

Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) : analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae

Pascal NEIGE
Isabelle ROUGET

UFR des Sciences de la Terre & UMR CNRS 5561 Biogéosciences,
Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon (France)
Pascal.Neige@u-bourgogne.fr
Isabelle.Rouget@u-bourgogne.fr

Neige P. & Rouget I. 2002. — Les ammonites du Toarcien de Chantonay (Vendée, France) : analyse paléontologique, biostratigraphie et réflexion sur les Hildoceratinae. *Geodiversitas* 24 (4) : 765-784.

RÉSUMÉ

Les ammonites toarciennes de la coupe de Chantonay (Vendée, France) sont analysées (taxonomie et biostratigraphie). Cette coupe vient en complément de celle voisine publiée par Gabilly (1976a, b). La variabilité des morphologies et les modalités d'évolution des espèces du genre *Hildoceras* Hyatt, 1867 sont discutées au regard des faunes décrites ici. Une analyse critique des reconstitutions phylogénétiques pour les Hildoceratinae publiées dans la littérature est effectuée. Il apparaît que les auteurs utilisent tant des arguments morphologiques que stratigraphiques dans leurs reconstitutions. Nous suggérons qu'il serait préférable de baser l'étude des relations de parenté des Hildoceratinae uniquement sur des arguments morphologiques.

MOTS CLÉS
Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonoidea,
Hildoceratinae,
Toarcien,
morphologie,
évolution,
biostratigraphie.

ABSTRACT

Toarcian ammonites from Chantonay (Vendée, France): palaeontological analysis, biostratigraphy and reflection on the Hildoceratinae.

Toarcian ammonites from the Chantonay section (Vendée, France) are analyzed (taxonomy and biostratigraphy). This section supplements a nearby one published by Gabilly (1976a, b). Shape variability and evolutionary patterns of species of the genus *Hildoceras* Hyatt, 1867 are discussed and compared with the faunas described here. Previously published phylogenetic reconstitutions for the Hildoceratinae are analyzed and criticized. It appears that authors use both morphological and stratigraphic arguments when attempting phylogenetic reconstitutions. We suggest that it would be preferable to base phylogenetic reconstitutions on morphological arguments alone.

KEY WORDS
Mollusca,
Cephalopoda,
Ammonoidea,
Hildoceratinae,
Toarcian,
morphology,
evolution,
biostratigraphy.

INTRODUCTION

Les Hildoceratinae (Ammonitina, Hildoceratacea) apparaissent au début du Toarcien (Jurassique inférieur) dans la zone à *Tenuicostatum* avec l'espèce *Hildaites striatus* Guex, 1973a connue au Maroc. Trois genres principaux sont reconnus dans cette sous-famille : *Hildaites* Buckman, 1921, *Orthildaites* Buckman, 1923 et *Hildoceras* Hyatt, 1867. De nombreux auteurs ont contribué à la connaissance de ce groupe (e.g., Buckman 1887-1907 ; Géczy 1967 ; Guex 1973a ; Venturi 1973 ; Elmi 1977) dans lequel on dénombre un grand nombre d'espèces. Les synthèses de Gabilly (1976a) et de Howarth (1992) ont conduit à une réduction du nombre d'espèces admises comme valides. Ces deux synthèses sont fondées sur une analyse détaillée de la variabilité morphologique et proposent une hiérarchisation des caractères aboutissant à des reconstitutions phylétiques. Toutefois, ces reconstitutions ont été guidées principalement par un souci de cohérence maximale entre les variations de formes et les successions temporelles des faunes : le modèle évolutif proposé par Gabilly (1976a) – qui prend en compte uniquement les genres *Orthildaites* et *Hildoceras* – est l'exemple parfait d'une lignée anagénétique où les espèces se relaient au cours du temps, accompagnées de petites modifications morphologiques graduelles. D'après Gabilly (1976a : 177) le principal processus hétérochronique en jeu est de type protéro-génétique.

Dans le cadre d'un réexamen en cours des modalités évolutives chez les Hildoceratinae, le présent travail offre l'opportunité d'une analyse morphologique fine chez les premiers représentants du genre *Hildoceras*. Le matériel étudié provient de la coupe de Chantonay (Vendée) échantillonnée par l'un d'entre nous (PN). Elle complète celle publiée par Gabilly (1976a : fig. 23 ; 1976b : fig. 23) qui établit un cadre biostratigraphique de sa coupe de Chantonay, sans publier la répartition des faunes. En outre, il n'en figure que de rares spécimens (Gabilly 1976a : pl. 4, figs 1, 2, pl. 10, figs 1, 2, pl. 26, figs 1-4, 9-11 ; 1976b : pl. VIII, figs 4, 5, pl. XIV, figs 6, 7). Dans sa

monographie consacrée aux Hildoceratinae, Gabilly (1976a) figure quatre individus (dont trois de Chantonay) de sa nouvelle espèce *Hildoceras apertum* (pl. 26, figs 1-4, 9-11) dont l'holotype provient de Chantonay. Pour autant, il ne figure pas les autres spécimens récoltés du genre *Hildoceras*. Dans ce contexte, il nous paraît donc opportun de publier ici non seulement les *Hildoceras* nouvellement récoltés (*H. apertum* et autres), mais également les ammonites les plus caractéristiques de notre coupe appartenant à d'autres groupes taxonomiques. Au-delà du cadre biostratigraphique et de l'analyse des Hildoceratinae, le présent travail permettra donc également d'aborder les problèmes posés par les reconstitutions phylogénétiques des Hildoceratinae.

LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE

La coupe étudiée ici est localisée sur la commune de Chantonay (Fig. 1, Vendée, France). Elle a pu être échantillonnée à la faveur de travaux routiers (« Déviation Nord-Est de Chantonay ») en juillet 1997. Notre coupe (coordonnées Lambert zone II : 341,8 ; 2194,2) est située sur la route de Puybeliard – juste avant de quitter la commune de Chantonay. Gabilly (1976a : 44) localise sa coupe de Chantonay par la mention « route de Puybeliard, Chantonay (Vendée) » sans autres précisions. La bande d'affleurement du Toarcien étant relativement étroite autour de Chantonay (voir Carte Géologique au 1/50000, n° 563 : Chantonay, in Wyns *et al.* 1988), notre coupe – également située sur la route de Puybeliard – ne peut être que relativement proche (maximum 500 m) de celle étudiée par Gabilly (1976a).

SYSTÉMATIQUE

Nous décrivons ici l'ensemble de la faune récoltée en place dans la coupe mais également récoltée *ex situ*. Le lecteur trouvera dans la figure de répartition des faunes (Fig. 2) la liste exhaustive

des éléments trouvés en place ainsi que le nombre de spécimens par espèce et par niveau. Nous indiquons pour chaque taxon décrit uniquement les actes nomenclaturaux (création du nom d'espèce et changement de genre éventuel). Tous les spécimens décrits dans ce travail sont déposés au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne (préfixe d'inventaire GD).

Classe CEPHALOPODA Cuvier, 1797
 Ordre AMMONOIDEA Zittel, 1884
 Sous-Ordre AMMONITINA Hyatt, 1889
 Super-Famille EODEROCERATAEAE Spath, 1929
 Famille DACTYLIOCERATIDAE Hyatt, 1867

Genre *Dactylioceras* Hyatt, 1867

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites communis* Sowerby, 1815.

Dactylioceras attenuatus (Simpson, 1855)
 (Figs 3A ; 8A)

Ammonites attenuatus Simpson, 1855 : 54.

Dactylioceras attenuatus – Fischer 1966 : 32, pl. 1, fig. 8, pl. 3, fig. 7.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, GD13201, niveau 13, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Fragment de petite taille montrant une section du tour plutôt arrondie, presque aussi large que haute. Les côtes sont fines, serrées et se divisent (environ une fois sur deux) à l'approche de l'aire ventrale où elles s'infléchissent légèrement vers l'avant.

Dactylioceras sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 1 exemplaire.

REMARQUE

Cet échantillon possède des caractères ressemblant tout à fait à ceux de l'espèce *D. attenuatus* avec, cependant, une aire ventrale beaucoup plus large. Il en résulte une largeur maximale du tour

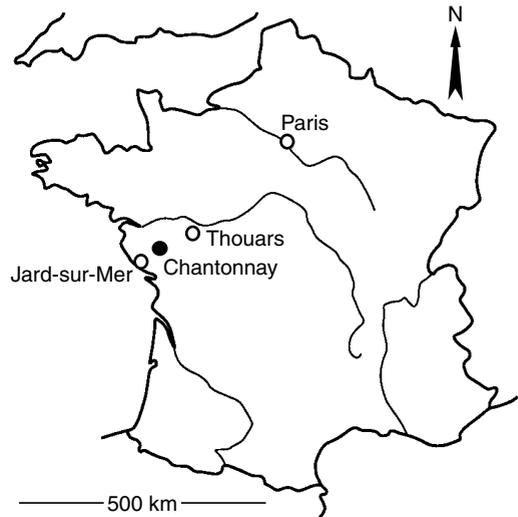


Fig. 1. — Situation géographique de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) étudiée ici et des coupes de Gabilly (1976a) à Thouars (stratotype du Toarcien) et à Jard-sur-Mer (profil de référence du littoral atlantique).

au niveau du rebord latéro-ventral. La déformation du spécimen lors de sa fossilisation ne permet pas d'attribution spécifique.

Genre *Nodicoeloceras* Buckman, 1926

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites crassoides* Simpson, 1855.

Nodicoeloceras sp.
 (Figs 3B ; 8B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13202, niveau 16, 1 exemplaire.

REMARQUE

Coquille évolutive à section du tour franchement déprimée tout au long de l'ontogenèse. Le ventre est arqué, le rebord latéro-ventral est non différencié. Les flancs sont réduits et arrondis. Le rebord ombilical est arrondi et profond. Côtes tendues, nombreuses, faiblement rétroversées. Les côtes primaires se divisent en côtes secondaires plus fines au niveau du rebord latéro-ventral. Aucune tuberculation n'est visible sur nos spécimens.

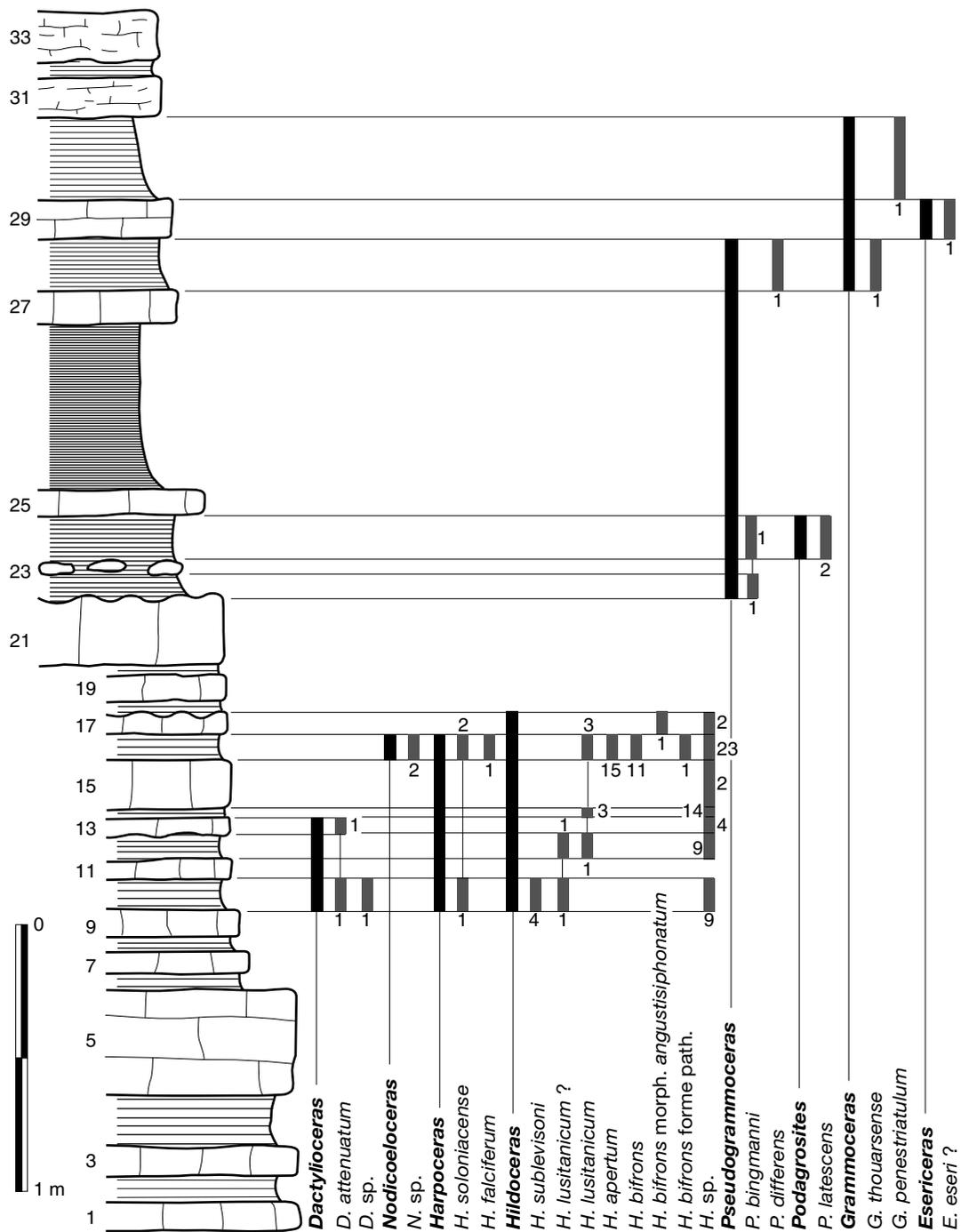


FIG. 2. — Coupe de Chantonay (Vendée, France), lithologie et localisation stratigraphique des ammonites. Les chiffres indiquent le nombre de spécimens récoltés.

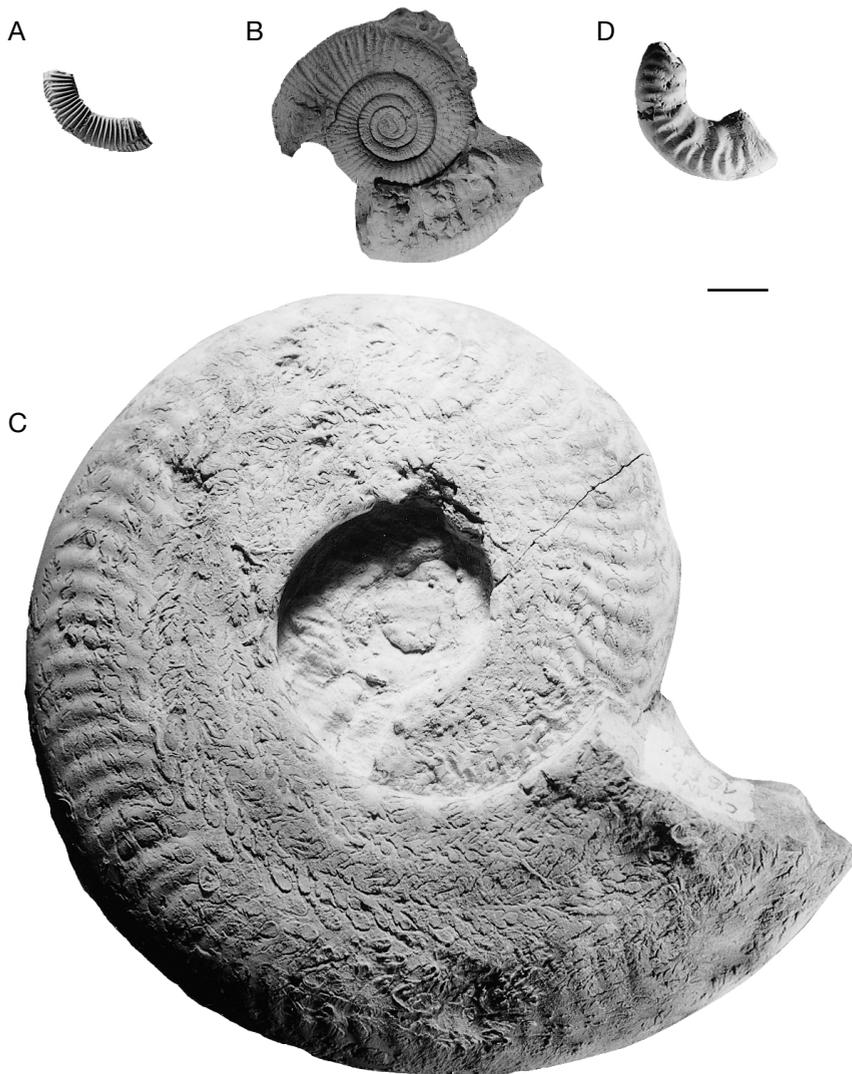


FIG. 3. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; **A**, *Dactyloceras attenuatus* (Simpson, 1855), niveau 10, GD13201 ; **B**, *Nodicoeloceras* sp. (Simpson, 1855), niveau 16, GD13202 ; **C**, *Harpoceras falciferum* (Sowerby, 1820), niveau 16, GD13203 ; **D**, *Maconiceras soloniacense* (Lissajous, 1906), niveau 16, GD13204. Échelle : 1 cm.

Super-Famille HILDOCERATAEAE Hyatt, 1867
 Famille HILDOCERATIDAE Hyatt, 1867
 Sous-Famille HARPOCERATINAE Neumayr, 1875

Genre *Harpoceras* Waagen, 1869

ESPECE TYPE. — *Ammonites falciferum* Sowerby, 1820.

Harpoceras falciferum (Sowerby, 1820)
 (Fig. 3C)

Ammonites falcifer Sowerby, 1820 : 99, pl. 254,
 fig. 2.

Harpoceras falciferum – Haug 1885 : 618.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13203, *ex situ*,
 9 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille relativement involute comprimée à flancs parallèles plats. Aire ventrale arrondie avec un rebord latéro-ventral non différencié portant une carène. Rebord ombilical surplombant et mur ombilical sous cavé ou perpendiculaire, plat. Cette particularité (mur ombilical sous cavé) distingue nettement cette espèce des autres *Harpoceras*. Côtes simples falciformes. Présence d'une légère dépression latérale située un peu avant la mi-hauteur du coté ombilical.

Harpoceras pseudoserpentinum Gabilly, 1976

Harpoceras (*Harpoceras*) *pseudoserpentinum* Gabilly, 1976a : 90, pl. 6, figs 1, 2, pl. 7, figs 1-5, pl. 8, fig. 1, pl. 9, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Forme à flancs plats, parallèles. Aire ventrale tabulée, monocarénée. Rebord latéro-ventral différencié, arrondi. Rebord ombilical bien différencié suivi d'un mur ombilical vertical relativement haut. Côtes falciformes, se présentant comme des « renflements » larges et peu élevés sur la partie latéro-ombilicale, avec une tendance nette au resserrement. Entre ces renflements se dessinent des « cuvettes » situées juste sous la moitié des flancs. Les côtes sont ensuite bien individualisées sur la partie latéro-ventrale qui est arquée.

Genre *Maconiceras* Buckman, 1926

ESPÈCE TYPE. — *Maconiceras vigoense* Buckman, 1926.

REMARQUE

Nous considérons ici le genre *Maconiceras* dans le sens pris par Gabilly (1976a) qui y range des formes de petites tailles (diamètre maximum aux environs de 40 mm) qu'il considère être les microconques du genre *Harpoceras*. Dans le cadre de cette hypothèse de dimorphisme sexuel, Gabilly (1976a) utilise ce taxon au rang taxonomique de sous-genre, qu'il range dans le genre *Harpoceras*. L'hypothèse du dimorphisme sexuel restant encore problématique, nous préférons conserver *Maconiceras* au rang de genre.

Maconiceras soloniacense (Lissajous, 1906)
(Fig. 3D)

Grammoceras soloniacense Lissajous, 1906 : 28, 29, pl. 1, figs 4-6.

Maconiceras soloniacense – Buckman 1927 : pl. 721.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13204, niveau 16, 1 exemplaire, niveau 10, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille de petite taille relativement involute à flancs légèrement bombés. Aire ventrale monocarénée bordée de méplats lisses. Le rebord latéro-ventral est faiblement différencié. Rebord ombilical indifférencié. Les côtes sont sinueuses. Les plus fortes (une sur trois) sont bien marquées depuis le rebord ombilical jusqu'au rebord latéro-ventral alors que les autres s'estompent avant le rebord ombilical. Cette organisation des côtes est très originale au sein du genre *Maconiceras*, fournissant ainsi un caractère diagnostique à l'espèce *M. soloniacense*. Un des individus attribués ici à *M. soloniacense* (présent dans le banc 16) présente une costulation caractéristique de cette espèce avec cependant des flancs particulièrement plats faisant penser à *Maconiceras exiguum* (Buckman, 1928).

Sous-Famille HILDOCERATINAE Hyatt, 1867

Genre *Orthildaites* Buckman, 1923

ESPÈCE TYPE. — *Orthildaites orthus* Buckman, 1923.

Orthildaites douvillei (Haug, 1884)
(Figs 4A, B ; 8C)

Harpoceras douvillei Haug, 1884 : 353, pl. 15, fig. 1.

Orthildaites douvillei – Elmi, Atrops & Mangold 1974 : pl. 2, fig. 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13205, *ex situ*, GD13206, *ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section légèrement plus haute que large. Les flancs sont faiblement arrondis. Rebord ombilical arrondi plus ou moins différencié. Mur ombilical convexe à

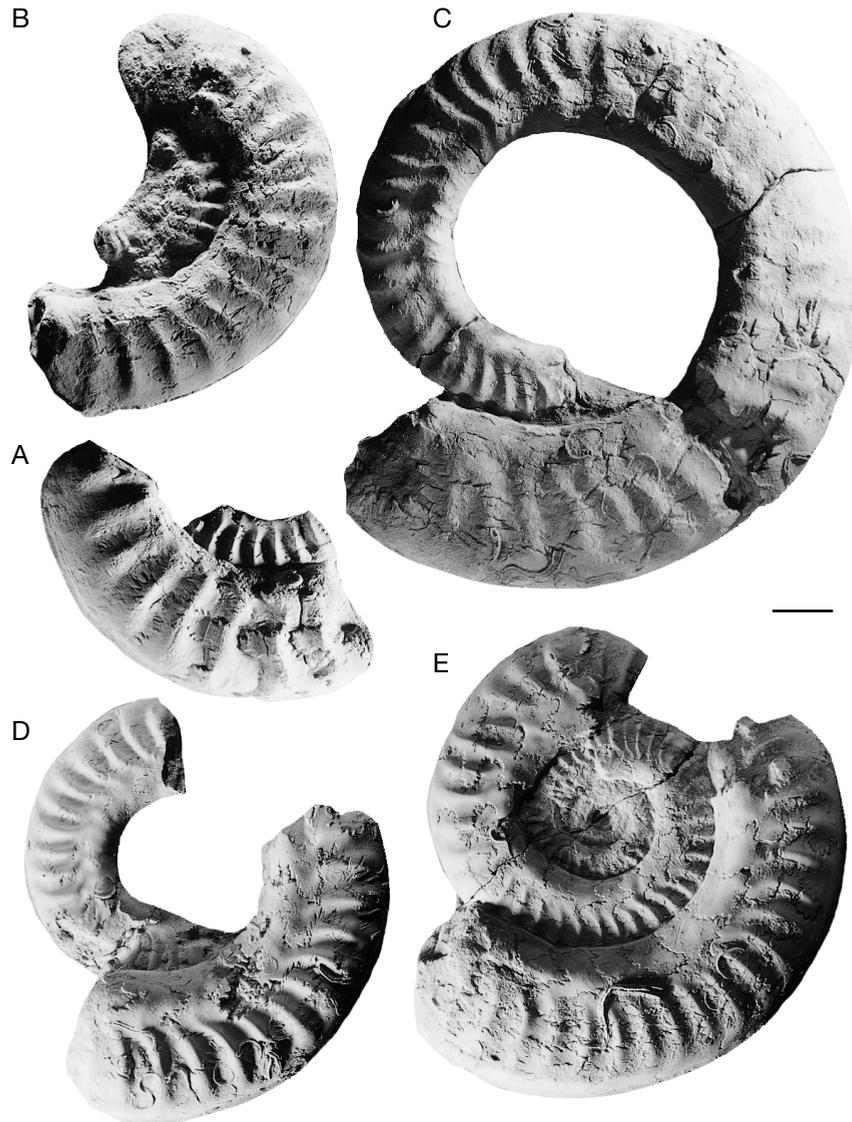


FIG. 4. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; **A, B**, *Orthildaites douvillei* (Haug, 1884) ; **A**, *ex situ*, GD13205 ; **B**, *ex situ*, GD13206 ; **C-E**, *Hildoceras sublevisoni* Fucini, 1919 ; **C**, niveau 10, GD13207 ; **D**, niveau 10, GD13208 ; **E**, niveau 10, GD13209. Échelle : 1 cm.

plat. Les côtes qui démarrent depuis le rebord ombilical sont fortes, espacées, droites ou parfois très faiblement arquées. Aire ventrale à carène médiane forte, bordée par deux sillons puis deux carènes latéro-ventrales faibles. Cette espèce est bien différenciée de celles du genre *Hildoceras* par sa section subcarrée et ses côtes

fortes droites (ou légèrement arquées). En outre il n'existe jamais de sillon latéral sur les flancs.

Genre *Hildoceras* Hyatt, 1867

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites bifrons* Bruguière, 1789.

Hildoceras sublevisoni Fucini, 1919
(Figs 4C-E ; 8D-F)

Hildoceras sublevisoni Fucini, 1919 : 182 (Fucini [1919] ne figure pas sa nouvelle espèce, mais se réfère explicitement à l'exemplaire de Dumortier [1874 : pl. 9, figs 3, 4] qu'il considère être typique. Nous nous référons donc à cet exemplaire qui est considérée depuis comme l'équivalent d'un lectotype [Gabilly 1976a]).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, GD13207, niveau 10, GD13208, niveau 10, GD13209, niveau 10, 1 exemplaire, *ex situ*, 30 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section de tour quadratique à comprimée. Rebord ombilical faiblement différencié et mur ombilical plat ou arrondi. Ventre tricaréné parfois fortement bisulqué. Côtes simples sinueuses plus ou moins larges, bien marquées jusqu'au rebord latéro-ventral. Ces côtes sont moins raides que chez *O. douvillei* permettant de distinguer les deux espèces. Sur les trois spécimens décrits ici, l'un d'entre eux (Figs 4C ; 8D) pourrait être attribué strictement à *Hildoceras caterinii* Merla, 1933. Il est bien caractérisé par sa section carrée et ses côtes nettes qui démarrent sur le rebord ou parfois même sur le mur ombilical (Fig. 4C). La présence d'un spécimen intermédiaire (Figs 4D ; 8E) entre cette morphologie et *H. sublevisoni* (section carrée à côtes assez fortes mais s'arrêtant au tiers des flancs) nous incite cependant à interpréter cette variabilité comme étant intraspécifique. Cette position est conforme à celle d'Howarth (1992) qui utilise le seul nom *H. laticosta* et à l'analyse morphologique de Gabilly (1976a) qui pourtant utilise distinctement les deux espèces.

REMARQUE

Il existe dans la littérature deux espèces nominales correspondant à des morphologies proches : *H. laticosta* Bellini, 1900 et *H. sublevisoni* Fucini, 1919. Certains auteurs (e.g., Mitzopoulos 1930 ; Guex 1973a ; Elmi *et al.* 1974 ; Gabilly 1976a) utilisent systématiquement – par usage – *H. sublevisoni*. Gabilly (1976a : 132) reconnaît pourtant que *H. laticosta* devrait bénéficier du principe de priori-

té. Il propose cependant explicitement de conserver le nom de *sublevisoni* consacré par un long usage. Howarth (1992 : 180), par contre, recommande l'utilisation de *H. laticosta* par respect strict des règles du Code International de Nomenclature Zoologique (ICZN 1999). Nous conserverons cependant *H. sublevisoni* par usage, *H. laticosta* n'étant que très exceptionnellement utilisé.

Hildoceras lusitanicum Meister, 1913
(Figs 5A, B ; 8G)

Hildoceras bifrons var. *lusitanica* Meister, 1913 : 548, pl. 12, fig. 3.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13210, niveau 16, 2 exemplaires, niveau 14, GD13211, niveau 14, 2 exemplaires, niveau 12, 1 exemplaire, *ex situ*, 6 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille comprimée, tricarénée bisulquée à flancs plats et parallèles. Rebord ombilical différencié arrondi et mur ombilical relativement profond et fortement incliné. Présence d'une dépression évasée sous le tiers interne des flancs qui distingue nettement cette espèce d'*Hildoceras sublevisoni*. Les côtes sont fines et nombreuses, arquées. Leur segment externe est rétroversé du côté ombilical et se projette vers l'avant vers le bord ventral. Elles démarrent du côté interne en général au-dessus de la dépression et parfois même dans la dépression, formant alors un chevron. Chez certains spécimens, les côtes démarrent sur le rebord ombilical.

Hildoceras lusitanicum ? Meister, 1913

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 1 exemplaire, niveau 12, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Individus juvéniles de petite taille (diamètre maximum : 46 mm) présentant une section subrectangulaire comprimée et un ventre tricaréné bisulqué. Présence d'une bande péri-ombilicale lisse munie d'un léger sillon. La taille réduite de ces individus incomplets ne nous permet pas de les déterminer avec certitude.

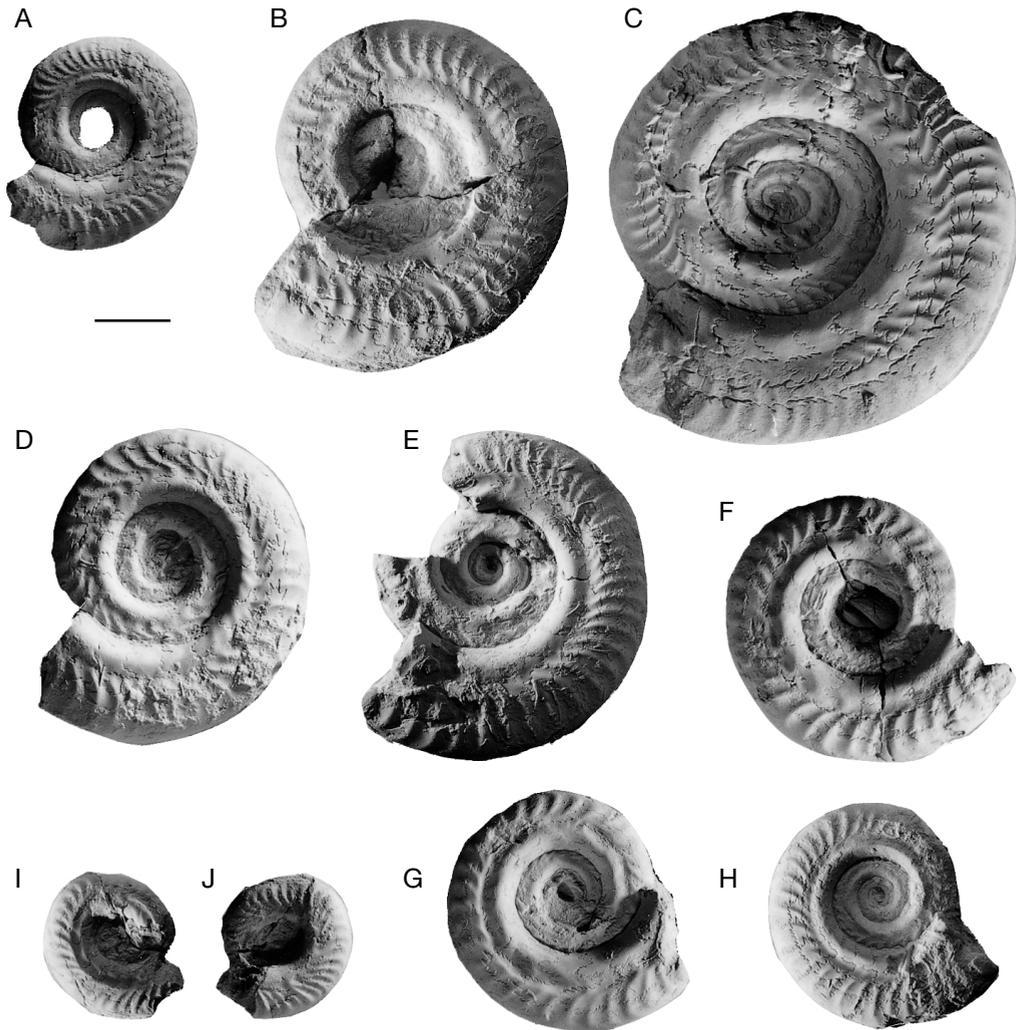


FIG. 5. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; **A, B**, *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913 ; **A**, niveau 16, GD13210 ; **B**, niveau 14, GD13211 ; **C-H**, *Hildoceras apertum* Gabilly, 1976 ; **C**, niveau 16, GD13212 ; **D**, niveau 16, GD13213 ; **E**, niveau 16, GD13214 ; **F**, niveau 16, GD13215 ; **G**, niveau 16, GD13216 ; **H**, niveau 16, GD13217 ; **I, J**, niveau 16, GD13218, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), forme pathologique avec une face caractéristique de l'espèce (**I**) et l'autre proche de *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913 (**J**). Échelle : 1 cm.

Hildoceras apertum Gabilly, 1976
(Figs 5C-H ; 8H)

Hildoceras apertum Gabilly, 1976a : 153, pl. 26, figs 1-6, 9-11.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13212, niveau 16, GD13213, niveau 16, GD13214, niveau 16, GD13215, niveau 16, GD13216, niveau 16, GD13217, niveau 16, 9 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille évolutive à section subtrapézoïdale et aire siphonale étroite. Le ventre est tricariné bisulqué. Rebord ombilical nettement différencié avec un mur ombilical plat et fortement incliné. Le rebord ombilical – au moins jusqu'à trois tours de spire – se présente sous forme d'une « carène ombilicale » qui passe à un bourrelet arrondi dans

les tours suivants. Cette carène se présente comme un caractère singulier inconnu dans les autres espèces du genre *Hildoceras*. Ce caractère diagnostique permet une différenciation claire de cette espèce par rapport aux autres espèces du genre. Le sillon latéral bien différencié se trouve immédiatement contre la carène ombilicale. Les côtes sont relativement fines et espacées. Elles débutent au-delà de la carène ombilicale et leur segment externe est morphologiquement proche de celui de *H. lusitanicum*.

Hildoceras bifrons (Bruguière, 1789)
(Figs 6A-C ; 8I)

Ammonites bifrons Bruguière, 1789 : 40.

Hildoceras bifrons – Hyatt 1867 : 99.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 16, GD13219, niveau 16, GD13220, niveau 16, 9 exemplaires, *ex situ*, GD13221, *ex situ*, 10 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille légèrement plus involute que la précédente. Section quadrangulaire à trapézoïdale. Rebord ombilical faiblement différencié arrondi. Le mur ombilical est nettement moins incliné et plus convexe que chez *H. apertum*. Présence d'un bourrelet ombilical dès les tours internes mais qui ne se présentera jamais sous forme d'une « carène » ombilicale. Le sillon latéral qui se trouve au tiers interne des flancs est clairement défini et présent dans les tours internes. Les côtes sont plus ou moins fines et espacées. Seul le segment externe virgulôide est présent. Le ventre est tricaréné bisulqué et l'aire siphonale relativement large. Parmi les *Hildoceras*, cette espèce est bien reconnaissable par son sillon latéral bien marqué faisant suite à un bourrelet ombilical.

REMARQUES

Deux formes particulières sont à signaler pour ce taxon :

– *Hildoceras bifrons*, morphotype *angustisiphonatum* (Figs 6D ; 8J) [*Hildoceras bifrons* mut. *angustisiphonata* Prinz, 1904 : 126], du niveau 17, GD13222. L'individu est en tout point identique à *H. bifrons*, excepté par sa section

plus comprimée vers la partie supérieure des flancs conduisant à une forme nettement trapézoïdale ;

– *Hildoceras bifrons*, forme pathologique (Fig. 5I, J), du niveau 16, GD13218. Cet individu de petite taille (diamètre maximum : 23 mm) présente des caractéristiques morphologiques différentes entre les deux faces. La costulation d'une face est de type *H. bifrons* typique (*cf.* description ci-dessus) avec un sillon latéral bien exprimé, alors que l'autre face est à rapprocher de *H. lusitanicum* (*cf.* description ci-dessus) et ne présente pas de sillon mais une dépression à peine marquée. Un cas similaire a été figuré par Howarth (1992 : pl. 37, fig. 9), avec sur une face *Hildoceras bifrons*, alors que l'autre face ne présente pas de sillon et possède des côtes relativement tendues allant du rebord ombilical jusqu'au rebord ventral.

Hildoceras sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 10, 9 exemplaires, niveau 12, 9 exemplaires, niveau 13, 4 exemplaires, niveau 14, 14 exemplaires, niveau 15, 2 exemplaires, niveau 16, 23 exemplaires, niveau 17, 2 exemplaires, *ex situ*, 11 exemplaires.

REMARQUE

Nous regroupons sous cette dénomination une série de formes appartenant de façon certaine au genre *Hildoceras* (ventre tricaréné bisulqué, côtes plus ou moins arquées, sillon latéral plus ou moins prononcé) mais dont la préservation ou la petite taille ne permet pas de dénomination spécifique. Cette rubrique nous paraît utile – notamment pour les faunes récoltées en place et donc mentionnées dans la répartition stratigraphique (Fig. 2) – pour préciser le nombre d'individus récoltés dans chaque banc.

Sous-Famille GRAMMOCERATINAE
Buckman, 1905

Genre *Pseudogrammoceras* Buckman, 1901

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites struckmanni* Denckmann, 1887.

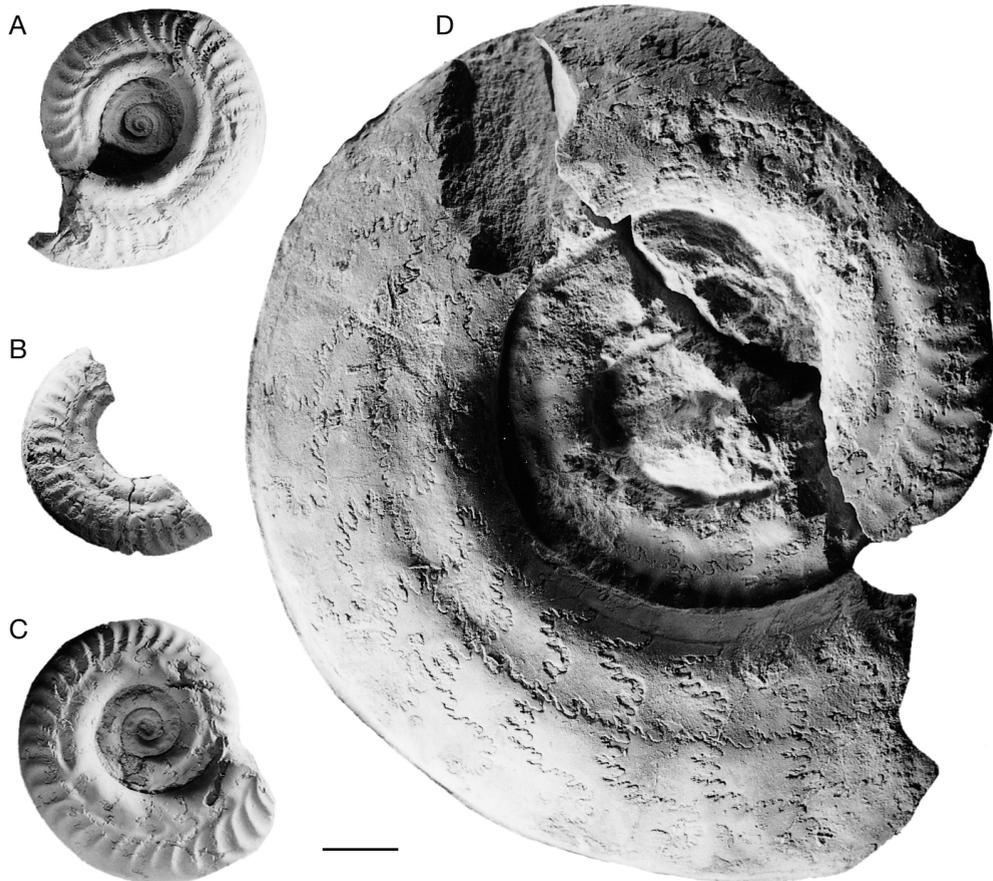


FIG. 6. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; A-C, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789) ; A, niveau 16, GD13219 ; B, niveau 16, GD13220 ; C, *ex situ*, GD13221 ; D, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), morphotype *angustisiphonatum*, niveau 17, GD13222. Échelle : 1 cm.

Pseudogrammoceras bingmanni
(Denckmann, 1887)
(Figs 7A ; 8K)

Ammonites (? *Harpoceras*) *bingmanni* Denckmann, 1887 : 71, pl. 5, fig. 4, pl. 6, fig. 5, pl. 10, fig. 17.

Pseudogrammoceras bingmanni – Buckman 1904 : cxlv.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 24, GD13223, niveau 22, 1 exemplaire, *ex situ*, 1 exemplaire.

DESCRIPTION

Coquille à section du tour relativement épaisse. Flancs d'abord parallèles puis convergents à partir du dernier tiers ventral. Rebord ombilical arrondi, légèrement différencié et mur ombilical incliné,

court et convexe. Côtes flexueuses matérialisées du rebord ombilical jusqu'à la base de la carène ventrale. Espacements intercostaux à peu près équivalents aux côtes. Ce caractère diagnostique de l'espèce est assez particulier pour le genre *Pseudogrammoceras* qui présente généralement des espaces intercostaux très réduits. Aire ventrale monocarénée arrondie qui passe doucement aux flancs sans rebord latéro-ventral marqué.

Pseudogrammoceras differens (Ernst, 1923)
(Figs 7B ; 8L)

Harpoceras fallaciosum var. *differens* Ernst, 1923 : 103 *pars*.

Pseudogrammoceras differens – Gabilly 1976b : 149, fig. 95, pl. 29, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 28, GD13224.

DESCRIPTION

Coquille à section du tour franchement comprimée et ogivale. Les flancs sont plats et fortement convergents dans les deux tiers externes du tour. L'épaisseur maximum du tour se trouve sous le premier tiers interne des flancs. Le rebord ombilical est nettement différencié, subvertical à paroi plane. Rebord latéro-ventral indifférencié. Côtes nombreuses, assez flexueuses à faible relief, matérialisées du rebord ombilical jusqu'à l'aire ventrale où elles sont fortement projetées vers l'avant avant de s'estomper à la base de la carène. Aire ventrale monocarénée pincée. Par sa section fortement comprimée, son rebord ombilical net à rebord plan, cette espèce se distingue des autres *Pseudogrammoceras* et correspond au *Pseudogrammoceras differens differens* de Gabilly (1976b). Elle se distingue de *Pseudogrammoceras differens pseudostruckmanni* Gabilly (1976b) par ses côtes relativement moins flexueuses.

Pseudogrammoceras fallaciosum (Bayle, 1878)
(Figs 7C ; 8M)

Grammoceras fallaciosum Bayle, 1878 : pl. 78, figs 1, 2.

Harpoceras (Pseudogrammoceras) fallaciosum (Bayle, 1878) – Ernst 1923 : 97, pl. 4, figs 6, 7.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13225, *ex situ*, 2 exemplaires.

DESCRIPTION

Forme relativement involute, à section du tour comprimée. Les flancs sont convexes et convergents. Rebord ombilical indifférencié, avec un mur ombilical court, convexe et légèrement incliné. Côtes sinueuses très nombreuses de sorte que les espaces intercostaux sont extrêmement réduits. Les côtes sont présentes depuis le rebord ombilical jusqu'au ventre. La côte est projetée vers l'avant à partir du dernier tiers du tour, avec un segment latéro-ventral fortement projeté. Aire ventrale indifférenciée portant une carène.

Genre *Podagrosites* Guex, 1973

ESPÈCE TYPE. — *Pseudogrammoceras podagrosium* Monestier, 1921.

Podagrosites latescens (Simpson, 1843)
(Fig. 7D, E)

Ammonites latescens Simpson, 1843 : 54, 55.

Podagrosites latescens – Guex 1973b : 8.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 24, GD13226.

DESCRIPTION

Forme à section du tour subquadratique et aire ventrale large et plate, monocarénée, faiblement bisulquée. Flancs légèrement bombés. Rebord ombilical non différencié. Les côtes sont faiblement flexueuses sur les flancs, mais projetées vers l'avant sur l'aire ventrale. L'aire ventrale large différencie cette espèce de *Podagrosites aratum* (Buckman, 1892). *Podagrosites pseudogrunowi* Guex, 1975 possède des côtes plus flexueuses.

Podagrosites sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, 1 exemplaire.

REMARQUE

Ce fragment à section carrée et aire ventrale monocarénée bisulquée est tout à fait caractéristique du genre *Podagrosites*. La conservation relativement mauvaise de ce spécimen ne permet pas de faire une détermination spécifique.

Genre *Grammoceras* Hyatt, 1867

ESPÈCE TYPE. — *Ammonites striatulus* Sowerby, 1825.

Grammoceras thouarsense (d'Orbigny, 1843)
(Fig. 7F)

Ammonites thouarsensis d'Orbigny, 1843 : 222, pl. 57, figs 1-3.

Grammoceras toarcense – Buckman 1890 : 169 *pars*, pl. 28, figs 9, 10 (orthographe subséquente incorrecte).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 28, GD13227, *ex situ*, 4 exemplaires.

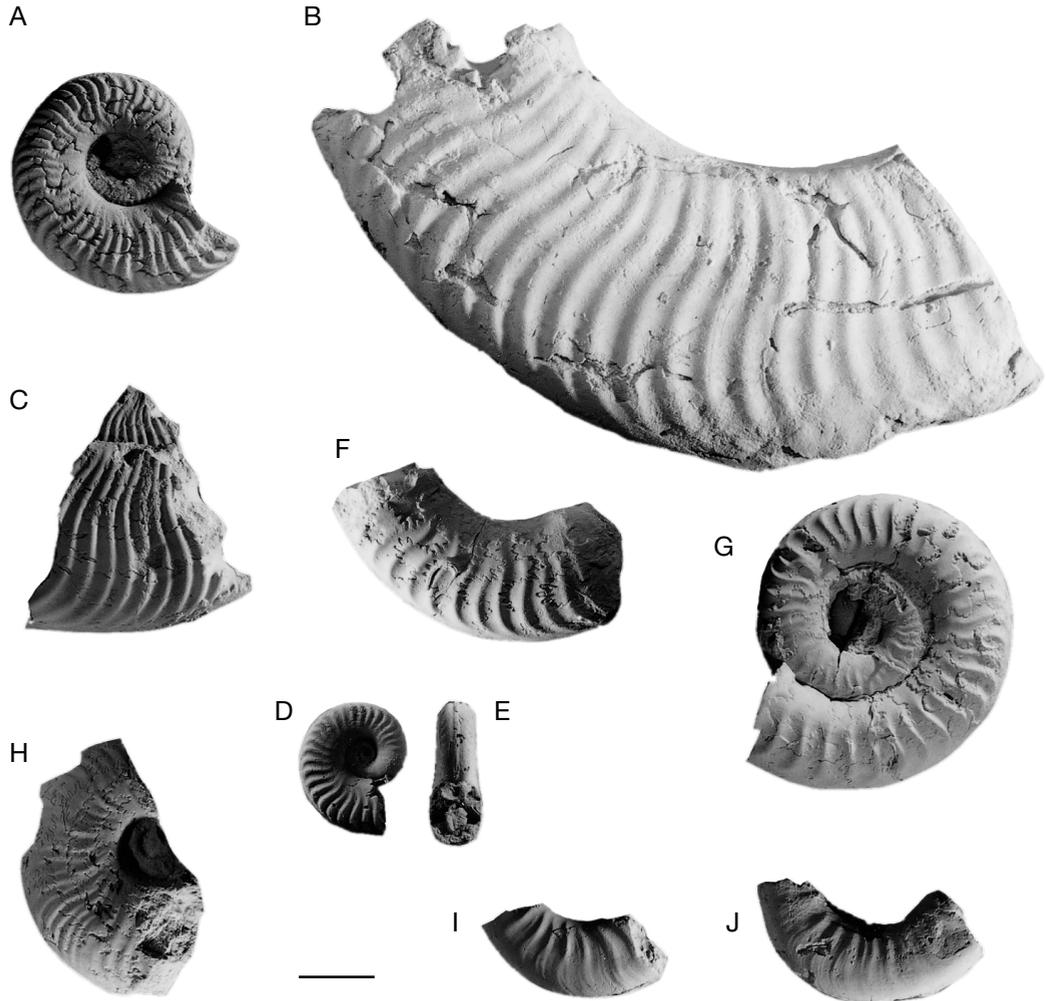


FIG. 7. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; **A**, *Pseudogrammoceras bingmanni* (Denckmann, 1887), niveau 24, GD13223 ; **B**, *Pseudogrammoceras differens* (Ernst, 1923), niveau 28, GD13224 ; **C**, *Pseudogrammoceras fallaciosum* (Bayle, 1878), *ex situ*, GD13225 ; **D**, **E**, *Podagrosites latescens* (Simpson, 1843), niveau 24, GD13226 ; **F**, *Grammoceras thouarsense* (d'Orbigny, 1843), niveau 28, GD13227 ; **G**, *Grammoceras penestriatum* Buckman, 1902, *ex situ*, GD13228 ; **H**, *Esericeras eseri* ? (Oppy, 1856), niveau 29, GD13229 ; **I**, **J**, *Pleydellia celtica* ? Fauré & Cubaynes, 1983 ; **I**, *ex situ*, GD13230 ; **J**, *ex situ*, GD13231. Echelle : 1 cm.

DESCRIPTION

Coquille comprimée et évolue à flancs légèrement bombés et subparallèles. Côtes légèrement flexueuses, proverses, régulièrement espacées, interrompues dans la partie ombilicale, laissant un mur ombilical lisse et fuyant. La carène est nette et bordée de deux méplats exempts de côtes.

Grammoceras penestriatum Buckman, 1902
(Figs 7G ; 8N)

Grammoceras penestriatum Buckman, 1902 : 3, Emend. Amm. Nom.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13228, *ex situ*, 2 exemplaires.

DESCRIPTION

Coquille franchement évolutive, à section du tour ovale et aire ventrale monocarénée tectiforme. Rebords latéro-ventral et ombilical indifférenciés. Mur ombilical fuyant, légèrement convexe et lisse. Côtes doucement flexueuses dont la largeur est inférieure aux espaces intercostaux. Le segment ventral est projeté vers l'avant et s'estombe à la base de la carène. La coquille très évolutive associée à des côtes simples et régulières permettent de distinguer cette espèce de la précédente.

Genre *Esericeras* Buckman, 1920

ESPÈCE TYPE. — *Haugia ? inaequum* Buckman, 1898.

Esericeras eseri ? (Oppel, 1856)
(Figs 7H ; 8O)

Ammonites eseri Oppel, 1856 : 245.

Esericeras eseri – Gabilly 1976b : 161, figs 112, 114, pl. 33, figs 1, 2.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Niveau 29, GD13229.

DESCRIPTION

Spécimen juvénile involute à section comprimée ogivale et aire ventrale réduite à la présence d'une fine carène. Flancs légèrement arqués, convergents plus fortement à l'approche de l'aire ventrale. Le rebord ombilical est arrondi, le mur ombilical convexe incliné vers le centre de la spire. Les côtes sont fines, nombreuses et flexueuses. La petite taille de l'individu laisse une incertitude quand à l'attribution spécifique. Elle se distingue cependant d'*Esericeras fascigerum* (Buckman, 1899) par l'absence de fasciculation nette des côtes dans les tours internes.

Famille GRAPHOCERATIDAE Buckman, 1905

Sous-Famille DUMORTIERIINAE Maubeuge, 1950

Nous suivons ici l'acceptation de Gabilly (1976b) qui range au sein des Graphoceratidae quatre sous-familles : Dumortieriinae, Tmetoceratinae, Leioceratinae et Graphoceratinae. Cette définition nous paraît plus conforme à l'évolution des espèces au passage Toarcien-Aalénien que celle d'autres auteurs (e.g., Donovan *et al.* 1981). Par exemple, les genres *Dumortieria* Haug, 1885, *Pleydellia* et *Leioceras* Hyatt, 1867 sont morphologiquement extrêmement proches (voir Neige *et al.* 2001) et doivent être rangés dans un même groupe phylétique et donc taxonomique. Par contre les affinités entre les Grammocerotinae du Toarcien supérieur et les *Dumortieria* ne sont pas évidentes et ne justifient donc pas un regroupement entre ces deux ensembles, tel que le considèrent Donovan *et al.* (1981).

Genre *Pleydellia* Buckman, 1899

ESPÈCE TYPE. — *Pleydellia comata* Buckman, 1899.

Pleydellia celtica ? Fauré & Cubaynes, 1983
(Fig. 7I, J)

Pleydellia celtica Fauré & Cubaynes, 1983 : 681, pl. 2, figs 8-29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — *Ex situ*, GD13230, *ex situ*, GD13231.

DESCRIPTION

Trois loges d'habitation incomplètes de petite taille (diamètre maximum estimé : 40 mm) présentent une section du tour fortement comprimée, subelliptique. L'enroulement est relativement évolutive. Les flancs convergent doucement vers le rebord latéro-ventral avec une épaisseur maximale proche du rebord ombilical. Le rebord ombilical est indifférencié et le mur ombilical convexe. Le ventre est pincé, arrondi et porte une fine carène relativement tranchante. Les côtes sont fines,

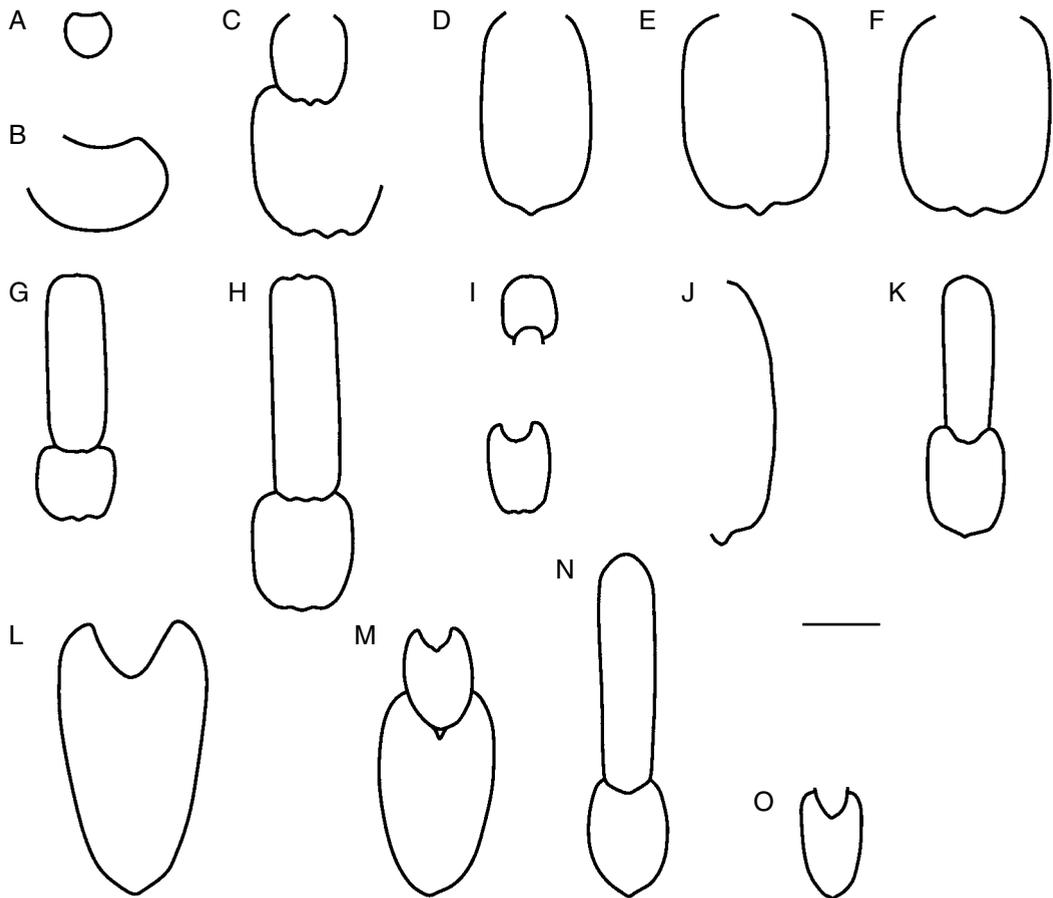


FIG. 8. — Ammonites de la coupe de Chantonnay (Vendée, France) ; **A**, *Dactylioceras attenuatus* (Simpson, 1855), niveau 10, GD13201 ; **B**, *Nodicoeloceras* sp., niveau 16, GD13202 ; **C**, *Orthildaites douvillei* (Haug, 1884), *ex situ*, GD13206 ; **D-F**, *Hildoceras sublevisoni* Fucini, 1919 ; **D**, niveau 10, GD13207 ; **E**, niveau 10, GD13208 ; **F**, niveau 10, GD13209 ; **G**, *Hildoceras lusitanicum* Meister, 1913, niveau 16, GD13210 ; **H**, *Hildoceras apertum* Gabilly, 1976, niveau 16, GD13213 ; **I**, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), niveau 16, GD13220 ; **J**, *Hildoceras bifrons* (Bruguière, 1789), morphotype *angustisiphonatum*, niveau 17, GD13222 ; **K**, *Pseudogrammoceras bingmanni* (Denckmann, 1887), niveau 24, GD13223 ; **L**, *Pseudogrammoceras differens* (Ernst, 1923), niveau 28, GD13224 ; **M**, *Pseudogrammoceras fallaciosum* (Bayle, 1878), *ex situ*, GD13225 ; **N**, *Grammoceras penestriatulum* Buckman, 1902, *ex situ*, GD13228 ; **O**, *Esericeras eseri* ? (Oppel, 1856), niveau 29, GD13229. Échelle : 1 cm.

flexueuses, regroupées en faisceaux étroits et tranchants vers l'ombilic puis se prolongent en éventail du côté ventral dans la moitié supérieure des flancs. Nous conservons une incertitude dans la détermination spécifique du fait de l'absence de spécimens complets récoltés, et du fait de la forte ressemblance de nos spécimens avec *P. fluens* Buckman, 1904 et *P. subcompta* (Branco, 1879).

BIOSTRATIGRAPHIE

Les successions de faunes observées s'intègrent parfaitement dans la zonation standard admise pour le Nord-Ouest de l'Europe (Fig. 9). Cette zonation standard à laquelle nous nous référons ici pour le Toarcien est celle d'Elmi *et al.* (1997) qui prend en compte l'ensemble des travaux antérieurs pour le Jurassique ouest-européen et méditerranéen.

ZONE À SERPENTINUM

La partie sommitale de cette zone (sous-zone à *Falciferum*) peut être caractérisée par diverses ammonites récoltées dans les déblais de la coupe : *Harpoceras pseudoserpentinum*, *Orthildaites douvillei*. Elle n'a par contre pas pu être repérée formellement dans la coupe.

ZONE À BIFRONS

La limite inférieure de cette zone est placée à l'apparition des *Hildoceras* les plus anciens qui ne portent pas de sillon latéral vrai (*Hildoceras sublevisoni*). Cette zone voit ensuite le développement de l'ensemble des espèces du genre *Hildoceras*, même si – comme le précisent Elmi *et al.* (1997) – les derniers *Hildoceras* connus sont concomitants avec les premières *Haugia*, qui caractérisent la limite inférieure de la biozone suivante. Deux sous-zones ont été reconnues dans la zone à Bifrons : Sublevisoni à la base et Bifrons ensuite. Dans notre cas, le banc 10 qui contient des *Hildoceras* est le premier niveau qui appartient à la zone à Bifrons. Les *Hildoceras* récoltés sont sans sillon, ce qui place ce banc dans la sous-zone à Sublevisoni. La subdivision de cette sous-zone en horizon est difficile dans notre cas de par l'incertitude dans la détermination spécifique de deux petits individus pouvant être attribués à *Hildoceras lusitanicum* ? et présents dans le banc 10. Si tel était le cas, la présence dans ce banc de *H. sublevisoni* avec *H. lusitanicum* correspondrait donc à trois horizons successifs : horizon à Sublevisoni, horizon à Tethysi (caractérisé par encadrement) et horizon à Lusitanicum, impliquant un niveau condensé. Les bancs 12 à 14 peuvent également être attribués à la même sous-zone. Par contre la présence d'*H. lusitanicum* seul (sans autres *Hildoceras*) attribue ces bancs à l'horizon à Lusitanicum. Le banc 16 voit l'apparition d'*Hildoceras* à sillon (*H. apertum*, *H. bifrons*) qui indique la sous-zone à Bifrons avec cependant la présence d'*H. lusitanicum*. Là encore, l'association des deux premières espèces bien représentées dans ce niveau (respectivement 15 et 11 individus) avec cette dernière implique une condensation des horizons à Lusitanicum à Apertum et à Bifrons.

Ce banc contient également *Harpoceras falciferum* et *Maconiceras soloniacense*. La première est connue depuis la sous-zone à Falciferum jusque dans l'horizon à Bifrons (e.g., Gabilly 1976a) ce qui ne rentre pas en contradiction avec nos observations. Par contre *M. soloniacense* n'est connu que jusqu'à l'horizon à Tethysi (soit juste avant l'horizon à Lusitanicum). Nos données de terrain semblent donc indiquer une extension plus importante de ce taxon au moins jusque dans l'horizon à Lusitanicum. Le banc 17 contenant un variant morphologique de *H. bifrons*, sans autres *Hildoceras*, est caractéristique de l'horizon à Bifrons. L'horizon à Semipolitum qui termine la zone à Bifrons n'est pas caractérisé dans notre coupe (pas de faune récoltée).

ZONE À THOUARSENSE

La présence de *Pseudogrammoceras bingmanni* dans les bancs 22 et 24 permet de les dater de la base de la zone à Thouarsense (sous-zone à Bingmanni, non divisée en horizons, Elmi *et al.* 1997). En outre l'association dans le banc 24 de notre coupe de *P. bingmanni* avec *Podagrosites latescens* avait déjà été reconnue par Gabilly (1976b). La sous-zone suivante (Thouarsense) ne peut être attestée que dans le banc 28 qui contient l'espèce indice (*Grammoceras thouarsense*). Ce banc contient également *P. differens* caractéristique de la sous-zone à Fascigerum. Ce banc condense les horizons à Thouarsense et à Fascigerum. Le banc suivant (29) – par la présence du genre *Esericeras* – caractérise la sous-zone Fascigerum (horizon à Fascigerum). Finalement, le banc 30, qui contient *Grammoceras penestriatulum* doit également être placé dans la sous-zone à Fascigerum (Gabilly 1976b ; Elmi *et al.* 1997) et dans le même horizon.

ZONE À AALENSIS

Cette zone peut être caractérisée par la présence dans les déblais de la coupe de spécimens du genre *Pleydellia*. Les spécimens – attribués à *P. celtica* ? – ont un rebord ombilical indifférencié bien caractéristique de la base de la zone à Aalensis (sous-zone à Mactra). Notons que *P. celtica* est considérée comme l'espèce indice du

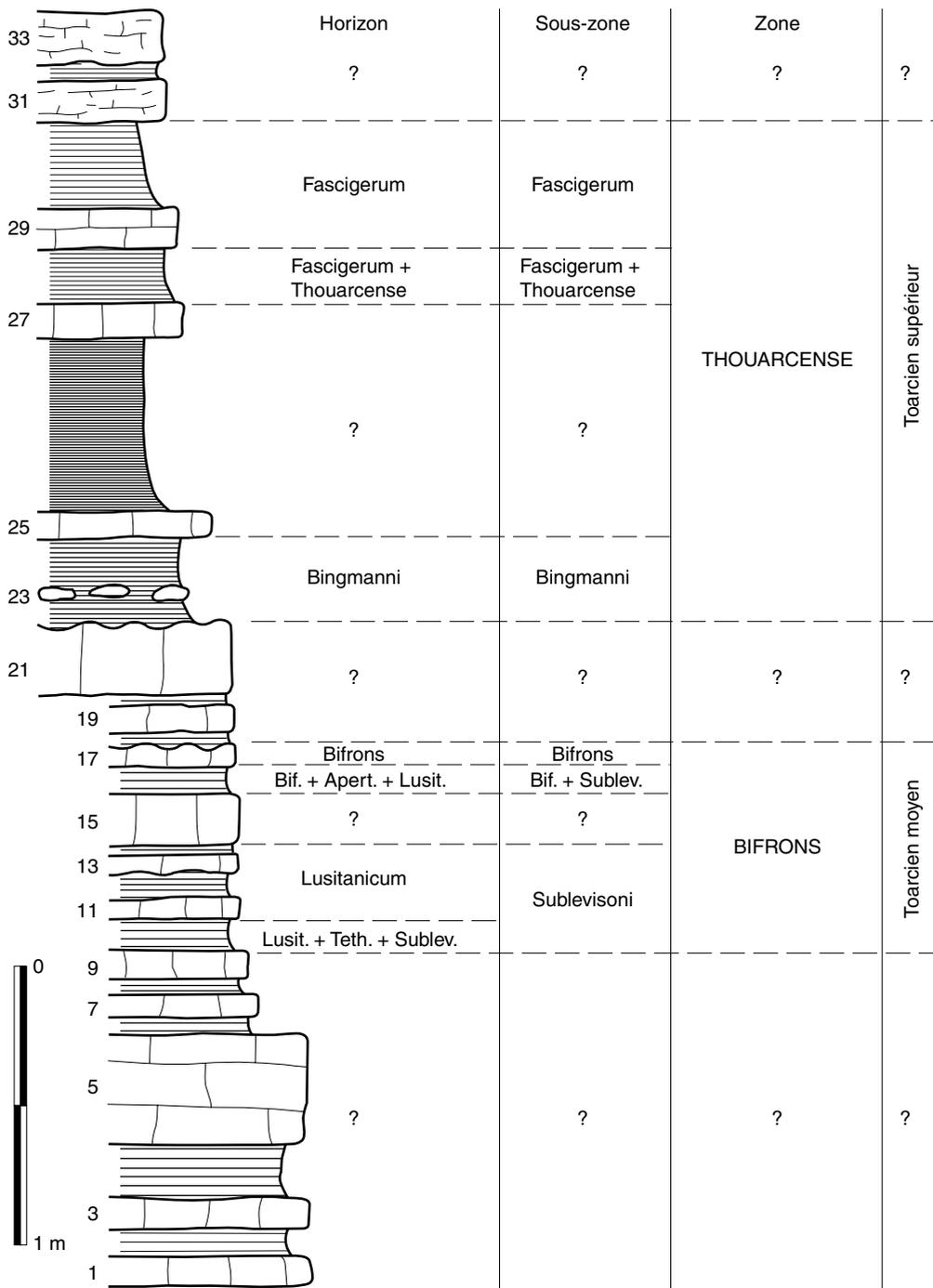


FIG. 9. — Coupe de Chantonnay (Vendée, France), interprétation biostratigraphique (les lignes pointillées indiquent des limites minimales d'extension des zones, sous-zones et horizons).

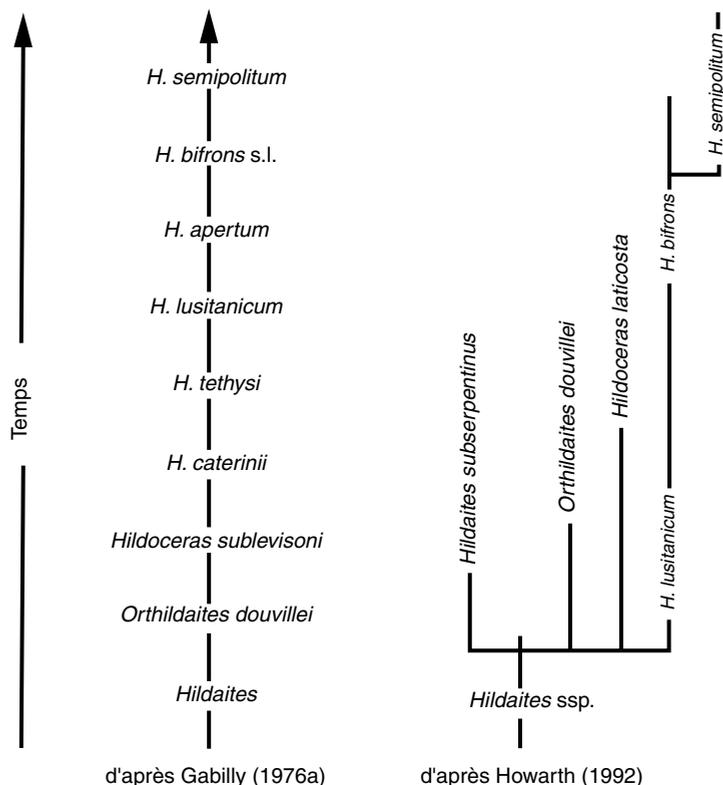


FIG. 10. — Hypothèses évolutives pour les Hildoceratinae d'après Gabilly (1976a) et Howarth (1992).

dernier horizon de cette sous-zone (horizon à Celtica) par Fauré & Cubaynes (1983) et par Elmi *et al.* (1997).

DISCUSSION SUR LES CARACTÈRES ET LA PHYLOGENÈSE DES HILDOCERATINAE

Les trois genres principaux d'Hildoceratinae, *Hildaites*, *Orthildaites* et *Hildoceras*, constituent un ensemble d'environ 60 espèces nominales pour seulement deux zones d'ammonites complètes (Serpentinum et Bifrons) et en partie les deux zones encadrantes (sommet de la zone à Tenuicostatum et base de la zone à Variabilis). Ces espèces nominales reflètent en fait des conceptions typologiques aboutissant à nommer spécifiquement des individus s'intégrant pourtant

au sein d'une variabilité morphologique continue. Les auteurs ayant révisé l'ensemble du groupe ont largement réduit le nombre d'espèces (Gabilly 1976a ; Elmi 1977 ; Howarth 1992). D'autres genres non envisagés ici ont parfois été associés à cet ensemble : *Parahildaites* Blaison, 1967, *Atacamiceras* Hillebrandt, 1987, *Hildaitoides* Hillebrandt, 1987.

Les principaux caractères utilisés dans les diagnoses sont les suivants : forme et orientation des côtes, présence-absence d'un sillon latéral, position sur les flancs du sillon lorsqu'il est présent, degré d'involution, inclinaison du mur ombilical et densité costale. Certaines espèces – actuellement considérées comme : 1) de vraies espèces ; 2) des morphotypes ou variants ; ou 3) des synonymes – ont été distinguées principalement sur l'épaisseur relative de leur tour puis sur des variations du style ornemental (e.g., côtes plus ou

moins étendues vers l'ombilic, sillon plus ou moins profond) ainsi que sur l'inclinaison du mur ombilical. En fait, comme nous l'avons suggéré ici entre *H. sublevisoni* et *H. caterinii* il existe des corrélations entre ces caractères. Un exemple identique peut être cité entre *H. bifrons* et ses morphes épais et comprimés (respectivement *H. quadrata* et *H. angustisiphonata*). *H. quadrata* est caractérisé par une section du tour quadrangulaire, des côtes robustes et un mur ombilical fortement incliné, *H. angustisiphonata* est caractérisé par une section du tour comprimée, des côtes faibles et denses, et un mur ombilical doucement incliné, *H. bifrons* occupant une position morphologiquement intermédiaire. Même si certains auteurs ont déjà suggéré l'existence de telles corrélations, elles n'ont jamais été exprimées explicitement. L'interprétation taxonomique de ces variations est hétérogène en fonction des auteurs : pour des écarts morphologiques de même ordre par rapport à une espèce de référence, certains variants ont un statut d'espèce, d'autres celui de sous-espèce ou encore certains celui de morphotype. Ces interprétations divergentes peuvent être expliquées par : 1) des analyses souvent régionales ; et 2) une utilisation prioritairement biostratigraphique des espèces.

En termes de phylogénèse, deux interprétations divergentes sont proposées dans la littérature (Fig. 10). La divergence tient en partie à des conceptions différentes des espèces pour ces deux auteurs. La différence tient également dans le type de pattern évolutif envisagé : le modèle de Gabilly (1976a) est de type anagénétique : les espèces se relaient dans le temps avec des modifications morphologiques graduelles, alors que celui d'Howarth (1992) propose des phases de spéciation alternant avec des phases d'anagénèse. Dans les deux cas, les auteurs fondent leur argumentation sur la cohérence entre les caractéristiques morphologiques des espèces et leurs répartitions stratigraphiques. La conséquence de cette approche est la variation des phylogénèses en fonction des nouvelles découvertes modifiant les extensions (FAD et/ou LAD) des espèces. Par exemple Howarth (1992) signale la présence de *H. lusitanicum* sous *H. sublevisoni*, rendant impli-

citement caduque l'hypothèse de Gabilly (1976a). Par ailleurs, d'un point de vue purement théorique nous pouvons critiquer le modèle anagénétique strict qui implique que les espèces se succèdent dans le temps sans coexistence, ce qui n'est pas conforme aux données de terrain.

Pour reconstituer la phylogénèse des Hildoceratinae, il serait donc plus approprié de faire abstraction des répartitions stratigraphiques pour s'appuyer uniquement sur l'analyse des caractères morphologiques. Cette étude ne pourra être réalisée qu'après un réexamen détaillé de la variabilité morphologique ontogénétique et intraspécifique de toutes les espèces connues dans un contexte paléogéographique large que notre coupe seule ne peut apporter.

Remerciements

Nous remercions J.-L. Dommergues pour sa relecture critique de ce manuscrit, ainsi que S. Elmi (Université Claude-Bernard, Lyon) et C. Meister (Muséum d'Histoire naturelle, Genève) pour leurs remarques lors de l'évaluation du manuscrit. Cette publication est une contribution à l'équipe C de l'UMR CNRS 5561 « Biogéosciences – Dijon ».

RÉFÉRENCES

- BAYLE E. 1878. — Atlas. Fossiles principaux des terrains. *Mémoires explicatifs de la Carte géologique de France* 4 (1): pls I-CLVIII.
- BRUGUIÈRE J. G. 1789. — Histoire naturelle des Vers, in *Encyclopédie méthodique*. Chez Panckoucke, Paris, 343 p.
- BUCKMAN S. S. 1887-1907. — *A Monograph on the Inferior-Oolite Ammonites of the British Islands*. Palaeontographical Society of London XL-LXI supplement: 1-456 + i-cclxii.
- BUCKMAN S. S. 1909-1930. — *Yorkshire Type Ammonite, 1, 2, et Type Ammonite, 3, 7*. Welsey and Son, Londres: I-XVI + 1-121.
- DENCKMANN A. 1887. — Ueber die geognostischen Verhältnisse der Umgegend von Dörnten nördlich Goslar, mit besonderer Berücksichtigung der fauna des oberen Lias. *Abhandlungen der geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Berlin* 8 (2): 1-108.

- D'ORBIGNY A. 1842-1852. — *Paléontologie française, terrains jurassiques*. I: *Céphalopodes*. Masson, Paris, 642 p.
- DONOVAN D. T., CALLOMON J. H. & HOWARTH M. K. 1981. — Classification of the Jurassic Ammonitina. *The Systematic Association Special volume* 18: 101-155.
- DUMORTIER E. 1874. — *Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône*. Quatrième partie: *Lias supérieur*. F. Savy, Paris, 335 p.
- ELMI S. 1977. — Différences chronologiques dans l'évolution morphologique des dimorphes d'une même lignée (Ammonoidés jurassiques). *Haliotis* 6: 71-95.
- ELMI S., ATROPS F. & MANGOLD C. 1974. — Les zones d'ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. Première partie: Domérien-Toarcien. *Document des Laboratoires de Géologie de Lyon* 61: 1-83.
- ELMI S., RULLEAU L., GABILLY J. & MOUTERDE R. 1997. — 4. Toarcien. *Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production* 17: 25-36.
- ERNST W. 1923. — Zur Stratigraphie und Fauna des Lias zeta im nordwestlichen Deutschland. *Paleontographica* 65: 1-95.
- FAURÉ P. & CUBAYNES R. 1983. — La sous-zone à *Pleydellia celtica* n. sp. (Dumortierinae, Ammonitina) nouvel élément biostratigraphique de la zone à Aalensis dans le Toarcien du sud du Quercy (bordure Est du bassin d'Aquitaine). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 297: 681-686.
- FISCHER R. 1966. — Die Dactyloceratidae (Ammonoidea) der Kammerker (Nordtirol) und die Zonengliederung des alpinen Toarcien. *Bayerische Akademie der Wissenschaften* 126: 1-83.
- FUCINI A. 1919. — Il lias superiore di Taormina e i suoi fossili. *Paleontographia Italica* 25: 173-192.
- GABILLY J. 1976a. — *Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France*. Éditions du CNRS, Paris, 217 p.
- GABILLY J. 1976b. — Évolution et systématique des Phymatoceratinae et des Grammocerotinae (Hildocerataceae Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. *Mémoires de la Société géologique de France* 124: 1-196.
- GÉCZY B. 1967. — Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part II. (excl. Hammatoceratidae). *Geologica Hungarica* 35: 1-413.
- GUÉX J. 1973a. — 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.
- GUÉX J. 1973b. — Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France). *Bulletin des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée géologique de l'Université de Lausanne* 207: 1-14.
- HAUG E. 1884. — Note sur quelques espèces d'ammonites nouvelles ou peu connues du Lias supérieur. *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (12): 346-356.
- HAUG E. 1885. — Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung Harpoceras. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 3: 585-722.
- HOWARTH M. K. 1992. — The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. *Monograph of the Palaeontographical Society* 145-146: 1-200.
- HYATT A. 1867. — The fossil Cephalopoda of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 5: 71-102.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- LISSAJOUS M. 1906. — Toarcien des environs de Mâcon. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Mâcon* 2: 1-56.
- MEISTER E. 1913. — Zur Kenntnis der Ammonitenfauna des Portugiesischen Lias. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 65: 518-586.
- MITZOPOULOS M. K. 1930. — Beiträge zur cephalopodenfauna des oberen Lias der Alta Brianza. *Pragmateiai tes Akademias Athenon* B: 1-117.
- NEIGE P., ELMI S. & RULLEAU L. 2001. — Existe-t-il une crise au passage Lias-Dogger chez les ammonites ? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique. *Bulletin de la Société géologique de France* 172 (2): 125-132.
- OPPEL A. 1856. — *Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands*. Ebner et Seibert, Stuttgart, 438 p.
- PRINZ G. 1904. — Ueber rückschlagsformen bei liasischen Ammoniten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1: 30-38.
- SIMPSON M. 1843. — *A Monograph of the Ammonites of the Yorkshire Lias*. Londres, 60 p.
- SIMPSON M. 1855. — *The Fossils of the Yorkshire Lias; described from Nature*. Londres, 149 p.
- SOWERBY J. 1820. — *The Mineral Conchology of Great Britain*. Taylor, Londres: pls 254-271.
- VENTURI F. 1973. — La zona a falcefifer-Toarciano inferiore-del Monte dell'eremita (Monteleone di Spoleto, Umbria Sid) e riflessi sulla biostratigrafia del rosso ammonitico umbro. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 92: 581-603.
- WYNS R., LABLANCHE G. & LEFAVRAIS-RAYMOND A. 1988. — *Carte géologique de la France au 1/5000: Chantonay*. Éditions du BRGM, Orléans.

Soumis le 29 mars 2001 ;
accepté le 5 octobre 2001.