de parcimonie des caractères morphologiques seuls.

Plusieurs travaux ont été consacrés aux formes malgaches ou téthysiennes, mais les faunes nord-ouest européennes et plus spécialement les faunes françaises ont été peu étudiées en dehors des travaux de Monestier (1921 a,b,c, 1931) et Guex (1972, 1973c, 1975) dans les Causses. Ainsi, dans son important ouvrage consacré aux Hildoceratidae, Gabilly (1976) a totalement laissé de côté ce groupe, du fait de sa fréquence très faible dans la région étudiée (centre-ouest). Un deuxième objectif a donc été de réviser les faunes françaises — en particulier les espèces décrites par Monestier (1921b) — et leur systématique. Ce travail s'appuie sur l'analyse de coupes et l'étude de collectes récentes dans plusieurs gisements français.

2. Historique de la sous-famille

Les auteurs ayant étudié ce groupe d'ammonites ont émis des opinions très diverses sur ses affinités et ses origines. Depuis Thévenin (1908), son rattachement aux Hildocerataceae paraissait évident. Pourtant, Buckman (1919 : p. xv) créa une famille des Cymbitidae pour regrouper les genres *Cymbites*, *Paroniceras*, *Frechiella* et ? *Hudlestonia*. Renz continua jusqu'en 1933 à inclure ces formes dans les Arietitidae, à l'exception des *Frechiella* qu'il rattacha aux *Hildoceratas* dès 1922. Roman (1938) rangea les genres *Frechiella*,

Paroniceras, *Leukadiella* et *Bouleiceras* dans les « Harpoceratidae » (= Hildoceratidae s.l.) sans pour autant les regrouper dans un taxon distinct. Arkell (1950) le fera en créant la famille des Bouleiceratidae, qu'il transforma en 1957 en sous-famille des Bouleiceratinae, rangée dans les Hildoceratidae. Il qualifia alors ces formes de « aberrant Hildoceratidae » et estima que leur regroupement, dû uniquement à l'analogie des tracés suturales, était probablement artificiel car il s'agissait vraisemblablement de formes terminales de plusieurs genres, malheureusement difficiles à identifier. Basse (1952), adopta ce regroupement, tout en lui conservant le rang de famille des Bouleiceratidae. Puis, Schindewolf (1963) scinda les Bouleiceratinae en 2 groupes, selon l'évolution ontogénétique de la ligne de suture. Selon lui, les genres *Bouleiceras* et *Leukadiella* pouvaient être rangés dans les Hildoceratinae, tandis que les genres *Frechiella* et *Paroniceras* représentaient une nouvelle famille de la superfamille des Hammatocerataceae : les Paroniceratidae. Howarth (1973) estima comme Arkell que les Bouleiceratinae pouvaient dériver de plusieurs genres différents d'Hildoceratidae et constituaient donc une sous-famille polyphylétique.

Guex (1974) émit une opinion totalement opposée en se déclarant persuadé du monophylétisme du groupe qui dériverait tout entier du genre *Tauromenicer* du Domérien supérieur. Dans le même travail, il créa le genre *Oxyparoniceras* pour les formes de section ogivale jusque là rattachées au genre *Paroniceras* et inclut le genre *Nejdia* dans les Bouleiceratinae. Ce dernier genre resta cependant toujours adjoint aux Phymatoceratinae dans la synthèse de Donovan et al. (1981). Ces auteurs citèrent alors le genre *Jacobella* JEANNET qu'ils mirent en synonymie avec *Paroniceras* et ajoutèrent à la liste le genre *Kohaticeras* FATMI et HÖLDER. En faisant la synthèse des travaux précédents, Teruzzi (1981) refusa de se prononcer sur la phylogénie de la sous-famille, jugeant trop peu fiables les données stratigraphiques et morphologiques se rapportant aux différents genres et jugea judicieux de conserver par la force des choses la sous-famille des Bouleiceratinae, avec les restrictions exprimées par Arkell. Géczy (1990) reprit le même schéma. Braga et al. (1985) adoptèrent l'option de Guex, en soulignant cependant le manque d'homogénéité du groupe sur le plan biogéographique. Howarth (1992) revint sur ce groupe dont il donna la diagnose suivante : *Aberrant genera, with a wide range of whorl shapes and ornament, all with reduce and simplified suture-lines, that are ceratitic in some genera. Dimorphism is not known.* Il admit cette fois tous les genres antérieurement définis, y compris *Kohaticeras* et *Nejdia*, mais remplaça *Oxyparoniceras* par *Jacobella*. Selon lui, il n'est pas prouvé que l'hypothèse phylogénique de Guex (1974) soit la bonne. Venturi (in Nini et al., 1997) inclut *Renziceras* ARKELL dans les Bouleiceratinae. Ce genre avait auparavant

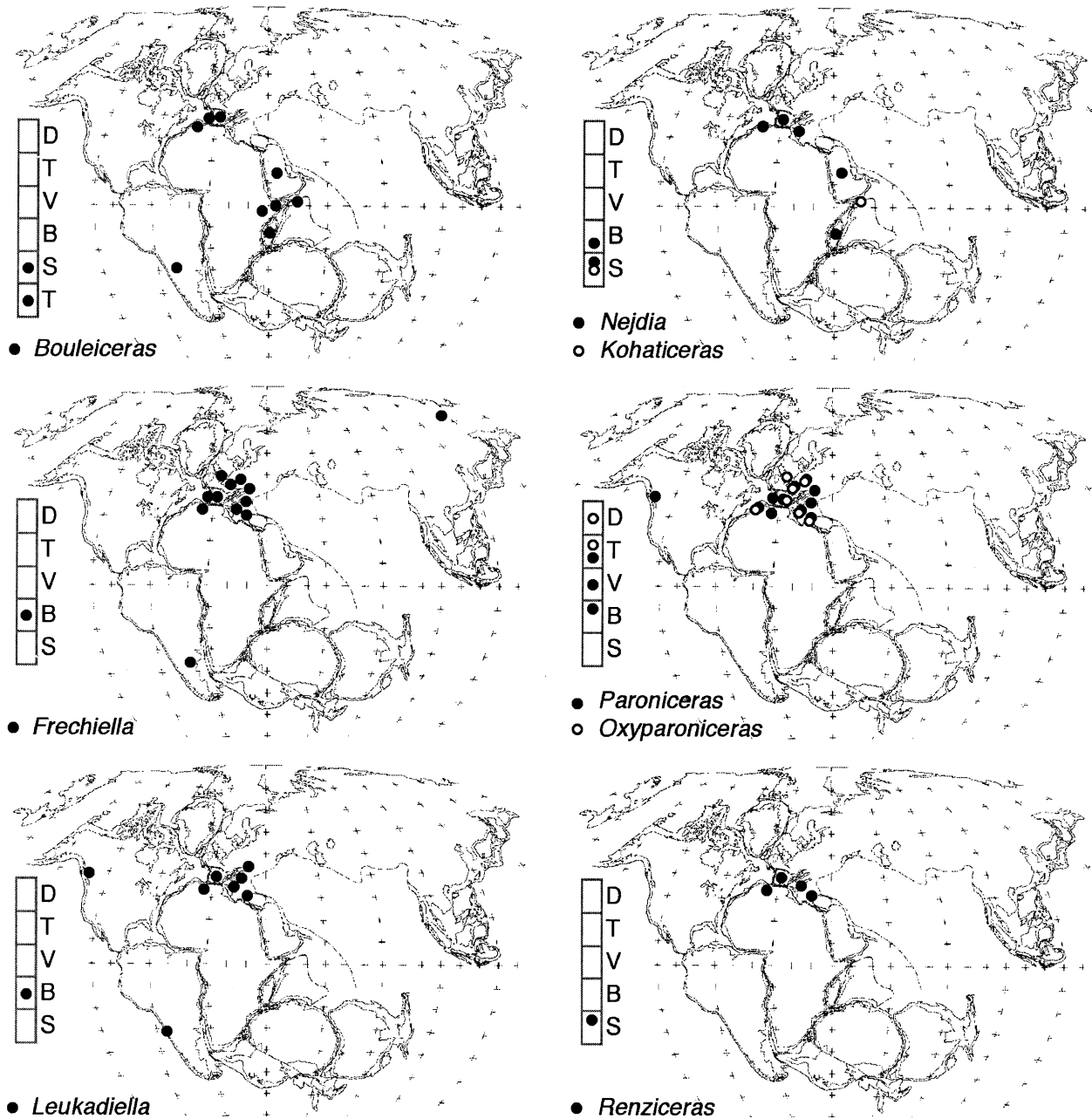


Fig. 1. Répartition paléogéographiques des genres étudiés (carte d'après Owen, 1983). Les lettres indiquent les zones d'ammonites : T (Tenuicostatum), S (Serpentinum), B (Bifrons), V (Variabilis), T (Thouarsense) et D (Dispansum).
 Fig. 1. Paleogeographical repartition of the different genera (map from Owen, 1983).

été rangé dans les Hildoceratinae par Arkell (1957) et Donovan et al. (1981). Elmi et Rulleau (1995) l'avaient interprété comme une forme microconque des *Phymatoceras*. Enfin, Macchioni et Venturi (2000) créèrent la sous-famille des Leukadiellinae pour distinguer les genres *Leukadiella* et *Renziceras* des Bouleiceratinae.

Dans ce travail, nous prendrons en considération les genres suivants : *Paroniceras* BONARELLI, 1893, *Frechiella* PRINZ, 1904, *Bouleiceras* THEVENIN, 1906, *Leukadiella* RENZ, 1913, *Nejdia* ARKELL, 1952, *Renziceras* ARKELL,

1953, *Oxyparoniceras* GUEX, 1974 et *Kohaticeras* FATMI et HÖLDER, 1975.

3. Morphologie, paléogéographie et extension stratigraphique des genres

Alors qu'au Toarcien de nombreux genres d'ammonites connaissent une large extension géographique, les Bouleiceratinae s.l. restent inféodés à des régions bien précises (Fig. 1). Les citations les concernant sont relativement

nombreuses et la liste ci-dessous ne prétend pas être exhaustive : nous ne prendrons essentiellement en compte que celles qui sont accompagnées d'une figuration. Les citations concernant les faunes françaises seront précisées par la suite.

Genre : *Bouleiceras* THEVENIN, 1906

Synonymie : *Colcanapites* COLLIGNON, 1958.

Ce genre (espèce-type : *B. nitescens* THEV.), regroupe des ammonites comprimées, carénées et moyennement évolutées. Les tours internes sont ornés d'une double rangée de tubercules réunis par des côtes. La coquille devient lisse à un diamètre de 60 mm. La ligne de suture simplifiée est caractéristique. Découvert à Madagascar où il est assez abondant (Thévenin, 1906, 1908 ; Collignon, 1958 ; Blaison, 1968), le genre a ensuite été signalé au Pakistan (Arkell, 1952 ; Fatmi, 1972 ; Fatmi et Hölder, 1975), en Arabie (Arkell, 1952 ; Basse et Karpoff, 1957), en Afrique orientale (Arkell, 1956), au Maroc (Blaison, 1968 ; Faugères, 1974, 1975), au Portugal (Mouterde, 1953 ; Dubar et Mouterde, 1953 ; Mouterde et Rocha, 1981), dans les Cordillères bétiques (Bizon et al., 1966) et les chaînes ibériques (Geyer, 1965, 1971 ; Behmel et Geyer, 1966 ; Mouterde, 1970, 1971 ; Dubar et al., 1970 ; Goy, 1974, 1975 ; Goy et al., 1988 ; Goy et Martinez, 1996). D'après Arkell (1952) et Blaison (1968), le « *Bouleiceras* » recueilli par Deleau (1948) en Algérie serait une *Leukadiella*, de même que l'unique exemplaire citée en Italie, dans la région des Marches, par Gallitelli (1963) (= *L. gallitellii* in Pinna, 1965). Le genre est aussi présent en Argentine (Hillebrandt, 1973) et au Chili (Hillebrandt, 1973, 1984, 1987 ; Hillebrandt et Schmidt-Effing, 1981). Les faunes sud-américaines ont un cachet bien particulier et comportent une espèce nouvelle, *B. chilense* HILL., les autres exemplaires étant seulement rapprochés d'espèces connues dans le domaine indomalgache. Le genre *Bouleiceras* se trouve dans le Toarcien inférieur. À Madagascar (Blaison, 1968), la faunizone à *Bouleiceras* et *Protogrammoceras* est encadrée par des *Paltarpites* à la base et des ammonites du Toarcien moyen au sommet. En Arabie Saoudite, la formation « Marrat moyen » renferme des *Bouleiceras* et des *Protogrammoceras*. Enay et Mangold (1994) proposent une zone à *Nitescens* pour ce niveau. Les collectes effectuées en place en Espagne attribuées par Geyer (1965, 1971) au Domérien supérieur ont été reconnues (Mouterde, 1970) comme provenant, comme celles du Portugal, de la base de la zone à *Serpentinum*, au-dessus des derniers *Dactylioceras semicelatum* (SIMPSON). Les exemplaires du Maroc (Faugères, 1974) occupent la même position systématique. Il n'est cependant pas exclu que le genre puisse avoir une extension verticale plus importante, les espèces créées par Arkell, à partir d'un matériel arabomalgache n'étant pas repérées avec exactitude. En Argentine et au Chili (Hillebrandt, 1973, 1984), *B. cf. chakdallaense* FAT. et HOLD. provient de l'extrême base du Toarcien (sous-zone à *Dactylioceras simplex*), en dessous des *D. tenuicostatum*, et *B. chilense* HILL. appartient à la zone à *D. hoelderi* (= zone à *Serpentinum*). En

revanche, les *Bouleiceras* sp. décrits par Hillebrandt (1973) ont été ensuite reconnus par cet auteur (1981) comme étant des *Tauromeniceras* du Pliensbachien supérieur.

Genre : *Nejdia* ARKELL, 1952

Très rare, ce genre (espèce-type : *N. bramkampii* ARK., 1952) est involute, moyennement comprimé et caractérisé par sa section oxycône et son absence d'ornementation. La ligne de suture est légèrement plus découpée que celle des *Bouleiceras*. Il a été récolté à Madagascar (Thévenin, 1908), en Arabie (Arkell, 1952 ; Basse et Karpoff, 1957), au Maroc (Guex, 1972, 1973a,b ; Fedan et Elmi, inédit), en Italie (Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001) et en Espagne (Goy, 1974, 1975 ; Goy et al., 1988, 1994). Un peu plus récentes que les *Bouleiceras*, les *Nejdia* datent du sommet de la zone à *Serpentinum* et de la base de la zone à *Bifrons* (sous-zone à *Sublevisoni*), aussi bien en Espagne (Goy, 1974), qu'en Italie (Venturi et Ferri, 2001) ou au Maroc (Guex, 1973a). En Arabie Saoudite, les *Nejdia* sont récoltées dans la formation « Marrat supérieur » associées à des *Parahildaites*. Enay et Mangold (1994) proposent une zone à *Brankampi* pour ce niveau.

Genre : *Kohaticeras* FATMI et HÖLDER, 1975

Ce genre (espèce-type : *K. razai* FAT. et HÖLD.), assez mal connu, a été cité uniquement au Pakistan par les auteurs qui l'ont créé. Il s'agit d'une forme fortement tuberculée, aux lignes de suture très simplifiées. Le niveau du genre *Kohaticeras* est supposé être le Toarcien inférieur, car la faune accompagnante renferme des *Bouleiceras* ; il s'agit cependant d'un niveau condensé.

Genre : *Leukadiella* RENZ, 1913

Ce genre (espèce-type : *L. helenae* RENZ) réunit des formes présentes uniquement en domaine téthysien. Ce sont des ammonites évolutées à section subrectangulaire à subtrapézoïdale. La carène élevée est flanquée de 2 sillons dont la profondeur diminue avec l'âge. Les tubercules latéroventraux, situés au point de rétroversion des côtes peuvent donner naissance à des épines. La ligne de suture est relativement découpée. Malgré la grande rareté du genre, de très nombreuses espèces ou variétés ont été créées, notamment par Renz. Dans sa révision du genre, Wendt (1966) n'admet plus que 6 espèces, mais Macchioni et Venturi (2000) en reconnaissent une dizaine. Il a été récolté, uniquement dans les faciès de bassins, en Grèce (Renz, 1913, 1927 ; Renz et Renz, 1947 ; Kottek, 1966 ; Wendt, 1966), en Italie (Renz, 1925a ; Pinna, 1965 ; Gallitelli, 1963 ; Wendt, 1966 ; Pelosio, 1968 ; Levi-Setti, 1972 ; Dezi et Ridolfi, 1975 ; Venturi, 1985 ; Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001), au Tyrol (Renz, 1922, 1925a ; Wendt, 1966), en Suisse (Renz, 1922 ; Wendt, 1966), en Espagne, dans les chaînes bétiques (Braga et al., 1985 ; Goy et al., 1988 ; Goy et Martinez, 1996), en Hongrie (Geczy, 1990) et en Algérie (Deleau, 1948 ; Mouterde et Elmi, 1991). Cependant le genre existe également au Canada, en Colombie britannique où il est relativement abondant (Tipper et al., 1991 ; Jakobs et al., 1994 ; Jakobs, 1995)

et au Chili en exemplaire unique (Hillebrandt et Schmidt-Effing, 1981 ; Hillebrandt, 1984). Une ammonite que l'on pourrait rapporter à ce genre, mais non figurée, aurait aussi été trouvée dans les chaînes cantabriques, près de Turmiel (Goy et Martinez, 1996). Howarth (1992) figure une ammonite juvénile du Dorset, qu'il attribue à ce genre. Provenant d'une collection ancienne et de position stratigraphique imprécise, cette ammonite avait été déterminée par Buckman comme un *Grammoceras striatulum* microconque. Selon Howarth, la ligne de suture est caractéristique du genre *Leukadiella*, mais il reconnaît que la section du tour est différente, arrondie au lieu de quadratique et que l'identification spécifique est difficile du fait de la taille extrêmement réduite de l'exemplaire. Il semble donc que l'attribution soit très douteuse, ce qui est également l'avis de Macchioni et Venturi (2000) qui notent sur cet exemplaire l'absence de sillons péricaréniaux, de tubercules paraboliques et surtout de côtes fibulées. La position stratigraphique du genre *Leukadiella* est dans l'ensemble assez peu précisée dans le domaine téthysien (zone à Bifrons). Jakobs (1995) le cite dans la zone à Planulata (base de la zone à Bifrons) du Canada où il accompagne *Rarenodia planulata* et *Peronoceras verticosum*, ce qui correspond assez bien à la citation de Cresta et al. (1989) dans les Apennins où il accompagne *Rarenodia* sp. et *Frechiella*.

Genre : *Renziceras* ARKELL, 1953

Ce genre (espèce-type : *Hildoceras nausikaee* RENZ, 1912b) est représenté par des coquilles évolutives, carénées et bisulquées ou tricarénées. La section est trapézoïdale. Les tours internes sont munis de fortes côtes droites ou en forme de L, se terminant par des tubercules latéroventraux portant une épine. La ligne de suture est proche de celle des *Leukadiella*. Encore plus rare que le précédent et pratiquement monospécifique le genre a été cité en Grèce (Renz, 1912b) et dans les Apennins (Macchioni et Venturi, 2000 ; Venturi et Ferri, 2001). Selon Macchioni et Venturi, la *Leukadiella* citée par Braga et al. (1985) dans la Cordillère bétique serait en réalité un *Renziceras*. Selon Venturi (1985), le genre serait localisé au sommet de la zone à Serpentinus (horizon à Douvillei).

Genre : *Frechiella* PRINZ, 1904

Synonymie : *Achillea* RENZ, 1913.

Ce genre (espèce-type : *F. subcarinata* [YOUNG et BIRD]) regroupe des ammonites involutes, épaisses à globuleuses, tricarénées et bisulquées. L'ornementation est généralement peu marquée et formée de stries ou de côtes surtout visibles autour de l'ombilic. La ligne de suture est relativement simple. Le genre a une plus large distribution que les précédents, mais ne semble très abondant nulle part. Il est surtout cité en domaine téthysien, avec un très grand nombre d'espèces ou de variétés. Teruzzi (1981) recense 38 espèces ou variétés. Renz à lui seul est à l'origine de la nomination de 28 formes. *F. subcarinata* et *F. tokurensis* REPIN sont les seules espèces créées en dehors du domaine téthysien. Teruzzi (1981) reconnaît que cette pulvérisation est injustifiable

et rend la classification inutilisable, d'autant plus que la plupart de ces formes ont une répartition temporelle très brève. En conséquence, il distingue 5 groupes de formes seulement correspondant aux espèces *subcarinata*, *kammerkarensis*, *venantii*, *helenae*, *achillei* et équivalant au regroupement final de Renz (1925a). Le genre est cité en Italie (Catullo, 1846 ; Taramelli, 1880 ; Meneghini, 1867–1881 ; Bonarelli, 1895 ; Bellini, 1900 ; Parish et Viale, 1906 ; Renz, 1925c, 1933 ; Lippi-Boncambi, 1947 ; Venzo, 1952 ; Zanzucchi, 1963 ; Pelosio, 1968 ; Gallitelli-Wendt, 1969 ; Dezi et Ridolfi, 1975 ; Nicosia et Pallini, 1977 ; Teruzzi, 1981 ; Venturi, 1985 ; Cresta et al., 1989 ; Nini et al., 1997 ; Parisi et al., 1998 ; Venturi et Ferri, 2001), en Albanie (Pelosio, 1968), en Grèce (Renz, 1912b, 1927, 1932, 1933), en Hongrie (Prinz, 1904 ; Geczy, 1967, 1990 ; récoltes personnelles L.R. et P.N.), en Suisse (Renz, 1925c, 1927), au Tyrol (Oppel, 1862 ; Stolley, 1903 ; Renz, 1925a ; Fischer, 1966), en Algérie (Elmi et al., 1974), et en Espagne bétique (Goy et al., 1988). Il est aussi présent en domaine NW européen, où *F. subcarinata* (Y. et B.) est souvent citée en France, en Allemagne (Schlegelmilch, 1976 ; Riegraf et al., 1984), en Grande-Bretagne (Young et Bird, 1822 ; Phillips, 1829 ; Wright, 1884 ; Buckman, 1910 ; Howarth, 1992), en Espagne ibérique (Behmel et Geyer, 1966 ; Mouterde, 1971 ; Goy, 1974 ; Goy et Martinez, 1996). Le genre est aussi connu au Portugal (Renz, 1912a,b ; Mouterde et al., 1965) et en Sibérie (Krimholtz et al., 1988 ; Repin, 1991). Enfin, plusieurs exemplaires proches des exemplaires européens ont été trouvés en Argentine (Hillebrandt, 1973, 1984, 1987). En Angleterre, Howarth (1992), disposant d'une quarantaine d'exemplaires, dont aucun de petite taille (les exemplaires de Whitby peuvent atteindre 120 mm de diamètre), les attribue tous à *F. subcarinata*. Il estime que parmi les formes décrites, il n'y a guère que 4 morphotypes différents : *achillei* (lisse), *helenae* (plus évolutive et fortement ornée sur les tours internes), *kammerkarensis* (côtes fortes tuberculées) et *subcarinata* avec laquelle la plupart des autres espèces sont probablement à mettre en synonymie. Dans le centre-ouest de la France, l'Angleterre et le Luxembourg, le genre *Frechiella* est récolté avec *D. commune* et *H. lusitanicum*, ce qui correspond aux horizons à Tethysi (= h. à Commune sensu Gabilly) et à Lusitanicum. Ainsi, en Angleterre, Thomson (1910) a utilisé une « subcarinata zone » comme synonyme des « communis beds ». Par la suite *F. subcarinata* a été employée comme indice de sous-zone, puis abandonnée au profit de *Dactylioceras commune*. Cette sous-zone incluait les héméras « subcarinata, athleticum et bifrons » de Buckman (1930). Repin (1991) a recueilli *F. tokurensis* avec *Zugodactylites braunianus* (d'ORB.). Les très nombreuses formes du domaine téthysien, toutes citées dans la zone à Bifrons (= zone à Mercati), ont peut-être une extension verticale globale plus importante que *F. subcarinata*. Ainsi, Venturi et Ferri (2001) attribuent le genre à la partie moyenne et supérieure de la zone à Bifrons. En Amérique du sud, *F. kammerkarensis* se trouve dans la zone à *Peronoceras pacificum* (= zone à Bifrons).

Genre : *Paroniceras* BONARELLI, 1893

Ce genre (espèce-type : *Ammonites sternale* d'ORB.) est également abondant en domaine téthysien. Il regroupe des coquilles globuleuses, à très petit ombilic, étroit et profond. La carène est absente et l'ornementation réduite à des stries ou des côtes à section arrondie visibles en lumière rasante. La ligne de suture est proche de celle des *Frechiella*. Même en exceptant les formes de section ogivale à présent rangées dans le genre *Oxyparoniceras*, de très nombreuses espèces ou variétés (une vingtaine) ont été décrites, en particulier par Renz. Teruzzi (1981) estime que la plupart d'entre elles sont difficilement interprétables par manque de figures fiables ou de mesures et établies sans tenir compte de la possibilité d'une grande variabilité intraspécifique. Il regroupe toutes ces formes en 4 types morphologiques : *sternale*, *levantinum*, *helveticum*, *pelosioi*. *Paroniceras pelosioi* TERUZZI (= *P. substernale* PELOSIO nom. nud.) est une forme sub-circulaire interprétée par l'auteur (Pl. 22, Fig. 15) comme une forme intermédiaire entre les *Paroniceras* et les *Oxyparoniceras*. Teruzzi tente d'ailleurs de situer stratigraphiquement cette espèce en se référant à Monestier (1931). Le genre a été cité en Italie (Catullo, 1846 ; Meneghini, 1881 ; Parisch et Viale, 1906 ; Renz, 1933 ; Ramaccioni, 1933 ; Venzo, 1952 ; Gallitelli-Wendt, 1969 ; Pelosio, 1968 ; Dezi et Ridolfi, 1975, 1978 ; Nicosia et Pallini, 1977 ; Teruzzi, 1981 ; Venturi, 1985 ; Cresta et al., 1989 ; Parisi et al., 1998 ; Venturi et Ferri, 2001), en Grèce (Renz, 1925b, 1932 ; Kottek, 1966), en Autriche (Fischer, 1966), en Suisse (Renz, 1922), en Hongrie (Vigh, 1927 ; récoltes personnelles L.R. et P.N.) en Espagne bétique (Goy et al., 1988), en Algérie (Elmi et al., 1974 : exemplaire non figuré), au Maroc (Dubar, 1949 : exemplaire non figuré). En province NW européenne, les *Paroniceras* ont été recueillis, avec une bien moins grande diversité morphologique en France, en Allemagne (Renz, 1925a ; Schlegelmilch, 1976), en Espagne ibérique (Goy, 1974 ; Goy et al., 1988 ; Goy et Martinez, 1996), au Portugal (récoltes R. Mouterde). Le genre a également été signalé, en exemplaire unique, au Canada (Colombie Britannique) (Tipper et al., 1991 ; Jakobs et al., 1994 ; Jakobs, 1995). Il n'a en revanche pas été trouvé en Grande-Bretagne, la limite nord de son extension passant au sud de la Loire (Howarth, 1973). Le genre *Paroniceras* ne se trouve, en Europe de l'ouest du moins, que dans la sous-zone à Variabilis et la sous-zone à Illustris, encore que Goy et Martinez (1996) signalent son apparition dès la sous-zone à Semipolium dans les Asturies (Fig. 2, p. 308), et que Fischer (1966) le cite en Autriche dans la zone à Bifrons. Les citations dans des niveaux plus élevés sont dues à la compréhension autrefois plus large du genre qui englobait les formes ogivales pour lesquelles Guex (1974) a créé le genre *Oxyparoniceras*. Ainsi, *P. pelosioi* TER. occupe une position stratigraphique plus élevée et Donovan (1958) place les *Paroniceras* s.l. dans sa « Bayani subzone » (dont l'extension est voisine de la zone à Erbaense, c'est-à-dire l'intervalle allant de la zone à Variabilis à la zone à Dispansum). L'espèce *P. sternale* a même été utilisée comme indice de sous-zone (Gallitelli-Wendt, 1969). Il faut

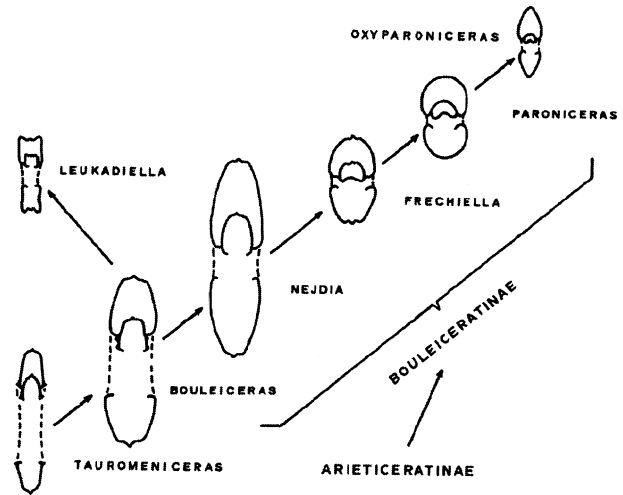


Fig. 2. Phylogénèse du groupe étudié : hypothèse de Guex (1974).

Fig. 2. Phylogeny of the studied taxa: assumption following Guex (1974).

cependant mentionner le cas des petites formes du groupe de « *P.* » *undulosum* MONESTIER présentes dans la zone à Dispansum des Causses, sur lequel nous reviendrons. Au Canada, l'apparition du genre semble un peu plus précoce puisque Jakobs et al. (1994) citent *P. sternale* au sommet de la zone à Planulata (équivalente à la zone à Bifrons).

Genre : *Oxyparoniceras* GUEX, 1974

Synonymie : *Jacobella* JEANNET, 1908

Ce genre (espèce-type : *O. telemachi* [RENZ]), longtemps non différencié du genre *Paroniceras*, est moins commun que celui-ci. Il a été créé par Guex pour des formes plus ou moins épaisses, mais à section ogivale. Selon les espèces, la carène est ou n'est pas présente. La ligne de suture est proche de celle des *Paroniceras*. Bien que ces quelques espèces aient d'abord été décrites en domaine téthysien, les citations y sont relativement peu nombreuses. On trouve ces formes en Italie (Bonarelli, 1895 ; Renz, 1923, 1925c ; Pelosio, 1968 ; Dezi et Ridolfi, 1978 ; Nicosia et Pallini, 1977 ; Teruzzi, 1981 ; Venturi, 1985 ; Nini et al., 1997 ; Venturi et Ferri, 2001), en Grèce (Renz, 1913), au Maroc (Benshili, 1989). En domaine NW européen, le genre a été signalé en France, en Allemagne (Quenstedt, 1885 ; Schlegelmilch, 1976), en Espagne (Goy, 1974 ; Goy et al., 1994 ; Goy et Martinez, 1996). En Grande-Bretagne, Howarth (1992) ne fait état que de 3 petits exemplaires, dont l'un a été figuré par Buckman (1923 : Pl. 23A), sous le nom de *F. subcarinata*. Le genre *Oxyparoniceras* est cantonné au sommet de la zone à Thouarsense et dans la zone à Dispansum en Europe de l'ouest et au Maroc. Il est mal localisé en Italie : partie supérieure de la zone à Erbaense (Nicosia et Pallini, 1977), partie supérieure du Toarcien moyen (zone à Gradata) pour Venturi et Ferri (2001).

4. Reconstitutions phylogénétiques

Deux démarches aboutissant à des hypothèses de relations phylogénétiques ont été suivies. La première interprète les

données morphologiques dans leur contexte paléogéographique et biostratigraphique. La seconde utilise la méthode cladistique, qui, elle, ne fait appel qu'à des arguments morphologiques, dans un contexte d'analyse de parcimonie. Cette méthode n'est pas encore très développée pour les ammonites. Deux arguments indépendants sont impliqués dans cette « frilosité » :

- l'importance accordée aux données stratigraphiques (impliquant le rejet de toute hypothèse phylogénétique en désaccord avec une succession stratigraphique) ;
- et l'acceptation *a priori* que les coquilles sont particulièrement sujettes aux homoplasies (impliquant l'idée que l'analyse cladistique ne saurait résoudre des problèmes de phylogénie chez les ammonites).

Des exemples montrent cependant qu'il est possible de proposer des hypothèses phylogénétiques fondées sur une analyse cladistique n'impliquant pas nécessairement de fortes divergences avec les données stratigraphiques (Monks, 1999, 2000). Dans le cadre de cette étude, l'analyse cladistique a pour objectif de résoudre des problèmes de phylogénie concernant les 8 genres étudiés.

4.1. Arguments paléogéographiques, stratigraphiques et morphologiques

4.1.1. Les provinces fauniques et la répartition des faunes

Une province faunique est en principe une association de communautés, mais est le plus souvent fondée sur un seul ensemble taxinomique. Les unités biogéographiques seront distinguées à partir de critères taxinomiques, en particulier les différences entre taxons occupant les mêmes niches écologiques (Enay, 1980). Les termes utilisés pour désigner ces unités sont nombreux et diversement hiérarchisés. Le domaine téthysien est de loin l'entité paléobiogéographique la plus vaste admise pour le Toarcien. Des faunes à cachet téthysien s.l. sont connues depuis le Maroc et le Portugal à l'ouest jusqu'aux chaînes bordières des façades occidentales des Amériques vers l'est (Enay, 1980 ; Dommergues, 1994). Mouterde et Elmi (1991), distinguent :

- un domaine européen comprenant le secteur NW européen, eurocaucasien et des secteurs de transition au sud-ouest de l'Europe (sud de la France, chaînes ibériques, nord du Tyrol) ;
- et un domaine téthysien s.s. comprenant un secteur atlantique (Portugal et Maroc occidental), la « bordure nord-gondwanienne » (Maroc oriental, Rif, Algérie, chaînes bétiques), le secteur de la Méditerranée moyenne (Appennins, Alpes orientales et méridionales) dans lequel la Hongrie se singularise par une faune présentant des caractères de mixité, et enfin le secteur de la Méditerranée orientale (Yougoslavie, Grèce, Taïrides).

Nous adopterons ici ce schéma.

Après la crise biologique de la limite Pliensabachien — Toarcien (voir Pálffy et Smith, 2000) —, ce dernier est marqué par une importante transgression et le niveau marin est

élevé au milieu de l'étage. Les régressions sont rares et en relation avec la tectonique locale. Les communications entre les bassins sont aisées (Bassoulet et al., 1993). L'expansion toarcienne correspond à une diminution de la diversité et de l'endémisme et il est classique de considérer que le provincialisme (ou la provincialité) s'atténue très fortement au cours du Toarcien inférieur et moyen, bien que la diversification persiste cependant en grande partie au niveau des espèces. L'impression d'homogénéisation est encore renforcée par l'arrivée des faunes « arabomalgaches » (*Bouleiceras* et *Nejdia*) dans l'ouest téthysien (Almeras et Elmi, 1982). La présence des *Bouleiceras* et des *Nejdia* dans le Toarcien inférieur d'Afrique du Nord, d'Espagne, du Portugal et même des Andes s'inscrit dans la large expansion de la faune téthysienne (Enay, 1980). Plusieurs auteurs ont présenté des cartes montrant la répartition paléogéographique des « Bouleiceratinae » sensu Guex (Geyer, 1965 ; Howarth, 1973 ; Ziegler, 1981 ; Enay, 1980 ; Jakobs, 1995). Nous les complétons ici en intégrant les dernières données connues (Fig. 1).

Les variations eustatiques du niveau marin constituent le premier facteur contrôlant les phases d'expansion ou d'isolement faunique en faisant varier l'extension des plateformes externes ouvertes qui constituaient l'habitat privilégié de la plupart des ammonites jurassiques et modifient les possibilités de communication et d'échanges entre les faunes. Pour Thierry (1982), le rôle de la tectonique est tout aussi important que l'eustatisme pour la dispersion des faunes pélagiques ou nectoniques, notamment celle des céphalopodes. Ainsi, des effondrements et des distensions peuvent favoriser la création de zones basses propices à la dispersion des faunes. Ces 2 phénomènes, eustatisme et tectonique peuvent d'ailleurs conjuguer leurs effets. Il semble que les différences dans la composition des associations d'ammonites traduisent en partie du moins, un contrôle écologique, pour lequel jouent l'importance de la tranche d'eau et la morphologie du paléorelief sous-marin dans laquelle elles évoluaient. Notons également que Pálffy et Smith (2000) proposent un lien entre volcanisme basaltique et crise faunique à la limite Pliensabachien — Toarcien.

La composition des ensembles fauniques et la taille des ammonites varient en fonction des paléo-environnements, eux-mêmes sous la dépendance des cadres paléogéographiques. L'Afrique du nord se prête particulièrement à une telle étude, réalisée par Almeras et al. (1988). Ainsi la faune à rares ammonites de petite taille provenant des rampes carbonatées est remplacée par une faune à ammonites abondantes sur les plateformes externes en milieu agité et par une faune « déséquilibrée » (prédominance des Phylloceratidae et des Lytoceratidae) dans les bassins. L'homogénéisation des faunes entre domaine européen et domaine téthysien est loin d'être totale. Encore ne faut-il prendre en compte dans chaque région comme faune caractéristique que les véritables implantations suivies de descendance et non pas les immigrants occasionnels, sans reproduction sur place et renouvelés par des apports répétés (Enay, 1980).

4.1.2. Voies de migrations

La répartition mondiale mais fractionnée des *Bouleiceras* conduit à poser le problème des voies d'échange existant entre les différentes régions où ils sont présents. D'après Enay et Mangold (1982) *Bouleiceras* et *Nejdia* ont vraisemblablement gagné le secteur de la Méditerranée moyenne, puis le secteur atlantique du domaine téthysien, en suivant la bordure gondwanienne et de là ont atteint les secteurs de transition de l'Europe du Nord-ouest (Portugal et chaînes ibériques) en contournant la meseta ibérique. Les modalités d'arrivée des *Bouleiceras* dans les chaînes andines, au sein de peuplements qui sont pour l'essentiel très différents des faunes de la Téthys occidentale, sont plus controversées. Leur présence semblerait prouver qu'une certaine communication entre Atlantique et Pacifique a pu se faire au Toarcien (Thierry, 1982). Cependant les *Bouleiceras* des Andes sont des formes de petite taille, un peu plus précoces, et s'écartant presque toutes des types malgaches : il pourrait s'agir d'évolutions vicariantes masquant des hétérochronies possibles (Thierry, 1982 ; Mouterde et Elmi, 1993). On ne pourrait donc rejeter *a priori* l'hypothèse d'une homéomorphie si 2 autres genres *Frechiella* et *Leukadiella*, tous deux bien représentatifs de la province téthysienne, mais absents des régions indomalgaches, n'étaient aussi présents sur la façade orientale des Amériques. Encore faut-il souligner le cachet particulier des *Leukadiella* canadiennes, qui s'inscrivent bien dans le contexte global d'une faune américaine proche des faunes téthysiennes sans pourtant être tout à fait identique (i.e., les « *Pleydellia* » et les « *Phymatoceras* » décrits par Jakobs et al., 1994).

Plusieurs solutions ont été proposées, faisant en particulier appel à des voies pré-océaniques antérieures aux véritables ouvertures océaniques. Les faunes auraient ainsi pu emprunter une voie atlantique entre la Téthys occidentale (ou méditerranéenne) et le Pacifique à la hauteur de l'Amérique centrale (« couloir atlantique naissant », ou « corridor hispanique »). Ainsi selon Jakobs (1995), le domaine latitudinal occupé par les *Leukadiella* ou les *Frechiella* en Téthys méditerranéenne étant très restreint, leur présence ne peut s'expliquer que par une communication marine directe. Cependant, il semble clairement établi maintenant qu'il n'existe pas de voie directe hispanique avant le Callovien (Bassoulet et al., 1993 ; Elmi, 1993). Ces genres auraient donc pu transiter par une voie péripacifique ou contourner le Gondwana par le sud ou par le nord.

Dans le domaine téthysien s.s., les *Leukadiella* et les *Renziceras*, partis de la Méditerranée orientale ont sans doute gagné la Méditerranée moyenne et plus modestement l'Algérie et les chaînes bétiques en empruntant également la bordure gondwanienne. *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*, à sutures simples mais morphologie globuleuse, sont originaires des bassins pélagiques plus ou moins diversifiés et compartimentés en Méditerranée centrale et orientale (Marches, Ionie) où ils pouvaient être piégés et devenir dominants (ex : banc à *Frechiella* de Valdorbia). Ils ont migré épisodiquement en longeant les domaines intermédiaires

apuloscilien et maghrébin et le craton ibérique et atteint l'Europe moyenne où leur répartition verticale est très disjointe (Alméros et Elmi, 1982).

4.1.3. Implications phylogénétiques

L'origine du genre *Bouleiceras*, plus ancien représentant du groupe étudié ici, est encore controversée. Selon Arkell (1952), le nucléus épineux des *Bouleiceras* rappelle les Polymorphitidae, mais de tels nucléus existent aussi chez certains Hildoceratidae (par exemple « *Harpoceras levisoni* » figuré par Wright [1882–1884 : Pl. 61, Figs. 1, 2], et rapporté avec doute à *Hildaites forte* BUCK. par Howarth (1992)]. Les ancêtres immédiats seraient à rechercher dans le genre domérien *Seguenciceras* (= *Arietoceras*). Selon Blaison (1968), l'allure cératitique des sutures ne fournit pas d'argument décisif pour la recherche des filiations, cette configuration apparaissant à des époques diverses et dans des lignées quelconques. Ainsi, le plan sutural ne permet pas d'entériner les rapports établis avec les Arietitidae par Buckman (1919) et Renz (1933).

Pour Howarth (1973) les Bouleiceratinae ne peuvent descendre que des Harpoceratinae ou des Arieticeratinae. Guex (1974) opte pour cette dernière sous-famille et désigne le genre *Tauromeniceras* comme l'ancêtre le plus probable. Ce genre est en effet le seul qui regroupe des formes évolutives, tuberculées et costulées avec une suture de type cératitique et qui soit capable de donner naissance aux *Bouleiceras* par péramorphose. Or, les *Tauromeniceras* et plus généralement les Arieticeratinae n'ont jamais été signalés dans la province indomalgache, alors qu'ils sont fréquents au Maroc et en Péninsule ibérique où les *Bouleiceras* peuvent être localement abondants (Faugères, 1974 ; Mouterde communication orale). Nous pourrions tout aussi bien envisager pour ces faunes dites « indomalgaches » une origine dans le secteur atlantique de la Téthys et une migration dans le sens inverse de celui généralement admis, c'est-à-dire depuis l'ouest de la Méditerranée jusqu'au domaine indomalgache où elles se seraient bien adaptées et diversifiées (cf. les espèces créées par Arkell et le genre *Kohaticeras* inconnu dans le secteur atlantique). En revanche, et comme l'a fait remarquer Ziegler (1981), l'implantation de *Bouleiceras* (et de *Nejdia*) en domaine téthysien et en Europe du NW ne fut pas couronnée de succès malgré l'existence de voies de passage. L'absence du genre *Bouleiceras* des secteurs de bassins de la Méditerranée moyenne et orientale est remarquable et Braga et al. (1985) pensent que sa distribution est contrôlée par des facteurs écologiques. Notons pour mémoire que le caractère apparent de plus grande ancienneté (sous-zone à Simplex) des *Bouleiceras* d'Amérique du sud — s'il s'agit bien de la même lignée ! — peut également fournir une autre piste, puisque Hillebrandt (1981) cite des *Tauromeniceras* en Argentine et au Chili.

Considérons à présent le cas des *Leukadiella* que Guex (1974) faisait dériver des *Bouleiceras*. Cet auteur est depuis revenu sur son opinion (in Jakobs, 1995 et communication orale) et c'est à juste titre, semble-t-il, que Macchioni et

Venturi (2000) ont créé pour les genres *Leukadiella* et *Renziceras*, la sous-famille des Leukadiellinae, qui dériverait probablement des *Hildaites*. Kottek (1966) et Wendt (1966) avaient déjà noté les fortes affinités existant entre les *Hildaites* et les *Leukadiella*, et Jakobs (1995) propose *Hildaites propeserpentinus* BUCK. (in Kottek, 1966), comme ancêtre possible du genre *Leukadiella*. En conséquence, cet auteur présente un schéma qui reprend celui de Guex, avec cependant l'exclusion de *Leukadiella* replacé dans la lignée évolutive des *Hildaites*.

Dans son schéma phylétique (cf. Fig. 2), Guex (1974) justifiait la succession *Nejdia-Frechiella* par des arguments stratigraphiques et morphologiques. Il est vrai que ces 2 genres se succèdent apparemment sans hiatus temporel, mais l'extrême rareté, voire l'absence totale, des *Nejdia* récoltés dans les régions que l'on peut considérer comme le lieu d'origine des *Frechiella* (Ionie, Appenins...) rend bien aléatoire cette hypothèse. Il faut également noter que les *Frechiella* n'ont jamais été signalées dans le domaine indomalgache où les *Nejdia* sont les plus abondantes. De plus, les différences morphologiques entre les 2 genres sont importantes : passage d'une forme suboxycône à une forme globuleuse tricarénée, changement du dessin de la ligne de suture devenant beaucoup plus proche de celle des Hildoceratidae et en particulier de celle des *Hildaites* que de celle des *Bouleiceras*. La morphologie suboxycône des *Nejdia* est un autre argument pour réfuter la succession *Nejdia-Frechiella* : ce type de morphologie est en effet le plus souvent réalisé en fin de phylum (Contini, 1989). Ainsi la lignée des Grammoceceratinae se termine par le genre oxycône *Hudlestonia* et les Graphoceratinae par les *Hyperlioceras* ; ces formes de fin de lignée ont par ailleurs une ligne suturale simplifiée. Dans notre hypothèse, le genre *Nejdia* serait donc sans descendance.

Si l'on n'admet pas la filiation *Nejdia-Frechiella* proposée par Guex (1974), on en revient donc à l'hypothèse ouverte d'Arkell (1957), reprise par Teruzzi (1981) selon laquelle les différents genres regroupés dans les Bouleiceratinae proviendraient de plusieurs genres antérieurs, difficiles à identifier. Il nous semble cependant que les genres les mieux placés pour avoir donné naissance aux *Frechiella* pourraient être les *Hildaites*, les *Orthildaites*, voire même les *Hildoceras* primitifs.

La succession *Frechiella, Paroniceras, Oxyparoniceras* paraît en revanche, bien plus évidente. Ces genres sont vraisemblablement apparus en domaine téthysien où leur fréquence semble plus importante que dans le domaine NW européen où ils ont sans doute migré épisodiquement. On peut toutefois regretter l'imprécision de l'enregistrement stratigraphique dans leur région d'origine : tout au plus peut-on se fonder sur le niveau zonal. C'est l'opinion de Teruzzi (1981) qui souligne la position stratigraphique des 3 genres et l'existence de formes de transition entre eux : ainsi, *F. achillei* est proche des *Paroniceras* par l'absence d'ornementation et le faible développement de la carène et

des sillons et *P. pelosioi* est proche des *Oxyparoniceras* par sa section subogivale.

Comme les *Frechiella*, les *Paroniceras* n'ont en Europe du NW qu'une répartition verticale extrêmement réduite (h. à Tethysi et à Lusitanicum pour les premières, zone à Variabilis pour les seconds, dont on rencontre cependant de rares spécimens dans la zone à Thouarsense des Causses) et une fréquence presque toujours faible. Il en est de même pour les *Oxyparoniceras* cantonnés dans la sous-zone à Fallaciosum et la zone à Dispansum. Il existe donc entre les 3 genres, et particulièrement entre les *Frechiella* et les *Paroniceras*, des hiatus stratigraphiques relativement importants qui peuvent laisser supposer que ces genres ne se sont pas reproduits sur place et ont été renouvelés par apports répétés, correspondant à des épisodes transgressifs, le hiatus stratigraphique n'existant sans doute pas en Méditerranée centrale et orientale. Chaque homme d'entre eux est d'ailleurs accompagné par des ammonites d'affinités téthysiennes : *Frechiella* par *Hildoceras crassum* et *H. lusitanicum*, *Paroniceras* par *Pseudomercaticeras bayani* et *P. frantzi*, *Oxyparoniceras* par des *Osperleioceras*. Cependant, il faut noter l'importance locale des populations d'*Oxyparoniceras* dans la zone à Dispansum des Causses et du centre-ouest (récoltes M.B. et L.R.). Si l'indépendance de ces 3 genres était admise, il conviendrait de les séparer taxonomiquement des Bouleiceratinae s.s. en les regroupant à l'intérieur d'une autre sous-famille, pour laquelle nous proposons le nom de Paroniceratinae SCHIND. Venturi et Ferri (2001) admettent également la division en 3 groupes des Bouleiceratinae s.l. :

- les Bouleiceratinae s.s. (*Bouleiceras, Nejdia* et *Kohaticeras* ?) ;
- les Leukadiellinae (*Leukadiella* et *Renziceras*) ;
- et les genres *Frechiella, Paroniceras* et *Oxyparoniceras*. Mouterde et Elmi (1991 : p. 1189) avaient d'ailleurs, mais sans les nommer différemment, déjà distingué ces 3 ensembles à partir de considérations stratigraphiques et géographiques. En conclusion, les arguments morphologiques, stratigraphiques et paléogéographiques nous amènent à proposer une répartition des genres étudiés en 3 sous-familles (Fig. 3).

4.2. Approche cladistique

Notre analyse s'appuie sur une étude exhaustive de la bibliographie, sur l'étude des spécimens français décrits ci-après, sur quelques spécimens récoltés en Hongrie (Coll. P.N. et L.R.) ainsi que sur l'étude de la collection Collignon conservée à l'université de Bourgogne. Cette collection correspond à du matériel de Madagascar et comprend les taxons suivants : *Nejdia pseudogrineri* (10 spécimens), *Bouleiceras nitescens* (20 spécimens), *Bouleiceras* ssp. (13 spécimens).

4.2.1. Choix des extragroupes

La monophylie des Bouleiceratinae étant largement remise en question, il est apparu nécessaire d'introduire plusieurs extragroupes dans l'analyse permettant de polariser les caractères. Les genres *Tauromeniceras* (appartenant aux

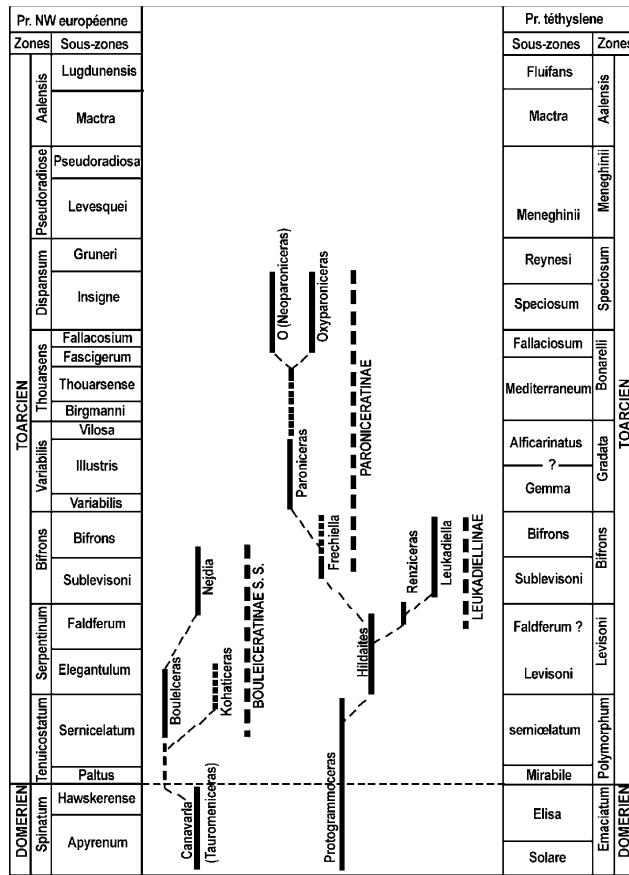


Fig. 3. Phylogénèse supposée des genres étudiés (approche morphologique, paléogéographique et stratigraphique).

Fig. 3. Supposed phylogeny of the studied genera (based on morphological, paleogeographical and stratigraphical arguments).

Arieticeratinae) et *Hildaites* (appartenant aux Hildoceratinae) ont été sélectionnés sur la base de leur ressemblance morphologique avec certains Bouleiceratinae. Ce sont les 2 genres les plus fréquemment évoqués comme ancêtres des Bouleiceratinae (e.g., Guex, 1974 ; Jakobs, 1995 ; Macchioni et Venturi, 2000). Le genre *Protogrammoceras* (appartenant aux Harpoceratinae) est également ajouté comme genre *a priori* entièrement extérieur aux Bouleiceratinae et possédant une morphologie suffisamment proche pour pouvoir être codée dans la même matrice.

4.2.2. Choix des taxons représentatifs des Bouleiceratinae

L'analyse cladistique étant menée pour proposer une hypothèse phylogénétique à l'échelle de la sous-famille, nous avons procédé à un échantillonnage conduisant à la sélection de 14 taxons de Bouleiceratinae (genres ou espèces) jugés représentatifs de la diversité des formes rencontrées. Le genre *Bouleiceras* est représenté par 2 espèces (*B. nitescens* et *B. arabicum*) rendant compte en particulier des différences de tuberculation. Le genre *Nejdia* est également représenté par 2 espèces (*N. pseudogruneri* et *N. bramkampii*). Ce genre présente des espèces qui diffèrent de par leur morphologie générale et leur type d'ornementation. Il en est de même pour les genres *Leukadiella* (représentés par *L. helenae* et *L.*

Tableau 1

Caractères morphologiques et états des caractères choisis pour l'analyse cladistique

Morphological characters and states used in the cladistic analysis

N° caractères morphologiques et états

| | |
|----|---|
| 1 | type d'enroulement de la coquille : 0 (évolue), 1 (moyennement involute), 2 (franchement involute) |
| 2 | compression de la coquille : 0 (rapport épaisseur/hauteur < 1), 1 ($E/H \geq 1$) |
| 3 | profondeur de l'ombilic : 0 (peu profond), 1 (profondeur moyenne), 2 (profond) |
| 4 | inclinaison du mur ombilical (m.o.) : 0 (mur ombilical peu ou pas différencié), 1 (mur ombilical subperpendiculaire), 2 (mur ombilical franchement perpendiculaire) |
| 5 | forme des flancs de la coquille : 0 (plats), 1 (légèrement bombés), 2 (très bombés) |
| 6 | angle des flancs par rapport au ventre : (0) flancs parallèles, (1) flancs convergents |
| 7 | démarcation du rebord latéro-ventral : 0 (nulle), 1 (faible), 2 (forte) |
| 8 | présence de sillons péricarénaux : 0 (présence de deux sillons), 1 (absence) |
| 9 | présence de méplats péricarénaux : 0 (présence de deux méplats), 1 (absence) |
| 10 | présence de côtes : 0 (présence de côtes vraies), 1 (absence) |
| 11 | présence de stries ou d'ondulations : 0 (présence stries ou d'ondulations), 1 (absence) |
| 12 | orientation de la costulation : 0 (côte radiale), 1 (côte rétroversée, au moins sur une portion), 2 (côtes absentes) |
| 13 | forme des côtes : 0 (côtes droites ou faiblement arquées), 1 (côtes sinueuses), 2 (absence de côtes) |
| 14 | ornementation latéro-ombilicale : 0 (présence tubercules ou épaissements), 1 (absence) |
| 15 | ornementation latéroventrale : 0 (présence tubercules ou épines), 1 (absence) |
| 16 | présence d'une carène ventrale : 0 (présence), 1 (absence) |
| 17 | découpage des selles : 0 (selles découpées), 1 (selles lisses ou simplement échancrées) |
| 18 | complexité de la ligne de suture : 0 (ligne découpée), 1 (ligne très faiblement découpée) |
| 19 | forme de la première selle latérale : 0 (rapport hauteur/largeur > 1), 1 (proche de 1), 2 (< 1) |

ionica) et *Paroniceras* (représenté par *P. helveticum* et *P. sternale*). Le genre *Oxyparoniceras* est représenté d'une part par les espèces *O. (O.) buckmani* et *O. (O.) telemachi* et d'autre part par l'espèce *O. (Neoparoniceras nov. s. gen.) undulosum*. Ce découpage en 2 sous-genres est justifié dans l'étude des formes françaises (cf. ci-après). Les espèces des genres *Frechiella* et *Kohaticeras* ne présentant pas de divergences fortes, ces derniers ne seront donc représentés que par leurs espèces type (respectivement *F. subcarinata* et *K. razai*). Le genre *Renziceras* est monospécifique et sera donc représenté par *R. nausikaae*.

4.2.3. Caractères morphologiques et codage

Dix-neuf caractères morphologiques sont pris en compte (voir Tableau 1 pour le détail des caractères et des états), décrivant à la fois les caractéristiques géométriques des coquilles (e.g., taux d'involutions, compression de la section), les caractéristiques ornementales (e.g., présence et forme des côtes) et la forme générale de la ligne de suture. Les états sont

Tableau 2

Matrice des caractères pour les 17 taxons utilisés ici
Data matrix for the 17 taxa used here

| | 12345 | 1 | 11111 | 1111 |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|------|
| | | 67890 | 12345 | 6789 |
| <i>Protogrammoceras</i> | 00010 | 01110 | 10111 | 0001 |
| <i>Hildaïtes</i> | 00000 | 01100 | 11111 | 0001 |
| <i>Tauromeniceras</i> | 00000 | 01010 | 10001 | 0011 |
| <i>Bouleiceras nitescens</i> | 00111 | 11100 | 10000 | 0111 |
| <i>Bouleiceras arabicum</i> | 00111 | 11100 | 10001 | 0111 |
| <i>Nejdia bramkampi</i> | 10111 | 11101 | 12201 | 0112 |
| <i>Nejdia pseudogrumeri</i> | 10111 | 11101 | 00001 | 0112 |
| <i>Leukadiella helenica</i> | 01000 | 02010 | 11110 | 0012 |
| <i>Leukadiella ionica</i> | 01000 | 02100 | 11110 | 0012 |
| <i>Renziceras nausikaae</i> | 01000 | 01010 | 11110 | 0011 |
| <i>Frechiella subcarinata</i> | 21221 | 11011 | 00011 | 0012 |
| <i>Paroniceras sternale</i> | 21222 | 10111 | 00011 | 1010 |
| <i>Paroniceras helveticum</i> | 21212 | 10111 | 12211 | 1010 |
| <i>O.(Oxyparoniceras) buckmani</i> | 20111 | 10111 | 00011 | 0011 |
| <i>O.(Oxyparoniceras) telemachi</i> | 20221 | 10111 | 00011 | 1011 |
| <i>O.(Neoparoniceras) undulosum</i> | 10211 | 00111 | 00011 | 101? |
| <i>Kohaticeras razai</i> | 11111 | 01010 | 10001 | 1111 |

codés pour des spécimens adultes sauf pour les caractéristiques d'ornementation où nous avons tenu compte de l'ensemble de l'ontogénèse. Dans ce cas, l'ornementation (e.g., tubercules) peut être présente à l'état juvénile et/ou adulte. Cet ensemble nous semble constituer une base de description pouvant s'appliquer aux 14 taxons pris chez les Bouleiceratinae s.l. ainsi qu'aux 3 extragroupes (*Protogrammoceras*, *Tauromeniceras* et *Hildaïtes*).

4.2.4. Résultats (Figs. 4, 5)

La matrice des caractères (Tableau 2) est traitée à l'aide du logiciel de parcimonie Paup 3.1.1 (Swofford, 1993). Les caractères sont considérés comme non ordonnés, non orientés et non pondérés. Les 3 extragroupes contraignent les états des caractères à la racine de l'arbre. La matrice ne contient que des caractères informatifs, et toutes les autapomorphies portées par les taxons terminaux ont été éliminées.

La recherche des arbres les plus parcimonieux est effectuée avec l'option de recherche « heuristique » qui a produit 12 arbres de 53 pas. Ces 12 arbres montrent un indice de cohérence de 0,51 et un indice de rétention de 0,74, révélant la présence d'homoplasies. Les topologies de ces 12 arbres sont assez proches et ne diffèrent que sur certains nœuds particuliers. Les conflits et les cohérences entre ces arbres de parcimonie minimale peuvent être analysés et synthétisés en calculant des arbres de consensus ainsi qu'en évaluant la confiance des nœuds par une méthode de ré-échantillonnage (dans notre cas par la technique du Bootstrap).

L'arbre de consensus strict (Fig. 4), en ne considérant comme résolu que les nœuds présents dans les 12 arbres de parcimonie minimale révèle de fait les nœuds problématiques. Les points résolus montrent la monophylie du groupe constitué par les genres *Leukadiella* et *Renziceras* qui est associé au genre *Hildaïtes*. Les autres Bouleiceratinae (genres *Kohaticeras*, *Bouleiceras*, *Nejdia*, *Oxyparoniceras*, *Fre-*

chiella et *Paroniceras*) constituent également un groupe monophylétique qui lui est lié au genre *Tauromeniceras*. La topologie générale de cet arbre de consensus indique qu'aucun des arbres de parcimonie minimale n'envisage que les Bouleiceratinae s.l. constituent un groupe monophylétique. Ils indiquent au contraire clairement qu'il s'agit d'un groupe polyphylétique. Les conflits entre ces 12 arbres sont localisés uniquement au sommet de l'arbre (Fig. 4 points P1 et P2) et sont indiqués par une polyfurcation montrant dans

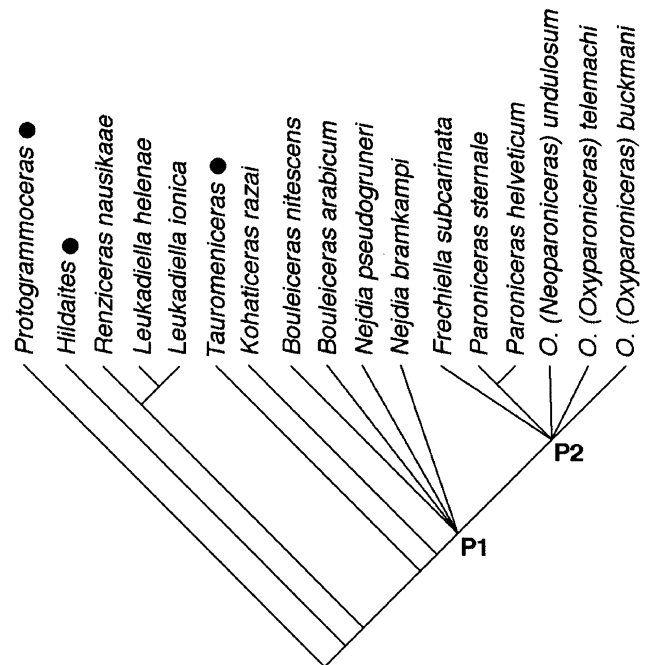


Fig. 4. Phylogénèse supposée des genres étudiés (approche cladistique : arbre de consensus strict).

Fig. 4. Supposed phylogeny of studied genera (cladistic approach: strict consensus tree).

ce cas une impossibilité de résoudre la phylogénie par l'analyse. C'est le cas de la polytomie P1 qui regroupe 4 taxons terminaux (*B. nitescens*, *B. arabicum*, *N. pseudogrineri* et *N. bramkampi*) avec le groupe monophylétique des genres *Paroniceras*, *Oxyparoniceras* et *Frechiella*. De même, au sein de ce dernier groupe, la phylogénie n'est que partiellement résolue (Fig. 4 point P2), laissant en polytomie les 3 genres terminaux *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*.

Une analyse de parcimonie complémentaire fondée sur un ré-échantillonnage de type Bootstrap a été menée. Cette méthode génère N matrices (dans notre cas 1000) à partir de la matrice d'origine par tirage aléatoire des caractères avec remise. Chacune de ces matrices est ensuite analysée. Finalement un arbre de consensus majoritaire est calculé. Il indique à chaque nœud retenu la probabilité d'observer ce nœud. Ceci revient à tester la solidité d'une monophylie par la prise en compte aléatoire de tel ou tel caractère de la matrice d'origine. L'arbre obtenu (Fig. 5) modifie faiblement la topologie précédemment analysée. La polyphylie des *Bouleiceratinae* s.l. est retrouvée, le groupe monophylétique constitué par les genres *Renziceras* et *Leukadiella* est confirmé ; les autres *Bouleiceratinae* constituant un autre groupe monophylétique indépendant. Au sein de ce dernier, le groupe constitué par les genres *Frechiella*, *Paroniceras*, *O. (Oxyparoniceras)* et *O. (Neoparoniceras)* apparaît monophylétique, alors que la phylogénie des genres *Bouleicereras*, *Nejdia* et *Kohaticeras* n'est pas résolue.

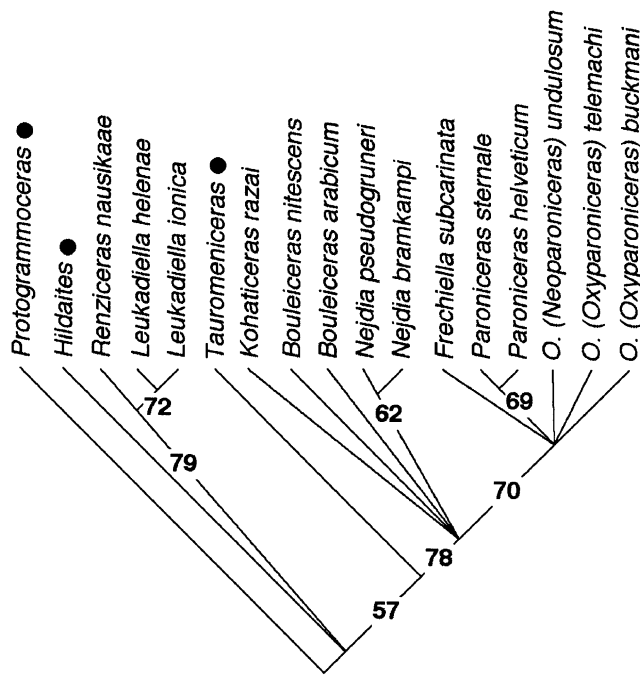


Fig. 5. Phylogénie supposée des genres étudiés (approche cladistique : arbre de bootstrap).

Fig. 5. Supposed phylogeny of the studied genera (cladistic approach: bootstrap tree).

4.3. Comparaison entre les 2 approches de reconstitution phylogénétique

Les 2 approches confirment le polyphylétisme du groupe étudié, les *Leukadiellinae* constituant indubitablement un rameau séparé. L'hypothèse retenue dans la première approche de l'indépendance des *Paroniceratinae* a été confirmée par l'analyse cladistique, qui n'a cependant pas résolu les relations de parentés au sein de ce groupe. De plus les 2 approches divergent quant à l'origine de ce groupe (*Hildaites* d'après les données stratigraphiques et paléogéographiques). L'analyse cladistique ne permet pas de répondre à la question, en laissant en polytomie les *Paroniceratinae* et les genres regroupés en *Bouleiceratinae* s.s. En outre, aucune relation phylétique entre les genres *Bouleicereras*, *Nejdia* et *Kohaticeras* n'a pu être clairement établie par l'une ou l'autre méthode. L'une des conséquences importantes de cette première analyse cladistique portant sur les *Bouleiceratinae* s.l. est que les résultats impliquent l'existence de plusieurs groupes paraphylétiques (voir Fig. 4). C'est le cas notamment des *Hildoceratinae* (dont fait partie le genre *Hildaites*) devenant paraphylétiques du fait de l'existence de descendants rangés sous un autre nom (*Leukadiellinae*, *Bouleiceratinae*). C'est également le cas des *Bouleiceratinae* s.s. (regroupant les genres *Kohaticeras*, *Bouleicereras* et *Nejdia*). Dans l'attente d'une analyse plus détaillée incluant notamment d'autres représentants des *Hildoceratinae* nous conservons ces taxons tels quels.

5. Les *Paroniceratinae* en France : inventaire et systématique

Alors que les *Bouleiceratinae* s.s. et les *Leukadiellinae* n'ont jamais été signalés sur le territoire français, les *Paroniceratinae* ont été cités dans la plupart des régions où existent des affleurements toarciens (Fig. 6). Ils font en revanche, toujours partie de la faune accompagnante et n'atteignent qu'exceptionnellement des pourcentages significatifs dans les inventaires des faunes d'ammonites. Les récoltes effectuées par Monestier et Guex dans les Causses, ainsi que des récoltes plus récentes (Sciau, Bécaud et Rulleau) dans la même région, mais aussi dans la région lyonnaise (Rulleau et Thévenard) et dans le Poitou (Bécaud et Rulleau) ont permis d'atteindre une bonne précision dans la position stratigraphique des 3 genres constituant la sous-famille. L'échelle stratigraphique utilisée ici est celle définie par Elmi et al. (1997) (Fig. 7).

Un certain nombre de coupes détaillées sont figurées ici (Figs. 8–12) : celles des Causses s'appuient sur les travaux de Guex et les observations inédites de M. Bécaud, ce dernier ayant également effectué des relevés dans les carrières d'Airvault et de La Gouraudière (Deux-Sèvres). Les coupes de la région lyonnaise sont tirées des recherches de Rulleau et al. (2001) dans les carrières Lafarge à Belmont et sur le site des anciennes mines de fer de l'Isère. Les positions stratigraphiques des ammonites récoltées dans les coupes sont mention-

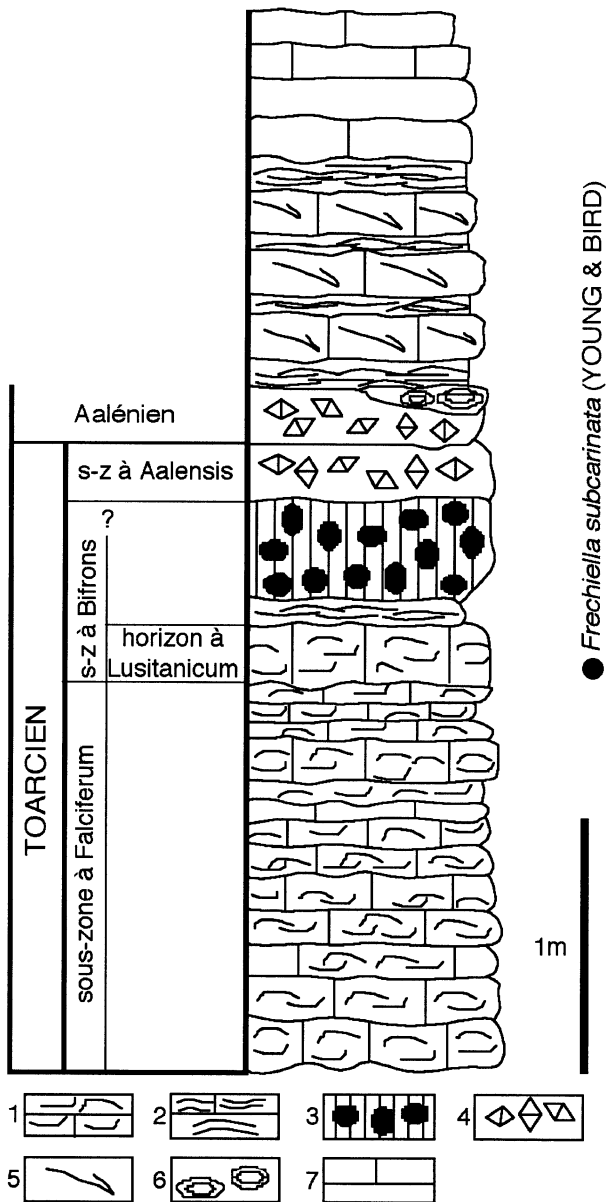


Fig. 9. Coupe synthétique de La Roche, La Verpillière (Isère). 1. Calcaires à débris coquilliers ; 2. Marnes silteuses et feuilletées ; 3. Minerai oolithique compact ; 4. Bancs à laminations obliques ; 5. Calcaires à laminations obliques ; 6. Oncoïdes ferrugineux ; 7. Calcaires.

Fig. 9. Stratigraphic section of La Roche, La Verpillière (Isère).

Paroniceratidae, nom également utilisé par Schlegelmilch (1976).

Nous reprenons ce dernier terme en l'émendant en Paroniceratinae, sous-famille que nous préférons, dans l'état actuel des connaissances, rattacher aux Hildoceratidae. La nouvelle sous-famille comprend donc les genres *Frechiella*, *Paroniceras*, *Oxyparoniceras* auxquels nous adjoindrons *Neoparoniceras* nov. s. gen. Afin de ne pas alourdir les listes synonymiques des espèces étudiées ci-dessous et compte tenu du cadre géographique de l'étude, nous n'avons retenu essentiellement que les citations de matériel français.

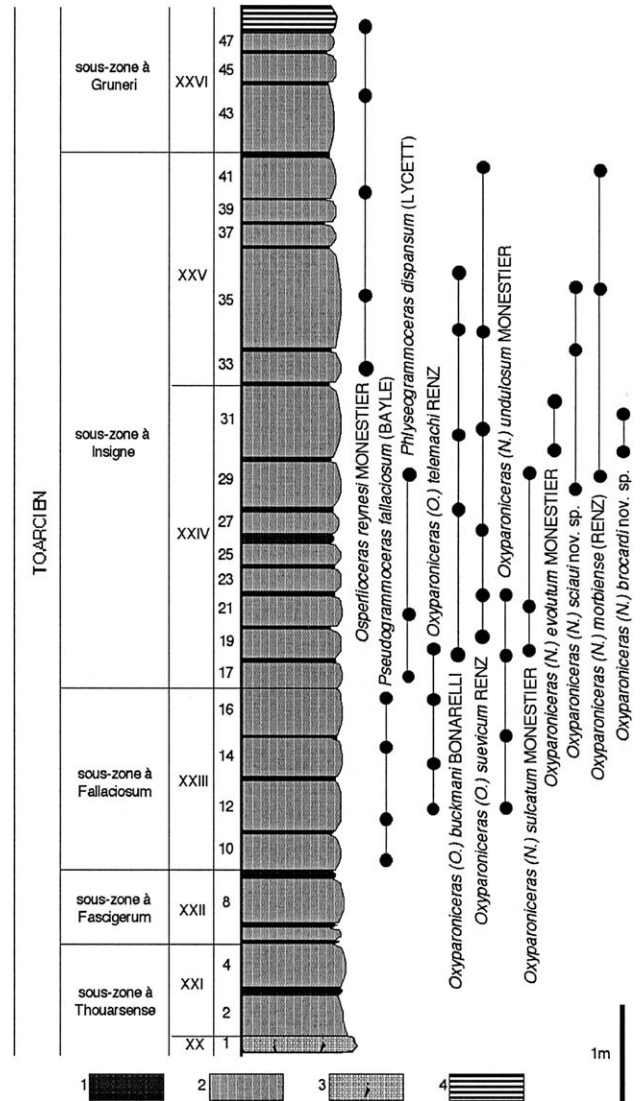


Fig. 10. Coupe de Camplong (Causses). 1. Joints brunâtres ; 2. Marnes ; 3. Marnes feuilletées ; 4. Banc calcaire.

Fig. 10. Stratigraphic section of Camplong (Causses).

Genre : *Frechiella* PRINZ, 1904 (émend. RENZ, 1912)

Espèce-type : *Nautilus subcarinatus* YOUNG et BIRD, 1822

Le genre *Frechiella* réunit des formes à coquille épaisse à globuleuse, à ombilic étroit et flancs convexes, munie d'une carène bordée de sillons, ce dernier caractère étant le plus significatif. Les sutures sont très peu découpées. Les exemplaires recueillis en France, semblent pour la plupart pouvoir être rapportés, comme les exemplaires anglais (Howarth, 1992) à l'espèce *F. subcarinata*. Cependant quelques rares spécimens des Deux-Sèvres se rapprochent davantage des espèces *kammerkarensis* et *venantii* auxquelles nous les avons attribués. Ce caractère presque monospécifique des populations NW européennes, peut laisser supposer un âge légèrement différent des autres espèces connues en domaine téthysien et une période de migration extrêmement fugace.

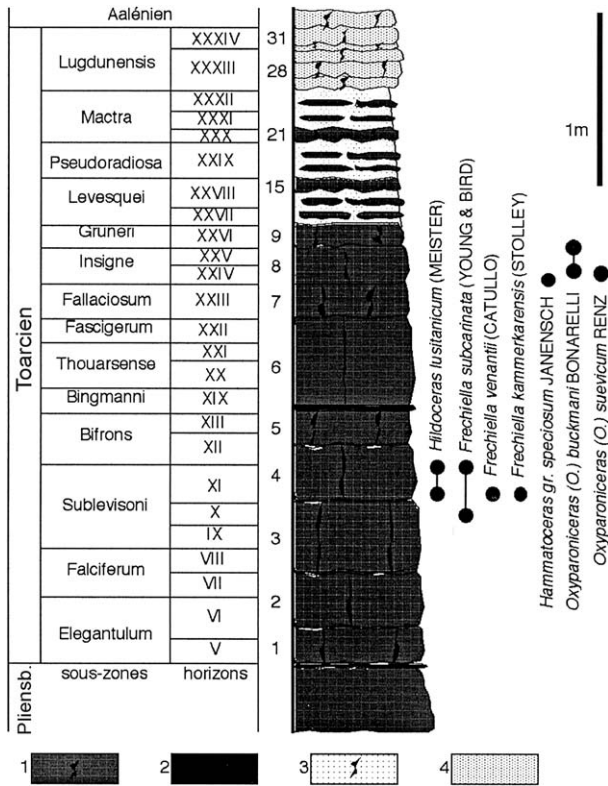


Fig. 11. Coupe de La Gouraudière, Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres). 1. Calcaire oolithique ferrugineux ; 2. Lacunes ; 3. Marnes ; 4. Calcaires marneux.

Fig. 11. Stratigraphic section of La Gouraudière, Mauzé-Thouarsais (Deux-Sèvres).

Frechiella subcarinata (YOUNG et BIRD, 1822)

Figs. 13 (2,3,5) et 14 (1)

1822 *Nautilus subcarinatus* nov. sp. — Young et Bird, p. 255, Pl. 12, Fig. 7.

? 1850 *Ammonites sabinus* nov. sp. — d’Orbigny, p. 247, en collection.

v 1874 *Ammonites subcarinatus* (Y. et B.) — Dumortier, p. 108.

1910 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Buckman, Pl. 23 ; refiguration de l’holotype (par monotypie).

? 1912 *Frechiella subcarinata* (OPPEL) — Lissajous, p. 2.

1921a *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Monestier, p. 232 et 234.

v 1931 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Monestier, p. 14 ; Pl. 7, Fig. 2 ; Pl. 9, Fig. 3.

v 1967 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Elmi, p. 234.

1971 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rioult, p. 615.

1971 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Gabilly et al., p. 606.

1972 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Guex, p. 619.

1984 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Maubeuge, p. 94, Figs. 63 et 64.

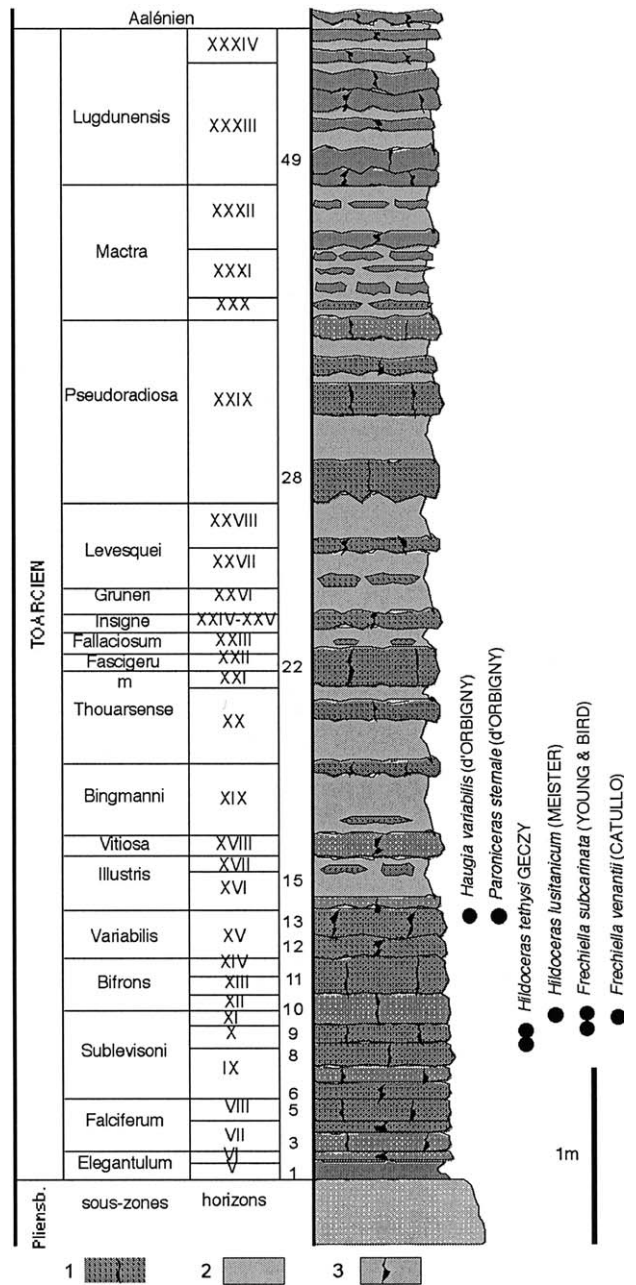


Fig. 12. Coupe d’Airvault. 1. Calcaires avec oolithes ferrugineuses ; 2. Marnes ; 3. Calcaires marneux.

Fig. 12. Stratigraphic section of Airvault (Deux-Sèvres).

1992 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Howarth, p. 157 ; Pl. 29, Figs. 4–7 ; text- Figs. 39A et B, (synonymie importante).

v 1993 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Sciau, Pl. 17, Fig. 10.

1993 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, Pl. 34, Figs. 5–8. (Rulleau, 1993)

1996 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 3, Fig. 6. (Rulleau, 1996)

1998 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau et al., p. 93.

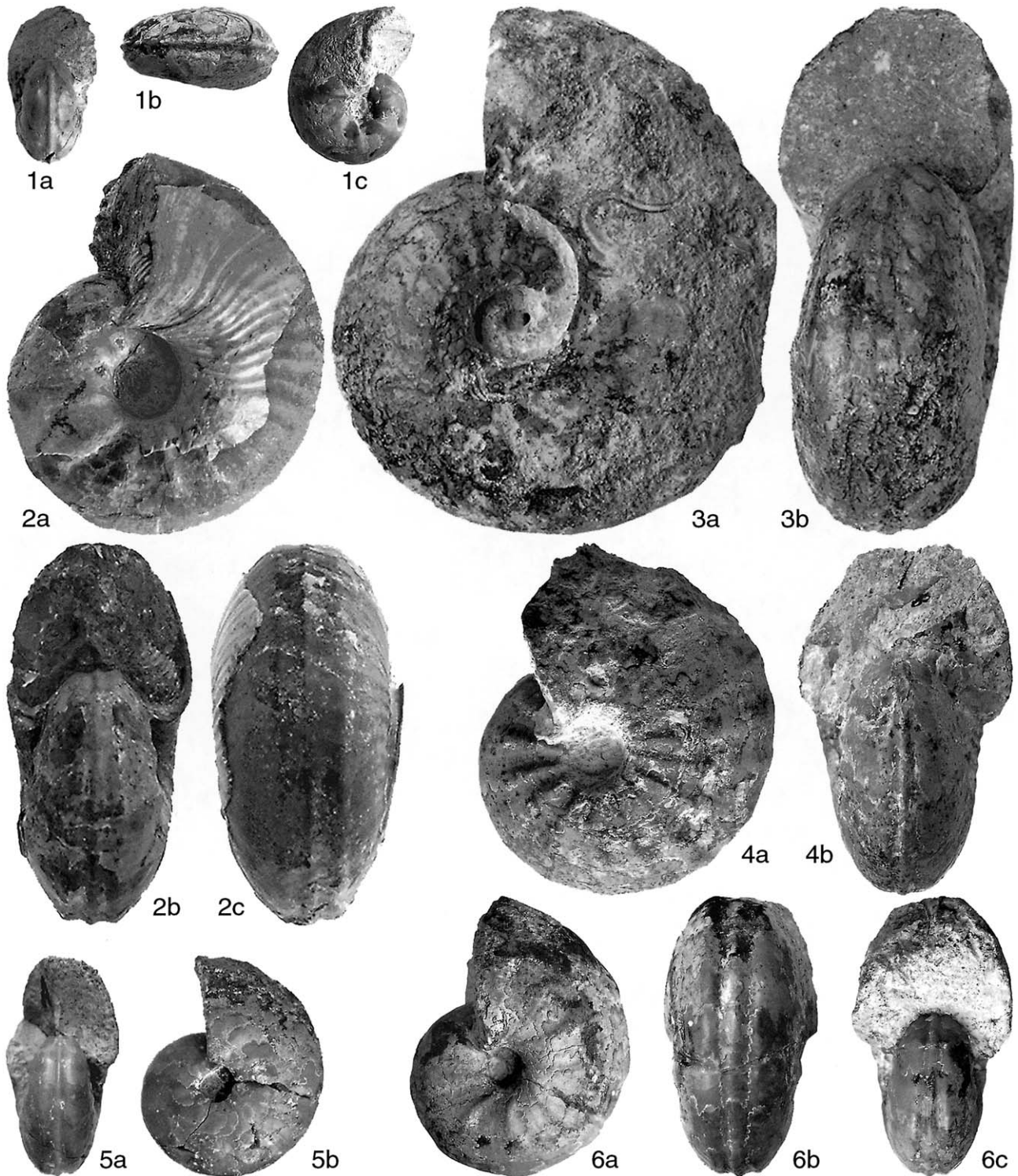


Fig. 13. **1.** *Frechiella venantii* (CATULLO), FSL 169913 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 26,5$; à $D = 25$; $H = 15,5$; $E = 15$; $O = 3,5$. **2.** *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), EM 5033 (Coll. Terquem), horizon à Lusitanicum, Long-la-ville près de Longwy (Lorraine), $D_m = 64$; $H = 31$; $E = 31,5$; $O = 13,5$. **3.** *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169916 (Coll. Bécaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 88,5$; $H = 38$; $E = 39$; $O = 24,6$. **4.** *Frechiella kammerkarensis* (STOLLEY), FSL 169915 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 59$; à $D = 54$; $H = 28,5$; $E = 30$; $O = 11$. **5.** *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169917 (Coll. Bécaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 37$; $H = 21$; $O = 6$. **6.** *Frechiella venantii* (CATULLO), FSL 169914 (Coll. Ferchaud), horizon à Lusitanicum, Banc 4, la Gouraudière, $D_m = 47$; $H = 26$; $E = 25$; $O = 6,5$. Les mesures sont données en millimètres. D_m = diamètre maximum, D = diamètre, O = ombilic, H = hauteur, E = épaisseur.

Fig. 13. Measures are given in millimeters. D_m = maximal diameter, O = umbilical diameter, H = whorl-height, E = whorl width.

2000 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau, Pl. 7, Fig. 6 ; Pl. 10, Fig. 1. (Rulleau, 2000)

2001 *Frechiella subcarinata* (Y. et B.) — Rulleau et al., Pl. 10, Fig. 3.

Description : espèce épaisse et involute, à section arrondie et sillons péricarénaux bien marqués. L'ornementation est assez discrète sur les tours internes, effacée par la suite. Seuls quelques exemplaires présentent des ébauches de costulation en bordure de l'ombilic.

Extension géographique en France : dans la région lyonnaise, où la base de la zone à Bifrons est rarement fossilifère, *F. subcarinata* ne se rencontre que dans les « marnes et calcaires noirs » de Saint-Quentin-Fallavier (Isère) (Rulleau et al., 2001). La citation de Dumortier (1874), relative à Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône) est probablement due à une confusion avec *P. sternale*. Plus au nord, l'espèce a été signalée en Saône et Loire, dans le Jura et en Lorraine (d'Orbigny, 1850 ; Maubeuge, 1984). Elle est également citée en Normandie (Riout, 1971). Au sud de la région lyonnaise, on la rencontre en Ardèche (Elmi, 1967 et récoltes Y. Cassel et L. Rulleau), dans les environs de Digne (à la Robine, récolte L.R.) dans le Gard (de Brun et Marcelin, 1934). Plus à l'ouest, *F. subcarinata* est présente dans le centre-ouest (Deux-Sèvres : Vrines, stratotype de l'étage toarcien, carrières d'Airvault (coupe de référence du Toarcien in Gabilly, 1976) et de La Gouraudière ; Vendée : Moutiers sur le Lay, Le Bernard) (Gabilly et al., 1971, récoltes M.B. et L.R.), mais rarissime dans les Causses (Monestier, 1921a, 1931 ; Sciau, 1993). Cependant Dumortier (1874) et d'Orbigny (1850) la signalent en Lozère ; nous n'avons pu vérifier ces citations, mais un exemplaire a récemment été récolté par A. Brocard au Balduc près de Mende.

Position stratigraphique (Figs. 9, 11 et 12) : tous les auteurs s'accordent sur le niveau des récoltes : sommet de la sous-zone à Sublevisoni (horizon à Tethysi et horizon à Lusitanicum).

Frechiella kammerkarensis (STOLLEY)

Fig. 13 (4)

1903 *Ammonites kammerkarensis* nov. sp. — Stolley, p. 55.

1925a *Frechiella kammerkarensis* (STOLLEY) — Renz, p. 211, Pl. 5, Fig. 1 ; refiguration de l'holotype.

? 1934 *Frechiella kammerkamensis* (STOLLEY) — de Brun et Marcelin, p. 430 ; Pl. 1, Figs. 8–9.

Description : espèce épaisse et involute à section subtrapézoïdale et sillons péricarénaux bien marqués. Fortes côtes arrondies, à peine sinueuses, visibles sur toute la hauteur du flanc et s'élargissant en atteignant la région ventrale, ce qui peut donner un contour polygonal à la coquille.

Rapports et différences : *F. kammerkarensis* est surtout remarquable par la vigueur de sa costulation. Ce caractère est peu visible sur le très petit exemplaire figuré par de Brun et Marcelin (1934). L'espèce peut atteindre une grande taille puisqu'un exemplaire figuré (Fig. 13 (4)) est encore cloisonné au diamètre de 59 mm.

Position stratigraphique (Fig. 11) : identique à celle de *F. subcarinata* dans le centre-ouest.

Frechiella venantii (CATULLO)

Figs. 13 (1,6)

1846 *Ammonites venantii* nov. sp. Catullo, p. 11, Pl. 13, Fig. 3.

1925c *Frechiella venantii* (CATULLO) — Renz, p. 393, text.fig. a et b ; refiguration de l'holotype.

? 1934 *Frechiella venantii* (CATULLO) — de Brun et Marcelin, p. 450 ; Pl. 2, Figs. 13–14.

Description : espèce épaisse, aux flancs bombés, mais à région ventrale étroite. Côtes bien marquées autour de l'ombilic mais ne dépassant pas le milieu du flanc. Nos 2 exemplaires se rapprochent de la variété *porciae* de Renz (1925c), par la courbure vers l'avant des côtes qui dans les premiers tours se terminent par de petits tubercules proches de la région ventrale.

Rapports et différences : cette espèce est plus globuleuse que les précédentes et intermédiaire par la vigueur de la costulation entre *F. kammerkarensis* et *F. subcarinata*. L'exemplaire figuré par de Brun et Marcelin (1934) est en mauvais état et attribué de façon erronée par ces 2 auteurs à l'Aalénien.

Position stratigraphique (Figs. 11 et 12) : la même que les 2 espèces précédentes dans le centre-ouest.

Genre : *Paroniceras* BONARELLI, 1893.

Espèce-type : *Ammonites sternalis* von BUCH in d'ORBIGNY, 1845, Pl. 111, Figs. 1–2.

Ammonites globuleuses, involutes, à ornementation fugace et région ventrale arrondie, sans carène. Bonarelli englobe dans sa description originale aussi bien les formes à section arrondie (*Paroniceras* s.s.) que les formes à section ogivale, à présent regroupées dans le genre *Oxyparoniceras*. Parmi les très nombreuses espèces de *Paroniceras* s.s. décrites dans la littérature, seules 3 ont été citées en France. Les « *Paroniceras* » microconques, décrits par Monestier (1931) et qui occupent le même intervalle stratigraphique que les *Oxyparoniceras*, seraient, selon Guex (1975), à rapprocher de ces derniers, et sont ici attribuées à un sous-genre nouveau : *Neoparoniceras*.

Paroniceras gr. de *P. sternale* (d'ORBIGNY, 1845).

Figs. 14 (3) et 15 (1–3, 5)

non 1830 *Ammonites lenticularis* nov. sp. — von Buch, Pl. 1, Fig. 3.

1845 *Ammonites sternalis* von BUCH — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Fig. 1–2 (? Fig. 3 ; non Figs. 4–7) : figure-type.

1842 *Ammonites nautiloides* nov. sp. — Raspail, p. 46, Pl. 2, Fig. 27.

1866 *Ammonites sternalis* de BUCH — Falsan et Locard, p. 256.

? 1868 *Ammonites Le Meslei* nov. sp. — Reynès, p. 105.

1874 *Ammonites sternalis* von BUCH — Dumortier, p. 107, pars. ?

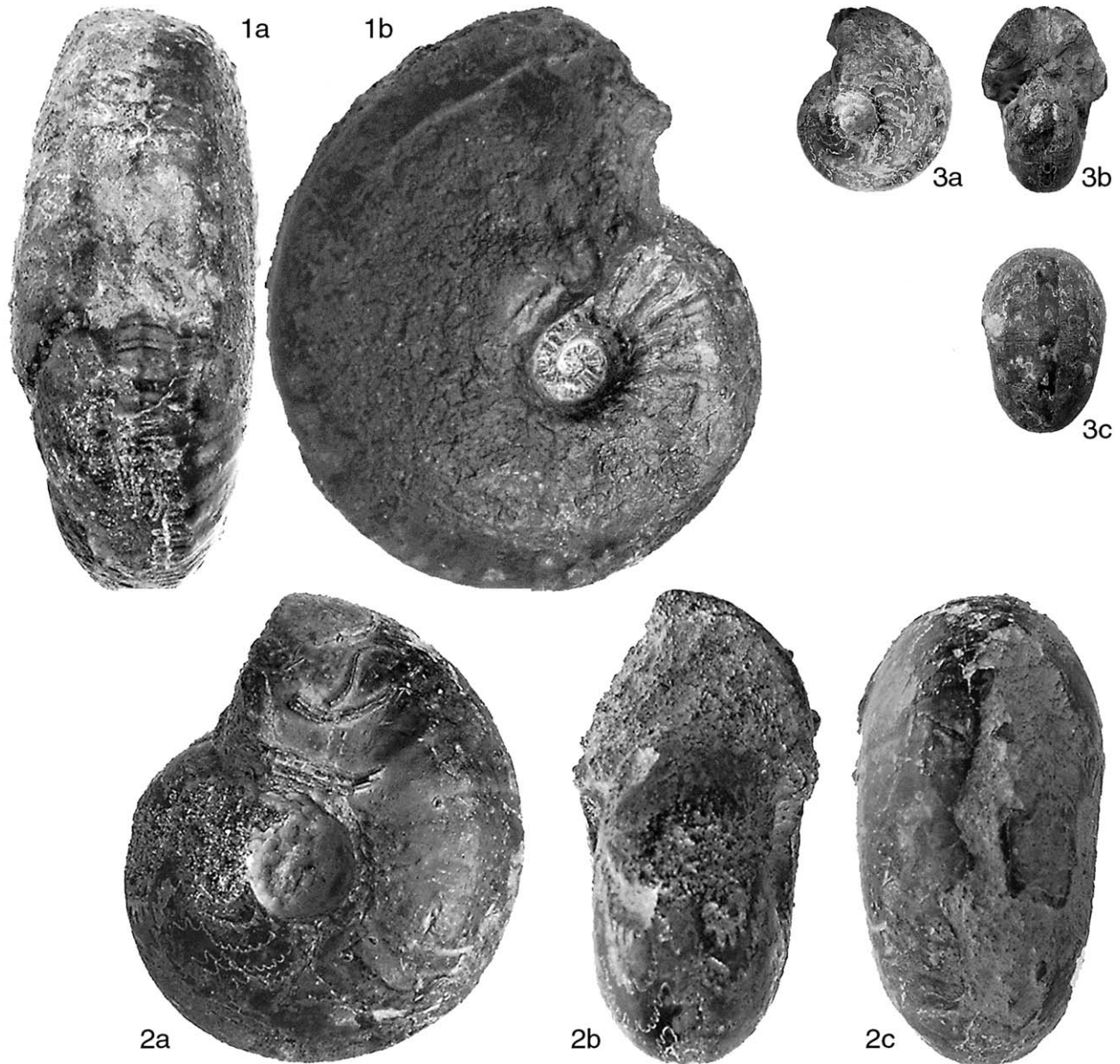


Fig. 14. 1. *Frechiella subcarinata* (YOUNG et BIRD), FSL 169918 (Coll. Thévenard), horizon à Lusitanicum, La Roche, $D_m = 90$; $H = 46$; $E = 36$; $O = 15$.
 2. *Paroniceras helveticum* RENZ, FSL 169924 (Coll. Rulleau), horizon à Variabilis, Carrière Lafarge, Belmont, $D_m = 73$; $H = 36,5$; $E = 39$; $O = 16$.
 3. *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169923, zone à Variabilis, Le Campucie, Le Clapier (Aveyron), $D_m = 28,5$; à $D = 27$; $H = 14$; $E = 17$; $O = 5$.

1895 *Paroniceras sternale* (von BUCH in d'ORB.) — Bonarelli, p. 234, Fig. 3.

1912 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Roman et Genevaux, p. 44, pars. ?

1912b *Paroniceras sternale* (BUCH) — Renz, p. 602, Figs. 20–21.

1926 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Roman, p. 141.

1931 *Paroniceras sternale* (de BUCH) — Monestier, p. 12; Pl. 7, Figs. 5, 12, ? 13, ? 22; Pl. 9, Fig. 8.

1932 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — de Brun, p. 28, Pl. 3, Fig. 7.

1934 *Paroniceras sternale* (de BUCH in d'ORB.) — de Brun et Marcelin, p. 430.

non 1939 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Gillard, p. 605; Pl. 18, Figs. 6 et 7.

1959 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Théobald et Cheviet, p. 48, pars.; Pl. 2, Fig. 2, seule.

? 1967 *Paroniceras* sp. — Elmi, p. 237.

1968 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Guex, p. 20, Fig. 23; Pl. 3, Fig. 17.

1972 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Guex, p. 621 et 640; Pl. 4, Fig. 8.

1973 *Paroniceras sternale*, var. globuleuse — Rouire et Rousset, Pl. 4, Fig. 15.

1976 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Schlegelmilch, p. 96; Pl. 52, Fig. 2.

- 1979 *Paroniceras sternale* — Richter, p. 89.
 1980 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Thomel, p. 74, Fig. 140.
 v 1982 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Club millavois de Géologie, p. 141.
 1991 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Elmi et Rulleau, Pl. 2, Figs. 6–7.
 v 1993 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Sciau, p. 34 ; Pl. 17, Figs. 11–13.
 1993 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Rulleau, Pl. 33, Fig. 9 ; Pl. 34, Figs. 1–4.
 1994 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Mouterde et Gabilly, p. 99 ; Pl. 33, Fig. 7a-c.
 1996 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 22, Fig. 1.
 1997 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Cassel, p. 165.
 1998 *Paroniceras sternale* (von BUCH in d'ORB.) — Rulleau et al., p. 92.
 2001 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 1.
 2002 *Paroniceras sternale* (d'ORB.) — Fauré, p. 722, Pl. 17, Fig. 11.

Remarque nomenclaturale (Guex, 1972 ; Mouterde et Gabilly, 1994) : von Buch n'a jamais publié d'*Ammonites sternalis* von BUCH, mais une *Ammonites lenticularis* von BUCH, qui suivant l'interprétation de Bonarelli (1895), est à classer dans le genre *Oxyparoniceras* (autrefois non détaché des *Paroniceras* s.s.). Sous prétexte d'homonymie avec l'*Ammonites lenticularis* PHILIPS (espèce de l'Oxfordien), d'Orbigny (1845), avec l'accord de von Buch a rebaptisé *A. sternalis* von BUCH l'espèce créée par ce dernier. Toutefois, comme c'est d'Orbigny qui a publié ce nom, la paternité lui en revient.

Description : *P. sternale* est une ammonite globuleuse, à ombilic étroit et profond et pourtour ventral arrondi (quoique très légèrement anguleux sur la figure type de d'Orbigny, Pl. 111, Figs. 1–2). Le moule interne, apparemment lisse, présente sur les meilleurs exemplaires de fines stries et parfois de faibles côtes arrondies visibles en lumière rasante. Lignes cloisonnaires simples à selles arrondies et lobes étroits, faiblement festonnés.

Rapports et différences : la grande majorité des *Paroniceras* figurés sous le nom de *P. sternale* possède une section franchement circulaire ou ovale épaisse (cf. Venturi et Ferri, 2001 : p. 206). Cependant quelques auteurs figurent des spécimens qui, tout en restant globalement globuleux, présentent une section allant de légèrement anguleuse à subogivale (au-delà d'un diamètre de 10 mm), se différenciant ainsi légèrement de la forme la plus courante. C'est le cas de l'exemplaire désigné comme type de l'espèce (in d'Orbigny), de l'interprétation de Bonarelli (1895 : Pl. 1, Fig. 3) ou de la variété *bisbinensis* de Renz (1922 : Pl. 6, Fig. 4). Deux des exemplaires de la « zone à Harpoceras bicarinatum » figurés sous ce nom par Monestier (1931 : Pl. 7, Figs. 13–22), sont d'après lui à section en ogive subangulaire mais il ne donne malheureusement pas de vue ventrale. *P. pelosioi*

TERUZZI semble être une forme intermédiaire entre ces variants et les *Oxyparoniceras*.

Nous avons nous-mêmes récolté dans les Causses quelques spécimens présentant aussi une section faiblement subogivale, dans une position stratigraphique plus élevée (sommet de la zone à Variabilis et zone à Thouarsense, horizon à Doerntense) que celle de la forme à section circulaire. Deux de ces exemplaires sont figurés ici (Figs. 15 (2,5)). Notre échantillon est cependant trop réduit pour que nous puissions lui attribuer un nom nouveau, et nous le conservons dans la variabilité de l'espèce *sternale*. Par ailleurs, Guex a décrit (1968 : p. 20 ; Pl. 3, Fig. 17) un microconque de *P. sternale* qui se différencie de son homologue macroconque uniquement par sa taille plus réduite.

Extension géographique en France : les *Paroniceras* ont une extension plus limitée que les *Frechiella*, puisqu'on ne les trouve pas au nord de la Loire et du Jura. Dans la région lyonnaise, ils sont présents, mais en petit nombre, dans tous les gisements où existent les dépôts de la zone à Variabilis : Mont d'Or lyonnais, Beaujolais méridional, Saint-Quentin (Isère) et environs de Charlieu (Loire). Plus au nord, ils sont cités uniquement dans le Jura (Dumortier, 1874 ; Théobalt et Cheviet, 1959). Dans le sud, l'espèce a été citée en Ardèche (d'Orbigny, 1845 ; Elmi, 1967), dans le Gard (d'Orbigny, 1845 ; de Brun, 1932 ; Cassel, 1997), l'Hérault (Dumortier, 1874 ; Roman et Gennevaux, 1912). Plus à l'ouest, *P. sternale* se rencontre dans les Deux-Sèvres (carrière d'Airvault : récoltes M.B. et L.R.), bien que Gabilly ne l'ait pas citée et que l'exemplaire figuré par Gillard (1939) soit un *Oxyparoniceras*. Ce sont finalement les exemplaires des Causses qui ont donné lieu au plus grand nombre de citations et de figurations, aussi bien de la part des auteurs français (Raspail, Reynès, d'Orbigny, Monestier, Guex, Thomel, Sciau), que des auteurs étrangers (Renz, Richter, Schlegelmilch). Cela est dû au bon état de conservation des échantillons et à la richesse des gisements qui fournissent une grande quantité d'ammonites, parmi lesquelles *P. sternale* n'est pourtant proportionnellement pas plus abondante qu'ailleurs.

Position stratigraphique (Figs. 8 et 12) : sommet sous-zone à Variabilis et base sous-zone à Illustris (et du sommet de la sous-zone à Illustris jusqu'à la zone à Thouarsense pour la forme à section subangulaire des Causses).

Paroniceras gr. de *P. helveticum* Renz, 1922.

Fig. 14 (2).

1922 *Paroniceras helveticum* nov. sp. — RENZ, p. 139 ; Pl. 6, Figs. 8–9, 11 ; Pl. 7, Fig. 4.

1932 *Paroniceras helveticum* RENZ — de Brun, p. 26 ; Pl. 1, Fig. 5 ; Pl. 2, Fig. 8.

? 1932 *Paroniceras levantinum* RENZ — de Brun, p. 28 ; Pl. 1, Fig. 7 ; Pl. 3, Fig. 2.

Description : quelques exemplaires de *Paroniceras* recueillis dans la région lyonnaise se rapprochent par leur épaisseur moins grande et leur plus grande ouverture ombilicale de *P. helveticum* RENZ. De Brun a figuré des formes identiques du Gard, qu'il a attribué soit à *P. helveticum*, soit à

P. levantinum RENZ, qui ne diffère, semble-t-il, du précédent que par son ouverture ombilicale un peu moins importante ce qui en fait une forme intermédiaire avec *P. sternale*. La qualité moyenne de ses figurations et le manque de vues ventrales empêchent toute certitude. Cette forme est également présente dans le centre-ouest (carrière d'Airvault).

Position stratigraphique (Fig. 8) : identique à celle de *P. sternale* dans les régions étudiées.

Genre : *Oxyparoniceras* GUEX, 1974

Diagnose : Paroniceratinae involutes à tours arrondis jusqu'à un diamètre de 10 mm environ et acquérant ensuite une section ogivale dans le sous-genre *O. (Oxyparoniceras)*, alors que les formes microconques *O. (Neoparoniceras)* conservent une section arrondie.

Remarque nomenclaturale : Jeannet (1908) a créé le genre *Jacobella* par erreur, en croyant décrire une ammonite de l'Albien et sans avoir reconnu dans son exemplaire un mauvais spécimen de « *Paroniceras* » (au sens large de l'époque). Or, même si sa diagnose ne fait pas état de la section ogivale, ses figures sont suffisamment claires pour que l'on puisse y reconnaître un *Oxyparoniceras*. Dès 1909, Rollier ne manqua pas de relever cette erreur d'interprétation, en rejetant et le nom de genre et le nom d'espèce *lugeoni*. Depuis cette date, les noms créés par Jeannet n'ont plus été employés, jusqu'à ce que Howarth les exhume en 1992, ce qu'il n'aurait sans doute pas fait s'il avait eu connaissance de l'article de Rollier. Nous préférons ici utiliser le terme *Oxyparoniceras* proposé par Guex (1974), plus expressif et à présent consacré par l'usage.

Sous-genre : *Oxyparoniceras (Oxyparoniceras)*.

Synonyme : *Jacobella* JEANNET, 1908 *nomen oblitum*.

Espèce-type : *Paroniceras telemachi* RENZ, 1912.

Diagnose : Paroniceratinae macroconques, involutes à tours ogivaux, carénés ou non. L'angle ventral apparaît au diamètre de 10 mm environ. Comme les *Paroniceras*, les *O. (Oxyparoniceras)* possèdent de fines stries partant du bord ombilical allant d'un flanc à l'autre en passant sur la partie ventrale, certains spécimens présentent sur les flancs de faibles côtes arrondies visibles en lumière rasante. Lignes de sutures simples à selles et lobes arrondis, faiblement festonnés. Il existe une certaine variabilité dans l'espacement des cloisons ; au même diamètre, celles-ci peuvent être très rapprochées sur certains spécimens ou plus éloignées sur d'autres.

Avant la création du genre *Oxyparoniceras* par Guex (1974), les formes à section ogivale étaient considérées comme des espèces du genre *Paroniceras* et même, le plus souvent, comme des variétés de *P. sternale*, ce qui explique les difficultés d'attribution lorsqu'il n'existe pas de figuration ventrale — ou pas de figuration du tout — des exemplaires cités et qu'il n'a pas été possible de les examiner en collection. Ainsi, Monestier (1921a) a signalé, sans figuration, l'existence dans la zone à Bifrons et à Variabilis, aux côtés de *P. sternale* « var. globuleuse », de *P. sternale* « var. non globuleuse et non carénée, propre à tout le Toarcien ». Nous

n'avons personnellement rencontré cette dernière forme, en très rares exemplaires, qu'au sommet de la zone à Variabilis (Fig. 14 (2)).

Contrairement aux *Paroniceras*, le nombre d'espèces décrites est assez réduit. Les exemplaires français, dont la répartition géographique est sensiblement comparable à celle des *Paroniceras*, ont été attribués, selon les auteurs, tantôt à *O. buckmani* (BON.), tantôt à *O. telemachi* (RENZ). Deux autres noms ont également été proposés : *O. lenticulare* (von BUCH) et *O. lugeoni* (JEANNET). *Paroniceras pelosioi* TERUZZI est une forme involute à section ogivale et flancs convexes ; l'aire ventrale subacute ne comporte ni sillons, ni carène ; l'ombilic est large, profond, à paroi verticale ; l'ornementation est constituée de grosses côtes à peine visibles sur les flancs. Selon Teruzzi (1981), les « *Paroniceras* » des Causses, à section ogivale subangulaire non carénéé, correspondraient à cette espèce. Ils sont rangés ici dans l'espèce *O. (O.) telemachi*. Il existe des formes intermédiaires entre les différentes espèces. Aussi, ne faut-il pas s'étonner que Rollier (1909) propose de regrouper tous les *Oxyparoniceras* sous le nom de *lenticulare*, Guex (1974) sous le nom de *telemachi* et Mouterde et Gabilly (1994) sous celui de *buckmani*.

Les fouilles effectuées dans le sud-est de l'Aveyron en 2000 et 2001 (M.B.) dans les localités de Saint-Paul des Fonts, Camplong (commune de Cornus), Antignes et Tournadous (commune de Fondamente), Le Campucie (Commune du Clapier) ont permis de réunir 180 *O. (Oxyparoniceras)* récoltés en place. Il apparaît que les premiers représentants (base de la sous-zone à Fallaciosum) des *O. (Oxyparoniceras)* ont une section ovale anguleuse, épaisse et sans carène (horizon à Fallaciosum). Ils correspondent à l'espèce *telemachi* RENZ. Lorsque l'on s'élève dans la série stratigraphique, ils semblent donner naissance à 2 branches parallèles :

- branche 1 : les morphotypes successifs deviennent de plus en plus comprimés, puis se différencient par péramorphose, une pseudocarène apparaissant suivant une progression centripète en partant de la loge et gagnant progressivement les premiers tours. On aboutit au stade *O. (O.) buckmani* (horizon à Cappucinum et base horizon à Pachu) dont les derniers représentants sont très comprimés (Figs. 16 (5,6)). Les formes intermédiaires sont difficiles à ranger dans une espèce ou dans une autre et il est pratiquement impossible de déterminer les nucléus et les phragmocônes lorsque ceux-ci ne possèdent pas au moins un début de pseudocarène ;
- branche 2 : les derniers représentant épais de *O. (O.) telemachi* (horizon à Cappucinum) évoluent également de manière péramorphique, une carène assez large triangulaire et arrondie au sommet apparaît progressivement suivant une progression centripète en partant de la loge pour gagner les premiers tours, mais sans jamais aller en deçà de 10 mm de diamètre environ. On aboutit alors à l'espèce *O. (O.) suevicum* (horizons à Cappucinum et à Pachu). La même remarque que pour la branche 1 s'ap-

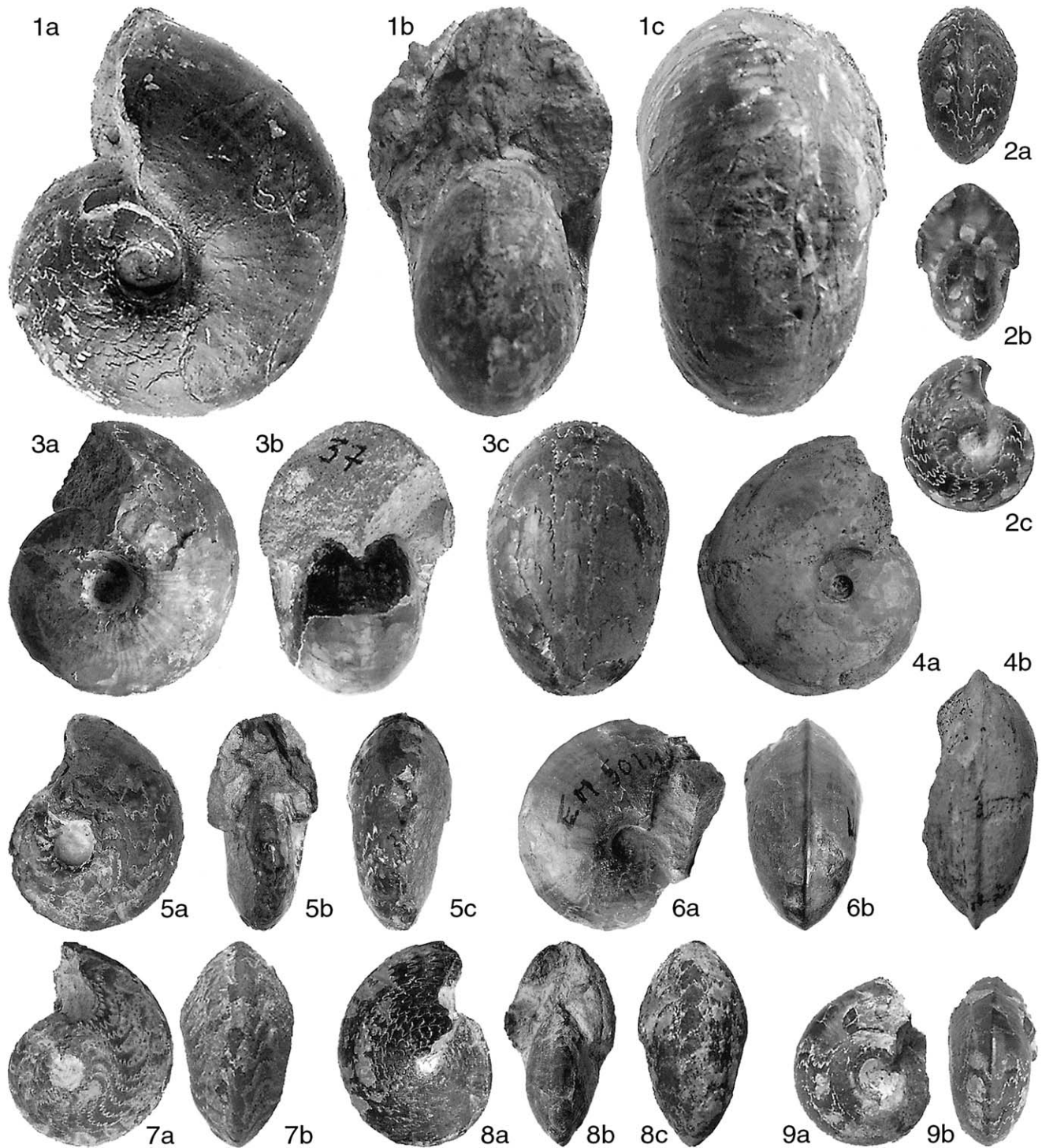
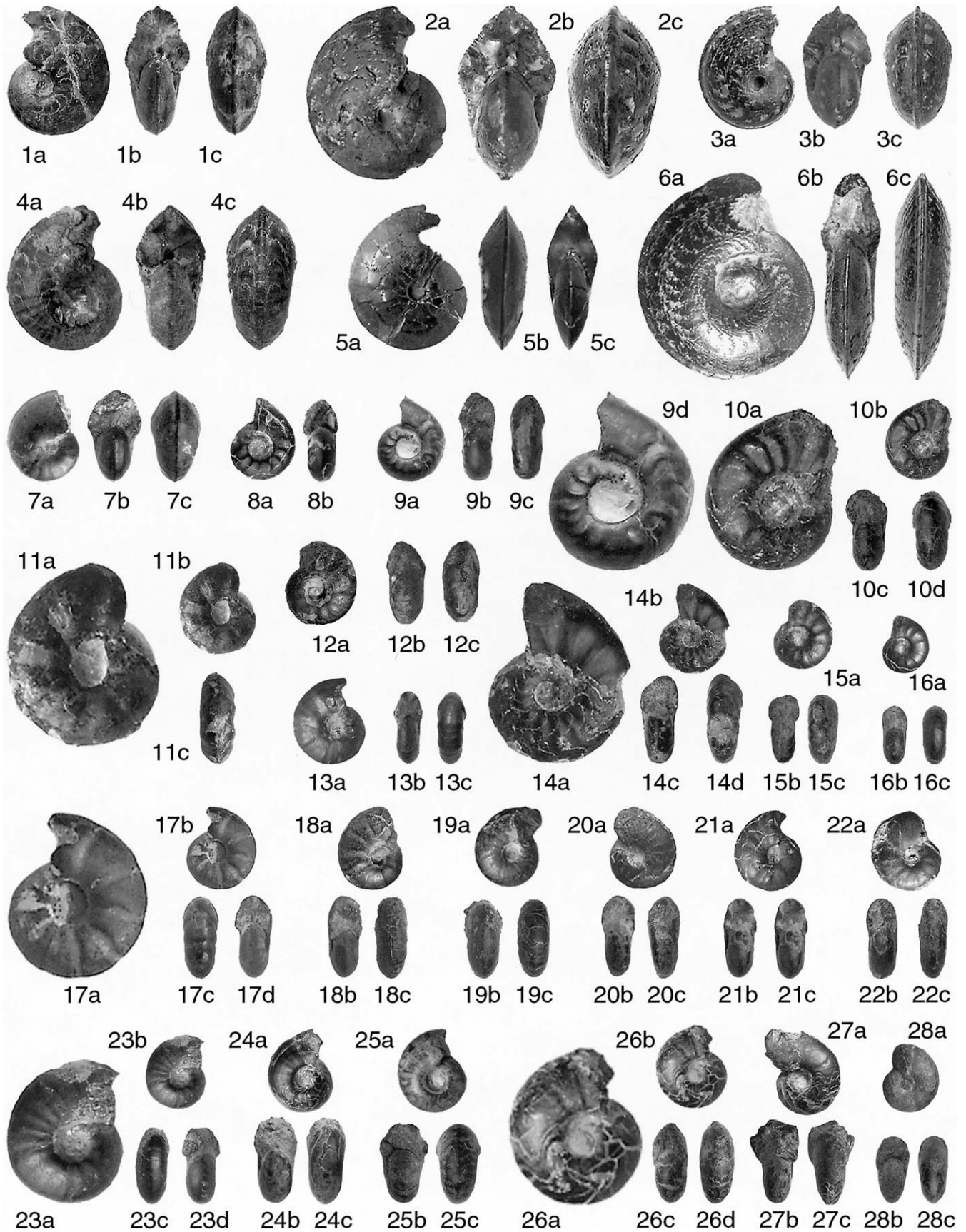


Fig. 15. **1.** *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169919 (Coll. Rulleau) zone à Variabilis, Carrière Lafarge, Belmont, $D_m = 67,5$; $H = 36$; $E = 41$; $O = 13$. **2.** *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY) var. subanguleuse, FSL 169920 (Coll. Grell), sommet de la zone à Variabilis, Saint-Bauzile (Lozère), $D_m = 26$; $H = 14,5$; $E = 16,5$; $O = 3,5$. **3.** *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY), FSL 169921 (Coll. Rulleau), horizon à Variabilis, Banc 13, cimenterie d'Airvault, $D_m = 45,5$; $H = 26,5$; $E = 31,5$; $O = 8$. **4.** *O. (Oxyparoniceras) buckmani* (BONARELLI), FSL 169925 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, Banc 8, La Gouraudière, $D_m = 43$; $H = 22$; $O = 7$. **5.** *Paroniceras sternale* (d'ORBIGNY) var. bisbinensis RENZ, FSL 169922 (Coll. Bécaud), zone à Thouarsense, Truc de Balduc (Lozère), $D_m = 36$; $H = 18,5$; $E = 17,5$; $O = 7$. **6.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), EM 5014 (Coll. Bécaud), Toarcien supérieur, Saint-Quentin Fallavier (Isère), $D_m = 35$; $H = 18$; $E = 20$; $O = 4$. **7.** *O. (Oxyparoniceras) telemachi* (RENZ) p., FSL 169929 (Coll. Buisson), sommet de la zone à Thouarsense, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 34$; $H = 18,5$; $E = 18$; $O = 4,5$. **8.** *O. (Oxyparoniceras) telemachi* (RENZ), FSL 169930 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 12, Camplong, $D_m = 34$; $H = 20$; $E = 18,5$; $O = 2,5$. **9.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169931 (Coll. Buisson), zone à Dispansum, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 28$; $H = 15$; $E = 15$; $O = 4,5$.



plique en ce qui concerne la détermination des transients, des nucléus et des phragmocônes. Les spécimens de la branche 2 restent dans l'ensemble de taille plus modeste que ceux de la branche 1.

O. (Oxyparoniceras) telemachi RENZ, 1912.

Figs. 15 (7,8).

1845 *Ammonites sternalis* — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Figs. 4–5 ; non Figs. 1–2,6–7.

1895 *Paroniceras lenticulare* (von BUCH) — Bonarelli, p. 235 pars. ; Pl. 1, Fig. 4 seule.

1912b *Paroniceras telemachi* nov. sp. — Renz, p. 603 ; Pl. 15, Figs. 6–7 ; désignation du spécimen de d'Orbigny, Pl. 111, Fig. 4–5, comme lectotype.

1973c *Paroniceras telemachi* RENZ — Guex, p. 10 ; Pl. 1, Fig. 7.

1975 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 117 ; Pl. VI, Fig. 17 seule ; non Figs. 18–19.

1994 *Oxyparoniceras buckmani* (BONARELLI) — Mousterde et Gabilly, p. 100 ; Pl. 33, Figs. 9a,b.

Description : forme de petite taille, renflée, non carénée, très involute dont les premiers représentants sont assez épais, devenant plus comprimés par la suite. Les premiers tours montrent une section arrondie, rappelant les *Paroniceras*, ensuite vers 8 mm de diamètre celle-ci devient progressivement ogivale, les flancs sont convergents et se raccordent sur la partie ventrale en formant un angle très légèrement émoussé. Quelques individus présentent soit de faibles ondulations sur les flancs, soit de fines costules.

Rapports et différences : l'interprétation de l'espèce *Ammonites lenticularis* von BUCH par Bonarelli (1895 : Pl. 1, Fig. 4) représente bien cette espèce, mais le nom *lenticularis* mis en homonymie primaire par d'Orbigny ne peut être réutilisé. *O. (O.) telemachi* se distingue des autres *O. (Oxyparoniceras)* par l'absence de carène et sa position stratigraphique. Guex (1973c) ayant interprété tous les *O. (Oxyparoniceras)* des Causses comme appartenant à cette espèce lui donne une grande extension stratigraphique (horizons 24 à 30 de son échelle).

Position stratigraphique (Fig. 10) : sous-zone à Fallaciosum et base de la sous-zone à Insigne.

O. (Oxyparoniceras) buckmani BONARELLI, 1895

Figs. 15 (4) et 16 (4–6).

1845 *Ammonites sternalis* — d'Orbigny, p. 345 pars. ; Pl. 111, Figs. 6–7 ; non Figs. 1–2, 4–5.

1895 *Paroniceras buckmani* n.f. — Bonarelli, p. 236 ; Pl. 4, Figs. 5–8.

1932 *Paroniceras telemachi* RENZ — de Brun, p. 29.

1939 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Gillard, p. 605 ; Pl. 18, Figs. 6, ? 7.

? 1974 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 429.

1975 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Figs. 18–19 ; non Fig. 17.

1979 *Paroniceras buckmani* — Richter, p. 94 ; Figs. 99.

Fig. 16. **1.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169932 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 27, Camplong, $D_m = 23$; $H = 13$; $E = 11,5$; $O = 4$. **2.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169933 (Coll. Sciau), zone à Dispansum, Rivière sur Tarn (Aveyron), $D_m = 31$; $H = 16$; $E = 17$; $O = 4$. **3.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169934 (Coll. Sciau), zone à Insigne, Rivière sur Tarn (Aveyron), $D_m = 22$; $H = 12$; $E = 12,5$; $O = 3$. **4.** *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169926 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 19, Camplong, $D_m = 26$; $H = 13,5$; $E = 12$; $O = 4$. **5.** *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169927 (Coll. Rulleau), zone à Dispansum, (Lozère), $D_m = 26$; $H = 13,5$; $E = 9$; $O = 3,5$. **6.** *O. (Oxyparoniceras) buckmani* BONARELLI, FSL 169928 (Coll. Rulleau), zone à Dispansum, (Lozère), $D_m = 37$; $H = 15,5$; $E = 10,5$; $O = 10$. **7.** *O. (Oxyparoniceras) suevicum* (RENZ), FSL 169935 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 41, Camplong, $D_m = 16,5$; $H = 9$; $E = 10$; $O = 2,5$. **8.** *Onychoceras tenue* (MONESTIER), FSL 169936 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 21, Camplong, $D_m = 15$; $H = 6,5$; $E = 6,5$; $O = 5$. **9.** *Onychoceras tenue* (MONESTIER), FSL 169937 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 25, Camplong, $D_m = 16$; $H = 8$; $E = 8$; $O = 6,5$; Fig. 9d, $\times 2$. **10.** *Onychoceras differens* WUNST, FSL 169938 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 7$; $O = 5$; Fig. 10a, $\times 2$. **11.** *O. (Neoparoniceras) undulosum* (MONESTIER), FSL 169939 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 12, Camplong, $D_m = 16,5$; $\Delta D = 14$; $H = 7$; $E = 6,5$; $O = 3$; Fig. 11a, $\times 2$. **12.** *O. (Neoparoniceras) undulosum* (MONESTIER), FSL 169940 (Coll. Bécaud), horizon à Fallaciosum, niveau 16, Camplong, $D_m = 15$; $\Delta D = 14$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3,5$. **13.** *O. (Neoparoniceras) undulosum* (MONESTIER), FSL 169941 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 21, Camplong, $D_m = 13$; $H = 5,5$; $E = 5,5$; $O = 3,5$. **14.** *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169942 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 16,5$; $H = 7,5$; $E = 7,5$; $O = 5$; Fig. 14a, $\times 2$. **15.** *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169943 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 12,5$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 4$. **16.** *O. (Neoparoniceras) evolutum* (MONESTIER), FSL 169944 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 10,5$; $H = 4,5$; $E = 4,5$; $O = 3,5$. **17.** *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (MONESTIER), FSL 169945 (Coll. Bourreau), zone à Dispansum, Sainte-Hélène (Lozère), $D_m = 15$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3$; Fig. 17a, $\times 2$. **18.** *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (Monestier), FSL 169946 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 19, Camplong, $D_m = 15$; $H = 8$; $E = 7$; $O = 2,5$. **19.** *O. (Neoparoniceras) sulcatum* (MONESTIER), FSL 169947 (Coll. Bécaud), sommet de l'horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 6,5$; $O = 3$. **20.** *O. (Neoparoniceras) sciaui* nov. sp., FSL 169948 (Coll. Bécaud), holotype, horizon à Pachu, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 7,5$; $E = 6$; $O = 3$. **21.** *O. (Neoparoniceras) sciaui* nov. sp., FSL 169949 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 14$; $H = 6,5$; $E = 6$; $O = 3$. **22.** *O. (Neoparoniceras) sciaui* nov. sp., FSL 169950 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 33, Camplong, $D_m = 14$; $\Delta D = 13$; $H = 7$; $E = 6$; $O = 2,5$. **23.** *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169951 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 29, Camplong, $D_m = 13$; $\Delta D = 10,5$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 2,5$; Fig. 23a, $\times 2$. **24.** *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169952 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 35, Camplong, $D_m = 14,5$; $H = 6,5$; $E = 8$; $O = 3,5$. **25.** *O. (Neoparoniceras) morbiense* (RENZ), FSL 169953 (Coll. Bécaud), horizon à Pachu, niveau 41, Camplong, $D_m = 14$; $H = 6$; $E = 8,5$; $O = 4$. **26.** *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169954 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 14$; $\Delta D = 12$; $H = 6$; $E = 6,5$; $O = 2,5$; Fig. 26a, $\times 2$. **27.** *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169955 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 14$; $H = 7$; $E = 7$; $O = 3,5$. **28.** *O. (Neoparoniceras) brocardi* nov. sp., FSL 169956 (Coll. Bécaud), horizon à Cappucinum, niveau 31, Camplong, $D_m = 12$; $H = 6$; $E = 6$; $O = 2$.

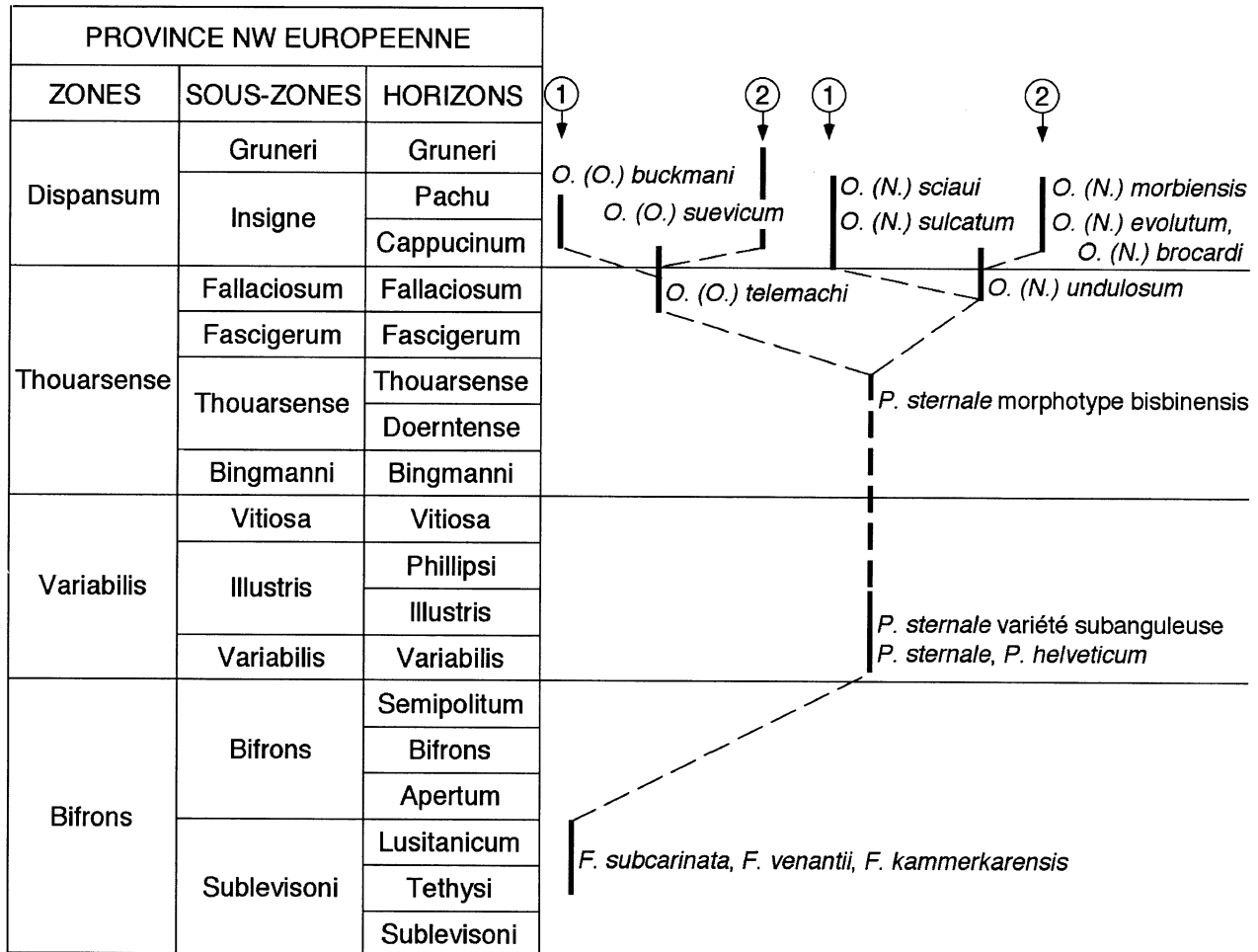


Fig. 17. Position stratigraphique et évolution supposée des Paroniceratinae.

Fig. 17. Stratigraphical localisation and supposed evolution of the Paroniceratinae.

1982 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Club millavois de Géologie, p. 143.

1991 *Oxyparoniceras buckmani* (BONARELLI) — Elmi et Rulleau, Pl. 3, Figs. 5–6.

1993 *Oxyparoniceras telemachi* (RENZ) — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 3.

1993 *Jacobella (Oxyparoniceras) buckmani* (BONARELLI) — Rulleau, Pl. 23, Figs. 4–5 ; Pl. 33, Figs. 6–8.

1994 *Oxyparoniceras buckmani* (BONARELLI) — Mouterde et Gabilly, p. 100 ; Pl. 33, Fig. 8.

1996 *Oxyparoniceras buckmani* (BONARELLI) — Rulleau, p. 23 ; Pl. 4, Fig. 2.

? 1997 *Jacobella buckmani* (BONARELLI) — Cassel, p. 165.

non 2001 *Oxyparoniceras buckmani* (BON.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 3 = *O. (O.) suevicum*.

2001 *Oxyparoniceras* sp. — Venturi et Ferri, p. 207.

Diagnose (d'après Bonarelli) : coquille discoïde lancéolée et comprimée, à région ventrale acute et carénée, la carène étant robuste. Les figurations de Bonarelli (1895 : Pl. 1, Figs. 5,8) montrent effectivement une forme très comprimée, à pseudocarène très élevée.

Description : *O. (O.) buckmani* est une espèce de petite taille à section lancéolée. L'ombilic est assez réduit mais laisse bien voir les tours internes. Le bord ombilical est très arrondi. La paroi ombilicale est verticale. Bien que celle-ci soit assez variable, la plus grande épaisseur des tours se situe sur la partie latérodorsale au 1/4 de la hauteur environ. Les flancs convexes dans un premier temps, deviennent légèrement concaves à proximité de l'aire ventrale formant une pseudocarène à angle aigu en se rejoignant, ce qui donne à cette ammonite un aspect tranchant. Les sutures cloisonnaires sont très simples avec des lobes et des selles arrondies et faiblement denticulées. Les spécimens les mieux conservés présentent en lumière rasante de faibles costulations ainsi que des costules.

Rapports et différences : Mouterde et Gabilly (1994) attribuent également à l'espèce de Bonarelli l'exemplaire des Figs. 4–5 de la Pl. 111, ce qui revient implicitement à rattacher à *O. (O.) buckmani* tous les *O. (Oxyparoniceras)* du Toarcien supérieur (alors que Guex les attribue tous à *O. telemachi*). Howarth (1992) reconnaît la validité en tant qu'espèce de « *Jacobella* » *buckmani* BON. qu'il distingue de « *J. lugeoni* JEAN. par sa plus grande compression, sa

section lancéolée et sa carène fortement différenciée. De même selon Teruzzi (1981), *O. (O.) buckmani* se différencie de *O. (O.) telemachi* (RENZ) par une plus grande compression latérale et un plus grand développement de la carène. *O. (O.) buckmani* se distingue des autres *Oxyparoniceras* par sa section lancéolée et sa pseudocarène aiguë.

Position stratigraphique (Figs. 8,10 et 11) : horizons à Cappucinum et à Pachu.

O. (Oxyparoniceras) suevicum (RENZ, 1925)

Figs. 15 (6,9) et 16 (1–3,7)

1908 *Jacobella lugeoni* nov. sp. — JEANNET, p. 209 ; Pl. 9, Figs. 1–3.

1909 *Jacobella lugeoni* JEANNET — Rollier, p. 283–290.

1925a *Paroniceras buckmani* BONARELLI var. *suevica* — Renz, p. 206 ; Pl. 12, Fig. 4, figure type.

1932 *Paroniceras lenticulare* de BUCH — de Brun, p. 27.

1959 *Paroniceras sternale* (von BUCH) — Théobald et Cheviet, p. 48 pars. ; Pl. 2, Fig. 1.

1992 *Jacobella lugeoni* JEANNET — Howarth, p. 160 ; Pl. 30, Fig. 1 ; text-fig. 39c.

2001 *Oxyparoniceras buckmani* (BON.) — Rulleau et al., Pl. 11, Fig. 3.

Description : espèce de petite taille ayant une section ogivale épaisse, l'ombilic est étroit et profond. Le bord ombilical est fortement arrondi, le mur ombilical est pratiquement vertical. Les flancs sont très convexes et la plus grande épaisseur se trouve environ au 1/3 de la hauteur des tours. Les premiers tours jusqu'au diamètre de 10 mm environ sont arrondis et ne possèdent pas de carène, ce n'est qu'au-delà de ce diamètre celle-ci est bien visible, distincte des flancs assez larges à la base et arrondie à son sommet. Les derniers représentants récoltés sont de très petite taille et la plupart des phragmocônes possèdent des petites côtes arrondies sur les flancs comme le spécimen figuré sous le nom de *Jacobella lugeoni* par Howarth (1992 : Pl. 30, Fig. 1), déjà figuré par Buckman (1923 : Pl. 23A) sous le nom de *Frechiella subcarinata*. Cet exemplaire est 1 des 3 seuls représentants du genre *Oxyparoniceras* découverts en Grande-Bretagne. Les récoltes des Causses ont mis en évidence l'existence d'un variant de la forme typique de *O. suevicum*, de plus petite taille, à flancs plus arrondis, à carène plus mince avec des parois parallèles.

Rapports et différences : Renz a figuré sous le nom de *Paroniceras buckmani* BONARELLI var. *suevica* RENZ plusieurs exemplaires dont seul celui de la Fig. 4 nous paraît correspondre aux *Oxyparoniceras* décrits ci-dessus, les autres (Figs. 5–6 et 9) étant plus proches de *O. buckmani*. Nous élevons la variété *suevica* de Renz au statut d'espèce du fait, de ses particularités morphologiques et stratigraphiques bien caractérisées. Nous préférons ce nom à celui de *lugeoni* JEAN. considéré comme *nomen oblitum* (voir remarque nomenclaturale du genre *Oxyparoniceras*). Renz lui-même (1925a) met d'ailleurs dans la synonymie de sa nouvelle variété le spécimen figuré par Buckman (Pl. 23) et celui figuré par Jeannet sous le nom de *J. lugeoni*. *O. suevicum* se

distingue des autres *Oxyparoniceras* par sa carène épaisse, bien distincte des flancs et arrondie à son sommet.

Position stratigraphique (Figs. 10 et 11) : horizons à Cappucinum et à Pachu et sous-zone à Grunerier.

Sous-genre : *O. (Neoparoniceras)* nov subgen.

Espèce-type : *Paroniceras undulosum* MONESTIER, 1921b.

Diagnose : la description de *P. undulosum* de Guex (1973) définit parfaitement le nouveau sous-genre : « coquille de petite taille plus ou moins involute. Tours elliptiques, flancs convexes, aire ventrale arrondie, non carénée. Ornementation onduleuse résultant d'une succession d'étranglements et de renflements des tours. Ces étranglements sont plus ou moins profonds et ont un espacement variable. Chez l'adulte, l'ombilic s'ouvre largement ».

Rapports et différences : les petites formes du Toarcien supérieur décrites par Monestier (1921b) : *Paroniceras evolutum*, *P. sulcatum*, *P. undulosum* et *P. sp.* différent légèrement entre elles par leur ornementation ou leur ouverture ombilicale, mais il existe des formes intermédiaires. Guex (1973) les a réunies sous le nom de « *Paroniceras* » *undulosum* en les attribuant aux mêmes niveaux. Il en fait les microconques des *O. (Oxyparoniceras)* dont il n'acquiert cependant jamais la section ogivale adulte, alors que les tours internes présentent la même section arrondie dans les 2 groupes. Il est difficile toutefois de composer des couples dimorphes, à cause du recouvrement de l'extension des espèces. Ces formes peuvent être considérées comme endémiques des Causses. Cependant, elles ont également été signalées, mais sans figurations, dans le Gard (Cassel, 1997), au Maroc (Benshili, 1989), et avec doute, en Espagne ibérique (Goy et Martinez, 1996). De même, Rioult (1971 : p. 615) cite en Normandie, à la base des niveaux à *Dumortieria* et avec des « *Brodieia* » (= *Gruneria*), un petit *Paroniceras* sp. qui peut aussi bien être un *O. (Neoparoniceras)* qu'un *O. (Oxyparoniceras)*. Nous ne les avons en revanche, jamais rencontrées ni dans la région lyonnaise, ni dans le centre-ouest où les *O. (Oxyparoniceras)* peuvent être localement assez abondants. Il faut cependant noter que dans ces régions, les conditions de fossilisation ne sont pas favorables à la conservation des très petites coquilles. Plusieurs des espèces ou variétés créées par Renz paraissent très proches des espèces de Monestier, auxquelles Renz lui-même les a comparées. Ainsi, cet auteur range dans le même groupe *P. evolutum* MON., *P. undulosum* MON., *P. turaticum* RENZ, *P. lusitanicum* RENZ et plusieurs variétés de *P. helveticum* RENZ : *sabinae* RENZ, *graeca* RENZ, *morbiensis* RENZ et *ionica* RENZ. Toutes ces formes, sont sans doute à ranger dans le sous-genre *O. (Neoparoniceras)*, encore qu'il existe un doute sur leur véritable position stratigraphique. Créées en 1925 ou postérieurement, elles ne présentent pas de problème au point de vue de la synonymie, à l'exception de *P. lusitanicum* décrit en 1912. Renz (1933) estime d'ailleurs que *P. undulosum* n'est qu'une variété de *P. lusitanicum*. Notons aussi pour mémoire l'existence dans les Causses, aux côtés des *O. (Neoparoniceras)*, du genre *Onychoceras* représenté par de très petites

formes globuleuses et non carénées, mais dont les côtes mieux exprimées sont fortement rétroversées (Figs. 16 (8–10)). Ce genre appartient en outre selon l'interprétation de Guex (1968) à l'ensemble des Hammatoceratidae. Monestier avait déjà remarqué les ressemblances existant entre les 2 groupes.

Position stratigraphique : les *O. (Neoparoniceras)* sont récoltés dans les mêmes niveaux stratigraphiques que les *O. (Oxyparoniceras)*.

Les fouilles effectuées dans le sud-est de l'Aveyron en 2000 et 2001 (M.B.) dans les localités de Saint-Paul des Fonts, Camplong (commune de Cornus), Antigne et Tournadous (commune de Fondamente), Le Campucie (Commune du Clapier) ont permis de réunir 50 *O. (Neoparoniceras)* récoltés en place. Les spécimens de section arrondie les plus grossièrement ornées *O. (N.) undulosum* apparaissent les premiers, dans la sous-zone à Fallaciosum. Comme chez les *O. (Oxyparoniceras)*, dès l'extrême base de l'horizon à Cappucinum, on assiste à une séparation en 2 branches :

- branche 1 : la section arrondie devient peu à peu subovale avec des ondulations de moins en moins élevées, devenant plus larges et plus régulières. Elles laissent place finalement à de simples constriction régulières, légèrement sinueuses, allant d'un flanc à l'autre en passant par la région ventrale pour donner l'espèce *O. (N.) sulcatum*. Ensuite, à partir du sommet de l'horizon à Cappucinum, la compression s'accroît encore, les constriction disparaissent et les spécimens deviennent ovale, comme les premiers tours de *O. (O.) buckmani*, pour aboutir à *O. (N.) sciaui* nov. sp., certains exemplaires possédant de fines côtes ;
- branche 2 : la section reste arrondie, semblable à celle des premiers tours des *O. (Oxyparoniceras)* de la branche 2, les ondulations et les étranglements deviennent progressivement plus réguliers puis, au milieu de l'horizon à Cappucinum, apparaissent les 2 espèces *O. (N.) evolutum* et *O. (N.) brocardi* nov. sp. Celles-ci sont remplacées à leur tour dans l'horizon à Pachu par *O. (N.) morbiense*, dont les derniers représentants au sommet de l'horizon sont pratiquement lisses.

Ainsi, les observations de Monestier se trouvent en grande partie confirmées : ses différentes espèces occupent bien des niveaux stratigraphiques différents et méritent pour cela d'être distinguées, contrairement à l'opinion de Guex qui avait regroupé tous les *O. (Neoparoniceras)* décrits par Monestier sous le nom d'*undulosum*.

O. (Neoparoniceras) undulosum (MONESTIER, 1921b)
Figs. 16 (11–13)

v 1921b *Paroniceras undulosum* nov. sp. — Monestier, p. 8 ; Pl. 1, Figs. 22, 29–30 ; Pl. 4, Fig. 4.

1973c « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Guex, p. 10 ; Pl. 2, Fig. 3.

1975 « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Fig. 14 seule.

v 1982 *Paroniceras undulosum* MON. — Club millavois de Géologie, p. 142.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

? 1996 « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Goy et Martinez, p. 308, Fig. 2.

1997 *Paroniceras undulosum* MON. — Cassel, p. 165.

2002 *Paroniceras undulosum* MON. — Fauré, Pl. 19, Fig. 6.

Lectotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 1, Fig. 29) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : d'après Monestier (1921b : p. 8), « la spire est constituée de tours un peu plus hauts qu'épais, dont les flancs convexes s'arrondissent en un pourtour externe à section parabolique et s'incurvent brusquement sans arête au rebord ombilical, en formant une sorte de bourrelet peu élevé. Les tours d'abord très involutes, avec un ombilic étroit et profond, diminuent progressivement leur involution. Vers l'extrémité de la spire, ils se recouvrent sur la moitié de la hauteur en formant un ombilic dont l'ouverture atteint environ les 2/7 du diamètre total. Ces tours sont ornés, tant sur la partie cloisonnée que sur la dernière loge, de renflements radiants légèrement flexueux qui accentuent leur largeur avec le développement de la spire et qui, maintenant une faible saillie au pourtour externe, donnent à cette région un aspect quasi-polygonal. La ligne des lobes est identique à celle de *Paroniceras sternale* D'ORB. et autres *Paroniceras* Toarciens ».

Rapports et différences : contrairement à l'opinion de Renz, l'espèce créée par Monestier nous semble différente par l'aspect grossier de sa costulation de *Paroniceras lusitanicum* RENZ dont les côtes sont plus régulières et serrées. L'*Ammonites lenticularis* von BUCH (1830 : Pl. 1, Fig. 3), refigurée par Bonarelli sous le nom de *Paroniceras lenticulare* (1895 : Pl. 1, Figs. 4–7) est très proche de *P. lusitanicum*. « Par sa forme générale et sa ligne des lobes, *Paroniceras undulosum*, reproduit les principaux traits d'une variété non carénée à tours un peu plus hauts qu'épais de *Paroniceras sternale* d'ORB., avec un ombilic plus ouvert et moins profond. Il en diffère nettement par les ondulations costiformes de ses flancs et de sa partie ventrale et sa taille toujours réduite » (Monestier, 1921b).

Position stratigraphique (Fig. 10) : horizons à Fallaciosum et à Cappucinum.

O. (Neoparoniceras) sulcatum (MONESTIER, 1921b)
Figs. 16 (17–19)

v 1921b *Paroniceras sulcatum* nov. sp. — Monestier, p. 8 ; Pl. 1, Figs. 23–24 ; Pl. 4, Fig. 3.

v 1921b *Paroniceras* sp. — Monestier, p. 9 ; Pl. 2, Fig. 13 ; Pl. 4, Fig. 6.

1975 « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Figs. 13 et 16 seulement.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

Lectotype désigné ici : Monestier, 1921b : Pl. 1, Fig. 24 (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier (1921b : p. 8), « Par ses tours dépourvus de côtes, à flancs convexes, à rebord ombilical

subanguleux plongeant en retrait vers la suture, à pourtour externe arrondi sans quille ni carène et par sa ligne des lobes, *Paroniceras sulcatum* n. sp. se rapproche d'une variété comprimée non carénée, de *Paroniceras sternale* D'ORB. La spire possède une section elliptique ; avec des tours une fois 1/2 plus hauts qu'épais, ayant leur maximum d'épaisseur, non plus comme chez l'espèce de d'Orbigny, au voisinage de l'ombilic, mais un peu au-dessous de la mi-hauteur. L'ombilic est plus ouvert et moins profond que celui de *Paroniceras sternale* D'ORB. Mais le trait distinctif, absolument propre à *Paroniceras sulcatum* n. sp., est la présence sur les flancs et la partie ventrale, de véritables sillons transverses, peu profonds mais très nets, légèrement sinueux, assez espacés, partant du rebord ombilical et se rejoignant d'un flanc à l'autre au pourtour externe, tout à fait comparables aux ornements analogues de certains *Phylloceras* du groupe de *Phylloceras capitanei* CATULLO. L'on compte 6 de ces sillons au dernier tour du spécimen entièrement cloisonné, de 14 mm de diamètre représenté Planche 1, Fig. 24 ».

Rapports et différences : *O. (N.) sulcatum* diffère de *O. (N.) undulosum* par sa position stratigraphique, par sa section devenant de plus en plus ovale avec le temps et par ses sillons sinueux transverses régulièrement espacés.

Position stratigraphique (Fig. 10) : horizon à Cappuccinum.

O. (Neoparoniceras) evolutum (MONESTIER, 1921b)
Figs. 16 (14–16)

v 1921b *Paroniceras evolutum* nov. sp. — Monestier, p. 9 ; Pl. 3, Figs. 28, 31 ; Pl. 4, Fig. 5.

1925b *Paroniceras helveticum* var. *sabinae* — Renz, Pl. 19, Fig. 4.

1933 *Paroniceras helveticum* var. *morbiensis* — Renz, Pl. 6, Fig. 3.

v 1993 *Paroniceras undulosum* MON. — Sciau, p. 62 ; Pl. 31, Fig. 4, pars.

Lectotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 3, Fig. 31) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier (1921b, p. 9), « La spire, à large ombilic, a ses tours de section parabolique un peu plus hauts qu'épais, se recouvrant sur les 2/5 supérieurs, et croissant lentement de l'un au suivant dans le rapport de 1 à 1/4. Leurs flancs légèrement convexes s'abaissent assez brusquement, mais sans arête, sur l'ombilic, en formant un mince bourrelet sutural et s'incurvent en un pourtour externe rétréci mais convexe, sans quille ni carène. Ils sont traversés d'ornements costiformes arrondis, peu saillants, d'allure sygmoïde visibles surtout aux 2/3 inférieurs, s'élargissant en s'effaçant au côté externe. La ligne des lobes est celle de tous les *Paroniceras* toarciens ».

Rapports et différences : toujours selon Monestier, « Par ses ornements costiformes élargis dans la région siphonale, et dont la faible saillie au pourtour externe donne à la spire un contour vaguement polygonal *Paroniceras evolutum* n. sp. peut rappeler *Paroniceras undulosum* n. sp. Il en diffère par son ombilic plus ouvert, ses tours à croissance plus lente, et

ses côtes plus nombreuses et moins étalées. Dans son aspect extérieur *Paroniceras evolutum* n. sp. se rapproche beaucoup de *Agassicerias differens* WUNST. (= *Onychoceras differens*), il s'en sépare par sa ligne des lobes d'un caractère tout différent ». *O. differens* a de plus des côtes fortement rétroversées (voir Fig. 16 (10)).

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et base de l'horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) brocardi nov. sp.

Figs. 16 (26–28)

v 1921b *Paroniceras* nov. sp. ind. — Monestier, p. 9 ; Pl. 2, Fig. 13 ; Pl. 4, Fig. 6.

Origine du nom : de A. Brocard, paléontologue amateur de la Lozère.

Holotype désigné ici : Monestier (1921b : Pl. 2, Fig. 13) (exemplaire conservé au musée de Millau).

Diagnose : selon Monestier, « La spire, de section parabolique déprimée sur le pourtour externe, est formée de tours un peu plus hauts qu'épais, d'abord très involutes avec un ombilic étroit et profond, se recouvrant finalement sur les 2/3 de la hauteur avec élargissement marqué de l'ombilic. Jusqu'à l'origine du dernier tour, elle paraît ornée d'ondulations radiantes analogues à celles de *Paroniceras undulosum* ; mais à ce stade du développement, les intervalles des renflements latéraux se rétrécissent en formant de véritables sillons inégalement espacés qui naissent au rebord ombilical, traversent les flancs avec allure à peu près rectiligne et s'effacent au rebord externe ».

Rapports et différences : *O. (N.) brocardi* diffère des autres *O. (Neoparoniceras)* par ses sillons radiants irrégulièrement espacés du dernier tour. Chez *O. (N.) sulcatum*, les sillons latéraux sont plus précoces, affectent une allure flexueuse et non pas rectiligne et traversent nettement le pourtour externe.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappuccinum et base de l'horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) morbiense (RENZ, 1925c)

Figs. 16 (23–25)

1925c *Paroniceras helveticum* var. *morbiensis* — Renz, Pl. 19, Fig. 6.

1933 *Paroniceras helveticum* var. *graeca* — Renz, Pl. 2, Fig. 2.

1975 « *Paroniceras* » *undulosum* MON. — Guex, p. 117 ; Pl. 6, Fig. 14 seule.

Description : *O. (Neoparoniceras)* involute et globuleux, à ornementation faite de côtes fines et serrées, peu saillantes.

Rapports et différences : la forme décrite par Renz, sous le nom de *Paroniceras helveticum* var. *morbiensis*, nous a paru être la même que celle présente au sommet de la zone à Dispansum des Causses. Nous avons donc élevé le statut de cette forme au rang de sous-espèce. *O. (N.) morbiense* diffère de *O. (N.) evolutum* par son plus petit ombilic, son épaisseur plus importante et sa position stratigraphique plus élevée. *O. (N.) undulosum* a une costulation bien plus grossière et une position stratigraphique différente.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappucinum et horizon à Pachu.

O. (Neoparoniceras) sciaui nov. sp.

Figs. 16 (20–22)

Origine du nom : en reconnaissance à J. Sciau, responsable de la section Paléontologie du Musée municipal de Millau.

Holotype : FSL 169948 (coll. Bécaud), provenant de Camplong (commune de Cornus, Aveyron) (Fig. 16 (20)).

Paratypes : FSL 169949 et 169950 (coll. Bécaud), même provenance (Figs. 16 (21–22)).

Dépôt du matériel type : Université Claude-Bernard, Lyon I.

Diagnose : Ammonite involute de section ogivale comprimée, dont la livrée est formée de faibles côtes surtout visibles sur les 2 premiers tiers des flancs.

Rapports et différences : cette ammonite diffère principalement de tous les autres *O. (Neoparoniceras)*, par sa section ovale et par sa compression semblable aux premiers tours des *O. (O.) buckmani* du même niveau stratigraphique. Bien que possédant des côtes ayant une taille et une trajectoire comparables à celles de *O. (N.) evolutum*, *O. (N.) sciaui* s'écarte cependant nettement de ce dernier par son enroulement plus recouvrant, sa section ovale et comprimée, et son ombilic plus fermé.

Position stratigraphique (Fig. 10) : sommet de l'horizon à Cappucinum et horizon à Pachu.

6. Conclusion à l'étude des Paroniceratinae

La faune française de Paroniceratinae se révèle suffisamment riche et variée pour que l'on puisse établir une esquisse phylogénétique cohérente de la sous-famille. Bonarelli (1895) avait déjà pressenti la succession *A. subcarinatus* — *A. sternalis* var. non carénée — *A. sternalis* var. carénée. Renz (1923 : p. 291) avait affiné ce schéma en ce qui concerne les *Paroniceras* et les *Oxyparoniceras* en faisant succéder (1) *P. sternale* var. globuleuse (2) *P. sternale* (sensu d'Orbigny, 1845 : Pl. 111, Figs. 1–2), (3) *P. sternale* var. *bibinensis*, (4) *P. telemachi* et (5) *P. buckmani*, mais sans préciser la localisation stratigraphique. Monestier (1931 : p. 13) avait lui aussi noté la succession : *P. sternale* var. globuleuse dans le Toarcien moyen — *P. sternale* « var. hyperbolique et ogivale », rare dans la zone à Thouarsense et plus fréquente dans la zone à Dispansum —, *P. sternale* « var. à quille » dans la zone à Dispansum. Ces schémas s'accordent bien avec celui que nous sommes en mesure de proposer (Fig. 17).

Un hiatus existe encore, en France du moins, entre les *Frechiella* et les *Paroniceras* (alors qu'en domaine téthysien on trouve semble-t-il des formes intermédiaires malheureusement mal calées stratigraphiquement), mais ensuite la succession est bien établie, jusqu'au sommet de la zone à Dispansum, après quoi les Paroniceratinae s'éteignent sans descendance. Le dimorphisme des *Oxyparoniceras*, reconnu par Guex (1974) est confirmé par les nouvelles récoltes dans

les Causses qui ont mis en évidence l'évolution parallèle des *O. (Oxyparoniceras)* macroconques et des *O. (Neoparoniceras)* microconques. Si le nombre d'espèces d'*O. (Neoparoniceras)* semble *a priori* plus important que celui d'*O. (Oxyparoniceras)*, cela peut tenir au fait que certaines de ces formes microconques correspondent vraisemblablement soit à des formes de passage soit à des variants.

Remerciements

Notre gratitude s'adresse aux conservateurs des collections de l'Université Claude-Bernard de Lyon, du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon et de l'Université de Bourgogne, ainsi qu'aux collectionneurs de la région lyonnaise (B. Thévenard), du Poitou (J. Charreau, M. Piteau, S. Ferchaud) et des Causses (J. Sciau, A. Brocard) pour le prêt de leurs échantillons, aux propriétaires des terrains (L. Roujon, Tournadous de Fondamente [Aveyron], A. Fabreguettes, Camplong de Cornus [Aveyron]) et aux responsables de travaux (C. Pionneau et R. Chatry de la Société Roy de Mauzé Thouarsais, Deux-Sèvres) pour les autorisations d'accès. Nous remercions également R. Enay et C. Mangold pour leurs conseils. Nous remercions S. Elmi et N.H. Landman pour leurs remarques constructives lors de l'évaluation du manuscrit. Ce travail est une contribution au programme de recherche CNRS — ATI 2001 intitulé « fluctuation de la disparité morphologique à moyen terme et identification des processus régulateurs : le cas des ammonites jurassiques ».

Références

- Almérás, Y., Elmi, S., 1982. Fluctuations des peuplements d'ammonites et de brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana* 21 (2–3), 169–187.
- Almérás, Y., Elmi, S., Mouterde, R., Ruget, C., Rocha, R., 1988. Évolution paléogéographique du Toarcien et influence sur les peuplements. In: Rocha, R., Soares, A.F. (Eds.), 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Init, Lisboa, pp. 687–698.
- Arkell, W.J., 1950. A classification of the Jurassic ammonites. *Journal of Paleontology* 24 (3), 354–364.
- Arkell, W.J., 1952. Jurassic ammonites from Jebel Tuwalq, Central Arabia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 236, 241–313.
- Arkell, W.J., 1953. Seven New Genera of Jurassic Ammonites. *Geological Magazine* 90, 36–40.
- Arkell, W.J., 1956. *Jurassic Geology of the world*. Oliver and Boyd, London.
- Arkell, W.J., 1957. Mesozoic Ammonoidea. In: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Mollusca 4*. University of Kansas Press, Kansas, pp. 1–490.
- Basse, E., 1952. Céphalopodes. In: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris, pp. 461–755.
- Basse, E., Karpoff, R., 1957. Quelques mollusques du Toarcien des environs de Shakra (Arabie Saoudite). *Bulletin de la Société géologique de France* 7, 327–339.
- Bassoullet, J.P., Elmi, S., Poisson, A., Ricou, L., Cecca, F., Bellion, Y., et al., 1993. Mid Toarcian. In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), *Atlas Téthys*. Gauthier Villars, Paris, pp. 63–78.
- Behmel, H., Geyer, O., 1966. Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Juras von Ostspanien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 124 (1), 1–62.

- Bellini, R., 1900. Les ammonites du calcaire rouge ammonitique (Toarcien) de l'Ombrie. *Journal de Conchyliologie* 48, 122–164.
- Benshili, K., 1989. Lias-Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 106, 1–285.
- Bizon, G., Champetier, Y., Guérin-Franiatte, S., Rollet, A., 1966. Présence de *Bouleiceras nitescens* dans l'est des Cordillères bétiques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 8, 901–904.
- Blaison, J., 1968. Affinités, répartition et typologie du genre *Bouleiceras* THEVENIN, 1906. *Annales scientifiques de l'université de Besançon* 5, 41–49.
- Bonarelli, G., 1893. Osservazioni sul Toarciano e l'Aleniano dell'Appennino centrale. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 12 (2), 195–254.
- Bonarelli, G., 1895. Il genere *Paromiceras*. *Bollettino della Società Malacologica Italiana* 19, 225–239.
- Braga, J.C., Jimenes, A.P., Rivas, P., 1985. Ammonites à signification paléogéographique du Toarcien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 301, 553–555.
- Brun de, P., 1932. Étude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix (Gard). Troisième partie : Lias supérieur. *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences naturelles de Nîmes* 45, 78–94 et 46, 18–84.
- Brun de, P., Marcelin, P., 1934. Étude stratigraphique des petits causses des environs de Florac (Lozère). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse* 66, 377–391.
- Buch von, C.L., 1830. Explication de 3 planches d'ammonites Berlin.
- Buckman, S.S., 1909–1930. Yorkshire Type Ammonites London, 1–2 et Type Ammonites, 3–7.
- Cassel, Y., 1997. Évolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard septentrional) de l'Hettangien au Bajocien inférieur. Documents des laboratoires de géologie de Lyon 144, 1–313.
- Catullo, T., 1846. Memoriageognostico-paleozoica sulle Alpi venete. *Memoria della Società italiana delle scienze* 24, 11.
- Club Millavois de Géologie, 1982. Ammonites des terres noires des grands Causses Millau.
- Collignon, M., 1958. Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar, 1. Service géologique de Madagascar, 1–3.
- Contini, D., 1989. Graphoceratidae du Toarcien supérieur à la base du Bajocien. In: Dommergues, J.L., Cariou, E., Contini, D., Hantzpergue, P., Marchand, D., Meister, et al. (Eds.), Homéomorphies et canalisations évolutives : le rôle de l'ontogénèse *Geobios* (1) 22, 5–48.
- Cresta, S., Pallini, G., Venturi, F., 1989. Jurassic ammonite assemblages in the Valdorbia section. *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia* 39, 89–94.
- Deleau, P., 1948. Le Djebel Nador, études stratigraphique et paléontologique. *Bulletin du Service de la Carte géologique d'Algérie* 17, 1–119.
- Dezi, R., Ridolfi, S., 1975. Ammoniti toarciane della "facies non rossa" del Romitorio San Angelo Presso Angoli Litocompagnucci, Macerata.
- Dezi, R., Ridolfi, S., 1978. Fauna ammonitica del Toarciano Superiore di monte Carcatora (Cingoli-Marches) Litocompagnucci, Macerata.
- Dommergues, J.L., 1994. Les faunes d'ammonites pandémiques et téthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale. *Palaeopelagos Special publication* 1, 93–107.
- Donovan, D.T., 1958. The Ammonite zones of the Toarcian of Southern Switzerland and Italy. *Eclogae geologicae Helveticae* 51 (1), 33–60.
- Donovan, D.T., Callomon, J.H., Howarth, M.K., 1981. Classification of the Jurassic Ammonitina. In: House, M.R., Senior, J.R. (Eds.), *The Ammonoidea Systematics Association sp. London*, vol 18, pp. 101–155.
- Dubar, G., 1949. Carte géologique provisoire du Haut-Atlas de Midelt, notice explicative. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc, pp. 1–56.
- Dubar, G., Elmi, S., Mouterde, R., 1970. Remarques sur le Toarcien d'Albarracin et sur sa faune de *Bouleiceras*. *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France* 5, 162.
- Dubar, G., Mouterde, R., 1953. Découverte d'ammonites à affinités arabomalgache (*Bouleiceras*) dans le Toarcien inférieur du Portugal. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 237, 575–576.
- Dumortier, E., 1874. Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques de la vallée du Rhône, tome 4 : le Lias supérieur. Savy éditeur, Paris.
- Elmi, S., 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. Documents des laboratoires de géologie de la faculté des sciences de Lyon 19, 1–845.
- Elmi, S., 1993. Les voies d'échange faunique entre l'Amérique du sud et la Téthys alpine pendant le Jurassique inférieur et moyen. Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon 125, 139–149.
- Elmi, S., Atrops, F., Mangold, C., 1974. Les zones d'ammonites du Domérien–Callovien de l'Algérie occidentale. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des sciences de Lyon 61, 1–83.
- Elmi, S., Rulleau, L., 1991. Le Toarcien des carrières Lafarge (Bas-Beaujolais, France). *Geobios* 24 (3), 315–331.
- Elmi, S., Rulleau, L., 1995. Données nouvelles sur la répartition des Phymatoceratinae. *Hantkeniana* 1, 83–96.
- Elmi, S., Rulleau, L., Gabilly, J., Mouterde, R., 1997. Toarcien. In: Cariou, E., Hantzpergue, P. (Eds.), *Biostratigraphie du Jurassique ouest européen et méditerranéen*, *Bulletin du Centre de recherche ELF, mémoire* 17, Pau, pp. 25–36.
- Enay, R., 1980. Paléobiogéographie et ammonites jurassiques : « rythmes fauniques » et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mémoire hors série de la Société géologique de France* 10, 261–281.
- Enay, R., Mangold, C., 1982. Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France* 24 (5–6), 1025–1046.
- Enay, R., Mangold, C., 1994. Première zonation par ammonites du Jurassique d'Arabie Saoudite. In: Cariou, E., Hantzpergue, P. (Eds.), *3rd International Symposium on Jurassic stratigraphy, Poitiers 1991*, *Geobios, M.S.* 17, 161–174.
- Falsan, E., Locard, E., 1866. Monographie géologique du Mont d'Or lyonnais et de ses dépendances. Savy éditeur, Paris.
- Fatmi, A.N., 1972. Stratigraphy of the Jurassic and Lower cretaceous rocks and Jurassic ammonites from Northern areas of west Pakistan. *Bulletin of the British Museum of London* 20 (7), 302–375.
- Fatmi, A.N., Hölder, H., 1975. A new Lower Jurassic ammonite genus *Kohaticeras* from the Shinawari formation, Kohat Tribal belt, Pakistan. *Paläontologische Zeitschrift* 49 (1–2), 35–43.
- Faugères, J.C., 1974. Position stratigraphique du genre *Bouleiceras* dans le Toarcien inférieur des Rides prérfaines (Maroc septentrional). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 279, 1837–1839.
- Faugères, J.C., 1975. Le Toarcien inférieur du Jbel Dehar en N'sour (Rides prérfaines, Maroc). *Bulletin de la Société géologique de France* 17, 116–122.
- Fauré, P., 2002. Le Lias des Pyrénées. *Strata* II 39, 1–761.
- Fischer, R., 1966. Die dactylioceratidae der Kammerker (Nordtirol). *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Abhandlungen* 126, 1–85.
- Gabilly, J., 1976. Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France. *Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris*.
- Gabilly, J., Elmi, S., Mattei, J., Mouterde, R., 1971. Toarcien. *Comptes-rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 6, 76–102.
- Gallitelli, M.F., 1963. Ritovamento di un ammonite del genere *Bouleiceras*, nel Toarciano dell'Appennino centrale. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 2 (2), 107–110.
- Gallitelli-Wendt, M.F., 1969. Ammoniti statigrafia del Toarciano umbromarchigiano. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 8 (1), 11–62.
- Géczy, B., 1967. Ammonoidés jurassiques de Czernye, montagne Bakony, Hongrie. *Geologica hungarica* 35, 1–413 (part 2).
- Géczy, B., 1990. La Paléobiogéographie des ammonites du Toarcien. *Cahiers de l'université catholique de Lyon (Sciences)* 4, 63–71.
- Geyer, O.F., 1965. Einige funde der arabomadagassischen Ammonitengattung *Bouleiceras* im Unterjura der Iberischen Halbinsel. *Paläontologische Zeitschrift* 39 (1–2), 26–32.
- Geyer, O.F., 1971. Sur l'âge du niveau à *Bouleiceras* dans le Lias d'Albarracin. *Comptes Rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 6, 319–320.

- Gillard, P.A., 1939. Observations stratigraphiques sur le Toarcien supérieur du détroit de Poitiers. *Bulletin de la Société géologique de France* 9, 599–608.
- Goy, A., 1974. El Lias de la mitad norte de la rama castellana de la Cordillera Iberica Thèse Universidad Complutense de Madrid (inédit).
- Goy, A., 1975. Nuevos hallazgos de faunas arabomalgaches del Toarciano inferior en la Cordillera Iberica. *Trabajos del Departamento de Paleontología, Madrid* 21 (9), 3–9.
- Goy, A., Martínez, G., 1996. Distribución bioestratigráfica de los Bouleiceratinae en las Cuencas Iberica y Vasco Cantábrica. Tomo extraordinario, 125 Aniversario de la real Sociedad Española de Historia natural. pp. 306–310.
- Goy, A., Martínez, G., Rivas, P., 1988. Difficulties in correlating the Toarcian ammonite succession of the Iberian and Betic Cordilleras. In: Rocha, R., Soares, A.F. (Eds.), 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Init, Lisboa, pp. 155–178.
- Goy, A., Martínez, G., Ureta, S., 1994. El Toarciense en la región de Pozal-Reinos (Cordillera Cantábrica, España). *Coloquios de Paleontología* 46, 93–127.
- Guex, J., 1968. Note préliminaire sur le dimorphisme sexuel des Hildocerataceae du Toarcien moyen et supérieur de l'Aveyron. *Bulletin du laboratoire de géologie de Lausanne* 173, 1–19.
- Guex, J., 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 geologicae Helvetiae* 65 (3), 611–645.
- Guex, J., 1973. Aperçu biostratigraphique sur le Toarcien inférieur du Moyen Atlas marocain et discussion sur la zonation de ce sous-étage dans les séries méditerranéennes. *Eclogae geologicae Helvetiae* 66 (3), 493–523.
- Guex, J., 1973. Sur l'âge et la position systématique du genre *Nejdia* Arkell. *Bulletin des laboratoires de géologie de l'université de Lausanne* 201, 1–5.
- Guex, J., 1973. Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron. *Bulletin des laboratoires de géologie de l'université de Lausanne* 207, 7–14.
- Guex, J., 1974. Les Bouleiceratinae Arkell, sous-famille mono ou polyphylétique ? *Eclogae geologicae Helvetiae* 67 (2), 427–430.
- Guex, J., 1975. Description biostratigraphique du Toarcien supérieur de la bordure sud des Causses. *Eclogae geologicae Helvetiae* 68 (1), 97–129.
- Hillebrandt von, A., 1973. Die ammonitengattungen *Bouleiceras* und *Frechiella* im Jura von Chile und Argentinien. *Eclogae geologicae Helvetiae* 66 (2), 351–363.
- Hillebrandt von, A., 1981. Faunas de ammonites del liásico inferior y medio de América del Sur. In: Volkheimer, W. (Ed.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Buenos Aires, pp. 499–538.
- Hillebrandt von, A., 1984. The faunal relations of the Lower Jurassic ammonites of South America. In: Michelson, O., Zeiss, A. (Eds.), *International symposium on Jurassic stratigraphy*, Erlangen, pp. 715–729.
- Hillebrandt von, A., 1987. Liassic ammonite zones of South America and correlations with other provinces. In: Volkheimer, W. (Ed.), *Biostratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur*, Mendoza, pp. 111–157.
- Hillebrandt von, A., Schmidt-Effing, R., 1981. Ammoniten aus dem Toarcium von Chile. *Zitteliana* 6, 3–74.
- Howarth, M.K., 1973. Lower Jurassic ammonites. In: Hallam, A. (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam, pp. 275–285.
- Howarth, M.K., 1992. The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. *Monograph of the Paleontographical Society* 586–590, 1–200.
- Hyatt, A., 1867. The fossil cephalopoda of the museum of comparative zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 5, 71–102.
- Hyatt, A., 1889. Genesis of the Arietidae. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 673, 1–238.
- Jakobs, G.K., 1995. New occurrence of *Leukadiella* and *Paroniceras* from the Toarcian of the Canadian Cordillera. *Journal of Paleontology* 69 (1), 89–98.
- Jakobs, G.K., Smith, P.L., Tipper, H.W., 1994. An ammonite zonation for the Toarcian of the North American Cordillera. *National Research Council Canada* 31 (6), 919–942.
- Jeannot, A., 1908. Sur un genre d'ammonites nouveau de l'Albien du Jura : *Jacobella lugeoni* n. sp. *Bulletin de la Société vaudoise de Sciences naturelles* 54, 205–212.
- Kottek, A., 1966. Die Ammonitenabfolge des griechischen Toarcium. *Annales géologiques des pays helléniques* 17, 1–157.
- Krimholtz, G.Y., Meseznikov, L.M.S., Westermann, G.E.G., 1988. The Jurassic ammonite zones of the Soviet Union. *Geologic Society of America* 223, 1–116.
- Levi-Setti, F., 1972. Nuovi rinvenimenti di ammoniti toarciani del genere *Leukadiella* nell'Appennino centrale e nelle Prealpi lombarde. *Natura Rivista di Scienza naturali di Milano* 63 (1), 37–46.
- Lippi-Boncambi, C., 1947. Ammoniti del Lias superiore dell'Umbria centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e di Stratigrafia* 53 (4), 1–123.
- Lissajous, M., 1912. Jurassique maconnais. Fossiles caractéristiques. *Protat, Mâcon*.
- Macchioni, F., Venturi, F., 2000. *Leukadiellinae* n. subfam. of the Lower and Middle Toarcian. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 39 (3), 319–339.
- Maubeuge, P.L., 1984. Nouvelles études paléontologiques et biostratigraphiques sur les ammonites du Grand-Duché de Luxembourg et de la région lorraine attenante. *Travaux scientifiques du Musée d'histoire naturelle de Luxembourg*, pp. 1–115.
- Meneghini, J., 1867–1881. Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique de Lombardie et de l'Appennin central. Milan.
- Monestier, J., 1921a. Sur la stratigraphie paléontologique du Toarcien inférieur et moyen dans la région sud-est de l'Aveyron. *Bulletin de la Société géologique de France* 21, 322–344.
- Monestier, J., 1921b. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien supérieur du sud-est de l'Aveyron. *Mémoire de la société géologique de France* 54, 1–44.
- Monestier, J., 1921c. Le Toarcien supérieur dans la région sud-est de l'Aveyron. *Bulletin de la Société géologique de France* 20 (7–9), 280–312.
- Monestier, J., 1931. Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de la région sud-est de l'Aveyron. *Mémoire de la Société géologique de France* 15, 1–79.
- Monks, N., 1999. Cladistic analysis of Albian heteromorph ammonites. *Palaeontology* 42 (5), 907–925.
- Monks, N., 2000. Functional morphology, ecology, and evolution of the Scaphitaceae Gill, 1871 (Cephalopoda). *Journal of Molluscan Studies* 66, 205–216.
- Mouterde, R., 1953. Une forme d'affinités arabomalgaches, *Bouleiceras*, dans le Toarcien inférieur de Coimbra. *Boletim da Sociedade de Geologica de Portugal* 11, 93–100.
- Mouterde, R., 1970. Âge toarcien et répartition du genre *Bouleiceras* dans la péninsule ibérique. *Comptes-rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 5, 163–164.
- Mouterde, R., 1971. Une coupe du Lias à Obon aux confins des provinces de Teruel et de Saragosse. *Cuadernos Geologia Iberica* 2, 345–354.
- Mouterde, R., Elmi, S., 1991. Caractères différentiels des faunes d'ammonites du Toarcien des bordures de la Téthys. *Bulletin de la Société géologique de France* 162 (6), 1185–1195.
- Mouterde, R., Elmi, S., 1993. Éléments de comparaison entre les faunes liasiques d'ammonites du Nord-ouest européen, de la Téthys occidentale et de l'Ouest de l'Amérique du nord. *Geobios* M.S. 15, 313–315.
- Mouterde, R., Gabilly, J., 1994. *Paroniceras sternale* et *Oxyparoniceras buckmani*. In: Fischer, J.C. (Ed.), *Révision critique de la « Paléontologie française » d'Alcide d'Orbigny*. Volume 1 : Céphalopodes jurassiques. Masson, Paris, pp. 99–100.
- Mouterde, R., Rocha, R., 1981. Le Lias de la région de Rio de Couros (Portugal). *Boletim da Sociedade de Geologica de Portugal* 22, 209–220.
- Mouterde, R., Ruget, C., Moitinho de Almeida, F., 1965. Coupe du Lias au sud de Condeixa. *Comunicacoes dos Serviços geologicos de Portugal* 48, 1–34.

- Nicosia, U., Pallini, G., 1977. Ammonites and calcareous nannoplankton of the Toarcian "Rosso ammonitico" in the exposures of Monte La Pelosa. *Geologica romana* 16, 263–283.
- Nini, C., Nocchi, M., Venturi, F., 1997. The Toarcian marly-calcareous succession in the monte Martani area (Northern Apennines). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 35 (3), 281–319.
- Oppel, A., 1862. Über jurassische Cephalopoden. *Palaeontologische Mitteilungen aus dem Museum des Koenigliches Bayer Staates* 1 (3), 137–266.
- Orbigny d', A., 1845. *Paléontologie française, terrains jurassiques*. 1, Céphalopodes Paris.
- Orbigny d', A., 1850. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés*, Paris.
- Pálfy, J., Smith, P.L., 2000. Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo-Ferrar flood basalt volcanism. *Geology* 28 (8), 747–750.
- Parisch, C., Viale, C., 1906. Contribuzione allo studio delle ammoniti del Lias superiore. *Rivista italiana de Paleontologia* 12, 141–167.
- Parisi, G., Baldenza, A., Beneditti, L., Mattioli, E., Venturi, F., Cresta, S., 1998. Toarcian stratigraphy of the colle d'Orlando section (Northern Apennine). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 37 (1), 3–39.
- Peloso, G., 1968. Ammoniti del Lias superior dell'Alpe Turati. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali Part 4* 17 (3), 1–204.
- Philips, J., 1829. *Illustrations of the Geology of Yorkshire coast* York.
- Pinna, G., 1965. Nuove specie di ammoniti del genere *Leukadiella* del Toarciano inferiore delle Foci del Barano (Umbria) et dell'Alpe Turati Lombardia). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 84 (1), 1–11.
- Prinz, G., 1904. Die fauna der alteren jurabildungen im nordöstlichen Bakony. *Mitteilungen Jahrbuch königlich Ungaria geologia Anstalt* 15 (1), 1–142.
- Quenstedt, F.A., 1885. Die Ammoniten des Schwabischen Jura Tübingen.
- Ramacconi, G., 1933. Fauna giurassica e cretacea del Monte Cucco e Dintorni (Appennino centrale). *Palaeontographia italica* 39, 143–214.
- Raspail, F.V., 1842. *Histoire naturelle des Ammonites et des Térébratules* Paris.
- Renz, C., 1912a. Stratigraphische Untersuchungen im portugiesischen Lias. *Neues Jahrbuch für Mineralogie* 1, 58–90.
- Renz, C., 1912. Neuere Fortschritte in der Geologie und Paläontologie Griechlands. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 64, 530–630.
- Renz, C., 1913. Neue Arten aus dem hellenischen Jura und aus der Indischen Dyas. *Zeitschrift der geologischen Gesellschaft* 64, 583–617.
- Renz, C., 1922. Einige Tessiner Oberlias-Ammoniten. *Eclogae geologicae Helvetiae* 17 (2), 137–166.
- Renz, C., 1923. Vergleiche zwischen dem südschweizerischen, apenninischen und westgriechischen Jura. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 34, 264–296.
- Renz, C., 1925. Paroniceraten, Frechiellen und Leukadiellen der österreichischen und bayerischen Alpen. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 36, 163–219.
- Renz, C., 1925. Epirotische Paroniceraten. *Eclogae geologicae Helvetiae* 19 (2), 372–382.
- Renz, C., 1925. Frechiellen und Paroniceraten aus der Brianza und dem Tessin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 19 (2), 383–420.
- Renz, C., 1927. Frechiellen, Leukadiellen und Paroniceraten im westgriechischen Oberlias. *Eclogae geologicae Helvetiae* 20 (3), 422–444.
- Renz, C., 1932. Neue Vorkommen von Paroniceraten und Frechiellen im westgriechischen Oberlias. *Abhandlungen der schweizerischen palaeontologischen Gesellschaft* 52, 1–9.
- Renz, C., 1933. *Paronicerates* und *Frechiella* im Zentralapennin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 26, 157–176.
- Renz, C., Renz, O., 1947. Einige seltene ammoniten aus dem griechischen Mesozoikum. *Eclogae geologicae Helvetiae* 39, 169–176.
- Repin, Y.S., 1991. The presence of *Frechiella* in the Toarcian of Northwestern USSR. *Paleontological Journal* 25 (4), 154–158.
- Reynes, P., 1868. *Essai de géologie et de paléontologie aveyronnaises*. Baillière éditeur, Paris.
- Richter, A.E., 1979. *Sudfrankreich und seine fossilien*. Kosmos Gesellschaft der Naturforschung, Stuttgart.
- Riegraf, W., Werner, G., Lörcher, F., 1984. *Der Posidonienschiefer*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Rioul, M., 1971. Le Toarcien de la bordure occidentale du Bassin parisien. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières* 75, 614–616.
- Rollier, R., 1909. *Jacobella lugeoni* (A. Jeannet) est un *Paronicerates* du Lias supérieur. *Archives des Sciences physiques et naturelles de Genève* 27, 283–290.
- Roman, F., 1926. *Géologie lyonnaise*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Roman, F., 1938. *Les ammonites jurassiques et crétacées*. Masson, Paris.
- Roman, F., Gennevaux, Y., 1912. Étude sur les terrains jurassiques de la région du Pic Saint-Loup. Valat, Montpellier.
- Rouire, J., Rousset, C., 1973. *Guide géologique régional : Causses, Cévennes, Aubrac*. Masson, Paris.
- Rulleau, L., 1993. Les ammonites du Toarcien inférieur et moyen de la région lyonnaise. *Section géologie et Paléontologie du Comité d'entreprise Lafarge, Lozanne*.
- Rulleau, L., 1996. Les ammonites du Toarcien de la région lyonnaise. *Minéraux et fossiles* 237, 17–30.
- Rulleau, L., 2000. *Géologie et Paléontologie des anciennes mines de fer de l'Isère*. Section Géologie et Paléontologie du Comité d'entreprise Lafarge, Lozanne.
- Rulleau, L., Alméras, Y., Combémoré, R., Elmi, S., Tintant, H., 1998. Révision critique des céphalopodes et des brachiopodes décrits dans le tome 4 des « Études paléontologiques » d'E. Dumortier (1874). *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 2, 1–208.
- Rulleau, L., Elmi, S., Thévenard, B., 2001. *Géologie et Paléontologie des dépôts ferrugineux du Toarcien et de l'Aalénien aux environs de Lyon*. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon* 154, 1–153.
- Schindewolf, O.H., 1963. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. *Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse Jahrgang* 6 (3), 289–432.
- Schlegelmilch, R., 1976. *Die Ammoniten des süddeutschen Lias*. Fischer, Stuttgart.
- Sciau, J., 1993. Coup d'œil sur les fossiles des Causses. Tome 2 : Jurassique. *Association des amis du Musée de Millau, Millau*.
- Stolley, E., 1903. Über eine neue Ammonitengattung aus dem Oberen alpinen und mitteleuropäischen Lias. *Jahrbuch des Vereines für Naturwiss zu Braunschweig* 14, 1–55.
- Swofford, D.L., 1993. *Paup: Phylogenetic analysis using parsimony version 3.1.1* Champaign.
- Taramelli, T., 1880. *Monografia stratigrafica e paleontologica del Lias nelle provincia venete*. Istituto veneto di Scienze, Lettere ed Arti 5 (5), 71–79.
- Teruzzi, G., 1981. Nota sulle ammoniti dei generi *Frechiella*, *Paronicerates*, *Oxyparonicerates* del Toarciano mediterraneo. *Atti della Società Italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia naturali in Milano* 122 (1–2), 21–31.
- Théobald, N., Chevret, M.T., 1959. Les ammonites du Toarcien supérieur du Jura franc-comtois. *Annales scientifiques de l'Université de Besançon* 9, 43–71.
- Thévenin, A., 1906. Sur un genre d'ammonites du Lias de Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France* 6, 171–173.
- Thévenin, A., 1908. Paléontologie de Madagascar, 5 : fossiles liasiques. *Annales de Paléontologie* 3 (3), 1–39.
- Thierry, J., 1982. Téthys, Mésogée et Atlantique au Jurassique : quelques réflexions fondées les faunes d'ammonites. *Bulletin de la Société géologique de France* 24 (5–6), 1053–1067.
- Thomel, G., 1980. *Ammonites*. Serre, Nice.
- Thompson, B., 1910. *Northamptonshire*. *Geology in the Field* 3, 450–487.
- Tipper, H.W., Smith, P.L., Cameron, B.E.B., Carter, E.S., Jakobs, G.K., Johns, M.J., 1991. *Biostratigraphy of the Lower Jurassic formations of the Queen Charlotte Islands, British Columbia*. *Geological Survey of Canada* 90 (10), 203–235.

- Venturi, F., 1985. Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale Città di Castello.
- Venturi, F., Ferri, R., 2001. Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale Città di Castello.
- Venzo, S., 1952. Nuove faune ad ammoniti del Domeriano-aaleniano dell'Alpe Turati e dintorni (Alta Brianza). Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia naturali in Milano 91, 95–123.
- Vigh, G., 1927. Paronicsok a magyar Felsőliasban. Földtani Közlöny 57, 212–219.
- Wendt, J., 1966. Revision der Ammoniten-Gattung *Leukadiella* RENZ aus dem mediterranen Oberlias. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 125, 136–154.
- Wright, T., 1882–1884. Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. Monograph of the Palaeontographical Society, London 22–24, pp. 329–480.
- Young, G., Bird, J., 1822. A Geological Survey of the Yorkshire coast Whitby.
- Zanzucchi, G., 1963. Le Ammoniti del Lias superiore di Entratico in Val Cavallina (Bergamesco orientale). Memorie della Società Italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturali di Milano 13, 99–146.
- Ziegler, B., 1981. Ammonoid Biostratigraphy and Provincialism: Jurassic Old-World. In: House, M.R., Senior, J.R. (Eds.), The Ammonoidea. Systematics Association, London, sp. vol 18, pp. 433–457.
- Zittel von, K.A., 1884. Handbuch der Paläontologie. Cephalopoda, vol. 1. Part. 2. München, pp. 329–522.