



Paléontologie générale

Caractères ornementaux, disparité et diversité chez les Ammonitina : exemple des Kosmocerotinae (Stephanoceratoidea), Callovien moyen et supérieur (Jurassique moyen, Bassin parisien)

Ornamental characters, disparity and diversity within Ammonitina: Example of the Kosmocerotinae (Stephanoceratoidea), Middle to Upper Callovian (Middle Jurassic, Paris Basin)

Philippe Courville

UMR-CNRS 6118 géosciences, université de Rennes-1, campus Beaulieu, bâtiment 15, 35042 Rennes cedex, France

I N F O A R T I C L E

Historique de l'article :

Reçu le 30 juin 2010

Accepté après révision 26 novembre 2010

Disponible sur internet le 5 mars 2011

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Mots clés :

Kosmoceras

Ammonitina

Morphologie

Callovien

Jurassique

Bassin parisien

France

Keywords:

Kosmoceras

Ammonitina

Morphology

Callovian

Jurassic

Paris Basin

France

R É S U M É

Les Kosmocerotinae Tintant, 1963, sont une sous-famille d'ammonites jurassiques d'origine boréale, dont les espèces sont extrêmement polymorphes. Leur évolution rapide et buissonnante en a fait le groupe majeur pour la biostratigraphie du Callovien moyen et supérieur. Au cours de son histoire, ce taxon enregistre une phase de diversification rapide de part et d'autre de la limite entre les sous-étages. Cette phase se réalise selon deux modalités distinctes : d'une part, augmentation plutôt progressive, bien que rapide, de la diversité comme de la disparité des groupes dominants, pendant l'essentiel du Callovien moyen ; d'autre part, en deux étapes, renouvellement brutal des types ornementaux, induisant une réorientation rapide de la disparité et de la diversité. Ce double événement est très documenté et synchrone à l'échelle de l'Europe.

© 2011 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

The Kosmocerotinae Tintant, 1963, consist of a subfamily of Jurassic Ammonitina of boreal origin, of which most species are highly polymorphic. Because of their rapid evolution and diversification they represent a major group for establishing Middle to Upper Callovian biostratigraphy. During its history, this taxon records an extreme and sudden diversification across the boundary between the substages. This step took place according to two distinct modes: 1- a rather progressive although rapid increase in both diversity and disparity of the dominant groups during most of the Middle Callovian; 2- a sudden two steps renewal of ornamental patterns giving rise to a quick reorientation of both disparity and diversity. This double event is well recorded and synchronous at the European scale.

© 2011 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Adresse e-mail : Philippe.Courville@univ-rennes1.fr

Abridged English version

Introduction

The Kosmocerotidae is an ammonite family that has been studied for a long time in Europe (Nikitin, 1881; d'Orbigny, 1842–1851; Sowerby, 1819; Teisseyre, 1883). Because of its high evolutionary rate, it is useful for establishing the Middle to Upper Callovian biostratigraphy (Brinkmann, 1929a; Callomon, 1955; Courville and Bonnot, 1998; Courville et al., 1999; Gröschke, 1985; Jeannet, 1951; Kiselev, 2001; Page, 1988, 1995; Thierry et al., 1997). Within this family, each species or higher taxa shows a high variability, which has helped the understanding of sexual polymorphism amongst ammonites, as well as developing morphometrical analysis (Callomon, 1963; Callomon and Wright, 1989; Page, 1988; Tintant, 1963, 1977). Despite the abundant literature on Kosmocerotidae, it is obvious that little has been developed with respect to the Upper Callovian taxa, except species from Great Britain (Callomon, 1955; Callomon and Wright, 1989; Page, 1991), Poland (Kopik, 1979), and Russia (Kiselev, 2001; Repin and Rashvan, 1995). Details on some key moments within the history on the group, for example, the quick morphological (ornamental) events occurring at the Middle Callovian–Upper Callovian boundary, still need to be characterised more precisely. The abundant literature allows one to establish a systematic historical trend, which is useful to study some recently collected data from the Paris Basin. More than 3000 Kosmocerotidae were collected in situ, from the region (Fig. 1) (Courville and Crônier, 2005; Courville et al., 1999, 2004).

Morphological patterns of the Middle Callovian Kosmocerotinae

The subfamily Kosmocerotinae Tintant, 1963 consists of small to middle-sized quite involute ammonites (Fig. 2), the shell diameter ranging from 60 to 140 mm in Macroconchs ([M]), and 25 to 70 mm in microconchs ([m]) (Callomon, 1963; Makowski, 1962; Tintant, 1963). The ventral area is rounded in older [M] taxa (Jason and older Coronatum zone: subgenus *Gulielmites* for English authors (Arkell et al., 1957; Buckman, 1909–1930; Page, 1991), but remains flat in more recent shells, except at the adult stage. The ornamental pattern consists of strong proverse and depressed primaries, developed between an umbilical and a lateral tubercle. Each flexuous bundled secondary reaches one latero-ventral tubercle. The secondaries are interrupted on the ventral area. Significant changes characterise the ontogeny: the ornament disappears from the body chamber of older taxa, whereas it increases in taxa from the Coronatum zone. That typical 'kosmocerotoid' pattern is always observed in all the taxa [m].

Genus *Kosmoceras* has been divided into several subgenera (Arkell et al., 1957; Buckman, 1909–1930), including:

- 1) *Kosmoceras* str. s., for Upper Callovian [M] which lacks the umbilical row of tubercles, and has bundled and looped particular secondary ribs;

- 2) *Epicosmoceras*, includes small [M] from East Europe, and whose precise age is not known yet;
- 3) *Gulielmiceras*, the typical Middle Callovian [M];
- 4) *Gulielmites*, an Older Middle Callovian [M] whose body chamber lacks the 'kosmocerotoid' pattern and whose ventral area is rounded;
- 5) *Hoplikosmoceras*, an Early Upper Callovian subgenus with depressed shell, and strongly ornamented with 'lautiform' secondary ribs (see the next subsection);
- 6) *Lobokosmoceras*, an Upper Callovian taxon with typical 'looped' secondary ribs;
- 7) *Spinikosmoceras*, a spinous Middle to Upper Callovian [m], whose sometimes has lautiform secondary ribs;
- 8) *Zugokosmoceras*, [M] which lacks the lateral tubercle during early ontogeny, and may have a smooth body chamber.

Using these criteria, Page (1991) considers the [M] taxa as a chronological subgenus, according to the following sequence: *Gulielmites* (Older Middle Callovian) → *Zugokosmoceras* (Middle to Upper Callovian) → *Hoplikosmoceras*/*Lobobosmoceras* (Early Upper Callovian) → *Kosmoceras* (Younger Callovian).

Based on different criteria, Tintant (1963) recognized only two [M] subgenera in France, i.e. *Kosmoceras* and *Zugokosmoceras*, and accordingly two lineages were defined, i.e. a taxa with two rows of tubercles, and a taxa with the low umbilical one only. However, Tintant's proposal was rarely used, and Tintant (1977) finally considered both patterns as a non-sexual kind of polymorphism.

In England as well as in Tintant's proposal (Tintant, 1963), a diversification step is identified around the Middle–Upper Callovian boundary. According to Tintant, the major events occur in the uppermost Middle Callovian, but the stratigraphical position of the involved taxa may be doubtful (Tintant, 1963).

The Upper Callovian patterns and taxa

Stratigraphical data

The studied ammonites are of Older Upper Callovian age according to the following three observations (Courville and Bonnot, 1998; Thierry et al., 1997):

- 1) the occurrence of the index-species *K. phaienum*, which is not easily identified, because it is difficult to compare with the crushed holotype from England (Fig. 3); however, populations from northern France allow the comparison (Thierry, 2003);
- 2) the massive occurrence of *Pseudopeltoceras* and correlated absence of *Erymnoceras*;
- 3) the occurrence of *H. trezeense* and *Peltoceras*.

Taxa, morphotypes, and ornamental patterns

Main ornamental pattern

The following descriptions are based on an extensive population of *Kosmoceras* from Prusly, Paris Basin, France (Courville and Crônier, 2005; Fig. 1). The thick shell of dominant [M] displays a coarse and quite retroverse ornament (Fig. 4). From the spinous and large lateral tubercle, bund-

led secondaries reach the same latero-ventral tubercle, which is commonly claviform, and other secondaries reach either the previous tubercle or the next latero-ventral tubercle. Such a 'lautiform' pattern (Spath, 1925) occurs in [m] as well.

The described [M] may correspond to the subgenus *Hoplikosmoceras* (synonym of *Lobokosmoceras*?) (Page, 1991, p.104). They were previously ascribed to *K. bizeti* sensu Tintant (Courville and Crônier, 2005; Courville et al., 1999; Tintant, 1963), but Douvillé's holotype corresponding to a Middle Callovian morphotype (Douvillé, 1915), that taxa is best referred to *K. groesense* Krenkel, 1915 from eastern Europe. The associated [m] perfectly correspond to *K. aculeatum* (Brinkmann, 1929b; Tintant, 1963).

Shells with 'double ribs'

The same population more rarely yields quite compressed shells (Fig. 5) with dense ribbing, whose secondary ribs are very regularly looped, two of them reaching a latero-ventral tubercle. They are ascribed to *K. phaienum* whose morphology is close to *Lobokosmoceras*, (Buckman, 1909–1930; Page, 1991; Thierry, 2003).

Other forms or taxa (Fig. 6) – (6A)

Very rare depressed and coarsely ornamented shells, with simple ribs and pronounced ventral depression; close to the Polish *K. torosum* Kopik 1979; it may be a late representative of the *K. fuchsi* group from Russia (Kiselev, 2001). (6B) Very rare large flat, slender shells and with highly gracile ornamented shell, previously ascribed to *K. interpositum*; they may be compared to the holotype of *K. proniae duplicosta* (Quenstedt, 1885), i.e. a taxon erroneously considered as synonym of *K. interpositum* by Tintant (1963). (6C) Common shells variable in thickness, densely ribbed with looped and/or lautiform secondaries, attributed to *K. fibuliferum* Buckman, 1924.

Diversity or intraspecific disparity?

All groups or taxa may occur in all the outcrops, even if their proportion may locally change: *K. phaienum* is common whereas *K. groesense* is rare, in the Boulonnais (North France; Thierry, 2003). It was recently demonstrated that the ornamental patterns are correlated with the general morphology of the shell (Courville and Crônier, 2005). The described shells are related together by their ontogeny, *groesense* morphotype corresponding to a morphology in which the juvenile patterns persist until the adult stage. At least some "unlikely morphological shells" exist too (Fig. 7), associating, for example, a coarse ribbing with a large, flat, compressed shell. These remarks may indicate that all forms or taxa may correspond to a single, highly polymorph, biological species. However they could represent true taxa not yet properly separated.

An historical trend for the Middle to Upper Callovian Kosmocerotinae (Fig. 8)

All ammonites of the Coronatum zone are hardly related to the poorly variable, normally compressed '*Gulielmites*'

of the Jason subzone (Page, 1991). In the Obductum subzone, the *Gulielmites* type continues to exist in association with common ornamented forms such as *K. trinode*. Slender shells are commonly observed with *K. zugium*. In the later biochron of the Obductum subzone, the gracile forms are rarer, e.g. *K. posterior* (?). Thick forms with coarse ornament are still rare in the Obductum subzone, with *K. pollucinum* and *K. bigoti* sensu Tintant (1963).

In the Grossouvrei subzone, most taxa or morphological types are new when *Gulielmites* disappeared. Flat and large gracile *Zugokosmoceras* of *zugium* and true *interpositum* types are rare, whereas densely and coarsely ribbed *K. grossouvrei*, *K. crassum* and *K. fibuliferum pseudogrossouvrei* are abundant. The thicker and coarse *K. castorinum* and *K. bizeti* sensu Douvillé (1915) are quite common.

In the younger part of the Grossouvrei subzone, strange shells were collected, which show several particular ribs, located at the end of phragmocone and beginning of the body-chamber. These secondaries show a depressed middle part, as if they were "slashed". Except for that particular feature, the ammonites may be nearly the same as in the previous biochron, even if thick shells are more abundant. That pattern could be considered as an "ancestral type", compared to the inherited lautiform one, which will be suddenly generalised, as well as diversified, in younger stratigraphical levels.

The lowermost Upper Callovian taxa and pattern have been previously described.

Conclusion

In the Paris Basin, the history of the Kosmocerotinae is characterised (Fig. 8) by:

- (1) the "progressive" but irregular drift of the general disparity, from the Jason subzone to the Early Phaienum subzone; the thick shells may become progressively dominant, whereas compressed ones become progressively rarer;
- (2) a new ornamental style with "slashed" secondaries at the end of the phragmocone, in the late Grossouvrei subzone; this event is forerunner to the lautiform pattern;
- (3) the generalized 'lautiform' event, marking the beginning of the Upper Callovian Athleta zone. In that biochron, diversity and disparity are maximal, but a simplified ornamental style with regular looped secondaries will suddenly be associated to compressed shells. That pattern will characterise the *Lobokosmoceras* of the *proniae* group later, during the Upper Callovian. The literature may confirm that such an outline exists all over Europe, but further detailed geological sections and palaeontological studies are needed to generalise this trend.

1. Introduction

1.1. Historique

Parmi les Ammonitina jurassiques, les Kosmocerotidae sont une famille européenne (régions surtout subboréales,

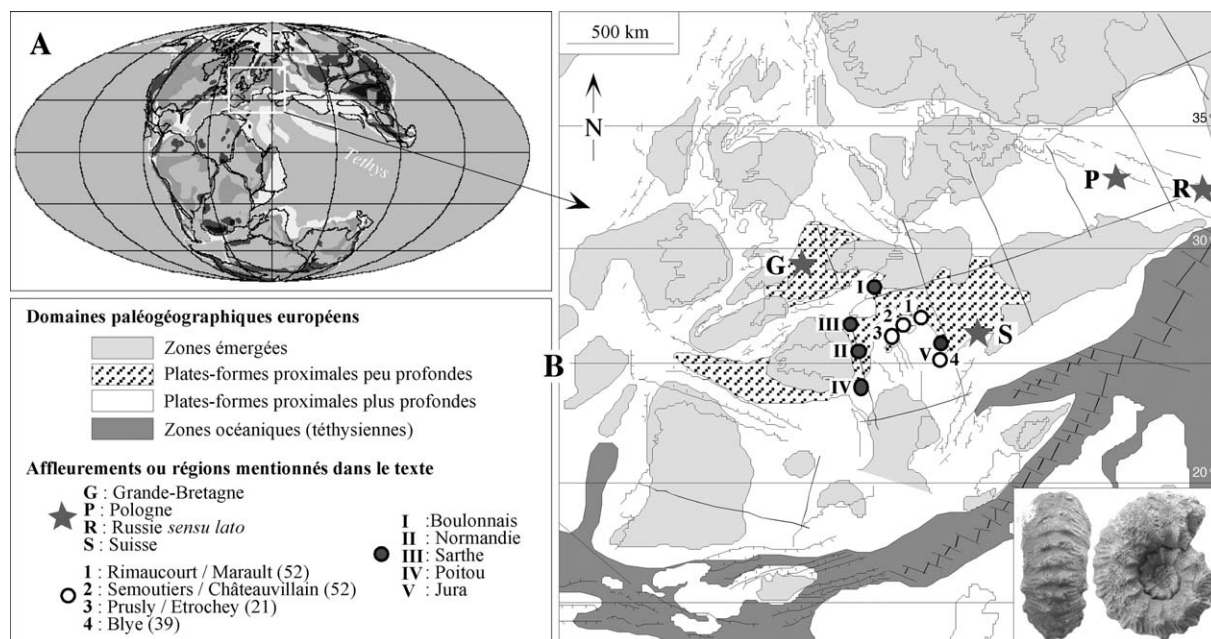


Fig. 1. Origine géographique et paléogéographique des Kosmocerotinae étudiés. **A**, cadre paléogéographique mondial, modifié d'après Rees et al., 2000 ; **B**, cadre paléogéographique européen au Jurassique moyen/supérieur, modifié d'après Lorin et al., 2004.

Fig. 1. Geographical and palaeogeographical origin of the studied Kosmocerotinae. **A**, worldwide Callovo-Oxfordian palaeogeographical framework, modified from Rees et al., 2000 ; **B**, European palaeogeographical framework, modified from Lorin et al., 2004.

Fig. 1A, B), remarquables par leur ornementation parfois spectaculaire. Ces ammonites ont attiré l'attention des paléontologues très tôt au XIX^e siècle : beaucoup d'espèces aujourd'hui classiques ont été créées et discutées, dans le cadre des grandes monographies, partout en Europe (Neumayr, 1871 ; Nikitin, 1881 ; d'Orbigny, 1842–51 ; Schlotheim, 1820 ; Sowerby, 1819 ; Teisseyre, 1883 etc.). Les différences morphologiques entre des taxons évoluant rapidement au cours du temps (espèces ou morphotypes), ont été utilisées très tôt, et ce groupe s'est avéré fondamental pour la biostratigraphie du Callovien (Brinkmann, 1929b ; Callomon, 1955 ; Callomon et Wright, 1989 ; Courville et Bonnot, 1998 ; Courville et al., 1999, 2004 ; Gröschke, 1985 ; Jeannet, 1951 ; Kiselev, 2001 ; d'Orbigny, 1849 ; Page, 1995 ; Thierry, 2003 ; Thierry et al., 1997).

Les Kosmocerotidae comptent également parmi les ammonites jurassiques les plus utilisées pour illustrer la variabilité chez les espèces fossiles et ses diverses implications évolutives (Callomon, 1963 ; Callomon et Wright, 1989 ; Page, 1988 ; Tintant, 1963, 1977). Par exemple, dans les années 1960, cette famille a servi de support pour valider le dimorphisme sexuel chez les ammonites (Callomon, 1963 ; Makowski, 1962 ; Tintant, 1963), après que cette notion ancienne (Munier-Chalmas, 1892) eut été oubliée pendant toute la première moitié du XX^e siècle.

Dans les années 2000, les Kosmocerotidae ont aussi servi de support pour des analyses morphologiques et morphométriques (Courville et Crônier, 2005 ; Raup et Rex, 2001), qui sont finalement la suite logique des travaux pionniers de Brinkmann (1929a, 1929b) basés sur l'usage des statistiques et la quantification, repris et amplifié par Tintant (1963, 1977).

Si on se base sur l'abondante littérature concernant les Kosmocerotidae, on constate que :

- (1) les taxons de la limite Callovien moyen–Callovien supérieur n'ont été bien étudiés qu'en Grande-Bretagne (Callomon, 1955 ; Callomon et Wright, 1989 ; Chapman, 2001 ; Page, 1988, 1991), Pologne (Kopik, 1979), Russie (Kiselev, 2001 ; Repin et Rashvan, 1995). Ailleurs, les données restent très ponctuelles (Bonnot et Marchand, 1997 ; Courville et Crônier, 2005 ; Dietl, 1993 ; Gröschke, 1985 ; Thierry, 2003) ;
- (2) En France, le travail de Tintant (1963) et des données acquises récemment démontrent qu'il existe plusieurs moments « clés » dans l'histoire de ce groupe. C'est le cas de la période relativement brève encadrant la limite Callovien moyen/Callovien supérieur. Cet intervalle temporel bref correspond à deux sous-zones caractérisées par des Kosmocerotinae (Thierry et al., 1997) : Sous-zone à Grossouvrei (fin de la Zone à Coronatum, Callovien moyen), et Sous-zone à Phaienum (début de la Zone à Athleta, Callovien supérieur). Pendant cette période, plusieurs innovations morphologiques (caractères ornementaux) apparaissent, puis s'implantent. Cette phase de restructuration induit une réorientation profonde de la disparité et/ou de la diversité (Callomon et Wright, 1989 ; Tintant, 1963). La nature et l'enchaînement de ces événements restaient à préciser.

1.2. Support de l'étude (Fig. 1B)

D'une part, le travail qui suit s'appuie sur la littérature européenne évoquée plus haut. D'autre part, pour

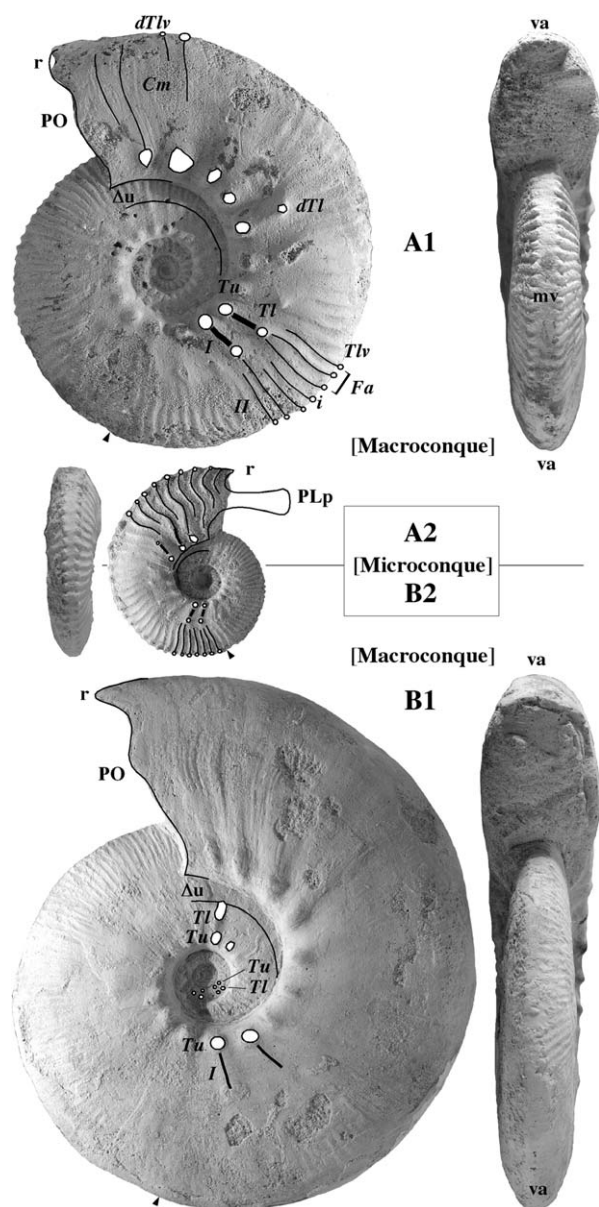


Fig. 2. Morphologie des Kosmocerotinae au début du Callovien moyen. En haut, *Kosmoceras* cf. *subnodatum* Teisseyre, 1881; adulte; Dmax = 80 mm. Au milieu, *Kosmoceras gulielmii* (Sowerby, 1821); adulte; Dmax = 41 mm. En bas, *Kosmoceras jason* (d'Orbigny, 1847); adulte; Dmax = 115 mm. Châteaueuvillain (52), Callovien moyen, Zone à Jason, Sous-zone à Jason.

Forme générale: mv, méplat ventral; va, ventre arrondi; Δu, ouverture finale de l'ombilic. **Ornementation:** I, côte primaire; II, côte secondaire; i, côte intercalaire; Fa, faisceau de côtes; cm, côtes modifiées; Tu, tubercule ombilical; Tl, tubercule latéral; Tlv, tubercule latéro-ventral; dtl, dernier tubercule latéral. **Différenciations péristomiales:** PO, péristome onduleux; r, rostre ventral; PLp, longue lappet. **Polymorphisme.** A1: Macroconque; à gauche, vue latérale; à droite, vue péristomiale. B1: Macroconque; à gauche, vue latérale; à droite, vue péristomiale; pour les auteurs anglais, B1 appartient au sous-genre *Gulielmites*, caractérisé par un ventre arrondi sur le dernier tour. Pour Tintant, l'absence de Tlv le range dans *Zugokosmoceras*. A2/B2: microconque = *Gulielmiceras*; à droite, vue latérale; à gauche, vue ventrale. Sur les Figs. 2–8, le triangle noir indique le début de la chambre d'habitation; sauf indication contraire. Clichés A. Bonnot (Dijon) et P. Courville; ammonites déposées à l'Université de Rennes, Coll. P. Courville.

les faunes françaises, les données utilisées sont concentrées dans plusieurs travaux ponctuels ou généraux sur les régions de l'Ouest de la France (Douvillé, 1915; Tintant, 1963), le Boulonnais (Thierry, 2003) où la préservation rappelle celle du Yorkshire et, bien sûr, l'Est du Bassin parisien et le Jura (Courville et al., 1999; Tintant, 1963). Enfin, de nouveaux Kosmocerotinae ont été récoltés in situ sur des profils parfois inédits dans ces deux dernières régions: Haute-Marne (Rimaucourt: Courville et Raffray (2007); Marault: Courville et al. (2004); Semoutiers, Châteaueuvillain); Côte-d'Or (Prusly: Courville et Crônier (2005); Etrochey: Courville et Bonnot (1998); Jura (Blye: Courville et al. (1999)).

2. Diversité, variabilité et polymorphisme chez les Kosmocerotinae

2.1. Les « patterns » des Kosmocerotinae au Callovien moyen

2.1.1. Forme générale

Fondamentalement, la sous-famille des Kosmocerotinae Tintant, 1963 (taxon analysé « simultanément » par Makowski en 1962, Callomon en 1963 et Tintant en 1963) regroupe des ammonites adultes, de taille petite à moyenne (60 à 140 mm pour les dimorphes macroconques [M]; 25 à 70 mm pour les dimorphes microconques [m]), relativement involutes (recouvrement 40 à 50%); sauf cas peu fréquents, les coquilles sont plutôt comprimées; la région ventrale est normalement plane, sauf à l'approche du péristome. Ce dernier caractère reste peu net chez les [M] des taxons plus anciens (Zone à Jason + début de la Sous-zone à Obductum, Fig. 2A1, B1), chez lesquels l'aspect typique « kosmocérotoïde » ne concerne vraiment que les tours internes. Il est généralisé chez celles du Callovien supérieur. Signalons que ce type de morphologie est déjà fixé chez les [m] à la fin du Callovien inférieur (Sous-zone à Enodatum), puisqu'ils changent très peu de morphologie par la suite (Fig. 2A2).

2.1.2. Ornementation

L'ornementation des Kosmocerotinae est typique et complexe. Sur la fin du phragmocône et sur le début

Fig. 2. Kosmocerotid morphology during the early Middle Callovian. At the top, *Kosmoceras* cf. *subnodatum* Teisseyre, 1881; adult; Dmax = 80 mm. At mid height, *Kosmoceras gulielmii* (Sowerby, 1821); adult; Dmax = 41 mm. At the bottom, *Kosmoceras jason* (d'Orbigny, 1847); adult; Dmax = 115 mm. Châteaueuvillain (52), Middle Callovian, Jason zone, Jason subzone.

General morphology: mv, flat venter; va, rounded venter; Δu, scaphitoid body chamber. **Ornament:** I, primary rib; II, secondary rib; i, intermediate rib; Fa, bundle ribs; cm, modified ribs; Tu, umbilical tubercle; Tl, lateral tubercle; Tlv, ventro-lateral tubercle; dtl, last lateral tubercle. **Peristomial characters:** PO, sinuous peristome; r, ventral rostrum; PLp, lappet. **Polymorphism.** A1: Macroconch; left, lateral view; right, peristomeal view. B1: Macroconch; left, lateral view; right, peristomeal view; for English authors, B1 belongs to *Gulielmites*, which possesses a last whorl with rounded venter. For Tintant, the lack of Tlv makes it belonging to *Zugokosmoceras*. A2 / B2: microconch = *Gulielmiceras*; right, lateral view; left, ventral view. On Figs. 2–8, the black triangle indicates the beginning of the body chamber; except as indicated, photographs by A. Bonnot (Dijon) and P. Courville; ammonites housed in Rennes University, Coll. P. Courville.

de la chambre d'habitation d'une coquille adulte, on distingue généralement des côtes flexueuses. Elles débutent par une primaire longue qui naît dans le rebord ombilical où elle ressemble à une virgule nettement proverse ; normalement, elle est radiaire ou proverse sur le reste de son parcours, qui se termine à mi-flanc.

Deux tubercules l'ornent : l'un allongé et pincé, occupe une position supra-ombilicale ; l'autre, latéral, est plus saillant et tend à être épineux. La côte primaire est déprimée entre les deux tubercules. Ce *pattern* ornemental caractérise le sous-genre *Kosmoceras* sensu Tintant, 1963 (Fig. 2A1), mais aussi tous les [m] (Fig. 2A2) (type *Gulielmiceras* ou *Spinikosmoceras*). Dans certains cas, le tubercule latéral est « absent » (type *Zugokosmoceras* sensu Tintant, 1963) ; en fait, il convient d'ajouter « chez l'adulte », puisqu'il est toujours présent dans les tours internes (Fig. 2B1) ; sa « disparition » est plus ou moins précoce, et c'est sa durée d'expression sur la spire, qui caractérise l'un ou l'autre des taxons... Notons que certaines formes figurées de « *Zugokosmoceras* » jason, ont un tubercule latéral qui apparaît sur la chambre d'habitation (Callomon, 1963 ; Page, 1991, pl. 15, fig. 4) ; pour Tintant, ces ammonites correspondent à l'espèce *K. baylei* (1963, pl. 35, fig. 1).

Que le tubercule latéral soit prononcé ou non, il marque le début des côtes secondaires, qui sont groupées en faisceaux de 2 à 4 costules radiaires ou légèrement rétroverses sur les 2/3 de leur parcours, puis brusquement proverses en leur dernier tiers. Des intercalaires (une ou deux entre chaque faisceau) sont d'aspect identique. Toutes ces secondaires sont redressées vers l'arrière à leur terminaison, qui est soulignée par un tubercule latéro-ventral petit mais pointu (Fig. 2A1, A2). Normalement, les côtes sont interrompues ventralement dans les stades juvéniles, mais il n'y a jamais de véritable sillon ; rapidement, elles passent le replat ventral en étant souvent déprimées ou atténuées ; normalement, elles rejoignent symétriquement le TLv opposé. Les côtes ventrales sont particulièrement marquées et persistantes chez les Kosmoceratinae du Callovien supérieur, et d'autant plus que les coquilles associent une épaisseur plus forte à une ornementation lâche et grossière (Courville et Crônier, 2005).

2.1.3. Modifications liées à l'état adulte

Que l'ornementation soit persistante ou non, la fin de la croissance est marquée par son atténuation, et particulièrement celle des tubercules (Fig. 2A1, B1). Comme évoqué plus haut, le tubercule latéral est le premier affecté, puis le latéro-ventral, et enfin l'ombilical. En relation synchrone, la costulation se modifie, disparaissant chez les plus grands [M] ou les formes les plus graciles ; elle devient régulière et simplement flexueuse, avec une partie ventrale montrant un fort sinus, chez les petits [M] ornés ou chez les plus grands [m] (Fig. 2B). Corrélativement, le replat disparaît sur la région ventrale qui s'arrondit. En fin de croissance, l'aspect de la costulation (et des stries de croissance) devient sinueux, amorçant l'aspect du péristome adulte : celui-ci est simplement sinueux et peu rostré ventralement chez le [M] (Fig. 2A1, B1) ; il est rostré avec longue lappet latérale chez le [m] (Fig. 2B).

2.2. Les Kosmoceratinae : mêmes caractères, usages systématiques divergents...

2.2.1. Travaux anglais

Historiquement (Buckman, 1909-1930), *Kosmoceras* a été scindé en une dizaine de taxons, considérés par la suite comme des genres ou sous-genres. À côté des *Cata-sigaloceras* Buckman, 1923 « ancestraux » ([M], de petite taille, à section arrondie et ornementation peu développée, notamment sur la chambre d'habitation), l'inventaire de ces taxons comprend (Arkell et al., 1957) :

- *Kosmoceras* Waagen, 1869, restreint au sous-genre (espèce-type *Ammonites spinosus* Sowerby, 1826). Ce sont des « ammonites de taille adulte moyenne (80–140 mm), modérément évolutives, avec un péristome simple [ce sont donc des M] ; les côtes sont irrégulières [parfois lautiformes, voir §3.2], et ornées par une rangée irrégulière de tubercules latéraux [pas de tubercules ombilicaux] ; il existe également une rangée marquée de tubercules latéro-ventraux, séparés par un « sillon ventral lisse » [interruption simple ?] » (traduit d'après Arkell et al. (1957). Callovien supérieur ;
- *Epicosmoceras* Model, 1918 (espèce-type *Ammonites fuchsi* Neumayr, 1871). Petit [M] probable d'Europe de l'Est ; ornementation vigoureuse et persistante. Âge incertain ;
- *Gulielmiceras* Buckman, 1920 (espèce-type *Ammonites gulielmii* Sowerby, 1821). [m] typiques, généralement comprimés, à ornementation marquée ; interruption ventrale. Callovien inférieur à supérieur ;
- *Gulielmites* Buckman, 1923 (espèce-type *K. conlaxatum* Buckman, 1923). [M] à livrée « kosmocératoïde » disparaissant précocement ; tour arrondi chez l'adulte. Callovien moyen (Zone à Jason + début de la Zone à Coronatum) ;
- *Hoplikosmoceras* Buckman, 1924 (espèce-type *K. hoplistes* Buckman, 1924). [M] épais (?), très orné, à secondaires lautiformes (voir §3.2). Début du Callovien supérieur ?
- *Lobokosmoceras* Buckman, 1923 = *Bikosmoceras* Buckman, 1926 (espèce-type *K. proniae* Teisseyre, 1881). [M] mince, densément orné, avec secondaires unies deux à deux sur le tubercule latéro-ventral. Callovien supérieur ;
- *Spinikosmoceras* Buckman, 1924 (espèce-type *K. acutistriatum* Teisseyre, 1881). [m] vigoureusement orné ; secondaires éventuellement lautiformes. Fin du Callovien moyen et Callovien supérieur ;
- *Zugokosmoceras* Buckman, 1923 = *Kuklokosmoceras* Buckman, 1926 = *Katakosmoceras* Buckman, 1925 (espèce-type *K. zugium* Teisseyre, 1881, synonyme [?] de *K. grossouvrei* Douvillé, 1915). [M] perdant précocement le tubercule latéral, chambre souvent lisse. Callovien moyen + début du Callovien supérieur ?

2.2.2. Conséquences de la systématique de Buckman

Si les distributions stratigraphiques des espèces-types sont exactes, les travaux des auteurs anglais (Buckman, 1909-1930 ; Callomon, 1955 ; Callomon et Wright, 1989 ; Chapman, 2001 ; Page, 1991, 1995 ; Sowerby, 1819) indiquent que :

- (1) les taxons (genres ou sous-genres) portent une information chronologique avec une sous-famille où s'enchaînent de façon « linéaire », après *Catasigaloceras* (Callovien inférieur) : *Gulielmites* (début du Callovien moyen) → *Zugokosmoceras* (fin du Callovien moyen surtout) → *Lobokosmoceras* (début du Callovien supérieur) → *Kosmoceras* (fin du Callovien supérieur) (Page, 1991);
- (2) la plupart des taxons maintenus par Arkell et al. (1957) correspondent à des « sous-genres [M] ». Seuls *Gulielmiceras* et *Spinikosmoceras* correspondent à leurs équivalents [m]. Comment concilier cet effet de la systématique avec la réalité biologique des taxons ?
- (3) le début du Callovien supérieur est une période de diversification, avec *Hoplikosmoceras*, *Lobokosmoceras* et les nombreux synonymes (Arkell et al., 1957);
- (4) tous les taxons du Callovien inférieur et moyen possèdent le *pattern* ornemental à secondaires simples, alors que ceux du Callovien supérieur exhibent des styles ornementaux nouveaux (voir §3.2).

2.2.3. Conception « simplifiée ou plus biologique ? » : la Systématique de Tintant (1963)

Souhaitant s'appuyer sur une réalité « biologique » des espèces, cet auteur a retenu deux sous-genres seulement chez les [M] : *Kosmoceras* str. s. possède deux rangées de tubercules latéraux (tubercules ombilicaux + latéraux); *Zugokosmoceras* n'en possède qu'une seule (latéraux). Tintant crée ainsi deux lignées à évolution parallèle et graduelle, dans lesquelles il intègre les adultes bituberculés ou monotuberculés des *Catasigaloceras* du Callovien inférieur. Cette conception n'a pas été suivie par les auteurs ayant abordé la famille récemment (Kiselev, 2001; Page, 1988, 1991).

Le *dimorphisme*. En raison de leur petite taille, les [m] possèdent toujours deux rangées latérales, aussi bien *Gulielmiceras* que *Spinikosmoceras*. En fait, *Gulielmiceras* est associé soit avec *Kosmoceras*, soit avec *Zugokosmoceras*, (Fig. 2A2, 2B2), mais *Kosmoceras* peut être apparié avec l'un ou l'autre des [m]. La conception de Tintant ne règle pas le problème du dimorphisme. Au final, la validité biologique des conceptions élaborées par Tintant a été discutée par lui-même (1977) : en se basant sur les individus présentant à la fois les caractères de *Zugokosmoceras* et de *Kosmoceras* (soit au cours de l'ontogenèse, soit sur les deux faces de la coquille), il a conclu que les caractères subgénériques sont l'expression d'un polymorphisme non sexuel.

3. Kosmoceratinae du Callovien supérieur

3.1. Généralités - Préambule

3.1.1. Perception de la diversité

Pour les auteurs anglo-saxons (Arkell et al., 1957; Callomon et Wright, 1989; Page, 1991) et après Buckman (1909-1930), les Kosmoceratinae [M] du Callovien supérieur sont rangés dans *Kosmoceras* str. s., *Lobokosmoceras* et *Hoplikosmoceras*. Comme je l'ai évoqué plus haut, ces taxons sont tous caractérisés par une ornementation

irrégulière, notamment la costulation secondaire. Implicitement, ceci traduit :

- l'accroissement de la diversité (variabilité ?) au sein du genre *Kosmoceras* ;
- une diversification liée à des innovations ornementales.

Tintant (1963) a également mis l'accent sur ces faits, en les datant de la fin du Callovien moyen. En principe, son travail ne prend pas en compte les Kosmoceratinae du Callovien supérieur, mais il est probable que l'attribution stratigraphique de plusieurs ammonites était erronée (1963, pl. 47, fig. 2; pl. 49, fig. 1; pl. 56, fig. 5-7; pl. 58, fig. 2-3, etc.).

3.1.2. L'âge des peuplements

Par convention, l'âge Callovien supérieur (Zone à Athleta, début de la Sous-zone à Phaienum) est établi sans ambiguïté par la co-présence ou l'absence des marqueurs « standards » (Courville et Bonnot, 1998; Courville et al., 2004; Thierry et al., 1997). Présence de l'*index*, *K. phaienum* (Buckman, 1924) dont la comparaison avec les formes compressées d'Angleterre est délicate; présence massive de *Pseudopeltoceras*, très rares *Peltoceras*, présence d'*Hecticoceras* (*Orbignyceras*) *trezeense*; absence totale d'*Erymnoceras*, abondants dans les unités antérieures. Un ensemble de 500 Kosmoceratinae récoltés à Prusly (Côte-d'Or, Fig. 1B.), en partie utilisés dans un travail récent (Courville et Crônier, 2005), constituent mes populations de référence.

3.1.3. Impact de la préservation sur l'identification

Pour aborder la systématique des Kosmoceratinae, Tintant (1963) a souvent comparé les formes du Bassin parisien avec celles d'Angleterre. Cette démarche est justifiée car beaucoup d'espèces (dont les bio-marqueurs stratigraphiques; Thierry et al., 1997) ont été définies par Buckman (1909-1930), à partir d'holotypes de Christian Malford (Yorkshire). Ces ammonites mondialement célèbres sont préservées sous la forme de coquilles écrasées : la comparaison avec des moulages internes incomplets (conservation habituelle dans les dépôts carbonatés de France, Suisse, Pologne, etc.) est souvent extrêmement difficile, bien que les taxons et leur succession soient sans doute identiques de part et d'autre de la Manche. Cette difficulté explique probablement en partie l'utilisation peu fréquente, dans le Bassin parisien, du canevas biostratigraphique défini en Angleterre (Courville et Bonnot, 1998; Courville et Crônier, 2005; Courville et al., 1999); les datations s'y appuient souvent sur l'échelle sub-téthysienne (Courville et Raffray, 2007; Thierry et al., 1997). Les taxons et la biostratigraphie britanniques ont néanmoins été ponctuellement utilisés pour décrire les faunes du Boulonnais (Thierry, 2003). Dans ces gisements, la préservation des ammonites dans les argiles d'Uzelot présente des similitudes évidentes avec celle de Christian Malford (Fig. 3A), bien que les coquilles aient disparu, et que les moulages argileux des chambres conservent parfois leur volume (récoltes et observation personnelle D. Marchand et P. Courville, 1997; Fig. 3A1). La comparaison montre (Fig. 3A, B) que la plupart des taxons sont représen-

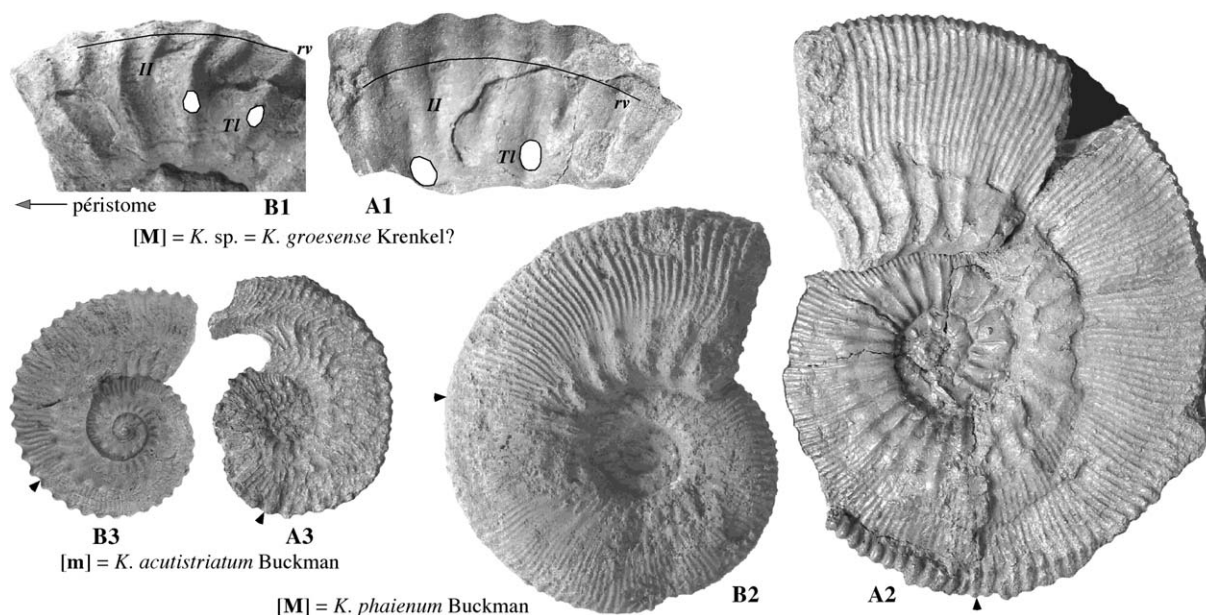


Fig. 3. Préservation différentielle des Kosmocerotinae au début du Callovien supérieur (Zone à Athleta, Sous-zone à Phaienum). La préservation des ammonites d'Uzelot est proche de celle de Christian Malford (Angleterre). **A1** (Imax = 63 mm), **A2** (D = 96 mm), **A3** (D = 53 mm) : individus d'Uzelot près de Marquise (Boulonnais). **B1** (Imax = 60 mm), **B2** (D = 68 mm), **B3** (D = 47,5 mm) : individus de Prusly (Côte-d'Or) ; **rv**, rebord ventral ; **II**, côtes secondaires ; **TI**, tubercule latéral. Les « taxons » ou « morphotypes » principaux ont un équivalent dans chaque faune.

Fig. 3. Differential preservation of the Kosmocerotinae during the Early Upper Callovian (Athleta zone, Phaienum subzone). The preservation of the ammonites from Uzelot is close to that in Christian Malford's collection (England). **A1** (Imax = 63 mm), **A2** (D = 96 mm), **A3** (D = 53 mm) : shells from Uzelot near Marquise (Boulonnais). **B1** (Imax = 60 mm), **B2** (D = 68 mm), **B3** (D = 47.5 mm) : shells from Prusly (Côte-d'Or); **rv**, ventral edge; **II**, secondary ribs; **TI**, lateral tubercles. The main "taxa" or "morphotypes" are represented in each fauna.

tés dans les différents gisements. Les formes très épaisses existent également à Uzelot, même si ce sont les formes comprimées qui y sont dominantes : [M] de type *phaienum* (Fig. 3A2) et [m] de type *acutistriatum* (Fig. 3A3).

3.2. Données nouvelles : les ammonites du Bassin parisien

3.2.1. Description du « pattern ornemental »

Les Kosmocerotinae dominants à Prusly (Courville et Crônier, 2005) possèdent majoritairement des côtes secondaires associées en faisceau, et allant se refermer sur un même tubercule latéro-ventral souvent étalé en clavi. Parfois, une ou des costule(s) rejoigne(nt) le tubercule latéro-ventral précédant ou suivant (Fig. 4). Cette ornementation est nettement visible chez les deux dimorphes [M] (Fig. 4A) et [m] (Fig. 4B). Elle a été étudiée anciennement chez des ammonites du Crétacé (Spath, 1925), et qualifiée de lautiforme. Tintant utilisait le terme « fasciculé », et estimait qu'une telle costulation était apparue simultanément à l'intérieur de ses différentes lignées. Il s'est servi de ce caractère pour distinguer les taxons ultimes du Callovien moyen (*K. fibuliferum fibuliferum*, *K. castor fasciculatum*, *K. zugium interpositum*, etc.).

3.2.2. Attribution systématique des [M] : discussion

3.2.2.1. Sous-genre. Parmi les taxons de Buckman, c'est sans doute *Hoplikosmoceras* qui correspond le mieux aux ammonites prédominantes dans les populations de l'Est de

la France (Fig. 4A). *Hoplikosmoceras* est mis explicitement par Page en synonymie de *Lobokosmoceras* (1991, p.104), dont il représenterait les « coarsely spinous variants », et rapproché de *Kosmoceras* str. s. *Lobokosmoceras*, dont *K. proniae* est l'espèce-type, un taxon couramment utilisé outre-Manche (Arkell et al., 1957; Callomon et Wright, 1989). Il est défini par Page (1991, p.104) comme un [M] (aperture simple) à deux rangées latérales de tubercules fins, et côtes secondaires « en boucles » (looped) et « en faisceaux » (bundled). Signalons que *K. phaienum*, considéré initialement comme un *Hoplikosmoceras* par Buckman (1924), avait été traité comme une sous-espèce de *K. proniae* par Brinkmann (1929b) et rangé dans *Lobokosmoceras*. Sa costulation fine et régulière et sa forme comprimée justifient ce choix.

3.2.2.2. Espèce. *K. hoplistes* (Buckman) (1924, pl.438). Elle est très probablement une forme très costulée, voisine de l'ammonite illustrée Fig. 4A. Mais indéniablement, l'ammonite la plus proche est celle de Russie, figurée par Krenkel (1915, pl.22, fig. 6) : coquille épaisse et grand ombilic ; ornementation vigoureuse et grossière, particulièrement dans les tours internes ; costulation clairement lautiforme à partir des trois premières primaires visibles. Krenkel rapproche cette forme de 75 mm de *K. groesense*, espèce définie dans son propre texte à partir d'un autre individu non figuré de 25 mm. Si le nom *groesense* est appliqué à l'ammonite de Krenkel, il peut être préféré à *hoplistes*, pour celles de Prusly et du Bassin parisien (Fig. 4A).

[M] = *K. groesense* = *K. bizeti* sensu Tintant, 1963, pars.

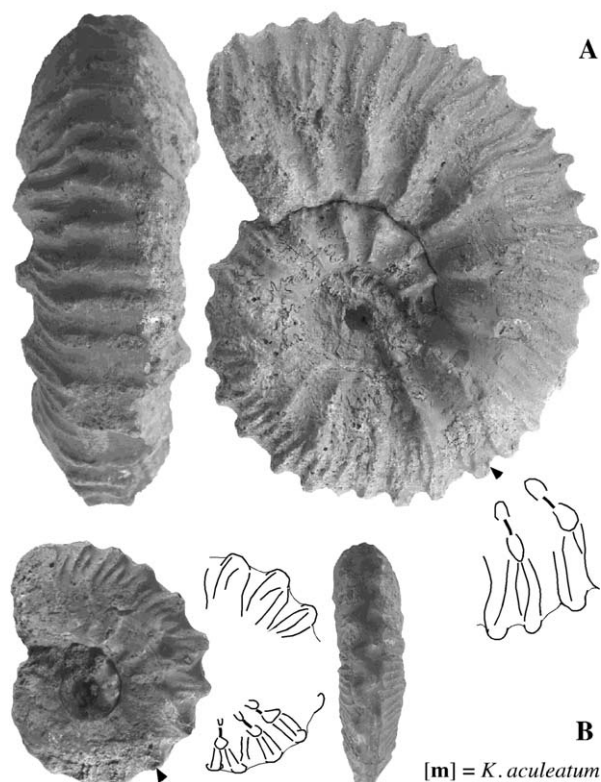


Fig. 4. Costulation *lautiforme* chez les Kosmocerotinae au début du Callovien supérieur (Zone à Athleta, Sous-zone à Phaienum). **A**, [M] adulte épais = *Hoplikosmoceras*; cette forme est dominante dans les peuplements; Dmax = 97 mm; **B**, homologue [m] probable = *Spinikosmoceras*; Dmax = 42 mm. Individus récoltés à Prusly (Côte-d'Or).

Fig. 4. *Lautiform* ribbing of the Kosmocerotinae in the early Upper Callovian (Athleta zone, Phaienum subzone). **A**, thick adult [M] = *Hoplikosmoceras*; that form is dominant in the populations; Dmax = 97 mm; **B**, probable equivalent [m] = *Spinikosmoceras*; Dmax = 42 mm. Material coming from Prusly (Côte-d'Or).

3.2.2.3. *Remarque.* Avec quelques réserves, j'ai utilisé le nom « *bizeti* » à plusieurs reprises pour désigner cette forme (Courville et Crônier, 2005; Courville et al., 1999, 2004). Je suivais en cela Tintant, qui a illustré un individu équivalent à celui de Krenkel (Tintant, 1963, pl. 44, fig. 1). Tintant l'a dénommé *K. bizeti*, mais il a mêlé sous ce nom des ammonites différentes et/ou d'âges différents. L'holotype sarthois de *K. bizeti* Douvillé (1915, pl. 11, fig. 5), dont plusieurs individus de Tintant se rapprochent effectivement, est une ammonite déprimée et vigoureusement ornée, mais elle ne porte pas de côtes *lautiformes*. Elle correspond à des formes typiques, livrées par un calcaire oolitique à *Erymnoceras* (Callovien moyen) dans la région d'origine (observation personnelle P. Courville, 2003). *K. bizeti* sensu Douvillé ne doit donc être appliqué ni à l'ammonite de Tintant, ni a fortiori aux ammonites du Callovien supérieur de ce travail.

3.2.3. Les microconques

Les [m] montrant des clavis très développés et une costulation secondaire comparable à celle des [M] précédents (Fig. 4B) sont beaucoup moins communs (*ratio* 1 [m] pour

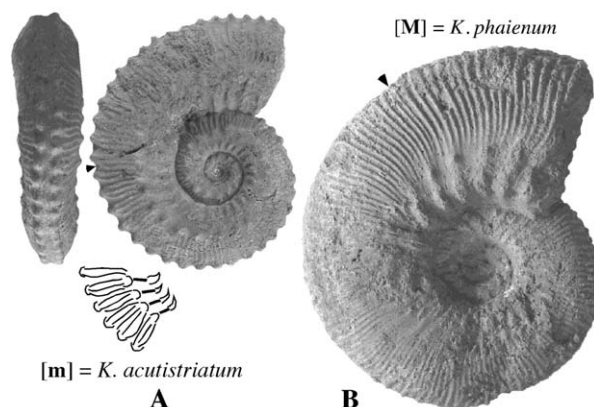


Fig. 5. Côtes secondaires « dédoublées » chez les Kosmocerotinae au début du Callovien supérieur (Zone à Athleta, Sous-zone à Phaienum); **A**, [M] adulte comprimé = *Lobokosmoceras*; Dmax = 68 mm; **B**, homologue [m] probable = *Spinikosmoceras*; Dmax = 55 mm. Individus récoltés à Prusly (Côte-d'Or).

Fig. 5. Double secondary ribbing of the Kosmocerotinae from the early Upper Callovian (Athleta zone, Phaienum subzone); **A**, compressed adult [M] = *Lobokosmoceras*; Dmax = 68 mm; **B**, probable equivalent [m] = *Spinikosmoceras*; Dmax = 55 mm. Material coming from Prusly (Côte-d'Or).

25 [M]). Apparemment, ils atteignent une taille maximale de 45 mm, contre 110 mm pour les [M]. Selon Page (1991, p.102–104), ces [m] correspondent aux véritables *Spinikosmoceras*. Page exclut de ce sous-genre les [m] à costulation non *lautiforme* ou sans boucle, comme *K. castor* str. s. ou *K. pollux* str. s. ([m] du Callovien moyen; Tintant, 1963, pl. 45–46). À l'inverse, Tintant, comme Buckman d'ailleurs, rangeait la plupart des [m] de la fin du Callovien moyen et du Callovien supérieur dans *Spinikosmoceras*, qu'ils possèdent des côtes *lautiformes* ou non. Sur le plan strictement morphologique, l'ammonite de Prusly (Fig. 4B) peut être facilement comparée avec *K. aculeatum* Eichwald, et particulièrement avec l'individu figuré par Brinkman (1929b, pl.3, fig. 10).

3.2.4. Coquilles à secondaires dédoublées

Moins fréquemment, des coquilles plus grandes et plus comprimées sont associées aux formes typiques (Fig. 5). Chez elles, l'ornementation est caractérisée par une plus grande régularité : chaque secondaire est divisée en deux, puis va se refermer sur un tubercule latéro-ventral; typiquement, elles sont associées en faisceaux de 4. Là encore, ce *pattern* est exprimé aussi bien chez les [M] (Fig. 5A) que chez les [m] (Fig. 5B). Par les proportions générales de leur coquille, leur taille atteignant 100–120 mm, et leur costulation régulière, les [M] évoquent les *Lobokosmoceras* anglais (Callomon, 1955; Page, 1991), tout en ayant un aspect général moins gracieux que *K. proniae*. Ces [M] sont proches de *K. phaienum* (Buckman) (Fig. 3), tandis que les [m] correspondants sont assimilés aux *Spinikosmoceras* du groupe de *K. acutistriatum* (Buckman). Chez ces ammonites, il n'y a normalement pas de véritable costulation *lautiforme*, et leur morphologie est nettement engagée vers celle de *K. proniae*, caractéristique des niveaux suivants du Callovien supérieur.

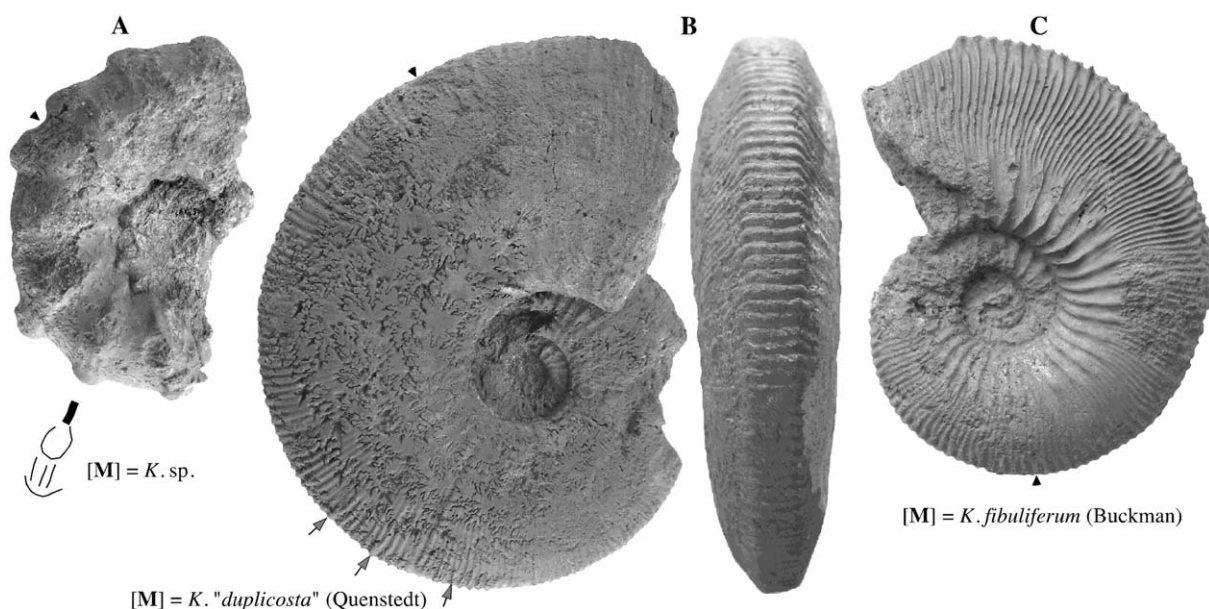


Fig. 6. Kosmocerotinae [M] de Prusly, Côte-d'Or. Callovien supérieur, Zone à Athleta, début de la Sous-zone à Phaienum. **A**, individu à coquille épaisse, ornementation vigoureuse, côtes peu nombreuses, simples, et à peine lautiformes; adulte, Dmax = 62 mm. **B**, individu de grande taille, à coquille mince, ornementation très gracile et dense, côtes peu nombreuses; à gauche, vue latérale; à droite, vue ventrale; adulte, Dmax = 105 mm; taille estimée de la coquille complète: 140 mm; les flèches indiquent la position de quelques côtes doubles. **C**, individu associant une ornementation dense et gracile, mais très marquée; épaisseur moyenne; adulte, Dmax = 85 mm.

Fig. 6. Kosmocerotinae [M] from Prusly, Côte-d'Or. Early Upper Callovian (Athleta zone, Phaienum subzone). **A**, specimen with thick shell and coarse ornament, with few simple and poorly lautiform ribs; adult, Dmax = 62 mm. **B**, big-sized individual, with flat and very slender and dense ornament, and with few ribs; adult, Dmax = 105 mm; estimated final size: 140 mm; the arrows indicate the location of some double ribs. **C**, specimen associating a highly marked, but dense and slender, ornament; moderate thickness; adult, Dmax = 85 mm.

3.2.5. Autres Kosmocerotinae [M]

Au sein de la même paléo-population, trois autres types morphologiques sont remarquables :

(1) très rares coquilles [M] très épaisses, de petite dimension (adultes complets n'excédant pas 80 mm) (Fig. 6A). Leur costulation associe une densité très faible et une intensité très forte. Il n'y a pas de tubercule ombilical développé; les primaires sont écartées les unes des autres; le tubercule latéral est particulièrement puissant, épineux, et à mi-flanc; les secondaires, très courtes, sont également peu nombreuses (en général, une seule par primaire et rarement 2, très fortes et parfois imperceptiblement fendues, plus rarement lautiformes); les tubercules latéro-ventraux correspondent à des renflements ou clavis très grossiers; les secondaires sont interrompues sur la région ventrale du phragmocône. Ces formes particulières ne paraissent pas avoir été figurées, mais elles pourraient se rapprocher de *K. fuchsi* (Neumayr, 1871). Les figures de Neumayr restent difficiles à interpréter: les secondaires sont-elles déprimées en leur milieu, sur les clavis (fig. 4a)? Pour l'instant, ce taxon d'Europe de l'Est a été rarement cité, et la forme du Callovien moyen de Russie, figurée par Kiselev (2001, pl. 3, fig. 6-7), n'est pas identique à celle de Prusly. Il est également possible que la forme de Prusly soit voisine de *K. torosum* Kopik, 1979, ammonite de Pologne dont le niveau stratigraphique n'est pas connu avec précision;

(2) très rares coquilles [M] très comprimées, de grande dimension (adultes complets atteignant 150 mm) (Fig. 6B). La costulation est exceptionnellement gracile et particulièrement dense, et semble très persistante. Les secondaires doubles ou lautiformes sont peu nombreuses et particulièrement difficiles à localiser: leur nombre et leur finesse sont très grands, notamment au niveau du point où elles se détachent du tubercule latéral et forment les faisceaux. Les tubercules latéro-ventraux sont très fins, et les secondaires sont bien visibles sur la région ventrale. L'irrégularité de la costulation secondaire, associée à la rareté des côtes dédoublées, distingue cette forme des véritables *Lobokosmoceras*. Dans la littérature, la forme figurée la plus proche (bien que possédant une costulation plus irrégulière encore et beaucoup de côtes lautiformes) paraît être *K. proniae duplicosta*, taxon de Quenstedt (1885) dont l'holotype a été refiguré par Brinkmann (1929b, pl. 2, fig. 7) puis Tintant (1963, pl. 32, fig. 1). L'ammonite de Peterborough a des côtes mieux marquées, mais la préservation peut à elle seule l'expliquer. L'ammonite de Prusly porte moins de côtes doubles ou lautiformes, mais sa chambre n'est pas préservée. La dénomination «*K. duplicosta*» est préférable à *K. interpositum*, utilisée à plusieurs reprises (Courville et Crônier, 2005; Courville et al., 1999). *K. proniae duplicosta* (Quenstedt) avait été assimilée par Tintant à *K. interpositum* Buckman, et considérée comme le marqueur d'un horizon à la fin du Callovien moyen. Cette double interprétation stratigraphique et

systématique est sans doute erronée (voir discussion §4.3);

- (3) assez fréquentes coquilles [M] d'épaisseur variable mais plutôt déprimées, de taille adulte moyenne, atteignant 90 à 100 mm, à ombilic peu ouvert (Fig. 6C). La costulation est à la fois dense, gracile, mais très marquée et épineuse, avec des tubercules latéraux saillants. La costulation secondaire est dense, les côtes sont nettement lautiformes ou parfois doubles. Sur une même coquille, des secteurs lautiformes de la spire peuvent alterner avec des secteurs à côtes simplement dédoublées. Les tubercules latéro-ventraux sont petits mais nets, et les côtes passent la région ventrale, où elles sont à peine déprimées. La costulation est très persistante sur la chambre d'habitation (Fig. 6C). Ces coquilles correspondent bien à *Hopliokosmoceras*, et semblent très proches de *K. fibuliferum* Buckman 1924. Tintant a créé la sous-espèce *fibuliferum* pour une ammonite de ce groupe à côtes secondaires doubles (1963, pl.47, fig. 2), attribuée à la fin du Callovien moyen (Horizon à Interpositum).

3.3. Interprétation : diversité ou disparité intraspécifique ?

Les groupes ou formes évoqués précédemment existent dans tous les gisements du Bassin parisien, du Jura (Fig. 1), et de l'Ouest de la France, même s'ils ne sont généralement pas aussi abondants qu'à Prusly. Dans certains cas, les moins bonnes conditions d'affleurement peuvent expliquer le déficit ; dans d'autres cas (Jura méridional, Courville et al., 1999), leur rareté s'explique peut-être par la situation géographique (et donc paléogéographique), 200 km plus au sud. Ces formes paraissent également présentes en Europe de l'Est. Dans le Nord (et en Grande-Bretagne), ce sont les ammonites comprimées et densément ornées (*K. phaienum* + [m]) qui sont majoritaires (Fig. 3) : une raison « écologique » non élucidée et/ou un léger décalage stratigraphique, pourrai(ent) expliquer ces différences.

Récemment, j'ai montré qu'il existait une liaison forte entre les styles ornementaux exprimés et la forme générale de la coquille (Courville et Crônier, 2005) ; également, on constate qu'il existe un *continuum* depuis les formes dominantes épaisses (*groesense*, Fig. 4) et grossièrement ornées, jusqu'aux rares formes minces, à ornementation dense et gracile (*phaenum*, Fig. 5). Typiquement, la morphologie *groesense* traduit la persistance des styles ornementaux juvéniles chez l'adulte ; globalement, ces [M] présentent l'apparence relative d'un [m].

D'autres types morphologiques, ou d'autres types d'associations de caractères, existent dans ces paléopopulations (Fig. 7). Par exemple, parmi les formes à coquille épaisse, des individus assez communs possèdent une ornementation dense, bien que grossière (type de *K. hoplistes* str. s.?, Fig. 7A) ; d'autres (très rares, Fig. 7B), la conjuguent avec une ornementation peu dense mais très gracile, avec des clavis bien marqués. Parmi les formes d'épaisseur moyenne, certaines, peu communes, possèdent une ornementation dense, gracile et très

saillante (Fig. 7C) ; cette forme correspond à *K. superbum* Kopik, 1979, de Pologne. Les Kosmocerotinae à coquilles comprimées montrent les associations de caractères les moins communes. 1, petits individus à ornementation dense, gracile, régulière + clavis prononcés, évoquant *K. couffoni* Douvillé, 1915 (Fig. 7D) ; 2, coquilles à ornementation à la fois régulière et dense, mais assez grossière et effacée (Fig. 7E) ; 3, exceptionnellement, grandes coquilles très comprimées, avec une ornementation irrégulière et grossière, mais dense et très marquée (Fig. 7F).

D'une part, il existe une continuité entre les différentes formes, sous-tendue et contrôlée par l'ontogenèse ; d'autre part, il semble que toutes les associations de caractères existent (Fig. 7), bien que certaines soient peu probables : l'approche morphométrique et quantitative conduit logiquement à regarder les ammonites de ces populations comme des variants (ou des morphes ?), d'une espèce extrêmement variable. Mais d'autres interprétations seraient aussi plausibles : toutes ces formes restent fortement liées entre elles, issues de souche(s) morphologiquement voisines et très proches dans le temps. On pourrait observer dans ces peuplements des taxons en train de s'individualiser, avec des formes qui, bien que différentes, partagent l'essentiel des caractères constitutifs des phénotypes. Si différentes espèces se « côtoient », elles pourraient avoir des liens suffisants pour favoriser les hybridations. Et comment considérer des formes occupant des « niches morphologiques » aussi variées (comparer Fig. 4A, Fig. 6B, et Fig. 7F), comme liées à une « niche écologique stricte » ?

Quel que soit le choix réalisé (il n'est pas plus objectif dans un cas que dans l'autre), il reste vrai que :

- (1) ces peuplements de Kosmocerotinae du début du Callovien supérieur constituent les ensembles les plus variables connus à l'intérieur de cette sous-famille ;
- (2) ils partagent, à divers degrés, des types ornementaux nouveaux ; l'un, dominant (80 % des individus observés), à côtes lautiformes, et l'autre plus faiblement représenté (20 %), à secondaires dédoublées ;
- (3) c'est le second type ornemental qui sera ensuite le plus pérenne, et qui caractérisera les ammonites à coquilles comprimées de type *K. proniae* (Teyssie).

4. Discussion. Succession des Kosmocerotinae vers la limite Callovien moyen-supérieur

Les divers noms utilisés ci-après permettent de décrire morphologiquement les groupes présents. Dans certains cas, ils peuvent correspondre à de véritables espèces ; dans d'autres, il s'agira de formes typiques, morphes ou autres, correspondant à une partie de la disparité interne à l'une ou l'autre des espèces. Les résultats discutés ci-après sont liés à des observations réalisées dans l'Est du Bassin de Paris et le Jura (Fig. 1). Les successions ne sont qu'exceptionnellement complètes sur un même profil : on peut les suivre en détail à Marault, Semoutiers (Courville et al., 2004), Etrochey (Courville et Bonnot, 1998) et Blye (Jura, Courville et al., 1999). C'est respectivement à Châteauvillain et Prusly que les Zones à Coronatum et la Sous-zone à Phaienum sont les plus développées (Courville et Crônier, 2005).

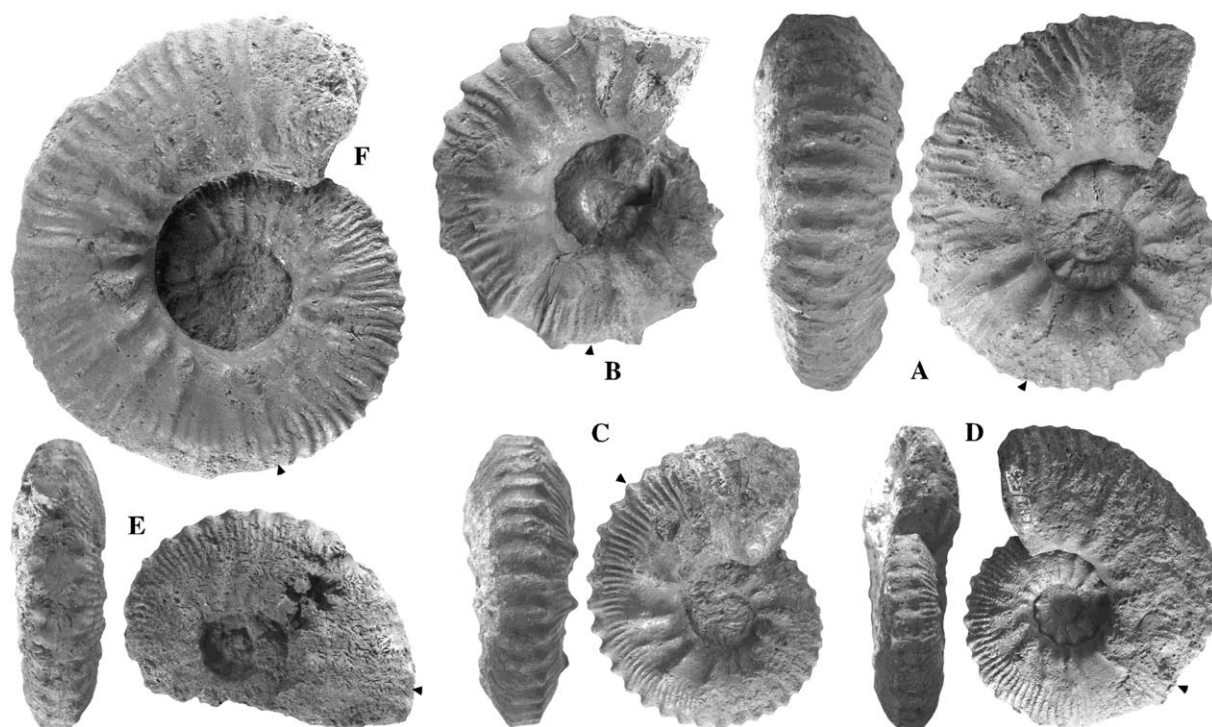


Fig. 7. Kosmocerotinae [M] atypiques du Callovien supérieur (Zone à Athleta, début de la Sous-zone à Phaenium). **A** : forme proche du type de *K. hoplistes* ? ; D=81 mm. **B** : D=67 mm. **C** : forme proche de *K. superbum* Kopik, 1979 ; D=68 mm. **D** : petit individu proche de *K. couffoni* Douvillé, 1915 ; D=66 mm. **E** : D=62 mm. **F** : D=95 mm. **A, C–F** : Prusly, Côte-d'Or ; **B** : Blye, Jura.

Fig. 7. Atypical [M] Kosmocerotinae from the early Upper Callovian (Athleta zone, Phaenium subzone). **A** : form close to the *K. hoplistes* type? ; D=81 mm. **B** : D=67 mm. **C** : form close to *K. superbum* Kopik, 1979 ; D=68 mm. **D** : small individual close to *K. couffoni* Douvillé, 1915 ; D=66 mm. **E** : D=62 mm. **F** : D=95 mm. **A, C–F** : Prusly, Côte-d'Or ; **B** : Blye, Jura.

4.1. Le début du Callovien moyen (Zone à Jason) : des Kosmocerotinae peu variables

Toutes les formes de la Zone à Coronatum s'enracinent chez des taxons ou morphotypes peu variables et morphologiquement très stables, hérités des petits « *Catasigaloceras* » du Callovien inférieur. Dans tous les gisements de France et d'Europe, les coquilles très comprimées, à région ventrale arrondie précocement, sont largement prédominantes (type « *Gulielmites* ») pendant la Sous-zone à Jason (Fig. 2 ; Fig. 8A). L'ornementation est très peu marquée, notamment chez les grandes formes typiques ; la taille peut varier assez fortement, même si les [M] de grande taille (120–130 mm) sont prédominants à ce moment.

Diversité/Disparité. Parfois, on peut observer une réminiscence des tubercules latéraux au début de la chambre, comme chez les formes d'Angleterre (Callomon, 1955 ; Page, 1991) ; ces formes sont rares dans les gisements de France, et ce morphotype comprimé définit le type de *K. baylei* Tintant (3 % des coquilles). Très rares, des formes plus épaisses associent généralement une petite taille adulte avec une épaisseur forte et une ornementation vigoureuse et peu dense : ces ammonites se rapprochent soit de l'espèce de Russie *K. subnodatum*, soit de *K. bigoti* sensu Tintant (1963, pl. 35, fig. 2 ou pl. 36, fig. 1), non équivalent de l'espèce sensu Douvillé (1915).

4.2. Début de la Zone à Coronatum (Sous-zone à Obductum)

L'étendue de la diversité comme celle de la disparité change (Fig. 8B). Selon Page (1991, p.103), l'essentiel des Kosmocerotinae de la Zone à Coronatum sont des *Zugokosmoceras*. Ils sont de plus petite taille, l'ornementation est plus persistante (caractères partiellement liés ?), et les coquilles ont généralement une section moins arrondie : le type *Gulielmites* est rare, représenté par les formes de *K. obductum* str. s. Les formes ayant une ornementation renforcée en fin de croissance prédominent (*K. trinode*). Par rapport à la Sous-zone à Jason, la disparité générale est plus large, et les coquilles sont souvent plus épaisses. Les morphotypes (ou espèces) épais et ornés ne sont pas exceptionnels sans être abondants, avec des formes comme *K. bigoti* sensu Tintant (1963, pl. 37, fig. 3 et pl. 38, fig. 1) non Douvillé (1915), ou de très rares coquilles évoquant *K. tschernischevi* de Russie. Assez fréquent, un variant de *K. zugium* (Tintant, 1963, pl. 30, fig. 3) représente les formes les plus minces. L'ornementation est souvent nettement interrompue sur la région ventrale.

Dans les niveaux plus récents de la Sous-zone à Obductum, la disparité se décale vers de grandes formes, à ornementation persistante et moins comprimées, représentées par *K. crassum*. Les morphologies graciles sont moins abondantes, avec des formes peut-être comparables

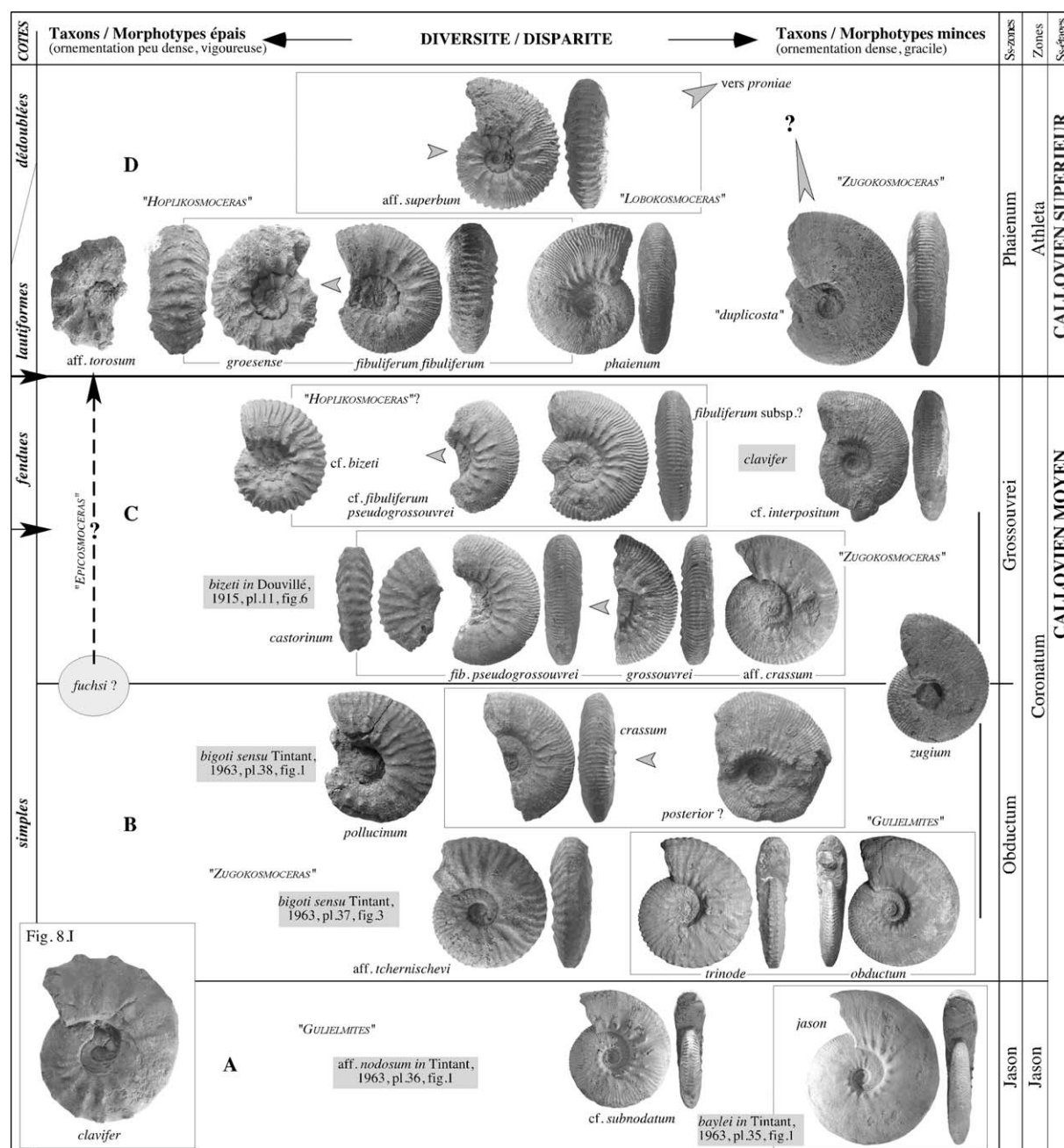


Fig. 8. Modifications de la biodiversité et changements morphologiques (disparité, nouveautés ornementales) enregistrés chez les Kosmocerotinae du Bassin parisien (Callovien moyen – début du Callovien supérieur). Au centre, les rectangles symbolisent l'étendue de la disparité globale; les flèches grises horizontales indiquent le sens du décalage de celle-ci. Colonne de gauche: les flèches noires horizontales soulignent les moments d'individualisation de nouveaux types ornementaux.

Fig. 8. Biodiversity and morphological changes, i.e. disparity, ornamental innovations, recorded in the Kosmocerotinae from the Paris Basin (Middle Callovian – early Upper Callovian). Centre of the Figure: rectangles represent the general disparity; grey arrows indicate the direction of its drift. Left column: the horizontal black arrows point out the stages when new ornamental patterns occur.

à *K. posterior* (?). De l'autre côté, les formes épaisses sont peu abondantes, avec les mêmes *K. « bigoti »* que précédemment, et des formes de taille modeste comme *K. pollucinum*. La costulation ventrale est plus facile à observer, même à des tailles importantes. L'énigmatique *K. fuchsi* appartient à ces niveaux (Kiselev, 2001).

4.3. Fin de la Zone à Coronatum (Sous-zone à Grossouvrei)

4.3.1. Remarque : *K. grossouvrei* Douvillé, 1915

Cette espèce fondamentale, devenue *index* de l'ultime sous-zone du Callovien moyen (Callomon, 1955; Kiselev,

2001 ; Page, 1991 ; Thierry et al., 1997 ; Tintant, 1963), a été inventée à partir d'un individu de la Sarthe (Douvillé, 1915, pl. 12, fig. 3). L'holotype ne possède que des côtes secondaires simples ; il est donc rapproché (Arkell et al., 1957 ; Callomon, 1955 ; Page, 1991) de *K. zugium* et de *K. interpositum* str. s. Il s'éloigne par ce même caractère de *K. phaienum* qui présente une morphologie globale comparable, en même temps que de *K. « proniae duplicosta »*, pour les mêmes raisons. La mise en synonymie par Tintant (1963) de cette dernière espèce avec *K. interpositum*, ainsi que la création de l'horizon à *Interpositum*, sont donc erronées.

4.3.2. Caractéristiques générales des faunes

Par rapport à l'unité biostratigraphique précédente on note, d'une part, un étalement de la disparité et, d'autre part, une multiplication des morphologies (Fig. 8C). Les formes de type *Gulielmites* sont absentes ; les formes minces et graciles, de grande taille (type *zugium* / *interpositum*) sont rares. La disparité est clairement décalée vers les morphotypes ou taxons à coquille épaisse. À côté des grandes formes, rares, densément costulées mais très graciles qui représentent l'espèce indice, de petites formes, relativement comprimées à ornementation grossière sont de type *K. crassum* ; à côté, de grandes coquilles plutôt épaisses très densément costulées sont les premiers représentants des formes de type *K. fibuliferum* (notamment, *K. pseudogrossouvrei* sensu Tintant). C'est à ce niveau que l'on rencontre régulièrement plusieurs taxons ou morphotypes à ornementation grossière et lâche, avec de petits *K. castorinum*, et les vrais *K. bizeti* sensu Douvillé, 1915, à côtes secondaires non lautiformes.

4.3.3. Les curieuses formes de la fin de la Sous-zone à Grossouvrei

Un niveau de cette période a été plusieurs fois observé en Côte-d'Or (Etrochey), Haute-Marne (Semoutiers), ainsi qu'au Nord du Jura français. L'étendue de la disparité est assez similaire à celle évoquée ci-dessus, bien que les formes assez épaisses à ornementation grossière paraissent mieux représentées. Ce peuplement est facilement caractérisé par (Fig. 8C) :

- (1) à la fin du phragmocône et au début de la chambre d'habitation, quelques côtes secondaires montrent un aplatissement ou un creusement net. Ce caractère (côtes « fendues » ou « pré-lautiformes ») n'affecte pas les tours internes et concerne rarement plus d'une ou deux côtes successives ; de plus, il est mieux exprimé sur les formes épaisses, et très difficile à remarquer sur des coquilles comprimées ;
- (2) *K. clavifer* Tintant, 1963 (Fig. 8.1) représente un morphotype (ou une espèce ?) très original(e) mais rare, caractéristique de ce niveau. Avec une coquille involute extrêmement comprimée, les côtes fendues sont associées à une ornementation très lâche, peu saillante, des tubercules latéraux pointus et très hauts sur le tour, et des tubercules latéro-ventraux étalés en clavis (caractères partagés avec *K. fuchsi* ?).

4.4. Début du Callovien supérieur

C'est à ce moment que la disparité est maximale (voir §3 ; Fig. 8D). Pour résumer, les coquilles dominantes sont épaisses, avec deux groupes de formes : celles de type *K. groesense* associent une taille modeste, avec une ornementation grossière et lâche, souvent rétroverse jusqu'à la fin de la chambre ; celles de type *K. fibuliferum* str. s. associent une taille plus grande, avec une ornementation dense et gracile. Les formes les plus minces paraissent avoir disparu, même si quelques grandes coquilles (140 mm) proches de « *K. duplicosta* » apparaissent rarement. La majorité des ammonites observées possèdent la véritable costulation lautiforme caractérisée par son irrégularité. Certains morphotypes possèdent de véritables clavis. Typiquement, cette livrée a gagné les tours internes, et s'observe souvent jusque vers les dernières côtes de la chambre d'habitation. Cependant elle s'exprime moins sur la chambre chez les formes plus comprimées (par exemple *K. phaienum*), chez lesquelles la costulation montre des secondaires typiquement dédoublées ; si les chambres sont seules préservées, ces individus peuvent être facilement confondus avec des formes du Callovien moyen, de type *bizeti* par exemple. Parmi les Kosmocerotinae épais, existent des formes très marginales : leur taille adulte avoisine celle des grands [m] : ils ont une ornementation très lâche et vigoureuse, avec des primaires longues voire des côtes simples, brutalement interrompues vers la région ventrale. Ces Kosmocerotinae, comparables à *K. torosum* de Pologne, pourraient être liés morphologiquement (phylétiquement ?) à *K. fuchsi* de Russie.

Les côtes lautiformes sont également remarquables chez les [m], et deux formes définies en Angleterre (*K. acutistriatum* et *K. aculeatum*) sont cantonnées à ce niveau.

Puis au cours de la Sous-zone à *Phaienum*, l'étendue de la disparité va diminuer rapidement, en même temps que les formes épaisses se raréfient. L'ornementation devient plus régulière et simple (secondaires typiquement dédoublées). À partir d'une disparité restreinte et recentrée sur les morphotypes ou espèces *K. phaienum* – *K. fibuliferum*, et via des formes comme *K. superbum* (Fig. 8D), on observe une dérive apparemment progressive mais rapide : les petits *K. proniae* ou les grands *K. rowlstonense* seront rapidement dominants, puis en présence exclusive dans la Sous-zone à *Proniae*.

5. Conclusion

L'histoire des Kosmocerotinae autour de la limite Callovien moyen – Callovien supérieur est marquée (Fig. 8) :

- (1) par une dérive apparemment assez progressive bien qu'irrégulière de la disparité, enclenchée avant la Sous-zone à *Coronatum*. Elle se traduit par un décalage rapide, mais progressif, des morphologies dominantes vers des formes à coquille de plus en plus épaisse. Les Kosmocerotinae, à coquilles très comprimées, deviennent très rares à partir de la fin de la Sous-zone à *Grossouvrei*. Notons que la taille des adultes tend à diminuer au cours de cet intervalle temporel. C'est le début du Callovien supérieur, et plus précisément le

début de la Sous-zone à Phaienum qui enregistre, d'une part, la disparité globale la plus étendue et, d'autre part, la plus grande prédominance des Kosmocerotinae épais ;

- (2) par une brève période de « crise » à la fin de la Sous-zone à Grossouvrei, qui se traduit par :
 - (1) l'individualisation de types morphologiques très comprimés à *clavi* et ornementation grossière,
 - (2) l'existence d'un type ornemental non généralisé, à secondaires « fendues », correspondant sans doute à l'ébauche de la costulation lautiforme. Lorsqu'il est visible sur les coquilles [M], ce style ornemental affecte quelques côtes à la fin du phragmocône et au début de la loge d'habitation ;
- (3) à cet épisode de restructuration brève, succède un changement où l'accentuation du phénomène ébauché précédemment se fait sentir : les premières formes de la Sous-zone à Phaienum possèdent toutes une vraie costulation lautiforme, au moins étendue dans les tours internes. Cette livrée affecte normalement la chambre des [M] épais de petite taille ; elle est plus difficile à mettre en évidence, ou s'exprime moins, à la fin de la croissance chez les formes comprimées.

Postérieurement, au cours de la Sous-zone à Phaienum, puis pendant la Sous-zone à Proniae, cette innovation sera en partie maintenue mais restreinte, avec sélection et stabilisation de la costulation régulièrement dédoublée. Ce type ornemental qui est à peu près celui de *K. fibuliferum* ou de *K. phaienum*, est fixé chez *K. proniae* et formes affines. À ce dernier taxon, seront associés une disparité ou une variabilité très faible.

Entre le début du Callovien moyen et le Callovien supérieur, l'histoire évolutive de la sous-famille des Kosmocerotinae est plus chaotique que ne l'ont laissé supposer les travaux de Tintant. Si une certaine régularité dans l'augmentation de la disparité au cours du temps peut être admise, on ne peut accepter l'idée, par exemple, d'une augmentation progressive de la taille des coquilles adultes. Au final, des innovations ornementales dont la mise en place est « instantanée » à l'échelle géologique, contrôlent la période de diversification la plus extrême observée à l'échelle de la sous-famille, juste avant et après la limite entre les sous-étages.

On notera que tous les types morphologiques (comprimés ou non, graciles ou non), sont concernés par les changements ornementaux. Est-il plausible que des groupes différents (« lignées » ou espèces séparées) soient affectés simultanément par une innovation identique ? Ceci est évidemment peu probable, et devrait conduire à admettre que, au moins dans un niveau donné, tous les taxons ne constituent que des *variants* associant une forme générale donnée à un *pattern* ornemental ; l'ensemble pourrait ne constituer qu'une seule « vraie » espèce biologique. Ceci n'empêche pas qu'à chaque moment ou dans divers domaines paléogéographiques, des taxons indépendants s'individualisent. En réalité, délimiter les espèces dans cette sous-famille est un problème sans véritable solution, tant les caractères et leurs modalités d'association sont féconds. Finalement, il n'y a guère

d'autre solution qu'une identification morphologique intégrant la position relative précise des individus dans les terrains les renfermant. À ce prix, les Kosmocerotinae fournissent, à l'évidence, l'outil biostratigraphique le plus pertinent, à la fois dans les régions subtéthysiennes et subboréales. Les événements morphologiques illustrés ont un caractère événementiel à l'échelle du temps géologique, mais paraissent enregistrés dans toute l'Europe.

Remerciements

Sans les nommer afin de ne pas en oublier, je tiens à remercier tous ceux qui sont intervenus pour réaliser les travaux et les prélèvements sur le terrain au cours des dernières années, ainsi que toutes les sociétés privées ou publiques, qui ont permis l'accès aux chantiers. A. Bonnot (Université de Dijon) mérite une attention particulière, pour avoir réalisé la majorité des clichés.

References

- Arkell, W.J., Kummel, B., Wright, C.W., 1957. Mesozoic ammonioidea. In: Moore, R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 4, New York, p. 490.
- Bonnot, A., Marchand, D., 1997. *Kosmoceras irwingi* nov. sp., un Kosmocerotinae (Ammonitina) micromorphe d'âge Callovien supérieur. Ann. Paleont. 3, 217–232.
- Brinkmann, R., 1929a. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten. Abhandlungen der Wissenschaftlichen Gesellschaft Göttingen. Math. Phys. Kl. 13, 1–249.
- Brinkmann, R., 1929b. Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten. Abhandlungen der Wissenschaftlichen Gesellschaft Göttingen. Math. Phys. Kl. 13, 1–123.
- Buckman, S.S., 1909–1930. Yorkshire Type Ammonites. Morley-Davies (Eds.), 1–72.
- Callomon, J.H., 1955. The ammonite succession in the Lower Oxford Clays and Kellaways beds at Kidlington, Oxfordshire, and the zones of the Callovian stage. Phil. Trans. Roy. Soc. London 664, 215–264.
- Callomon, J.H., 1963. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society 67, 19–56.
- Callomon, J.H., Wright, J.K., 1989. Cardioceratid and Kosmocerotid ammonites from the Callovian of Yorkshire. Palaeontology 32, 799–836.
- Chapman, N.D., 2001. A temporary exposure of Oxford Clay at Chafey's Lake, near Weymouth, Dorset. Dorset Proceedings 123, 51–68.
- Courville, P., Bonnot, A., 1998. Faunes ammonitiques et biochronologie de la zone à Athleta et de la base de la zone à Lamberti (Callovien supérieur) de la Côte-de-Meuse (France). Intérêt des nouvelles faunes d'Aspidoceratidae. Revue de Paléobiologie 17, 307–346.
- Courville, P., Crônier, C., 2005. Diversity or disparity in the Jurassic (Upper Callovian) genus *Kosmoceras* (Ammonitina): a morphometric approach. J. Paleont. 79, 944–953.
- Courville, P., Raffray, M., 2007. La série condensée (Marno-Calcaires à oolites ferrugineuses, Callovien *pars*) de Rimaucourt (Haute-Marne). Lithologie, Datation. Aspects paléoenvironnementaux. Bull. Ass. Géologique Aube 28, 3–12.
- Courville, P., Bonnot, A., Collin, P.Y., Contini, D., Marchand, D., 1999. Coupures morphologiques et biochronologie chez les Kosmocerotinae de l'Est de la France (Callovien inférieur pp. à Callovien supérieur pp.). C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa 327, 685–691.
- Courville, P., Bonnot, A., Collin, P.Y., Marchand, D., Raffray, M., 2004. Le Callovien dans l'Est du Bassin parisien. Exemple de Bologne-Marault (Haute-Marne) : aspects biostratigraphiques. Bull. Scient. Bourgogne 52, 4–16.
- Dietl, G., 1993. Die Punctulatum-Horizont ; ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornaten-Ton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura). Geol. Bl. Nordost-Bayern angrenz. Geb. 43, 15–32.
- Douvillé, R., 1915. Étude sur les Cosmocerotidés des collections de l'École des Mines et de quelques autres collections. Mém. Carte geol. France, 1–75.
- Gröschke, M., 1985. Stratigraphie und Ammonitenfauna der jurarelikte zwischen Straubing und Passau (Niederbayern). Palaeontographica A 191, 1–68.

- Jeannet, A., 1951. Stratigraphie und Paläontologie des oolitischen Eisenerzlagern von Herznach und seiner Umgebung. Beitr. Geol. Schweiz Geotechn. Bern 13, 240.
- Kiselev, D.N., 2001. Zones, subzones and biohorizons of the central Russia, Middle Callovian. Pedagogical University of Yaroslav Special Papers 1, 1–38.
- Kopik, J., 1979. Callovian of the Czenstochowa Jura (South-West Poland). Pr. Inst. Geol., 93.
- Krenkel, E., 1915. Die Kellaway Fauna von Popilani im Westrussland. Palaeontographica 61, 191–362.
- Lorin, S., Courville, P., Collin, P.Y., Thierry, J., Tort, A., 2004. Modalités de réinstallation d'une plate-forme carbonatée après une crise sédimentaire : interprétations paléoenvironnementale et paléoclimatiques. Exemple de la limite Jurassique moyen-supérieur dans le Sud-Est du Bassin de Paris. Bull. Soc. géol. France Paris 3, 289–302.
- Makowski, H., 1962. Problem of sexual dimorphism. Acta Palaeont. Polonica 4, 1–92.
- Munier-Chalmas, E.P., 1892. Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme chez les Ammonitidés. Bull. Soc. géol. France Paris 3, 170–174.
- Neumayr, M., 1871. Die Cephalopodendauna der Oolithe von Balin bei Krakau. Abh. Geol. Reichst. 5, 19–54.
- Nikitin, S., 1881. Der Jura der Umgegend von Elatma. Nouv. Mem. Soc. Natur. Moscou 14, 83–133.
- Orbigny, A. d', 1842–1851. Paléontologie Française. Terrains jurassiques. Céphalopodes. Masson Paris.
- Page, K.N., 1988. The stratigraphy and Ammonites of the British Lower Callovian. Thesis University College, London, 351 p.
- Page, K.N., 1991. Ammonites. In: Martill, D.M., Hudson, J.D. (Eds.), Fossils of the Oxford Clay. The palaeontological Association, London, pp. 86–143.
- Page, K.N., 1995. Biohorizons and zonules: intra-subzonal units in jurassic ammonite stratigraphy. Paleontology 38, 801–814.
- Quenstedt, F.A.von, 1883–1887. Die Ammoniten das Schwäbischen Jura. Stuttgart, 1140 p.
- Raup, C., Rex, E., 2001. Crick Evolution of single characters in the Jurassic ammonite *Kosmoceras*. Paleobiology 27, 446–465.
- Repin, U.S., Rashvan, N.H., 1995. Ammonites calloviennes de la région de Saratov (Riv. Volga, Mangichlak) [en russe]. Mémoires Presse Saratov, 247.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Valdes, P.J., 2000. Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons. In: Huber, B.T., Macleod, K.G., Wing, S.L. (Eds.), Warm climates in Earth history. Cambridge University Press., pp. 1–318.
- Schlotheim, E.F.von, 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte [microform]: durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerten und fossiler Überreste des Thier – und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert – Cephalopoden. In: Baron von Schlotheim Becker, E.F. (Ed.), Gotha., pp. 45–88.
- Sowerby, J., 1812–1822. Mineral Conchiology 1–7, 337 p.
- Spath, L.F., 1923–1943. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Palaeontograph. Society London, 787 p.
- Teisseyre, L., 1883. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cephalopoden-fauna des Ornamentone im Gouvernement Rjasan (Russland). Sitzungsber. Kaiser. Willssensch. Wien 88, 538–628.
- Thierry, J., 2003. Les ammonites du Bathonien-Callovien du Boulonnais : biodiversité, biostratigraphie et biogéographie. Geobios 36, 93–126.
- Thierry, J., Cariou, E., Elmi, S., Mangold, C., Marchand, D., Rioult, M., 1997. Callovien. In : Groupe Français d'Etude du Jurassique, Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles, Cariou, E., Hantzpergue, P. (Coord.). Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. 17, 63–78.
- Tintant, H., 1963. Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. Les Presses Universitaires de France 64, 500 p.
- Tintant, H., 1977. Le polymorphisme intraspécifique en paléontologie : exemples pris chez les ammonites. Haliotis 6, 49–69.