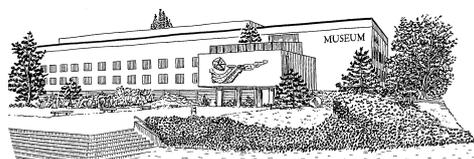


R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 33, N° 1, 2014



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

Les Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur : systématique, évolution et biochronologie

Laurent BORRELLI

20 av. Jean Giono, résidence Bernadette F15, F-13090 Aix-en-Provence, France. E-mail: ediacara70@aol.com

Résumé

La famille des Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur a fait l'objet d'une première révision depuis Ziegler (1962), à partir d'un matériel nouveau et inédit du Quercy et des Charentes rigoureusement repéré d'un point de vue stratigraphique, et sur la base des nombreuses découvertes et actualisations effectuées ces dernières années à travers l'Europe.

Une simplification taxinomique importante est réalisée par cette révision, en l'abordant selon des concepts actuels s'appuyant sur une approche ontogénétique des espèces et sur la reconnaissance des dimorphes. L'échelle biochronologique et les corrélations stratigraphiques en Europe sont affinées par le repositionnement de la sous-zone à Orthocera dans la zone à Mutabilis, par la création d'un nouvel horizon à Eudoxus, et par la nouvelle appellation de « zone à Volgensis » pour l'ancienne zone à Autissiodorensis. Une biochronologie exclusivement fondée sur les Aulacostephanidae est proposée pour le haut-fond ouest-européen. Les nouvelles données biogéographiques et évolutives permettent de proposer une nouvelle interprétation de la différenciation et de l'évolution des lignées, composée de lignées anagénétiques donnant successivement naissance à de courtes lignées dérivées. Cette approche fait des *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus*, *Aulacostephanoceras* et des *Pararasenia* des sous-genres et genres monophylétiques.

Mots-clés

Ammonoidea, *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus*, *Aulacostephanoceras*, *Pararasenia*, Kimméridgien supérieur, Biochronologie, Evolution.

Abstract

The Late Kimmeridgian Aulacostephanidae: systematic, evolution and biochronology.— This work presents the first thorough revision of the Aulacostephanidae of the Upper Kimmeridgian since the one of Ziegler (1962). It offers a precise study on the basis of a new and unpublished material of Quercy and Charentes (rigorously located on the stratigraphical range), and of the numerous discoveries and updatings made these last years through Europe.

Using current concepts, this revision achieves an important taxinomical simplification by identifying the dimorphic pairs and describing the ontogenetic stages of the species. Biochronological scale and stratigraphic correlations in Europe are refined by the repositioning of the Orthocera sub-zone in the Mutabilis zone, by the creation of a new Eudoxus horizon, and by the new designation of the "Volgensis zone" instead of the former Autissiodorensis zone. A biochronology exclusively based on Aulacostephanidae is proposed for the Western European shoal area. The new biogeographical and evolutionary data offer the possibility to propose a completely transformed lineages differentiation and evolution, consisting of anagenetic lineages which successively give birth to short parallel lineages. This approach makes out *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus*, *Aulacostephanoceras* and *Pararasenia* as monophyletic subgenus and genus.

Keywords

Ammonoidea, *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus*, *Aulacostephanoceras*, *Pararasenia*, Late Kimmeridgian, Biochronology, Evolution.

1. INTRODUCTION

Ammonites sub-boréales attestées sur le haut-fond ouest-européen et plus sporadiquement en province sub-méditerranéenne, les Aulacostephanidae constituent de bons marqueurs biostratigraphiques pour le Kimméridgien supérieur. La dernière monographie du genre *Aulacostephanus* (Ziegler, 1962) présente cependant deux

lacunes : la non reconnaissance du dimorphisme sexuel et un calage des espèces souvent peu précis. Depuis cette révision, de nombreux travaux mentionnent la découverte (ou redécouverte) d'*Aulacostephanus* en Europe : en Allemagne (Schweigert, 1992, 1993, 2007 ; Schweigert & Baier, 2001 ; Schweigert & Vallon, 2005 ; Schweigert & Zeiss, 1994), en France (Hantzpergue & Lafaurie, 1983 ; Samson *et al.*, 1996), au Groenland (Birkelund

et al., 1984; Birkelund & Callomon, 1985), en Pologne (Kutek & Zeiss, 1994, 1997), au Royaume-Uni (Birkelund *et al.*, 1983), en Russie (Hantzpergue *et al.*, 1998a, b; Rogov, 2004, 2010; Scherzinger & Mitta, 2006) et en Suisse (Gygi, 1995; Schweigert & Scherzinger, 1997). Cette riche bibliographie, associée au matériel nouvellement rassemblé par P. Hantzpergue et par G. Lafaurie, permet de disposer d'un échantillonnage abondant et représentatif généralement bien positionné dans l'échelle biostratigraphique à haute résolution proposée pour le Kimméridgien par Hantzpergue *et al.* (*in* Cariou & Hantzpergue, 1997).

En intégrant l'évidence d'un dimorphisme souvent prononcé chez les Aulacostephanidae, ce travail s'attache à la révision systématique des faunes du Kimméridgien supérieur. Il en résulte une interprétation phylétique simplifiée renforçant l'intérêt biostratigraphique du groupe en améliorant considérablement son pouvoir de résolution.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1. Matériel étudié

Le matériel provient de collections anciennes conservées à Paris (Muséum National d'Histoire Naturelle – MNHN), Lyon (Centre Commun des Collections de Géologie – C3G) et Londres (Natural History Museum – NHM), mais aussi de spécimens nouveaux récoltés banc par banc par P. Hantzpergue [coll. Hantzpergue, Centre de Valorisation des Collections de l'Université de Poitiers (CVCU), Faculté des Sciences de Poitiers (FSP); Université Claude Bernard, Faculté des Sciences Lyon 1 (FSL)] et par G. Lafaurie (collection privée conservée à Figeac, Lot). Ainsi, environ 400 spécimens documentent de façon inégale les 33 espèces reconnues: 18 ne sont représentées que par un échantillonnage de 1 à 9 spécimens; 10 espèces le sont avec moins de 20 individus; 3 avec plus de 20, et seulement 2 espèces avec respectivement 35 et 51 spécimens (le nombre d'échantillons étudiés est indiqué après le nom d'espèce entre parenthèses). Toutefois certaines figurations publiées, ainsi que les collections G. Lafaurie et P. Hantzpergue, offrent, pour 1/4 du matériel, une localisation stratigraphique précise du niveau de l'horizon ou de la sous-zone permettant de caler les différentes citations de la littérature.

Les descriptions réunissent tous les échantillons représentatifs d'une espèce (vus, décrits, figurés): en effet, le matériel, peu abondant, a nécessité de concevoir l'espèce sous une forme synthétique, en associant les échantillons du haut-fond à ceux des provinces subborréale et subméditerranéenne, gommant peut-être certaines différenciations d'ordre biogéographique.

2.2. Méthode d'analyse du matériel

2.2.1. Caractères descriptifs principaux (Fig. 1)

Les mesures biométriques sont effectuées au pied à coulisse par quart de tour (Fig. 1), permettant ainsi de noter le diamètre maximum conservé (avec ou sans péristome) – noté en italique quand il est estimé –, le diamètre de l'ombilic, la hauteur du tour et son épaisseur. L'analyse de l'évolution dimensionnelle de la spire au cours de l'ontogenèse est menée à partir des rapports classiques H/D, E/D, O/D, et E/H. Pour chaque spécimen, le nombre de côtes primaires et secondaires est comptabilisé par demi-tour. La variation de ces caractères est prise en considération dans les parties descriptives et interprétatives (notamment en ce qui concerne la différenciation et l'évolution des lignées). Afin de caractériser la morphologie de la spire propre à chaque espèce, les conventions suivantes sont retenues: comme aucun Aulacostephanidae ne présente de rapport d'involution supérieur à 0,6, l'enroulement est considéré «évolute» à partir d'un rapport de 0,4, «involute» s'il est inférieur à 0,2, et «moyennement évolute/involute» entre ces deux valeurs. Le rapport H/D exprimant les variations de la hauteur de la spire en fonction du diamètre est considéré «petit» s'il est inférieur ou égal à 0,3, «grand» s'il est supérieur à 0,5, et «moyen» entre ces deux rapports.

L'ornementation des Aulacostephanidae se caractérise par la présence de côtes primaires ou de *bul-lae* périombilicales, et d'une costulation secondaire développée sur les flancs jusqu'au bord ventral. Les côtes sont décrites en fonction de leur taille: si la taille des côtes primaires représente entre 1/5 et 1/4 de la hauteur du tour, les côtes sont considérées comme «courtes»; si elle est d'environ 1/3 de la hauteur, elles sont considérées comme «de longueur moyenne», et «longues» pour une taille supérieure à 1/3 et jusqu'à 1/2 de la hauteur de la spire. Le relief costal est exprimé de la manière suivante: «émoussé» pour une costulation très atténuée, parfois juste devinée, à très faible relief; «bien marqué» pour une costulation bien visible à relief moyen, et «saillant» pour une costulation bien visible, nettement marquée, à relief important.

2.2.2. Définition ontogénétique de l'espèce (Fig. 1)

L'association des modifications dimensionnelles évocatrices des différents stades de croissance (involution, forme de la section) avec celles de l'ornementation permet de mettre en évidence quatre stades ontogénétiques: initial ou juvénile (I), intermédiaire (II), mature ou adulte (III), et parfois gérontique (IV); stades pouvant être subdivisés en phases a, b et c (Fig. 1). L'identification de ces étapes du développement, bien que parfois incomplètes notamment pour le stade I, permet d'effectuer des comparaisons morphologiques et ontogéniques entre espèces,

mais aussi entre dimorphes dans le sens où ces derniers possèdent des stades I et II communs.

2.3. Dimorphisme et taxonomie

2.3.1. Les critères caractéristiques du dimorphisme

Pour révéler l'existence du dimorphisme chez les ammonites du Jurassique, Davis *et al.* (1996), synthétisant les nombreux travaux parus depuis Callomon (1963), proposent un protocole d'identification nécessitant la prise en compte de critères biologiques, stratigraphiques et géographiques : (1) en comparant des individus adultes, (2) issus d'un même niveau stratigraphique et (3) d'un même gisement. Ils proposent également des critères morphologiques, dans la mesure où les dimorphes supposés doivent présenter : (a) une différence de taille pour chaque forme adulte ; (b) une ontogénie juvénile similaire ; (c) une ontogénie adulte différenciée (ornementation, péristome, degré d'involution, simplification des sutures). Appliqué aux Aulacostephanidae, ce protocole d'étude aboutit aux résultats résumés dans le Tableau 1. Bien qu'un dimorphisme soit très prononcé chez les différents genres d'Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur, avec des microconques pourvus d'apophyses jugales et des macroconques dont le diamètre peut être plus de dix fois supérieur à celui de leur microconque, l'association des dimorphes n'a pu être réalisée que pour un petit nombre d'espèces (Tabl. 1). En effet, l'appariement des dimorphes respectifs est argumenté par l'identité de leurs stades ontogéniques initiaux, la différenciation dimorphique ne s'exprimant que plus ou moins tardivement au cours du développement ontogénétique. La récolte d'échantillons macroconque et microconque associés en un même lieu et une même couche, se trouvant de surcroît dans un parfait état de conservation permettant la comparaison des stades initiaux, est extrêmement rare pour cette famille aux spécimens échantillonnés très peu nombreux. Des couples dimorphes sont souvent évoqués dans la littérature, mais sans description ni figuration. Les couples figurés conjointement, qui proviennent d'un même gisement et d'une même couche stratigraphique – comme *A. volgensis* [M, m] (Monks & Palmer, 2002) –, sont très rares (stratigraphie et localisation : communication personnelle de P. Palmer).

2.3.2. Les conséquences de la reconnaissance du dimorphisme sexuel

La systématique proposée par Ziegler résulte de la négation encore très répandue, à son époque, d'un dimorphisme chez les ammonites. Cette approche l'a amené à subdiviser les Aulacostephanidae en plusieurs sous-genres : *Aulacostephanites* Ziegler, 1962 ; *Aulacostephanoides* Schindewolf, 1925 ; *Aulacostephanoceras*

Ziegler, 1962 ; *Aulacostephanus* Sutner & Pompeckj *in* Tornquist, 1896 ; *Pararasenina* Spath, 1925 ; et *Xenostephanus* Arkell & Callomon, 1963. Ce dernier genre *Xenostephanus* ne sera pas réétudié, car son positionnement stratigraphique essentiellement en zone à Cymodoce (Gallois & Cox, 1976 ; Birkelund *et al.*, 1983) le place hors du cadre de cette étude.

La reconnaissance des dimorphes réalisée ici (Tabl. 1) permet d'abandonner les sous-genres dimorphiques *Aulacostephanites* (microconque) et *Aulacostephanoceras* (macroconque), au profit des genres émendés *Aulacostephanus* (composé des sous-genres *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus*) et *Aulacostephanoceras*. La simplification ainsi obtenue offre la possibilité de se rapprocher d'une conception biologique de l'espèce en intégrant les couples dimorphiques dans un même genre et dans une même lignée phylétique, et d'envisager une reconstitution des lignées plus réaliste que celle proposée par Ziegler (1962). L'écueil de présenter des formes microconques évoluant en formes macroconques, qui ressort de la phylogénie proposée par Ziegler (1962), disparaît alors. Toutefois, même en tenant compte du dimorphisme, deux problèmes subsistent : l'un est méthodologique, l'autre nomenclatural. Le premier concerne la prédominance d'un morphe dans les reconstitutions phylogénétiques, à savoir quel morphe présente les caractères ontogénétiques les plus significatifs pour argumenter une relation phylogénétique (voir infra 4.1. Individualisation et évolution des lignées). Le second est lié au nom d'espèce qu'il convient de conserver quand les dimorphes, définis par deux noms d'espèces différents, ont été identifiés et peuvent être associés.

L'existence du dimorphisme et la conception phylétique du genre ont pour conséquence logique de désigner les dimorphes d'une même espèce par le même binôme. Cette conception s'oppose à la « nomenclature parallèle » dont l'utilisation provisoire peut être justifiée lorsque la reconnaissance d'un couple dimorphique reste imprécise. En pratique, chaque diagnose spécifique comporte une définition des deux formes. Le nom de l'espèce sera suivi du symbole [M] lorsqu'il s'agit d'un individu macroconque et du symbole [m] pour un microconque. Dans le cas de dimorphes dont l'attribution spécifique était différente, le nom le plus récent tombe en synonymie : par exemple, *A. eudoxus furcatus* [M] (Ziegler, 1962), *A. rigidus* [M] (Ziegler, 1962) et *A. vologensis* [M] Khudyaev (1932), sont intégrés à l'espèce *A. undorae* [m] (Pavlow, 1886) décrite antérieurement.

Toutefois, lorsque des noms différents ont été consacrés par l'usage aux dimorphes d'un même couple, j'ai pris pour parti de conserver le nom de l'espèce la plus anciennement décrite comme le recommande le code de nomenclature ; le nom de la forme (attribué au macroconque ou au microconque suivant les cas) est précisé pour l'espèce décrite postérieurement, par exemple : *A. mutabilis* [M] (Sowerby, 1823) pour la forme macroconque, et *A. mutabilis* (Sowerby) f. *eulepidus* [m] (Schneid, 1939) pour la forme microconque.

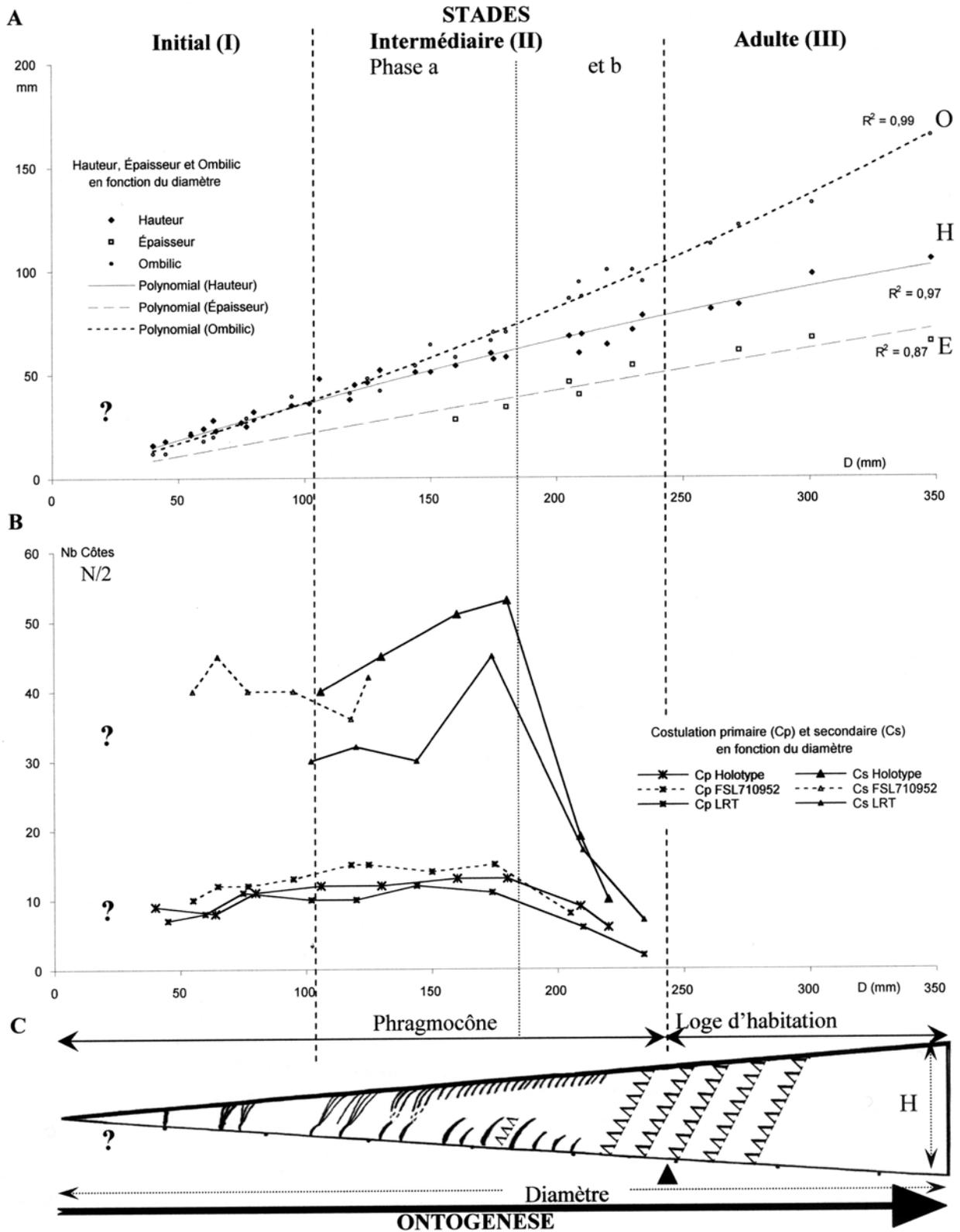


Fig. 1: Relation entre les étapes staturales et les stades ornementaux au cours de l'ontogenèse. Ex : *A. (Aulacostephanus) autissiodorensis* (Cotteau, 1853) (M).

A Courbes de régression des principaux caractères dimensionnels (hauteur : H ; épaisseur : E ; ombilic : O) par rapport au diamètre de la spire.

B Variation du nombre de côtes primaire et secondaire (N/2) par rapport au diamètre de la spire.

C Coquille schématisée déroulée. Les constriction sont représentées par des zigzags inclinés.

Dans le cas d'espèces dont les dimorphes sont des index biostratigraphiques, il convient de faire prévaloir l'usage. C'est notamment le cas du couple *A. eudoxus* [m] (d'Orbigny, 1850) et *A. yo* ([M] d'Orbigny, 1850). L'espèce *A. yo* ayant été décrite avant l'espèce *A. eudoxus* (d'Orbigny, 1850: p. 545, n° 238, pl. 210 contre p. 552, n° 242, pl. 213) devrait prévaloir. Cependant, une zone à Eudoxus, toujours usitée, ayant été définie par Neumayr dès 1873, il semble judicieux de donner priorité à l'usage biostratigraphique (l'horizon à Yo ayant été défini par Hantzpergue en 1979). Je parlerai ainsi d'*A. yo* [M] (d'Orbigny, 1850) et de son dimorphe *A. yo* f. *eudoxus* [m] (d'Orbigny, 1850).

3. SYSTÉMATIQUE

La famille des Aulacostephanidae rassemble au Kimméridgien supérieur les genres *Pararosenia*, *Aulacostephanoceras* et *Aulacostephanus*, ce dernier genre regroupant les sous-genres *Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus*. Ces taxons seront émendés ci-dessous, et seules seront décrites les espèces dont la révision récente apporte des modifications notables (Borrelli, 2011).

Ordre Ammonitida Zittel, 1884

Sous-ordre Ammonitina Hyatt, 1889

Super-famille Perisphinctoidea Steinmann, 1890

Famille Aulacostephanidae Spath, 1924

Genre *Aulacostephanus* Sutner & Pompeckj
in Tornquist, 1896

Espèce type: *Ammonites mutabilis* d'Orbigny, 1850 (non Sowerby, 1823) = *Ammonites pseudomutabilis* de Loriol, 1873.

Diagnose: Macroconque de taille moyenne (100 mm) à très grande (plus de 550 mm), enroulement évolutive à involute. Section ogivale à subovale, comprimée latéralement. Péristome simple, concave ou sinueux. Stades initial et intermédiaire généralement costés, à côtes primaires étroites, radiales ou proverses plus ou moins émoussées à saillantes, subdivisées au tiers inférieur de la hauteur. Côtes secondaires fasciculées, généralement nombreuses, interrompues sur l'aire ventrale. Dernier tour de spire très souvent dépourvu d'ornementation.

Microconque de petite taille (de 30 mm à moyenne 60 mm), à enroulement moyennement évolutive. Section subcirculaire à subovale. Péristome avec apophyses jugales plus ou moins allongées. Costulation le plus souvent radiale à proverse, présente jusqu'au péristome. Côtes ombilicales se subdivisant au tiers inférieur de la hauteur en côtes secondaires fasciculées, nombreuses, interrompues sur l'aire ventrale.

Discussion, comparaisons: Les premiers *Aulacostephanus* de la zone à Mutabilis se distinguent des *Rasenias* Salfeld, 1913 et *Eurasenia* Geyer, 1961 du Kimméridgien inférieur par la présence d'une interruption de la costulation secondaire sur l'aire ventrale, créant ainsi une bande ventrale lisse présente tout au long de l'ontogenèse, d'où leur nom tiré du latin *aulax*: «sillon», et du grec *stephan*: «couronne».

La prise en compte du dimorphisme évoqué précédemment conduit à ne conserver que deux sous-genres, constitués de couples spécifiques dimorphiques: *Aulacostephanoides* Schindewolf, 1925 et *Aulacostephanus* Sutner & Pompeckj in Tornquist, 1896. Le sous-genre *Aulacostephanoides* rassemble trois espèces de la zone à Mutabilis qui se distinguent des espèces du sous-genre *Aulacostephanus* par une costulation moins massive, moins saillante, plus dense, et par une paroi ombilicale douce et peu élevée. Le genre *Aulacostephanoceras* regroupe les espèces à costulation primaire et secondaire renforcée, à division bifurquée ou trifurquée et à paroi ombilicale abrupte. Le genre *Pararosenia* se distingue du genre *Aulacostephanus* par une livrée plus épaisse, des côtes primaires devenant, dès le stade intermédiaire, des *bullae*, et par une morphologie généralement plus massive et épaisse.

Répartition stratigraphique et géographique: Le genre *Aulacostephanus* s'individualise au Kimméridgien supérieur (Zone à Mutabilis) et s'éteint à la fin du Kimméridgien supérieur (Zone à Volgensis). Élément du domaine boréal, ce genre est mentionné dans la province subboréale (Royaume-Uni, Normandie, Pologne, plate-forme russe), sur le haut-fond ouest-européen (Quercy, Charente, bassin de Paris, Meuse, Suisse), et en province subméditerranéenne (Allemagne méridionale).

Sous-genre *Aulacostephanus* Sutner & Pompeckj
in Tornquist, 1896

Fig. 2; Pl. I, fig. 4-7; Pl. II; Pl. IV, fig. 6-8, 10

Espèce type: *Ammonites mutabilis* d'Orbigny, 1850 (non Sowerby, 1823) = *Ammonites pseudomutabilis* de Loriol, 1873

1897. *Odontoceras* Steuer (espèce-type *O. anglicus* Steuer).
1899. *Steueroceras* Cossman (espèce-type *O. anglicus* Steuer).
1962. *Aulacostephanites* Ziegler, p. 44.
1962. *Aulacostephanus* Sutner & Pompeckj in Tornquist, 1896.– Ziegler, p. 104. (*pars*)

Le sous-genre *Aulacostephanus* regroupe:

- en zone à Mutabilis, les espèces *A. mutabilis* [M] (Sowerby, 1823) et *A. mutabilis* (Sowerby) f. *eulepidus* [m] (Schneid, 1939), *A. attenuatus* [M] Ziegler, 1962, *A. circumplicatus* [M] (Quenstedt, 1888), *A. oblongatus* [M] Ziegler, 1962, *A. peregrinus* [m] Ziegler, 1962, et *A. erinus* [M] (d'Orbigny, 1850),
- en zone à Eudoxus, les espèces *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M, m] (de Loriol, 1873), *A. pseudo-*

Tableau 1 : Dimorphes identifiés chez les Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur. ▶

Prob : probable – Classement par ordre alphabétique des macroconques – C. C. P. : Conditions, Critères, Pertinence

Références bibliographiques principales évoquant les couples dimorphes :

(1) Arkell & Callomon, 1963 ; (2) Callomon & Cope, 1971 ; (3) Birkelund *et al.*, 1983 ; (4) Birkelund & Callomon, 1985 ; (5) Hantzpergue, 1989 ; (6) Schweigert & Vallon, 2005 ; (7) Scherzinger & Mitta, 2006 ; (8) Rogov, 2010 ; (9) Borrelli, 2011 (non publié).

Conditions, Critères et Pertinence de la détermination :

Critères caractéristiques du dimorphisme :

a = différence de taille entre les dimorphes - **b** = ontogénie juvénile similaire - **c** = ontogénie adulte différenciée

Conditions nécessaires pour comparer de possibles dimorphes :

1 = comparaison d'individus adultes - **2** = issus d'un même niveau stratigraphique - **3** = d'un même gisement

Pertinence de la détermination :

	Manque de données.
	Conditions et critères vérifiés.
	Comparaison incomplète : (a) de la taille, (b) des stades I et II, (c) des loges d'habitations et/ou du péristome.
	Conditions partiellement vérifiées : (1) individus immatures ou incomplets ; (2) imprécision du niveau stratigraphique (comparaison zone/sous-zone, ou sous-zone/horizon) ; (3) gisements différents, mais stratigraphie similaire.

mutabilis anglicus [M] (Steuer, 1897), *A. precontejeani* [M] n. sp., *A. contejeani* [M] (Thurmann, 1864), – en zone à Volgensis, les espèces *A. jasonoides* [M, m] (Pavlow, 1886), *A. autissiodorensis* [M] (Cotteau) et *A. hantzperguei* [M] n. sp.

Diagnose : Macroconque de taille moyenne à très grande (plus de 550 mm), enroulement évolutive à involute. Section subogivale à subcirculaire, comprimée latéralement. Péristome simple, concave ou sinueux. Deux premiers stades du développement généralement costés, à côtes primaires radiales ou proverses plus ou moins émoussées, à relief moyen, subdivisées soit au tiers inférieur de la hauteur, soit à la moitié de la hauteur. Côtes secondaires fasciculées, interrompues sur l'aire ventrale. Ornementation moyennement marquée dans les tours initiaux et moyens, évanescence puis absente en fin de croissance. Faisceaux de 3 à 4 côtes secondaires en moyenne, avec parfois des intercalaires.

Microconque de petite taille (inférieur à 50 mm), à enroulement moyennement involute à évolutive. Section subcirculaire à subovalaire. La loge d'habitation occupant jusqu'à un tour complet. Péristome à courtes apophyses jugales précédées d'une constriction. Ornementation plus ou moins marquée. Côtes primaires occupant 1/3 de la hauteur dans les tours initiaux, puis la moitié ; radiales à proverses plus ou moins émoussées et à relief moyen. Faisceaux de 3 à 4 côtes secondaires proverses à flexueuses, dont la densité augmente sur la loge d'habitation.

Discussion, comparaisons : Les *Aulacostephanus* du Kimméridgien supérieur se distinguent des *Rasenioides* Schindewolf, 1925, des *Rasenia* Salfeld, 1913 et *Euraseunia* Geyer, 1961 du Kimméridgien inférieur, par la présence d'une interruption de la costulation secondaire sur l'aire ventrale.

Comparés aux *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanoceras* et *Pararasenia*, les *Aulacostephanus* présentent des caractéristiques morphologiques intermédiaires. Alors que la densité costale secondaire est moyenne chez ces derniers, elle est forte chez les *Aulacostephanoides*, et plus faible chez les *Aulacostephanoceras* et *Pararasenia*. A l'inverse, le relief costal est moyen chez les *Aulacostephanus*, faible chez les *Aulacostephanoides* et fort chez les *Aulacostephanoceras* et les *Pararasenia*.

Répartition stratigraphique et géographique : Attestés de la zone à Mutabilis à la zone à Volgensis, les *Aulacostephanus* sont présents dans le domaine boréal notamment dans sa province subboréale (Royaume-Uni, Normandie, Pologne, plate-forme russe), et sur le haut-fond ouest-européen (Quercy, Charente, bassin de Paris, Meuse, Suisse) lorsqu'il est sous influence subboréale, mais aussi en province subméditerranéenne (Allemagne méridionale).

1- Lignée principale d'*Aulacostephanus mutabilis* (Sowerby) - *A. jasonoides* (Pavlow)

Fig. 2 ; Pl. I, fig. 4-7 ; Pl. II, fig. 2, 3 ; Pl. IV, fig. 6

En zone à Mutabilis, elle est constituée d'*A. mutabilis* [M] (Sowerby, 1823) et *A. mutabilis* (Sowerby) f. *eulepidus* [m] (Schneid, 1939), *A. attenuatus* [M] Ziegler, 1962, *A. circumplicatus* [M] (Quenstedt, 1888), *A. oblongatus* [M] Ziegler, 1962, *A. peregrinus* [m] Ziegler, 1962, en zone à Eudoxus d'*A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M, m] (de Loriol, 1873) et *A. pseudomutabilis anglicus* [M] (Steuer, 1897), puis en zone à Volgensis d'*A. jasonoides* [M, m] (Pavlow, 1886).

Cette lignée présente, entre les espèces de la base de la zone à Mutabilis et celles de la zone à Eudoxus, une transformation graduelle de la section, de l'involution et de l'ornementation. Formes macroconques et micro-

Désignation des espèces		Détermination						
Forme macroconque (M)	Forme microconque (m)	Références	C. C. P.					
Genre AULACOSTEPHANOCERAS		Auteur	a	b	c	1	2	3
<i>A. yo</i> (d'Orbigny)	<i>A. eudoxus eudoxus</i> (d'Orbigny)	9						
<i>A. volgensis</i> (Vischniakoff) Synonymie <i>A. fallax</i> Ziegler	<i>A. volgensis</i> (Vischniakoff)	2, 4, 7, 9						
<i>A. undorae</i> (Pavlow) Synonymie <i>A. volongensis</i> Khudyaev et <i>A. rigidus</i> Ziegler	<i>A. undorae</i> (Pavlow) et <i>A. subundorae</i> (Pavlow)	7, 9						
		6, 9						
<i>A. sosvaensis</i> (Sasonov)	<i>A. sosvaensis</i> (Sasonov)	5						
?	<i>A. pusillus pusillus</i> Ziegler							
?	<i>A. pusillus dossennus</i> (Ziegler)							
? Prob. <i>A. pinguis</i> (Durand)	? Prob. <i>A. phorcus</i> (Fontannes)	9						
?	<i>A. mammatus</i> Ziegler							
<i>A. kirghisensis</i> (d'Orbigny)	<i>A. kirghisensis</i> (d'Orbigny)	8						
<i>A. eudoxus eudoxus</i> (d'Orbigny)	<i>A. eudoxus eudoxus</i> (d'Orbigny)	9						
?	<i>A. eudoxus elegans</i> (Ziegler)							
Genre AULACOSTEPHANUS		Auteur	a	b	c	1	2	3
Sous-genre AULACOSTEPHANUS								
<i>A. pseudomutabilis pseudomutabilis</i> (de Loriol)	<i>A. pseudomutabilis pseudomutabilis</i> (de Loriol)	9						
<i>A. pseudomutabilis anglicus</i> (Steuer)	?							
<i>A. precontejeani</i> n. sp.	?							
?	<i>A. peregrinus</i> Ziegler							
<i>A. oblongatus</i> Ziegler	? Prob. <i>A. peregrinus</i> Ziegler	9						
<i>A. mutabilis</i> (Sowerby)	<i>A. eulepidus</i> (Schneid)	1, 2, 3, 4, 5, 9						
<i>A. jasonoides</i> (Pavlow)	<i>A. jasonoides</i> (Pavlow)	7, 9						
<i>A. hantzperguei</i> n. sp.	?							
<i>A. erinus</i> (d'Orbigny)	?							
<i>A. contejeani</i> (Thurmann)	?							
<i>A. circumplicatus</i> (Quenstedt)	? Prob. <i>A. eulepidus</i> (Schneid)	9						
<i>A. autissiodorensis</i> (Cotteau)	?							
<i>A. attenuatus</i> Ziegler	?							
Sous-genre AULACOSTEPHANOIDES		Auteur	a	b	c	1	2	3
?	<i>A. variocostatus</i> Ziegler							
<i>A. linealis</i> (Quenstedt)	<i>A. linealis</i> (Quenstedt)	3, 5, 9						
<i>A. desmonotus</i> (Oppel)	<i>A. desmonotus</i> (Oppel)	2, 3, 9						
Genre PARARASENIA		Auteur	a	b	c	1	2	3
<i>P. zacatecanus</i> (Burekhardt)	?							
<i>P. quenstedti</i> (Durand)	?							
<i>P. hybridus</i> (Ziegler)	<i>P. hybridus</i> (Ziegler)	7, 9						
<i>P. crassicosta</i> (Durand)	?							
<i>P. calvescens</i> Ziegler	<i>P. semieudoxus</i> (Schneid)	9						

conques moyennement évoluées (O/D: 0,37) devenant involuées pour les macroconques (O/D: 0,25). Section subcirculaire à subovale devenant ovale allongée et comprimée chez les macroconques (E/H: 0,7 puis 0,5) de la zone à Eudoxus. Aire ventrale relativement large, puis plus étroite. Ornementation vigoureuse: côtes primaires occupant 1/3 de la hauteur du tour; côtes secondaires nombreuses (entre 40 et 50),

présentes au moins jusqu'à la loge d'habitation, voire jusqu'au péristome pour le microconque. L'indice de division costale est de 5 pour le macroconque, de 4 pour le microconque. L'ornementation est prononcée, mais reste fine. Cette ornementation devient moins vigoureuse pour les espèces de la fin de la zone à Mutabilis, ainsi que pour celles des zones à Eudoxus et à Volgensis; les côtes primaires s'allongent, occupant 1/3 à 1/2 de la hau-

teur de la spire, sauf pour *A. pseudomutabilis anglicus* et *A. jasonoides* qui ont des côtes primaires courtes (1/4 de la hauteur). Les macroconques sont de taille moyenne, à grande – plus de 400 mm pour *A. mutabilis* (Sowerby) et *A. attenuatus* Ziegler.

Pour l'ensemble de la zone à Mutabilis, deux microconques ont été identifiés: *A. mutabilis* f. *eulepidus* et *A. peregrinus*.

– *A. mutabilis* f. *eulepidus* [m] (Schneid) (16 éch.) (Pl. I, fig. 4) se caractérise par une paroi ombilicale abrupte, une livrée radiale devenant au stade intermédiaire plus marquée et dense, avec une division costale quadrifurquée. Les apophyses jugales sont fines et courtes.

– *A. peregrinus* [m] Ziegler (6 éch.), de taille plus petite (35 mm), présente une ornementation moins dense, des côtes secondaires essentiellement proverses se divisant presque exclusivement en trois, et une livrée primaire plus massive et concave sur la loge d'habitation.

Ces microconques se différencient des *Rasenioides* ancestraux par la présence d'une bande ventrale lisse, des microconques du sous-genre *Aulacostephanoides* par leurs côtes ombilicales nombreuses dès le stade juvénile. Les microconques contemporains du genre *Aulacostephanoceras*, *A. pusillus dossennus* et *A. pusillus pusillus* possèdent des côtes secondaires plus massives et saillantes, deux fois moins nombreuses et en majorité bifurquées.

En zone à Mutabilis, les macroconques exprimeraient une forte variabilité depuis la morphologie type «mutabilis», jusqu'à l'extrême observable chez *A. attenuatus*, caractérisé par une absence presque totale de la costulation.

– *A. mutabilis* [M] (Sowerby) (10 éch.) se définit par deux morphes: l'un de petite taille, à côtes secondaires nombreuses et au stade intermédiaire court; l'autre de grande taille (Pl. I, fig. 5), à costulation moitié moins dense et au stade intermédiaire plus long. Tous les échantillons présentent une fin de phragmocône et une loge d'habitation sans ornementation.

– *A. attenuatus* [M] Ziegler (7 éch.) (Pl. I, fig. 7): les côtes primaires sont fines et très émoussées, voire parfois absentes; au stade intermédiaire, seules les côtes secondaires apparaissent sur le haut du flanc.

– *A. circumplicatus* [M] (Quenstedt) (10 éch.) (Pl. I, fig. 4) a au stade initial des côtes primaires courtes (1/4 de la hauteur de la spire) qui, au stade intermédiaire, s'allongent jusqu'au tiers de la spire et se transforment en petites *bullae*. Au stade adulte, les côtes secondaires persistent seules sur la loge d'habitation.

– *A. oblongatus* [M] Ziegler (2 éch.) montre une involution plus forte (O/D: 0,3), une hauteur de la spire plus grande (H/D: 0,4), des côtes primaires longues (1/2 de la hauteur) en phase b du stade intermédiaire, et des côtes secondaires présentes jusqu'au péristome.

– *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M, m] (de Loriol) (15 éch.). Microconque de petite taille (25 mm), côtes primaires de longueur moyenne, étroites, à faible relief, à section faiblement émoussée, radiales et concaves,

fasciculées en 4 à 5 côtes secondaires. Croissance rapide de la hauteur de la spire. Macroconque (Pl. II, fig. 2) à section subovale comprimée à flancs plats. Côtes primaires très fines, passant du tiers de la hauteur de la spire au stade initial à la moitié au stade final. Développement de constrictions sur la loge d'habitation.

Les deux espèces suivantes ne sont connues que par leurs deux premiers stades de développement.

– *A. pseudomutabilis anglicus* [M] (Steuer) (7 éch.) (Pl. II, fig. 3) se caractérise par des côtes primaires courtes (1/4 de la hauteur de la spire) et fines, et des côtes secondaires fines, flexueuses et serrées. La section est subtrapézoïdale au stade initial et devient ovale allongée, étroite, avec une hauteur deux fois plus importante que l'épaisseur.

– *A. jasonoides* [M] (Pavlow) (12 éch.) (Pl. IV, fig. 6) présente une section trapézoïdale deux fois plus haute que large; les côtes primaires, courtes, sont proverses et concaves. Avec un indice de division costale de 4 à 6, les côtes secondaires, flexueuses, sont nombreuses et serrées. Scherzinger & Mitta (2006) citent *A. jasonoides* [M, m], mais sans figuration ni description de la forme microconque.

Les espèces de la lignée principale d'*A. mutabilis* se distinguent de la lignée dérivée d'*A. contejeani* par la présence d'une bande ventrale lisse dans les tours internes, des *Aulacostephanoceras* et *Pararasenaria* par une costulation moins puissante et plus dense.

2 - Lignée dérivée *A. erinus* (d'Orbigny) -
A. contejeani (Thurmann)
Fig. 2; Pl. II, fig. 1, 4-7

– *Aulacostephanus erinus* [M] (d'Orbigny, 1850) (5 éch.) (Pl. II, fig. 1)

Lt V. 1850. *Ammonites Erinus* d'Orbigny, 1847.– d'Orbigny, p. 549-551, pl. 212.

? 1864. *Ammonites Erynus* d'Orbigny, 1847.– Thurmann & Etallon, p. 78-79, pl. 3, fig. 10.

Cit. ? 1945. *A. Waidelichi* n. ssp.– Aldinger, p. 128, 130.

1962. *Aulacostephanus (Aulacostephanus) pseudomutabilis sagittatus* n. sp.– Ziegler, p. 111-113, Taf. 16, fig. 1-3; Abb. 17g, 53a.

V. 1994. *Aulacostephanus erinus* (d'Orbigny, 1850).– Hantzpergue in Fischer, p. 180, pl. 79, fig. 4a, b.

Non 1982. *A. (A) pseudomutabilis sagittatus* Ziegler.– Debrand-Passard, p. 127 (L), p. 216, pl. 19, photo 2 (*Aulacostephanus contejeani*).

Lectotype: Original dans d'Orbigny (1850), pl. 212, fig. 1 à 3, Collection d'Orbigny, n° 4603, MNHN n° R4162, Paris.

Locus typicus: Villerville, Calvados, France.

Stratum typicum: Kimméridgien supérieur, probablement sous-zone à Orthocera.

Diagnose: Macroconque de grande taille. Paroi ombilicale abrupte mais petite, bord ombilical étroit et court; enroulement moyennement involute (moyenne

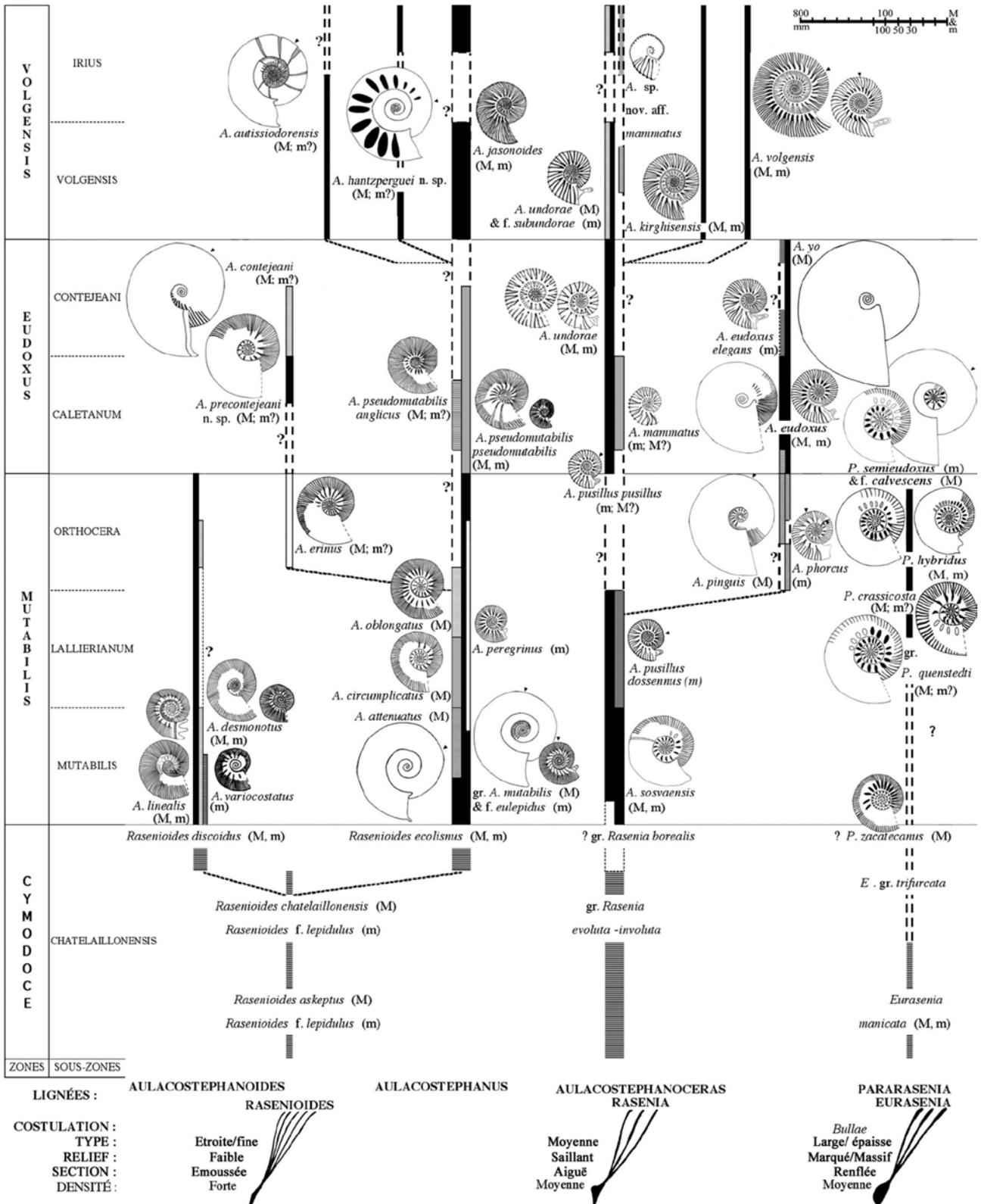


Fig. 2: Différenciation et évolution des Aulacostephanidae (Zone à Cymodoce d'après Hantzpergue, 1989).

Traits noirs, gris, hachures et pointillés : chron des différentes espèces.

► Début de la loge d'habitation pour des individus complets et adultes.

Péristome en pointillé : péristome inconnu ou non identifié pour un individu adulte complet.

O/D de 0,25), section subovale à subogivale. Côtes primaires longues, fines, à faible relief dans les tours internes, puis émoussées. Ornementation fasciculée à mi-hauteur des flancs. Aire ventrale lisse.

Description : Trois stades ontogénétiques peuvent être distingués :

- stade initial avant 40 mm, non observé,
- stade intermédiaire, de 40 à 120 mm, avec une augmentation de l'indice de division costale de 4 à 5 ; des côtes primaires longues couvrant 1/2 de la hauteur du tour et des côtes secondaires qui s'émoussent peu à peu au milieu du flanc,
- stade adulte avec des côtes primaires concaves, non reliées aux côtes secondaires devenues plus larges, moins marquées et faiblement proverses. Puis, vers 150-160 mm, disparition des côtes primaires.

Rapports et différences : Ziegler (1962) crée la sous-espèce *A. pseudomutabilis sagittatus*, sans avoir observé *Ammonites erinus* d'Orbigny. Il s'avère que son espèce s'intègre pleinement dans la variabilité de cette dernière ; elle entre donc en synonymie d'*Aulacostephanus erinus* (d'Orbigny, 1850). Effectivement très similaire à *A. pseudomutabilis* (de Loriol, 1873) par sa costulation dans les tours internes, *A. erinus* se différencie cependant par des côtes primaires moins saillantes, et une ornementation moins marquée et plus épaisse. La longueur des côtes primaires est similaire à celle d'*A. contejeani* (Thurmann, 1864), mais *A. erinus* se distingue de cette dernière par une aire ventrale lisse et un ombilic plus ouvert.

Répartition géographique et stratigraphique : Attestée en Allemagne et dans le Bassin parisien d'après Ziegler (1962), elle est aussi présente en Normandie et dans le Lot. Sa position stratigraphique se limite au sommet de la sous-zone à Orthocera et à la base de la sous-zone à Caletanum.

- *Aulacostephanus precontejeani* [M] n. sp. (1 éch.) (Pl. II, fig. 5)

Holotype : macroconque collection Lafaurie (Figeac).

Plastotype : FSL 710957 Univ. Lyon 1, Pl. II, fig. 5.

Derivatio nominis : De la ressemblance avec *A. contejeani* (Thurmann).

Locus typicus : Pont de Rhodes, Lot, France.

Stratum typicum : zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, horizon à Quercynum.

Diagnose : Macroconque de grande taille dépassant les 300 mm. Paroi ombilicale haute, abrupte, mais avec un bord ombilical convexe et large. Section subovale haute, à flanc faiblement bombé. Costulation primaire relativement large et longue.

Description : Le stade initial n'est pas connu. Seuls deux stades ontogénétiques ont été observés :

- une partie du stade intermédiaire, entre 190 et 280 mm, avec des côtes primaires s'allongeant progressivement d'1/3 à 1/2 de la hauteur, et se partageant en quatre côtes secondaires larges, proverses

et concaves. Le contact entre les côtes primaires et secondaires est très atténué,

- stade adulte à partir de 280 mm, dépourvu de toute ornementation.

Rapports et différences : La description de l'espèce repose sur un unique individu. Il s'agit du phragmocône d'un grand spécimen présentant une forme voisine d'*Aulacostephanus contejeani* (Thurmann). L'individu FSL710957 présente globalement les caractéristiques d'*A. contejeani* quant à l'ornementation et à sa morphologie générale. Il ne diffère nettement que par deux points : sa localisation stratigraphique au sommet de la sous-zone à Caletanum, dans l'horizon à Quercynum, et une involution moindre (il est moyennement involute avec un rapport O/D de 0,24, alors que tous les échantillons de *A. contejeani* sont involutes avec un rapport O/D de 0,15 en moyenne). Ces deux aspects suggèrent que *A. precontejeani* est un précurseur d'*A. contejeani*. *A. yo* (d'Orbigny, 1850) présente un ombilic encore plus étroit (O/D = 0,13) et abrupt. *A. precontejeani* n. sp. se différencie d'*A. pseudomutabilis pseudomutabilis* (de Loriol) par une costulation plus large et une section ovale.

Répartition géographique et stratigraphique : La présence de l'espèce est attestée sur le haut-fond ouest-européen par le spécimen du Lot (FSL710957) dans la zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, horizon à Quercynum.

- *A. contejeani* [M] (Thurmann) (13 éch.) (Pl. II, fig. 4, 6, 7) se distingue par l'absence de la bande ventrale lisse jusqu'au stade intermédiaire. Paroi ombilicale haute, déclive au stade initial puis arrondie ; bord ombilical convexe et large. Section ogivale. Grandes et longues côtes primaires.

Les deux dernières espèces de cette lignée se différencient des autres *Aulacostephanus* et *Aulacostephanoceras* par l'absence de la bande ventrale lisse aux deux premiers stades du développement, et des *Pararasenia* par la faiblesse de leur ornementation.

3 - *A. autissiodorensis* (Cotteau) et

A. hantzperguei n. sp.

Fig. 2, Pl. IV, fig. 10 ; Pl. IV, fig. 7-8

Deux macroconques de grande taille, évolutives, sont identifiées pour la base de la zone à Volgensis ; leurs microconques respectifs ne sont pas connus.

- *Aulacostephanus autissiodorensis* [M] (3 éch.), brièvement décrit par Cotteau (1853), est représenté et décrit de manière détaillée en 1868 par de Loriol & Cotteau. Cependant, dès 1872, la forte variabilité d'*A. autissiodorensis* est soulignée par de Loriol *et al.* (p. 38, pl. 4, fig. 4) :

«L'un des individus de la Haute-Marne que j'ai fait re-

présenter a les côtes bien plus saillantes que celles de l'exemplaire type, ce qui, au premier abord, lui donne une apparence très différente; mais la disposition de ces côtes restant identique, **il faut voir là une légère variation individuelle, ou peut-être simplement le résultat d'un état de conservation plus parfait.** »

Ainsi jusqu'aux années 1980, cette conception de la variabilité intraspécifique conduit les auteurs à associer à *A. autissiodorensis* deux formes morphologiques différentes: l'une présentant une ornementation qui disparaît bien avant la loge d'habitation, et l'autre avec une costulation vigoureuse jusqu'au péristome. En 1983, Hantzpergue & Lafaurie (p. 607) évoquent clairement la confusion spécifique sous-jacente :

«Il s'individualise [...] de grands *Aulacostephanus* (*Aulacostephanoceras*) *autissiodorensis* (Cotteau). **Cette dernière espèce semble avoir été trop largement interprétée.** Son holotype provenant de l'Yonne (Ziegler, 1962, Abb. 51, zu S. 102) est identique aux spécimens récoltés dans le Quercy. En revanche, les individus provenant de la zone à *Autissiodorensis* du Dorset (Ziegler, 1962, Abb. 52, zu S. 102; Callomon *et al.*, 1971, pl. 8, fig. 1) **se différencient principalement par un enroulement plus évolutive et une ornementation plus vigoureuse et persistante: ils appartiennent probablement à une espèce voisine** dont la répartition se limiterait au domaine boréal. »

Le nouveau matériel disponible offre désormais la possibilité de bien différencier deux formes macroconques pour deux espèces distinctes: *A. autissiodorensis* [M] (Cotteau) et *A. volgensis* [M] (Vischniakoff).

Aulacostephanus autissiodorensis (Cotteau, 1853) (Pl. IV, fig. 10) n'est connu que par son macroconque et se caractérise par sa grande taille (350 mm de diamètre). Moyennement évolutive à évolutive (O/D: 0,38). Tours peu recouvrants. Section subovale à ovale (E/H: 0,66); flancs plats, à faiblement bombés. Plus forte épaisseur du flanc au tiers proximal de la hauteur, puis au milieu du flanc sur la loge d'habitation. Bord ombilical arrondi, étroit, parfois en surplomb; paroi élevée, abrupte. Costulation fine dans les tours internes, de longueur moyenne, puis couvrant la moitié du flanc. Absence de costulation sur la loge d'habitation, mais présence de constriction proverses.

Recentrer la définition d'*A. autissiodorensis* (Cotteau) en excluant les spécimens entièrement costés, désormais attribués à *A. volgensis* [M] (Vischniakoff), révèle une espèce ayant une répartition géographique réduite, pour le moment restreinte à la France (Lot, Meuse, Yonne), avec une position stratigraphique limitée à l'horizon à *Autissiodorensis* (sous réserve que les différentes citations antérieures d'*A. autissiodorensis* soient toutes assimilables à *A. volgensis* [M]).

- *Aulacostephanus hantzperguei* n. sp. (5 éch.) (Fig. 2; Pl. IV, figs 7-8)
2010. *Aulacostephanus* sp. nov. [M] - Rogov, p. 110, pl. 6, fig. 1.

Holotype: macroconque coll. Lafaurie (Figeac);
Plastotype: FSL 710951 Univ. Lyon 1.

Paratype: macroconque complet: Ech. N15 Se 47; coll. Lafaurie (Figeac).

Locus typicus: Garrisou, Labastide Murat, Lot, France.

Stratum typicum: Kimméridgien supérieur, zone à *Volgensis*, sous-zone à *Volgensis*, horizon à *Autissiodorensis*.

Derivatio nominis: En hommage à Pierre Hantzpergue, professeur à l'Université Claude-Bernard Lyon 1.

Diagnose: Macroconque de grande taille (290 à 385 mm de diamètre), moyennement évolutive (O/D = 0,4), aux tours peu recouvrants. Section ovale à flancs plats, s'épaississant sur la loge d'habitation et devenant subovale à flancs bombés, de plus forte épaisseur du milieu au tiers distal de la hauteur. Bord ombilical arrondi, doux, paroi peu élevée et déclive, plus abrupte à partir de la loge d'habitation.

Costulation fine dans les tours internes; sur la loge d'habitation, *bullae* larges, épaisses, onduleuses sur toute la hauteur du flanc; absence des côtes secondaires.

Description: Trois stades ontogéniques sont observés :

- stade initial, observé de 50 à 85 mm, à côtes primaires fines, peu marquées, longues, radiales à rétroverses, légèrement concaves. La subdivision costale n'a pas été observée; cependant, des côtes secondaires moyennement serrées, nombreuses, bien marquées et moyennement épaisses sont discernables (Pl. IV, fig. 7).
- stade intermédiaire, de 90 à 200 mm: les côtes primaires disparaissent et sont remplacées par des ondulations qui se transforment en larges *bullae* onduleuses. Ces dernières ne sont pas reliées avec les côtes secondaires qui, sur le tiers distal, s'estompent progressivement.
- stade adulte sur la loge d'habitation, avec des *bullae* simples et massives dont le relief et la taille augmentent graduellement pour occuper les 2/3 de la hauteur du flanc (Pl. IV, fig. 8).

Rapports et différences: L'espèce se distingue de tous les autres *Aulacostephanus* et *Aulacostephanoceras* macroconques de la zone à *Volgensis* et à *Eudoxus* par des *bullae* massives, occupant l'ensemble du flanc sur la loge d'habitation au stade adulte.

Répartition géographique et stratigraphique: Présent à la base de la zone à *Volgensis*, *Aulacostephanus hantzperguei* n. sp. serait attesté jusqu'à la fin du Kimméridgien supérieur dans le Lot et en Russie (Rogov, 2010).

Sous-genre *Aulacostephanoides* Schindewolf, 1925

Fig. 2; Pl. I, fig. 1 à 3

Espèce type: *Ammonites desmonotus* Oppel, 1863, p. 241, Tab. 67, fig. 1a-b.

1925. *Aulacostephanoides* Schindewolf, p. 339.

1962. *Aulacostephanoides* Schindewolf, 1925.– Ziegler, p. 50. (pars)

Ce sous-genre regroupe les espèces *A. linealis* [M, m] (Quenstedt, 1888) - *A. desmonotus* [M, m] (Oppel, 1863) - *A. variocostatus* [m] Ziegler, 1962, toutes de la zone à *Mutabilis*.

Diagnose émondée: Macroconque de taille moyenne (150 mm). Section subovale à ovale comprimée. Retombée ombilicale douce. Enroulement essentiellement involute. Ornementation atténuée voire absente dans les tours initiaux, puis très fine et à faible relief. Côtes secondaires fines, nombreuses et serrées, ne traversant pas l'aire ventrale.

Microconque de petite taille (de 40 mm à 60 mm), enroulement involute. Section subovale à ovale comprimée. Paroi ombilicale douce, parfois à flancs légèrement bombés. Aire ventrale plus ou moins arrondie non traversée par les côtes secondaires. Péristome à petites apophyses jugales. Ornementation plus ou moins marquée. Côtes primaires fines, parfois éloignées du bord ombilical; radiales à proverses, à très faible relief et à section émoussée. Côtes secondaires proverses à flexueuses, nombreuses. Indice de division costale supérieur ou égal à six.

Discussion, comparaisons: Avec en moyenne presque 60 côtes secondaires par demi-tour, souvent très peu marquées, les espèces du sous-genre *Aulacostephanoides* se distinguent de celles d'*Aulacostephanus* (qui en ont environ 37) ou des *Aulacostephanoceras* (avec une moyenne de 29), ainsi que par une paroi ombilicale douce et peu élevée. Si la morphologie de la paroi est assez voisine de celle des *Pararasia*, la costulation massive et épaisse de ces dernières les sépare toutefois des *Aulacostephanoides*. La présence d'une bande ventrale lisse tout au long de l'ontogénèse différencie les *Aulacostephanoides* des autres *Aulacostephanidae* du Kimméridgien inférieur (*Rasenia* Salfeld, 1913; *Eurasenia* Geyer, 1961 et *Rasenioides* Schindewolf, 1925).

Répartition stratigraphique et géographique: A ce jour, les espèces du sous-genre *Aulacostephanoides* sont connues essentiellement dans la province subboréale, et plus ou moins épisodiquement sur le haut-fond ouest-européen, en zone à *Mutabilis*.

1 – Lignée d'*Aulacostephanoides linealis* (Quenstedt)
Fig. 2; Pl. I, fig. 1-3

Elle rassemble les espèces *A. linealis* [M, m] (Quenstedt, 1888) - *A. desmonotus* [M, m] (Oppel, 1863) - *A. variocostatus* [m] Ziegler, 1962 de tailles moyennes (< à 200 mm) pour les macroconques. Formes macroconques et microconques involutes (O/D: 0,26), de section subovale à ovale comprimée, zone ventrale plutôt

étroite à bande lisse, avec une ornementation atténuée, voire absente dans les tours initiaux, puis très fine et à faible relief. Dans la famille des *Aulacostephanidae* du Kimméridgien supérieur, les *Aulacostephanoides* possèdent la plus forte densité en côtes secondaires (55 par demi-tour en moyenne pour le macroconque; 60 pour le microconque) et le rapport côtes secondaires/primaires le plus élevé (de 6 à 6,5). Les microconques présentent une livrée primaire et secondaire jusqu'au péristome, alors que pour les macroconques, les côtes primaires tendent à disparaître au cours du dernier stade de développement.

– *A. linealis* [m, M] (Quenstedt) (16 éch.) se singularise par la plus forte involution, des côtes primaires très fines, voire absentes au stade initial, s'allongeant au stade intermédiaire du tiers à la moitié de la hauteur sur des flancs subparallèles presque plats (Pl. I, fig. 1 et 2).

– *A. desmonotus* [m, M] (Oppel) (13 éch.), d'enroulement moyennement involute, présente des flancs faiblement bombés, avec une livrée primaire éloignée du bord ombilical dont la taille, bien que petite (1/4 de la hauteur), est bien marquée (presque saillante) et devient moyenne au stade intermédiaire (Pl. I, fig. 3).

– *A. variocostatus* [m] Ziegler (3 éch.) présente un stade intermédiaire sans costulation primaire, similaire à *A. linealis*. Par contre, au stade adulte, avec un enroulement moyennement involute et une livrée primaire courte, puis de longueur moyenne – la section costale devenant plus aiguë –, elle est similaire au stade intermédiaire d'*A. desmonotus*. Sa section est subcirculaire.

Ces espèces se distinguent des *Aulacostephanus* de la lignée d'*A. mutabilis* (Sowerby) par une livrée plus dense (en moyenne 58,5 côtes secondaires contre environ 40, pour 9 côtes primaires), moins marquée et une involution plus forte. *Aulacostephanoceras* et *Pararasia* présentent une ornementation beaucoup plus vigoureuse et moins dense.

Genre *Aulacostephanoceras* Ziegler, 1962

Fig. 2; Pl. III, IV, fig. 1-5, 9

Espèce type: *Ammonites eudoxus* d'Orbigny, 1847, p. 352, pl. 213, fig. 5, 6.

1962. Subgenus *Aulacostephanoceras* n. subgen. Ziegler, p. 68 (sous-genre type *Ammonites eudoxus* d'Orbigny).

Diagnose émondée: Macroconque de taille moyenne à très grande (jusqu'à 800 mm). Enroulement involute à évolue. Section ovale à ogivale ou subhexagonale. Bord ombilical abrupt et haut. Zone ventrale large à aiguë. Ornementation généralement saillante, bien marquée. Côtes primaires courtes (1/4 de la hauteur), de longueur moyenne (1/3 de la hauteur), souvent radiales; côtes secondaires bifurquées ou fasciculées plus ou

moins épaisses, se terminant parfois de façon tuberculée sur le bord ventral, mais toujours interrompues sur l'aire ventrale. Loge d'habitation avec ou sans livrée. Péristome simple, concave ou sinueux.

Microconque de petite taille (40 mm) à taille moyenne (100 mm). Enroulement moyennement évolutive. Section circulaire à subovale ou subtrapézoïdale. Paroi ombilicale abrupte, à flancs plus ou moins bombés. Bord ventral convexe. Aire ventrale formant un méplat ou étant faiblement arrondie, avec des côtes secondaires interrompues et pouvant être tuberculées sur le bord ventral. Ornementation présente jusqu'à la fin d'une loge d'habitation terminée par des apophyses jugales plus ou moins longues précédées d'une constriction. Ornementation bien marquée. Côtes primaires occupant 1/4 à 1/3 de la hauteur dans les tours initiaux : radiales à proverses, nettement saillantes, aiguës, bifurquées à fasciculées, se divisant de 2 à 4 côtes secondaires proverses à flexueuses.

Discussion, comparaisons : Au sein du genre *Aulacostephanoceras*, trois lignées sont différenciables :

- La lignée principale d'*A. sosvaensis* [M] (Sasonov) - *A. undorae* [M, m] (Pavlow),
- La lignée dérivée *A. pinguis* (Durand) - *A. yo* (d'Orbigny),
- Les espèces *A. kirghisensis* (d'Orbigny) et *A. volgensis* (Vischniakoff).

En zone à Eudoxus, les macroconques de la lignée dérivée du groupe d'*A. eudoxus* deviennent de plus en plus involutes et à section ogivale, morphologie très similaire aux *Aulacostephanus* de la lignée dérivée se terminant avec *Aulacostephanus contejeani*. La vigueur du relief costal différencie les *Aulacostephanoceras* des autres Aulacostephanidae. Ce renforcement costal atteint sa plus grande vigueur chez les espèces du groupe d'*A. undorae*; cette dernière possédant la plus faible densité costale de tous les Aulacostephanidae.

Répartition stratigraphique et géographique : Le genre *Aulacostephanoceras* s'individualise au Kimméridgien supérieur dans la zone à Mutabilis et se prolonge dans la zone à Volgensis. Mentionnés de l'Oural au Dorset, les *Aulacostephanoceras* présentent une fréquence plus importante dans cette province subboréale, et plus ou moins épisodiquement sur le haut-fond ouest-européen quand celui-ci se trouve sous influence subboréale.

1 – Lignée principale d'*Aulacostephanoceras sosvaensis* (Sasonov) - *A. undorae* (Pavlow)

Fig. 2; Pl. III, fig. 1, 9; Pl. IV, figs 1-3

Constituée d'*A. sosvaensis* [M] (Sasonov, 1960), *A. pusillus dossennus* [m] Ziegler, 1962, *A. pusillus pusillus* [m] Ziegler, 1962, *A. mammatus* [m ?] Ziegler, 1962 et *A. undorae* [m, M] (Pavlow, 1886), depuis la zone à Mutabilis à la zone à Volgensis, cette lignée se caractérise par des espèces moyennement évolutives qui, en général,

possèdent des côtes primaires courtes, couvrant entre 1/5 et 1/4 de la hauteur de la spire, avec des côtes secondaires se terminant de façon tuberculée sur le bord ventral.

– *A. sosvaensis* [m, M] (Sasonov) (3 éch.) se distingue des *Aulacostephanus* contemporains par une costulation moins dense (30 côtes secondaires en moyenne par demi-tour), mais plus marquée; les côtes primaires sont saillantes dans les tours internes et deviennent plus larges au stade intermédiaire, tout en restant aiguës. Le couple dimorphique est reconnu par Hantzpergue (1989), sans description, ni figuration.

– *A. pusillus dossennus* [m] Ziegler (5 éch.) (Pl. III, fig. 1), microconque moyennement évolutive de petite taille (40 mm). Côtes primaires moyennes, saillantes, aiguës, plus nombreuses sur la loge d'habitation (11 contre 8 au stade intermédiaire), se subdivisant en 3 côtes secondaires radiales puis convexes.

– *A. pusillus pusillus* [m] Ziegler (10 éch.) (Pl. IV, fig. 1), microconque de petite taille (inférieur à 40 mm), à section circulaire avant 20 mm, puis subcirculaire. Flancs bombés à côtes primaires de longueur moyenne, aiguës, se partageant de façon bifurquée, parfois trifurquée au stade intermédiaire. Au stade adulte, sur la loge d'habitation, elles sont uniquement bifurquées et souvent dissymétriques.

– *A. mammatus* [m ?] Ziegler (2 éch.) (Pl. III, fig. 9) a des côtes primaires bifurquées, courtes et pointues. Toutefois, chaque côte secondaire semble se dédoubler pour se rejoindre sur le bord ventral en une protubérance. Aucun spécimen complet et adulte n'est connu.

– *A. undorae* [m, M] (Pavlow) (18 éch.). Souvent confondue avec l'espèce *A. volgensis* [m] (Vischniakoff), *A. undorae* peut être différenciée en revenant à une interprétation stricte de la diagnose originelle. Dans la diagnose d'*A. undorae*, Pavlow précise : « ces tubercules donnent naissance chacun à deux côtes (rarement à une seule) », description fidèle à la représentation qu'il en fait. La redécouverte de l'holotype d'*A. volgensis* (Vischniakoff) (Schweigert & Vallon, 2005) permet de constater que le microconque *A. volgensis*, à diamètre identique (52 mm), possède des tours internes avec une subdivision costale essentiellement trifurquée, même si parfois pour les spécimens adultes la loge d'habitation présente une subdivision costale bifurquée.

Dans sa monographie, Ziegler (1962) regroupe *A. undorae* (Pavlow, 1886) et *A. subundorae* (Pavlow, 1886) sous le même nom d'espèce. En 2005, pour une nouvelle pièce souabe, Schweigert & Vallon dissocient *A. subundorae* d'*A. undorae*. Ils définissent alors *A. subundorae* comme un microconque, à section plus haute et à densité costale plus forte sur la loge d'habitation. L'examen du matériel figuré mené ici confirme cette présence de deux formes très voisines : dans la zone à Eudoxus, une forme à section subhexagonale et à costulation plus vigoureuse; dans

la zone à *Volgensis*, une forme à section plus haute, subovale, et côtes moins saillantes. Je conserverai pour les deux formes microconques le nom d'espèce *A. undorae*, en précisant pour la zone à *Volgensis* «forme *subundorae*».

Les modifications morphologiques sont peu marquées dans cette lignée qui commence à la fin de la zone à *Mutabilis* pour se terminer dans la zone à *Volgensis*. Elles ne portent que sur le microconque, seule forme relativement bien documentée. Toutefois, la meilleure connaissance de l'espèce *A. undorae* permet d'intégrer en synonymie, pour la forme macroconque, les espèces *A. rigidus* et *A. eudoxus furcatus* créées par Ziegler en 1962, ainsi que l'espèce *A. volongensis* (Khudyaev, 1932).

Microconque (Pl. IV, fig. 2) à section subhexagonale à subrectangulaire, paroi ombilicale décline, zone ventrale large et plate. Les apophyses jugales sont longues. Côtes primaires courtes, tuberculées, bifurquées symétriques au stade intermédiaire et dissymétriques au stade adulte, se terminant en tubercules prononcés sur le bord ventral. *A. undorae* f. *subundorae* en zone à *Volgensis* a une section plus haute, une taille croissante passant de 62 mm à 87 au sommet de la zone. Aucun macroconque complet n'est connu (Pl. IV, fig. 3). Plus évolutive que le microconque, il présente la même morphologie et une ornementation similaire, avec des côtes primaires bifurquées symétriques au stade intermédiaire, et bifurquées dissymétriques sur la loge d'habitation.

Ces espèces se distinguent des *Aulacostephanus*, *Aulacostephanoides*, et des autres *Aulacostephanoceras* et *Pararassenia* par des côtes ombilicales généralement courtes, peu nombreuses (8 par demi-tour), à division secondaire essentiellement bifurquée. De ce fait, parmi les *Aulacostephanidae*, ce sont celles qui présentent la plus faible densité costale, avec des côtes secondaires se terminant en tubercules plus ou moins prononcés sur le bord ventral. L'ornementation marquée et saillante les différencie des *Aulacostephanoides*; leurs côtes primaires, courtes (1/4 de la hauteur de la spire), les distinguent des *Aulacostephanus* à longues côtes primaires et des *Aulacostephanoceras* à côtes de longueur moyenne. Les *bullae* et une section plus épaisse singularisent les *Pararassenia* des espèces de cette lignée.

2 - Lignée dérivée *A. pinguis* (Durand) -

A. yo (d'Orbigny)

Fig. 2; Pl. III, fig. 2-8

Sont attribuées à cette lignée, les espèces *A. phorcus* [m] (Fontannes, 1876), *A. pinguis* [M] (Durand, 1962), *A. eudoxus* [M, m] (d'Orbigny, 1850), *A. eudoxus elegans* [m] Ziegler, 1962, *A. yo* [M] (d'Orbigny, 1850). Coquilles moyennement évoluées à involutes, de section subcirculaire à subovale pour les microconques, et jusqu'à ogivale pour les macroconques. Livrée saillante

et bien marquée. Côtes primaires aiguës, généralement de longueur moyenne (1/3 de la hauteur), donnant naissance à trois côtes secondaires chez la plupart des espèces. Le rapport côte secondaire par côte primaire est de 3,6 en moyenne pour les macroconques, et 3 pour les microconques.

– *A. phorcus* [m] (Fontannes) (4 éch.) (Pl. III, fig. 2), de section subcirculaire puis subovale sur la loge d'habitation, présente un indice de division costale de 3 sur cette dernière, et de 4 dans les tours internes. Les côtes secondaires, proverses, deviennent plus ou moins convexes sur la loge d'habitation.

– *A. pinguis* [M] (Durand) (17 éch.) est une espèce de grande taille à section ovale à flancs hauts, subparallèles sur la moitié de leur hauteur. Stade initial mal connu; stade intermédiaire à costulation très atténuée avec une bande lisse au milieu du flanc (Pl. III, fig. 4). Stade adulte sans livrée (Pl. III, fig. 6).

– *A. eudoxus* [m, M] (d'Orbigny) (37 éch.), microconque de taille moyenne (75 mm) (Pl. III, fig. 3). Croissance rapide de la hauteur, section devenant subtrapézoïdale à subovale au cours de l'ontogénie. Ornementation bien marquée jusqu'aux apophyses, indice de division costale proche de 3; côtes primaires de longueur moyenne. Macroconque de grande taille (supérieur à 350 mm); croissance rapide de la hauteur de la spire (Pl. III, fig. 5) donnant dès le stade intermédiaire une section subtrapézoïdale allongée, plus haute qu'épaisse, puis subogivale au stade final. Enroulement involute (O/D: 0,16). Paroi ombilicale abrupte. Costulation disparaissant avant la fin du phragmocône.

– *A. eudoxus elegans* [m] (5 éch. Ziegler) (Pl. III, fig. 8) est un microconque de taille moyenne (70 mm), à section subquadrangulaire peu épaisse. Les flancs sont subparallèles; la zone ventrale forme un méplat et l'enroulement est évolutive. Les côtes secondaires courtes (1/4 de la hauteur), trifurquées et flexueuses, se terminent en tubercules proéminents sur le bord ventral.

– *A. yo* [M] (d'Orbigny, 1850) (8 éch.). Le nouveau matériel étudié provenant de la partie terminale de la zone à *Eudoxus* permet d'identifier *Aulacostephanoceras yo* [M] (d'Orbigny) comme le macroconque d'*A. eudoxus* [m] (d'Orbigny) (Pl. III, fig. 3, 5, 7). La découverte dans le Lot, à la base de la zone à *Eudoxus*, d'un banc contenant exclusivement des *Aulacostephanoceras eudoxus* microconques associés à des individus de grande taille, involutes et de section ogivale, a permis d'identifier ces morphes de grandes tailles comme les macroconques d'*A. eudoxus*. Il s'avère que les stades intermédiaire et adultes de ces macroconques sont très similaires à *A. yo*, caractérisant selon P. Hantzpergue (1979) le dernier horizon de la zone à *Eudoxus*. Ainsi, *A. eudoxus* [m] est une forme microconque commune à *A. eudoxus* [M] de la base de la zone à *Eudoxus* et à *A. yo* [M] de la partie supérieure de cette zone.

Les caractères morphologiques et ornementaux

d'*A. eudoxus* [M] et *A. yo* [M] sont presque identiques ; cependant, *A. yo* possède en moyenne un degré d'involution un peu plus élevé (0,13 contre 0,16 pour *A. eudoxus* [M]), une section légèrement plus ogivale et une atténuation de la costulation primaire un peu plus précoce, à 180 mm, contre un peu plus de 200 mm chez *A. eudoxus* [M].

Trois stades ontogéniques s'observent à partir des modifications de la costulation. Le stade initial, visible sur un demi-tour sur l'échantillon FSL710959 (coll. Hantzpergue), a été comparé avec les tours internes d'*A. eudoxus* [m]. A ce stade, la costulation présente de grandes similitudes avec celle d'*A. eudoxus* [m] (d'Orbigny) à la fin du stade intermédiaire et au début du stade adulte.

Le stade initial d'*A. yo* n'est connu qu'à partir de 40 mm de diamètre. Les côtes primaires, au nombre de 8 par demi-tour, sont courtes à moyennes, couvrant 1/4 de la hauteur à 40 mm, puis 1/3 à 50 mm ; elles sont radiales et faiblement aiguës. Elles naissent à l'aplomb de la paroi ombilicale et ont leur plus fort relief au milieu du bord ombilical. Elles trifurquent, avec parfois une subdivision supplémentaire au milieu du flanc, en côtes secondaires fines, bien marquées, radiales à flexueuses. Entre chaque groupe de côtes primaires et secondaires se place une intercalaire qui descend jusqu'au niveau du bord ombilical. D'un nombre un peu inférieur à 40, les côtes secondaires sont moyennement serrées et, comme les côtes primaires, régulièrement espacées.

Le stade intermédiaire, de 80 à 180 mm (Pl. III, fig. 7), présente une atténuation, puis une disparition des côtes primaires ; les côtes secondaires restent nettement individualisées et bien marquées, radiales à proverses, avec une concavité plus prononcée sur le tiers distal. C'est le moment où les côtes secondaires sont les plus nombreuses, jusqu'à 60 par demi-tour d'après Ziegler. Ainsi, bien que très similaire au stade intermédiaire d'*A. eudoxus* [M], celui d'*A. yo* [M] est légèrement plus bref.

Le stade adulte est caractérisé par l'absence des côtes primaires, et par des côtes secondaires qui deviennent de plus en plus émoussées, larges, avec vers le milieu du flanc un renflement marquant leur division. Elles disparaissent vers 350 mm. De 250 à 300 mm, les côtes secondaires ne sont visibles que sur le bord ventral ; elles sont larges à très faible relief, couvrant le tiers distal du flanc. La loge d'habitation du plus grand échantillon (Ce 1209/16 Univ. Tübingen d'après Ziegler, 1962) commence à 470 mm. Cette dernière est dépourvue d'ornementation jusqu'à sa taille maximale estimée à 800 mm.

Les macroconques de cette lignée se distinguent des autres *Aulacostephanoceras* par leur forte involution, et des *Aulacostephanus* groupe *contejeani* par la présence de la bande ventrale lisse dès les tours internes. Les microconques se différencient des *Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus* par la force de leur relief costal et

par un indice de division costale plus faible. Les autres microconques *Aulacostephanoceras* présentent une division costale essentiellement bifurquée.

3 - *A. kirghisensis* (d'Orbigny) et *A. volgensis*
(Vischniakoff)

Fig. 2 ; Pl. IV, fig. 4, 5, 9

Ces deux espèces de la zone à Volgensis présentent des morphologies assez similaires pour leurs macroconques respectifs : même enroulement moyennement involute ; nombre de côtes primaires et secondaires assez proche. La forme de la section et de la costulation les distinguent.

– *A. kirghisensis* [M] (d'Orbigny, 1845) (12 éch.) est de taille moyenne (110 mm) (Pl. IV, fig. 9) et son stade adulte est mal connu. Section trapézoïdale comprimée, aux flancs plats, avec une paroi ombilicale abrupte et haute. Costulation primaire courte au cours de l'ontogenèse, se partageant en 3 côtes secondaires plus une intercalaire, radiales à proverses, plus flexueuses à la fin du phragmocône.

– *A. volgensis* [m, M] (Vischniakoff, 1875) (51 éch.) (Pl. IV, fig. 4-5), défini par sa forme microconque avec l'holotype n° VI-60/4, illustré pl. 7, fig. 4 par Vischniakoff (1875) et retrouvé récemment dans les collections du Muséum géologique Vernadsky à Moscou (Schweigert & Vallon, 2005), peut désormais être décrit avec son couple dimorphique. Depuis les travaux de Callomon & Cope (1971), la forme macroconque a été assimilée à l'espèce *A. autissiodorensis* (de Loriol *et al.*, 1872, non Cotteau) à costulation persistant jusqu'au péristome ; une interprétation acceptée et reprise par Hantzpergue *et al.* (1998a), par Scherzinger & Mitta (2006), et confirmée dans ce travail. L'identification de deux macroconques distincts permet de donner le nom d'espèce *A. volgensis* [M] (Vischniakoff) au morphe à costulation persistante *A. autissiodorensis* (de Loriol *et al.*, 1872, non Cotteau), identifié jusqu'à présent de façon erronée à *A. autissiodorensis* (Cotteau).

Le macroconque *A. volgensis* (Pl. IV, fig. 4) est de grande taille (environ 310 mm), à enroulement moyennement évolue ($O/D \geq 0,30$) dans les tours internes (entre 30 et 40 mm), puis évolue ($0,4 \leq O/D \leq 0,56$). Section ovalaire à subovalaire relativement comprimée. Paroi ombilicale abrupte et haute ; bord arrondi étroit. Grande homogénéité de l'ornementation présente jusqu'à la fin de la loge d'habitation : elle est vigoureuse jusqu'au milieu de la loge d'habitation, puis s'atténue en fin de loge sur les plus grands spécimens. Elle est constituée de côtes primaires saillantes, aiguës, couvrant 1/3 de la hauteur, se partageant généralement en 3 côtes secondaires saillantes et plus ou moins flexueuses. Ces côtes s'atténuent sur le bord ventral laissant une bande ventrale lisse. Loge d'habitation occupant 3/4 du dernier tour, avec un péristome simple, concave à faiblement sinueux. La suture cloisonnaire est très découpée, avec quatre lobes étroits, élancés,

ramifiés et finement découpés, ainsi que trois selles assez similaires, partagées en deux par un court lobe accessoire. Cette meilleure connaissance de la forme macroconque permet d'intégrer dans sa synonymie l'espèce *A. fallax* Ziegler, 1962.

Microconque de taille moyenne (maximum 100 µm) (Pl. IV, fig. 5), à enroulement moyennement involute, presque involute ($0,2 < O/D < 0,35$) dans les tours internes, plus évolutive par la suite ($O/D \geq 0,35$). Section subtrapézoïdale à subovale relativement comprimée. Paroi ombilicale haute; bord arrondi étroit. Costulation vigoureuse; subdivision costale fasciculée assez uniforme: trifurquée à quadrifurquée dans les tours internes; très variable, de simple à trifurquée sur la loge d'habitation. Loge couvrant 2/3 du dernier tour, pourvue d'apophyses jugales plus ou moins longues. Les sutures cloisonnaires sont très découpées et, bien que relevées à un diamètre inférieur à celles du macroconque, très similaires.

La répartition stratigraphique et géographique de l'espèce est large. *A. volgensis* a été trouvée en Aquitaine (Hantzpergue & Lafaurie, 1983), dans le bassin de la Volga (Hantzpergue *et al.*, 1998a, b; Scherzinger & Mitta, 2006; Rogov, 2010), ainsi qu'en Pologne (Kutek, 1961; Kutek & Zeiss, 1997). Elle est également signalée en Suisse (Gygi, 1995; Schweigert & Scherzinger, 1997) et en Allemagne méridionale (Schweigert & Vallon, 2005). La présence de l'espèce est attestée pour l'ensemble de la zone à *Volgensis* dans la province subboréale; sur le haut-fond ouest-européen, elle est strictement localisée à la partie supérieure de la sous-zone à *Ulmense* pour l'Allemagne méridionale (Schweigert & Vallon, 2005), mais est mentionnée dans la totalité de la zone en Suisse (Gygi, 1995; Schweigert & Scherzinger, 1997). Les espèces *A. volgensis* et *A. autissiodorensis* ne seraient contemporaines que dans l'horizon à *Autissiodorensis*. La définition de la sous-zone et de la zone à *Autissiodorensis* repose sur une répartition spatiotemporelle d'*A. autissiodorensis sensus* de Loriol *et al.* (1872), à présent assimilé à *A. volgensis* [M]. Il serait donc plus judicieux de remplacer les noms de la sous-zone et de la zone à *Autissiodorensis* par «zone et sous-zone à *Volgensis*», cette dernière espèce étant réellement attestée dans ce découpage biostratigraphique, et se retrouvant aussi bien dans le domaine boréal (Groenland, Russie) et la province subboréale (Angleterre, Boulonnais), que sur le haut-fond ouest-européen (Aquitaine, Allemagne méridionale et Suisse) lorsqu'il est sous influence subboréale.

Genre *Pararasenien* Spath, 1925

Fig. 2; Pl. V

Espèce type: *Aulacostephanus zacatecanus* Burckhard, 1906

1932. *Sarygulia* Khudyaev (Genre type *A. pischmae* Khudyaev).

1962. Subgenre *Pararasenien* Spath, 1925.– Ziegler, p. 121.

Diagnose émondée: Macroconque de grande taille pouvant atteindre plus de 500 µm; microconque de taille moyenne dépassant les 200 µm. Enroulement moyennement évolutive ou involute. Section subcirculaire à ogivale, relativement épaisse; paroi élevée, mais généralement arrondie. Péristome simple pour le macroconque, avec de courtes apophyses jugales arrondies pour le microconque. Livrée massive, bien marquée. Côtes primaires épaissies, mais plus ou moins aiguës, devenant dès le stade intermédiaire des *bullae*. Côtes secondaires larges, peu serrées.

Discussion, comparaisons: Le genre *Pararasenien* est créé en 1925 par Spath, pour différencier ce groupe des *Rasenien* (Salfeld) et des *Aulacostephanus*.

La définition du genre selon Spath (1925) sous-entend que la zone ventrale des *Pararasenien* ne possède pas de bande ventrale lisse aussi distinctement interrompue que chez *Aulacostephanus*: «But *Aulacostephanus* has the peripheral costation distinctly interrupted, and in the tuberculation, the new genus here discussed [citation intégrée à la description du genre *Bihenduloceras nov.*] has, perhaps, more resemblance to *Rasenien*, Salfeld, and to *Pararasenien*, nov., established for *Aulacostephanus zacatecanus*, Burckardt, from the *Idoceras* beds (Lower Kimmeridgian) of Mexico, which connects the true *Aulacostephanus* (type: *A. eudoxus* d'Orbigny) with *Rasenien*, and includes also e. g. *Pararasenien pseudomutabilis* (de Loriol) and *P. circumplicata* (Quenstedt).»

Toutefois, l'aire ventrale étant recouverte par les tours postérieurs, la présence de la bande ventrale lisse au cours du stade initial n'a pu être observée, notamment chez les *Pararasenien*. En revanche, cette bande ventrale est bien attestée chez toutes les *Pararasenien* qui présentent l'aire ventrale aux stades intermédiaire ou adulte. Cette situation permet à Ziegler (1962) de caractériser les *Pararasenien* par la bande ventrale lisse, et de les inclure comme l'un des sous-genres des *Aulacostephanus*.

L'espèce type choisie par Spath «*Aulacostephanus zacatecanus* Burckhardt» est datée du Kimméridgien inférieur des couches à *Idoceras* du Mexique. Cette position stratigraphique permet à Spath d'envisager cette espèce comme un précurseur «reliant» les *Rasenien*, en incluant aussi «*Pararasenien pseudomutabilis* (de Loriol) et *P. circumplicata* (Quenstedt)» aux «vrais *Aulacostephanus* (type: *A. eudoxus* d'Orbigny). La diversification des *Pararasenien* se produisant à partir de la sous-zone à *Lalierianum*. Cependant, ces deux dernières espèces étant intégrées aux *Aulacostephanus* vrais par Durand (1933) [une détermination reprise par Ziegler (1962)], une coupure faunique apparaît entre ce précurseur *P. zacatecanus* et les *Pararasenien* du Kimméridgien supérieur. La présence d'*Idoceras balderum* (Oppel) avec *P. zacatecanus* permet à Ziegler de proposer une concordance avec

les faunes du domaine téthysien européen, qu'il situe en zone à Acanthicum (1962, p. 25), ce qui minimise le hiatus chronologique. Une interprétation aujourd'hui écartée par le positionnement de l'horizon à Balderum au sommet du Kimméridgien inférieur (Hantzpergue *et al.*, 1997; *in* Cariou et Hantzpergue, 1997). Cette coupure faunique importante oblige à envisager plusieurs hypothèses pour l'origine des *Pararasenia*:

- soit une seule lignée, avec une origine dans le Kimméridgien inférieur, et une filiation à partir de *P. zacatecanus*; dans ce cas, les formes intermédiaires ne sont pour le moment pas connues.
- soit une même lignée souche (non encore reconnue) manifestant, à deux reprises, dans deux aires biogéographiques et à deux moments différents, l'acquisition d'une ornementation primaire sous forme de *bullae*.
- soit deux lignées souches distinctes qui, comme précédemment, acquièrent à deux moments différents et dans deux aires biogéographiques distinctes, des caractères communs (homéomorphie ?). Si cette hypothèse se vérifiait, il y aurait deux stocks fauniques indépendantes, et un nouveau genre devrait être défini pour les faunes du Kimméridgien supérieur endémiques au haut-fond ouest-européen.

Le manque de données ne permet pas de résoudre cette question actuellement. Toutefois, le réexamen effectué n'a pas permis de mettre en évidence un lien phylétique entre les *Pararasenia* du Kimméridgien supérieur et leur souche du Kimméridgien inférieur. En dépit du manque de données, la filiation la plus cohérente reste, pour le moment, celle liant les *Pararasenia* aux *Eurasenia*. Les *Pararasenia* ne regroupant que des espèces endémiques au haut-fond ouest-européen (excepté le cas particulier de *P. zacatecanus*), il paraît probable que se soit développée une lignée endémique dont les *Pararasenia* seraient l'aboutissement. De ce fait, les *Pararasenia* ne seront pas considérés comme un sous-genre des *Aulacostephanus* (*sensus* Ziegler, 1962), mais comme un genre à part dans le sens de Spath (1925). Le genre *Pararasenia* Spath se distingue des autres *Aulacostephanidae* du Kimméridgien supérieur par une forme généralement plus globuleuse, une ornementation à *bullae* noduleuses ou costiformes. Toutefois, ils conservent une livrée proche de celle des *Aulacostephanoceras* dans les tours internes.

Répartition stratigraphique et géographique : Le genre *Pararasenia* s'individualise au Kimméridgien supérieur dans la zone à Mutabilis; il se prolonge jusqu'au début de la zone à Eudoxus essentiellement sur le haut-fond ouest-européen, et de façon occasionnelle en domaine boréal sur la plateforme russe. La présence d'une forme mexicaine reste énigmatique et pourrait représenter une forme exotique.

Le genre *Pararasenia* regroupe une espèce mexicaine *P. zacatecanus* [M] (Burckhard, 1906), et des espèces endémiques au haut-fond ouest-européen: *P. crassi-*

costa [M] (Durand, 1932), *P. hybridus* [m, M] (Ziegler, 1962), *P. semieudoxus* [m] (Schneid, 1939) et *P. semieudoxus* (Schneid) f. *calvescens* [M] (Ziegler, 1962) et *P. quenstedti* [M] (Durand, 1932).

- *P. zacatecanus* [M] (Burckhard) (1 éch.), macroconque de taille moyenne, paroi abrupte haute, flancs voûtés, zone ventrale large, croissance de la hauteur de la spire rapide. Section ovalaire large. Présence de *bullae* au moins dès le stade intermédiaire. Longues, elles couvrent la moitié du flanc. Aucun individu complet n'est connu.
- *P. crassicosta* [M] (Durand) (3 éch.), de section ovalaire dans les tours internes, puis allongée après 150 mm. Sa livrée se caractérise par 7 à 9 *bullae*, moyennes, moitié moins larges que longues, avec une crête arrondie et haute se partageant en 3 à 4 côtes secondaires larges, épaisses, radiales à faiblement infléchies vers l'avant. Pas d'individu complet connu.
- *P. hybridus* [m, M] (Ziegler) (3 éch.) présente une section subcirculaire au stade initial devenant subovalaire à flancs bombés (Pl. V, fig. 3). Le nombre de *bullae* passe de 8 en moyenne à 12 au stade intermédiaire, pour une division costale proche de 3. Elles disparaissent au stade adulte.
- *P. quenstedti* [M] (Durand) (21 éch.) a une paroi ombilicale déclive et des flancs faiblement bombés, donnant à la section une forme ovalaire large (Pl. V, fig. 4). L'ornementation reste régulière au cours de l'ontogénie, environ 10 *bullae* par demi-tour, à subdivision trifurquée.
- *P. semieudoxus* [m] (Schneid) et *P. semieudoxus* (Schneid) f. *calvescens* [M] (Ziegler) (20 éch.) sont de grande taille (respectivement 240 et 600 mm) (Pl. V, fig. 1, 2). Section circulaire à subcirculaire dans les tours internes, devenant par la suite ovalaire comprimée. Les côtes primaires, de longueur moyenne, deviennent des *bullae* au stade intermédiaire; l'indice de division costale reste inchangé à 4. L'évanescence de la livrée se développe sur la loge d'habitation pour le microconque et bien avant chez le macroconque.

Les *Pararasenia* se distinguent des *Aulacostephanoides*, *Aulacostephanus* et *Aulacostephanoceras* par une section plus large et arrondie, une costulation primaire sous forme de *bullae* plus ou moins aiguës dès le stade intermédiaire, et des côtes secondaires épaisses.

4. DISCUSSION

4.1. Individualisation et évolution des lignées

4.1.1. Mise en évidence des lignées

La définition d'une espèce devrait au mieux intégrer la description de chacun de ses dimorphes. Cependant, comment envisager une reconstitution phylétique cohérente quand pour de nombreux *Aulacostephanidae* les

formes macro- et microconques ont des attributions spécifiques différentes ? A ce problème s'ajoute bien souvent celui de l'absence de l'un des dimorphes dans un ou plusieurs horizons, voire sous-zones et zones. Les comparaisons morphologiques, sources des inférences phylogénétiques, ne peuvent alors être élaborées, sauf à comparer des morphes différents – souvent connus de façon fragmentaire et qui, de plus, proviennent de niveaux stratigraphiques différents –, en supposant une identité ou une similitude de leurs stades ornementaux. Afin d'éviter ces écueils, et en raison du petit nombre d'échantillons connus pour de nombreuses espèces, la « phylogénèse » des Aulacostephanidae a été abordée en étudiant séparément l'évolution des macroconques, puis celle des microconques, afin d'obtenir la synthèse de la Fig. 2. Ainsi, à partir du positionnement stratigraphique de chaque espèce, et des modalités évolutives définies par Hantzpergue (1989), deux arbres relationnels ont été élaborés. L'analyse séparée des dimorphes fait apparaître des tendances évolutives communes aux macroconques et aux microconques, et atténue l'effet des lacunes d'enregistrement constatées pour chaque dimorphe.

Une telle approche, si elle supplée à la faiblesse numérique du matériel, ne permet pas d'envisager d'interprétations en termes d'hétérochronies pour des espèces aux stades ontogénétiques incomplets. Elle permet en revanche d'évoquer des comparaisons morphologiques et ornementales étayant les lignées ; elle ouvre aussi des perspectives en rapprochant des microconques de macroconques contemporains. Ces couples stratigraphiques, non prouvés par une comparaison morphologique et ornementale faute de données, sont autant de pistes à confirmer ou à infirmer.

4.1.2. Tendances évolutives (Fig. 2)

Les différenciations ainsi élaborées font ressortir plusieurs grandes tendances évolutives chez les Aulacostephanidae (*Aulacostephanus* – et ses sous-genres *Aulacostephanus* et *Aulacostephanoides* –, *Aulacostephanoceras* et *Pararasenia*).

Tous ces genres présentent le caractère nouveau de la bande ventrale lisse sur la totalité de leur spire ou dès le stade intermédiaire par rapport à leur ancêtre respectif. Le caractère nouveau « bande ventrale lisse », qui est à l'origine du nom de la plupart de ces genres ou sous-genres, s'exprimerait de façon hétérochrone. « Ce caractère paraît s'exprimer de façon apparemment rapide [dans la lignée menant à *A. linealis*] contrairement à ce qui s'observe dans la lignée parallèle menant à *A. mutabilis* (Sow.). » (Hantzpergue, 1989). La présence de *Rasenia* gr. *borealis* Spath (sans bande ventrale lisse) à la base de la zone à *Mutabilis* suggère une acquisition un peu plus tardive de ce nouveau caractère chez les premiers *Aulacostephanoceras*. Dans l'hypothèse d'une filiation *Eurasenia* – *Pararasenia*, ce dernier genre acquerrait

plus tardivement ce nouveau caractère, au cours de la zone à *Mutabilis* (sous-zone à *Lallierianum*). Ainsi les Aulacostephanidae représenteraient un stade structural commun aux différentes lignées de Rasenniidae.

L'individualisation des lignées ainsi proposée met en évidence trois tendances évolutives. Première tendance : la modification de l'involution, avec une involution de plus en plus prononcée au cours du temps *A. linealis*, *A. erinus* – *A. contejeani* et *A. eudoxus* – *A. yo*. Deuxième tendance : une modification de la taille des côtes primaires en fin de zone à *Mutabilis*, et au début de la zone à *Eudoxus*, avec des côtes primaires diminuant de taille (1/4 de la hauteur du tour) dans les lignées principales *A. pseudomutabilis anglicus* – *A. jasonoides*, et *A. pusillus pusillus* – *A. undorae*, ou s'allongeant (1/2 de la hauteur) dans la lignée dérivée *A. erinus* - *A. contejeani*. Troisième tendance en zone à *Volgensis* : involution et morphologie semblent se stabiliser autour de formes moyennement évolutives à section plus ou moins subovale.

Dans la plupart des lignées, on remarque l'existence de grandes formes macroconques. Ces dernières semblent être aussi fréquentes dans les faciès du Haut-Fond d'Europe occidentale que dans les faciès des régions subboréales. Ainsi, le paralectotype de *A. yo* (n° R02911, collection d'Orbigny, MNHN, Paris) provient de Boulogne-sur-mer et présente un phragmocône sans approximation des lignes de suture de 239 mm ; pour l'Allemagne méridionale, Schweigert & Baier (fig. 3, 2001) figurent un spécimen *A. yo* quasi complet de 310 mm. Il en est de même pour *A. volgensis* : l'exemplaire du Dorset figuré par Ziegler (Abb. 52, p. 102, 1962) présente un diamètre de 260 mm similaire à celui du Cher (figuré Pl. IV, fig. 4a-b).

4.2. Différenciation et évolution proposées pour les Aulacostephanidae au Kimméridgien supérieur

L'analyse du nouveau matériel et des collections permet de proposer une évolution monophylétique des genres et sous-genres, très différente de celle, polyphylétique, proposée par Ziegler (1962, p. 142). Le rameau *Rasenioides*, avec *Rasenioides askeptus* (Ziegler, 1963), puis *Rasenioides chatellaillonensis* Hantzpergue, 1987, serait au Kimméridgien inférieur à l'origine des *Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus* du Kimméridgien supérieur (Hantzpergue, 1989).

L'hypothèse phylogénétique proposée par Hantzpergue (1989) faisant de *Rasenia borealis* (Spath, 1935) l'ancêtre de la lignée *A. sosvaensis* - *A. eudoxus*, suppose que le contraste morphologique entre *Rasenioides* (à costulation moins marquée) et *Rasenia* (à ornementation plus saillante) soit à l'origine de celui, similaire, que l'on retrouve entre *Aulacostephanus*, (*Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus*) et *Aulacostephanoceras*.

4.2.1. Origine et évolution du sous-genre *Aulacostephanoides*

A – Lignée principale *A. linealis* (Quenstedt) - *A. desmonotus* (Oppel) (Fig. 2)

Les morphes évoquant le mieux les tendances évolutives sont, dans cette lignée, les microconques, avec les caractéristiques suivantes : réduction de la taille des individus, diminution du stade adulte et renforcement du relief costal primaire.

A partir de *Rasenioides chatellaillonensis*, la cladogenèse à l'origine de *Rasenioides discoidus* Hantzpergue, 1987 et *Rasenioides ecolisnus* Hantzpergue, 1987 serait à l'origine de deux lignées. *Rasenioides discoidus* mènerait à la lignée du sous-genre *Aulacostephanoides*, qui regroupe les espèces à forte densité costale et à faible relief costal. *Rasenioides ecolisnus* serait, pour sa part, à l'origine du sous-genre *Aulacostephanus*. Depuis l'espèce mère supposée du Kimméridgien inférieur *Rasenioides discoidus* Hantzpergue, à costulation primaire atténuée sur la totalité de son phragmocône, jusqu'à *A. linealis* (Quenstedt), l'évolution se traduit par une forte réduction du stade adulte en relation avec une importante diminution de la taille des individus. Elle s'accompagne de l'apparition d'un nouveau caractère (Hantzpergue, 1989) : la bande ventrale lisse, qui se développe sur la totalité de la spire d'*A. linealis*.

Les microconques de la lignée *A. linealis* - *A. variocostatus* - *A. desmonotus* ne présentent pas de variations importantes de la forme de la section et de l'involution de la spire (moyenne O/D de 0,27 pour les trois microconques). Les coupes schématiques de la section d'*A. linealis* et *A. desmonotus* proposées par Ziegler (1962, Abb. 27, p. 53) ne montrent pas de différences importantes, si ce n'est des flancs légèrement plus bombés pour *A. desmonotus*. L'ornementation présente pour sa part des modifications sensibles, depuis *A. linealis* à la costulation primaire très fine, voire inexistante sur l'ensemble des tours observables, jusqu'à *A. desmonotus* aux côtes primaires plus marquées, saillantes et faiblement aiguës sur l'ensemble de la spire. L'imprécision de la position stratigraphique d'*A. variocostatus* ne permet pas d'être affirmatif quant à sa position intermédiaire entre ces deux espèces. Cependant, *A. variocostatus* développe un renforcement du relief costal sur le dernier tiers de la loge d'habitation (holotype in Ziegler, 1962, Taf. 2, Fig. 11); ce renforcement costal se serait développé sur l'ensemble des tours internes d'*A. desmonotus*. Cette évolution serait accompagnée d'une modification du rythme de développement, puisque la taille moyenne du microconque passe de 45 mm pour *A. variocostatus* à 60 mm pour *A. linealis*, et environ 30 mm pour *A. desmonotus*. Ce dernier point reste cependant à confirmer puisqu'aucun microconque complet n'est connu pour ces deux dernières espèces.

Les macroconques d'*A. linealis* et *A. desmonotus* présentent une séquence ontogénétique très voisine, avec un allongement des côtes primaires peu après 40 mm au

stade intermédiaire (phase b), une disparition des côtes primaires vers 60 mm au début du stade adulte, puis des côtes secondaires vers 80-90 mm. La différence majeure repose sur une costulation interne plus marquée, plus saillante et presque aiguë pour *A. desmonotus* (Pl. I, fig. 3). Comme pour le microconque, ce dernier caractère s'exprime sur l'ensemble des tours internes d'*A. desmonotus* macroconque.

4.2.2. Origine et évolution du sous-genre *Aulacostephanus*

A – Lignée principale *A. mutabilis* (Sowerby) - *A. jasonoides* (Pavlow) (Fig. 2)

Dans cette lignée, ce sont les macroconques qui illustrent le mieux les tendances évolutives; les microconques ne laissant percevoir qu'une modification de l'indice de division costale. Ainsi, dans les lignées principale et secondaire, les macroconques présentent une augmentation de l'involution et de la hauteur de la spire, ainsi qu'un allongement des côtes primaires.

Issu de la cladogenèse de *Rasenioides chatellaillonensis*, *Rasenioides ecolisnus* serait à l'origine du sous-genre *Aulacostephanus* regroupant les espèces à densité costale et à relief costal moyens. Depuis l'espèce mère supposée du Kimméridgien inférieur *Rasenioides ecolisnus* Hantzpergue, à costulation renforcée et à évanescence tardive de la costulation au stade terminal, jusqu'à *A. mutabilis* (Sowerby), l'évolution se traduit par une augmentation sensible de la taille moyenne des individus et par un stade intermédiaire à costulation fasciculée s'étendant à une étape plus tardive de l'ontogénèse. Elle s'accompagne d'une interruption de la costulation ventrale dès le stade initial des *Aulacostephanus* du groupe *mutabilis*, au lieu du stade intermédiaire chez *Rasenioides ecolisnus* (Hantzpergue, 1989).

Les séquences ornementales des deux microconques identifiés pour la zone à *Mutabilis* (*A. eulepidus* et *A. peregrinus*) sont assez proches, avec une augmentation de la taille des côtes primaires au stade intermédiaire du développement, associée à l'apparition d'une intercalaire, puis de côtes primaires convexes au stade adulte. Toutefois, *A. peregrinus* se différencie par des côtes primaires plus massives, presque exclusivement trifurquées, au lieu de faisceaux de quatre ou cinq côtes secondaires chez *A. eulepidus*. Ainsi, avec un indice de division costale toujours inférieur à celui d'*A. eulepidus*, quel que soit le stade de développement, *A. peregrinus* montre l'apparition d'un nouveau type ornemental avec des « côtes secondaires trifurquées » s'exprimant d'emblée à tous les stades de l'ontogénèse. Les macroconques supposés présentent quant à eux des évolutions ornementales significatives.

Dans la succession des espèces *A. mutabilis* [M], *A. attenuatus* [M], *A. circumplicatus* [M], *A. oblongatus* [M] puis *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M], trois tendances évolutives semblent se dégager :

- une augmentation de l'involution avec des espèces moyennement évoluées à la base de la zone à Mutabilis: *A. mutabilis* (moyenne O/D: 0,38) et *A. attenuatus* (moyenne O/D: 0,35). Par la suite, les espèces deviennent de plus en plus involutes dans la partie supérieure de la zone à Mutabilis, avec au sommet de la sous-zone à Mutabilis *A. circumplicatus* (moyenne O/D: 0,34), puis dans la sous-zone à Orthocera, *A. oblongatus* (moyenne O/D: 0,3) et *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* (moyenne O/D: 0,25).
- Parallèlement, cette modification de l'involution s'accompagne d'une augmentation de la hauteur de la spire. La hauteur du tour est moyenne pour les espèces de la base de la zone à Mutabilis, comme *A. mutabilis* ou *A. attenuatus* (avec une moyenne H/D de 0,35); elle est plus grande pour les espèces de la partie supérieure de la zone, avec pour *A. oblongatus* et *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* une moyenne H/D respective de 0,40 et 0,44.
- L'augmentation de la hauteur du tour entraîne un allongement des côtes primaires observable dès la fin du stade intermédiaire d'*A. oblongatus*, et en début de stade intermédiaire chez *A. pseudomutabilis pseudomutabilis*. Ces deux espèces ont ainsi des côtes primaires s'élevant à la moitié de la hauteur de la spire, contre un tiers pour les espèces de la base de la zone à Mutabilis.

A. mutabilis, espèce mère supposée d'*A. circumplicatus*, a une costulation primaire et secondaire bien marquée, s'estompant avant la loge d'habitation. *A. circumplicatus* présente les mêmes stades ornementaux, avec des côtes primaires saillantes, aiguës, couvrant le tiers de la hauteur au début du stade intermédiaire, et 3 à 4 côtes secondaires; ces côtes primaires s'épaississent vers 50 mm, avant de disparaître au-delà de 60 mm en fin de stade intermédiaire. Le stade adulte se caractérise par la seule persistance des côtes secondaires. Cependant, ces différents stades ornementaux se déroulent à des diamètres bien inférieurs à ceux d'*A. mutabilis*. Les trois stades ornementaux sont terminés vers 120 mm de diamètre pour *A. circumplicatus* quand, pour ce même diamètre, *A. mutabilis* entame son stade adulte.

Dans la sous-zone à Orthocera, *A. oblongatus*, puis *A. pseudomutabilis pseudomutabilis*, seraient successivement les descendants d'*A. circumplicatus*. Avec l'augmentation de la hauteur du tour, l'épaississement de la base des côtes primaires à la fin du stade intermédiaire d'*A. circumplicatus* se transforme en un allongement de ces côtes primaires chez ses deux espèces filles supposées. Elles couvrent alors la moitié de la hauteur de la spire en fin de stade intermédiaire chez *A. oblongatus*. Bien que les côtes primaires d'*A. oblongatus* soient radiales au lieu d'être proverses et concaves comme celles d'*A. circumplicatus*, elles présentent le même aspect aigu, presque tuberculé, se subdivisant en 3 à 5 côtes secondaires fines et proverses, au lieu de 3 ou 4 pour *A. circumplicatus*. Le

stade intermédiaire, qui s'exprimait de 30 à 60 mm chez *A. circumplicatus*, serait plus développé chez *A. oblongatus* (de 40 à 110 mm); le stade adulte n'apparaissant qu'au-delà. Il en serait de même pour *A. oblongatus* et son espèce fille supposée *A. pseudomutabilis pseudomutabilis*. Cette dernière présente des côtes primaires longues (1/2 de la hauteur) dès le début de la phase b du stade intermédiaire. Par rapport à *A. oblongatus* [M], *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M] présente un accroissement de l'involution (respectivement 0,30 et 0,25) et une augmentation de la hauteur de la spire (H/D: 0,40 et 0,45).

Les différences morphologiques entre *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* [M] et *A. pseudomutabilis anglicus* [M] reposent essentiellement sur la taille des côtes primaires, qui ne couvrent qu'un quart de la hauteur du tour chez *A. pseudomutabilis anglicus*. Les autres caractères morphologiques sont identiques: même degré d'involution (O/D: 0,25); à diamètre équivalent, ces deux espèces présentent une même hauteur du tour; la loge d'habitation débute au même diamètre, et les séquences ontogénétiques sont aussi très similaires. Comme Ziegler l'avait défini, il s'agit d'une espèce probablement liée à un isolat géographique. Confinée pour le moment dans le Dorset et peut-être le Surrey, elle serait un transiant avant *A. jasonoides*. Les mêmes tendances évolutives se retrouvent dans la lignée contemporaine *A. eudoxus* - *A. eudoxus elegans*. *A. eudoxus elegans* présente la même réduction de taille des côtes primaires par rapport à son espèce mère supposée; cette sous-espèce présente également un même isolement géographique, puisqu'elle n'a été identifiée que dans le Dorset.

L'espèce *A. jasonoides* [M] (Pavlow) s'individualiserait à partir du groupe des *A. pseudomutabilis*. *A. jasonoides* conserve le même enroulement et la même hauteur du tour avec une section subovale étroite à subtrapézoïdale. La costulation primaire et secondaire présente la même densité; par contre, les côtes primaires, par leur petite taille (1/4 de la hauteur), ressemblent plus à celles d'*A. pseudomutabilis anglicus* qu'aux longues d'*A. pseudomutabilis pseudomutabilis*. Au stade intermédiaire, ces primaires connaissent une légère augmentation de leur taille (de 1/4 de la hauteur à 1/3). La principale différence entre ces deux espèces (dont le stade adulte est mal connu) résiderait dans un accroissement de la taille et un allongement du stade intermédiaire d'*A. jasonoides* par rapport à *A. pseudomutabilis anglicus*. Ce stade se déroule de 30 mm à 50 mm chez *A. pseudomutabilis anglicus*, contre 30 mm à 100 mm pour *A. jasonoides*.

B - Lignée dérivée *A. erinus* (d'Orbigny) - *A. contejeani* (Thurmann) (Fig. 2)

Comme dans la lignée précédente, les modifications morphologiques de la lignée *A. erinus*, *A. precontejeani* et *A. contejeani* suivent la même tendance évolutive: augmentation de l'involution, de la hauteur de la spire et des côtes primaires. Ainsi, entre *A. oblongatus* [M] et *A. eri-*

nus [M], l'involution s'accroît (respectivement O/D : 0,30 et 0,25), la hauteur de la spire augmente (respectivement H/D : 0,4 et 0,43), et l'apparition des côtes primaires longues en fin du stade intermédiaire d'*A. oblongatus* (vers 100 mm) se présente chez l'espèce fille supposée, *A. erinus*, dès 80 mm en phase b du stade intermédiaire. Avec *A. precontejeani* n. sp. [M], puis *A. contejeani* [M], les séquences ornementales sont décalées par rapport à l'espèce mère supposée *A. erinus*. Ainsi, le stade initial se termine vers 40 mm pour *A. erinus*, et 100 mm pour *A. contejeani*. Il en est de même pour le stade intermédiaire (120 mm contre 320 mm), attestant d'un décalage centrifuge. On constate cependant une diminution de la densité costale secondaire, avec successivement 42, puis 39 et 34 côtes secondaires par demi-tour. Associée à cette modification de la livrée, la hauteur du tour ne cesse d'augmenter, passant d'un rapport H/D de 0,43 (en moyenne) pour *A. erinus*, à 0,45 pour *A. precontejeani*, pour finir à 0,50 avec *A. contejeani*. Il en est de même avec l'enroulement qui devient de plus en plus involute, avec respectivement un rapport O/D de 0,25, puis 0,24 et pour finir de 0,18. Ces transformations s'accompagnent d'une augmentation très importante de la taille : d'environ 170 mm pour *A. erinus*, elle atteint 530 mm pour *A. contejeani*. L'absence de la bande ventrale lisse jusqu'au stade intermédiaire d'*A. precontejeani* n. sp. et d'*A. contejeani*, pourrait exprimer un atavisme évoquant l'acquisition de la bande ventrale lisse entre *Rasenioides ecolisnus* [M] et les *Aulacostephanus* gr. *mutabilis* [M] ancestraux.

Cette lignée se caractériserait donc par une augmentation du diamètre de la coquille et de l'involution, ainsi que de la hauteur de la spire associée à un allongement des côtes primaires depuis la zone à *Mutabilis* jusqu'à la zone à *Eudoxus*.

C - *A. autissiodorensis* (Cotteau) et *A. hantzperguei* n. sp.

Le petit nombre d'échantillons, le peu de précisions sur le stade juvénile de ces deux espèces de grande taille (respectivement 350 et 400 mm) et l'absence de formes intermédiaires ne permettent pas de proposer une interprétation évolutive solide, mais au moins une hypothèse évoquant un grand nombre de points communs entre les *Aulacostephanus* gr. *pseudomutabilis* de la base de la zone à *Eudoxus* et ces deux espèces du début de la zone à *Volgensis*.

Avec 350 mm et plus au stade adulte complet, ces deux espèces font figure d'espèces géantes par rapport aux espèces du gr. *A. pseudomutabilis* représentées seulement par des individus ne dépassant pas 100 mm, et dont le stade adulte est mal connu. Cependant, bien que la section dans le groupe *A. pseudomutabilis* présente une hauteur plus grande (H/D : 0,44 contre 0,34 en moyenne pour ces deux espèces) et soit légèrement plus ogivale, celle d'*A. autissiodorensis* et d'*A. hantzperguei*, ovalaire, n'est pas proportionnellement plus épaisse (respectivement

E/D : 0,21 ; E/H : 0,66 et E/D : 0,20 ; E/H : 0,62 contre E/D : 0,27 ; et E/H : 0,62 pour le groupe *A. pseudomutabilis*), et ses flancs plats lui confèrent des rapports similaires à ceux du groupe *A. pseudomutabilis*. L'ornementation de ces deux espèces, au moins pour ce qui est visible dans les tours internes, est constituée de côtes primaires allongées, couvrant la moitié de la hauteur de la spire comme chez *A. pseudomutabilis*. Le relief de la costulation, par sa finesse et sa vigueur, s'apparente fortement à celui des tours internes d'*A. pseudomutabilis pseudomutabilis*. Avec en moyenne 40 côtes secondaires pour 9 primaires, la densité costale secondaire est la même pour ces trois espèces. Les constrictionnements d'*A. autissiodorensis* sont régulièrement espacés sur l'ensemble de la spire à partir de son stade adulte, situation assez similaire à ce que l'on constate chez *A. pseudomutabilis pseudomutabilis*. *A. hantzperguei* n. sp. et *A. autissiodorensis* se distinguent d'*A. pseudomutabilis* par un enroulement moyennement évolué (respectivement 0,35 et 0,4 contre 0,25).

4.2.3. Origine et évolution du genre *Aulacostephanoceras* (Fig. 2)

A – Lignée principale *A. sosvaensis* (Sasonov) - *A. undorae* (Pavlov) (Fig. 2)

Dans cette lignée, ce sont les microconques qui permettent d'évoquer au mieux les tendances évolutives, avec un accroissement régulier de la taille et une transformation de la section (de subovale à subhexagonale, puis subrectangulaire).

La reconstruction « phylogénétique » de cette lignée reste très hypothétique du fait du manque de matériel complet et comparable : entre les seules formes macroconques connues, *R. borealis* et *A. sosvaensis* de la base de la zone à *Mutabilis*, mais également entre ces morphes et les formes microconques du sommet de la zone à *Mutabilis*. Cette hypothèse repose sur le constat déjà établi par Hantzpergue (1989) faisant de *Rasenia borealis* (Spath, 1935) l'ancêtre probable des « *Aulacostephanus* s. str. », à savoir les *Aulacostephanoceras* de la lignée *A. sosvaensis* - *A. undorae*. Dans cette perspective, la costulation renforcée d'*A. sosvaensis* (Sasonov, 1960), bien que très similaire à celle d'*A. mutabilis*, n'entrerait pas dans le cadre de la variabilité morphologique envisageable de cette dernière, mais serait issue d'une origine phylogénétique différente, avec cependant des tendances évolutives similaires. Seul un matériel plus abondant, bien conservé et stratigraphiquement bien calé, permettrait de confirmer cette hypothèse. Si ce n'était le cas, une lacune faunique séparerait l'ancêtre supposé *R. borealis* des premiers microconques connus de la lignée : *A. pusillus dossennus*.

Rasenia borealis présente brièvement, apparemment au cours de son stade intermédiaire, une ornementation de type « aulacostephanoïde », qui disparaît par la

suite. Cette ornementation de type «aulacostephanoïde» recouvre l'ensemble de l'ontogénie d'*A. sosvaensis*. Ainsi, l'apparition de cette ornementation de type «aulacostephanoïde» paraît s'effectuer brusquement chez *R. borealis* puis *A. sosvaensis*, contrairement à un développement plus graduel dans les genres *Rasenioides* et *Aulacostephanus* (Birkelund & Callomon, 1985). Toutefois, cette rapidité d'évolution supposée n'est peut-être que relative pour des espèces peu documentées, cantonnées à la province boréale, et ne colonisant la province subboréale qu'épisodiquement – «tardivement» à partir d'*A. sosvaensis* –, et ce contrairement aux *Rasenioides*-*Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus* évoluant en province subboréale.

Par la suite, en zone à Mutabilis, seuls les microconques permettent d'envisager les modalités évolutives de cette lignée. Même s'ils n'ont pu être appariés, *A. sosvaensis* [M] et *A. pusillus dossennus* [m] présentent des traits ornementaux assez proches : force du relief, densité costale primaire (respectivement 8 et 8,8) et secondaire (31 et 27) laissant supposer un lien phylétique entre ces espèces plus cohérent que ne le serait celui avec les *Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus* à faible relief et à forte densité costale (au moins 9 côtes primaires, et de 40 à 70 secondaires). Les modifications morphologiques, pour les microconques, sont peu marquées dans cette lignée. Par rapport à la forme initiale *A. pusillus dossennus* [m] Ziegler, *A. pusillus pusillus* [m] Ziegler se distingue par une modification de l'ornementation sur la loge d'habitation. Alors que l'espèce mère supposée *A. pusillus dossennus* présente une loge d'habitation avec des côtes secondaires trifurquées et convexes, *A. pusillus pusillus* a des côtes secondaires bifurquées, proverses à flexueuses. Ce type de costulation bifurquée se retrouve au moins dès le stade intermédiaire chez tous les descendants supposés. Ainsi, les côtes primaires d'*A. mammatus* [m] Ziegler sont courtes, pointues à division bifurquée ; les secondaires, flexueuses et gemminées, se rejoignent sur le bord ventral en formant une protubérance. Ces protubérances ventrales sont moins marquées sur les autres microconques successifs qui présentent par contre une augmentation régulière de la taille, passant de presque 40 mm avec *A. pusillus pusillus* Ziegler, à 60 mm avec *A. undorae* (Pavlow), et à plus de 80 mm avec *A. undorae* f. *subundorae*. Cet accroissement de la taille au cours du Kimméridgien supérieur s'accompagne d'une transformation de la section. *A. undorae* présente, dès le stade initial, la section subovale à subquadrangulaire de l'espèce mère au stade final. *A. undorae* présente aussi une transformation de sa section au cours de son développement, jusqu'à devenir subhexagonale, une modification qui disparaît chez son espèce fille, qui possède pour sa part une section subrectangulaire. Excepté la forme de la section, tous les autres paramètres restent sensiblement les mêmes : l'enroulement moyennement évolutive, les différents rapports de taille, ainsi que le nombre de côtes primaires et secondaires. *A. undorae*

(Pavlow) possède, dès le stade intermédiaire, les côtes secondaires bifurquées caractéristiques du stade adulte d'*A. pusillus pusillus* Ziegler. De même, *A. undorae* f. *subundorae* (Pavlow) a des côtes bifurquées symétriques ou dissymétriques avec, intercalées, des côtes simples dès le stade intermédiaire, alors que ce type de livrée n'apparaissait qu'au stade adulte d'*A. undorae* (Pavlow).

B - Lignée dérivée *A. pinguis* (Durand) - *A. yo* (d'Orbigny) (Fig. 2)

Dans cette lignée, les microconques présentent une tendance évolutive exprimant un accroissement de la taille et une modification de l'ornementation costale ; sur les macroconques, outre l'accroissement de la taille, on remarque une involution de plus en plus prononcée, et un accroissement de la hauteur du tour.

Les microconques, qui se succèdent à partir d'*A. pusillus dossennus* Ziegler jusqu'à la zone à Eudoxus, permettent d'envisager l'hypothèse «phylogénétique» suivante :

Entre *A. pusillus dossennus* Ziegler et *A. phorcus* (Fontannes), la taille augmente : 41 mm contre 57 mm. A taille équivalente, les tours internes d'*A. phorcus* sont similaires aux stades intermédiaire et adulte de l'espèce mère supposée. Comme pour cette dernière, c'est sur la loge d'habitation qu'apparaissent les modifications ornementales, avec une costulation primaire devenant radiale. Les modifications sont plus nombreuses entre *A. eudoxus* (d'Orbigny) et son espèce mère supposée *A. phorcus* (Fontannes) : une augmentation de taille sensible, une section devenant subtrapézoïdale avec des flancs plus plats, une zone ventrale plus étroite presque pincée, et une augmentation de la hauteur du tour. Cependant, à diamètre équivalent, les sections d'*A. phorcus* et d'*A. eudoxus* sont très voisines. L'ornementation des deux espèces diffère fortement. Les stades intermédiaire et adulte sont constitués de côtes secondaires proverses et plus ou moins convexes chez *A. phorcus*, et de côtes proverses à radiales chez *A. eudoxus*. Par contre, le nombre moyen de côtes primaires et secondaires reste sensiblement le même.

Par rapport à son espèce mère supposée *A. eudoxus*, *A. eudoxus elegans* a des côtes primaires saillantes ne couvrant qu'un quart de la hauteur du tour, et des côtes secondaires plus flexueuses et tuberculées sur le bord ventral. Par contre, les rythmes ontogénétiques sont assez similaires, avec une loge d'habitation débutant au même diamètre. Confinée pour le moment dans le Dorset, *A. eudoxus elegans* serait le résultat d'une évolution probablement liée à un isolat géographique, comme Ziegler (1962) l'avait supposé.

L'évolution des macroconques est moins bien documentée que celle des microconques. Il est probable que le macroconque *A. pinguis* dérive du groupe d'*A. sosvaensis*, avec pour principale modification, une augmentation de la hauteur du tour et de l'involution, comme on le constate chez les espèces contemporaines du genre *Aulacostephanus* (*A. circumplicatus*, *A. oblongatus* et *A. eri-*

nus). *A. pinguis* conserverait sensiblement les mêmes séquences ontogénétiques que celles de son espèce mère *A. sosvaensis* (Sasonov), notamment la disparition du relief costal avant le début de la loge d'habitation, mais avec un décalage centrifuge des différents stades ornementaux.

Par la suite, les trois macroconques successifs *A. pinguis* (Durand), *A. eudoxus* (d'Orbigny) et *A. yo* (d'Orbigny), présentent les mêmes tendances évolutives :

- une augmentation de la taille, associée à une involution de plus en plus importante (moyennes O/D respectives de 0,25 ; 0,15 ; 0,13) ;
- une hauteur du tour croissante (H/D : respectivement 0,44 ; 0,49 ; 0,51) ;
- une persistance de la livrée de plus en plus tardive, respectivement jusqu'à 200 mm, puis 260 mm et enfin 360 mm, reposant sur un décalage centrifuge des stades ornementaux ;
- contrairement au genre *Aulacostephanus*, les côtes primaires conservent une taille constante chez ces trois espèces, en ne couvrant qu'un tiers de la hauteur au cours de leur ontogénie.

C - *A. kirghisensis* (d'Orbigny) et *A. volgensis* (Vischniakoff) (Fig. 2)

Peu documentée, l'évolution des macroconques d'*A. undorae* de la zone à Eudoxus à la zone à Volgensis ne permet pas de dégager avec précision les modalités évolutives dont résultent les espèces *A. kirghisensis* et *A. volgensis*. Ces dernières conservent de leur espèce mère supposée un enroulement moyennement évolué de la spire (0,44 pour *A. undorae* [M], 0,39 pour *A. kirghisensis* [M] et 0,41 pour *A. volgensis* [M]). La section présente une paroi ombilicale abrupte et haute, avec un bord plus ou moins arrondi. Avec une transformation de sa section, de sub-trapézoïdale au stade initial à subquadrangulaire au stade intermédiaire, et des côtes primaires courtes (entre 1/5 et 1/4 de la hauteur), *A. kirghisensis* [M] (d'Orbigny) présente de nombreuses similitudes avec son ancêtre supposé. Par contre, bien que les côtes secondaires soient flexueuses et tuberculées sur le bord ventral, elles se distinguent de celles de l'espèce mère par une densité costale supérieure (30 secondaires par demi-tour), conséquence d'une division tri ou quadrifurquée des côtes primaires, et non bifurquée comme chez *A. undorae*.

La section nettement ovale, faiblement allongée à flancs plats, ainsi que les côtes primaires de longueur moyenne (1/3 de la hauteur) à division trifurquée, différencient nettement *A. volgensis* [M] d'*A. undorae* [M]. Toutefois, certains *A. volgensis* [M, m] présentent des variations ornementales rappelant l'ornementation d'*A. undorae*. Ainsi, avec une loge d'habitation – et parfois une fin du stade intermédiaire sur quelques macroconques – pourvue majoritairement de côtes secondaires bifurquées ou parfois simples, ces macroconques et microconques présentent une ornementation similaire à celle d'*A. undorae*

[M, m]. Cette expression d'une costulation « ancestrale » ne s'exprimant qu'en fin d'ontogénèse pourrait s'expliquer par des processus hétérochroniques associés à des innovations. Cependant, la méconnaissance des stades juvéniles et parfois adultes de ces espèces ne permet pas actuellement de différencier quel processus aurait pu intervenir.

4.2.4. Origine et évolution du genre *Pararosenia* (Fig. 2)

Les formes macroconques sont les seules suffisamment documentées pour montrer des tendances évolutives ; elles présentent une modification de la section, un accroissement de la taille et une possible accélération des stades ornementaux.

L'hypothèse phylogénétique proposée par Hantzpergue (1989) évoquait une filiation entre les *Pararosenia* et les *Eurasenia* du Kimméridgien inférieur (p. 380) : « Le degré d'évolution atteint par les *Eurasenia* dans la sous-zone à Chatellaillonensis est moindre que pour la lignée parallèle des *Rosenia*. Ce retard pourrait expliquer, chez *Pararosenia* (sensus Ziegler), l'apparition plus tardive au Kimméridgien supérieur du sillon ventral lisse ».

Cette proposition implique deux questionnements :

- quelles sont les espèces pouvant faire le lien entre *Eurasenia manicata* (Schneid, 1939) ou les *Eurasenia* du gr. *trifurcata* (Reinecke) du Kimméridgien inférieur, et les premières *Pararosenia* du Kimméridgien supérieur ?
- A quel moment apparaît la bande ventrale lisse chez les *Pararosenia* ?

Le manque d'échantillons bien datés de la base de la zone à Mutabilis ne permet pas de combler le hiatus chronologique entre les dernières *Eurasenia* et les premières *Pararosenia*, dans la mesure où le positionnement de *P. zacatecanus* Burckhardt reste problématique. Bien que Ziegler évoque, pour *P. quenstedti* (Durand) et *P. semieudoxus* (Schneid), une répartition stratigraphique jusqu'à la base de la zone à Acanthicum (Mutabilis), ces espèces ne seraient véritablement repérées qu'à partir de la sous-zone à Lallierianum, et surtout au sommet de la zone à Mutabilis en sous-zone à Orthocera. Une lacune faunique importante existe donc entre la base de la sous-zone à Chatellaillonensis (Kimméridgien inférieur) et le sommet de la zone à Mutabilis (Kimméridgien supérieur). En France, notamment en Charente, dans le Kimméridgien inférieur, seul le groupe d'*Eurasenia rolandi* (Opper, 1863) est attesté au travers d'*Eurasenia aulnisa* Hantzpergue, 1987, puis *Eurasenia manicata* (Schneid) (Hantzpergue, 1989).

Les modifications morphologiques existant entre *Eurasenia manicata* (Schneid) et *P. semieudoxus* (Schneid) f. *calvescens* font ressortir une tendance évolutive qui pourrait faire d'*Eurasenia manicata* l'ancêtre de *P. semieudoxus*, et ce en dépit de l'important hiatus chronologique,

du petit nombre d'échantillons connus pour chaque espèce et du fait de la sub-contemporanéité des différentes espèces de *Pararasenia*. La section d'*E. manicata* est subquadratique jusqu'à 135 mm, puis devient ovale élevée (Hantzpergue, 1989, p. 268). Pour *P. semieudoxus*, cette transformation se déroule dès 100 mm, et à diamètre équivalent (200-250 mm) *P. semieudoxus* présente une section ovale allongée, mais plus comprimée. *P. semieudoxus* devient plus évolutive qu'*E. manicata* (O/D de 0,37 contre 0,42); sa section est plus comprimée et la hauteur du tour plus importante (H/D de 0,38 en moyenne pour *P. semieudoxus*, contre 0,33 pour *E. manicata*). Cette section comprimée se retrouve déjà sur certains variants d'*E. manicata* (Hantzpergue, 1989, pl. 33, fig. c). La taille adulte de *P. semieudoxus* est deux fois plus importante que celle d'*E. manicata* (respectivement 565 mm contre 250). La comparaison de l'ornementation laisse apparaître une expression plus précoce des stades ornementaux pour *P. semieudoxus*. Le stade intermédiaire d'*E. manicata*, avec des côtes primaires massives, renflées, rectiradiées ou faiblement proverses, se divisant au tiers du flanc en deux côtes secondaires avec une intercalaire, se retrouve sur le stade initial de *P. semieudoxus*, avec une division trifurquée plus une intercalaire. La fin du stade intermédiaire, avec épaissement des côtes primaires d'*E. manicata*, se développe dès le début du stade intermédiaire (entre 100 et 120 mm) pour *P. semieudoxus*. On retrouverait là les mêmes grandes tendances évolutives évoquées pour les lignées *A. erinus* - *A. contejeani* et *A. pinguis* - *A. yo*, avec augmentation de l'involution et de la hauteur de la spire qui devient plus ogivale chez le macroconque. Il est pour le moment difficile de déterminer si les espèces *P. crassicosta*, *P. hybridus* et *P. quenstedti*, présentes elles aussi sur l'ensemble de la sous-zone à Orthocera, représentent des formes évolutives intermédiaires – des transients – ou des variants extrêmes.

4.2.5. Bilan sur les processus évolutifs

La phylogénie et l'histoire évolutive des Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur sont actuellement connues de façon incomplète. Toutefois, dans cette famille, l'analyse des lignées séparées *Aulacostephanus* gr. *contejeani* (*A. erinus* - *A. precontejani* - *A. contejeani*) et *Aulacostephanoceras* gr. *eudoxus* (*A. pinguis* - *A. eudoxus* - *A. yo*) réalisée ci-dessus, semble montrer l'existence de convergences morphologiques remarquables résultant probablement de l'intervention de processus évolutifs analogues.

La comparaison des différentes étapes de l'évolution de ces lignées fait apparaître de nombreuses convergences, tant dans l'enchaînement des processus évolutifs que dans leur expression morphologique. L'acquisition de façon itérative d'une forme ovale allongée à ogivale, accompagnée d'une augmentation de l'involution, pour-

rait être mise en relation avec les caractéristiques physiques et écologiques de l'environnement. Cependant, la finalité adaptative de cette canalisation évolutive pourrait être interprétée de manière plus nuancée : les «*A. gr. eudoxus*» inféodés aux milieux plus profonds de la province subboréale montrent également une modification progressive de leur morphologie, qui converge de façon remarquable vers celle réalisée dans le groupe d'*A. gr. contejeani* probablement endémique au haut-fond ouest-européen. La comparaison des modifications qui s'effectuent dans le groupe subboréal d'*A. gr. eudoxus* d'une part, et dans le groupe probablement endémique d'*A. gr. contejeani* d'autre part, semblerait démontrer dans ce cas qu'une même canalisation évolutive peut s'opérer dans deux lignées différentes, indépendamment de la pression sélective propre à des environnements bien différents.

Sans qu'il soit possible de réaliser ici une analyse aussi fine que celle entreprise pour les Aspidoceratinae kimméridgiens (Hantzpergue in Dommergues *et al.*, 1989), on retrouverait chez les Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur des processus évolutifs similaires avec, là aussi, une canalisation évolutive fortement contrainte par les possibilités morphologiques d'une option ontogénétique prise à l'origine parmi un choix limité, à partir d'un stock génétique commun.

4.3. Applications biostratigraphiques

Marqueurs biostratigraphiques privilégiés pour le Kimméridgien supérieur (Tabl. 2), les Aulacostephanidae en définissent toutes les zones, ainsi que la moitié des sous-zones et des horizons. Une connaissance toujours plus précise de leur répartition géographique et stratigraphique, et de leur évolution, permet d'affiner l'échelle biostratigraphique à haute résolution réalisée pour le Kimméridgien supérieur par Hantzpergue *et al.* (in Cariou & Hantzpergue, 1997), mais aussi de proposer une échelle parallèle reposant uniquement sur les Aulacostephanidae.

4.3.1. Positionnement de la sous-zone à Orthocera et nouvel horizon à Eudoxus (Tab. 2)

Entre 1984 et 1997, pour le haut-fond franco-germanique, la sous-zone à Orthocera a été positionnée successivement dans la zone à Mutabilis, puis dans la zone à Eudoxus (Hantzpergue, 1984, 1989; Cariou & Hantzpergue, 1997). Finalement elle est devenue la première sous-zone de la zone à Eudoxus. Ce positionnement semble devoir être réexaminé.

La découverte des *Orthaspidoceras* du groupe *schilleri-orthocera* dans la province subméditerranéenne associés à *A. eudoxus* (d'Orbigny), évoquée par Aldinger (1945), a permis de situer la limite entre les zones à Acanthicum et à Eudoxus pour la Souabe-Franconie. C'est cette pré-

sence des *Orthaspidoceras* du groupe *schilleri-orthocera*, notamment d'*O. orthocera* caractéristique de la sous-zone à Orthocera du haut-fond, qui a justifié de positionner la sous-zone à Orthocera en limite inférieure de la zone à Eudoxus. Cependant, un tel positionnement ne s'accorde pas avec la répartition stratigraphique des Aulacostephanidae, aussi bien sur le haut-fond (Quercy, Charente, Berry), que dans la province subboréale (Royaume-Uni, Normandie). Plusieurs arguments justifieraient de replacer la sous-zone à Orthocera comme dernière sous-zone de la zone à Mutabilis du haut-fond et de la province subboréale.

- L'un des arguments, déjà évoqué par Hantzpergue (1989), suppose une erreur de détermination possible sur le groupe des *Orthaspidoceras* associés à *A. eudoxus*. Dans ce cas, il n'y aurait plus de concordance faunique entre les espèces du sud de l'Allemagne et celles du haut-fond ou de la province subboréale; les faunes de la sous-zone à Orthocera constitueraient alors une biozone bien distincte.
- En 1983, Birkelund *et al.* proposent une concordance des niveaux M18 à M21 du Wiltshire, avec les niveaux GC24 et GC25 des Kimmeridge Clay (Gallois & Cox, 1976), ainsi qu'avec les niveaux XXII à XXIV d'Aquitaine (soit la sous-zone à Orthocera). Cette concordance est justifiée par la présence dans ces trois lieux des *Orthaspidoceras* du groupe *orthocera*. La limite entre les zones à Mutabilis et à Eudoxus est marquée pour ces auteurs par l'apparition de l'espèce indice *A. eudoxus*, mais aussi par un changement de faune entre la zone à Mutabilis et la zone à Eudoxus: les *Aulacostephanoides* (à faible costulation) sont remplacés par les *Aulacostephanus* (à costulation renforcée), et les *Orthaspidoceras* à un seul rang de tubercules, par les *Aspidoceras* à deux rangs de tubercules. Pour ces régions, l'assimilation de la sous-zone à Orthocera comme base de la zone à Eudoxus entraîne un chevauchement des faunes, puisque de nombreuses espèces typiques de la zone à Mutabilis (*A. linealis*, *A. desmonotus*, *A. mutabilis*, *A. mutabilis* f. *eulepidus*, *A. sosvaensis*, *A. peregrinus*) perdurent à la base de la zone à Eudoxus sans présence « significative » de l'espèce indice de la zone à Eudoxus (Samson *et al.*, 1996; Birkelund *et al.*, 1983).
- Dans le Quercy, à la limite entre les sous-zones à Orthocera et à Caletanum, G. Lafaurie (communication personnelle) a mis en évidence la présence d'un banc à Eudoxus monospécifique livrant la forme microconque typique d'*A. eudoxus* (d'Orbigny), ainsi que des spécimens de grande taille identifiés au macroconque d'*A. eudoxus*. La citation d'Aldinger (1945) évoque les *Aulacostephanus* suivants: *A. pseudomutabilis sagittatus* (Ziegler) = *A. waidelichi* (Aldinger); *A. eudoxus* (d'Orb.); *A. yo* var. *suevica* Beurlen = *A. yo* (d'Orbigny) in Ziegler (1962). Le fait que le macroconque d'*A. eudoxus* soit très similaire à *A. yo* (d'Orbigny), mais perde toute costulation à

260 mm (contre 360 mm) et soit légèrement moins involute, justifierait la mention faite par Aldinger de la présence de *A. yo* var. *suevica* (Beurlen) dans la même couche. La présence d'*A. pseudomutabilis sagittatus* (Ziegler) [= *A. waidelichi* (Aldinger)], désormais identifié à l'espèce *A. erinus* (d'Orbigny), confirme ce positionnement; cette dernière espèce étant caractéristique du sommet de la zone à Mutabilis et de la base de la zone à Eudoxus. Cette association faunique caractérisée par la présence d'*A. eudoxus* [M, m] se retrouve dans le Wiltshire avec les niveaux EI et E2 (Birkelund *et al.*, 1983).

La création d'un horizon à Eudoxus à la base de la sous-zone à Caletanum marquant l'apparition de l'espèce indice sous sa forme macroconque et microconque, délimiterait pour le haut-fond ouest-européen comme pour les provinces subméditerranéenne (Aldinger, 1945) et subboréale (Birkelund *et al.*, 1983), la base de la zone à Eudoxus.

Ainsi, la sous-zone à Orthocera constituerait une période de transition, avec pour le haut-fond l'apogée des *Pararosenia*, le déclin et la disparition des *Orthaspidoceras* et la domination des *Aulacostephanoides* et *Aulacostephanus* à côtes nombreuses et au relief faible ou moyen. Situation assez similaire à la province subboréale (Birkelund *et al.*, 1983). Le début de la zone à Eudoxus, avec la sous-zone à Caletanum, serait marqué par la disparition des *Pararosenia* et des *Aulacostephanoides*, le remplacement des *Orthaspidoceras* par les *Aspidoceras* du groupe d'*A. caletanum* (Opper), et la domination des *Aulacostephanoceras* sur les *Aulacostephanus*. Dans ces deux derniers genres, une coupure morphologique nette apparaît à partir de la zone à Eudoxus, avec une involution croissante et une section de plus en plus ogivale chez les macroconques respectifs des lignées dérivées. Ce changement de faune, constaté aussi bien sur le haut-fond que dans les provinces subboréale et subméditerranéenne, serait subcontemporain. Le développement des *Aspidoceras* d'origine subméditerranéenne et des *Aulacostephanoceras* boréaux pourrait correspondre au développement de la transgression du cycle K5 [Haq *et al.* (1987) cité in Hantzpergue, 1995], marquant la reprise à nouveau possible des échanges fauniques, attestée par l'apparition d'*A. eudoxus* « simultanément » dans ces trois espaces à la base de la sous-zone à Caletanum (Cariou & Hantzpergue, 1997; Hantzpergue *et al.* 1998b; Rogov *et al.*, 2009).

4.3.2. Pertinence de la zone à Eudoxus pour la province subméditerranéenne (Tab. 2)

Suite à une première étude évoquant la large répartition dans le domaine téthysien du genre *Hybonoticeras* en zone à Beckeri (Schweigert *et al.*, 1996), Schweigert & Baier (2001) proposent d'abandonner, pour la province subméditerranéenne, la zone à Eudoxus (Ziegler), pour revenir à la zone à Pseudomutabilis Schneid (1915).

Tableau 2 : Biozonation parallèle basée sur les Aulacostephanidae et équivalence biochronologique du Kimméridgien supérieur.

1. Limite inférieure de la zone à Eudoxus (Hantzpergue *et al.*, 1997)

2. Limite inférieure de la zone à Eudoxus proposée dans ce travail.

Équivalences biochronologiques du Kimméridgien supérieur.

Modifié d'après Gallois & Cox, 1976; Birkelund *et al.*, 1983; Schweigert *et al.*, 1996; Hantzpergue *et al.*, 1997, 1998a, b; Zeiss, 2003; Colombié & Rameil, 2007; Schweigert, 2007; Rogov *et al.*, 2009; Rogov, 2010. Pour les explications, voir le texte.

HAUT-FOND OUEST EUROPEEN					PROVINCE SUBBOREALE	PROVINCE SUBMEDITERRANEENNE	PLATEFORME RUSSE			
Selon P. HANTZPERGUE <i>et al.</i> (1997)			Biozonation proposée avec les Aulacostephanidae				Gorodishche, Volga			
Zones	Sous-zones	Horizons	Horizons	Sous-zones	Zones	Zones	Sous-zones	Zones	Sous-zones	
AUTISSIO- DORENSIS	IRIUS	Catalanicum	Subundorae	SUB- UNDORAE	VOLGENSIS	BECKERI	ULMENSE	VOLGENSIS	FALLAX	
		Irius	Kirghisensis							
	AUTISSIO- DORENSIS	Lafauriana	Volgensis	VOLGENSIS			SETATUM		VOLGENSIS / SUB- BOREALIS	
		Autissio- dorensis	Autissio- dorensis							
EUDOXUS	CONTEJEANI	Yo	Yo	CONTEJEANI	EUDOXUS	EUDOXUS	?	?	?	
		Contejeani	Contejeani				SUBEUMELA	EUDOXUS	CONTEJEANI	
	CALETANUM	Quercynum	Precontejeani	EUDOXUS						CALETANUM
		Caletanum	Eudoxus							
	1	2	ORTHOCERA	Calvescens			Calvescens	SEMI- EUDOXUS	NON DETAILLE	MUTABILIS
Hybridus				Hybridus						
Orthocera				Phorcus						
MUTABILIS	LALLIER- IANUM	Schilleri	Quenstedti	PUSILLUS DOSSENNUS	MUTABILIS	ACANTHICUM	LACUNES ?			
		Lallierianum	Pusillus dossennus							
	MUTABILIS	Mutabilis	Mutabilis	MUTABILIS						
		Attenuatus	Attenuatus							
		Desmonotus	Desmonotus							
		Linealis	Linealis							

Ces auteurs diviseraient la zone à Eudoxus en fonction de ses sous-zones : la sous-zone à Caletanum devenant la zone à Pseudomutabilis, et la sous-zone à Contejeani devenant l'équivalent de la sous-zone à Subeumela de la zone à Beckeri. Cette subdivision se justifierait par une meilleure corrélation stratigraphique entre les provinces subméditerranéenne, subboréale et le haut-fond, particulièrement pour la limite entre la zone à Eudoxus et les zones à Beckeri ou Autissiodorensis. La zone à Beckeri se définit notamment par l'apparition des *Hybonoticeras*, or sa première sous-zone (à Subeumela), pour le sud de l'Allemagne, présente une association faunique (Schweigert, 1993) avec *Aulacostephanus contejeani*, *Aulacostephanoceras eudoxus*, *A. undorae* et *Tolvericeras sevogodense*, typiques de la zone à Eudoxus, sous-zone à Contejeani, normalement sous-jacente. Ce chevauchement entre zone à Eudoxus et zone à Beckeri aurait aussi pour conséquence que la zone à Autissiodorensis

(Volgensis, selon son acception actuelle) ne serait en correspondance qu'avec une partie seulement de la zone à Beckeri (plus ou moins les sous-zones à Setatum et Ulmense).

Plusieurs arguments limitent l'intérêt et la portée de ce retour à la zone à Pseudomutabilis pour la province subméditerranéenne :

- La suppression de la zone à Eudoxus, en intégrant la sous-zone à Contejeani dans la sous-zone à Subeumela, ne résout pas le problème de concordance stratigraphique. En effet, ces deux sous-zones ne sont pas strictement assimilables. Pour Schweigert *et al.* (1996), la sous-zone à Contejeani, n'incluant pas l'horizon à Subsidents, est plus brève que la sous-zone à Subeumela. Dans leur correspondance entre les stratigraphies russe et subméditerranéenne, Scherzinger & Mitta (2006) rencontrent la même discordance : la sous-zone à Volgae de la zone à Fallax

est mise en correspondance avec la fin de la sous-zone à Subeumela, après la sous-zone à Contejeani. Ainsi, le problème de fond des corrélations Beckeri-Autissiodorensis (Volgensis) n'est pas résolu.

- La corrélation «sous-zone à Caletanum/zone à Pseudomutabilis» laisse entendre que le chron de l'espèce *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* (de Loriol) serait limité à cette zone. En Angleterre, Callomon & Cope (1971), Gallois & Cox (1976) et Birkelund *et al.* (1983) évoquent la présence d'*A. pseudomutabilis* jusqu'à l'horizon à Contejeani du haut-fond. Il en est de même pour la Franconie, où l'espèce est attestée jusqu'au sommet du $\delta 4$ (Ziegler, 1962). Le problème du chevauchement faunique réapparaît. De plus, à ce jour *A. pseudomutabilis pseudomutabilis* (de Loriol) présente une répartition géographique plus limitée qu'*A. eudoxus* (d'Orbigny). Elle n'a pas encore été repérée en Russie, ni dans la province subméditerranéenne (en France, site de Crussol), alors que l'espèce *A. eudoxus* est attestée dans ces régions, y compris en Allemagne sous ses formes macroconque et microconque (voir ci-dessus), et même jusqu'en Espagne avec un exemplaire dans les Asturies (d'après Dubar, 1925; Dubar & Mouterde, 1957; cité in Hantzpergue, 1989).
- Même si la limite Beckeri-Volgensis (Autissiodorensis) reste à préciser, la subdivision stratigraphique actuelle fondée sur les Aulacostephanidae paraît plus précise et offre de bonnes corrélations, grâce à leur vaste répartition entre les deux provinces et le haut-fond ouest-européen. Outre l'évocation de la présence des *Hyboniticeras*, Schweigert & Baier (2001) constatent qu'en sous-zone à Subeumela, dans la province subméditerranéenne, les espèces *A. yo* et *A. contejeani* sont contemporaines d'*A. undorae* (Pavlow). Pour ces auteurs, qui ne suivent pas les conclusions de Ziegler (1962) et détachent *A. plataulax* Buckman de l'espèce *A. undorae*, pour en faire une chrono-espèce précoce du groupe *undorae* en zone à Eudoxus, cette espèce *A. undorae* est un témoin, indice du début de la zone à Volgensis (Autissiodorensis), justifiant de positionner la sous-zone à Contejeani comme concordante avec la sous-zone à Subeumela.
Le nouveau matériel étudié permet de réfuter cette interprétation :
- L'espèce *A. undorae* (Pavlow) est bien attestée en zone à Eudoxus : au Royaume-Uni, dans le Surrey (Callomon & Cope, 1971) et dans le Norfolk (Gallois & Cox, 1976); en France (dans le Lot), dès la sous-zone à Caletanum; en Pologne (à Stobnica - Kutek, 1961), en «zone à Pseudomutabilis». Elle est présente sous sa forme *subundorae* jusqu'en zone à Volgensis et n'est donc pas strictement caractéristique de la zone à Volgensis (Autissiodorensis).
- Les études récentes en Allemagne du Sud présentent des associations et des successions fauniques comparables, au moins pour les Aulacostephanidae, aussi bien

avec celles de la province subboréale qu'avec celles du haut-fond ouest-européen. Ainsi, l'association faunique caractéristique de la zone à Eudoxus, sous-zone à Contejeani, du haut-fond ouest-européen, composée d'*A. undorae* (Pavlow), *A. pinguis* (Durand), *A. contejeani* (Thurmann) et *A. yo* (d'Orbigny), est attestée pour l'Allemagne du Sud en sous-zone à Subeumela, en présence de l'espèce indice de zone *A. eudoxus* (d'Orbigny) [Schweigert, 1993; Schweigert & Baier, 2001; Schweigert & Vallon, 2005]. De même, les Aulacostephanidae de la zone à Volgensis sont aussi repérés en Allemagne du Sud pour la sous-zone à Ulmense, avec le groupement *A. jasonoides* (Pavlow), *A. volgensis* [m et M] (Vischniakoff) et *A. undorae* f. *subundorae* (Pavlow) [Schweigert (1993), Schweigert & Scherzinger (1997), Schweigert & Baier (2001) et Schweigert & Vallon (2005)].

Ainsi, les Aulacostephanidae définissant la zone à Eudoxus, ainsi que ses sous-zones et horizons, sont des marqueurs très précis offrant une très bonne corrélation entre les différents espaces biogéographiques recouvrant l'Europe occidentale au Kimméridgien supérieur. Même si des précisions stratigraphiques doivent être apportées, il apparaît prématuré et de peu d'utilité, vu l'état présent des connaissances d'en modifier la zonation (Zeiss, 2003; Colombie & Rameil, 2007).

4.3.3. Renommer la zone et sous-zone à Autissiodorensis (Tab. 2)

L'identification corrigée des espèces *A. volgensis* et *A. autissiodorensis*, précédemment mise en évidence, justifierait de modifier le nom «Autissiodorensis» utilisé jusqu'à présent pour les zone et sous-zone à Autissiodorensis. Bien qu'une étude exhaustive de tout le matériel référencé comme *A. autissiodorensis* ou *A. volgensis*, existant dans les collections, n'ait pu être réalisée, il apparaît cependant au travers des spécimens figurés que, pour de nombreux auteurs, *A. autissiodorensis* soit souvent confondu avec *A. volgensis* [M] (Callomon & Cope, 1971; Gygi, 1995; Schweigert & Scherzinger, 1997; Kutek & Zeiss, 1997; Monks & Palmer, 2002; Scherzinger & Mitta, 2006). De Loriol *et al.* (1872) ayant accepté la forte variabilité d'*A. autissiodorensis*, cette confusion semble déjà ancienne (cf. supra 3. Systématique, genre *Aulacostephanus*, 3). Ainsi, la conception que ces auteurs ont de la zone et de la sous-zone à Autissiodorensis repose probablement sur l'identification de l'espèce *A. volgensis* [M] et non sur celle d'*A. autissiodorensis*. *A. volgensis* a une répartition stratigraphique qui, d'après les citations bibliographiques, semble plus vaste que celle d'*A. autissiodorensis*. Trois spécimens d'*A. autissiodorensis* seulement ont été figurés; trouvés en France (Lot, Meuse, Yonne), ils sont tous de l'horizon à Autissiodorensis (sous réserve que les différentes citations antérieures non décrites et figurées d'*A. autissiodorensis*

sis soient toutes assimilables à *A. volgensis* [M]). Les auteurs précédemment cités évoquent quant à eux une répartition de l'espèce *A. volgensis* couvrant l'ensemble de la zone à *Autissiodorensis*, de la zone à *Beckeri*, sous-zone à *Ulmense* et de la zone à *Fallax*. En fonction des individus figurés et de la confusion des espèces évoquées supra, zone et sous-zone à *Autissiodorensis* définiraient plutôt la répartition stratigraphique de l'espèce *A. volgensis* qui devrait en être l'espèce indice. De plus, avec sa vaste répartition géographique, depuis le Groenland, la Russie, l'Angleterre, la Normandie, l'Allemagne du Sud et la Suisse, cette espèce présente un grand intérêt pour les corrélations biostratigraphiques à longue distance, sans bouleverser les informations stratigraphiques précédemment établies.

4.3.4. Proposition d'une biozonation parallèle fondée sur les *Aulacostephanidae* (Tab. 2)

La biochronologie du Kimméridgien supérieur établie par Hantzpergue (1989) pour le biome franco-germanique, et utilisée jusqu'à présent (Cariou & Hantzpergue, 1997), repose essentiellement sur les *Aulacostephanidae* et les *Aspidoceratidae*. La précision stratigraphique obtenue au cours de la présente étude permet de proposer une nouvelle échelle biostratigraphique pour le Kimméridgien supérieur du haut-fond ouest-européen fondée sur cette seule famille.

Seuls les nouveaux horizons et sous-zones seront détaillés :

En zone à *Mutabilis*, l'espèce *A. pusillus dossennus*, présente en Allemagne, en Suisse (Ziegler, 1962) et en France en Isère (Enay, 1958), mais aussi en Normandie (Samson *et al.*, 1996), offre une bonne correspondance stratigraphique, justifiant de prendre cette espèce

comme indice de sous-zone. Remplaçant la sous-zone à *Lallierianum*, cette sous-zone comporte deux horizons : l'horizon à *Pusillus dossennus*, surmonté d'un horizon à *Quenstedti*; chaque horizon marquant l'apparition en France et en Allemagne de l'espèce indice (Tab. 2).

Dernière sous-zone de la zone à *Mutabilis*, la sous-zone à *Semieudoxus* se caractérise par l'abondance relative de l'espèce indice dans le Bassin parisien et en Aquitaine (Hantzpergue, 1985; Hantzpergue & Lafaurie, 1983; Debrand-Passard, 1982; Debrand-Passard & Hantzpergue, 1980). A sa base s'individualiserait un horizon à *Phorcus* caractérisé par l'apparition de cette espèce attestée en France, en Suisse et peut-être au sud de l'Allemagne (Ziegler, 1962).

Pour la zone à *Eudoxus*, l'individualisation d'un horizon à *Eudoxus* (cf. supra), incluant les formes micro et macroconque en France (dans le Quercy) et en Allemagne (Aldinger, 1945), justifie de reprendre l'espèce indice pour définir une sous-zone à *Eudoxus*. Largement répandu, *A. eudoxus* est un témoin caractéristique du changement faunique constaté entre les zones à *Mutabilis* et à *Eudoxus*. Cette sous-zone se terminerait par l'horizon à *Precontejeani*, défini par l'apparition de cette espèce sur le haut-fond.

La large répartition de l'espèce subboréale *A. volgensis* en fait le marqueur idéal pour définir la dernière zone du Kimméridgien supérieur et sa première sous-zone. A sa base, l'horizon à *Autissiodorensis*, espèce identifiée sur le haut-fond ouest-européen – notamment en France – constitue le dernier horizon défini par une espèce « endémique » au haut-fond. Surmontant cet horizon, l'horizon à *Volgensis* marque la grande abondance d'*A. volgensis* sur le haut-fond, notamment en France et en Allemagne (Schweigert, 1993). La dernière sous-zone est dominée par des *Aulacostephanidae* subboréaux, avec pour espèce indice *A. undorae* f. *subundorae*. Le premier horizon est

Planche I

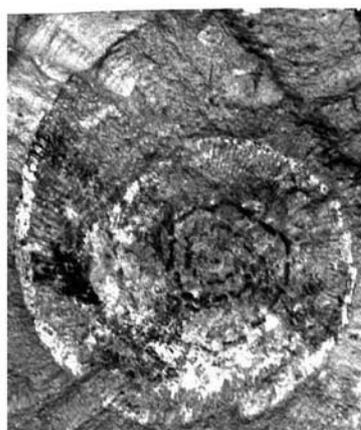
- Fig. 1: *Aulacostephanus linealis* [M] (Quenstedt), 1888; horizon à *Linealis*, zone et sous-zone à *Mutabilis*, Fourville (Charente, France); collection Hantzpergue, CVCU - FS Poitiers. D: 67,4 mm.
- Fig. 2: *Aulacostephanus linealis* [m] (Quenstedt), 1888; horizon à *Linealis*, zone et sous-zone à *Mutabilis*, Langevinière (Charente, France); n°LG5, collection Hantzpergue, CVCU - FS Poitiers. D: 58 mm.
- Fig. 3a-b: *Aulacostephanus desmonotus* [M] (OPPEL), 1863; «zone à *Tenuilobatus*», Crussol (Ardèche, France); n°13671, collection Huguenin, FS Lyon. D: 40,7 mm.
- Fig. 4: *Aulacostephanus mutabilis* (Sowerby) f. *eulepidus* [m] (Schneid), 1939; zone à *Mutabilis*, Octeville (Seine-Maritime, France); n°R2902 MNHN, Paris. D: 37,6 mm.
- Fig. 5a-c: *Aulacostephanus mutabilis* [M] (Sowerby), 1823; zone à *Mutabilis*, Labastide Murat (Lot, France); collection Lafaurie, Figeac. D: 407 mm, Ph: 305 mm.
- Fig. 6a-b: *Aulacostephanus circumplicatus* [M] (Quenstedt), 1888; zone à *Acanthicum*, Crussol (Ardèche, France); n°15349, FS Lyon. D: 58,5 mm.
- Fig. 7: *Aulacostephanus attenuatus* [M] Ziegler, 1962; horizon à *Attenuatus*, zone et sous-zone à *Mutabilis*, Langevinière (Charente, France); n°LG10, collection Hantzpergue, CVCU - FS Poitiers. D: 238 mm, Ph: 150 mm.

Pour toutes les planches, les barres d'échelle correspondent à 2 cm.

NB: Toutes les photographies sont de l'auteur.



1



2



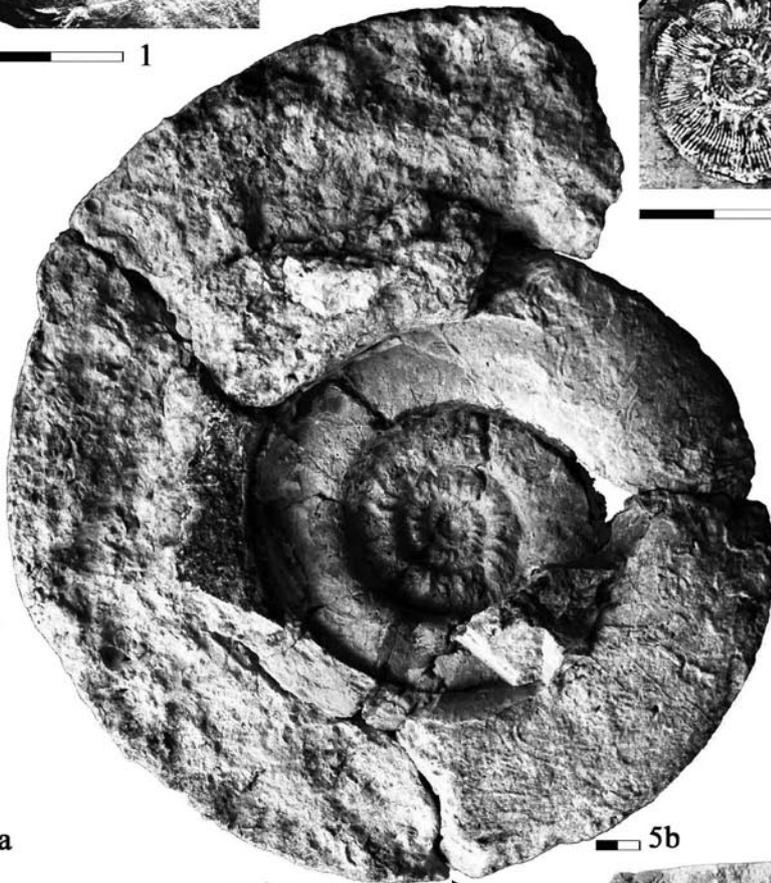
3a 3b



4



5a



5b



5c



6a



6b



7

marqué par l'abondance et la large répartition de l'espèce indice *A. kirghisensis*, depuis le Groenland (Birkelund *et al.*, 1984, 1985), le Royaume-Uni (Gallois & Cox, 1976; Callomon & Cope, 1971), jusqu'en Russie (Hantzpergue *et al.*, 1998). Le dernier horizon se caractérise par la présence de l'espèce indice *A. undorae* f. *subundorae* au Royaume-Uni (Gallois & Cox, 1976; Callomon & Cope, 1971), mais aussi en Allemagne dans la partie supérieure de la sous-zone à Ulmense (Schweigert & Vallon, 2005).

5. CONCLUSION

La révision menée sur la famille des Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur a permis de préciser la définition de nombreuses espèces, de proposer un schéma d'individualisation et d'évolution plus parcimonieux que le schéma précédent de Ziegler (1962), mais aussi, grâce au matériel nouveau et bien calé stratigraphiquement, d'amender et de préciser la biochronologie utilisée jusqu'à présent. La meilleure compréhension des espèces constituant cette famille offre de nombreuses perspectives de travail : préciser, par exemple, les corrélations entre la zone subboréale à *Volgensis* et la zone subméditerranéenne à *Beckeri*, mais également les liens avec la plateforme russe ; ou encore, tester par des méthodes cladistiques la phylogénèse proposée.

REMERCIEMENTS

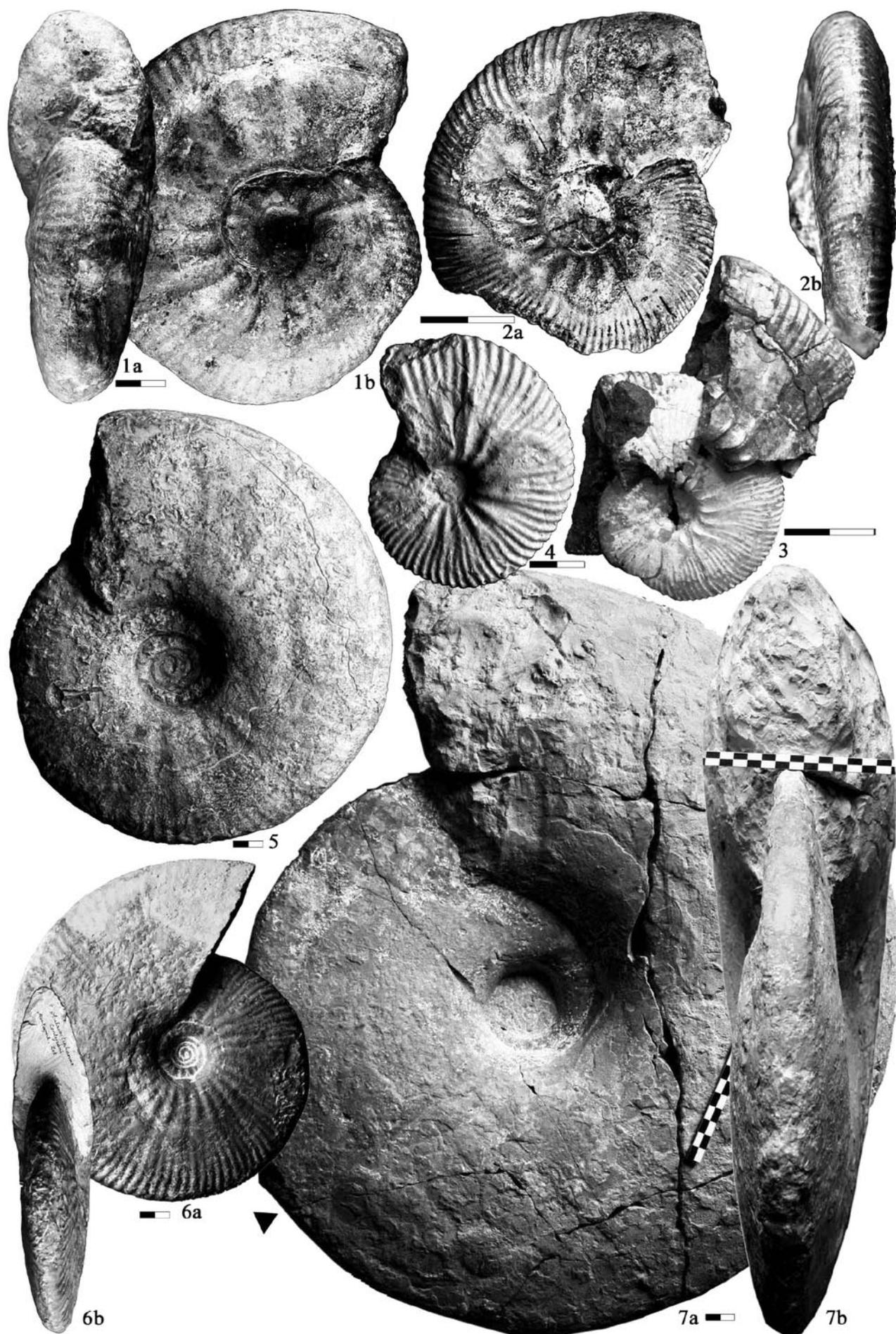
Je tiens à remercier très chaleureusement le Professeur P. Hantzpergue pour l'étude qu'il m'a proposée, pour ses nombreux encouragements et suggestions tout au long de ce travail, et G. Lafaurie pour ses collections. R. Enay et F. Cecca sont également remerciés pour leur relecture et commentaires constructifs.

BIBLIOGRAPHIE

- Aldinger H. 1945. Zur Stratigraphie des Weißen Jura δ in Württemberg. *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines, Neue Folge*, Stuttgart, 31 : 111-152.
- Arkell W. J. & Callomon J. H. 1963. Lower Kimeridgian ammonites from the drift of Lincolnshire. *Palaeontology*, 6 (2) : 219-245.
- Birkelund T., Callomon J. H., Clausen C. K., Nøhr Hansen H. & Salinas I. 1983. The Lower Kimmeridge Clay at Westbury, Wiltshire, England. *Proceedings of Geological Association*, Londres, 94 (4) : 289-309.
- Birkelund T., Callomon J. H. & Fürsich F. T. 1984. The stratigraphy of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous sediments of the Milne Land, central East Greenland. *Grønlands geologiske undersøgelse*, København, 147 : 56 p.
- Birkelund T. & Callomon J. H. 1985. The Kimmeridgian ammonite faunas of the Milne Land, central East Greenland. *Grønlands geologiske undersøgelse*, København, 153 : 56 p.
- Borrelli L. 2011. Les Aulacostephanidae du Kimméridgien supérieur : systématique, évolution, biochronologie et paléobiogéographie. Diplôme d'Associé aux Recherches de l'Université Claude Bernard Lyon 1, 2 volumes : 201 et 275 p. (non publié).
- Callomon J. H. 1963. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Transaction of the Leicester literary and philosophical society*, Leicester, 57 : 21-56.
- Callomon J. H. & Cope J. C. W. 1971. The stratigraphy and ammonite succession of the Oxford and Kimmeridge clays in the Warlingham Borehole. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, Willerby, 36 : 147-176.
- Cariou E. & Hantzpergue P. (coord.). 1997. Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin Centre de Recherche Elf Exploration Production*, Paris, 17 : 422 p., 79 tab., 42 pl.
- Colombié C. & Rameil N. 2007. Tethyan-to-boreal correlation in the Kimmeridgian using high-resolution sequence stratigraphy (Vocontian Basin, Swiss Jura, Boulonnais, Dorset). *International Journal of Earth Sciences*, 96 (3) : 567-591.

Planche II

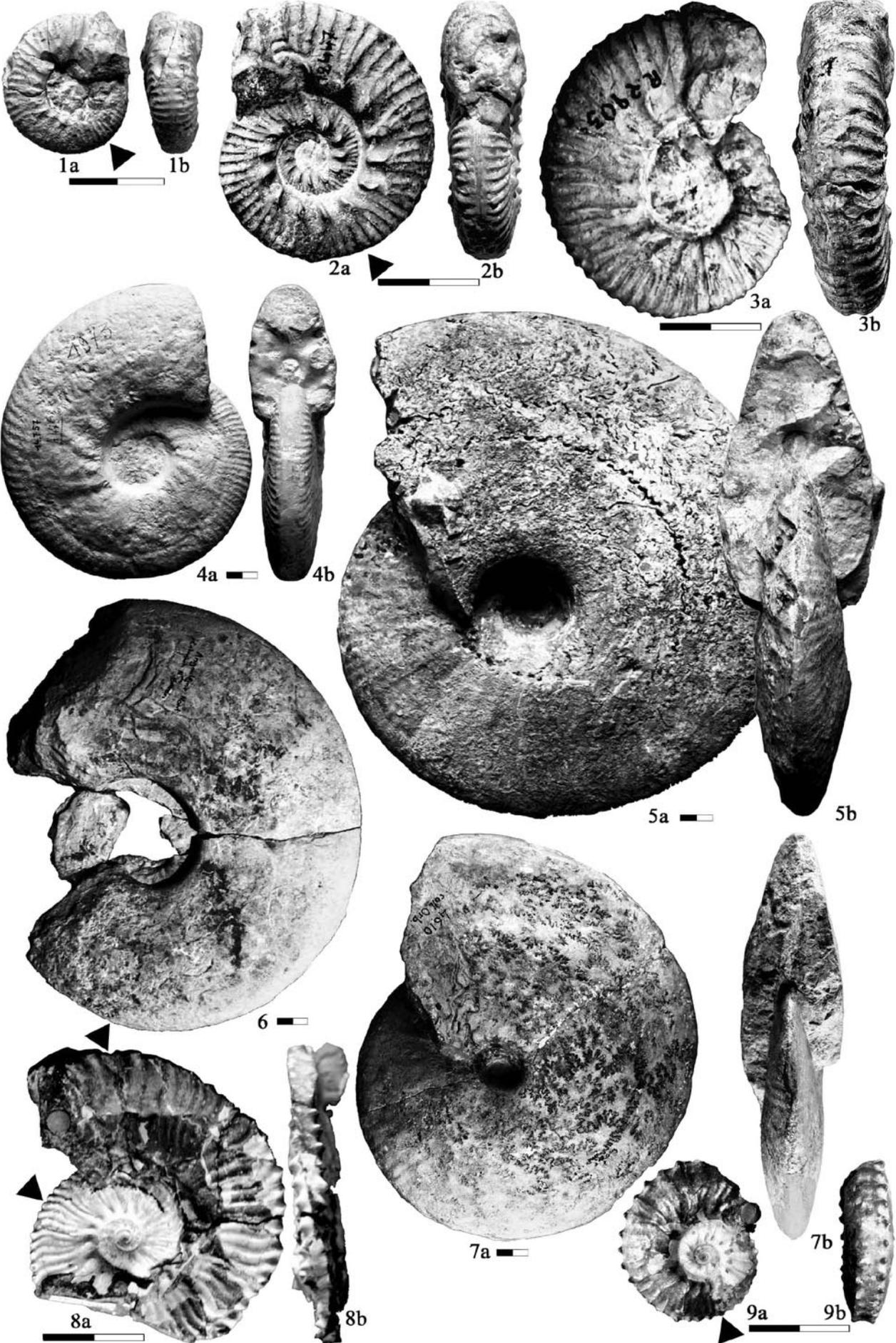
- Fig. 1a-b: *Aulacostephanus erinus* [M] (d'Orbigny), 1850; Kimméridgien supérieur, Villerville (Calvados, France); Lectotype, n°R04162 collection d'Orbigny, MNHN, Paris. D : 163 mm.
- Fig. 2a-b: *Aulacostephanus pseudomutabilis pseudomutabilis* [M] (de Loriol), 1873; Kimméridgien supérieur, zone à Eudoxus, Tonnerre (Yonne, France); Lectotype, n°R4604 collection d'Orbigny, MNHN, Paris. D : 78 mm.
- Fig. 3: *Aulacostephanus pseudomutabilis anglicus* [M] (Steuer), 1897; Kimmeridge Clay, zone à Eudoxus, Weymouth (Dorset, Royaume-Uni); n°C55856, NHM, Londres. D : 92 mm.
- Fig. 4: *Aulacostephanus contejeani* [M] (Thurmann), 1864; Virgulien, Pésol Montbéliard (Doubs, France); Holotype; n°710956, moulage collection Hantzpergue, = coll. Contejean, Porrentuy, canton du Jura, Suisse. D : 95,2 mm.
- Fig. 5: *Aulacostephanus precontejeani* n. sp. [M]; horizon à Quercynum, zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, Pont de Rhodes (Lot, France); Plastotype, n°710957, collection Hantzpergue, FS Lyon. D : 300 mm.
- Fig. 6a-b: *Aulacostephanus contejeani* [M] (Thurmann), 1864; horizon et sous-zone à Contejeani, zone à Eudoxus, Montamel (Lot, France); collection Lafaurie, Figeac. D : 239,5 mm.
- Fig. 7a-b: *Aulacostephanus contejeani* [M] (Thurmann), 1864; horizon et sous-zone à Contejeani, zone à Eudoxus, Montamel (Lot, France); collection Lafaurie, Figeac. D : 530 mm, Ph : 370 mm.



- Cossmann M. 1899. Rectifications de nomenclature. *Revue critique Paleozoologie*, Paris 3: 45.
- Cotteau G. 1853-1857. *Etude sur les mollusques fossiles du département de l'Yonne*. Baillièrre et Fils (Ed.), Paris, 141 p.
- Davis R. A., Landman N. H., Dommergues J.-L., Marchand D. & Bucher H. 1996. Mature modifications and dimorphism in ammonoid cephalopod. In: Landman N. H., Tanabe K. & Davis R. A. (Eds). *Ammonoid Paleobiology. Topics in geobiology*, Plenum Press, New-York, 13: 463-539.
- Debrand-Passard S. 1982. Le Jurassique supérieur du Berry (Sud du Bassin parisien). *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Epinal, 119: 226 p.
- Debrand-Passard S. & Hantzpergue P. 1980. L'Oxfordien supérieur et le Kimméridgien des Charentes (Bassin aquitain) et du Berry (Bassin parisien). Extension géographique des repères ammonitiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 22 (3): 369-375.
- Dommergues J.-L., Cariou E., Contini D., Hantzpergue P., Marchand D., Meister C. & Thierry J. 1989. Homéomorphies et canalisations évolutives: le rôle de l'ontogenèse. Quelques exemples pris chez les ammonites du Jurassique. *Geobios*, Lyon, 22 (1): 5-48, 13 fig.
- Durand A. 1933. L'étage Kimméridgien dans les départements de la Meuse et de la haute-Marne. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 5 (2): 293-335, pl. 20-21.
- Enay R. 1958. Précision stratigraphique sur le Jurassique supérieur de l'île Crémieu (Jura méridional tabulaire). *Extrait des Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 247: 2164-2167.
- Fischer J.-C. 1994. *Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny*. Volume 1 Céphalopodes Jurassiques. Muséum National d'Histoire Naturelle, Masson, Paris, Milan, Barcelone, 333 p.
- Gallois R. W. & Cox B. M. J. 1976. The stratigraphy of the lower Kimmeridge clays of Eastern England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 41, part 1(2): 13-26.
- Gygi R. A. 1995. Datierung von Seichtwassersedimenten des Späten Jura in der Nordwestschweiz mit Ammoniten. *Ecolgae geologicae Helvetiae*, Bâle, 88 (1): 1-58.
- Hantzpergue P. 1979. Biostratigraphie du Jurassique supérieur nord-aquitain. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 21 (6): 715-725.
- Hantzpergue P. 1984. Greater sedimentary unconformities in the western European Kimmeridgian: relations between sedimentary and biologic events. In: *International symposium on Jurassic stratigraphy*, vol. III, Erlangen, Copenhagen, 685-694.
- Hantzpergue P. 1985. Les discontinuités sédimentaires majeures dans le Kimméridgien français: chronologie, extension et corrélations dans les bassins ouest-européens. *Geobios*, Lyon, 18 (2): 179-194.
- Hantzpergue P. 1989. Les ammonites kimméridgiennes du haut-fond d'Europe occidentale. *Cahiers de Paléontologie*, Éditions du CNRS, Paris, 428 p.
- Hantzpergue P. 1995. Faunal trends and sea-level changes: biogeographic patterns of Kimmeridgian ammonites on the Western European Shelf. *Geologische Rundschau*, Springer-Verlag, Berlin, 84: 245-254.
- Hantzpergue P. & Lafaurie G. 1983. Le Kimméridgien quercy-nois: un complément biostratigraphique du Jurassique supérieur d'Aquitaine. *Geobios*, Lyon, 16 (5): 601-611.
- Hantzpergue P., Atrops F. & Enay R. 1997. Kimméridgien. In: Cariou E. & P. Hantzpergue (coord.), Groupe Français d'Etude du Jurassique. Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. *Bulletin Centre de Recherche Elf Exploration Production*, Paris, Mém. 17: 87-96.
- Hantzpergue P., Baudin F., Mitta V., Olfieriev A. & Zakharov V. A. 1998a. The Upper Jurassic of the Volga basin: ammonite biostratigraphy and occurrence of organic-carbon rich facies. Correlations between boreal-subboreal and sub-mediterranean provinces. In: Crasquin-Soleau S. & Barrier E. (Eds). Peri-Thethys Memoir 4: epicratonic basins of Peri-Tethyan platforms. *Mémoire Museum National Histoire Naturelle*, Paris, 179: 9-33.
- Hantzpergue P., Baudin F., Mitta V., Olfieriev A. & Zakharov V. A. 1998b. Le Jurassique supérieur du bassin de la Volga:

Planche III

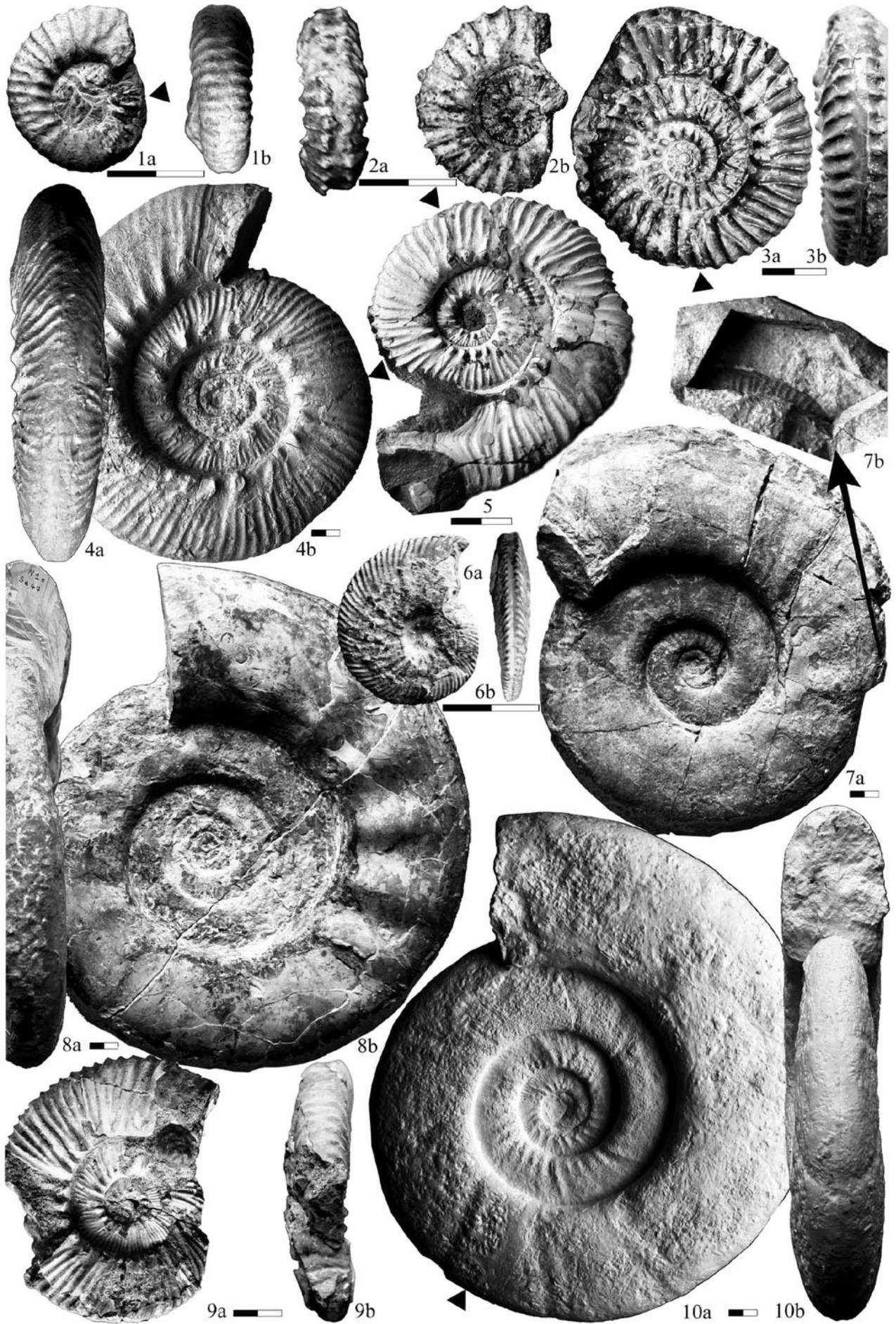
- Fig. 1a-b: *Aulacostephanus pusillus dossennus* [m] Ziegler, 1962; Kimméridgien supérieur, Le Marteray (Isère, France); n°15351, collection Enay, FS Lyon. D: 29,7 mm, Ph: 22 mm.
- Fig. 2a-b: *Aulacostephanus phorcus* [m] (Fontannes), 1876; Kimméridgien supérieur, Crussol (Ardèche, France); Holotype, n°12447, collection Huguenin, FS Lyon. D: 52,4 mm, Ph: 38 mm.
- Fig. 3a-b: *Aulacostephanus eudoxus eudoxus* [m] (d'Orbigny), 1850; zone à Eudoxus, St Jean d'Angély (Charente-Maritime, France); Lectotype, n°R2903 collection d'Orbigny, MNHN, Paris. D: 63 mm.
- Fig. 4a-b: *Aulacostephanus pinguis* [M] (Durand), 1962; Kimméridgien, Tonnerre (Yonne, France); moulage n°14757 collection d'Orbigny, FS Lyon. D: 200 mm.
- Fig. 5a-b: *Aulacostephanus eudoxus eudoxus* [M] (d'Orbigny), 1850; horizon à Eudoxus, zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, Espere (Lot, France); collection Lafaurie, Figeac. D: 355 mm.
- Fig. 6: *Aulacostephanus pinguis* [M] (Durand), 1962; horizon à Eudoxus, zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, Ruelle (Charente, France); collection Tournepiche, FS Poitiers. D: 289 mm, Ph: 200 mm.
- Fig. 7: *Aulacostephanus yo* [M] (d'Orbigny), 1850; Kimméridgien, Mauvage (Meuse, France); Lectotype, n°R04160 collection d'Orbigny, MNHN, Paris. D: 275 mm.
- Fig. 8a-b: *Aulacostephanus eudoxus elegans* [m] Ziegler, 1962; Kimmeridge Clay, zone à Eudoxus, Weymouth (Dorset, Royaume-Uni); n°C55853, NHM, Londres. D: 65 mm, Ph: 30 mm.
- Fig. 9a-b: *Aulacostephanus mammatus* [m ?] ZIEGLER, 1962; Kimmeridge Clay, zone à Eudoxus, Weymouth (Dorset, Royaume-Uni); n°C55852, NHM, Londres. D: 32,6 mm, Ph: 20 mm.



- biostratigraphie des faunes d'ammonites et corrélation avec les zonations standards européennes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris, sciences de la terre et des planètes*, Paris, 326 : 633-640.
- Khudyaev J. 1932. The Fauna of the Upper Kimmeridgian Deposits of Timan. *Bulletin of the United Geological and Prospecting Service*, Leningrad, 51 (42): 645-654.
- Kutek J. 1961. Le Kimméridgien et le Bononien de Stobnica. *Acta Geologica Polonica*, Varsovie, 11 (1): 103-183.
- Kutek J. & Zeiss A. 1994. Biostratigraphy of the highest Kimmeridgian and Lower Volgian in Poland. 3^e symposium International de stratigraphie du Jurassique Poitiers France, Tome. I, *Geobios*, Lyon, mém. sp., 17: 337-341.
- Kutek J. & Zeiss A. 1997. The highest Kimmeridgian and Lower Volgian in Central Poland; their ammonites and biostratigraphy. *Acta Geologica Polonica*, Varsovie, 47 (3-4): 107-198.
- Loriol P. de & Cotteau G. 1868. Monographie paléontologique & géologique de l'étage Portlandien du département de l'Yonne. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne*, Paris, 2^e série, 1, 260 p., 15 pl.
- Loriol P. de, Royer E. & Tombeck H. 1872. Monographie paléontologique et géologique des étages supérieurs de la formation Jurassique du Département de la Haute-Marne. *Mémoires de la Société Linéenne de Normandie*, Caen-Paris, 16, 484 p., 26 pl.
- Monks N. & Palmer P. 2002. *Ammonites*. Smithsonian Institution Press, Washington, 159 p.
- Neumayr M. 1873. Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen geologischen Reichsanstalt*, Wien, 5 (6): 141-257, 13 pl.
- Orbigny A. (d'). 1842-1851. *Paléontologie française, Terrains jurassiques*. I. Céphalopodes. Masson et C^o édit., Paris 2 vol., 642 p.
- Rogov M. 2004. The Russian platform as a key region for Volgian/Tithonian correlation: a review of the Mediterranean faunal elements and ammonite biostratigraphy of the Volgian Stage. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 10 (1): 321-328.
- Rogov M. 2010. A precise ammonite biostratigraphy through the Kimmeridgian-Volgian boundary beds in the Gorodischi section (Middle Volga area, Russia), and the base of the Volgian Stage in its type area. *Volumina Jurassica*, Varsovie, 8: 103-130.
- Rogov M., Zakharov V. & Kiselev D. 2009. Molluscan immigrations via biogeographical ecotone of the Middle Russian Sea during the Jurassic. *Volumina Jurassica*, Varsovie, 6: 143-152.
- Samson Y., Lepage G., Guyader J., Hantzpergue P., Baudin F. & Bignot G. 1996. Révision lithostratigraphique et biostratigraphique du Kimméridgien de la région havraise (Normandie). *Géologie de la France*, Paris, 3: 3-19.
- Scherzinger A. & Mitta V. 2006. New data on ammonites and stratigraphy of the Upper Kimmeridgian and Lower Volgian (Upper Jurassic) of the middle Volga Region (Russia). *Neue Jahrbuch für Geology and Paläontology*, Stuttgart, 241 (2): 225-251.
- Schindewolf O. H. 1925. Entwurf einer Systematik der Perisphincten. *Separat Abdruck aus dem Neuen Jahrbuch für Mineralogie Geology und Paläontology*, Stuttgart, 52, Abt. B, 309-343, 4 fig.
- Schweigert G. 1992. Ein *Aulacostephanus undorae* (Pavlow) im Oberkimmeridgium, mit Bemerkungen zum palökologischen Umfeld. *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines*, Neue Folge, Stuttgart, 74: 139-148.
- Schweigert G. 1993. Subboreale Faunenelemente (Ammonioidea) im oberen Weißjura (Oberkimmeridgium) der Schwäbischen Alb. *Profil*, Stuttgart, 5: 141-155.
- Schweigert G. 2007. Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestone from the South Germany – first results and open questions. *Neues*

 Planche IV

- Fig. 1a-b: *Aulacostephanus pusillus pusillus* [m] Ziegler, 1962; Kimméridgien, Balnot-sur-Laignes (Aube, France); Holotype, n°JO 3330, MNHN, Paris. D: 34,4 mm, Ph: 22 mm.
- Fig. 2a-b: *Aulacostephanus undorae* [m] (Pavlow), 1886; Zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, horizon à Eudoxus, Espère (Lot, France); collection Lafaurie, Figeac. D: 39 mm.
- Fig. 3a-b: *Aulacostephanus undorae* [M] (Pavlow), 1886; zone à Volgensis, Speeton (Yorkshire, Royaume-Uni); n°C4650, NHM, Londres. D: 84 mm, Ph: 62 mm.
- Fig. 4a-b: *Aulacostephanus volgensis* [M] (Vischniakoff), 1875; zone et sous-zone à Volgensis, Morogue (Cher, France); moulage n°710958, collection Hantzpergue, FS Lyon. D: 261 mm, Ph: 165 mm.
- Fig. 5: *Aulacostephanus volgensis* [m] (Vischniakoff), 1875; Kimmeridge Clay, Weymouth (Dorset, Royaume-Uni); n°C3302, NHM, Londres. D: 95,6 mm, Ph: 65 mm.
- Fig. 6a-b: *Aulacostephanus jasonoides* (Pavlow), 1886; Kimmeridge Clay, Hobarrow bay (Dorset, Royaume-Uni); n°C70952, NHM, Londres. D: 35 mm.
- Fig. 7a-b: *Aulacostephanus hantzperguei* [M] n. sp.; zone et sous-zone à Volgensis, horizon à Autissiodorensis, Garrissou, Labastide Murat (Lot, France); Plastotype, n°710951, collection Hantzpergue, FS Lyon. D: 293 mm.
- Fig. 8a-b: *Aulacostephanus hantzperguei* [M] n. sp.; zone et sous-zone à Volgensis, horizon à Autissiodorensis, Sauveterre (Lot-et-Garonne, France); Paratype, n°N15 Se47, collection Lafaurie, Figeac. D: 348 mm, Ph: 235,8 mm.
- Fig. 9a-b: *Aulacostephanus kirghisensis* [M] (d'Orbigny), 1845; Kimméridgien, Saragula (Tschkalov, Orenbourg, Russie); collection Leplay, n° 3046, Ecole des Mines FS Lyon. D: 112 mm
- Fig. 10a-b: *Aulacostephanus autissiodorensis* [M] (Cotteau), 1853; zone et sous-zone à Volgensis, horizon à Autissiodorensis, Barle-Duc (Meuse, France); moulage n°710952, collection Hantzpergue, FS Lyon (= coll. Durand, E. N. S. G. Nancy). D: 348 mm, Ph: 242 mm.



- Jahrbuch für Geology and Paläontology*, Stuttgart, 245 (1): 117-125.
- Schweigert G. & Zeiss A. 1994. Ammonite biostratigraphy of the Upper Kimmeridgian to Tithonian of southern Germany. In: The origin of jurassic reefs: current research developments and results. *Facies*, Erlangen, Nürnberg, 31: 27-28.
- Schweigert G., Krishna J., Pandey B. & Pathak D. B. 1996. A new approach to the correlation of the Upper Kimmeridgian Beckeri Zone across the Tethyan Sea. *Neues Jahrbuch für Geology and Paläontology*, Stuttgart, 202 (3): 345-373.
- Schweigert G. & Scherzinger A. 1997. Ein *Aulacostephanus autissiodorensis* (Cotteau) aus der Wirbelberg-Formation (Beckeri-Zone, Ober-Kimmeridgium) des Randen (Schweiz, Kt. Schaffhausen). *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines*, Neue Folge, Stuttgart, 79: 45-52.
- Schweigert G. & Baier J. 2001. Zum Vorkommen von *Aulacostephanus yo* (d'Orbigny) im Schwäbischen Jura (Ober-Kimmeridgium, SW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geology and Paläontology*, Stuttgart, 3: 184-192.
- Schweigert G. & Vallon L. H. 2005. First record and correlation value of *Aulacostephanus cf subundorae* (Pavlow) (Ammonoidea, Upper Jurassic) from SW Germany. *Neues Jahrbuch für Geology and Paläontology*, Stuttgart, 2: 65-82.
- Spath L. F. 1925. Ammonites and aptychi. In: Wyllie B. N. K. & Smellie W. R. *Monographs of the geological department of the Hunterian Museum Glasgow University*, Glasgow, 180 p.
- Steuer A. 1897. Argentinische Jura Ablagerungen ein Beitrag zur Kenntniss der geologie und Palaeontologie der Argentinischen Anden. *Palaeontologische Abhandlungen Neue Folge*, 3 (3): 96 p., 24 pl., 1 carte, 7 fig. dans le texte.
- Thurmann J. & Etallon A. 1861-1864. Lethea Bruntrutana ou Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et en particulier les environs de Porrentruy. *Nouveaux Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles de Zurich*, vol. 18-20, 500 p., 62 pl., pl. A à C.
- Zeiss A. 2003. The Upper Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin*, 1: 75-114.
- Ziegler B. 1962. Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxinomie, Stratigraphie, Biologie). *Palaeontographica*, Stuttgart, 119, Abt. A, 172 p.

Planche V

- Fig. 1a-b: *Pararasenia semieudoxus* [m] (Schneid), 1939; zone à Mutabilis, sous-zone à Orthocera, Tonnerre (Yonne, France); mou-
lage, collection Hantzpergue, FS Poitiers (= original Université de Dijon). D: 60 mm, Ph: 32 mm.
- Fig. 2a-b: *Pararasenia semieudoxus* (Schneid) f. *calvescens* [M] Ziegler, 1962; zone à Mutabilis, sous-zone à Orthocera, horizon
à Calvescens, Angoulême (Charente, France); moulage, n°710953, collection Hantzpergue, FS Lyon. D: 565 mm, Ph:
400 mm.
- Fig. 3a-b: *Pararasenia hybridus* [M] (Ziegler), 1962; zone à Mutabilis, sous-zone à Orthocera, horizon à Calvescens, Les Rogerets,
Saint-Doulchard (Cher, France); n°DB37G, collection Debrand-Passard, FS Poitiers. D: 236 mm.
- Fig. 4a-b: *Pararasenia quenstedti* [M] (Durand), 1932; zone à Eudoxus, sous-zone à Caletanum, horizon à Eudoxus, Mauroux (Lot,
France); collection Lafaurie, Figeac. D: 324 mm.

