Diplome Superieur d'Etude et de Recherche présenté à l'Université de Bourgogne (Dijon) Spécialité: Sciences de la Terre

EVOLUTION DES OLCOSTEPHANINAE (AMMONITINA, CEPHALOPODA) DANS LE CONTEXTE PALEO-BIOGEOGRAPHIQUE DU CRETACE INFERIEUR (VALANGINIEN-HAUTERIVIEN) **DU SUD- EST DE LA FRANCE**

LUC BULOT



Soutenue le 14 Décembre 1990 devant la Commission d'Examen composée de:

Mr. D. MARCHAND, Directeur Mr. J.L DOMERGUES, Examinateur Mr. J.P. THIEULOY, Examinateur Mr J. THIERRY, Examinateur

Mr. H. ARNAUD, Examinateur Mr P.F. RAWSON, Invité

EVOLUTION DES OLCOSTEPHANINAE (AMMONITINA, CEPHALOPODA)

DANS LE

CONTEXTE PALEO-BIOGEOGEOGRAPHIQUE

DU

CRETACE INFERIEUR (VALANGINIEN-HAUTERIVIEN)

DU

SUD-EST DE LA FRANCE

Luc BULOT

TABLE DES MATIERES

Avant-propos Résumé Abstract

I. LE CADRE GEOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

1. LE CADRE GEOGRAPHIQUE

2. LE CADRE STRATIGRAPHIQUE

- 2.1. La zonation actuelle
- 2.2. Les coupes étudiées
 - 2.2.2. Les coupes de référence
 - A. Le Bassin vocontien
 - 1. Angles
 - 2. Barret-le-Bas
 - 3. La Charce

B. L'Arc de Castellane: le profil synthétique

2.2.3. Les coupes complémentaires

A. Le Bassin vocontien

- 1. Jonchères: Col de Prémol
- 2. Aulan: Col de la Croix
- 3. Montbrun-les-Bains: Feysseline-Vergol
- 4. Saint-Julien-en-Bochaine: Beaumugne
- 5. Moriez: Saint-Firmin
- 6. La Charce: Serre de l'Ane
- 7. Arpavon: Ravin de La Buisse
- 8. Plaisians: Ferme des Comments
- 9. Curnier: Lonjanne

B. L'Arc de Castellane

- 1. La Palud/Verdon: La Grau des Lèbres
- 2. Rougon: Carajuan
- 3. Terre-Masse
- 4. La Palud/Verdon: La Bégude
- 5. Peyroulles: Clausson
- 6. La Palud/Verdon: Les Allaves
- 7. Castellane: ravin de Chamateuil
- 8. Rougon: Ravin de La Grau

2.3. Conclusions

II. PALEONTOLOGIE

1. LA FAMILLE DES OLCOSTEPHANIDAE

- 1.1. Les précurseurs
- 1.2. Les sous-familles
- 1.3. La classification du Treatise
- 1.4. Les Olcostephanidae: nouvelles interprétations
 - 1.4.1. L'évolution du contenu des sous-familles
 - 1.4.2. Olcostephanidae: deux ou quatres sous-familles
- 1.5. Conclusions

2. TAXINOMIE DES OLCOSTEPHANINAE

- 2.1. Genres et sous-genre chez les Olcostephaninae
 - 2.1.1. Historique
 - 2.1.2. Remarques
 - 2.2. Le genre et le sous-genre en Paléontologie
 - 2.2.1. La notion de genre
 - 2.2.2. Le sous-genre et ses limites
- 2.3. Application aux Olcostephaninae
 - 2.3.1. Les synonymes d'Olcostephanus
 - 2.3.2. Un sous-genre phylogénétique d'Olcostephanus : Jeannoticeras
 - 2.3.3. Des convergences évolutives
 - 2.3.4. Un cas de polymorphisme intraspécifique non sexuel: Valanginites -Dobrodgeiceras
 - 2.3.5. Saynoceras et Baronnites
 - 2.3.5. Les genres endémiques de la province mexicaine
- 2.4. Conclusions

3. REVISION DES ESPECES DU SUD-EST DE LA FRANCE

- 3.1. Origine du matériel
- 3.2. Généralités
 - 3.2.1. La notion d'espèce en Paléontologie
 - 3.2.2. Application aux Olcostephaninae
- 3.3. Etude systématique
 - 3.3.1. Genre Olcostephanus
 - A. Sous-genre Olcostephanus
 - B. Sous-genre Jeannoticeras
 - 3.3.2. Genre Baronnites
 - 3.3.3. Genre Saynoceras
 - 3.3.4. Genre Valanginites
 - 3.3.5. Genre Parastieria
 - 3.3.6. Genre Capeloites

III. PALEOBIOGEOGRAPHIE

1. INTRODUCTION

2. LE DOMAINE BOREAL

- 2.1. "Siberian North-American region" sensu Rawson (1981)
- 2.2. "European region" sensu Rawson (1981)

3. LE DOMAINE TETHYSIEN

- 3.1. "Mediterranean Himalayan province" sensu Rawson (1981)
- 3.2. "Andean province" sensu Rawson (1981)

4. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DES OLCOSTEPHANINAE AU COURS DU VALANGINIEN ET DE L'HAUTERIVIEN

- 4.1. Valanginien
- 4.2. Hauterivien
- 4.3. Conclusions

IV. EVOLUTION ET PALEOBIOLOGIE

- 1. Introduction
- 2. Place de *O. (O.) drumensis* dans l'évolution des Olcostephaninae
- 3. Un équilibre ponctué: les Olcostephaninae de l'horizon à hirsutus
- 4. Individualisation des lignées "plate-forme" et "bassin"
- 5. La radiation adaptative "médio-valanginienne"
- 6. Evolution des *Olcostephanus* de la lignée "bassin" au Valanginien supérieur
- 7. Dynamique évolutive des Olcostephaninae de bordure de plate-forme au Valanginien supérieur-Hauterivien basal
- 8. La spéciation "médio-hauterivienne"

V. BIBLIOGRAPHIE

VI. PLANCHES

AVANT-PROPOS

Au moment où je mets la dernière main à ce mémoire, il m'est agréable d'écrire ces quelques lignes destinées à remercier toutes les personnes sans lesquelles ce travail ne serait jamais arrivé à son terme.

Je tiens à remercier Gérard Thomel du Musée d'Histoire Naturelle de Nice pour son soutien initial lors de la définition de mon sujet de recherche.

Cette étude a pris son orientation "paléobiologique" des mes premiers séjours à l'Université de Dijon où Didier Marchand a accepté d'en assurer la direction. Je le remercie de la confiance et du soutien amical qu'il m'a toujours témoignés tout au long de mon travail.

Aux cotés de Didier Marchand; Bruno David, Jean-Louis Dommergues, Jacques Thierry, et Henri Tintant ont contribué par de longues et fructueuses discussions à me familiariser avec tous les aspects de la paléontologie "moderne". Parmi eux, J.L. Dommergues et J. Thierry ont accepté de juger ce travail, j'espère qu'ils y trouveront le fruit de leur enseignement.

A Grenoble, j'ai trouvé auprès de Jean-Pierre Thieuloy une disponibilité et un soutien sans faille qui m'ont non seulement, permis de profiter de sa très grande expérience des ammonites du Crétacé inférieur, mais aussi, d'utiliser l'ensemble des Olcostephaninae conservés dans sa collection ainsi que de nombreuses informations innédites.

Hubert et Annie Arnaud ont toujours témoigné beaucoup d'interêt pour mes recherches, et m'ont donné l'occasion au cours, d'une excursion en compagnie de Peter Vail, de toucher du doigt les problèmes de stratigraphie séquentielle. Je tiens de nouveau à les remercier d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

A Londres, Peter F. Rawson m'a toujours recu avec la plus grande gentillesse et n'a jamais hésité à "se plonger" dans le Crétacé méditerranéen, pourtant fort différent de son équivalent boréal. Il a su, lors de mes séjours londoniens, me faire profiter de sa grande expérience des problèmes de paléobiogéographie et m'initier à la connaissance des faunes boréales. Je lui sais gré d'avoir accepté de juger ce travail.

A Grenade, Miguel Company a mis à ma disposition l'ensemble du matériel de sa thèse, ainsi que de nombreuses données inédites sur le Valanginien et l'Hauterivien des Cordillères bétiques. Je sais qu'il trouvera dans ce travail le souvenir des nombreuses journées passées ensemble lors de mes séjours en Espagne et de ses visites en France.

Que tous mes collègues français et étrangers qui au cours de ces dernières années ont contribué à ce travail par des discussions, des échanges épistolaires, des envois de publications et de données inédites trouvent ici l'expression de ma gratitude. Parmi eux, Gérard Autran, Gérard Delanoy et Jack Doyle sont ceux pour qui ce mémoire représentera le plus de souvenirs.

L'étude des Olcostephaninae a nécessité la consultation de plusieurs centaines de spécimens dans les collections paléontologiques françaises et étrangères. Je tiens à remercier pour m'avoir ouvert les collections dont ils ont la charge et m'avoir fourni photos, moulages et échantillons en prêt:

A. Prieur (Office National de Gestion des Collections Paléontologiques, Lyon), R. Fournier (Musée d'Histoire Naturelle de Marseille, Marseille), J. C. Fischer et H. Gauthier (Musée national d'Histoire Naturelle de Paris, Paris), H. Owen, N. Morris, R. Cleevely et M. Howarth (British Museum of Natural History, Londres), B. Pyrah (Yorkshire Museum, York), J. Kennedy (Geological Museum of the University, Oxford), W. Wright (Seaborough, Beaminster), E. Kemper (Bundensanstalt fur Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannovre), J. Wiedmann (Tübingen Universität, Tübingen), D. Decrouez et M. Delamette (Musée d'Histoire Naturelle, Genève), J. Remane et M. Geyer (Université de Neuchâtel, Neuchâtel), R. Gigy (Musée d'Histoire Naturelle de Bâle), H. Jaeger (Humboldt Museum für Naturkunde, Berlin), G. Csaszar et L. Kordos (Hungarian Geological Survey, Budapest), G. Nagy (National Museum, Budapest), G. Shah (Indian Geological Survey, Calcutta), N. Landmann (American Museum of Natural History, New-York), G. Gunnel (University of Michigan, Museum of Paleontology, Ann Arbor), C. Gonzalez Arreola (Universidad Nacional Autonoma, Mexico), A. C. Riccardi (Museo de la Plata, Argentine), M. Mazzini (Institut de Géologie, Florence), G. Alttichieri (Institut de géologie, Padoue) et G. Westermann (Mac Master University, Ottawa).

Parmi eux, je remercie tout particulièrement H. Owen, N. Morris, R. Cleevely, W. Wright et M. Delamette qui ont facilité mes séjours dans leurs pays respectifs et avec qui se sont nouées des relations d'amitié.

Lors de mes séjours en Hongrie et en Suisse, j'ai trouvé auprès de Géza Csaszar, Lazlo Bujtor, Pierre-Olivier Mojon et Eric de Kaenel des compagnons de terrain qui m'ont fait découvrir le Crétacé de leurs pays, ainsi qu'une amitié qui fait de ces voyages d'excellents souvenirs.

Je tiens à assurer de mes remerciements les plus sincères Guy Martini, Maryse Sonzogni et Thierry Beving, ainsi que l'ensemble du personnel de la Réserve Géologique de Haute-Provence, qui ont aussi contribué à l'élaboration de ce mémoire. De même que tous ceux qui m'ont accompagné sur le terrain trouve ici l'expression de ma reconnaissance.

Ce travail est dédié à mes parents et à Martine Fuhr, Joelle Gamet, Jean-Louis Latil, Jean-Simon Pagès pour l'amitié et la confiance sans faille qu'ils m'ont témoignées tout au long de ce travail.

RESUME

Cette étude replace les représentants français de la famile des Olcostephaninae dans le cadre bio-géodynamique de leur évolution au Valanginien et l'Hauterivien inférieur.

La révision taxinomique a été effectuée à partir d'un matériel abondant récolté banc par banc (près de 2000 exemplaires), ainsi que par la consultation de nombreuses collections historiques à des fins de comparaison (près de 300 types et figurés). Elle est basée sur l'examen rigoureux des populations successives et sur une conception "moderne" de l'espèce paléontologique. La conservation du matériel n'a pas permis d'effectuer d'études biomètriques détaillées.

Parmi les résultats stratigraphiques, ce travail à permis de souligner la valeur biostratigraphique de certains taxons d'Olcostephaninae (*Baronnites hirsutus, Olcostephanus* (*Olcostephanus*) nicklesi, Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti et Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus) et de préciser leur champ d'application.

Du point de vue taxinomique, la révision a porté sur six genres et un sous-genre, taxons phylétiques, qui regroupent 23 espèces dont une seule est nouvelle (O. (O.) tenuituberculatus). Ceci représente une réduction importante du nombre de taxons courament utilisés dans la littérature (mise en synonymie de quatre genres et de plus de cinquante espèces typologiques).

La taxinomie adoptée prend toute sa signification une fois que les taxons reconnus sont replacés dans leur cadre bio-géodynamique. Ainsi pour chacune des espèces, ont été étudiés successivement l'aire de répartition, les mécanismes évolutifs et le contexte paléobiogéographique des spéciations. Cette analyse a mis en évidence l'existence de deux lignées d'*Olcostephanus* inféodées à des milieux différents (bassin et plate-forme) et souligne l'existence de trois grands grades évolutifs (chronoclines) qui ouvrent d'intéressantes possibilités pour les corrélations à longue distance.

L'évolution de la sous-famille des Olcostephaninae montre une combinaison de processus entrant dans le cadre du gradualisme phylétique et d'évènements ponctués. Ces processus montrent des phénomènes de redondance qui sont interprétables en termes de canalisations évolutives.

MOTS-CLES

Olcostephaninae, Ammonitina, Valanginien, Hauterivien, Crétacé inférieur, Bassin vocontien, Arc de Castellane, France, Paléobiogéographie, Mécanismes évolutifs.

ABSTRACT

The aim of this study is to replace the french species of the Olcostephaninae subfamily in the bio-geodynamic frame of their evolution during Valanginian and Early Hauterivian times.

The taxinomic revision relies on a large material collected bed by bed (about 2000 spécimens), as well as numerous museum collections studied for comparison purposes (about 300 type and figured specimens). This revision is based on recent taxinomic concepts such as analysis of the successive populations recognized. Unfortunately, preservation problems did not allow biometric studies.

Among the stratigraphic results, this work points out the biostratigraphic value of several taxa (*Baronnites hirsutus*, *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) nicklesi, *Olcostephanus* (*Jeannoticeras*) jeannoti et *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) variegatus) and precise the range of application of the biostratigraphic units.

On a taxinomic point of view, this revision deals with six genus and one subgenus, witch include 23 species, one of them new (O. (O.) tenuituberculatus). It means an important reduction of the number of taxa currently used in the litterature (four genus and more than fifteen species fall in synonimy).

The taxinomic concept used herein take all his means once the recorded taxa are interpreted in their bio-geodynamic frame. For each species, geographic distribution, evolution modalities and paleobiogeographic context had been examine. This analysis points out the paralle evolution of two lineage of *Olcostephanus* linked to different environnements (basin and platform) and underlies the existence of three evolutionary grades (chronoclines) of great help for long distance corrélations.

The evolutionnary trend of the Olcostephaninae subfamily shows a mixture of gradualistic processes and punctuated events. Those processes point out redundant evolutionary patterns corresponding to evolutionary channeling.

KEY-WORDS

Olcostephaninae, Ammonitina, Valanginian, Hauterivian, Lower Cretaceous, Vocontian basin, Arc de Castellane, France, Paleobiogeography, Evolution modalities.

I. LE CADRE GEOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

1. LE CADRE GEOGRAPHIQUE

Initiallement limitée au Sud-Est de la France, il est rapidement apparu que l'étude des Olcostephaninae posait des problèmes qui ne pouvaient trouver leur solution dans ce cadre géographique trop restreint.

Bien que l'essentiel du matériel étudié dans ce mémoire provient de coupes levées dans le Bassin vocontien et l'Arc de Castellane, j'ai eu à plusieurs reprises l'occasion de vérifier et de préciser les résultats obtenus sur mes faunes françaises par des voyages d'étude à l'étranger (Suisse, Espagne, Hongrie, Grande-Bretagne).

De ce fait, le cadre géographique de mon étude dépasse largement le Sud-Est de la France et s'étend non seulement à l'ensemble du pourtour méditerranéen mais aussi à l'Europe du Nord (Grande-Bretagne, RFA), à l'Afrique (Tanzanie, Madagascar, Afrique du sud) et à l'Amérique latine (Pérou, Colombie, Mexique et Argentine).

En fait, le Sud-Est de la France m'a fourni la base de référence indispensable pour mener à bien cette étude et les coupes du Bassin Vocontien et de l'Arc de Castellane ont été un "outil" remarquable étudier les faunes d'Olcostephaninae tant du point de vue de leur succession stratigraphique que de leur répartition en fonction des faciès.

2. LE CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE

L'étude de la sous-famille des Olcostephaninae n'aurait pas était possible sans l'existence d'un cadre biostratigraphique rigoureux dans lequel il a été possible de replacer les différentes populations reconnues.

Ce cadre biostratigraphique a été élaboré à la suite des recommandations du Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, 1963) concernant l'investigation d'hypostratotypes pour les étages Valanginien et Hauterivien. Ce travail, conduit par le groupe français du Crétacé, a trouvé son expression dans les travaux de Jean-Pierre Thieuloy, Roger Busnardo, Michel Moullade, ... pour le Valanginien et l'Hauterivien inférieur. Un aperçu de l'évolution de la zonation depuis ce colloque est donné dans le tableau 1.

2.1. LA ZONATION ACTUELLE

Les travaux conduits dans le Sud-Est de la France ont permis d'élaborer une biostratigraphie qui a été synthétisée par Busnardo (1984) et publiée dans la Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Rappellons aussi que Busnardo & Thieuloy (1979) avaient proposé la subdivision des six zones du Valanginien mésogéen en douze sous-zones. Aucune de ces unités n'a été clairement définie.

Depuis, le "Working group : Céphalopodes du Crétacé inférieur" du Projet International de Corrélation Géologique 262 (Corrélation du Crétacé de la Téthys) a tenu une réunion à Digne (Alpes de Haute-Provence) qui a conduit à une adaptation du schéma zonal français à l'ensemble de la région méditerranéenne. C'est ce schéma (Hoedemaecker & Bulot, 1990) que j'utiliserais tout au long de ce mémoire. Le tableau 2 présente les corrélations entre cette zonation et celle de Busnardo (1984). De plus, toutes les zones reconnues ici sont définies par la première apparition de leur espèce-index mais surtout caractérisées par leur assemblage d'ammonites. De ce fait, il m'a semblé important de présenter succintement les différentes zones d'ammonites et leur contenu faunistique.

	Moullade & Thieuloy 1967	Le Hegarat 1968	Cotillon 1971		Thieuloy 1973 et 1977 Busnardo & Thieuloy 1979	
HAUTERIVIEN INF. p. p.	Nodosoplicatus		Nodosoplicatus		Nodosoplicatus	
	Jeannoti				Jeannoti	
	Loryi				Loryi	
	Radiatus		atus	Rotula	Radiatus	
VALANGINIEN SUP.	Neocomites n. sp. aff. scioptychus		Radia	Castella nensis	Callidiscus	avec Fructiculus
			Verrucosum	Biassalensis	Trinodosum	Callidiscus seul
	Trinodosum					Sanctifirmiensis
	Verrucosum				Verrucosum	sans Verrucosum
				snx		Verrucosum
VIEN INF.						Eucyrta
				Сап		Lucensis & Roubaudiana
					Pertransiens	Hirsutum
ANGI			Bo	نام معار		Pertransiens & Thurmanni
VAL		Pertransiens	Roudaudi		Otopeta	Thurmanni
						Foraticostata
BERRIASIEN p. p		Boissieri			Boissieri	

TABLEAU 1: EVOLUTION DE LA ZONATION DU VALANGINIEN ET DE L'HAUTERIVIEN DU SUD-EST DE LA FRANCE.

		ZON	SOUS-ZONES		
		BUSNARDO 1984	HOEDEMAECKE	KER & BULOT 1990	
HAUTERIVIEN	INFERIEUR	CRUASENSE		CRUASENSE	
		NODOSOPLICATUM		NODOSOPLICATUM	
		LORYI	LORYI	JEANNOTI	
		LORT		LORYI	
		RADIATUS	RADIATUS		
VALANGINIEN	UPERIEUR	CALLIDISCUS	CALLIDISCUS		
		TRINODOSUM	TRINODOSUM		
	S	VERRUCOSUM	VERRUCOSUM		
	INFERIEUR	CAMPYLOTOXUS	CAMPYLOTOXUS		
		PERTRANSIENS	PERTRANSIENS		
		ΟΤΟΡΕΤΑ	ΟΤΟΡΕΤΑ		

TABLEAU 2: ZONATION DU VALANGINIEN ET DE L'HAUTERIVIEN INFÉRIEUR DU SUD-EST DE LA FRANCE (BUSNARDO, 1984) ET DE LA PROVINCE MÉDITERRANÉENNE (HOEDEMACKER & BULOT, 1990)

A. LA ZONE A OTOPETA (V1)

Individualisée formellement par Busnardo & Thieuloy (1979), cette zone correspond à la partie basale du Valanginien. Je renvois à ces auteurs pour la discussion détaillée de son historique. Paléontologiquement, elle est caractérisée par l'apparition des premiers représentants du genre *Thurmanniceras* dont l'espèce indice *T. otopeta*. Au coté de ce taxon, le genre *Kilianella* se développe tandis qu'à la base de la zone se rencontrent des formes reliques du Berriasien supérieur telles que *Berriasella callisto*, *Tirnovella alpillensis*, *Fauriella boissieri* ... Cet assemblage, dominé par les Neocomitidae ne comporte qu'un seul représentant de la sous-famille des Olcostephaninae: *Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis*.

Il est à noter que Hoedemaecker (1984) a proposé de placer la limite Berriasien-Valanginien à la base de sa sous-zone à Alpillensis. Selon cet auteur, il existe dans les couches sous-jacentes à la zone à Otopeta une association d'ammonites "intermédiaire" entre les faunes typiquement berriasiennes et typiquement valanginiennes qui n'a été reconnue à ce jour que dans la coupe de Los Miravetes, Caravaca (Espagne).

La discussion de ce problème dépasse largement le cadre de ce mémoire et je me conformerais aux recommandations du "Working Group: Céphalopes du Crétacé inférieur" (Hoedemaecker & Bulot, 1990) qui maintiennent la limite Berriasien-Valanginien à la base de la zone à Otopeta dans l'attente de la redéfinition de la sous-zone à Alpillensis *sensu* Hoedemaecker, 1984 (= unnamed association *in* Hoedemaecker & Bulot, 1990).

B. LA ZONE A PERTRANSIENS (V2)

Cette zone sera utilisée dans ce travail telle qu'elle a été définie par Busnardo & Thieuloy (1979). Je renvois à ces auteurs pour la discussion détaillée de son historique, en particulier par rapport à la conception de Le Hegarat (1968).

Paléontologiquement, elle est caractérisée par l'explosion des genres *Thurmanniceras* et *Kilianella* tandis que le seul représentant des Olcostephaninae reste *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) drumensis.

En 1979, Busnardo & Thieuloy avaient individualisé au sommet de la zone à Pertransiens une sous-zone à Hirsutum. Nous verrons plus loin que bien que les premiers représentants de *Baronnites hirsutus* apparaissent au sommet de la zone à Pertransiens, l'acmé de cette espèce se situe à la base de la zone à Campylotoxus (voir § Stratigraphie: Barret-le-Bas). De ce fait, La sous-zone à Hirsutum (*sensu* Busnardo & Thieuloy, 1979) est à cheval sur les zones à Pertransiens et Campylotoxus. D'autre part, le choix de *B. hirsutus* comme espèce-index est peu judicieux de fait de sa faible extension géographique dans les deux régions où il a été reconnu jusqu'à présent (Bassin vocontien: Baronnies et Cordillères bétiques: Sierra Secca)(Bulot & al., 1990). Par contre quand l'espèce est fréquente, l'horizon à *Baronnites hirsutus* marque avec précision la limite entre les zones à Pertransiens et Campylotoxus.

C. LA ZONE A CAMPYLOTOXUS (V3)

La Zone à Campylotoxus sera utilisée ici au sens de Busnardo & Thieuloy (1979). Paléontologiquement, elle est caractérisée par le développement du genre *Busnardoites* dans «a partie inférieure et des genres *Karakaschiceras* et *Neohaploceras* dans sa partie supérieure.

Alors que le genre *Thurmanniceras* s'éteint avant la fin de la zone à Pertransiens, les *Kilianella* du groupe *roubaudi-lucensis* persistent dans la partie inférieure de la zone à Campylotoxus. L'abondance de ces Kilianelles dans la partie inférieure de la zone à

Campylotoxus ne me semble pas suffisante pour justifier la sous-zone à Lucensis/Roubaudi (Busnardo & Thieuloy, 1979). En effet, la répartition stratigraphique de ces deux taxons, apparus dans la zone à Pertransiens, dépasse largement la partie inférieure de la zone à Campylotoxus.

De même, la désignation de Sarasinella (?) eucyrta par Busnardo & Thieuloy (1979) comme espèce-index de la sous-zone supérieure de la zone à Campylotoxus a été contestée par Company (1987). Pour cet auteur (communication personnelle), les Sarasinella (?) eucyrta citées par Busnardo & Thieuloy (1979) sont des Neohaploceras du groupe arnoldisubmartini. Dans l'attente d'une révision de ces formes, il me semble souhaitable d'abandonner la sous-zone à Eucyrta.

Par contre, *Haploceras (Neolissoceras) salinarius* est un élément important de la base de cette zone, utilisé dans le Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987) comme indice de zone en l'absence de *B. campylotoxus*.

En ce qui concerne les Olcostephaninae, la zone à Campylotoxus correspond à une période d'intense spéciation. Dans le Bassin vocontien, la base de cette zone est caractérisée par l'apparition de O. (O.) stephanophorus, O. (O.) tenuituberculatus n. sp., O. (O.) josephinus, Baronnites hirsutus et B. chabrensis. Parmi ces taxons, seuls O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus n. sp. persistent jusqu'à la fin de la zone à Campylotoxus.

Dans l'Arc de Castellane, la partie supérieure de la zone à Campylotoxus est caractérisée par l'individualisation de *O. (O.) guebhardi* et par l'apparition des genres *Saynoceras (S. fuhri*) et *Valanginites (V. paludensis*).

D. LA ZONE A VERRUCOSUM (V4)

La Zone à Verrucosum sera utilisée ici au sens de Busnardo & Thieuloy (1979). Je renvoie donc à ces deux auteurs pour l'abondante bibliographie traitant de l'évolution historique de cette unité biostratigraphique.

Paléontologiquement, elle est caractérisée par la "radiation adaptative" des genres *Neocomites, Saynoceras, Valanginites, Karakaschiceras* et *Neohaploceras,* tous issus de la partie supérieure de la zone à Campylotoxus.

Durant la zone à Verrucosum, le genre *Olcostephanus* conserve deux espèces apparues ultérieurement *O. (O.) tenuituberculatus* n. sp. et *O. (O.) guebhardi*, tandis que *O. (O.) balkanicus* apparait timidement sur les bordures de plate-forme au sommet de cette zone. La base de la zone est caractérisée par le développement des genres *Valanginites (V. bachelardi et V. nucleus)* et *Saynoceras (S. contestanum et S. verrucosum)*.

E. LA ZONE A TRINODOSUM (V5)

Cette unité est restée a peu près inchangée par rapport à sa conception originelle (Moullade & Thieuloy, 1967) et l'extension verticale de son indice (Himantoceras trinodosum) couvre la quasi totalité de la zone.

Du point de vue faunistique, la base de la zone voit l'extinction de la plupart des genres apparus au sommet de la zone à Campylotoxus (*Karakaschiceras, Neohaploceras, Neocomites* s. str., ...) et l'apparition de nouveaux Neocomitidae (*Rodighieroites , Dicostella , Eleniceras , ...*).

La subdivision en deux sous-zones proposée par Busnardo & Thieuloy (1979)(voir tableau 1) a été discutée par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990). Dans cette publication, nous avons préféré ramener les deux sous-zones au rang d'horizons: horizon à nicklesi (= sous-zone à Sanctifirmiensis) et horizon à furcillata (= sous-zone à Furcillata). C'est ce choix qui a été retenu par le "Working Group: Ammonites" lors de la réunion PICG de Juillet 1990.

En ce qui concerne les Olcostephaninae, nous assistons, à la base de la zone, à une uniformisation des faunes entre les bordures de plate-forme et le bassin, les deux espèces les mieux représentées étant *O. (O.) nicklesi (= O. (O.) sanctifirmiensis*) et *O. (O.) balestrai.*

Dans l'Arc de Castellane, O. (O.) balkanicus constitue un élément accessoire de cette association.

La partie supérieure de la zone (horizon à Furcillata) est caractérisée par l'apparition *Neocomites (Teschenites) pachydicranus* et des *Criosarasinella* du groupe *furcillata*. Dans le bassin, les Olcostephaninae semblent absents de cet assemblage, tandis que dans l'Arc de Castellane, les séries condensées et les horizons polyzonaux du Valanginien terminal ne permettent pas de reconnaitre cette unité biostratigraphique avec précision.

F. LA ZONE A CALLIDISCUS (V6)

J'utiliserai cette unité telle qu'elle a été redéfinie par Busnardo & Thieuloy (1979). La zone à Callidiscus déborde largement l'acrozone de son indice (*Neocomites (Teschenites) callidiscus*) qui présente cependant l'avantage d'être un précurseur de l'explosion de ce sous-genre dans la partie supérieure de la zone.

La faune d'Olcostephaninae est considérablement appauvrie et se limite dans le Bassin vocontien à de rares représentants d'Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus.

Dans l'Arc de Castellane, la zone à Callidiscus est le plus souvent remaniée avec la zone à Radiatus; cependant il semble très probable (par comparaison avec les régions environnantes, voir § Paléobiologie) que O. (O.) groupe ventricosus-convolutus, O. (O.) densicostatus et Parastieria ?hispanica montrent le début de leur acrozone dans la partie supérieur de cette zone.

G. LA ZONE A RADIATUS (H1)

La conception de cette unité biostratigraphique a été réactualisée par Thieuloy (1977a). Il est utile de rappeler que son espèce-index (*Acanthodiscus radiatus*) est surtout abondante dans les affleurements de bordure de plate-forme. Dans le Bassin vocontien, de rares représentants de ce taxon ont permis d'établir avec précision l'assemblage caractéristique de la base de la zone à Radiatus et de montrer que *Breistofferella castellanensis* est, en l'absence d'*Acanthodiscus radiatus*, un excellent indice de cette unité biostratigraphique.

La faune d'Olcostephaninae est comparable à celle de la zone à Callidiscus. Elle est réduite à Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus dans le Bassin vocontien et se compose de O. (O.) gr. ventricosus-convolutus, O. (O.) densicostatus et Parastieria ? hispanica dans l'Arc de Castellane. L'ensemble de ces taxons montrent leur acmé à la base de la zone à Radiatus.

H. LA ZONE A LORYI (H2)

La zone à Loryi a été introduite par Moullade & Thieuloy (1967) et son contenu faunique défini par Thieuloy (1972).

La zone à Loryi *sensu* Busnardo (1984) diffère singulièrement de la conception originelle de Moullade et Thieuloy. Elle est étendue à l'ensemble des couches comprises entre l'apparition de *Crioceratites loryi* à la base et la première apparition des *Lyticoceras* du

groupe *cryptoceras-nodosoplicatum* au sommet. Cette conception à l'avantage de correspondre à un assemblage faunique où les Neocomitidae sont pratiquement absents (à l'exception des *Saynella* gr. *clypeiformis*).

Le découpage en deux sous-zones (sous-zones à Loryi et Jeannoti) adopté par le "Working Group Ammonites" (Hoedemaecker & Bulot, 1990) permet de mettre l'accent sur l'existence entre les derniers *Crioceratites loryi* et les premiers *Lyticoceras*, de niveaux riches en Olcostephaninae (*O. (O.) sayni* et *O. (J.) jeannoti*), que Moullade & Thieuloy (1967) avaient individualisés sous le nom de zone à Jeannoti.

Nous verrons plus loin (§ Coupes étudiées et Paléobiologie) l'importance de cette association d'Olcostephaninae pour les corrélations à longue distance.

I. LA ZONE A NODOSOPLICATUM (H3)

La zone à Nodosoplicatum a été introduite par Moullade & Thieuloy (1967) et son contenu faunique est essentiellement caractérisé par l'abondance des *Lyticoceras* gr. *cryptoceras-nodosoplicatum*. Au coté de ces Neocomitidae, Thieuloy (1972) considère que l'apparition des *Spitidiscus* du groupe *incertus* caractérise la base de la zone en l'absence de l'espèce index. Nous verrons plus loins (§ Coupes étudiées et Conclusions) que cette définition est fiable dans l'Arc de Castellane, mais que cette limite est plus difficile à établir dans les séries dilatées du Bassin vocontien.

En ce qui concerne les Olcostephaninae, la zone à Nodosoplicatum voit l'extinction de cette sous-famille après un horizon basal riche en *Olcostephanus* où les différents morphotypes d'*O. (O.) variegatus* abondent. A ce taxon sont associés des spécimens reliques de *O. (J.) jeannoti* et une forme extrêmement rare, *Capeloites perelegans*, dont la répartition géographique est limitée à l'Arc de Castellane.

2.2. LES COUPES ETUDIEES

En plus des coupes levées et étudiées en compagnie de Martine Fuhr qui nous a permis de mener de front son étude des Neocomitidae et mon travail sur les Olcostephaninae, Gérard Autran, Pierre Cotillon, Jean-François Lapeyre, Jean Pierre Thieuloy, Gérard Thomet et Jean Vermeulen m'ont fait bénéficier de nombreux levers de terrain, souvent inédits, qui sont venus affiner et compléter mes observations personnelles.

2.2.1. LOCALISATION GEOGRAPHIQUE

Les coupes étudiées se situent sur trois départements (Alpes de Haute-Provence, Drôme et Hautes-Alpes). Le lecteur en trouvera la liste ci-dessous et la localisation géographique sur les figures 1 : les localités soulignées ont servi de coupes de réfèrence, le profil des localités suivies par un astérisque (*) sera figuré dans le chapitre "Coupes complémentaires", les localités suivie par deux astérisques (**) seront brièvement évoquées dans le chapitre "Coupes complémentaires"

ALPES DE HAUTE-PROVENCE:

Bassin vocontien:

- Angles: Les Baoussaves (Valanginien supérieur-Hauterivien basal)ANG
- Moriez: Saint Firmin (Valanginien supérieur)**MSF***, Source de l'Asse (Valanginien supérieur)**MSA**

Arc de Castellane:

- Castellane: Ravin de Chamateuil (Hauterivien inférieur)CHA**
- Entrages: Terre-Masse (Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur) ETM*
- La Garde: Ravin de Destourbes (Hauterivien inférieur)GRD
- La Palud/Verdon: Les Allaves (Valanginien inférieur-Hauterivien inférieur)PAL**, La Grau des Lèbres (Valanginien inférieur)PGL*, La Bégude (Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur)PLB*, Ravin des Cougnets (Valanginien inférieur)PRC
- Peyroulles: Clausson (Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur)PCL*, Le Collet des Boules (Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur)PCB
- Rougon: Carajuan (Valanginien inférieur-Hauterivien inférieur)**RCA***, Ravin de la Grau (Hauterivien inférieur)**RRG***

DROME:

- Arpavon: Ravin de La Buisse (Hauterivien inférieur) ARB*
- Aulan: Col de la Croix (Valanginien inférieur) ACC*
- Bezaudun: Les Tonils-Ravin du Liouroux (Valanginien inférieur)BRL**
- Buis-les-Baronnies: Ubac du Collet Pointu (Valanginien supérieur-Hauterivien basal) BCP
- Curnier: Serre du Bau (Hauterivien inférieur)CSB**
- Jonchères: Col de Prémol (Valanginien inférieur) JCP
- La Charce: Serre de l'Ane (Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur) LSA*
- Montbrun-les-Bains: Feysseline-Vergol (Valanginien supérieur)MFV**
- Pelonne: Les Rabassières (Valanginien supérieur)PLR
- Plaisians: Ferme des Comments (Hauterivien inférieur)PFC*
- Rochebrune: Ferme des Prades (Valanginien inférieur-Valanginien supérieur) RFP

HAUTES-ALPES:

- Barret-le-Bas: Les Sausses (Valanginien inférieur) BBS*
- Barret-le-Haut: La Cacule (Valanginien supérieur)BBC
- Saint-Julien en Bochaine: Beaumugne (Valanginien supérieur)SJB*

Elle se répartissent entre:

- les séries épaisses du Bassin vocontien qui ont servi à établir la biostratigraphie du Crétacé inférieur mésogéen et par conséquence à replacer les associations d'Olcostephaninae dans le schéma zonal adopté.

- les séries réduites ou condensées de l'Arc de Castellane, souvent riches en Olcostephaninae, ont permis de souligner l'individualité des faunes de bordure de plate-forme tout en présentant suffisamment d'éléments communs avec les faunes "typiquement vocontiennes" pour permettre une corrélation fine entre les deux domaines paléogéographiques.



FIG 1. Localisation géographique des coupes étudiées

2.2.2. LES COUPES DE REFERENCE

Il m'a semblé indispensable de choisir quatre coupes de référence permettant de présenter une synthèse de la répartition verticale des Olcostephaninae dans le Sud-Est de la France.

Pour le Valanginien du Bassin vocontien, le choix s'est imposé de lui même sur les deux profils hypostratotypiques (Angles et Barret-le-Bas) de la région étudiée.

En ce qui concerne l'Hauterivien vocontien, la coupe de La Charce, extrêmement fossilifère, m'a semblée idéale pour illustrer la succession des faunes d'ammonites. Cette coupe a déjà été proposée comme stratotype de la limite Valanginien-Hauterivien par Thieuloy (1977a) et fait actuellement l'objet de nouvelles études en collaboration avec Jean Pierre Thieuloy, Miguel Company, Philip Hoedemaecker (Ammonites), Han Leerefeld (Dinoflagellés), Jorg Mutterlose (Belemnites et Nannofossiles), Annie et Hubert Arnaud (Stratigraphie séquentielle) dans le cadre du PICG 262 "Crétacé de la Téthys".

Pour l'Arc de Castellane, il ne m'a pas semblé nécessaire de choisir une coupe de référence compte tenu de la rapidité des variations de faciès dans cette région (discussion *in* Cotillon, 1971 et Autran, 1989). J'utiliserai donc une version modifiée de la coupe synthétique de Cotillon (1971).

A. LE BASSIN VOCONTIEN

1. Angles (fig. 2)

Travaux antérieurs: Il s'agit de l'hypostratotype du Valanginien publié par Busnardo & Thieuloy (1979). Les faunes de cette coupe ont fait l'objet de plusieurs notes de Thieuloy (1977 : Ammonites boréales et 1977a: Neocomitidae de la zone à Callidiscus).

Situation: Cette coupe, située sur la commune d'Angles (Alpes de Haute-Provence), débute en bordure du CD 33 à environ 75m en aval de son carrefour avec la RN 207. Son cheminement est donné par Thieuloy (1979, p. 20, fig. 2). Il s'agit d'une alternance calcaréo-marneuse monotone de 240 métres d'épaisseur dont la lithologie varie relativement peu.

Le profil détaillé de la coupe ayant été donné par Busnardo & Thieuloy (1979, p. 24 et 25), il ne m'a pas semblé utile de le refigurer dans son intégralité. Seul le Valanginien inférieur sommital (Sommet de la zone à Campylotoxus, V3) et le Valanginien supérieur (Partie inférieure de la zone à Verrucosum, zone à Trinodosum et zone à Callidiscus, V4 à V6) ont livré des Olcostephaninae en abondance; c'est cette partie de la coupe qui est détaillée ici.

2. Barret-le-bas (fig. 3)

Travaux antérieurs: Il s'agit de la coupe complémentaire à l'hypostratotype d'Angles publié par Busnardo & Thieuloy (1979). Les faunes de cette coupe ont fait l'objet de publications de Thieuloy (1977 : Ammonites boréales et 1979: Neocomitidae de la zone à Otopeta) et de Bulot & al. (1990: Genre *Baronnites*).

Situation: Cette coupe, sur la commune de Barret-le-Bas (Haute-Alpes), débute en bordure de la RN 542 dans le ravin des Luzernes. Son cheminement est donné par Thieuloy (1979, p. 22, fig. 4). Il s'agit d'une alternance calcaréo-marneuse de 130 métres d'épaisseur dont la lithologie varie relativement peu.





FIG 2. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans le Valanginien de la coupe hypostratotypique d'Angles (Alpes de Haute-Provence).



FIG 3. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans le Valanginien de la coupe hypostratotypique de Barret-le-Bas -Les Sausses (Hautes-Alpes).

Tout comme pour Angles, le profil détaillé de la coupe ayant été donné par Busnardo & Thieuloy (1979, p. 26 et 27), il ne m'a pas semblé utile de le refigurer dans son intégralité. Seul le Valanginien inférieur (Sommet de la zone à Pertransiens, V2 et base de la zone à Campylotoxus, V3) ont livré des Olcostephaninae en abondance, c'est cette partie de la coupe qui est détaillée ici.

Observations: Olcostephanus drumensis apparait dans cette coupe à la base de la zone à Otopeta (banc -27, campagne de terrain Juillet 1990). Cette espèce n'était jusqu'à présent signalée qu'à partir de la zone à Pertransiens (banc 1).

Suite à la révision des faunes avec J. P. Thieuloy (Juin 1990), la base de la zone à Campylotoxus a été abaissée au banc 59, c'est à dire en dessous de l'acmé de *Baronnites hirsutus*. Cette position stratigraphique est en accord avec les données du Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987). L'horizon à *Baronnites hirsutus* est donc à cheval sur les zones à Pertransiens et Campylotoxus.

3. La Charce (fig. 4)

Travaux antérieurs: Il s'agit de la coupe proposée par Thieuloy (1977a) comme stratotype de limite Valanginien-Hauterivien. Les faunes de cette coupe ont fait l'objet de publications par Moullade (1966: microfaune) et Thieuloy (1977a : Neocomitidae de la zone à Callidíscus).

Situation: Cette coupe, sur la commune de La Charce (Drôme), débute 500m à l'Ouest du village de La Charce, sur les pentes orientales du Serre de l'Ane et se poursuit le long de la RD 61 en direction de la Motte-Chalancon. Son cheminement est donné par Thieuloy (1977a, p. 90, fig. 4).

Le profil détaillé du Valanginien terminal (sommet de la zone à Trinodosum, **V5** à base de la zone à Loryi, **H2**) a été donné par Thieuloy (1977a, p. 90). La partie inférieure de la zone à Trinodosum sera figurée dans le paragraphe "Coupes complémentaires" et le lecteur trouvera ici le profil détaillé de l'Hauterivien inférieur (zone à Radiatus à base de la zone à Nodosoplicatum) déjà publié par Moullade (1966, p. 162).

Observations: Suite à la révision de la faune dans le cadre d'un article commun sur la zone à Trinodosum dans l'Arc de Castellane (Thieuloy, Fuhr & Bulot, 1990), la base de la zone à Callidiscus a été remontée au banc 34a, c'est à dire en dessous de la première apparition de *Neocomites (Teschenites) callidiscus*. Les bancs 30a à 34a correspondent à l'horizon à furcillata de la zone à Trinodosum.

Depuis le lever de ce profil, un agrandissement de la route a mis en évidence deux slumps dans les zones à Loryi et Nodosoplicatum. Ce nouveau profil sera publié ultérieurement.

B. L'ARC DE CASTELLANE: Le profil synthétique (fig. 7)

Travaux antérieurs: Le profil synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane a été introduit par Cotilion (1971). Ce profil reprend l'ensemble des formations lithostratigraphiques mises en évidence par cet auteur. La version utilisée ici est modifiée par rapport à celle de Cotillon en fonction des travaux de Autran (1989) et de mes propres observations. Ce profil est plus particulièrement adaptée aux coupes de la région Rougon-La Palud et a été volontairement restreint aux niveaux livrants des Olcostephaninae.



FIG 4. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans l'Hauterivien de la coupe de la Charce-Serre de l'Ane (Drôme).

Terminologie: il m'a semblé utile de reprendre succintement les définitions lithologiques des différentes formations et discontinuités mises en évidence par Cotillon (1971) et Autran (1989)

Formation 5 : 15 à 20 m de marno-calcaires grisâtres se débitant en plaquettes et bancs calcaréo-marneux intercalés. *Busnardoites* gr. *campylotoxus* dominant. Formation 6 : 2 à 5 m de marnes jaunes et marno-calcaires à *Toxaster*.

Formation 7 : 3 à 16 m de bancs calcaréo-marneux formant corniche dans le paysage. Horizon repère toujours riche en ammonites de la famille des Neocomitidae (= bancs à Karakaschiceras des auteurs).

Formation 8 : 15 à 30 m de marnes gris bleuté entrecoupées de faisceaux de petits bancs calcaires trés argileux. Nombreux brachiopodes à la base, riche faune de lamellibranches fouisseurs, d'exogyres et de *Toxaster*. *Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi* dominant en association avec des *Karakaschiceras biassalense* de très grande taille.

Formation 9 (Petite Lumachelle): Barre de calcaire zoogène de 6 à 13 mètres d'épaisseur qui forme une corniche dans le paysage. La base de la formation est un faisceau de petits bancs calcaires bicolores auquel succède une récurence plus argileuse. La partie supérieure de la formation se compose de gros bancs calcaires finement biodétritiques, entre lesquels s'intercalent des faisceaux de petits bancs plus argileux à surface ondulée. Phénomènes de silicification fréquents. Ammonites rares dont quelques ammonites boréales (*Polyptychites*, Thieuloy, 1977).

Cette unité est limitée vers le haut par une surface de discontinuité durcie, rubéfiée et taraudée. Cette surface a été nommée : "discontinuité du Valanginien moyen" (DVM) (Masse & Lesbros, 1987 et Autran, 1989)

Formation 10 : 5 à 20 m de marnes grises riches en échinides (*Toxaster*). A la base, un horizon de calcaire argileux livre *Saynoceras verrucosum* et *Valanginites nucleus*. Présence constante d'un faisceau repère caractérisé par son aspect très bioclastique.

Formation 11 (Grande Lumachelle): Deuxième barre de calcaires bioclastiques jaunes, souvent silicifiés, formant une corniche de quelques mètres dans le paysage. Nombreux fragments de tests de lamellibranches (*Exogyra, Arctostrea, Trigonia*) et rares ammonites.

Cette formation se termine par une surface de discontinuité nommée: "discontinuité du Valanginien supérieur" (DVS) (Autran, 1989).

Formation 12: 7 à 18 m de marnes feuilletées gris-bleu et de petits bancs de calcaires argileux faiblement détritiques; au sommet marnes grises à intercalations indurées. Ce sont les petits bancs de la base qui ont livré une riche faune d'ammonites dont *Rodighieroites, Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi, Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai* et des *Dichotomites* et *Varlheideites* indiquant une influence boréale.

Formation 13 : Barre de calcaires glauconieux à surfaces ondulées et intercalations marno-glauconieuses de quelques mètres d'épaisseur. L'ensemble de cette formation est caractérisé par l'abondance d'*Acanthodiscus radiatus* et de *Breistofferella castellanensis*. Il est souvent possible de reconnaitre dans le tiers supérieur de la barre une surface de discontinuité à accumulation de belemnites, ammonites et galets phosphatés. Cette discontinuité nommée: "discontinuité de la zone à Loryi" (DZL) par Autran (1989) est caractérisée paléontologiquement dans les coupes étudiées par un mélange de faunes des zones à Radiatus et Loryi.

Formation 14 p. p. : Alternance de calcaires argileux en petits bancs espacés et de passées marneuses dominantes (épaisseur 40 m). Riche faune: *Lyticoceras gr. cryptoceras-nodosoplicatum*, *Abrytusites* gr. *julianyi*, *Saynella clypeiformis*, *Spitidiscus* gr. *intermedius*, *Olcostephanus (Olcostephanus) sayni*, *Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus*, *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti* et *Capeloites perelegans* (rare).



FIG 5. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans le Valanginien-Hauterivien de la coupe synthétique de l'Arc de Castellane (Coupe d'après Cotillon, 1971, modifiée)

2.2.3. LES COUPES COMPLEMENTAIRES

A. LE BASSIN VOCONTIEN

1. Jonchères: Col de Prémol

(V2: base de la zone à Pertransiens)

Cette localité historique située sur le CD 61 entre Jonchères et Bellegarde-en-Diois a livré aux géologues lyonnais et grenoblois du début du XX° siècle, un fantastique matériel d'Ammonites pyriteuses du Valanginien inférieur abondamment figurées par Sayn (1901-1907).

A l'heure actuelle, le gisement est grandement appauvri du fait du reboisement ainsi que du ramassage par les collectionneurs. Il m'a cependant été possible de reconnaitre le niveau principal à Neocomitidae qui correspond à la partie inférieur de la zone à Pertransiens. Le seul Olcostephaninae associé à cette faune dominée par les *Thurmanniceras* et *Kilianella* est *O. (O.) drumensis*. C'est ce même niveau qui est représenté dans les localités du Diois (Pontaix, Chamaloc, Chichiliane, ...). De même, la plupart des localités classiques du Nord de la Montagne de Lure (Pélegrine, Jas de Madame, ...) ont disparu à la suite du reboisement intense de cette région.

2. Aulan: Col de la Croix

(V2 - V3: horizon à hirsutus)

Travaux antérieurs: Cette coupe a été mentionnée dans la publication de Bulot & al. (1990 : Révision du genre *Saynoceras*).

Situation: Cette coupe, sur la commune d'Aulan (Drôme), se situe sur la pente orientale d'une petite butte qui surplombe le Col de la Croix, 300m à l'ouest du CD 359.

Seule la partie moyenne du Valanginien inférieur est bien représentée. Il s'agit d'une alternance calcaréo-marneuse très similaire à la coupe de Barret-le-Bas, Les Sausses. Une invisibilité due à la végétation masque la base de l'ensemble marneux.

Observations: Cette coupe fait partie des affleurements de Valanginien inférieur de la bordure Ventoux-Lure qui ont livré l'association *Baronnites hirsutus*, *O. (O.) stephanophorus* et *O. (O.) josephinus*. Cette association a été retrouvée à la Ferme des Prades (Rochebrune, Drôme) et à Saint Geniez (Alpes de Haute-Provence), sans oublier les localités classiques de Pélégrine (Montagne de Lure, Alpes de Haute-Provence), Chateauneuf-de-Châbre (Hautes-Alpes) et Barret-le-Bas (Hautes-Alpes).

3. Montbrun-les-Bains: Feysseline-Vergol

(V3 - V4: limite Valanginien inf. - Valanginien sup.)

Travaux antérieurs: Cette coupe a été mentionnée dans la publication de Bulot & al. (1990 : Révision du genre *Saynoceras*).

Situation: Cette coupe, sur la commune de Montbrun-les-Bains (Drôme), débute 800m à l'Ouest de la Ferme de Chilet, sur la pente nord d'une colline (point coté 702) faisant face à la Montagne du Buc. La bande de terrains Valanginien-Hauterivien se poursuit de l'autre du CD 159 en direction de la chapelle de Vergol. L'ensemble du Valanginien est représenté.

Observations: La disposition subverticale des bancs calcaires et la grande surface d'affleurement des couches de passage de la zone à Campylotoxus (V3) à la zone à Verrucosum (V4) m'a permis de récolter une abondante faune pyriteuse à la limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. Dans cette coupe, *Saynoceras contestanum* apparait quelques mètres en dessous des premiers *S. verrucosum* (Banc 162: V3 terminat = sous la tétrade *sensu* Thieuloy, 1977). De plus l'apparition de ce taxon (banc 164) semble être extrêmement brutale et massive à l'inverse de celle des *Valanginites*, beaucoup plus timide et progressive.

J'ai pu vérifier ce phénomène sur un petit nombre d'autres coupes telle que Les Rabassières (Pelonne); Col Lazarier (Arnayon) et Saint-Firmin (Moriez). Il est à noter que dans toutes ces localités *Valanginites bachelardi* s'éteint après la disparition de *S. verrucosum*.

4. Saint-Julien-en-Bochaine: Beaumugne

(V4: zone à Verrucosum)

Cette localité historique située deux kilomètres au nord-est du hameau de Beaumugne a livré une faune très particulière de Neocomitidae dont les types de *Neocomites beaumugnensis* et *Rodighieroites lamberti*, deux espèces du Valanginien supérieur figurées par Sayn (1901-1907). Or, ces deux taxons ne se rencontrent pas dans l'horizon basal à *Saynoceras verrucosum* ce qui me laissait supposer qu'ils occupent une position plus élevée dans le Valanginien supérieur.

Malheureusement, la localité a été partiellement reboisée et les rares coupes encore visibles sont affectées par d'importants phénomènes de slumping qui rendent extrêment délicat les levers détaillés de la séquence stratigraphique.

Il m'a cependant été possible de déterminer le niveau d'où proviennent ces faunes. Il se situe plusieurs mètres au dessus de l'association à *Saynoceras verrucosum*. Parmi la faune collectée, il est important de noter la présence, aux cotés de *Neocomites beaumugnensis* et de *Rodighieroites lamberti*, de *Neohaploceras* gr. *schardti* et de nombreux nucleus d'*Olcostephanus* à très fine costulation et nombreuses bifurcations des côtes secondaires très proches de *O. (O.) balestrai.* J'ai trouvé une dizaine de mètres au dessus de cette association un exemplaire d'*O. (O.) nicklesi* qui confirme parfaitement la position élevée de "l'association de Beaumugne" qui présente déjà de fortes affinités avec celle de la base de la zone à Trinodosum.

5. Moriez: Saint-Firmin

(V5: horizon à nicklesi)

Travaux antérieurs: Cette coupe a été mentionnée par Busnardo & Thieuloy (1979) en tant que coupe complémentaire du Valanginien supérieur hypostratotypique d'Angles. Une partie des faunes a déjà été figurée par Thieuloy (1977: Ammonites boréales du sud-est de la France) et Bulot, Company & Thieuloy (1990: Révision du genre *Saynoceras*).

Situation: Cette coupe, sur la commune de Moriez (Alpes de Haute-Provence), se situe deux kilomètres au sud-ouest de la "campagne" de Saint-Firmin, sur les pentes de l'adrêt de la Montagne des Valdonnets. L'ensemble du Valanginien supérieur y est bien représenté. Il

s'agit d'une alternance calcaréo-marneuse dont la lithologie varie peu et qui est très similaire à celle d'Angles, Les Baoussayes. Une invisibilité due à la végétation masque le plus souvent le Valanginien terminal.

Observations: Le grand interêt de cette coupe, située à quelques kilomètres d'Angles, réside dans le développement latéral exceptionel (plusieurs centaines de mètres) des niveaux marneux à fossiles pyriteux du sommet de V3, de la base de V4 (association à *S. verrucosum*) et de la base de V5 (association à *O. (O.) nicklesi*). La succession de ces faunes, toujours riches en Phylloceratidae, est la suivante:

- Sommet de V3: O. (O.) stephanophorus, O. (O.) tenuituberculatus n. sp., Karakaschiceras sp., Prodichotomites colignoni,

- Base de V4 (horizon à verrucosum): Saynoceras verrucosum, S. contestanum, Valanginites nucleus (= V. simplus), V. bachelardi , O. (O.) tenuituberculatus n. sp., Karakaschiceras sp., Neohaploceras submartini, Prodichotomites vocontius,

- Base de V5 (horizon à nicklesi): O. (O.) nicklesi (= O. (O.) sanctifirmiensis), O. (O.) balestrai, Jeanthieuloyites quinquestriatus, Dichotomites vergunnorum,

Tout comme à Feysseline-Vergol, l'apparition de *S. verrucosum* semble être extrêmement brutale et massive à l'inverse de celle des *Valanginites*, beaucoup plus timide et progressive et *Valanginites bachelardi* s'éteint après la disparition de *S. verrucosum*.

6. La Charce: Serre de l'Ane (fig. 6)

(V5: horizon à nicklesi)

Travaux antérieurs et Situation: Je ne reviendrais pas sur ces deux points qui ont été développé dans le paragraphe consacré aux "Coupes de réference". Je concentrerai mes observations sur la base de la zone à Trinodosum (horizon à nicklesi) qui a livré dans cette coupe une abondante faune calcaire équivalente à l'association de nucleus pyriteux d'Angles et Saint-Firmin.

Observations: Dans cette localité, la faune de la base de V5 a livré: *Himantoceras trinodosum*, *O. (O.) nicklesi (= O. (O.) sanctifirmiensis)*, *O. (O.) balestrai, Jeanthieuloyites quinquestriatus, Oosterella gaudryi, Oosterella vilanovae, Oosterella cultraeiformis,* L'horizon basal à nicklesi est surmonté par les couches à *Criosarasinella furcillata* et *Neocomites (Teschenites) pachydicranus* variant A. Du fait de sa richesse en fossiles et de sa position privilégiée au coeur du Bassin vocontien, cette coupe s'avère une fois de plus fondamentale pour la compréhension de la succession des faunes dans la partie supérieure du Valanginien. Nous verrons que cette distribution particulière des Oostérelles et des premiers *Spitidiscus s. I. (Jeanthieuloyites*) sera confirmée par les coupes de l'Arc de Castellane.

7. Arpavon: Ravin de La Buisse (fig. 7)

(H2: sous-zone à Jeannoti)

Situation: Cette coupe, sur la commune d'Arpavon (Drôme), débute 500m à l'Est du point coté 481 sur la rive gauche du ravin de La Buisse. Bien qu'à Arpavon, l'ensemble de l'Hauterivien soit bien caractérisé, j'ai décidé de ne présenter ici que la partie supérieure de la zone à Loryi (sous-zone à Jeannoti) qui est remarquablement dilatée et fossilifère dans cette coupe.



FIG 6. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans le Valanginien supérieur de la coupe de la Charce-Serre de l'Ane (Drôme).



FIG 7. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans l'Hauterivien inférieur de la coupe de la Arpavon-Ravin de la Buisse (Drôme).

Observations: Le profil figuré ici met en évidence l'existence dans le Bassin vocontien d'un ensemble de couches, riches en *Olcostephanus*, qui s'intercalent entre les dernier bancs à *Crioceratites loryi* et les premiers bancs à *Lyticoceras* gr. *cryptoceras-nodosoplicatum*. Ce sont ces couches que Moullade & Thieuloy (1967), puis Thieuloy (1972) avaient individualisées sous le nom de zone à Jeannoti. Elle sont caractérisée par l'abondance de *O*. *(O.) sayni* et *O*. *(J.) jeannoti*. Le premier de ces deux taxons apparait dans la sous-zone à Loryi, tandis que le second se poursuit dans la zone à Nodosoplicatum. Arbitrairement la limite entre les zones à Loryi et à Nodosoplicatum est placée à l' apparition des *Spitidiscus* gr. *incertus* comme l'avait recommandé Thieuloy (1972). Nous verrons plus loin (§ Conclusions) que cette convention n'est pas sans poser quelques problèmes.

8. Plaisians: Ferme des Comments (fig. 8)

(H2-H3: limite zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Situation: Cette coupe, sur la commune de Plaisians (Drôme), débute 300m au nord de la ferme des Comments et se poursuit sur le flanc occidental de la Montagne de Geine dans un ravin d'orientation Sud-Ouest/Nord-Est (ravin principal). Une coupe complémentaire a été levée 100 m au Sud de la Ferme de Beauchières dans un ravin de même orientation (ravin secondaire). Ces coupes couvrent l'ensemble de l'Hauterivien.

Observations: Tout comme à Arpavon, je me concentrerai sur les faunes de passage entre les zones à Loryi et Nodosoplicatum. Il est cependant intéressant de noter l'existence à la base de ces deux coupes d'un horizon riche en *Teschenites* qui a livré *Acanthodiscus radiatus* (2 ex.) et *Leopoldia leopoldina* (2 ex.).

Le profil figuré ici a été levé dans le ravin principal. Sa partie inférieure (sous-zone à Loryi) est masquée par la végétation mais a été reconnue dans le ravin secondaire. Ces coupes confirment les observations faites à Arpavon et à La Charce. *O. (O.) sayni* apparait dans les derniers bancs à *Crioceratites loryi* (ravin secondaire), tandis que *O. (J.) jeannoti* se poursuit jusque dans les premiers horizons à *Lyticoceras nodosoplicatum* (ravin secondaire). Entre le sommet de la sous-zone à Loryi et l'apparition des *Lyticoceras* s'intercalent les couches riches en *Olcostephanus* où se succèdent deux associations distinctes: une association basale à *O. (O.) sayni* et une association sommitale à *O. (O.) variegatus* et *Spitidiscus* gr. *incertus*. Dans le ravin principal, le niveau basal de l'association sommitale (banc 64) se présente sous un faciès très particulier de coquilles enchevétrées et brisées. Les premiers représentants du genre *Lyticoceras* ont été trouvés plus de dix mètres au dessus de ce niveau. A l'inverse de la coupe d'Arpavon les *Jeannoticeras* sont beaucoup plus abondant dans la partie supérieure du profil.

9. Curnier: Lonjanne

(H2-H3: limite zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Situation: Ce gisement, sur la commune de Curnier (Drôme), se situe à un kilomètre au nord-est du village dans un des ravins latéraux du torrent de l'Argence. La partie exploitée correspond à une dalle qui affleurait en surface structurale dans le fond du ravin. Plus de 300 ,ammonites ont été collectées dans ce seul banc qui a fourni une population importante d'*Olcostephanus*. Malheureusement, la zone étudiée est extrêmement faillée et ne permet pas de lever une coupe continue des couche de passage entre les zones à Loryi et Nodosoplicatum.

Observations: L'abondante faune d'Ammonites se compose principalement d'*Olcostephanus* (*Olcostephanus*) variegatus (et morphotypes) et de Crioceratinae (*Crioceratites* n. sp.). Les élements accessoires de cette population sont: *Abrytusites julianyi, Spitidiscus fasciger, Saynella clypeiformis, "Acrioceras" puzosianum, Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti, Spitidiscus* gr. *intermedius* ... Cette assemblage correspond à l'association sommitale des profils d'Arpavon, Plaisians et La Charce.



FIG 8. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans le l'Hauterivien inférieur de la coupe de Plaisians-Ferme des Comments (Drôme).

B. L'ARC DE CASTELLANE

1. La Palud/Verdon: La Grau des Lèbres (fig. 9)

(V3: sommet de la zone à Campylotoxus)

Travaux antérieurs: Cette coupe a été mentionnée dans la publication de Bulot & al. (1990 : Révision du genre *Saynoceras*) et a servi à Cotillon (1971) pour élaborer le profil synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane.

Situation: Cette coupe, située sur la commune de La Palud (Alpes de Haute-Provence) a été levée dans la continuité du ravin des Ubacs (chemin de la Barbin). Seule la partie supérieure de la zone à Campylotoxus est bien représentée (formation 5 à 8). Une invisibilité due à la végétation masque le sommet de la formation 8.

Observations: Deux horizons fossilifères sont d'un intérêt majeur.

Au sommet de la formation 7, un faisceau de petits bancs de calcaires argileux assez serrés qui forme une petite corniche dans le paysage, livre une riche ammonitofaune: Busnardoites campylotoxus, Karakaschiceras inostranzewi, K. biassalense, Valanginites paludensis, Saynoceras fuhri et O. (O.) guebhardi (morphotype "primitif").

La partie inférieure de la formation 8 voit une réduction de la diversité de la faune dominée par de nombreux *O. (O.) guebhardi* et *Karakaschiceras biassalense* (individus de très grande taille).



FIG 9. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans la zone à Campylotoxus de la coupe de la Palud-La Grau des Lèbres (Alpes de Haute-Provence).

Observations: L'abondante faune d'Ammonites se compose principalement d'*Olcostephanus* (*Olcostepehanus*) variegatus (et morphotypes) et de Crioceratinae (*Crioceratites* n. sp.). Les élements accessoires de cette population sont: *Abrytusites julianyi*, *Spitidiscus fasciger*, *Saynella clypeiformis*, "Acrioceras" puzosianum, *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti*, *Spitidiscus* gr. *intermedius* ... Cette assemblage correspond à l'association sommitale des profils d'Arpavon, Plaisians et La Charce.

2. Rougon: Carajuan (fig. 10)

(V3: sommet de la zone à Campylotoxus et caractérisation de la DZL)

Travaux antérieurs: Le profit du Valanginien supérieur de cette coupe a été publié par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990 : La zone à Trinodosum dans l'Arc de Castellane) et a servi à Cotillon (1971) pour élaborer le profit synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane.

Situation: Cette coupe située sur la commune de Rougon (Alpes de Haute-Provence) couvre l'intégralité des formations valanginiennes et hauteriviennes de Cotillon. Elle débute 100m en amont du pont de Carajuan en bordure du CD 952 (sommet des Calcaires blancs de Provence) et se poursuit en direction du nord-ouest dans les ravins (ravin des Fondis et ravin principal) situés en dessous du lieu-dit "La Beule"

Seul les profils de la partie supérieure de la zone à Campylotoxus (V3) et de l'Hauterivien inférieur (H1-H3) seront figurés ici. Je renvoie le lecteur à Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990) pour le profil du Valanginien supérieur et le plan de situation des coupes.

Observations: Tout comme à La Grau des Lèbres, le sommet de la formation 7 livre une riche ammonitofaune (*Busnardoites campylotoxus, Karakaschiceras inostranzewi, K. biassalense, Valanginites paludensis, Saynoceras fuhri et O. (O.) guebhardi* (morphotype "primitif")], tandis que la formation 8 voit une réduction de la diversité de la faune dominée par de nombreux *O. (O.) guebhardi* et *Karakaschiceras biassalense* (individus de très grande taille).

La base de la formation 10 (banc Z 74) a livré Saynoceras verrucosum, O. (O.) guebhardi (morphotype querolensis) et Valanginites nucleus (et morphotypes). Plus haut, deux horizons repères sont aisément identifiables: le faisceau Z 77, caractérisé à la base par un horizon lumachélique à petites huitres, et les calcaires argileux feuilletés en surface et à débit en boules du banc Z 78 (premiers représentants de O. (O.) balkanicus).

La formation 12, le plus souvent masquée par la végétation, a pu être levée dans le ravin des Fondis. C'est à la base de cette formation qu'ont été trouvés, dans un banc à surface durcie correspondant à la discontinuité DVS, les premiers représentants de *Jeanthieuloyites quinquestriatus* et de *Varlheideites peregrinus* (Thieuloy, Fuhr & Bulot, 1990).

La partie inférieure de la formation 13 (Z85 - Z88) riche en Acanthodiscus, Breistrofferella et Leopoldia, correspond de la base de l'Hauterivien (zone à Radiatus). La discontinuité DZL a été repérée au toit du banc Z89a où elle est caractérisée par une surface ondulée, piquetée de nodules de pyrite, sur laquelle repose un horizon de condensation glauconieux à ammonites phosphatées et accumulation de bélémnites. L'ammonitofaune se compose d'espèces des zones à Radiatus et Loryi dont Briestofferella castellanensis (H1), Saynella gr. neocomiensis (H1 sup. - H2 inf.), Spitidiscus gr. rotula (H2 inf.) et Crioceratites loryi (H2 inf.).

La présence de nombreux fragments d'O (O.) balkanicus, O. (O.) densicostatus, O. (O.) gr. convolutus-ventricosus et Jeanthieuloyites quinquestriatus ne permet pas d'exclure le remaniement de faunes d'âge Valanginien terminal (V6). Cependant l'absence des Teschenites

et des *Acanthodiscus* dans cet horizon polyzonal m'incite à considérer que la faune provient essentiellement du sommet de la zone à Radiatus et de la base de la zone à Loryi. Le dernier banc de la barre calcaire (Z 90) a livré plusieurs *Saynella clypeiformis* qui indiquent sans équivoque les faunes de transition entre la sous-zone à Loryi et la sous-zone à Jeannoti.



FIG 10. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans la zone à Campylotoxus et dans l'Hauterivien inférieur de la coupe de Rougon-Carajuan (Alpes de Haute-Provence).
3. Terre-Masse (fig. 11)

(H2-H3: zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Travaux antérieurs: Cette coupe a été publiée pour la première fois par Thomel (1963) et les faunes de la zone à Verrucosum des bancs K102-K103 (séquence 30 (banc 110-114 *in* Thomel, 1963) ont fait l'objet de deux notes de Thieuloy (1965 et 1967). Depuis, Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990) ont refiguré le Valanginien supérieur de ce profil et ont donné une étude détaillée de sa faune.

Situation: Cette coupe, située sur la commune d'Entrages (Alpes de Haute-Provence), débute à la fin de la partie boisée du ravin de Terre-Masse. Les niveaux de base (zone à Verrucosum) forment une petite cuesta sur la rive gauche où l'ensemble de la coupe a été levée. Les bancs K112 à K115 étant peu visible sur cette rive, un lever complémentaire a été éffectué sur la rive droite. Seul le profil de l'Hauterivien inférieur sera donné dans ce mémoire (fig. 13). Le plan de situation et le cheminement de la coupe de Terre-Masse ont été publié par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990).

Observations: La base de la coupe est une alternance monotone de marnes gris-bleues et de petits bancs calcaires argileux. Le banc K102, riche en *Saynoceras verrucosum*, *O. (O.) guebhardi* (morphotype *querolensis*) et *Valanginites nucleus* (plusieurs morphotypes) et le banc de calcaires argileux bicolores K106, qui a livré de nombreux *Bochianites neocomiensis* pervent servir de repère.

Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990) ont mis en évidence l'absence de la zone à Callidiscus dans cette coupe: le triple banc de calcaires très glauconieux qui a livré de nombreux *Acanthodiscus* (zone à Radiatus) repose directement sur des marno-calcaires de la zone à Trinodosum (horizon à furcillata: *Criosarasinella furcillata*, *Neocomites (Teschenites) pachydicranus* variant A, ...).

La coupe s'achève par une barre calcaire dont la faune caractérise la base de H3 (O. (O.) variegatus (et morphotypes), O. (J.) jeannoti, Spitidiscus fasciger, Lyticoceras gr. cryptoceras-nodosoplicatum). Les bancs K125 et K126 présentent un aspect très particulier (glauconie, surface ondulée, fossiles brisés et enchevétrés, faune benthique, ...) qui indique un possible remaniement/condensation à la base de la zone à Nodosoplicatum.

4. La Palud/Verdon: La Bégude

(V5: zone à Trinodosum)

Travaux antérieurs: Le profil du Valanginien supérieur a été figuré par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990: la zone à Trinodosum dans l'Arc de Castellane) et a servi à Cotillon (1971) pour élaborer le profil synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane.

Situation: Cette coupe située sur la commune de La Palud/Verdon (Alpes de Haute-Provence) débute avec le banc BE94, horizon repère fortement bioclastique à petites exogyres correspondant à la partie moyenne de la formation 10. Le plan de situation et le cheminement de ce profil ont été donné par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990). Seules les formations 10 à 13 sont bien représentées. Une invisibilité due à la végétation masque le sommet de la formation 13.



FIG 10. Répartition des OLCOSTEPHANINAE et de quelques formes index dans l'Hauterivien de la coupe de Entrages-Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence).

Observations: Deux horizons fossilifères présentent un interêt majeur:

- Les petits bancs de la base de la formation 12 (BE102a-BE103) qui ont livré une riche faune d'ammonites caractérisant la base de V5 (horizon à nicklesi: *O. (O.) balestrai*, *O. (O.) nicklesi*, *Varlheideites peregrinus* et *Dichotomites* sp.)

- La barre de calcaires glauconieux de la formation 13 (BE108-BE110) dont la faune (O. (O.) balkanicus, Parastiería? hispanica, Acanthodiscus radiatus, Breístofferella castellanensis, ...) indique la zone à Radiatus.

5. Peyroulles: Clausson

(V5 - H3: horizon polyzonal condensé)

Travaux antérieurs: C'est Autran (1989) qui a figuré pour la première fois le détail de cette coupe et qui en a fait l'analyse en terme de stratigraphie séquentielle. La plus grande partie du matériel ayant servi à cet auteur pour son étude des Olcostephaninae provient de cet affleurement.

Situation: Cette coupe est située au pied de la colline de Clausson, sur la commune de Peyroules (Alpes de Haute-Provence). Le plan de situation de cette coupe a été donné par Autran (1989, p. 44).

Révision de la faune et des données stratigraphiques d'Autran (1989):

A. l'horizon polyzonal: Le Valanginien inférieur (V3) se termine par une surface durcie taraudée sur laquelle repose un métre de marnes très glauconieuses à fossiles phosphatés remaniés (Banc 20all). C'est cet horizon qui a livré l'abondante faune d'ammonites, étudiée en détail et figurée par Autran (1989).

L'horizon polyzonal principal de Peyroules (20all) est un mélange de faune des zones à:

- Trinodosum (V5): O. (O.) nicklesi (= O. (O.) sanctifirmiensis in Autran, 1989), O. (O.) balestrai (= O. (O.) variegatus et O. (O.) drumensis in Autran, 1989), Criosarasinella furcillata, Himantoceras trinodosum, Neocomites (Teschenites) pachydicranus variant A,
- Callidiscus (V6): Neocomites (Teschenites) callidiscus .
- Radiatus (H1): Acanthodiscus radiatus, Breistofferella castellanensis, Leopoldia leopoldina.

Au côté de ces espèces, dont la répartition biostratigraphique est limitée au niveaux indiqués ci-dessus se trouve une faune considérée à tort par Autran comme caractéristique du Valanginien terminal (V6) comme le montre la distribution verticale des espèces suivantes:

- Oosterella villanovae, O. vidali, O. stevenini et Oosterella cultraetiformis (V5 inf. à H1 inf. d'après La Charce, Serre de l'Ane; La Palud/Verdon, La Begude et Les Allaves).

- Jeanthieuloyites quinquestriatus (V5 inf. à H1 inf. d'après Moriez, Saint-Firmin; La Charce, Serre de l'Ane et Rougon, Carajuan).

- Olcostephanus (Olcostephanus) balkanicus (V4 sup. à H1 inf. d'après La Palud/Verdon, Les Allaves et Rougon, Carajuan).

Les faunes de l'horizon polyzonal condensé de Clausson sont cependant essentiellement d'âge Valanginien terminal (V6 sup.) à Hauterivien basal (H1 inf.) comme en témoigne l'abondance des *Olcostephanus* appartenant au groupe d'*O. (O.) densicostatus, O. (O.)* *convolutus* et *O. (O.) ventricosus* (38% de la faune d'après Autran, 1989) et des *Teschenites* (35, 7% de la faune d'après Autran, 1989). Cette explosion de ces deux taxons rappelant singulièrement les bancs du passage Valanginien/Hauterivien à la Charce, Serre de l'Ane.

B. Le banc sus-jacent: Aux marnes succède un banc de calcaire glauconieux (21: épaisseur 0,50 m) dont la faune calcaire est caractéristique de la zone à Nodosodoplicatum (*Lyticoceras* gr. *cryptoceras-nodosoplicatum* et *O. (O.) variegatus*). Ce banc repose directement sur un niveau de marnes indurées (20alV) qui m'a livré quelques ammonites phosphatées dont la conservation (patine blanche) est fort différente de celle de l'horizon polyzonal. Il s'agit de *Crioceratites loryi*, *O. (O.) sayni*, *O. (J.) jeannoti* ... espèces typiques de la zone à Loryi qui confirment l'attribution de la partie supérieure des marnes à H2 et permet de placer la DZL légerement au dessus de l'horizon condensé principal.

6. La Palud/Verdon: Les Allaves

(V3 - V5: zone à Campylotoxus à zone à Trinodosum) (H2-H3: zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Travaux antérieurs: Le profil du Valanginien supérieur de cette coupe a été publié par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990 : La zone à Trinodosum dans l'Arc de Castellane) et a servi à Cotillon (1971) pour élaborer le profil synthétique du Crétacé inférieur de l'Arc de Castellane.

Situation: Cette coupe située sur la commune de La Palud (Alpes de Haute-Provence) couvre l'intégralité des formations valanginiennes et hauteriviennes de Cotillon. Elle débute dans les ravins situés 200 à 300m au nord-ouest de la ferme des Allaves. La partie supérieure (Valanginien supérieur - Hauterivien inférieur) à été levé à partir d'un ravin se situant au pied du Col occidental des Allaves (plan de situation *in* Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990)). Je renvoie le lecteur à ces auteurs pour le profil du Valanginien supérieur.

Observations: Tout comme à La Grau des Lèbres et à Carajuan, il a été possible de mettre en évidence les principaux horizons fossilifères qui forment l' "ossature biostratigraphique" de l'Arc de Castellane:

- au sommet de la formation 7: Busnardoites campylotoxus, Karakaschiceras inostranzewi, K. biassalense, Valanginites paludensis, Saynoceras fuhri et O. (O.) guebhardi (morphotype "primitif");

- tout au long de la formation 8: réduction de la diversité de la faune, dominée par de nombreux *O. (O.) guebhardi* (forme type) et *Karakaschiceras biassalense* (individus de très grande taille);

- à la base de la formation 10: Saynoceras verrucosum , O. (O.) guebhardi (morphotype querolensis) et Valanginites nucleus;

- à la base de la formation 12: Varlheideites peregrinus, O. (O.) nicklesi, O. (O.)balkanicus, Dichotomites petschi, Oosterella gr. vilanovae-gaudryi, Rodighieroites cardulus, ... surmontant un banc à surface durcie correspondant à la discontinuité **DVS** qui a livré Valanginites bachelardi (Thieuloy, Fuhr & Bulot, 1990);

- au sommet de la formation 12, présence de *Acanthodiscus* gr. *radiatus* et *Breistofferella castellanensis* (Autran, 1989 et Thieuloy, Fuhr & Bulot, 1990) prouvant sans équivoque que le sommet des "marnes à Bélemnites" est déjà hauterivien;

- partie inférieure de la formation 13 caractérisée par l'abondance des genres *Acanthodiscus*, *Breistrofferella* et *Leopoldia*, typiques de la base de l'Hauterivien (zone à Radiatus).

- discontinuité **DZL** difficile à mettre en évidence mais se situant probablement au toit du banc X120 où elle est caractérisée par une surface ondulée piquetée de nodules de pyrite, base de la formation 14 ayant livré *O. (O.) sayní* et *O. (J.) jeannoti*;

- partie inférieure de la formation 14 (X126 à X129) caractérisée par une faune de la zone à Nodosoplicatum: Saynella clypeiformis, O. (O.) jeannoti, O. (O.) variegatus et Lyticoceras gr. cryptoceras-nodosoplicatum.

7. Castellane: Chamateuil

(H2-H3: zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Travaux antérieurs: Cette série d'âge Hauterivien-Barrémien est le *locus-typicus* de plusieurs espèces de la Paléontologie française de d'Orbigny dont *Pseudothurmania angulicostata*. Cet état de fait a conduit l'équipe du Musée d'Histoire naturelle de Nice à en lever la coupe dans les années 70. Le profil de la base de la coupe n'a cependant jamais été publié et c'est grâce aux données de terrain de Jean-François Lapeyre et Jean Vermeulen que j'ai pu reprendre l'étude du matériel mis à ma disposition par Gérard Thomel.

Situation: Cette coupe est située au sud-est de la Montagne de Destourbes, dans le ravin de Savoye, sur la commune de Castellane (Alpes de Haute-Provence). Actuellement la partie basale est recouverte par les remblais de la décharge publique de Castellane et n'affleure bien que sur le coté droit de la piste qui y conduit, ce qui rend son exploitation difficile.

Observations: A partir du matériel mis à ma disposition par G. Thomel et de mes propres récoltes, il est clair que nous retrouvons une succession de faunes conforme à l'ensemble des observations faites jusqu'ici, seule la **DZL** n'a pu être clairement mise en évidence:

- base de la formation 13: Acanthodiscus radiatus et Breistofferella castelanensis;
- sommet de la formation 13 : Crioceratites loryi;
- base de la formation 14: Olcostephanus (Olcostephanus) sayni;
- partie inférieure de la formation 14: Lyticoceras gr. cryptoceras-nodosoplicatum.

8. Rougon: Ravin de La Grau

(caractérisation de la DZL et H2-H3: zones à Loryi et Nodosoplicatum)

Situation: Cette coupe se situe sur la commune de Rougon (Alpes de Haute-Provence), 150 m au nord-ouest de la ferme de Lioune sur le CD 17 conduisant au hammeau des Brochiers. La coupe débute sous le pont qui enjambe la partie supérieure du ravin de la Grau à l'ouest de la Source de Font Santa.

Observations: La base de la coupe (formation 13) est intermediaire entre les successions de Carajuan et de Clausson. De nouveau, la **DZL** est caractérisée par une surface ondulée sur laquelle repose un horizon à accumulation de belemnites et rares ammonites dont *Crioceratites loryi*. Dès la base de la formation marneuses 14, L'association classique de la sous-zone à Jeannoti a livré *Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti, Saynella clypeiformis* et *Abrytusites* gr. *julianyi* (H2 sup.).

2.3. CONCLUSIONS

A l'exception des travaux de Thieuloy (1972 et 1977) et de Company (1987), aucune contribution majeure à l'étude des Olcostephaninae n'avait permis de replacer l'ensemble des espèces typologiques de la littérature dans un cadre biostratigraphique moderne et de préciser les résultats obtenus par mes prédécesseurs. Les résultats sont synthétisés dans les tableaux 3 et 4.

Au delà, cette étude détaillée des coupes du Sud-Est de la France permet de proposer quelques améliorations du cadre biostratigraphique dont l'essentiel à été présenté par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990) et Hoedemaecker & Bulot (1990). Nous verrons plus loin que les disparités constatées entre les séries dilatées du Bassin vocontien et les séries réduites de l'Arc de Castellane permettent de proposer des horizons repères dans les deux régions tout en affinant les corrélations.

	BASSIN VOCONTIEN	ARC DE CASTELLANE		
Н 3	13 14	14		
Н 2	12	13 12		
Н 1	9	11 10		
V 6				
v 5	7 8	7 8 9		
V 4	4	6		
V 3	3 5	13		
V 2				
V 1	2			
B 3	1			

TABLEAU 3: RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DU GENRE OLCOSTEPHANUS

"Spiticeras" gr. multiforme, 2. O. (O.) drumensis, 3. O. (O.) stephanophorus, 4. O. (O.) tenuituberculatus, 5. O. (O.) josephinus, 6. O.(O.) guebhardi, 7. O. (O.) balestrai,
 8. O. (O.) nicklesi, 9. O. (O.) balkanicus, 10. O. (O.) gr. convolutus-ventricosus, 11.
 O. (O.) densicostatus, 12. O. (O.) sayni, 13. O. (J.) jeannoti et 14. O. (O.) variegatus

	BASSIN VOCONTIEN		ARC DE CASTELLANE					
НЗ						24		
Н2					13	12		
Н 1					11 23			
V 6								
V 5					8		9	
∨ 4			21	22	21	20		
V 3		15	19 16		1 8 T	I 17		6
V 2			•					
V 1		2				_		
В 3								

TABLEAU 4: RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES GENRES: BARONNITES, VALANGINITES, SAYNOCERAS, PARASTIERIA et CAPELOITES.

2. O. (O.) drumensis, 3. O. (O.) stephanophorus, 6. O.(O.) guebhardi, 8. O. (O.) nicklesi,

9. O. (O.) balkanicus, 11.O. (O.) densicostatus, 12. O. (O.) sayni, 13. O. (J.) jeannoti, 15.

B. chabrensis, 16. B. hirsutus, 17. V. paludensis, 18. S. fuhri, 19. S. contestanum, 20.

V. nucleus, 21. S. verrucosum, 22. V. bachelardi, 23. P. ? hispanica et 24. C. perelegans

A. LE CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE

Bien que les échelles biostratigraphiques élaborées par Busnardo (1984) et par le "Working group : Céphalopodes du Crétacé inférieur" (Hoedemaecker & Bulot, 1990) se soient revélées globalement satisfaisantes, l'étude menée dans le Sud-Est de la France permet de souligner plusieurs imperfections dans ce schéma et de proposer quelques améliorations. Seules les zones à Pertransiens, Campylotoxus, Verrucosum, Trinodosum, Radiatus, Loryi et Nodosoplicatum seront traitées ici:

1. VALANGINIEN

ZONE A PERTRANSIENS (V2): en 1979, Busnardo & Thieuloy avaient individualisé au sommet de la zone à Pertransiens une sous-zone à Hirsutum. Company (1987) reconnait ce biohorizon dans le Sud-Est de l'Espagne, mais le situe à la base de sa zone à Salinarius, c'est à dire à un niveau plus élevé en association avec *Busnardoites campylotoxus*.

Or, nous avons montré à la suite de la révision des faunes de Barret-le-bas que l'acmé de Baronnites hirsutus se situait immédiatement au dessus de la première apparition de Busnardoites campylotoxus. Ainsi, l'acrozone de B. hirsutus se trouve à cheval sur les zones à Pertransiens et Campylotoxus. De plus, cette espèce est géographiquement limitée aux abords de la chaine Ventoux-Lure ce qui réduit son intérêt stratigraphique à un biohorizon de valeur très locale (voir § Paléobiologie).

ZONE A CAMPYLOTOXUS (V3): il est important de signaler dans les localités des Baronnies (Drôme), *Haploceras (Neolissoceras) salinarius* qui permet de corréler notre zone à Campylotoxus avec la zone à Salinarius du Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987). Cependant les deux indices de zones ne semblent pas exactement synchrones, *H. (N.) salinarius* précedant légerement *B. campylotoxus*.

Dans l'Arc de Castellane, la partie sommitale de la zone à Campylotoxus est caractérisée par l'apparition des genres Karakaschiceras, Neohoploceras, Saynoceras et Valanginites. Cotillon (1971) avait proposé pour ces niveaux une sous-zone à Biassalense qu'il incorporait dans la zone à Verrucosum sensu Lory, 1898. Depuis la redéfinition de cette zone (Busanardo &Thieuloy, 1979), la sous-zone à Biassalense se situe au sommet de la zone à Campylotoxus (bancs à Karakaschiceras des auteurs). Il me semble difficile de conserver cette unité biostratigraphique car elle correspond en fait qu'à l'acmé du genre Karakaschiceras dont l'acrozone se poursuit jusqu'à la base de la zone à Trinodosum (Company, 1987 et Thieuloy, Fuhr & Bulot, 1990).

ZONE A VERRUCOSUM (V4): Rappelons que l'acrozone de l'espèce-index ne couvre pas la totalité de la zone et qu'elle est le plus souvent réduite à un mince horizon dans les faciès de bordures de plate-forme et à quelques mètres dans le Bassin vocontien. Il est donc possible d'individualiser une sous-zone basale à Verrucosum (Busnardo & Thieuloy, 1979). En l'absence de l'espèce indice, l'association Valanginites nucleus, Valanginites bachelardi, Karakaschiceras biassalense, Karakaschiceras inostranzewi et Neohaploceras submartini permet de reconnaitre avec une certaine approximation cette unité biostratigraphique.

"L'horizon de Beaumugne" (*Neocomites beaumugnensis, Rodighieroites lamberti* et *Neohaploceras schardti*) qui occupe une position stratigraphique élevée dans la zone à Verrucosum est encore insuffisamment connu pour être utilisé comme sous-zone supérieure

cette unité. Cependant, selon Busnardo (communication personnelle, 1990), il existe à La Charce (Drôme) une faune occupant une position intermediaire entre la base de V4 (souszone à Verrucosum) et la base de V5 (horizon à nicklesi). Des récoltes personnelles à Saint-Firmin confirme la présence de *R. lamberti* à un niveau élevé de la zone à Verrucosum. Il ne m'est pour l'instant pas possible de proposer une nouvelle subdivision pour ces faunes qui font l'objet d'une étude séparée.

ZONE A TRINODOSUM (V5): la subdivision de cette zone en deux horizons (horizon à nicklesi et horizon à furcillata) à fait l'objet de nombreuses discussions par Thieuloy, Fuhr & Bulot (1990) et Hoedemaecker & Bulot (1990) et sa validité semble acquise.

2. HAUTERIVIEN

1. ZONE A RADIATUS (H1): la conception de cette unité biostratigraphique a été réactualisée par Thieuloy (1977a) qui a souligné la fréquence de l'espèce-index sur les bordures de plate-forme et sa rareté dans le Bassin vocontien. En l'absence d'*Acanthodiscus radiatus, Breistofferella castellanensis* plus fréquente dans les faciès de bassin est un excellent indice de la zone à Radiatus. De plus, l'association *Neocomites (Teschenites) fructiculus* et *Neocomites (Teschenites) pachydicranus* (forme type) permet de positionner avec une approximation acceptable la limite Valanginien-Hauterivien. Enfin, une révision des *Leopoldia* et des *Spitidiscus* devrait permettre de proposer de nouvelles subdivisions de la zone à Radiatus dans l'Arc de Castellane (Bulot, Company & Thieuloy, en cours).

2. LA ZONE A LORYI (H2): il est désormais clair que l'espèce-index ne couvre que la partie inférieure de la zone à Loryi *sensu* Busnardo (1984). La conception de cet auteur me semble judicieuse car elle inclut l'ensemble des couches comprises entre la première apparition de *Crioceratites loryi* et la première apparition des *Lyticoceras* du groupe *cryptoceras-nodosoplicatum* ce qui correspond à un assemblage faunique cohérent où les Neocomitidae sont pratiquement absents (à l'exception des *Saynella* gr. *clypeiformis* qui n'ont pas de liens phylétiques directs avec les *Lyticoceras*).

Le découpage en deux sous-zones (sous-zones à Loryi et Jeannoti) présente l'avantage de mettre l'accent sur l'existence de niveaux riches en Olcostephaninae entre les derniers *Crioceratites loryi* et les premiers *Lyticoceras . O. (J.) jeannoti*, déjà proposé comme espèce-index par Moullade & Thieuloy (1967) et Thieuloy (1972), est particulièrement abondant dans ces couches et me semble un choix judicieux bien que son acrozone s'étende à la base de la zone à Nodosoplicatum. De plus, cette espèce est facile à identifier et possède une vaste répartition mondiale (voir § Paléobiologie).

3. ZONE A NODOSOPLICATUM (H3): bien que la caractérisation de la zone à Nodosoplicatum soit aisée du fait de l'abondance des *Lyticoceras*, sa base est difficile à caractériser dans le Bassin vocontien.

Nous avons vu plus haut (§ Coupes étudiées) que dans l'Arc de Castellane, l'espèce index est associée à *O. (O.) variegatus* et *Spitidiscus* gr. *incertus*. Or ces deux taxons se trouvent, dans les séries du Bassin vocontien, dans des couches sous-jacentes à l'apparition des *Lyticoceras*. C'est probablement ces observations qui avaient conduit Thieuloy (1972) à préconiser l'utilisation de cette association comme horizon basal de la zone à Nodosoplicatum en l'absence de l'espèce-index.

Je n'ai pas observé de phénomènes de condensation de la base de la zone à Nodosoplicatum dans les coupes classiques de l'Arc de Castellane (Les Allaves, Carajuan, ...).

Arc de Castellane	ZONES Bassin vocontien
16 HUF4 15	16 H3 p.p. 15
13 14	H2 13 14
HUF3 10 11 12	H_{1} $ 10 11 ^{12}$
	V6
HUF2 6 7 8	V5 6 7 8 9
DVS 1 4 3	V4
HUF1 2 5	
	V3

TABLEAU 5: MISE EN EVIDENCE DES HORIZONS D'UNIFORMISATION FAUNIQUE (HUF) DANS LE VALANGINIEN/HAUTERIVIEN DU LE SUD-EST DE LA FRANCE



Séquences calcaréo-marneuses



Horizons de condensation/remaniement



Calcaires bioclastiques ou glauconieux

LEGENDE FIG. 5

 Karakaschiceras; 2. Neohoploceras gr. submartini; 3. Neocomites gr. platycostatus; 4. Saynoceras verrucosum; 5. Valanginites nucleus; 6. Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi; 7. Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai; 8. Jeanthieuloyites quinquestriatus; 9. Oosterella gr. vilanovae; 10. Acanthodiscus; 11. Leopoldia; 12. Breistofferella; 13. Olcostephanus (Olcostephanus) sayni; 14. Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti; 15. Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus; 16. Lyticoceras.

Cela m'incite à interpréter le décalage plate-forme/bassin dans l'apparition des *Lyticoceras* gr. *cryptoceras-nodosoplicatum* comme un phénomène biologique; qui s'exprimerait par un développement en deux temps des *Lyticoceras* : apparition sur les bordures de plate-forme due à un environnement favorable, puis extension de l'aire de répartition au bassin.

Or, Les Lyticoceras peuvent être considerés comme des "migrants", issus des Endemoceras, genre exclusivement boréal mais de souche téthysienne (Thieuloy, 1977 et 1977a; Kemper & al., 1981 et Rawson, communication personelle, 1990). Ils s'implantent dans le Sud-Est de la France à la faveur des échanges fauniques qui caractérisent la partie moyenne de l'Hauterivien inférieur et dont l'équivalent boréal est l'existence de niveaux riches en Olcostephanus à Speeton (Yorkshire) (Rawson, 1971; Doyle, 1989 et Bulot, Doyle & Rawson, en cours).

Cette "migration" peut parfaitement être à l'origine d'une "implantation précoce" sur les bordures de plate-forme. De plus, rien ne prouve pour l'instant que les *Lyticoceras* adultes de grande taille de l'Arc de Castellane (D = 400 mm) soient conspécifiques, et donc synchrones, de leurs homologues "vocontiens" au diamètre adulte toujours modeste (D = 50-100 mm). Dans l'attente d'une révision de ces formes, il semble vivement souhaitable d'individualiser à la base de la zone à Nododoplicatum un horizon à *O. (O.) variegatus* qui facilite les corrélations plate-forme/bassin.

B. LES CORRELATIONS PLATE-FORME/BASSIN

Nous avons pu constater une répartition particulière des Olcostephaninae, et par extension des Neocomitidae, en fonction des faciès. Ainsi, la répartition géographique d' O. (O.) guebhardi, O. (O.) balkanicus, O. (O.) gr. ventricosus-convolutus et Capeloites perelegans est restreinte aux faciès de bordure de plate-forme.

De même certaine espèces, Valangintes nucleus, Acanthodiscus radiatus, Leopoldia leopoldina, Karakaschiceras gr. biassalense-inostranzewi, Neocomites gr. platycostatus, O. (O.) balestrai et O. (O.) nicklesi, présentent des répartitions verticales et des abondances très différentes entre les deux régions étudiées. Nous avons vu plus haut qu'il semble logique de suspecter des phénomènes similaires chez les Lyticoceras entre la plate-forme et le bassin. Ces phénomènes dépassent le cadre géographique du Sud-est de la France, puisqu'ils ont été reconnus dans le Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987) et dans le Jura franco-suisse (Bulot, 1990b).

D'un point de vue plus global, cet état de fait conduit rapidemment à envisager une double zonation (tableau 5), fonction des spécificités dues aux environements, et dont les éléments de corrélations se trouvent dans les "horizons d'uniformisation faunique" (base de la zone à Verrucosum HUV1, base de la zone à Trinodosum HUV2, base de la zone à Radiatus HUV3 et sous-zone à Jeannoti HUV4). Une synthèse de ces observations se trouve dans le tableau 6.

Arc de Castellane	ZONES	Bassin vocontien
sous-zone à Nodosoplicatum	H3	sous-zone à Nodosoplicatum
horizon à O. (O.) variegatus	p.p.	horizon à O. (O.) variegatus
horizon à O. (J.) jeannoti		sous-zone à Jeannoti
horizon à Saynella	H2	sous-zone à Loryi
horizon à A. Radiatus	H1	
		horizon à N. (T.) fructiculus
	V6	
	V5	horizon à C. furcillata
horizon à O. (O.) nicklesi		horizon à O. (O.) nicklesi
		"horizon de Beaumugne"
	V4	
horizon à S. verrucosum		sous-zone à Verrucosum
"Bancs à Karakaschiceras"	V3	
		horizon à B. hirsutus

TABLEAU 6: CORRELATIONS PLATE-FORME/BASSIN ET UNITES BIOSTRATIGRAPHIQUES LOCALES

Il est intéressant de noter que trois de ces horizons sont précedés par les discontinuités sédimentaires (HUV1, HUV2 et HUV4). HUV3 pourrait bien être précédé par une "discontinuité du Valanginien terminal" qui s'exprime dans au moins deux coupes de l'Arc de Castellane (Terre-Masse, Entrages et Ferme de Preynes, Majastres) où l'Hauterivien basal glauconieux à *Acanthodiscus radiatus* repose directement sur la zone à Trinodosum (sous-zone à Furcillata).

L'etude détaillée des corrélations plate-forme/bassin prend une dimension supplémentaire lorsque l'on se penche sur les problèmes de corrélations entre le domaine boréal et le domaine téthysien. En effet, l'inventaire des faunes d'affinité téthysienne de la province sub-boréale (Kemper & al., 1981) montre que les élements de corrélations sont principalement des espèces inféodées aux bordures de plate-forme dans la province méditerranéenne. De même, Thieuloy (1977), Bulot (1990b) et Thieuloy & al. (1990) ont souligné la part importante des faunes d'affinités boréales dans l'Arc de Castellane et le Jura franco-suisse. Nous verrons plus loin (§ Paléobiologie) quelle interprétation donner à ces répartitions.

II. TAXINOMIE

1. LA FAMILLE DES OLCOSTEPHANIDAE

1.1. LES PRECURSEURS

Bien que n'étant pas le créateur de la famille des Olcostephanidae, c'est Pavlow (1892, p. 470) qui envisage le premier de considérer le grand genre *Olcostephanus* (tel qu'il était compris à la fin du XIX° siècle) comme une unité taxinomique de rang supérieur. Conscient de l'hétérogénéité de ce taxon, il propose plusieurs nouvelles coupures (*Virgatites*, *Craspedites*, *Polyptychites*, *Astieria*, *Simbirskites*...) auxquelles il donne provisoirement le statut de sous-genres d'*Olcostephanus* et qu'il regroupe au sein de la "tribu" des *Olcostephani* dont il donne une diagnose. L'ensemble de ces taxons sera élevé par Koenen (1902, 1909) au rang de genres.

Haug (1910, p. 1156) crée la famille des Olcostephanidae avec le contenu suivant: *Spiticeras, Olcostephanus, Polyptychites, Simbirskites* et *Saynoceras*. Bien que, ni diagnose, ni explication ne soient données pour justifier ce regroupement, un rapide survol de la littérature permet de comprendre ce choix:

- Spiticeras est considéré comme intimement lié à Olcostephanus par Uhlig (1903) et Kilian (1909);

- les affinités entre *Saynoceras* et *Olcostephanus* ont été soulignées par Pervinquière (1907);

- les genres *Polyptychites* et *Simbirskites* sont présentés par Neumayr (1875) comme les équivalents boréaux d'*Olcostephanus*.

L'ensemble présente donc une homogénéité remarquable lorsque l'on prend en compte les conceptions de l'époque.

1.2. LES SOUS-FAMILLES

Les familles des Spiticeratidae, Polyptychitidae et Simbirskitidae sont créés en 1924 par Spath dans son étude du Néocomien de Speeton (Yorkshire, Grande-Bretagne), et ce, sans commentaires spécifiant leurs contenus et leurs caractères distinctifs.

Seuls les Spiticeratidae semblent être définis, en fonction de leur âge, par les deux phrases suivantes: "The line at the base of the Cretaceous is drawn below the Spiticeratan age, but certain genera of the family Spiticeratinae range lower. It is usual to include this age, as "Upper Berriasian" in the Cretaceous, and the "Lower Berriasian", which equals the Tithonian in the Jurassic ..."

C'est en 1931, puis en 1939, que Spath reprend la définition et le contenu de ces taxons qu'il ramène au rang de sous-familles des Olcostephanidae. C'est cette conception de la famille des Olcostephanidae qui sera utilisée, avec de légères variations selon les auteurs (Roman, 1938 par exemple), jusqu'à la classification présentée par Wright (1957) dans le Treatise of Invertebrate Paleontology.

1.3. LA CLASSIFICATION DU TREATISE

Largement inspirée par les travaux de Spath, la classification de Wright présente d'une manière claire l'ensemble des critères de distinction des quatre sous-familles, ainsi que leur contenu. Il me semble souhaitable de la synthétiser ici, compte-tenu du fait qu'elle a été largement discutée, et qu'elle sert toujours de référence.

OLCOSTEPHANIDAE Haug, 1910

Ammonites dérivant des Perisphinctidae, caractérisées par des tubercules ombilicaux et une costulation fascículée. Constrictions fréquentes à différents stades de la croissance. Nombreuses formes globuleuses et involutes, certaines sphérocônes ou cadicônes. Costulation nettement marquée, le plus souvent dense. Une tuberculation latérale ou ventro-latérale peut exister en plus des tubercules ombilicaux. La plus ancienne sous-famille, les Spiticeratinae, est d'âge tithonique à valanginien. Les Olcostephaninae et les Polyptychitinae sont probablement deux lignées distinctes qui dérivent des Spiticeratinae. Tithonique inférieur à Barrémien inférieur.

SPITICERATINAE Spath, 1924

Ammonites platycônes à enroulement périsphinctoïde, mais montrant la tuberculation ombilicale caractéristique, ainsi que de fortes constrictions et une costulation fasciculée. Tuberculation latérale parfois présente, surtout sur les tours internes. Les tours externes peuvent être lisses. Tithonique inférieur à Valanginien.

Contenu : Spiticeras (Spiticeras) , Spiticeras (Kilianiceras) , Spiticeras (Negreliceras) , Proniceras , Umiates , Groebericeras , ? Bihenduloceras et ? Aspidostephanus .

OLCOSTEPHANINAE Haug, 1910

Ammonites moyennement involutes, comprimées à globuleuses, parfois sphérocônes ou cadicônes. Côte primaire naissant sur le mur ombilical et se divisant à partir d'un tubercule ou d'une bullae ombilicale en un faisceau de côtes secondaires, fines à grossières, droites à légèrement incurvées, le plus souvent proverses, qui traversent le ventre sans s'interrompre. Constrictions présentes à un certain stade de la croissance. Péristome montrant un profond sillon et un court rostre; chez certaines formes, longues apophyses jugales.

Valanginien à Hauterivien inférieur

Contenu : Olcostephanus (Olcostephanus) , Olcostephanus (Rogersites) , Subastieria , Parastieria et Saynoceras .

POLYPTYCHITINAE Spath, 1924

Ammonites moyennement à fortement déprimées, nombreuses formes sphérocônes ou cadicônes. Côtes naissant d'une bullae ombilicale et se divisant généralement 2 à 3 fois. Tours internes lisses montrant des constrictions jusqu'à un diamètre de 15mm; pas de constrictions sur les tours externes. Dérivent, probablement directement, des Spiticeratinae sans passer par les Olcostephaninae.

Valanginien à Hauterivien inférieur.

Contenu: Polyptychites (Polyptychites), Polyptychites (Euryptychites), Valanginites, Dichotomites, Neocraspedites et Californiceras.

SIMBIRSKITINAE Spath, 1924

Ammonites présentant la plupart des caractères des divers Polyptychitinae et de certains Olcostephaninae et montrant de subtiles mais nettes différences qui affectent principalement l'ornementation qui tend à s'effacer sur les formes les plus comprimées. La ressemblance, entre les tours internes des derniers *Polyptychites* et des premiers *Simbirskites*, suggère que cette sous-famille dérive directement des Polyptychitinae. Hauterivien inférieur à Barrémien inférieur.

Contenu : Speetoniceras, Simbirskites et Craspedodiscus.

1.4. LES OLCOSTEPHANIDAE: NOUVELLES INTERPRETATIONS

Il ne s'agit pas ici de mettre en question la valeur des genres rapportés aux différentes sousfamilles (ce qui sera fait au chapitre suivant pour les Olcostephaninae), mais plutôt de faire un inventaire des principales contributions à la "notion d'Olcostephanidae". Nous verrons qu'après une période où furent créés de nombreux genres et sous-genres, on assiste à une remise en cause de la subdivision des Olcostephanidae en quatre sous-familles telle qu'elle est acceptée depuis le Treatrise.

1.4.1. L'EVOLUTION DU CONTENU DES SOUS-FAMILLES

Cette phase de recherche confirme globalement la répartion des Olcostephanidae en quatre sous-familles conformément au schéma érigé par Wright (1957). Seuls deux auteurs ont proposé de nouvelles subdivisions.

Fatmi (1972) crée la sous-famille mono-générique des Provalanginitinae dont les deux seuls représentants, *Provalanginites rhodesi* et *P. howarthi*, sont des formes sphérocônes du Tithonique inférieur (?) du Pakistan, homéomorphes de *Valanginites*. Il me semble très difficile de donner une opinion quant à la valeur de ces taxons compte tenu du peu d'informations à notre disposition (4 exemplaires connus seulement). Si, comme le pense Company (1987), le genre *Provalanginites* dérive d'un Spiticeratinae, je pense qu'il est préférable d'inclure provisoirement ce taxon dans cette sous-famille.

Cantu-Chapa (1966) propose la sous-famille des Taraisitinae pour les formes à faible nombre de côtes secondaires (genres: *Taraisites, Parastieria* et *Saynoceras*). Ultérieurement, Riccardi & al. (1971) et Cooper (1981) ont considéré que *Taraisites* est un synonyme subjectif plus récent d'*Olcostephanus* et par conséquence que la sous-famille des Taraisitinae devient un synonyne subjectif plus récent de la sous-famille des Olcostephaninae. Je partage cette opinion, d'autant plus que la faible densité costale des trois genres retenus par Cantu Chapa est un phénomène de convergence morphologique, qui ne correspond à aucun lien direct du point de vue phylogénétique (voir § 2.1.1.D.).

De 1957 à 1989, d'assez nombreuses contributions ont enrichi et modifié le contenu de la sous-famille des Olcostephaninae.

Bien que très discutés par la suite (§ 2.1. 1. D.), les deux sous-genres *Taraisites* et *Satoites* proposés par Cantu Chapa (1966) ont été créés à partir d'*Olcostephanus* et de ce fait sont inclus dans la sous-famille des Olcostephaninae.

Thieuloy (1977) a mis en évidence la nature olcostéphanide de *Valanginites*, jusqu'alors considéré comme un Polyptychitinae. En effet, le péristome composé d'une lèvre proéminente précédée par une constriction profonde et oblique, est caractéristique de l'ensemble des représentants de la sous-famille des Olcostephaninae. Cette opinion sera communément adoptée par la suite et j'y adhère totalement.

Le genre monospécifique *Capeloites*, qui était accepté avec doute par Wright (l'holotype de *C. larozai*, seul exemplaire connu à cette époque étant considéré comme un individu tératologique), est reconnu comme valide par Thieuloy (1969) sur la base d'une importante série topotypique.

Deux nouveaux sous-genres d'*Olcostephanus (Jeannoticeras* Thieuloy, 1964 et *Lemurostephanus* Thieuloy, 1977) viennent s'ajouter à la sous-famille et Nikolov (1962, 1963) décrit sous le nom de *Dobrodgeiceras* une curieuse forme portant des tubercules siphonaux, mais proche de *Valanginites. Ammonites santafecinus* d'Orbigny, espèce endémique à la Colombie, et dont la morphologie sphérocône rappelle *Valanginites*, est désignée par Etayo Serna (1985) comme générotype de son nouveau taxon *Santafecinites*. Enfin, Bulot & al. (1990) proposent le nouveau genre *Baronnites* pour les *Saynoceras* du Valanginien inférieur.

Il faut ajouter à cette liste les trois genres mexicains créés par Imlay en 1938 (*Mexicanoceras*, *Ceratotuberculus* et *Maderia*) qui, bien qu'ayant échappé à l'attention de Wright, ont une morphologie et une ligne de suture parfaitement olcostéphanide; ils étaient d'ailleurs placés au voisinage du genre *Olcostephanus* par leur auteur.

A la différence des Olcostephaninae, les Spiticeratinae n'ont pratiquement plus été étudiés depuis la monographie de Djanélidzé (1922); seuls quelques travaux au Pakistan (Fatmi, 1972) et en Amérique du sud (voir bibliographie in Riccardi, 1984) ont permis de figurer de nouvelles formes.

En ce qui concerne les Polyptichitinae et les Simbirskitinae, essentiellement boréaux, et dont l'étude sort nettement du cadre de ce travail, je renvoie le lecteur aux monographies de Imlay (1960), Rawson (1971), Kemper (1978) et Jeletzky & Kemper (1988) qui donnent tout à la fois une vue synthétique et une importante bibliographie de ces deux sous-familles (en particulier en ce qui concerne les auteurs soviétiques).

1.4.2. OLCOSTEPHANIDAE: DEUX OU QUATRE SOUS-FAMILLES ?

A la phase de création de nouveaux genres, principalement due aux nombreux travaux de biostratigraphie régionale conduits dans l'ensemble du domaine boréal (Canada, Grande-Bretagne, Allemagne et URSS), succède une remise en question de la "notion d'Otcostephanidae". Deux interprétations différentes s'individualisent: une conception "allemande", très inspirée des travaux de Schindewolf sur la valeur taxonomique de la ligne de suture et une conception "britannique", qui n'est pas sans rappeler les idées du grand ammonitologue anglais L.F. Spath.

Au-delà des différentes conceptions taxinomiques, le problème de la classification des Olcostephanidae est grandement inféodé au provincialisme intense, hérité du Jurassique terminal, qui se poursuit avec plus ou moins d'ampleur jusqu'à la fin du Barrémien.

A. LA CONCEPTION DE JELETZKY

C'est en 1979 que le regretté Professeur Jeletzky a donné pour la première fois l'intégralité de ses opinions sur la phylogenèse des Olcostephanidae. Le schéma proposé repose essentiellement sur la valeur hautement significative de la ligne de suture du point de vue phylogénique.

- Pour cet auteur, le nombre de lobes auxiliaires de la ligne de suture externe est le seul caractère supra-générique qui permet de distinguer les Craspeditidae (4-5 lobes auxiliaires) des Polyptychitinae (2, parfois 3 lobes auxiliaires). De plus, l'acquisition par la ligne de suture d'un nombre toujours plus important d'éléments auxiliaires au cours de l'évolution des Craspeditidae, est considérée par Jeletzky (1979, p. 6) comme irréversible. Par conséquent, l'ensemble des autres caractères morphologiques présenterait une évolution itérative très marquée.

- De ce fait, les Polyptychitinae ne peuvent descendre des Craspeditidae et c'est au sein des Dorsoplanitinae (famille des Perisphinctidae: Kimméridgien - Volgien supérieur) ou des Spiticeratinae (famille des Olcostephanidae: Tithonique inférieur à Valanginien inférieur), dont les lignes de suture externes ne montrent qu'un ou deux lobes externes, que doivent s'enraciner les Polyptychitinae. Ce sont donc les Spiticeratinae (dont les derniers représentants sont d'âge Valanginien inférieur) qui sont retenus comme les ancêtres immédiats des Polyptychitinae (dont les premiers représentants sont d'âge Valanginien basal). L'origine possible des Polyptychitinae au sein des Dorsoplanitinae, est rejetée du fait de la répartition stratigraphique de cette sousfamille.

Cette opinion sera nuancée par Jeletzky et Kemper (1988) dans leur monographie consacrée aux Polyptychitinae et Simbirskitinae du Bassin de Sverdrup (Canada arctique) et du Bassin de Basse-Saxe (Allemagne du nord).

- En effet, l'étude détaillée des genres boréaux *Prodichotomites* et *Dichotomites* (Polyptychitinae du Valanginien supérieur) a mis en évidence l'existence d'espèces dont la ligne de suture externe comporte 4-5 lobes auxiliaires, ce qui complique nettement les distinctions entre Craspeditidae et Polyptychitinae dont les représentants sont souvent homéomorphiques, y compris pour la ligne de suture.

- Cependant, les deux auteurs considèrent toujours les Polyptychitinae comme un phylum boréal, "spécialisé", issu des Spiticeratinae. Cette opinion repose sur le fait que les lignes de suture externes (2-3 lobes auxiliaires) des Polyptychitinae primitifs (*Bodylevskites* et *Paratollia*, Valanginien inférieur) ne peuvent pas dériver des lignes de suture ("evolutionarily much more advanced", 4-5 lobes auxiliaires) des Craspeditidae berriasiens (*Tollia* par exemple).

La filiation entre les Polyptychitinae et les Simbirskitinae serait assurée par le genre *Ringnesiceras* (Kemper & Jeletzky, 1979), car ce taxon d'âge valanginien supérieurterminal dérivant des *Polyptychites* canadiens conduirait aux *Simbirskites* s. str. par l'intermédiaire d'une forme russe *Olcostephanus* s. l. *neritzensis* Bogoslowsky, 1902 (discussion *in* Kemper & Jeletzky 1979, p. 5-6 et Jeletzky & Kemper,1988, p. 199-200). Enfin, selon Jeletzky, la famille des Olcostephanidae doit être maintenue au sens de Wright (1957).

La situation d'isolement géographique des domaines boréaux et téthysiens qui caractérise le

Berriasien, me semble un obstacle majeur à une filiation des Polyptychitinae à partir des Spiticeratinae. A ma connaissance aucun affleurement n'a, à ce jour, livré simultanément des Polyptychytinae "primitifs" et des Spiticeratinae. Les premiers Polyptychitinae connus (genres: *Bodylevskites* Klimova, 1978; *Peregrinoceras* Sazonova, 1971 *sensu* Casey, 1973, *Propolyptychites* Kemper, 1964 et *Paratollia* Casey, 1973) sont des éléments accessoires de la faune des "Platylenticeras Schichten" d'âge valanginien basal.

Les rares individus des genres *Platylenticeras* et *Paratollia*, trouvés dans le Bassin vocontien (Thieuloy 1977 et Bulot, données inédites) permettent de corréler, avec une certaine approximation, les faunes du Valanginien basal de l'Allemagne du Nord avec les zones à Otopeta et à Pertransiens (partie inférieure) du Sud-Est de la France.

Or, les Spiticeratinae sont déjà très appauvris à la fin du Berriasien (sous-zone à Callisto; voir Le Hégarat, 1971, p. 232 et Company & Tavera, 1982, p. 655-656) et la dernière forme connue, *Spiticeras gratianopolitense*, est un élément toujours rare de la zone à Pertransiens. Il me semble difficile d'envisager dans de telles conditions, tant biologiques, que paléogéographiques, une filiation entre les Spiticeratinae et les Polyptychitinae. Ces derniers, et leurs descendants les Simbirskitinae semblent donc être à rapprocher des Craspeditidae.

B. LA CONCEPTION DE WRIGHT

C'est en 1980, lors du premier Colloque international sur les céphalopodes que Wright revient sur sa classification de 1957 et écarte les Polyptychinae et les Simbirskitinae des Olcostephanidae pour les inclure dans les Craspeditidae. Cette nouvelle classification, publiée en 1981, est celle qui sera utilisée dans la prochaine édition du volume Ammonoidea du Treatise of Invertebrate Paleontology.

L'opinion de Wright repose sur trois principes fondamentaux (1981, p. 166) qui expliquent les divergences entre son interprétation de la famille des Olcostephanidae et celle de Jeletzky :

- l'ontogenèse de la ligne de suture est très importante en terme de classification, même si elle n'est pas toujours déterminante;

- tous les caractères morphologiques doivent être pris en considération;

- pour des raisons adaptatives, n'importe quel caractère peut être réversible au cours de l'évolution.

Concernant les Polyptychitinae et les Simbirskitinae, il considère que: "There now seem to be many transitions in ornement between Craspeditidae and Polyptychitinae, formerly in Olcostephanidae, and thence Simbirskitinae. Slight differences in the number of auxiliary elements of the suture can hardly outweight the many other resemblances, and even subfamily distinctions are doubtful".

Dans une communication personnelle (Octobre 1988), C.W. Wright m'a présenté les grandes lignes de ses conceptions, dont voici un résumé:

- les Polyptychitinae sont très proches des Craspeditidae par la plupart de leurs caractères morphologiques; en particulier l'absence d'apophyses chez les microconches et surtout l'ornementation polyschizotome qui présente toutes les variations de bidichotome à virgatiforme. Par contre, chez les Olcostephaninae et les Spiticeratinae, les microconches portent le plus souvent des apophyses jugales et les côtes ne se divisent que très rarement plus d'une fois. De plus, de nombreux exemples de réversibilité dans l'évolution de la ligne de suture sont connus chez les Perisphinctaceae.

La conception de Wright reprend certaines des idées développées par Casey (1973) qui considérait comme possible que deux "évolutions" parallèles et simultanées aient conduit à une morphologie olcostéphanide, chez les formes téthysiennes d'une part (*Olcostephanus*, *Spiticeras*...) et boréales d'autre part (*Polyptychites*, *Dichotomites*...). Cet auteur précise que des exemples similaires de "convergence" existent entre les *Dorsoplanitinae* boréaux et les Berriasellidae téthysiens à la même époque.

A la différence de Jeletzky, Wright fait reposer son argumentation sur une approche globale des sous-familles (observation de l'ensemble des caractères morphologiques, répartition paléobiogéographique, répartition stratigraphique, évolution ...); ce qui rend sa conception de la sous-famille des Olcostephaninae beaucoup plus convaincante. J'adopterai donc dans ce travail la classification de Wright.

C. LE PROBLEME DES PLATYLENTICERATINAE

La sous-famille des Platylenticeratinae Casey, 1973 (genres: *Platylenticeras*, *Tolypeceras* et *Pseudogarniera*) a été créé pour de curieuses formes oxycônes à lignes de suture simplifiées qui avaient été placées par Arkell (1957) et Sazonova (1971) au sein des *Garniericeratinae*. Casey, prenant en considération la durée de temps qui sépare la disparition des dernières *Garniericeras* (Volgien) de l'apparition des premiers *Tolypeceras* et *Pseudogarniera* (Valanginien inférieur d'après Kemper, 1961), mais aussi l'absence totale de formes présentant une morphologie similaire au cours du Berriasien (Ryazanien), a cherché ailleurs l'origine des Platylenticeratinae.

C'est cette opinion qui sera discutée par Kemper (1975) et Thieuloy (1977). Ces deux auteurs souscrivent à l'argument stratigraphique qui exclut les formes valanginiennes des Garniericeratinae. Cependant, ils considèrent sur la base de l'ornementation des tours internes de *Tolypeceras* gr. *marcousianum* (faisceaux de côtes partant de forts tubercules ombilicaux; voir Kemper, 1961; pl. 7, fig. 3), que les Platylenticeratinae sont des Olcostephanidae qui dérivent des Spiticeratinae.

Actuellement cette sous-famille est considérée comme un groupe incertae sedis, probablement polyphylétique, dont certains représentants (*Tolypeceras*) présentent de fortes affinités avec les Spiticeratinae ou les Polyptychitinae (Kemper & al., 1981), tandis que la ligne de suture rappelle fortement les Craspeditidae (Wright, 1981; Company, 1987).

L'étude de ce problème sortirait largement du cadre de ce travail, d'autant plus que la plupart des représentants de la sous-famille sont issus du domaine boréal (Allemagne du nord et plate-forme russe). En attendant une meilleure connaissance de ces formes oxycônes, je suivrai l'opinion de Wright (1981) qui considère les Platylenticeratinae comme un rameau issu des Tolliinae.

1.5. CONCLUSIONS

Il apparait clairement à l'issu de ce chapitre que le contenu de la famille des Olcostephanidae

est encore très loin de faire l'unanimité. La distinction des différentes catégories supragénériques repose trop souvent sur un nombre trop limité de caractères. Seule une étude d'ensemble, replaçant les données morphologiques, paléobiogéographiques, stratigraphiques et évolutives des groupes actuellement reconnus dans leur cadre géodynamique global, permettrait d'aboutir à une classification satisfaisante. Ce type d'analyse ne peut s'effectuer que par une collaboration active entre des spécialistes des différentes régions géographiques concernées.

Dans ce mémoire, la famille des Olcostephanidae sera prise au sens de Wright (1981), c'est à dire réduite aux seuls Spiticeratinae et Olcostephaninae, qui me semblent former une lignée naturelle dont la tendance évolutive principale est la perte progressive de la morphologie périsphinctoïde au profit d'une morphologie sphérocône. La diagnose de la sousfamille des Olcostephaninae donnée ci-dessous conserve les grandes lignes données par Wright (1957). Le contenu générique sera défini dans le prochain chapitre.

Famille des Olcostephanidae Haug, 1910

Sous-famille des Olcostephaninae Haug, 1910

Diagnose émendée : Ammonites moyennement involutes, comprimées à globuleuses, à tendance nettement sphérocône ou cadicône. Côtes primaires naissant sur le mur ombilical et se divisant à partir de tubercules ou de bullae ombilicaux en faisceaux de côtes secondaires, fines à grossières, le plus souvent radiales à proverses, côtes intercalaires fréquentes. Chez quelques représentants, les côtes secondaires peuvent se diviser de nouveau. Constrictions fréquentes sur les tours internes. La région ventrale peut présenter un sillon marqué ou des tubercules; de même, 1 ou 2 rangées de tubercules peuvent se superposer à la costulation sur les flancs. Dimorphisme le plus souvent très net: le péristome des macroconches montre un profond sillon bordé par une lèvre proéminente et prolongé par un court rostre sur la région ventrale; les microconches portent de longues apophyses jugales. Le plus souvent, chez les genres micromorphes (*Baronnites, Saynoceras, Valanginites, Parastieria* et *Capeloites*) le dimorphisme n'a pas pu être mis en évidence; cependant, il s'exprime parfois de manière classique.

La ligne de suture est type périsphinctide (E L U2 U3 U4 U1v U1d I), plus ou moins découpée selon les genres.

Valanginien basal (zone à Otopeta) à Hauterivien inférieur (base de la zone à Nodosoplicatum).

2. TAXINOMIE DES OLCOSTEPHANINAE

2.1. GENRES ET SOUS-GENRES CHEZ LES OLCOSTEPHANINAE

2.1.1. HISTORIQUE

L'historique de la sous-famille nous a permis de recenser 16 genres et sous-genres d'Olcostephaninae. Après avoir présenté séparement les conceptions originelles des auteurs et procédé à un résumé des discussions subséquentes, je proposerai ce que je considère comme étant la classification la mieux adaptée à l'état des connaissances actuelles.

A. 1875-1908 : L'évolution du contenu du genre Olcostephanus au travers des grandes monographies.

Créé en 1875 par Neumayr, le genre *Olcostephanus* rassemble dans sa conception originelle un ensemble d'espèces de position stratigraphique très diverse (Portlandien à Campanien) mais plus ou moins proches morphologiquement, avec pour dénominateur commun l'aspect fasciculé de la costulation secondaire qui nait de tubercules de bullae ombilicaux.

L'auteur allemand désigne clairement l' **Ammonites astierianus** d'Orbigny, 1841 pour générotype. Mais dès cette époque, il signale l'existence d'un ensemble de formes, particulièrement abondantes dans la province boréale, qu'il regroupe autour de l' Ammonites bidichotomus Leymerie, 1842 et qu'il considère comme un rameau évolutif distinct mais parallèle à celui des Olcostephanus du groupe astierianus.

Uhlig (1883) sort du genre *Olcostephanus* un petit nombre d'espèces barrémiennes pour former son nouveau genre *Holcodiscus* (espèce type: *Ammonites caillaudanus* d'Orbigny, 1850). Ce taxon sera utilisé comme un sous-genre d'*Olcostephanus* (Pavlow & Lamplugh, 1892); il est maintenant classé dans la famille des Holcodiscidae.

A l'opposé des auteurs précedents, Zittel (1887) inclus dans *Olcostephanus* plus de soixante espèces jurassiques et considère ce taxon comme un sous-genre de *Stephanoceras*; ses conceptions ne seront pas retenues. Les contributions successives de Neumayr & Uhlig (1881), Weerth (1884), M. Pavlow (1886), Michalski (1890), ..., consistent uniquement en l'adjonction de nouvelles espèces. En 1889, Sayn émende le genre *Olcostephanus* en *Holcostephanus* et ce, sans qu'une justification n'apparaisse dans le texte de l'article. Cette nouvelle orthographe sera adoptée par de nombreux auteurs jusqu' au milieu du XX° siècle. L'émendation de Sayn trouve son origine dans la restitution d'une orthographe plus conforme à l'éthymologie grecque (Holco = sillon). L'invalidité de cette émendation est soulignée par Wright (1957).

Pavlow & Lamplugh (1892) proposent plusieurs nouveaux taxons pour subdiviser le genre *Olcostephanus*. Il s'agit de:

- Virgatites (gr. de l'Ammonites virgatus von. Buch, 1832),
- Craspedites (gr. de l'Ammonites subditus Trautschold, 1876),
- Polyptychites (gr. de l'Ammonites polyptychus Keyserling, 1846),
- Simbirskites (gr. de l'Ammonites decheni Roemer, 1840).

Actuellement, ces taxons ne font plus partie de la famille des Olcostephanidae. Ils ont été

respectivement inclus dans les Virgatitidae Spath, 1923 et les Craspeditidae Spath, 1924. A côté de ces sous-genres, il crée le nouveau taxon **Astieria** pour "... toutes les formes rapprochées d'**Olcost. astieri**, et liées avec lui par des types intermédiaires...". Il s'agit de la première approche "moderne" qui restreint donc le sous genre Astieria à 11 espèces caractérisées par une morphologie cohérente, une phylogénie et une extension verticale restreinte (Berriasien-Hauterivien).

Simionescu (1900) établit la liste des espèces du genre *Olcostephanus* sans tenir compte des conceptions de Pavlow. Quelques années plus tard, von Koenen (1902,1909) élève au rang de genre l'ensemble des sous-genres définis précédement par Pavlow & Lamplugh. Parallèlement, Uhlig (1903) étudiant les riches faunes des Spiti Shales (Inde) propose un nouveau sous-genre *Spiticeras* dans lequel il regroupe les formes affines à *Olcostephanus spitiensis* (Blandford, 1863). Cette création le conduit à émender la diagnose du sous-genre *Astieria* (Uhlig & Suess *in* Uhlig,1903), qu'il restreint aux seules espèces valanginiennes et hauteriviennes directement liées à *Olcostephanus astierianus*.

Les travaux de Kilian (1908 &1909) et de Djanélidzé (1922) définissent les *Spiticeras* par rapport aux *Olcostephanus. Spiticeras* est alors élevé au rang de genre et les deux taxons sont généralement admis au sens de Uhlig, mais avec de légères variations selon les auteurs en ce qui concerne des points de détail de la diagnose et le rang taxinomique employé. Les divergences observées ont conduit à l'individualisation de deux sous-familles différentes (Spiticeratinae et Olcostephaninae) (voir § 1.2. et 1.3.).

A la suite de Lemoine (1907), Kitchin (1908) montre que le taxon Astieria ne se justifie pas car il partage son espèce type avec Olcostephanus (= Holcostephanus). Par déduction et en accord avec les règles de la nomenclature zoologique, Astieria doit être considéré comme un synonyme objectif d'Olcostephanus (= Holcostephanus).

Curieusement, la plupart des ammonitologues du XX° siècle ne tiendront pas compte de cette remarque, pourtant tout à fait justifiée de Kitchin, et l'utilisation d'*Astiera* sera perpétuée jusqu'au milieu de ce siècle par de nombreux auteurs (Baumberger (1903-1910), Wegner (1909), Rodighiero (1919), Böse (1923), Roch (1930), Roman (1933), Riedel (1938), Tzankov (1942)). Néanmoins, quel que soit le taxon nominal employé, la conception retenue par les auteurs correspond globalement aux émendations successives de Uhlig et de Kitchin.

Parallèlement, Pervinquière dans sa monographie sur les ammonites du Crétacé de Tunisie est amené à définir le genre **Saynoceras**, proposé sans diagnose par Munier-Chalmas (1893) pour l'**Ammonites verrucosus** d'Orbigny, 1841. Sur la base de la ligne de suture et des stades ontogéniques juvéniles, cet auteur rapproche Saynoceras des Olcostephanus et des Holcodiscus. Il place donc ce taxon au voisinâge des Olcostephani (sensu Pavlow & Lamplugh, 1892) contrairement à Zittel (1887) et Baumberger (1905) qui le considèrent comme un Cosmoceras.

Kilian (1910) propose le nouveau taxon **Valanginites** en association avec un *nomen nudum* : Valanginites rebouli Sayn *in litt.* . Cependant, cet auteur désigne clairement le générotype quelques pâges plus loin dans une note infrapaginale: "Gruppe des **Hol. nucleus** ROEM. = s.g. **Valanginites** G. SAYN". Il est à noter que Koenen (1902) avait attribué avec doute l'Ammonites nucleus Roemer (*non* Phillips) au genre *Polyptychites*.

B. 1923-1939 : Les contributions de Spath.

Spath (1923a) crée le genre Subastieria pour Olcostephanus (Astieria) sulcosus

Pavlow, 1892. En 1924, reprenant l'étude des ammonites des Speeton Clay (Yorkshire), il précise la diagnose de *Subastieria*, qui comprend alors toutes les formes de petite taille caractèrisées par l'aspect coronatiforme de la section des tours et leurs nombreuses constrictions.

En 1923, dans une courte note concernant la stratigraphie du Gault, l'auteur anglais exclut l'espèce *A. peltoceroides* du genre *Acantoceras* (= *Acanthoceras*), où elle avait été placée avec doute par Pavlow en 1892 et crée pour ce taxon le nouveau genre *Parastieria*.

Enfin en 1924, il ajoute un nouveau taxon aux Olcostephaninae: **Rogersites** (générotype: **Holcostephanus modderensis** Kitchin, 1908). Ce nouveau taxon réunit les formes sphérocônes de grande taille proches du groupe de *Rogersites atherstoni* (Sharpe) d'Afrique du Sud. Reprenant l'étude des *Olcostephanus* dans une monographie sur les Belemnite Beds du Salt Range (Pakistan), Spath (1939) précise la diagnose de *Rogersites* avant d'inclure dans ce genre l'ensemble des espèces caractèrisées par une costulation grossière et un rebord ombilical proéminent. Il souligne cependant l'existence d'une forme de passâge avec le genre *Olcostephanus* [*Olcostephanus schenki* (Oppel, 1863)].

C. 1937 - 1938 : Les faunes "endémiques" de l'Amérique latine

Dans une publication fort peu connue, Lisson (1937) crée pour une curieuse espèce péruvienne le nouveau genre monospécifique: *Capeloites* (espèce-type : *Capeloites larozai* Lisson, 1937). Ce taxon est caractèrisé par la différence d'ornementation entre les tours internes et la loge d'habitation. Cette dernière porte des côtes réunies en boucles tandis que les tours internes présentent une costulation fasciculée à partir de bullae ombilicaux. Lisson rapprochait son genre des Crioceratinae sans argumenter son opinion.

En étudiant un important matériel d'Olcostephaninae de la Formation Taraises (N.W. du Mexique), Imlay (1938) est amené à proposer trois nouveaux genres:

- Mexicanoceras (espèce-type: Mexicanoceras kanei Imlay, 1938) créé pour des formes de petite taille qui diffèrent des Olcostephanus typiques par la présence d'un sillon ventral sur les tours externes, une forme plus globuleuse et une section plus large;
- Madería (espèce-type: Maderia coronata Imlay, 1938) pour des formes similaires à Subastieria mais qui présentent un effacement de la costulation sur la région ventrale des tours externes;
- Ceratotuberculus (espèce-type: Ceratotuberculus casitensis Imlay, 1938) pour des formes montrant une tuberculation ventro-latérale développée à partir des côtes secondaires.

Imlay (1938, 1944) souligne le caractère endémique de ces taxons qui, à cette époque, semblaient être limités au N.W. du Mexique.

D. 1962-1987 : De nouvelles créations taxinomiques induites par les recherches biostratigraphiques.

C'est Nikolov (1962, 1963 et 1965) qui inaugure cette nouvelle période. L'auteur bulgare crée en 1962, un genre **Dobrodgeites** pour des individus sphérocônes proches de Valanginites mais qui en diffèrent par des tubercules ombilicaux très marqués et une rangée

de tubercules ventraux. Le nom *Dobrodgeites* ayant déjà été utilisé pour un genre triasique (Kittl, 1902), il sera remplacé en 1963 par *Dobrodgeiceras* (espèce-type : *Dobrodgeites ventrotuberculatus* Nikolov, 1962).

A la même époque en France, Thieuloy poursuit des recherches qui le conduiront à créer deux nouveaux sous-genres d'Olcostephanus :

- en 1964, Jeannoticeras (espèce-type: Ammonites jeannoti D'Orbigny, 1840) pour les formes dont la costulation se compose de côtes primaires courtes à peine renflées en bullae ombilicales donnant naissance à deux côtes secondaires avec présence fréquente de côtes intercalaires,
- en 1977, Lemurostephanus (espèce-type: Holcostephanus madagascariensis Lemoine, 1907) pour des formes à ombilic large (O/D moyen = 0,40 à 0,45), côtes primaires renflées en tubercules pointus et faisceaux de 2-4 côtes secondaires et constrictions obliques, profondes et larges précédées par une côte aigue et saillante.

Cantu Chapa (1966) reprend l'étude du matériel mexicain étudié par Böse (1923) et Imlay (1937, 1938 et 1940) sur la base de nouvelles observations stratigraphiques. Il est amené à proposer le nouveau genre **Taraisites** [générotype: **Astieria** aff. **baini** (Sharpe) in Böse, 1923 = **Taraisites bosei** Cantu Chapa, 1966] dont il donne la diagnose suivante: formes semi-involutes, à tubercules ombilicaux, faible nombre de côtes et mur ombilical convexe. La section est ovale, plus haute que large. Des tubercules ombilicaux pointus partent 2 à 3 côtes proverses qui se renforcent sur la région ventrale. Chez certains exemplaires il est possible d'observer un enroulement de type scaphitoïde.

Dans la même publication, l'auteur mexicain crée le genre **Satoites** (générotype: **Olcostephanus** nov. sp. in Sato, 1958 = **Satoites oshimense** Cantu Chapa, 1966) qu'il considère comme un ancêtre d'âge berriasien de *Mexicanoceras*.

L'auteur colombien Etayo Serna (1985) individualise un nouveau taxon générique *Santafecinites* (générotype: *Ammonites santafecinus* d'Orbigny, 1842) pour une forme globuleuse proche de *Valanginites* mais s'en distinguant par la présence d'un sillon ventral.

2.1.2. REMARQUES

L'analyse des diagnoses permet de dresser la liste des caractères retenus par les anciens auteurs pour individualiser les coupures d'ordre générique ou sous-générique.

Nous retiendrons parmi les plus importants:

l'aspect de la section la densité et la force de la costulation la présence de tubercules et leur position le diamètre de l'ombilic la présence d'un sillon ventral la présence de constrictions

Il apparait clairement que la notion de genre chez les Olcostephaninae est essentiellement morphologique. Cet état de fait a été abordé récemment par Bulot, Company & Thieuloy (1990) lors de la révision du genre *Saynoceras*. L'analyse taxinomique de ce genre sur la base de la répartition stratigraphique et des séquences ontogénétiques de ses représentants, a permis de mettre en évidence son caractère polyphylétique, ce qui a conduit les auteurs à individualiser un nouveau taxon: **Baronnites** (espèce-type: **Saynoceras hirsutum** Fallot & Termier, 1923). Dans les paragraphes suivants nous allons appliquer cette conception phylétique du genre à l'ensemble des Olcostephaninae.

2.2. LE GENRE ET LE SOUS-GENRE EN PALEONTOLOGIE

C'est principalement au cours d'une séance spécialisée de la Société Géologique de France et de l'Association Paléontologique Française à Dijon en Mai 1983 (Bull. Soc. géol. Fr., 1984, 24/4) qu'ont été synthétisés les derniers développements concernant la notion de genre et de sous-genre en Paléontologie. Il me semble nécessaire de faire un bref rappel de ces notions avant de réviser dans le détail les genres d'Olcostephaninae.

2.2.1. LA NOTION DE GENRE

La plupart des paléontologues acceptent actuellement la définition biologique du genre donnée par Mayr et Simpson : "Les genres sont des lignées évolutives, des ensembles temporospatiaux naturels d'espèces en relations phylogénétiques étroites les unes avec les autres. Chaque genre correspond donc à un clade, un ensemble d'espèces provenant d'une même souche. Ils sont séparés par des discontinuités, des hiatus morphologiques" (Mayr traduction Gabilly, 1976).

Cependant, la nature même du matériel fossile restreint considérablement les possibilités d'application de ce concept à la paléontologie. Tintant (1984) et Contini & al . (1984) ont discuté dans le détail les notions de genre morphologique (morphogenre, écogenre, cladogenre, ...) et de genre phylogénétique. Il ressort de cette analyse que la classification phylogénétique est un idéal vers lequel il faut tendre, mais que la phase de regroupement morphologique des espèces, bien qu'elle puisse conduire à des classements artificiels, est parfois indispensable compte-tenu de la disparité de nos connaissances sur le monde fossile. Quel que soit le concept retenu par un auteur, il est souhaitable que les limites du genre expriment des discontinuités nettes et aisément identifiables. C'est à la mise en évidence de ces discontinuités que je m'attacherai lors de l'étude des Olcostephaninae.

2.2.2. LE SOUS-GENRE ET SES LIMITES

Le sous-genre est une catégorie subordonnée au genre mais non obligatoire dans la nomenclature zoologique; de cette définition découlent des problèmes pour son utilisation et ses limites. Actuellement, le sous-genre est, le plus souvent, utilisé pour regrouper les espèces d'une lignée anagénétique (Tintant, 1963) ou pour séparer les grades évolutifs qui présentent entre eux des discontinuités morphologiques (Cariou, 1984), il est alors utilisé avec une signification phylogénétique. Parallèlement, les taxons du groupe sous-genre ont souvent été employés pour résoudre les problèmes de taxinomie liés au polymorphisme (dimorphisme microconche-macroconche et polymorphisme intraspécifique).

A. Le dimorphisme microconche-macroconche.

L'éventualité d'un dimorphisme chez les ammonites a été envisagé dès la première moitié du XIX° siècle, mais elle était initialement trop mal argumentée et fut donc assez vite abandonnée. Au début des années soixante, certains ammonitologues proposèrent de nouveau cette hypothèse à partir de faits indiscutables (Makowski, 1962; Callomon, 1963; Tintant, 1963; Westermann, 1964). Ces auteurs mettent en évidence la coexistence dans les mêmes niveaux

fossilifères, de formes de petite taille (microconches) et de grande taille (macroconches) dont les tours internes sont similaires et les répartitions géographique et stratigraphique sont identiques. Si l'existence de ce dimorphisme est généralement admis par l'ensemble des ammonitologues actuels, l'interprétation de ce phénomène varie d'un auteur à l'autre. Il est possible de regrouper ces divergences en deux tendances principales:

Makowski (1962) considère ce dimorphisme comme étant exclusivement d'origine sexuelle. Une telle opinion implique naturellement un bouleversement de la systématique et de la phylogénie des ammonites. Elle conduit à appliquer rigoureusement les règles de la nomenclature zoologique en regroupant microcoques et macroconches au sein de la même espèce et donc du même genre. Cette opinion "biologique" a été suivie par de nombreux auteurs (Westermann, 1964; Cobban, 1969; Thierry, 1978; Dommergues, 1987, Marchand 1988 ...).

En revanche Callomon (1963) ne considère pas le dimorphisme sexuel comme fondamental. Il interprète les deux dimorphes comme des lignées évolutives parallèles qu'il range dans deux sous-genres différents au sein d'un même genre. Cette position a été adoptée par Tintant (1963), Contini (1970), Atrops (1982)...

A chaque fois que la correspondance microconche-macroconche peut-être clairement établie au niveau spécifique, la solution "biologique" doit à mon avis être adoptée, même si la preuve absolue du dimorphisme sexuel ne peut être donnée.

B. Le polymorphisme intraspécifique non sexuel.

L'étude de populations abondantes et bien repérées stratigraphiquement a permis de mettre en évidence, au sein de plusieurs groupes d'ammonites du Jurassique, une importante variabilité tant au niveau de l'ornementation que de la forme de la coquille. Parmi les nombreux cas étudiés, je retiendrai deux exemples désormais classiques qui serviront de base à l'étude de phénomènes similaires chez les Olcostephaninae.

Au Callovien moyen, le genre *Kosmoceras* a été subdivisé en deux sous-genres : *Zugokosmoceras* qui est caractérisé par une rangée de tubercules latéraux et *Kosmoceras* qui possède deux rangées de tubercules. Ces deux sous-genres montrent une évolution rigoureusement parallèle et une répartition géographique identique; de plus, ils partâgent le même microconche (sous-genre *Gulielmiceras*) (Tintant, 1963). Depuis, Tintant (1977) a signalé un individu *Kosmoceras* par sa face gauche et *Zugokosmoceras* par sa face droite. Cette découverte tend à prouver que ces deux sous-genres, uniquement distingués par le nombre de rangées de tubercules, ne sont que deux morphes d'une seule et même espèce.

Au Callovien inférieur, J. Thierry a mis en évidence un phénomène similaire au sein des Macrocephalítidae (Fig. 1 *in* Contini & al., 1984). Trois dominantes morphologiques apparaissent chez les morphes microconches; elles correspondent dans la classification des anciens auteurs à trois espèces différentes classées dans trois sous-genres différentes: *Dolikephalites, Kamptokephalites* et *Pleurocephalites*. Ces trois taxons sont différenciés à partir de la forme de la section (étroite, ronde ou renflée), de la taille de l'ombilic et de la force de la costulation. Tout comme dans le cas des Kosmoceratidae, les répartitions stratigraphique et géographique des trois taxons sont identiques. Or, en pratique, il est très difficile de ranger certains individus dans un des trois sous-genres, du fait que tous les intermédiaires existent. La structure des populations montre une continuité morphologique depuis les formes les plus minces jusqu'aux formes les plus épaisses, bien que la répartition statistique de la variable "épaisseur" soit trimodale. La tendance actuelle est à considérer les trois taxons comme trois morphes d'une même espèce et donc d'un même

genre. Des exemples similaires ont été discutés en détail par Marchand (1977) chez les Cardioceratidae de l'Oxfordien et par Reeside & Cobban (1960) chez les *Neogastroplites* de l'Albien.

2.3. APPLICATION AUX OLCOSTEPHANINAE

Rares sont les travaux sur les Olcostephaninae qui font appel à une vision "moderne" des notions de genre et de sous-genre. Il faut toutefois signaler les publications de Riccardi & al. (1971) et Cooper (1981) qui ont mis en évidence le dimorphisme sexuel chez le genre Olcostephanus.

Ces auteurs reconnaissent, chez les populations d'Olcostephanus d'Argentine (O. atherstoni) et d'Afrique du Sud (O. atherstoni, O. rogersi et O. baini), deux formes différentes: des individus de taille petite à moyenne, relativement évolutes, à costulation forte et espacée, dont le péristome est orné d'apophyses jugales (microconches) et des individus de grande taille, à costulation fine et dense tendant à s'effacer sur la chambre d'habitation, dont le péristome est simple (macroconches). Ces deux formes sont toujours associées dans les gisements et leurs tours internes sont identiques jusqu'au diamètre de 20 mm. Company (1987) dans sa thèse consacrée au Valanginien du Sud-Est de l'Espagne a reconnu le dimorphisme chez la plupart des espèces d'Olcostephanus étudiées ainsi que chez un représentant du genre Saynoceras : S. contestanum.

Le problème du polymorphisme intraspécifique a été abordé succintement dans de courtes notes (Thieuloy et Gazay, 1967; Riccardi et Westermann, 1970; Kemper & al., 1981) concernant les genres Valanginites et Dobrodgeiceras.

Les paragraphes qui suivent sont donc consacrés à une approche phylogénétique des genres et sous-genres d'Olçostephaninae à la lumière du dimorphisme et du polymorphisme intraspécifique.

2.3.1 Les synonymes d'Olcostephanus

A. Rogersites Spath, 1924.

Comme nous l'avons vu plus haut, *Rogersites* fut proposé par Spath sans diagnose formelle. C'est en 1939, que l'auteur anglais précise le contenu et les limites de son genre sur la base d'un important matériel provenant des Belemnite Beds du Salt Range (Pakistan). *O. modderensis, O. baini* et *O. kitchini* sont considérés comme des *Rogersites* typiques caractérisés par: l'aspect globuleux et cadicône de la coquille, la costulation grossière et le mur ombilical vertical jusqu'aux plus grands diamètres. Wright (1957) retient *Rogersites* comme un sous-genre d'*Olcostephanus* avec la diagnose suivante: "Ammonites larges et globuleuses; sur les tours externes, les côtes sont plus épaisses et moins denses que chez *Olcostephanus*, tandis que le bord ombilical est plus anguleux".

La contribution majeure à l'étude de ce taxon est celle de Riccardi & al. (1971). Sur la base d'un matériel argentin appartenant au groupe de *O. atherstoni-schenki*, ces auteurs soulignent les incohérences et les imprécisions qui entachent la définition de *Rogersites*.

- Spath (1939) admet des espèces intermédiaires entre Olcostephanus et Rogersites telles que O. (R.) schenki et O. (R.) atherstoni.
- Au fil des pâges du mémoire sur les Belemnites beds, *Rogersites* est utilisé soit comme un genre, soit comme un sous-genre.
- Une espèce à costulation fine, O. (R.) nov. sp. indet. est rapportée au (sous-) genre alors que la costulation grossière semble être considérée comme le caractère (sous-) générique principal.

- Un examen plus attentif des *Olcostephanus* du Salt Range montre que la variation intraspécifique admise par Spath pour *O. salinarius* (nombre de côtes secondaires compris entre 42 et 62 par demi-tour) remet en question la valeur discriminante de la densité costale.
- L'aspect globuleux de la coquille est parfois totalement indépendant de la vigueur de la costulation comme en témoignent *O. sublaevis* ou *O. globosus*, formes à costulation fine et dense.

La mise en évidence d'un dimorphisme (microconches grossièrement costulés et macroconches finement costulés), au sein du matériel argentin, vient s'ajouter à l'ensemble de ces remarques qui conduisent à considérer *Rogersites* comme un synonyme subjectif plus récent d'*Olcostephanus*. Je souscris totalement à cette opinion déjà adoptée et étayée par Cooper (1981) sur la base du dimorphisme sexuel.

B. Taraisites Cantu Chapa, 1966

Le genre *Taraisites* a été individualisé sur la base de la faible densité de sa costulation (2-3 côtes secondaires par tubercules). Cooper (1981) a révisé *O. baini* (considéré comme un *Taraisites* par Cantu Chapa) et *O. atherstoni* sur la base d'un nouveau matériel topotypique d'Afrique du Sud. Il a montré que chez ces deux espèces, le microconche présentait des faisceaux de seulement 2-3 côtes secondaires par tubercule. De plus, les espèces *Taraisites carillense* Cantu Chapa, 1966 et *Taraisites neoleonense* Cantu Chapa, 1966 ont été individualisées à partir des paratypes de *Rogersites paucicostatus* Imlay, 1937 et *Rogersites prorsiradiatus* Imlay, 1937, sans prendre en considération la possibilité d'un dimorphisme, pas plus que la variation morphologique au cours de l'ontogenèse. *Taraisites* est donc un genre composé d'espèces typologiques correspondant aux microconches ou aux tours internes d'espèces d'*Olcostephanus* dont les holotypes sont de grande taille. J'adhère sans aucune hésitation à l'opinion de Riccardi & al. (1971) et de Cooper (1981) qui considérent *Taraisites* comme un synonyme subjectif plus récent d'*Olcostephanus*.

C. Subastieria Spath, 1923

La validité de ce genre a été mise en doute par de nombreux auteurs. Dans le Treatise, Wright (1957) conserve *Subastieria* en tant que genre mais souligne la ressemblance avec les tours internes de *Rogersites* (= *Olcostephanus* p.p.).

Kemper & al. (1981) dans le cadre de leur révision des faunes à affinités téthysiennes du Nord-Ouest de l'Europe, suggèrent que l'acquisition du port coronatiforme peut être un caractère itératif qui affecte différentes lignées d'*Olcostephanus*. Company (1987) souligne le fait que l'ensemble des espèces rapportées à *Subastieria* sont basées sur des nucléi qui peuvent correspondre aux stades juvéniles d'autres espèces d'*Olcostephanus*.

C'est à partir de cet ensemble de remarques que je me suis livré à l'analyse des représentants du genre *Subastieria* décrits dans la littérature et dont les caractéristiques sont présentées dans la tableau 5.

Cette présentation montre clairement que nous avons à faire à un ensemble de formes de petite taille, le plus souvent entièrement cloisonnées et provenant de niveaux stratigraphiques fort différents. On peut se demander pourquoi des formes telles que *Olcostephanus stephanophorus* (Matheron, 1878) ou *Olcostephanus singularis* (Baumberger, 1908) n'ont pas été rapportées au genre *Subastieria* alors qu'elles en présentent tous les caractères.

Subastieria sulcosa	24 mm	Hauterivien inférieur de Speeton Zone à Regale, banc C9A Holotype détruit Entièrement cloisonné
Subastieria decipiens	40 mm	Hauterivien inférieur de Speeton Holotype perdu Entièrement cloisonné
Subastiería trisulcosa	,	Hauterivien inférieur de Speeton Holotype perdu Nomen Nudum
Subastieria balcanica	30 mm	Valanginien supérieur de Bulgarie (Zone à Trinodosum) Entièrement cloisonné
Subastieria dacquei	30 mm	Hauterivien inférieur de Tanzanie (Zone à Nodosoplicatum) Holotype perdu (?) Individu juvénile
Subastieria nicklesi	19 mm	Valanginien supérieur d'Espagne (Zone à Trinodosum) Entièrement cloisonné

Tableau 5: Analyse comparative des différentes espèces du genre Subastieria

De plus, l'étude des Olcostephaninae du Sud-est de la France permet de mettre en évidence le caractère itératif du port cadicône qui apparait à quatre occasions: *O. stephanophorus* au Valanginien inférieur, *O. nicklesi* et *O. balkanicus* au Valanginien supérieur et *O. singularis* à l'Hauterivien inférieur. Ce caractère ne peut être retenu comme discriminant, et le genre *Subastieria* sera consideré ici comme un synonyme subjectif plus récent d'*Olcostephanus*.

D. Maderia Imlay, 1938

C'est en parfait accord avec Cooper (1981) que je considère *Maderia* comme un synonyme subjectif plus récent d'*Olcostephanus*. En effet, Imlay distingue *Maderia* de *Subastieria* sur la base d'un effacement des côtes sur la région siphonale. Ce caractère s'exprime chez *O. stephanophorus* et peut aboutir à l'effacement total de la costulation ventrale dans le cas de *O. josephinus* (d'Orbigny, 1850). L'examen d'une partie du matériel d'Imlay m'a montré que cette tendance à l'effacement est exagérée par l'usure sur les moules internes pyriteux.

E. Lemurostephanus Thieuloy, 1977

Les espèces réunies dans ce taxon ont été comparées dans la littérature au genre *Simbirskites* (Kilian, 1910, p. 196; Lemoine, 1907; Leanza, 1957). Rawson (1971) puis Thieuloy (1977) montrent le caractère olcostéphanide de ces espèces, ce qui conduira à la création du sous-genre *Lemurostephanus*. Leanza et Wiedmann (1980) sur la base de nouveau spécimens

topotypiques de O. (L.) permolestus confirment les conceptions de Thieuloy et signalent un couple dimorphe probable: O. (L.) mingrammi / O. (L.) araucanus. Cooper (1981) considère Lemurostephanus comme un regroupement morphologique d'espèces qui pourrait être réparties entre les sous-genres O. (Olcostephanus) et O. (Subastieria).

Company (1987) préfère restreindre *Lemurostephanus* aux seules espèces indo-malgaches (groupe de *O. (L.) madagascariensis*) qui lui semblent difficiles à relier phylogénétiquement aux formes décrites en Argentine (Leanza, 1957). En accord avec Company, je pense que la validité et le contenu de ce taxon doivent être abordés espèce par espèce. Il est possible de reconnaitre chez les représentants de *Lemurostephanus* quatre groupes liés à leur répartition géographique:

Province méditerranéenne:	<i>O. (L.) mittreanus</i> (d'Orbigny) v		
	O. (L.) chaignoni (Sayn) v		
	O. (L.) sanctifirmiensis Thieuloy v		
	O. (L.) aff. sanctifirmiensis Thieuloy v		
	O. (L.) detonii (Rodighiero) v		
Province indo-malgache:	O. (L.) madagascariensis (Lemoine) (espèce-type)		
	O. (L.) wynnei (Spath) v		
Province and ine:	O. (L.) araucanus (Leanza)		
	O. (L.) quadripartitus (Leanza)		
	O. (L.) permolestus (Leanza)		
	O. (L.) mingrammi (Leanza)		
Province mexicaine:	O. (L.) latiumbilicata (Imlay)		

Il ressort de cette analyse que l'ensemble des *Lemurostephanus* méditerranéens et indomalgaches du Valanginien supérieur sont des microconches dont les macroconches sont connus (*O. (L.) sanctifirmiensis*) ou suspectés (*O. (L.) mittreanus* et *O. (L.) madagascariensis*). Ils ne s'écartent des *Olcostephanus* s. str. que par un ombilic plus ouvert. Je ne considère pas ce critère comme suffisant pour individualiser une coupure au niveau subgénérique et je rangerai donc l'ensemble de ces espèces au sein du genre *Olcostephanus*. Malheureusement dans la plupart des cas, le faible nombre de spécimens et l'absence de contrôle stratigraphique précis ne permet pas de réunir les nombreuses espèces typologiques décrites.

OLCOSTEPHANUS	"OLCOSTEPHANUS"	OLCOSTEPHANUS ?
O. madagascariensis O. wynnei O. mittreanus O. sanctifirmiensis O. detonii	"O". araucanus "O". quadripartitus "O". permolestus "O". mingrammi "O". latiumbilicata	O. ? chaignoni

Tableau 6 : Nouvelle interprétation générique des espèces typologiques attribuées
(Thieuloy, 1977 et Leanza & Wiedmann, 1980) au sous-genre
Lemurostephanus

Capeloites comme un genre à part entière. Dans une récente communication personnelle (Décembre 1987), cet auteur attirait mon attention sur la similitude de l'ornementation entre *Parastieria* et *Jeannoticeras*, et proposait de considérer ces deux taxons comme deux sous-genres de *Parastieria*.

Les affinités avec *Jeannoticeras* évoquées par Thieuloy (1969) et Cooper font référence à la costulation, composée de fines côtes naissant par paires de bullae péri-ombilicales, sur la partie adorale de la chambre d'habitation. Selon l'ensemble de ces auteurs, il semble donc que *Parastieria*, *Capeloites* et *Jeannoticeras* composent un ensemble taxinomique cohérent. Une approche rigoureuse, de leur répartition stratigraphique et géographique, et des variations de l'ornementation au cours de l'ontogenèse remet en question cette conclusion.

Il est à noter que *Capeloites* est un genre micromorphe dont tous les individus connus montrent un péristome orné d'apophyses jugales, alors que parmi les *Parastieria*, *P.*? *hispanica* présente un dimorphisme microconche-macroconche de type olcostéphanide classique.

B. Répartition stratigraphique et géographique.

La plupart des données utilisées pour cette étude (tableau 7) sont inédites et proviennent de communications orales et écrites de M. Company, J. Doyle, J.P. Thieuloy et P.F. Rawson. Je les remercie une fois de plus ici de m'avoir ouvert si aimablement leurs collections.

Le tableau 7 fait clairement ressortir trois points:

- en Espagne, en Suisse et en France, *Parastieria ? hispanica* est un élément de la Zone à Radiatus (Sayn, 1889; Company, 1987 et données inédites);

- en France et au Pérou, l'apparition de *Jeannoticeras* précède celle de *Capeloites* (Thieuloy, 1967 et données inédites);

- à Speeton, le banc C8A livre, aux cotés de *Jeannoticeras* (banc C8C à C7H), l'espèce *Parastieria* sp. nov. qui est considérée par Kemper & al. (1981) comme proche de *Capeloites perelegans* (Doyle, 1989);

- toujours à Speeton, les "vrais" *Parastieria* représentés par leur espèce-type, *P. peltoceroides* ne se rencontrent que dans les bancs sous-jacents (C9 C et C9 A) aux bancs à *Jeannoticeras* (Rawson, 1971a et Doyle, 1989).

Il apparaît donc au sein des *Parastieria - Capeloites* deux groupes d'espèces distincts: le premier (*P. hispanica* et *P. peltoceroides*) précède plus ou moins l'apparition des *Jeannoticeras* selon les espèces; le second (*C. larozai, C. perelegans* et *P.* sp. nov.) qui leur succède rapidement.

C. Evolution de l'ornementation au cours de l'ontogenèse

Le sous-genre *Jeannoticeras* a été associé au tableau (fig. 7) du fait des affinités morphologiques évoquées plus haut (§ 2.3.2.1). Les observations reposent sur l'observation directe des holotypes et topotypes. Le sous-genre *Jeannoticeras* est pris au sens strict, tel qu'il a été définit par Thieuloy (1964). Les différents taxons rapportés à ce sous-genre par Cooper (1981) seront discutés dans la partie consacrée à *O. (J.) jeannoti*.

Trois points principaux se dégâgent de l'étude comparative de l'évolution ontogénique de

l'ornementation chez O. (Jeannoticeras), Parastieria et Capeloites :

Le stade "à côtes uniques" peut se réaliser selon deux processus différents: côte simple "vraie" ou regroupement des côtes secondaires en boucles donnant un tubercule ventral.

Chez Parastieria, le stade à côtes simples "vraies" fait suite à la réduction progressive, sur les tours internes, du nombre de côtes secondaires par faisceaux (ornementation de type *Olcostephanus*). Cependant certains individus de *P. ? hispanica* à section sub-ogivale, des côtes en boucles peuvent exister.

Chez Capeloites perelegans et Capeloites larozai le stade à côtes en boucles vient "perturber" la costulation qui est de type Jeannoticeras.

Toutes les espèces étudiées montrent un affaiblissement où une perte de la tuberculation à l'issue du stade à "côtes uniques".

ANGLETERRE (SPEETON)	Parastieria peltoceroides	Bancs C9C-A Zone à Regale
	O. (Jeannoticeras) jeannoti	Bancs C8 et C7H Zone à Regale et base zone à Inversum
	Parastieria sp. nov.	Banc C8 Sommet zone à Regale
FRANCE	Parastieria ?hispanica	Zone à Radiatus
	O. (Jeannoticeras) jeannoti	Sommet zone à Loryi et base zone à Nodosoplicatum
	Capeloites perelegans	Base zone à Nodosoplicatum
PEROU	O. (Jeannoticeras) jeannoti Capeloites Iarozai	Les <i>O. (J.) jeannoti</i> font partie d'une faune d' <i>Olcostephanus</i> qui se trouve dans les bancs sous- jacents aux niveaux à <i>Capeloites</i>

Tableau. 7Répartition stratigraphique et géographique de Parastieria ,
Capeloites et Jeannoticeras .

D. Conclusions

Bien que les similitudes de l'ornementation sur la chambre d'habitation incitent à regrouper l'ensemble des formes à "côtes uniques" au sein d'un seul taxon, l'analyse de l'ontogenèse souligne les affinités étroites entre *Jeannoticeras* et *Capeloites*. La répartition stratigraphique et géographique des deux taxons confirme cette relation phylogénétique directe.

Le genre *Parastieria* occupe alors une position particulière au sein des Olcostephaninae. L'endémisme de l'espèce-type (Grande Bretagne) complique l'interprétation de ce taxon, qui présente d'indéniables ressemblances avec *P. ? hispanica*. Cependant la très faible tuberculation des tours internes et l'ornementation de la loge d'habitation rapprochent beaucoup plus *P. peltoceroides* des *Jeannoticeras* que des *Olcostephanus* sensu. stricto.

Le stade à "côtes uniques" qui apparaît à plusieurs occasions différentes dans l'histoire des Olcostephaninae est un caractère itératif qui n'a pas de valeur générique propre. Par contre, je considère que l'absence de tuberculation vraie à tous les stades de la croissance est un caractère hautement significatif du fait qu'il ne s'exprime qu'une seule fois au cours de l'évolution des Olcostephaninae (Hauterivien, zones à Loryi et Nodosoplicatum).

Dans cette optique, *Capeloites* est retenu comme un genre indépendant de *Parastieria* compte tenu de sa position stratigraphique (zone à Nodosoplicatum) et de l'évolution de son ornementation au cours de l'ontogenèse. *O. (Jeannoticeras)* est considéré comme l'ancêtre direct de *Capeloites*, avec qui il partage l'absence de tuberculation péri-ombilicale.

Par contre, j'exprime des réserves quant à l'objectivité phylogénétique du genre Parastieria qui se restreint aux espèces dont l'ornementation montre un stade à côtes simples. En particulier, le plus ancien représentant supposé de ce taxon est *P. ? hispanica* dont l'ancêtre est *O. (O.) nicklesi* Wiedmann & Dieni, 1968 (Cf. § Phylogénie) se rapproche beaucoup des *Olcostephanus* s. str. avec qui il partage un dimorphisme macroconche-microconche de type olcostéphanide classique et une loge d'habitation à tubercules péri-ombilicaux nets.

Par contre *P. peltoceroides* est une forme micromorphe à loge d'habitation de type "Jeannoticeras". Malheureusement, les deux taxons ne partagent pas la même aire de répartition géographique ce qui ne permet d'exclure un lien phylétique entre elles d'autant plus que les Olcostephaninae sont des migrants tethysiens dans la province boréale.

2.3.4. Un cas de polymorphisme intraspécifique non sexuel: Valanginites -Dobrodgeiceras

L'étude détaillée (Thieuloy et Gazay, 1967; Riccardi et Westermann, 1971; Thieuloy, 1977; Kemper & al., 1981 et Company, 1987) de nombreux échantillons de *Valanginites* et de *Dobrodgeiceras* a progressivement conduit à une remise en cause de la valeur des critères de séparation des deux genres (tuberculation siphonale et force des côtes primaires).

Le genre Dobrodgeiceras a été initialement créé pour des formes, proches de Valanginites, caractérisées par la présence de tubercules sur la région siphonale et par une forte costulation primaire (Nikolov, 1962 & 1963). Thieuloy & Gazay (1967) et Riccardi & Westermann (1971) reconnaissent aux côtés des espèces tuberculées (*D. ventrotuberculatum* Nikolov, 1963 et *D. benavidesi* Nikolov, 1965), l'existence de formes rigoureusement identiques (*V. wilfridi* (Karakasch, 1902) et *V. broggii* (Lisson, 1937a)), mais dépourvues de tubercules siphonaux.

Cette tuberculation ventrale est interprété par Riccardi & Westermann (1971) comme un polymorphisme et le genre *Dobrodgeiceras* est émendé de manière à pouvoir inclure les morphotypes non-tuberculés. Dimitrova (1967), puis Kemper (1971) placent *Dobrodgeiceras* et *Valanginites* en synonymie, ce qui conduira Thieuloy (1977) à
reconsidérer le statut de *Dobrodgeiceras* (qui devient un sous genre de *Valanginites*) sur la base des formes de passâge entre les *V.* gr. *nucleus* et les *D.* gr. *wilfridi*.

Kemper & al. (1981) illustrent, sur la base des morphotypes du Bassin de Basse-Saxe, la variation intraspécifique de la costulation primaire chez les *Valanginites* gr. nucleuswilfridi ; et mettent en synomymie les genres *Dobrodgeiceras* et *Valanginites*. Company (1987) confirme cette conception et met en évidence ce polymorphisme chez les faunes de la zone à Verrucosum des Cordillères bétiques (Espagne).

L'étude du matériel français de la coupe de Terre-Masse (Entrages, Alpes de Haute-Provence) m'a permis de mettre en évidence que le nombre de tubercules siphonaux variait de manière continu entre zéro et cinq au sein de la population étudiée; cette variabilité sera développée dans le paragraphe consacré à *V. nucleus*. Les genres *Dobrodgeiceras* et *Valanginites* seront donc considérés ici comme synonymes.

2.3.5. Saynoceras et Baronnites

L'étude détaillée des espèces du genre *Saynoceras* a fait l'objet d'une publication récente (Bulot & al., 1990); seules les grandes lignes de cet article seront reprises ici.

La première description générique de Saynoceras est celle de Pervinquière (1907), qui range aux côtés du générotype une forme du Cénomanien de Tunisie, S. gazellae. Cette définition a été modifiée par plusieurs auteurs, de manière à inclure dans le genre un ensemble d'espèces crétacées, morphologiquement plus ou moins proches de l'espèce-type. Ainsi, ont été successivement décrites : S. hirsutum Fallot et Termier, 1923 (Valanginien du Sud-Est de la France), S. boulei Collignon, 1931 (Cénomanien de Madagascar), S. americanum Imlay, 1938 (Valanginien du Mexique) et S. mexicanum Imlay, 1940 (Barrémien du Mexique).

Cette situation confuse, où le genre Saynoceras devenait une unité taxinomique totalement artificielle, un genre "fagot" selon l'expression de Tintant (1984), fut amplement simplifiée par Breistroffer (1947) qui, en proposant les nouveaux genres Neosaynoceras et Parasaynoceras, restreignit le genre Saynoceras aux seules espèces valanginiennes; c'est cette conception qui sera adoptée par Kemper & al. (1981). Depuis, deux nouvelles espèces valanginiennes S. contestanum Company, 1985 et S. fuhri Bulot, Company & Thieuloy, 1990 ont été décrites en Espagne et en France.

Alors que Saynoceras fuhri, S. contestanum et S. verrucosum constituent un groupe morphologiquement homogène d'espèces formant une lignée phylogénétique qui se développe autour de la limite Valanginien inférieur - Valanginien supérieur (zones à Campylotoxus et Verrucosum), "S." hirsutum est cantonné dans un horizon stratigraphique plus ancien (partie moyenne du Valanginien inférieur, zone à Pertransiens) et montre des différences morphologiques notables en ce qui concerne la forme de la coquille, les motifs ornementaux et la ligne de suture.

Ces différences sont à l'origine des doutes exprimés par quelques auteurs (Collignon, 1931 ; Company, 1987) quant à l'attribution de l'espèce de Fallot et Termier au genre Saynoceras. L'analyse détaillée du développement ontogénique (Bulot & al., 1990) vient confirmer ce doute et met en évidence trois différences majeures dans les évolutions ontogéniques respectives de Saynoceras s. str. et de "S". hirsutum :

- l'évolution ontogénique des tours internes est identique (stade lisse, puis costulé de

type olcostéphanide). A partir de 8-9 mm, "S". hirsutum montre un effacement progressif des côtes sur la région ventrale qui n'existe à aucun stade de la croissance chez les Saynoceras s. str.;

- chez les *Saynoceras* s. str, les tubercules ventraux ne naissent pas d'un épaississement progressif des côtes comme chez "*S*". hirsutum, car l'apparition de la tuberculation ventrale est un phénomène brusque qui se superpose à la costulation;

- de plus chez l'adulte, la disposition de la tuberculation diffère notablement. Elle est péri-ombilicale et ventrale chez "S". hirsutum, latérale et ventro-latérale chez Saynoceras s. str.

L'ensemble de ces différences a conduit à exclure l'espèce de Fallot & Termier du genre *Saynoceras* et à créer un nouveau taxon: *Baronnites* Bulot, Company & Thieuloy, 1990 dont *"S". hirsutum* devient l'espèce type. Cette conception des genres *Saynoceras* et *Baronnites* sera retenue ici.

2.3.6. Les genres endémiques de la Province mexicaine

L'ensemble des recherches mené en Europe jusqu'à ce jour n'a pas permis de retrouver de représentant des genres *Mexicanoceras* Imlay, 1938, *Ceratotuberculus* Imlay, 1938 et *Santafecinites* Etayo Serna, 1985, dont l'aire de répartition semble donc limitée au Mexique et à la Colombie.

Je remercie de nouveau M. G.F. Gunnell qui m'a confié les spécimens types de *Mexicanoceras kanei* et *Ceratotuberculus casitensis*, tous deux générotypes des taxons d'Imlay; ainsi que J.P. Thieuloy qui a attiré mon attention sur deux specimens de *Santafecinites santafecinus* de la collection Breistroffer. C'est sur ces quelques individus que reposent les remarques qui suivent:

L'ensemble des spécimens correspond parfaitement bien aux descriptions de la littérature. L'élément morphologique le plus marquant chez ces trois genres est le profond sillon qui interrompt la costulation sur la région ventrale. C'est d'ailleurs ce caractère qui est considéré comme génériquement discriminant. P.F. Rawson (1981 et communication orale) m'a signalé l'existence d'un sillon tout à fait similaire chez les *Neocomitidae* endémiques de la Province mexicaine.

Aucun des trois genres n'a fait l'objet de révision depuis leur création; seule une courte discussion de *Ceratotuberculus* par Bulot & al. (1990) souligne les ressemblances morphologiques avec *Baronnites*. Il est intéressant de noter une homéomorphie similaire entre *Santafecinites* et *Valanginites* d'une part, et *Mexicanoceras* et *Jeannoticeras* d'autre part.

Le manque de matériel et de données stratigraphiques constituent l'obstacle majeur à une étude taxinomique "moderne"; aussi, dans l'attente des travaux en cours de C. Gonzalez Arreola (Mexique) et de F. Etayo Serna (Colombie), les trois genres *Ceratotuberculus*, *Mexicanoceras* et *Santafecinites* sont conservés dans leur sens originel.

2.4. CONCLUSIONS

A l'issu de l'étude des genres et des sous-genres de la famille des Olcostephaninae, il apparait

que la plupart des caractères morphologiques considérés comme significatifs par les anciens auteurs sont en fait liés au dimorphisme sexuel ou au polymorphisme intraspécifique non sexuel. Il en est ainsi de:

l'aspect et la forme de la section,

la densité et la force de la costulation,

l'ouverture de l'ombilic

la tuberculation ventrale.

Par contre, l'analyse phylogénétique a permis de mettre en évidence des caractères qui ont une réelle valeur évolutive:

- l'absence de la tuberculation péri-ombilicale à tous les stades de l'ontogenèse (Jeannoticeras et Capeloites),

- le maintient d'une morphologie sphérocône involute à tous les stades de la croissance (Valanginites),

- l'interruption de la costulation sur la région ventrale provoquant une tuberculation (Baronnites),

- la superposition brusque de la tubercules latéraux sur la costulation (Saynoceras).

Les critères génériques retenus sont composés de plusieurs caractères morphologiques dont la combinaison permet de définir une coupure nette dans l'évolution des Olcostephaninae. Seul un cadre stratigraphique précis peut permettre de mettre ces combinaisons en évidence, sans être abusé par des phénomènes d'homéomorphie.

C'est le défaut d'information stratigraphique qui m'incite à la prudence en ce qui concerne les groupe des "Olcostephanus" argentins et les genres Ceratotuberculus, Mexicanoceras et Santafecinites. Cependant, l'apparition chez ces taxons de motifs ornementaux originaux (enroulement serpenticône, sillons ventraux ...), allié à un endémisme marqué me pousse à conserver ces quatre genres dans l'attente d'études complémentaires. J'adopterai donc dans ce mémoire la classification suivante:

Super-famille des Perisphinctaceae Steinmann, 1890 Famille des Olcostephanidae Haug, 1910 Sous-famille des Olcostephaninae Haug, 1910

Genre Olcostephanus Neumayr, 1875 Sous-genre Olcostephanus Neumayr, 1875

(= Holcostephanus Sayn, 1889; Astieria Pavlow, 1892; Subastieria Spath, 1923; Rogersites Spath, 1924; Maderia Imlay, 1938; Taraisites Cantu Chapa, 1966, ? Satoites Cantu Chapa, 1966; Lemurostephanus pro. parte. Thieuloy, 1977).

Valanginien inférieur (zone à Otopeta) à Hauterivien inférieur (zone à Nodosoplicatum).

Sous-genre Jeannoticeras Thieuloy, 1964

Hauterivien inférieur (Zones à Loryi et Nodosoplicatum).

Genre Baronnites Bulot, Company et Thieuloy, 1990

Valanginien inférieur (zone à Pertransiens)

Genre Valanginites Kilian, 1910

(= Rotundites Stolley, 1937 (nomen nudum); Dobrodgeites Nikolov, 1962 (non Kittl, 1903); Dobrodgeiceras Nikolov, 1963 (pro Dobrodgeites Nikolv, 1962).

Valanginien inférieur (zone à Campylotoxus) à Valanginien supérieur (zone à Verrucosum)

Genre *Saynoceras* Munier-Chalmas *i n* Munier-Chamas et De Lapparent, 1895

Valanginien inférieur (zone à Campylotoxus) à Valanginien supérieur (zone à Verrucosum)

Genre Parastieria Spath, 1924.

? Valanginien supérieur (zone à Callidiscus) à Hauterivien inférieur (Zone à Loryi)

Genre Capeloites Lisson, 1937

Hauterivien inférieur (Zone à Nodosoplicatum)

Genre Mexicanoceras Imlay, 1938.

Valanginien supérieur à Hauterivien inférieur?

Genre Ceratotuberculus Imlay, 1938.

Valanginien supérieur à Hauterivien inférieur?

Genre Santafecinites Etayo Serna, 1985.

Valanginien supérieur.

3. REVISION DES ESPECES DU SUD-EST DE LA FRANCE

3.1. INTRODUCTION

3.1.1. Origine du matériel étudié

Cette révision des Olcostephaninae du Sud-Est de la France repose sur un matériel entièrement nouveau et rigoureusement repéré stratigraphiquement. A mes propres faunes se sont ajoutées les échantillons collectés par d'autres chercheurs dans le cadre d'études biostratigraphiques et paléontologiques (coll. Autran, Fuhr et Thieuloy). Un petit nombre d'échantillons des collections Coullet, Cotillon, David, Delanoy et Thomel, bien que moins précisement repérés, ont été ajouté à cette ensemble en fonction de leur intéret particulier et c'est donc à partir d'un millier d'individus que cette étude systématique a été réalisée.

3.2.1. Problématique

Des le début de ce travai, deux problèmes majeurs me sont apparus comme faisant obstacles à une définition cohérente des taxons du groupe espèce chez les Olcostephaninae:

- une "pulvérisation" excessive qui a conduit les anciens auteurs à individualiser 189 espèces et sous-espèces (dont 73 pour la seule Europe)(fig. 15);

- une absence de repérage stratigraphique précis pour la plupart des espèces créées par les anciens auteurs.

Deux axes méthodologiques se sont donc rapidement individualisés. Il s'agissait pour moi de constituer un fichier de l'ensemble des échantillons figurés et décrits dans la littérature et de voir le plus grand nombre possible de ces échantillons de réference. Cette tache m'a été grandement facilitée par tous les collègues français et étrangers qui m'ont fait parvenir photos, moulages et originaux de près de 200 échantillons types et figurés (sur plus de 500 figurations répertoriées); qu'ils soient un fois de plus remerciés içi pour leur aide désintéressée.

Au delà de ce travail d' "archiviste des Olcostephaninae", il était nécessaire d'aborder les faunes réunies dans une optique moderne tenant compte des méthodes, désormais classiques, de l'étude de population. Bien que le matériel recueilli soit généralement d'assez bonne qualité, trois grands problème liés au mode de préservation et de gisement des faunes sont venus compliquer l'étude systématique:

- les nuclei pyriteux du Valanginien vocontien sont le plus souvent impossible à comparer avec les stades juvéniles, rarement conservés, des individus calcaires et adultes de l'Arc de Castellane;

- bien que d'une conservation remarquable, les Olcostephaninae découverts dans l'Arc de Nice et partiellement décrits par mon ami G. Autran (1989), proviennent d'horizons polyzonaux de condensation et sont extrêmement difficiles à comparer avec les faunes équivalentes écrasées et déformées des séries dilatées du Bassin vocontien;

- enfin, les Olcostephaninae sont à quelques exceptions près des élements relativement accessoires des assemblages d'ammonites du Valanginien et de l'Hauterivien. Il est donc le plus souvent très difficile de réunir, au sein d'un même niveau et dans un seul gisement, une population suffisante pour une étude biométrique.

J'ai eu cependant l'immense chance de pouvoir comparer mon matériel avec les faunes collectées par M. Company (1987 et données inédites) dans les Cordillères bétiques du Sud-Est de l'Espagne. Ce matériel, dont la conservation est équivalente à celle des spécimens français, a été récolté avec une très grande rigueur et a été pour moi une remarquable base de référence.

En ce qui concerne les *Olcostephanus* du passage Valanginien-Hauterivien, ce sont les faunes du Bassin de Basse-Saxe communiquées par E. Kemper, qui représentent l'élément de comparaison le plus fiable. Je tiens une fois de plus à remercier ces deux chercheurs pour la gentillesse avec laquelle, ils ont mis à ma disposition leurs collections et leurs connaissances en matière de stratigraphie et de paléontologie.

La systématique utilisée dans le présent travail repose donc davantage sur la comparaison directe des populations stratigraphiquement reconnues que sur une méthodologie biomètrique "classique".

3.1.3. Collections étudiées et consultées

- FRANCE:

Réserve géologique de Haute Provence (RGHP), Digne: collections Bulot, Fuhr, Coullet. Institut Dolomieu (ID), Grenoble: collections Breistroffer, Collignon, Thieuloy, Kilian,

Paquier, Lory, Gevrey, ...

Office National de Gestion des Collections Paléontologiques (FSL), Lyon: collections Sayn, Roman, Cotillon, E.N.S.M.

Musée d'Histoire Naturelle de Nice (CEM), Nice: collections Autran, Delanoy, Thomel.

Musée d'Histoire Naturelle de Marseille (MHNM), Marseille: collection Matheron (types). Musée national d'Histoire Naturelle de Paris (MNHNP), Paris: collection d'Orbigny (types).

Université de Dijon (IST), Dijon: collections David, Colligon (types Madagascar).

- ESPAGNE:

Université de Grenade (UG), Grenade: collection Company.

- GRANDE-BRETAGNE:

British Museum of Natural History (BMNH), Londres: collections Rawson, Lamplugh, Fatmi, Sharpe, ...

University College, Londres: collection Rawson.

British Geological Survey (BGS), Nottingham: collections Danford, Doyle, Casey.

Yorkshire Museum (YM), York: collections Phillips, Young & Bird.

Geological Museum of the University, Oxford: collection générale (figurés in Cooper, 1981).

Sedgwick Museum, Cambridge: collection générale.

Seaborough, Beaminster: collection Wright.

- R . F. A :

Bundensanstalt fur Geowissenschaften und Rohstoffe (NLFB), Hannovre: collection Hapke. Tübingen Universität (TU), Tübingen: collection Wiedmann (figurés in Wiedmann & Dieni, 1968). - SUISSE:

Musée d'Histoire Naturelle (MHNG), Genève: collection Pictet (figurés in Sarazin & Schondelmayer, 1901).

Université de Neuchâtel (UN), Neuchâtel: collections Jaccard, de Tribolet ... (types et figurés in Baumberger, 1903-1910).

Musée d'Histoire Naturelle (MHNB), Bâle: collections Moulin, Baumberger ... (types et figurés de Baumberger, 1903-10).

- R . D. A :

Humboldt Museum für Naturkunde (HMN), Berlin: collection coloniale ... (matériel décrit in Zierzicky, 1914).

- HONGRIE

Hungarian Geological Survey (MAFI), Budapest: collections Fülop, Hantken ... National Museum (NMH), Budapest: collection Nagy.

- INDE:

Indian Geological Survey (IGS), Calcutta: collection Folgner (types et figurés in Spath, 1939)

- U. S. A :

Smithonian Institution (USNM), Washington: collection Imlay (types et figurés in Imlay, 1960)

American Museum of Natural History (AMNH), New-York: collection Benavides-Caceres. University of Michigan, Museum of Paleontology (UMMP), Ann Arbor: collection Imlay (types et figurés in Imlay, 1937, 1938 et 1940).

-MEXIQUE

Universidad Nacional Autonoma (UNA), Mexico: collection Böse (types et figurés in Böse, 1923).

Genre Olcostephanus NEUMAYR, 1875

Sous-Genre Olcostephanus Neumayr, 1875

- 1875 Olcostephanus Neumayr
- 1889 Holcostephanus Sayn
- 1892 Astieria Pavlow
- 1923 Subastieria Spath
- 1924 Rogersites Spath
- 1938 Maderia Imlay
- 1966 Taraisites Cantu Chapa
- ? 1966 Satoites Cantu Chapa
 - 1977 Lemurostephanus Thieuloy

Espèce type : Ammonites astierianus d'ORBIGNY, 1840 par désignation originelle.

Diagnose émendée:

Ammonites comprimées à fortement globuleuses. Section des tours variable: ogivale à coronatiforme. Ornementation composée de côtes primaires plus ou moins marquées se soulevant en tubercules sur le rebord ombilical. De ces tubercules partent des faisceaux de côtes secondaires qui traversent le ventre sans s'interrompre; leur nombre et leur direction sont variables. Les côtes secondaires peuvent se bifurquer sur les flancs. Les côtes intercalaires sont fréquentes. La chambre d'habitation occupe approximativement les deux tiers du dernier tour. Le nombre et l'aspect des constrictions sont variables, mais elles sont toujours absentes sur la loge d'habitation.

Sous-genre dimorphe: microconche de petite taille dont le péristome est orné d'apophyses jugales, macroconche de taille moyenne à grande dont le péristome se compose d'un fort bourrelet auquel succède une profonde constriction qui se prolonge en visière.

La ligne de suture est de type olcostéphanide, les éléments qui la composent sont le plus souvent étroits et découpés.

Distribution géographique : province méditerranéenne (du Caucase à la Péninsule Iberique et au Maroc), province indo-malgache (Iran, Pakistan, Tanzanie et Madagascar), province andine (Argentine), province mexicaine (Mexique, Colombie et Pérou), province nord-pacifique (Canada et USA), province australe (Afrique du Sud et Antartique) et province sud-boréale (Grande-Bretagne, Allemagne et Pologne).

Répartition stratigraphique : Valanginien-Hauterivien (de la zone à Otopeta à la zone à Nodosoplicatum en France et en Espagne). Dans la province sud-boréale l'apparition des *Olcostephanus* se fait au passage Valanginien inférieur-Valanginien supérieur (zone à Hollwedensis), les derniers représentants du sous-genre disparaissent à la base de la zone à Inversum.

Remarques: Le lecteur sera étonné de ne pas trouver de paragraphe consacré à la diagnose du générotype: *O. (O.) astierianus*. Ceci s'explique par l'incertitude quant à l'échantillon ayant servi à la diagnose de d'Orbigny. Je remercie MM. Busnardo et Gauthier pour m'avoir fourni tous les élements pour discuter ce problème dans les paragraphes consacrés à *O. (O.) tenuituberculatus* n. sp. (= *O. (O.) astierianus* (d'Orb.) *in* Company, 1987) et *O. (O.) guebhardi* Kilian.

Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis KILIAN, 1910

Pl. 1, Fig. 3-15 et Pl. 1, fig. 1.

v v non 1	1910 - 939 -	Holcostephanus (Astieria) drumensis SAYN in litt.; Kilian, pl. 3, fig. 2. Olcostephanus sp. ind. cf. drumensis (SAYN) KILIAN; Spath. p. 15, pl. 7.
		fig. 7.
v	1982 -	Olcostephanus (Olcostephanus) cf. O. (O.) sublaevis SPATH, Hoedemaker, pl.
		5, fig. 4.
v	1982 -	Olcostephanus (Olcostephanus) sakalavensis BESAIRIE, Hoedemaker, pl. 5,
		fig. 4.
v	1982 -	Olcostephanus drumensis KILIAN; Company & Tavera, pl. 1, fig. 5-6.
v	1982 -	Olcostephanus drumensis KILIAN; Company, pl. 1, fig. 1.
v	1987 -	Olcostephanus drumensis KILIAN; Company, p. 163-166, pl. 14, fig. 1-12,
		pl. 19, fig. 15.
v non	1989 -	Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis (KILIAN); Autran, p. 137-139,
		pł. 6, fig. 4-5, pl. 10, fig. 4.
v	1990 -	Olcostephanus drumensis KILIAN; Bulot & al., pl. 1, fig. 1-5.
Type :	Par	désignation subséquente et par monotypie (Company, 1987, p. 163), le

Type : Par désignation subséquente et par monotypie (Company, 1987, p. 163), le lectotype est l'échantillon figuré par Kilian (1910, pl. 3, fig. 2), provenant du Valanginien inférieur du Fontanil (Isère, France). Il est déposé sous le numéro ID 269 dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble. Un moulage du lectotype est déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne (D = 70 à 80 mm), section moyennement déprimée sur les tours internes, puis comprimée sur la chambre d'habitation dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical. Ombilic étroit chez le jeune (O/D = 0,23 à 0,27), s'ouvrant nettement chez l'adulte (O/D = 0,30 à 0,35), rebord ombilical arrondi et mur vertical. Côtes primaires peu marquées se renflant en tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 2 à 3 côtes secondaires grossières nettement proverses qui se bifurquent irrégulièrement vers le milieu des flancs. Tendance à l'effacement de la costulation sur la chambre d'habitation. Le péristome se compose d'une forte côte précédant une constriction se prolongeant en visière.

Microconche de petite taille (D = 15 à 25 mm) reproduisant l'ensemble des caractères ornementaux du macroconche. L'effacement de l'ornementation sur la chambre d'habitation est plus accusé et les côtes secondaires se bifurquent rarement. Le péristome est orné de deux apophyses jugales étroites.

Variabilité:

Bien que le type d' *O. (O.) drumensis* proviennent du Fontanil (Isère) et que cette localité est livré quelques échantillons topotypiques (Coll. Institut Dolomieu); le matériel français est le plus souvent composé d'exemplaires calcaires fragmentaires ou de nuclei pyriteux qui ne permettent pas d'appréhender pleinement la variation intraspécifique de cette espèce. Fort heureusement, les coupes espagnoles du Subbétique externe (Company, 1987) et la localité de Harskut (Mts Bakony, Hongrie) (Fulop, 1964) ont livré un abondant matériel d'excellente conservation qui précise la variabilité de ce taxon. Cette variabilité s'exprime par une modification de la structure des populations au cours du temps.

La population de la base de la zone à Otopeta présente aux cotés des formes "types", des échantillons primitifs (pl. 1, fig. 2-3) qui s'individualisent par une morphologie composite de caractères "spiticératides" (ombilic moyennement ouvert, aspect polyptycoïde de la costulation secondaire et constrictions formant un chevron proverse sur la région ventrale) et "olcostéphanides" (section cadicône sur les tours jeunes et perte du port serpenticône de l'enroulement au profit d'un morphologie sphérocône).

Dès la fin de la zone à Otopeta et durant la plus grande partie de la zone à Pertransiens, la morphologie d' *O. (O.) drumensis* autour d'une morphologie typiquement olcostéphanide parfaitement illustrée par l'holotype (Kilian, 1910, pl. 3, fig. 2) et les échantillons espagnols (Company & Tavera, 1982, pl. 1, fig. 5-6 et Company, 1987, pl. 14, fig. 1-12). La morphologie adulte est aisément reconnaissable à l'effacement de la costulation secondaire sur les flancs, accompagnée d'une ouverture de l'ombilic, tandis que la variabilité affecte surtout les tours internes (nombre et aspect des constrictions, épaisseur relative de la section et nombre de bifurcation des côtes secondaires). Cette variabilité est bien illustrée par les échantillons pyriteux du Sud-Est de la France (pl. 1, fig. 3-12).

Cette plasticité des tours juvéniles prend toute son ampleur à la fin de la zone à Pertransiens et à la base de la zone à Campylotoxus (horizon à hirsutus). Cette variabilité est évoquée par l'individualisation d' "espèces" typologiques créées dans la littérature paléontologique [*O. (O.) sphaeroidalis* Sayn MS, *O. (O.) polyptychoides* Sayn MS, *O. (O.) pelegrinensis* Sayn MS]. Dans le Sud du Bassin vocontien (Chaine de Ventoux-Lure), ces morphotypes sont particulièrement abondant et vont conduire à la première radiation adaptative des Olcostephaninae (cf. § Phylogénie).

Discussion:

Les formes "primitives" d' *O. (O.) drumensis* présentent de grandes affinités avec les " *Spiticeras*" du groupe *multiforme-polyptroptychum* (*sensu* Company & Tavera, 1982, figurations *in* Djanélidzé, 1922) qui s'en distinguent par un enroullement nettement plus serpenticône et un ombilic plus ouvert.

Ces observations nouvelles remettent en question les limites du genre *Olcostephanus*, et par conséquence du genre *Spiticeras*. Tout comme Company & Tavera (1982), je réserve la dénomination de *O. (O.) drumensis* aux formes valanginiennes et je n'exclue pas la possibilité d'étendre les limites de cette espèce à des formes du Berriasien terminal, une fois que l'étude commencée avec mes collègues espagnols aura abouti.

Les formes des zones à Pertransiens ne peuvent se confondre avec aucune autre espèce d'Olcostephanus. Cependant l'interprétation des petits nucléi pyriteux de l'horizon à hirsutus peut s'avérer délicate compte tenu de leur similitude avec les tours internes de *O*. *(O.) stephanophorus* et *Baronnites hirsutus*. Cependant la grossiéreté de la costulation reste toujours un caractère majeur de *O*. *(O.) drumensis* même sur les petits échantillons. De même la confusion avec *O*. *(O.) balestrai* macroconche, *O*. *(O.) nicklesi* macroconche, *O*. *(O.) sayni* et *O*. *(O.) variegatus* (espèces à côtes secondaires bifurquées) est difficilement possible compte tenu de la régularité et de la finesse de la costulation secondaire chez ces espèces.

Répartition stratigraphique et géographique : Dans la conception retenue dans ce mémoire, *O. (O.) drumensis* apparaît a la base de la zone à Otopeta et s'éteint au sommet de la zone à Campylotoxus.

Cette espèce n'est connue avec certitude que dans le Bassin vocontien (France), dans les Monts Bakony (Hongrie) et dans les Cordillères bétiques (Espagne).

Cette espèce semble être cantonnée dans les faciès de Bassin, cependant les lacunes de

sédimentation sur les bordures de plate-forme au Valanginien inférieur ne permettent pas d'exclure la possibilité de sa présence dans des environnements moins profond.

Olcostephanus (Olcostephanus) stephanophorus (MATHERON, 1878)

Pl. 2, fig. 6-14

- 1878 Ammonites stephanophorus MATHERON, pl. B 20, fig. 4a-c. v 1888 - Holcostephanus stephanophorus (MATH.); Kilian, p. 202. 1971 - Olcostephanus stephanophorus (MATH.); Cotillon, p. 122 et 127. V v p. p. 1979 - Rogersites stephanophorus (MATH.); Bunardo & al., p. 38, 40 et 44. v p. p. 1979 - Rogersites perinflatus (MATH.); Bunardo & al., p. 38, 40 et 44. 1982 - Olcostephanus stephanophorus (MATH.); Cooper, p. 342, fig. 195. v 1987 - Olcostephanus perinflatus (MATH.); Company, p. 168-169, pl. 15, fig. 9, v pl. 19, fig. 19 v non 1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) stephanophorus (MATH.); Autran, p. 151-152, pl. 9, fig. 5, pl. 10, fig. 1. 1989 - Olcostephanus stephanophorus (MATH.); Bulot & Autran, p. 15-16, pl. 1, v fig. 1-5.
- v non 1989 Olcostephanus stephanophorus (MATH.); Bulot & Autran, p. 17, pl. 1, fig. 6-7.

Type : Par désignation subséquente (Bulot et Autran, 1989), le lectotype est l'échantillon figuré par Matheron (1878, pl. B20, fig. 4a-c), déposé sous le numéro 1987-8 dans les collections du Musée d'Histoire naturelle de Marseille et provenant du Valanginien de Lioux (Alpes- de-Haute-Provence, France). Des moulages du lectotype sont conservés dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot), de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy) et de l'Université de Grenade (coll. Company).

Diagnose : La mise en évidence d'un couple dimorphe permet de préciser la diagnose donnée par Bulot & Autran (1989).

Macroconche cadicône moyennement évolute (O/D = 0,24 à 0,31) à section surbaissée deux fois plus large que haute (E = L/H = 2,11 à 2,33). Ombilic profond en forme d'entonnoir. Côtes primaires peu marquées se renflant en tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 3 à 4 côtes secondaires fines et denses nettement proverses qui se bifurquent jamais. L'ornementation de la chambre d'habitation et l'ouverture sont inconnues; tous les individus connus à ce jour étant des échantillons entièrement cloisonnés. 1 ou 2 constrictions profondes par tour.

Microconche de petite taille (D = 20 à 25 mm) reproduisant l'ensemble des caractères du macroconche sur les tours internes à l'exception du nombre de côtes secondaires qui est légérement plus faible (2 à 3 côtes par faisceaux). Sur la chambre d'habitation, l'ombilic montre une nette tendance à l'ouverture (O/D = 0,35 à 0,42), tandis que la section des tours prend un port coronatiforme déprimé et que la costulation secondaire tend à s'effacer sur les flancs. La loge ne montre pas de constrictions et se termine par un fort bourrelet. L'ouverture n'est pas connue.

Discussion :

Company (1987, p. 169), et avant lui Cooper (1982, p. 342) et Kilian (1888, p. 202), avaient émis l'hypothèse que O. (O.) stephanophorus ne représentait que les tours internes

de O. (O.) perinflatus (Matheron, 1878).

Lors de la révision de *O. (O.) stephanophorus* par Bulot et Autran (1989), cette hypothèse avait été infirmée sur la base d'un échantillon toujours cloisoné à un diamètre de 58,9 mm et présentant à ce diamètre le port cadicône de *O. (O.) stephanophorus* et en aucun cas la forme totalement sphaérocône de *O. (O.) perinflatus*.

Or, Les deux échantillons de la collection Autran (pl. 1, fig. 6-7 *in* Bulot et Autran, 1989) se rapportent à *O. (O.) balkanicus* (Tzankov), espèce qui présente un très fort degré d'homéomorphie avec *O. (O.) stephanophorus* est qui est fréquente dans les horizons condensés polyzonaux (Valanginien supérieur à Hauterivien basal) de la plate-forme nord-provencale. Les différences entre ces deux taxons seront discutées plus loin.

Cette nouvelle détermination permet donc d'envisager de nouveau la synonymie entre les deux espèces de Matheron. Cependant, du fait de l'absence de données stratigraphiques et géographiques sur le lectotype *0. (O.) perinflatus* (Bulot, 1990b), je propose de considérer ce taxon comme un *nomen dubium*.

D'autre part, *O. (O.) stephanophorus* est désormais une espèce parfaitement caractérisée, tant du point de vue de sa répartition biostratigraphique (Valanginien inférieur; sommet de la zone à Pertransiens et zone à Campylotoxus). Ainsi, s'il s'avère que les deux taxa de Matheron sont synonymes, il serait vivement souhaitable de retenir *O. (O.) stephanophorus* comme type porte-nom de l'espèce "biologique" ainsi individualisée.

O. klaatschi (Wegner, 1909) montre aussi un port cadicône proche de *O. stephanophorus*, cependant cette forme hauterivienne (sommet de la zone à Loryi et base de la zone à Nodosoplicatum) ne possède pas la section surbaissée de l'espèce de Matheron. De plus, ce taxon montre une costulation secondaire bifurquée et un faible nombre de tubercules périombilicaux.

Certains Olcostephaninae rapportés au genre *Maderia* par Imlay (1938), comme *M. altiumbilicata* Imlay, 1938, présentent des tours juvéniles difficilement distinguables de ceux de l'espèce de Matheron. Seule une révision du matériel mexicain dans un cadre biostratigraphique rigoureux permettrait de trancher.

Répartition stratigraphique et géographique : *O. (O.) stephanophorus* apparaît à la base de la zone à Pertransiens en association avec *Baronnites hirsutus* (Fallot et Termier) et semble s'éteindre au sommet de la zone à Campylotoxus. Cette espèce n'est connue avec certitude que dans le Sud-Est de la France et de l'Espagne.

Dans ces deux régions, l'espèce est bien représentée dans les séries de type Bassin et semble rare dans les séries de bordure de plate-forme (cité de la formation 5 par Cotillon, 1971; spécimen révisé par Bulot, 1989).

Olcostephanus (Olcostephanus) josephinus (d'ORBIGNY, 1850)

Pl. 2, fig 17-22

- v 1850 Ammonites josephinus d'ORBIGNY, p. 65.
- v 1934 Ammonites josephinus d'ORBIGNY; Cottreau, p. 50, pl. 69, fig. 3-5.

v 1979 - Rogersites stephanophorus (MATH.); Bunardo & al., p. 38, 40 et 44.

Holotype : Par monotypie, l'holotype est l'échantillon figuré par Cottreau (1934, pl. 69, fig. 3-5) provenant de Saint-Julien-en-Beauchêne (Hautes-Alpes, France). Il est déposé sous le numéro R-3115 (coll. d'Orbigny n° 4861) dans les collections de l'institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Un moulage du lectotype est déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Ammonites cadicônes, évolutes (O/D = 0,40 à 0,45), à section très surbaissée (E/H = 2,50 à 2,75). Ombilic large (O/D de l'ordre de 0,40) et profond en forme d'entonnoir. Côtes primaires subradiales à proverses, se terminant par un petit tubercule punctiforme. Costulation secondaire composée de faisceaux de 3-4 côtes très effacées (strigations) nettement proverses. Ligne de suture de type olcostéphanide simplifiée rappelant celle de *O*. (*O*.) stephanophorus , mais s'en distinguant par une très faible indentation des selles.

Variabilité

Le lectotype est un nucleus pyriteux de petite taille (D = 14 mm) légèrement déformé. La coquille est cadicône et globuleuse. La section des tours est surbaissée et 2,5 fois plus large que haute (E /H = 2,55). Le mur ombilical, fortement oblique, détermine la forme en entonnoir de l'ombilic. Ce dernier est profond et large (O/D = 0,41). La région ventrale, très large, est pratiquement plane et se raccorde directement à l'ombilic. Sur le dernier tour les côtes primaires, au nombre de 12, sont subradiales et très peu marquées. Elles se terminent sur le bord ombilical par un petit tubercule aigu. La région ventrale est pratiquement lisse, à peine ornée de fines stries. Le dernier tour montre deux constrictions obliques bordées adoralement par une côte faiblement marquée. La ligne de suture n'est pas observable.

Au sein de la petite population réunie (une quinzaine d'exemplaires: collections Bulot et Thieuloy), la variabilité affecte principalement la force de la costulation secondaire et l'épaisseur de la section; il semble par ailleurs que ces deux caractères soient liés. En effet, seuls les specimens dont la section est très déprimée montrent un effacement quasi total de la costulation secondaire.

Il existe dans les collections de l'Institut Dolomieu, deux échantillons adultes (ID 10360 et 10388, pl. 2, fig. 21-22) qui se distingue de la forme type par leur nombre élevé de tubercules punctiformes (de l'ordre de 18 sur le dernier demi-tour), chacun de ces tubercules donnant naissance à une côte secondaire plus rarement deux. Cette ornementation particulière donne un aspect crenelé au rebord ombilical. De plus, l'indentation des selles de la ligne de suture est plus simple que celle de *O. (O.) josephinus* typique.

Discussion :

O. (O.) josephinus se distingue de *O. (O.) stephanophorus* par son ombilic plus large, sa section plus déprimée et l'effacement de la costulation secondaire, cependant c'est avec avec l'espèce de Matheron qu'il montre le plus d'affinités.

En effet, deux échantillons [MHNG 1366A (coll. Delamette) et RGHP 251685 (coll. Bulot, pl. 2, fig. 3-5)] montrent une morphologie intermédiaire entre les deux taxons (tours internes similaires à ceux de *O. (O.) stephanophorus*). Ces deux spécimens s'écartent néanmoins de la morphologie typique de *O. (O.) stephanophorus* par l'acquisition assez tardive de l'ornementation effacée du ventre caractéristique de *O. (O.) josephinus*.

Répartition stratigraphique et géographique : *O. (O.) josephinus* est un élement rare de l'association à *Baronnites hirsutus* et *O. (O.) stephanophorus* qui caractérise la base de la zone à Pertransiens dans un petit nombre de gisements du Sud-Est de la France (chaine de Ventoux-Lure), nous verrons plus loin (§ Paléobiologie) quelle signification peut avoir cette répartition particulière.

Dans le Sud-Est de l'Espagne (Cordillères bétiques), les niveaux équivalents ont livrés quelques échantillons très écrasés qui pourrait être rapportés à l'espèce de d'Orbigny.

Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus nov. sp.

Pl. 3, fig. 1-20

v 1987 - Olcostephanus astierianus (d'ORB); Company, p. 166-168, pl. 16, fig. 1-11.

Holotype: Olcostephanus astierianus (d'Orbigny) in Company, 1987 (pl. 16, fig. 1) conservé sous le numéro M. BG. 12. 2. dans les collections de l'Université de Grenade.

Série paratypique: l'ensemble des échantillons d'Olcostephanus astierianus figurés par Company, 1987 (pl. 16, fig. 2-11).

Derivation nominis: par réference aux petits tubercules péri-ombilicaux punctiformes.

Locus typicus: Coupe M. BG. de la Sierra de Quipar (Cehegin, Espagne).

Stratum typicum: Banc 12 de la coupe M. BG. partie basale de la zone à Verrucosum (Valanginien supérieur.

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne (D = 50 à 75 mm), faiblement déprimé, à section subovale à subcirculaire dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical. Ombilic étroit chez le jeune s'élargissant chez l'adulte. Rebord ombilical arrondi et mur vertical. Nombreuses côtes primaires peu marquées se renflant en tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 4 à 5 côtes secondaires fines et proverses qui se bifurquent irrégulièrement sur le tiers interne des flancs. La fréquence des bifurcations augmente sur la chambre d'habitation. Le péristome se compose d'un bourrelet précédant une constriction se prolongant en large visière.

Microconche de petite taille (D = 20 à 40 mm), comprimé, reproduisant l'ensemble des caractères ornementaux du macroconche; seules les bifurcations des côtes secondaires sont moins nombreuses et ne se réalisent que sur la chambre d'habitation. Le péristome est orné de deux apophyses jugales larges.

Discussion et justification de la taxinomie employée:

Company (1987, p. 166) considère que les exemplaires qu'il décrit: "s'inscrivent au sein du groupe de *O. astierianus*. Ils différent du lectotype refiguré par Baumberger (1910, pl. 32, fig. 1) par leur plus petite taille et, d'une manière générale, par le plus grand nombre de tubercules péri-ombilicaux (ce qui diminue le rapport côtes secondaires/tubercules), tandis que le reste de leurs caractères sont très similaires" (trad. Bulot).

Mon collègue espagnol conclut en soulignant que ces différences lui semblent provisoirement insuffisantes pour créer une nouvelle espèce qui ne ferait qu'ajouter à la confusion taxinomique.

Or, la révision des types de la collection d'Orbigny (Busnardo et Gauthier, communication personelle 1990) a montré que selon toute vraisemblance que le lectotype figuré par **Baumberger n'est pas l'échantillon original de d'Orbigny.** En effet, cet échantillon ne correspond ni à la diagnose, ni à la figure de d'Orbigny qui est d'ailleurs probablement composite. Cette incertitude sur *O. (O.) astierianus* me conduit à créer

l'espèce *O. (O.) tenuituberculatus* n. sp. pour les échantillons espagnols et leurs homologues français, ainsi qu'à abandonner provisoirement l'espèce de d'Orbigny (discussion dans le paragraphe consacré à *O. (O.) guebhardi*).

Répartition stratigraphique et géographique : *O. (O.) tenuituberculatus* est un élément fréquent des assemblages d'ammonites de la zone à Verrucosum du Subbétique du Sud-Est de l'Espagne. Dans le Sud-Est de la France, ce taxon apparait dès la base de la zone à Campylotoxus (horizon à hirsutus) et s'éteint dans la partie supérieure de la zone à Verrucosum. Son aire de répartition est réduite au faciès de bassin des séries vocontiennes. Cette espèce est inconnue sur les bordures de plate-forme tant en France qu'en Espagne (Company, 1987, p. 233).

Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi KILIAN, 1902

Pl. 6, fig. 1-10; Pl. 7, fig. 1-3, Pl. 8, fig. 1-7 et Pl. 11, fig. 1-2

v	1860 - Ammonites astierianus d'ORBIGNY; Pictet, p. 298, pl. 43, fig. 1-2.
ν	1878 - Olcostephanus astierianus (d'ORB), Bayle, pl. 55, fig. 1 uniquement.
v	1902 - Holcostephanus (Astieria) guebhardi KILIAN, p. 866, pl. 57, fig. 2.
	1902 - Astieria cf. atherstoni SHARPE; Karakasch, p. 11, pl. 1, fig. 3.
v	1907 - Astieria atherstoni SHARPE; Baumberger, p. 39-47, pl. 21, fig. 3, pl. 23,
	fig. 1, pl. 24, fig. 2 et 5, text-fig. 114-117.
v	1908 - Astieria leptoplana BAUMBERGER, p. 9-12, pl. 26, fig. 4, pl. 28, fig. 2.
v	1908 - Astieria imbricata BAUMBERGER, p. 14-18, pl. 26, fig. 2-3, text-fig. 123-
	126.
	1908 - Astieria actinota BAUMBERGER, p. 18-20, pl. 26, fig. 1.
v	1907 - Astieria cf. atherstoni SHARPE; Baumberger, pl. 25, fig. 4.
v	ion 1908 - Astieria guebhardi KILIAN; Baumberger, p. 12-14, pl. 25, fig. 3.
v	1919 - Astieria catulloi RODIGHIERO, p. 83, pl. 9, fig. 9.
	? 1923 - Astieria cfr. guebhardi KILIAN; Böse, p. 74-75, pl. 2, fig. 1-2.
	1933 - Astieria atherstoni SHARPE; Roman, p. 21-22, pl. 4, fig. 1.
	non 1942 - Astieria guebhardi KILIAN; Tzankov, p. 188-189, pl. 4, fig. 3.
	? 1967 - Astieria guebhardi KILIAN; Dimitrova, p. 94, pl. 44, fig. 1.
۷	1981 - Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi KILIAN; Cooper, p. 340, fig. 192- 193.
v	1981 - Olcostephanus (Olcostephanus) sp. ("Proastieria" Stolley), Kemper & al., p. 268-270, pl. 35, fig. 1-2.
v	1985 - Olcostephanus densicostatus WEGNER; Company, p. 118, pl. 1, fig. 3-7.
v	1987 - Olcostephanus densicostatus WEGNER; Company, p. 169-170, pl. 15, fig.

Type: Par monotypie, l'holotype est l'échantillon figuré par Kilian (1902, p. 866, pl. 57, fig. 2), déposé les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Guebhard), provenant du Valanginien d'Escragnoles (Alpes-Maritimes). Un moulage de l'holotype est déposé dans les collections de la réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne à grande (D = 75 à 130 mm), moyennement comprimée à globuleuse, dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; ventre arrondi ayant tendance à s'applanir chez l'adulte; flancs moyennement convexes dessinant une section faiblement comprimée à très déprimée, mais toujours plus large que haute. Ombilic étroit à

rebord arrondi et mur vertical. Ornementation composée de côtes primaires très marquées subradiales à nettement rétroverses qui se soulèvent en forts tubercules sur le bord ombilical; de ces tubercules partent des faisceaux de 3 à 5 côtes secondaires radiales à légèrement proverses qui ne se bifurquent jamais; entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers interne des flancs ; l'ensemble de la costulation traverse le ventre sans s'interrompre. Le péristome se compose d'un profond sillon proverse bordé par deux fortes côtes.

Microconche de petite taille (D = 30 à 55 mm), comprimée, à section subogivale à subcirculaire et à ombilic moyennement ouvert. Ornementation similaire à celle du macroconche, mais plus rigide et moins dense (3 côtes secondaires par faisceau et rares intercalaires).

Variabilité : Bien que très commune dans l'Arc de Castellane (Sud-Est de la France), cette espèce est souvent représentée par des individus déformés. Cependant il est possible d'appréhender la variation intraspécifique de cette espèce au sein des différentes populations reconnues.

Les premiers représentants de *O. (O.) guebhardi* apparaissent au milieu de la zone à Campylotoxus en association avec les *Busnardoites* du groupe *campylotoxus* et précedant légerement l'apparition des *Karakaschiceras*. Le petit nombre d'échantillons que j'ai réuni montrent une morphologie sphérocône et une costulation primaire subradiale et une costulation secondaire assez rigide et grossière (pl. 6, fig. 1-2).

La population suivante, de loin la plus nombreuse et qui correspont à l'acmé de l'espèce, provient du sommet de la zone à Campylotoxus. Ces formes sont caractérisées par une morphologie assez globuleuse mais ayant perdu le port sphérocône des premiers individus (il est cependant maintenu chez le jeune). La costulation primaire prend son caractère nettement rétroverse, la costulation secondaire devient nettement plus fine et flexueuse. C'est au sein de cette population que vient parfaitement s'intégrer le type de Kilian.

Dès le début de la zone à Verrucosum se manifeste un changement dans la structure des populations de *O. (O.) guebhardi*, la forme type disparait au profit d'un nouveau morphotype qui différe de celui du Valanginien inférieur sommital par la densité de sa costulation, la morphologie générale de la coquille restant inchangée. Il est à noter que parmi les derniers représentants de cette espèce s'individualisent des échantillons de grande taille (pl. 7, fig. 1). Je propose d'individualiser cette population de la zone à Verrucosum sous le nom de *O. (O.) guebhardi* morphotype querolensis, du fait que la première population abondament illustrée (*O. densicostatus* in Company, 1987, pl. 15, Fig. 1-3, 5 & 7) provient du gisement espagnol de La Querola (Cocentaina, prov. Alicante).

Discussion : Au delà des différences de répartition stratigraphique (apparition et disparition plus tardives) et distribution paléogéographique (l'espèce de Kilian est cantonnée en bordure de plate forme), *O. (O.) guebhardi* se distingue de *O. (O.) stephanophorus* par la plus grande taille atteinte par l'adulte et la costulation primaire nettement rétroverse. La différence est extrêmement accusée chez le microconche (comparer pl. 2, fig. 15-16 et pl. 6, fig. 3-6). Les relations phylétiques entre les deux espèces seront discutées dans le chapitre consacré à l'évolution.

O. (O.) tenuituberculatus n. sp. dont la répartition stratigraphique est pratiquement identique à celle de *O. (O.) guebhardi* s'en distingue par la plus petite taille atteinte par l'adulte, la tuberculation plus nombreuse et punctiforme et les bifurcations irrégulières des côtes secondaires sur la chambre d'habitation. Au delà des différences morphologiques, la

distribution paléogéographique *O. (O.) tenuituberculatus* n. sp. est limitée au faciès de bassin à l'opposé de *O. (O.) guebhardi* cantonné sur les bordures de plate-forme.

C'est avec *O. (O.) atherstoni* (Sharpe) que *O. (O.) guebhardi* montre les plus grandes affinités morphologiques. Cet état de fait a conduit un certain nombre de chercheurs (Karakasch, 1902; Baumberger, 1907; Roman, 1933) à figurer des "*O. (O.) atherstoni* " provenant de la Téthys méditerranéenne.

C'est par dizaines que l'on compte les citations de "O. (O.) atherstoni " dans la littérature géologique du Sud-Est de la France (Paquier, 1900; Kilian, 1910; Busnardo et Thieuloy, 1979; ...), identifications difficilement vérifiables en l'absence de figurations et de descriptions. Il est à noter que la plupart des espèces typologiques de Baumberger que je place en synonymie avec O. (O.) guebhardi ont été rapportées par Cooper (1982) à O. (O.) atherstoni lors de la révision par cet auteur de la population topotypique (Uitenhage beds, Afrique du Sud) de l'espèce de Sharpe, ce qui renforce encore les affinités entre ces deux taxons.

Cependant, tant chez le macroconche que chez le microconche, la taille adulte des *O. (O.) atherstoni* d'Afrique du Sud est deux fois plus grande que celle des *O. (O.) guebhardi* telle que cette espèce est comprise dans ce travail. Du point de vue stratigraphique, les Uitenhage beds sont d'une datation difficile en l'absence de Neocomitidae caractéristiques des zones du Valanginien.

L'étude des différentes popupulation d'*Olcostephanus* du groupe *atherstoni* a fait l'objet d'un travail séparé dont les résultats préliminaires ont été présentés lors du VI° congrès de la Société paléontologique espagnole (Bulot & Company, 1990).

Répartition stratigraphique et géographique : Dans l'Arc de Castellane, l'acmée de *O*. (*O*.) guebhardi se situe dans les "bancs à Karakaschiceras " sous-jacents à la Petite Lumachelle, ce qui correspond à la partie sommitale de la zone à Campylotoxus. Le morphotype companyi est restreint à la zone à Verrucosum du Sud-Est de la France et des Cordillères bétiques (Espagne); quand au morphotype hollwedensis (= "Proastieria" sensu Stolley, 1937), il est connu du Jura franco-suisse ("Astieria mergel") et du Bassin de Basse-Saxe (zone à Hollwedensis). En Suisse, en France et en Espagne, cette espèce est restreinte aux séries de bordure de plate-forme. Une importante population d'O. (O.) guebhardi du Bassin d'Essaouira au Maroc est en cours d'étude (M. Etachfini, Univ. Marrakech); les résultats préliminaires (communication personnelle) confirment la succession des morphotypes reconnue dans le Sud-Est de la France.

Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai (RODIGHIERO, 1919)

Pl. 3, fig. 21-22 et Pl. 4, fig. 1-8

- v 1919 Astieria balestrai RODIGHIERO, p. 84, pl. 9, fig. 10 uniquement.
- v 1987 Olcostephanus balestrai RODIGHIERO; Company, p. 170-172, pl. 17, fig. 1-8.
- v p. p. 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis KILIAN; Autran, p. 137-139, pl. 6, fig. 4-5.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. variegatus PAQUIER; Autran, p. 150, pl. 8, fig. 6.
- v 1990 Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai RODIGHIERO; Thieuloy, Fuhr & Bulot, pl. 5, fig. 4-5.

Type : Par désignation subséquente (Company, 1987), le lectotype est l'exemplaire figuré par Rodighiero (1968, pl. 9, fig. 10) provenant du Néocomien de Collalto di Solagna (Vicense, Italie) et déposé dans les collections de l'Université de Florence sous le numéro 1079E (coll. Secco n° M-409). Un moulage du lectotype est conservé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne (D = 70 à 80 mm), faiblement comprimé, à section subovale à subcirculaire dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical. Ombilic étroit (O/D = à). Rebord ombilical arrondi et mur vertical. Nombreuses côtes primaires courtes et peu marquées, se renflant en petits tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 3 à 4 côtes secondaires fines et nettement proverses qui se bifurquent régulièrement à différentes hauteurs sur les flancs. Absence quasi-totale de côtes intercalaires. Le péristome se compose d'un fort bourrelet oblique précedant une constriction étroite se prolongant en une courte visière.

Microconche de petite taille (D = $35 \ge 40 \text{ mm}$), comprimé, reproduisant l'ensemble des caractères ornementaux du macroconche. Les côtes secondaires sont plus fortes, les bifurcations moins nombreuses. Le péristome est orné de deux apophyses jugales longues et étroites.

Discussion :

Cette espèce occupe une position particulière au sein des populations d'Ocostephaninae du Valanginien supérieur de par son motif ornemental. Elle se distingue de *O. (O.) tenuituberculatus* par le plus grand nombre de tubercules péri-ombilicaux, la grande régularité des bifurcations des côtes secondaires et leur apparition à un stade ontogénique nettement plus précoce.

Son ornementation peut être confondue avec celle des tours internes de *O. (O.) sayni* et *O. (O.) variegatus*. Au delà des différences entre les côtes primaires qui son nettement plus marquées et rétroverses chez le groupe *sayni-variegatus*, elle s'écarte du premier par le plus grand nombre de côtes secondaires bifurquées et du second par le nombre nettement plus important de tubercules.

Parmi les formes décrites dans la littérature, seul *O. (O.) schafarziki* SOMOGYI présente un ensemble de caractère ornementaux similaire à *O. (O.) balestrai.* Cependant, l'incertitude quand à la position stratigraphique du taxon hongrois m'incite à la prudence quand à une synonymie possible.

Répartition stratigraphique et géographique: Limité à la Province méditerranéenne, l'acmée de cette espèce se situe dans la partie inférieure de la zone à Trinodosum (France) et de la zone à Pachydicranus (Espagne). Dans le Bassin vocontien, elle apparait dès le sommet de la zone à Verrucosum (Beaumugne). Bien que sa répartition soit ubiquiste entre les séries de bassin et de bordure de plate-forme dans l'horizon à nicklesi, elle ne semble persister dans la partie supérieure de la zone à Trinodosum que dans le bassin.

Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi WIEDMANN & DIENI, 1968

Pl. 4, fig. 9-21 et pl. 5, fig. 1-16

pars 1887 - Ammonites astierianus d'ORBIGNY; Mallada, p. 33, pl. 10, fig. 5-6; non fig.

1-4.

- pars 1890 Holcostephanus hispanicus MALLADA; Nickles, p. 22-24, pl. 2, fig. 4 et 7?.
- v 1968 Olcostephanus (Subastieria) nickesi WIEDMANN & DIENI, p. 97, pl. 12, fig. 4, pl. 15, fig. 1-3.
- v 1977 Olcostephanus (Lemurostephanus) sanctifirmiensis THIEULOY, p. 432, pl. 3, fig. 6, pl. 9, fig. 21-26.
- v 1977 Olcostephanus (Lemurostephanus) aff. sanctifirmiensis THIEULOY, p. 433, pl. 9, fig. 27.
- v 1982 Olcostephanus sanctifirmiensis THIEULOY; Company, pl. 1, fig. 3.
- v 1987 Olcostephanus sanctifirmiensis THIEULOY; Company, p. 172-173, pl. 16, fig. 12-14, pl. 19, fig. 18.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) permolestus (LEANZA); Autran, p. 122-124, pl. 4, fig. 2.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. quadripartitus (LEANZA); Autran, p. 124-125, pl. 4, fig. 3.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) thieuloyi AUTRAN, p. 126-128, pl. 4, fig. 6-7.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) sanctifirmiensis THIEULOY; Autran, p. 128-129, pl. 3, fig. 14 et pl. 4, fig. 8-9.
- v 1990 Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi WIEDMANN & DIENI; Thieuloy, Fuhr & Bulot, pl. 5, fig. 6-8.

Type : Par désignation originelle, l'holotype est l'exemplaire figuré par Wiedmann et Dieni (1968, pl. 15, fig. 3), conservé dans les collections de l'Université de Tübingen sous le numéro GPIT ce 1315/78 et provenant du Valanginien supérieur de La Querola (Cocentaina, province d' Alicante, Espagne). Un moulage de l'holotype est conservé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne (D = 75 à 90 mm), comprimé, à section subcirculaire dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical. Ombilic moyennement large (O/D = 0,34 à 0,38). Rebord ombilical arrondi et mur vertical. Nombreuses côtes primaires assez marquées, se renflant en petits tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 3 à 4 côtes secondaires fines et flexueuses qui se bifurquent irrégulièrement à différentes hauteurs sur les flancs. Absence quasi-totale de côtes intercalaires.

Microconche de petite taille (D = 25 à 40 mm), comprimé, à section coronatiforme et ombilic large (O/D = 0,35 à 0,40). L'ornementation est composite. Sur les tours internes, elles se compose de nombreuses côtes primaires assez marquées, se renflant en petits tubercules péri-ombilicaux punctiformes d'où partent des faisceaux de 2 à 3 côtes secondaires fines et flexueuses. Sur la chambre d'habitation, la costulation secondaire devient plus fine et la section des tours est subovale. Le péristome est orné de deux apophyses jugales.

Variabilité :

Elle affecte surtout le nombre, la force et la rigidité des côtes secondaires chez le microconche. Ceci a conduit Thieuloy (1977), puis Autran (1989) à créer respectivement O. (O.) sanctifirmiensis et O. (O.) thieuloyi pour des morphotypes à densité costale moins importante que chez les syntypes de Wiedmann et Dieni (1968). La collecte de nombreux échantillons a montré que toutes les stades intermédiaires existent entre ces trois morphologies (Pl. 4 et 5).

Bien qu'il n'y est pas de décalage dans l'apparition des différents types d'ornementation, le morphotype *thieuloyi* persiste dans l'horizon à furcillata dans les faciès de plate-forme.

Discussion :

Les macroconches de O. (O.) nicklesi présentent de grandes affinités avec ceux de O. (O.) balestrai dont ils se distinguent cependant sans difficulté par leur ombilic large et leurs côtes secondaires plus flexueuses et très irrégulièrement bifurquées. Ils sont figurés ici pour la première fois.

Il me semble que les individus décris et figurés par Autran comme O. (O.) permolestus et O. (O.) quadripartitus correspondent à des macroconches de O. (O.) nicklesi (comparer l'individu de la Pl. 4, fig. 2 in Autran, 1989 avec les figures 9-10 de la planche 4 de ce mémoire).

Récement, Kvantaliani & Sakharov (1986) ont décrit, sous le nom *O. (O.) nikolovi* un petit échantillon à large ombilic et côtes secondaires bifurquées irrégulièrement qui pourrait correspondre aux tours internes d'un macroconche de *O. (O.) nicklesi.*

Parmi les formes de la littérature, seul *O. (O.) psilostomus* var. veneto (Rodighiero, 1919) pourrait être un microconche de *O. (O.) nicklesi* avec lequel il partage l'ouverture de l'ombilic et la flexuosité des côtes secondaires. Une fois de plus l'incertude sur la position stratigraphique de cette forme laisse un doute quant à la synonymie.

Répartition stratigraphique et géographique : Limitée à la Province méditerranéenne, cette espèce n'a été trouvé jusqu'à présent que dans la partie inférieure de la zone à Trinodosum (France) et de la zone à Pachydicranus (Espagne) où elle caractérise un horizon biostratigraphique (horizon à nicklesi).

De rares échantillons ont été signalés en Sardaigne (Wiedmann et Dieni, 1968), en Tchécoslovaquie (Vasiceck, communication personnelle, 1990) et en Hongrie (Bulot, données inédites, 1989). Tout comme *O. (O.) balestrai*, sa répartition est ubiquiste entre les séries de bassin et de bordure de plate-forme pendant l'horizon à nicklesi, mais alors que *O. (O.) nicklesi* disparait des séries de bassin à la fin de cette unité, son morphotype *thieuloyi* persiste dans l'horizon à furcillata sur les bordures de plate-forme.

Olcostephanus (Olcostephanus) balkanicus (TZANKOV, 1942)

Pl. 11, fig. 3-13

- v ? 1850 Ammonites mitreanus d'ORBIGNY, p. 65.
- v ? 1850 Ammonites mitreanus d'ORBIGNY; Cottreau, p. 49, pl. 7, fig. 12-14.
 - 1944 Rogersites balkanicus TZANKOV, p. 203, pl. 9, fig. 4-6.
 - 1967 Subastieria balkanica (TZANKOV); Dimitrova, p. 96, pl. 46, fig. 3, pl. 47, fig. 4.
 - 1976 Subastieria balkanica (TZANKOV); Mandov, p. 72, pl. 11, fig. 2.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) stephanophorus MATHERON; Autran, p. 151-152, pl. 9, fig. 5 et pl. 10, fig. 1.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. balkanicus (TZANKOV); Autran, p. 152-154, pl. 9, fig. 3-4.
- v 1989 Olcostephanus stephanophorus (MATH.); Bulot & Autran, p. 17, pl. 1, fig. 6-7.

Type: Par monotypie et par désignation subséquente (Dimitrova, 1967), le lectotype est l'exemplaire figuré par Tzankov (1942, pl. 9, fig. 4), conservé dans les collections de l'Université de Sofia sous le numéro Cr1 1737 et provenant de "l'Hauterivien" de (Bulgarie). Il a été refiguré par Dimitrova (1967, pl. 46, fig. 3).

Diagnose :

Ammonites cadicônes, moyennement évolutes (O/D = 0,33 à 0,35) à section surbaissée nettement plus large que haute (E /H = 1,83 à 2,10). Ombilic profond en forme d'entonnoir. Côtes primaires radiales se terminant par un tubercule punctiforme sur le rebord ombilical d'où partent des faisceaux de 3-4 côtes secondaires fines. 1-2 côtes intercalaires entre deux faisceaux successifs. 1 ou 2 constrictions profondes par tour.

Variabilité:

Cette espèce à la longevité remarquable présente une tendance à l'ouverture de l'ombilic avec le temps. Les premières formes rapportables à l'espèce de Tzankov (Pl. 11, fig. 3-4, partie supérieure de la zone à Verrucosum) sont des sphérocônes globuleux de taille moyenne à ombilic étroit et côtes relativement fortes qui ne sont pas sans rappeler les tours internes de son ancètre O. (O.) guebhardí.

Dès la base de la zone à Trinodosum, le port coronatiforme de la section se réalise et conduit à l'ouverture de l'ombilic qui s'accompagne d'un redressement des côtes primaires et de l'individualisation de tubercules proéminents. Cette morphologie va rester stable jusqu'à la disparition de l'espèce, la variabilité n'affectant plus l'épaisseur de la section et l'ouverture de l'ombilic.

Dimorphisme

L'essentiel du matériel étudié provenant du Valanginien supérieur-Hauterivien basal condensé de la coupe de Clausson (Peyroules, 06), il n'a pas été possible de mettre en évidence avec certitude un dimorphisme au sein de cet espèce. Cependant, il existe dans la population étudiée des individus de petite taille dont la morphologie générale est proche 0. (0.) balkanicus "forme type", mais qui en diffèrent leur faible nombre de côtes secondaires et leur section plus étroite (pl. 11, fig. 8-10). Ces spécimens pourraient correspondrent aux microconches de O. (O.) balkanicus.

Discussion :

O. (O.) balkanicus se distingue des derniers *O. (O.) guebhardi* morphotype *querolensis* de la zone à Verrucosum par sa forme globuleuse et sa costulation plus forte et grossière.

O. (O.) mitreanus (d'ORBIGNY, 1850) a été décrit à partir de deux exemplaires phosphatés provenant d'un horizon condensé de la localité historique d'Escragnoles. Thieuloy (1977) a désigné comme lectotype de l'espèce la forme microconche refigurée par Cottreau (1938). L'autre échantillon, un macroconche désigné comme paralectotype par Cooper (1981), peut aisement s'intégrer dans les populations de *O. (O.) balkanicus* de l'Arc de Castellane. Si l'identité entre les deux syntypes de d'Orbigny est réelle, le lectotype deviendrait le microconche de *O. (O.) balkanicus* et les deux espèces tomberaient alors en synonymie. Cependant, je n'ai encore jamais pu trouver de microconches de *O. (O.) mittreanus* dans des séries suffisement dilatées pour que la contemporanité des deux formes soit formellement reconnue.

O. (O.) carpathicus (JEKELIUS, 1913) n'est connu que par un seul exemplaire provenant

de Brasso (Roumanie). Son âge Valanginien terminal-Hauterivien basal probable est suggeré par son association avec *Eleniceras transsylvaticum* (JEKELIUS, 1913) dans la localité type. Il pourrait être un morphotype robuste de *O. (O.) balkanicus*. Cependant, sa position exentrée par rapport à la structure morphologique des populations françaises d'*O. (O.) balkanicus* et le doute sur sa position stratigraphique exacte me conduit à rester prudent quant à son statut taxinomique.

C'est avec *O. (O.) stephanophorus* que *O. (O.) balkanicus* présente la plus grande homéomorphie. Ce sont ces affinités (port cadicône de la section et constrictions) qui m'avait conduit à identifier (Bulot & Autran, 1989) les deux échantillons du niveau condensé de Peyroules (zone à Trinodosum-zone à Radiatus) avec l'espèce de Matheron. En fait, ces deux individus s'intégrent parfaitement dans la population de *O. balkanicus* qui diffère de *O. stephanophorus* par son ombilic plus large et sa section moins surbaissée.

Répartition stratigraphique et géographique : Limité à la province méditerranéenne, cette espèce est fréquente dans les niveaux condensés (Valanginien supérieur à Hauterivien basal) de la région de Peyroules (Autran, 1989). Cependant, il m'a été possible de trouver des individus rapportables à ce taxon dans les séries plus dilatées de Rougon-La Palud (Valanginien supérieur, sommet de la zone à Verrucosum à Hauterivien inférieur, zone à Radiatus).

En Bulgarie, *O. (O.) balkanicus* a été trouvé en association avec *Himantoceras* gr. *trinodosum* (Mandov, 1976). En France, cette espèce semble inféodée au bordures de plate-forme.

Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus (WEGNER, 1909)

Pl. 10, fig. 5-10

- v 1878 Olcostephanus astierianus (d'ORB); Bayle, pl. 55, fig. 2 uniquement.
- v 1901 Holcostephanus sayni KILIAN; Sarasin & Schondelmayer, pl. 4, fig. 2-3.
- v 1902 Holcostephanus (Astieria) atherstoni (SHARPE); Kilian, p. 865, pl. 57, fig. 1.
- v 1908 Astieria guebhardi KILIAN; Baumberger, p. 12-14, pl. 25, fig. 3.
- v 1908 Astieria sayni KILIAN; Baumberger, pl. 25, fig. 1-2.
- v 1909 Astieria atherstoni var. densicostatus WEGNER, p. 31, pl. 1, fig. 3.
- v 1910 Astieria sayni KILIAN; Baumberger, p. 7-9, pl. 28, fig. 2-3 et Text-fig 149A.
 - ? 1942 Rogersites atherstoni var. densicostatus WEGNER; Tzankov, p., pl. 9, fig. 1-3.
 - ? 1967 Olcostephanus (Rogersites) atherstoni var. densicostatus WEGNER; Dimitrova, p. 96, pl. 47, fig. 3.
- v 1979 Olcostephanus (Olcostephanus) sayni KILIAN; Thieuloy, p. 59, fig. 14.
- v 1981 Olcostephanus (Olcostephanus) aff. atherstoni densicostatus (WEGNER); Kemper & al., p. 272, pl. 36, fig. 1-2.
- v 1981 Olcostephanus (Olcostephanus) sp. (atherstoni group); Kemper & al., pl. 36, fig. 11-12.
- v non 1985 Olcostephanus densicostatus WEGNER; Company, p. 118, pl. 1, fig. 3-7.
- v non 1987 Olcostephanus densicostatus WEGNER; Company, p. 169-170, pl. 15, fig. 1-8, pl. 19, fig 16-17.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus (WEGNER); Autran, p. 133-134, pl. 6, fig. 1.

- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) victoris SPATH; Autran, p. 139-140, pl. 7, fig. 1.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) fascigerus SPATH; Autran, p. 141-142, pl. 7, fig. 1.
- v p. p. 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) sphaeroidalis (SPATH); Autran, p. 144-145, pl. 9, fig. 1-2.
- v p. p. 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. catulloi (SPATH); Autran, p. 148-149, pl. 8, fig. 4-5.

Type : Par monotypie, l'échantillon figuré par WEGNER (1909, p. 31, pl. 1, fig. 3), déposé sous le numéro ID 267 dans les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Guebhard), provenant du Valanginien d'Escragnoles (Alpes-Maritimes). Un moulage de l'holotype est déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Coquille de taille moyenne (D = 55 à 70 mm), discoîde, moyennement comprimée, dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; ventre arrondi ayant tendance à s'applatir; flancs faiblement convexes dessinant une section subovale légerement plus large que haute. Ombilic moyennement large (O/D = 0,27 à 0,32) à rebord ombilical arrondi et mur vertical. Ornementation composée de côtes primaires assez marquées et légèrement proverses qui se soulèvent en petits tubercules proéminents sur le bord ombilical; de ces tubercules partent des faisceaux de 4-5 côtes secondaires radiales à légèrement proverses; entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers interne des flancs. Sur la chambre d'habitation, les côtes secondaires se bifurquent irrégulièrement.

Variabilité

Elle affecte principalement la forme de la section qui peut être subogivale (forme type) à subcirculaire (Pl. 10, fig. 3-4) et la densité de la costulation.

La grande plasticité de cette espèce a poussé Autran (1989) à reconnaitre dans la faune de Clausson plusieurs espèces typologiques du Salt Range (Pakistan): *O. (O.) fascigerus* Spath et *O. (O.) victoris* Spath. Fatmi (1977), puis Cooper (1981 et communication personnelle) admettent des affinités entre ces espèces et les formes du groupe sakalavensis-salinarius (Besairie).

Depuis, Bulot & Company (1990) ont montré qu'il existait au passage Valanginien-Hauterivien un stade évolutif au sein du "groupe *atherstoni*" dont la caractéristique est la densité costale élevée, la proéminence des tubercules péri-ombilicaux et la bifurcation des côtes sur la partie adorale de la chambre d'habitation (chronocline "densicostatus").

Ce sont ces faunes d'Olcostephanidae qui ont été décrites dans les différentes régions étudiées (Pakistan, Madagascar, Mexique, ...) sous une profusion de dénomination différentes. Une étude comparative détaillée de la variabilité de ces différentes faunes conduirait certainement à réduire le nombre de taxons utilisés.

Dimorphisme et position taxinomique et stratigraphique de O. (O.) psilostomus (Neumayr & Uhlig) :

Aux cotés des formes types d'*O. (O.) densicostatus,* on trouve dans les horizons condensés de l'Arc de Castellane des individus de petite taille (PI. 10, fig. 7-10) que de plusieurs auteurs (Thieuloy, 1979, Autran, 1989, ...) ont interprétés comme des *O. (O.) psilostomus.* Ces specimens montrent de grandes affinités avec les microconches de *O. (O.) guebhardi*.

Kemper & al. (1981) considère *O. (O.) psilostomus* comme une forme du passage Valanginien-Hauterivien alors que selon Neumayr & Uhlig (1881) et Koenen (1902), l'holotype de ce taxon provient de Hoheneggelsen (Valanginien moyen, zone à Hollwedensis) et que Stolley (1937) signale des spécimens affines en association avec *O. (O.) guebhardi* morphotype *Hollwedensis* (= "*Proastieria*" sensu Stolley, 1937).

Kemper & al. (1981) admettent un âge Valanginien terminal - Hauterivien basal pour O. (O.) psilostomus pour trois raisons principales:

- En suisse *O. (O.) leptoplanus* (Baumberger) (= *O. (O.) psilostomus* var. *picteti* Wegner, 1909) provient des "Marnes à Astieria" c'est à dire du Valanginien terminal;

-En Argentine, Riccardi & al. (1971) ont décrit plusieurs *O. (O.) psilostomus* qu'ils considèrent comme des microconches d'*O. (O.) atherstoni* d'âge Valanginien terminal - Hauterivien basal;

- En Allemagne du Nord, Neumayr & Uhligh (1881) et Koenen (1902) ont signalé *O. (O.)* psilostomus à Hilsbornsgrund et Stadthagen, deux localités d'âge Valanginien terminal - Hauterivien basal.

J'ai montré depuis (Bulot, 1990a) que la faune des marnes "Marnes à Astieria" est pratiquement équivalente à celle de la zone à Hollwedensis (*O. (O.) leptoplanus* étant un microconche de *O. (O.) guebhardi* morphotype *hollwedensis*). De plus, l'association *Leopoldia attenuata - O. (O.) atherstoni* décrite par Ricardi & al. (1981) est une faune d'âge Valanginien "moyen" car *L. attenuata* est en fait un *Karakaschiceras*. Ainsi, rien n'empèche l'existence de microconches de type "*psilostomus*" au sein de la faune à "*Proastieria*".

En ce qui concerne les échantillons allemands indubitablement hauteriviens, ils soulignent une fois de plus l'extrème difficulté à distinguer les différents microconches au sein du groupe "atherstoni " comme l'a déjà signalé Cooper (1981). Rappelons que chez certaines ammonites jurassiques plusieurs macroconches "partagent" le même microconche (Contini & al., 1984) et que selon toute vraisemblance les microconches de la lignée guebhardidensicostatus sont pratiquement impossible à distinguer les uns des autres si les macroconches associés sont absents.

Discussion :

O. (O.) densicostatus se distingue de *O. (O.) guebhardi* morphotype *querolensis* par la présence de côtes secondaires bifurquées sur la chambre d'habitation (les secondaires ne se bifurquent pas chez *O. (O.) guebhardi*), la moins grande inflexion des côtes primaires sur le mur ombilical, par l'individualisation de tubercules proéminents (par opposition aux renflements longitudinaux des côtes primaires chez *O. (O.) guebhardi*) et par la taille généralement plus petite atteinte par l'adulte.

Aux cotés de *O. (O.) densicostatus*, il est possible de reconnaitre un ensemble de formes que nous rapportons à *O. (O.)* gr. *convolutus-ventricosus*, qui se distingue de l'espèce de Wegner par une allure plus renflée et une section plus déprimée, ainsi qu'une costulation secondaire plus robuste et moins dense.

Les individus rapportés à O. (O.) sayni par Sarasin & Schondelmayer (1901) et Baumberger (1908-1910) se distinguent de l'holotype désigné par KILIAN par l'irrégularité des bifurcations des côtes secondaires qui ne s'expriment que sur la partie adorale de la chambre d'habitation caractère typique de *O. (O.) densicostatus*. Rappelons içi que chez *O. (O.) sayni* forme type, une côte secondaire par faisceau se bifurque et que ce phénomène affecte les tours internes.

De même, O. (O.) filosus (BAUMBERGER) par sa costulation secondaire fine et dense se rapporte à O. (O.) densicostatus, les différences dans la forme de la section se sort pas de la variabilité intraspécifique de l'espèce de Wegner.

Répartition stratigraphique et géographique : Cette espèce est très fréquente dans les niveaux condensés (Valanginien inférieur à Hauterivien basal) de l'Arc de Castellane; il m'a été possible de la retrouver dans les séries dilatées du Bassin vocontien (Valanginien supérieur, partie supérieure de la zone à Callidiscus à Hauterivien inférieur, base de la zone à Radiatus). Elle est connue avec certitude de Suisse et du Sud-Est de la France dans la province méditerranéenne, ainsi que des "Astieria schichten" (Valanginien terminal et Hauterivien basal) du Lincolnshire (Angleterre) et du Bassin de Basse-Saxe (Nord de l'Allemagne).

Olcostephanus (Olcostephanus) gr. ventricosus-convolutus (von KOENEN, 1902)

Pl. 10, fig. 11-16

v v v v	1907 - Astieria psilostoma NEUMAYR; Baumberger, p. 7, pl. 14, fig. 6. 1907 - Astieria atherstoni SHARPE; Baumberger, p. 39 et 46, pl. 24, fig. 4 1908 - Astieria guebhardi KILIAN; Baumberger, p. 12-14, pl. 25, fig. 3 1908 - Astieria rigida BAUMBERGER, p. 7, pl. 28, fig. 1. 1981 - Okostephanus (Bogersite) sp. (nsilostomus, group); Kemper & al., pl. 36
v	fig. 3-4.
v	1981 - <i>Olcostephanus (Olcostephanus)</i> sp. (<i>atherstoni</i> group); Kemper & al., pl. 37, fig. 7-8.
v p. p.	1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) atherstoni (SHARPE); Autran, p. 131- 133, pl. 5, fig. 1 et 4.
v p. p.	1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) globosus SPATH; Autran, p. 135-137, pl. 6, fig. 3.
v p. p.	1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) baini (SHARPE); Autran, p. 135-137, pl. 7, fig. 3.
v p. p.	1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) sphaeroidalis (SPATH); Autran, p. 144- 146, pl. 8, fig. 7.
v	1989 - Olcostephanus (Olcostephanus) ventricosus (Von KOENEN); Autran, p. 146-148, pl. 8, fig. 2.

Description

Il existe dans les horizons condensés (Valanginien terminal à Hauterivien basal) de la plate-forme nord-provencale un groupe d'*Olcostephanus* renflés à costulation rigide qui s'apparente indéniablement aux espèces de von KOENEN.

Coquille de taille moyenne (D = 55 à 70 mm), globuleuse, plus ou moins déprimée dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; section subcirculaire nettement plus large que haute. Ombilic moyennement large (O/D = 0.27 à 0.32) à rebord ombilical

arrondi et mur vertical. Ornementation composée de côtes primaires peu marquées et subradiales qui se soulèvent en forts tubercules sur le bord ombilical; de ces tubercules partent des faisceaux de 4-5 côtes secondaires radiales à légèrement proverses et se bifurquant occasionellement sur la chambre d'habitation. Entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers interne des flancs.

Dimorphisme : L'essentiel du matériel étudié provenant du Valanginien supérieur-Hauterivien basal condensé de la coupe de Clausson (Peyroules, 06), il n'a pas été possible de mettre en évidence avec certitude un dimorphisme au sein de cette espèce. Selon toute vraisemblance c'est parmi les formes de type "*psilostomus* " discutées plus haut que se trouve le microconche de ce groupe.

Discussion :

L'identité morphologique entre les formes françaises et les "vrais" *O. (O.) ventricosus* (von KOENEN) et *O. (O.) convolutus* (von KOENEN) n'est pas parfaitement réalisée. D'une manière générale les individus du Sud-Est de la France sont plus globuleux et de taille adulte plus petite que leur homologues de Basse-Saxe. Cependant, les *Olcostephanus* allemands ne sont connus que par un tout petit nombre de specimens figurés et leur variation intraspécifique reste méconnue: La comparaison détaillée de la structure des populations allemandes et françaises fera l'objet d'un travail ultérieur.

Les Olcostephanus du groupe ventricosus-convolutus se distinguent principalement de O. (O.) densicostatus par leur costulation secondaire nettement moins fine et dense. Néanmoins, il existe au sein des faunes du Sud-Est de la France des individus intermédiaires entre ces deux formes. L'essentiel du matériel de comparaison à ma disposition provenant d'horizons condensés, il ne m'a pas été possible de déterminer si cette différence de densité de costulation s'inscrit dans le cadre d'une modification évolutive de l'ornementation ou dans le cadre de la variation intraspécifique. Je propose toutefois de conserver les deux taxons du fait qu'à ce jour, le groupe ventricosus-convolutus semble exclusivement limité aux faciès de bordure de plate-forme, ce qui suggère une spécificité écologique de ces formes.

Les affinités des spécimens de BAUMBERGER cités dans ma synonymie avec *O. (O.)* ventricosus et *O. (O.) convolutus* ont déjà été soulignées par COOPER, 1981 (p. 300-304) et par KEMPER & al., 1981 (p. 270-273). Il s'agit principalement de la forme de la section et de la rigidité de la costulation que l'on retrouve d'ailleurs chez les spécimens français du groupe.

Répartition stratigraphique et géographique : Ce groupe est très fréquent dans les niveaux condensés (Valanginien inférieur à Hauterivien basal) de la région de Peyroules et me semble absent des séries dilatées du Bassin vocontien (Valanginien supérieur, sommet de la zone à Callidíscus à Hauterivien inférieur, base de la zone à Radiatus).

Il est connu avec certitude de Suisse et du Sud-Est de la France dans la province méditerranéenne, ainsi que des "Astieria schichten" (Valanginien terminal et Hauterivien basal) du Yorkshire (Angleterre) et du Bassin de Basse-Saxe (Nord de l'Allemagne).

Quensel (1988) a récemment proposé une zone à Paucinodum pour remplacer la zone à Astieria dans la zonation nord-européenne. Pour cette auteur, cette nouvelle unité biostratigraphique représente correspond à la base de l'Hauterivien en Alemagne du Nord. C'est de ce niveau que proviennent la plupart des *O. (O.) ventricosus* de Basse-Saxe.

Olcostephanus (Olcostephanus) sayni KILIAN, 1895

Pl. 13, fig. 1-6

 v 1840 - Ammonites astierianus d'ORBIGNY, p., pl. 28, fig. 4 uniquement. v 1878 - Olcostephanus astierianus (d'ORB), Bayle, pl. 55, fig. 3 uniquement. v 1892 - Astieria astieri (d'ORB); Pavlow, p. 494, pl. 27 (10), fig. 15. v 1895 - Holcostephanus sayni KILIAN, p. 976. v non 1901 - Holcostephanus sayni KILIAN; Sarasin & Schondelmayer, p., pl. 4, fig. 2-3. v non 1908 - Astieria sayni KILIAN; Baumberger, p. , pl. 25, fig. 1-2. v 1910 - Astieria sayni KILIAN; Baumberger, p. 7-9, pl. 28, fig. 2-3 et Text-fig
v = 2 1923 - Astigria of astigri PAVI OW (non d'ORB): Böse n 71-74 nl 1 fig 1.4
v = 1923 - Asterna - Ch. asterna - (Actional 2) cubfilosus SPATH n 76
non 1042 - Actionia couni - KILLAN: Trankou n. 196 197 nl. 2. fig. 2
Holi 1942 - Ashena Sayni - Kilikiy, izankov, p. 100-107, pl. 2, ilg. 2.
1942 - Astieria variegata PAQUIER, Izankov, p. 189, pl. 4, fig. 4.
non 1967 - Olcostephanus (Olcostephanus) sayni KILIAN; Dimitrova, p. 92, pl. 45, fig.
4.
1967 - Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER; Dimitrova, p. 92, pl.
44 fin 3
2 1976 - Okrostenbarus (Okrostenbarus) savni Kli IAN: Mandov n 71 nl 11 fin
: 1970 - Oloostephanus (Oloostephanus / Sayni Michaildov, p. 71, pl. 11, lig.
v non 1979 - Olcostephanus (Olcostephanus) sayni KILIAN; Thieuloy, p. 59, fig. 14.
v 1981 - Olcostephanus sayni KILIAN; Cooper, p. 329 et 333, fig. 183.
v 1981 - Olcostephanus subfilosus SPATH; Cooper, p. 333-334, fig. 187.
v 1981 - Olcostephanus subfilosus SPATH : Kemper & al., p. 273, text-fig. 6a-b.
Type : Il s'agit de la variété à "côtes rapprochées" de l'Ammonites astierianus d'ORBIGNY,

1841 dont seule une partie de l'ornementation est figurée (pl. 28, fig. 4) désignée comme le type de l'espèce par Kilian (1895). Par désignation subséquente (Baumberger, 1910, pl. 28, fig. 2-3), le lectotype est l'exemplaire déposé sous le numéro R 3122 (coll. d'Orbigny n° 4836) dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Musée National d'Histoire Naturelle de Paris et provenant de l'Hauterivien inférieur de Castellane (Alpes de Haute-Provence, France). Il a récemment été refiguré par Cooper (1981, p. 332, fig. 183). Des moulages du lectotype sont conservés dans les collections de la Réserve géologique de Haute-Provence (coll. Bulot) et de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy).

Diagnose :

Ammonite de taille moyenne à grande (D = 55 à 100 mm), discoîde, moyennement comprimée dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; ventre arrondi ayant tendance à s'applatir; flancs faiblement convexes dessinant une section sub-ovale légèrement plus large que haute. Ombilic moyennement large (O/D = 0,30 à 0,32) à rebord ombilical arrondi et mur vertical.

Ornementation composée de côtes primaires peu marquées et subradiales qui se soulèvent en forts tubercules sur le bord ombilical; de ces tubercules partent des faisceaux de 4-5 côtes secondaires radiales à légèrement proverses dont une au moins se bifurque; entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers internes des flancs ; l'ensemble de la costulation traverse le ventre sans s'interrompre; le péristome se compose d'un profond sillon proverse bordé par deux fortes côtes.

Variabilité

Une petite population provenant des coupes du Synclinal de la Chateauneuf-les-Moustiers (La Palud, Alpes de Haute-Provence) permet d'appréhender l'évolution de la morphologie au cours de l'ontogénèse. Le reste du matériel collecté ou consulté m'a permis, après comparaison avec l'échantillon de réfèrence, de cerner la variabilité intraspécifique.

L'individu RGHP CIV 193 de petite taille (D = 40 mm) permet de reconnaitre l'ensemble des caractères juvéniles. La section est ogivale jusqu'au diamètre de 30 mm; l'ombilic est étroit (O/D = 0,26) et montre un mur vertical et élevé dont le rebord est relativement anguleux. L'ornementation fine et dense (70 côtes sur le dernier demi-tour) se compose de faisceaux de 5 côtes secondaires légèrement flexueuses et rarement bifurquées. Les tubercules péri-ombilicaux sont punctiformes, les côtes primaires bien marquées sur la totalité du mur ombilical.

Les spécimens RGHP CIV 80 et CIV 210 de taille moyenne (D de l'ordre de 55 mm) montrent une nette évolution de la forme de la section qui devient subogivale, de la costulation et de la tuberculation qui se renforcent et s'espacent et de l'ombilic qui s'ouvre (O/D = 0,28 à 0,29). De plus la bifurcation d'une secondaire par faisceau devient un caractère constant à partir de 40-45 mm de diamètre.

Les individus adultes CIV 122, CIV 201 et CIV 211 caractèrisent parfaitement l'espèce. A partir d'un diamètre de 60 mm, l'ombilic devient nettement évolute ($O/D = 0.32 \ge 0.34$); il laisse alors apparaitre le tiers inférieur des tours internes. Le mur ombilical s'arrondi et la section des tours devient sub-ovale.

La densité costale baisse sensiblement (60 côtes secondaires par demi-tour sur la chambre d'habitation); sur le quart adoral de la chambre d'habitation, les côtes primaires s'infléchissent nettement vers l'avant tandis que les tubercules tendent à s'atténuer. Chez les individus de grande taille, le nombre de côtes secondaires bifurquées augmente et les bifurcations affectent les côtes intercalaires.

O. (O.) sayni est une espèce à la morphologie adulte remarquablement stable, seules de légères variations affectent la forme de la section et la force des tubercules périombilicaux. Cependant, parmi la centaine de spécimens que j'ai pu étudier, deux individus s'écartent nettement de la forme type.

L'échantillon n° 171 (coll. Delanoy; banc 22U de la coupe du Collet des Boules, Peyroules -04; Pl. 13, fig. 4) est un individu de grande taille (D = 105 mm) dont la morphologie et l'ornementation originale sont intermédiaires avec celles de *O. (O.) variegatus*. De cette espèce, il possède la forme platycône, la tuberculation grossière et la bifurcation fréquente des côtes secondaires et intercalaires dès le début de la chambre d'habitation. Cependant, l'effacement de l'ornementation sur la loge d'habitation, caractéristique de *O. (O.) variegatus*, n'est pas réalisée sur cet individu.

L'échantillon n° 542 (coll. Thomel; Escragnoles 06; Pl. 13, fig. 5) est un individu de taille moyenne (D = 73 mm) qui montre un effacement de la tuberculation sur la partie adorale de la chambre d'habitation. De plus, les côtes secondaires montrent une nette tendance à naitre par paire des renflements péri-ombilicaux. Ces modifications tardives annonce très clairement l'ornementation de *O. (J.) jeannoti.*

Dimorphisme : Il ne m'a pas été possible de mettre en évidence le dimorphisme sexuel au sein de cette espèce du fait de la conservation médiocre de la plupart des échantillons qui ne présentent pratiquement jamais les caractères de l'ouverture buccale. Cependant, aux cotés

des formes de taille moyenne à section subogivale (PI; 13, fig. 6), se trouvent des individus de grande taille à section subcirculaire qui pourraient représenter le macroconche de cette espèce (PI. 13, fig. 1-2).

Discussion :

O. (O.) sayni se distingue de O. (O.) densicostatus par la régularité des bifurcations des côtes secondaires (au moins une par faisceau). O. (O.) balestrai présente un schéma ornemental proche de celui de O. (O.) sayní Kilian, cependant l'espèce de Rodighiero se distingue par ses côtes secondaires faibles et par le présence irrégulière des côtes intercalaires.

Les affinités entre *O. (O.) sayni* et *O. (O.) subfilosus* avait déjà été soulignées par Cooper (1981). La comparaison des tours internes des échantillons français avec les individus pyriteux du Yorkshire (Grande-Bretagne) (coll. Rawson) m'a convaincu de l'identité des deux espèces. Cette opinion étant renforcée par la découverte récente (Doyle, communication personnelle) d'un *O. (O.) sayni* incontestable dans le banc C9C à Speeton. Selon toute vraisemblance, les "*Subastieria*" de Spath [*O. (O.) sulcosus* (Pavlow) et *O. (O.) decipiens* (Spath)] correspondent aussi aux tours internes de formes renflées du groupe *sayni*, l'analyse détaillée de ce problème est en cours (Rawson, en cours et Bulot, Doyle & Rawson, en préparation).

Répartition stratigraphique et géographique : Hauterivien inférieur (partie supérieure de la zone à Loryi de la province méditérranéenne et sommet de la zone à Regale dans la province sud-boréale en Grande-Bretagne). Répartition ubiquiste dans les faciès de bassin et de bordure de plate-forme.

Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER, 1900

Pl. 14, fig. 1-5, Pl. 15, 1-7 et Pl. 16, fig. 1-8

v	1900 - Holcostephanus variegatus PAQUIER, p. II-III, pl. 7, fig. 1-2.
v	1907 - Astieria scissa BAUMBERGER, p. 29-31, pl. 24, fig. 3 et text-fig. 107.
v	1907 - Astieria latiflexa BAUMBERGER, p. 5-6, pl. 26, fig. 6 et text-fig. 120.
ν	1908 - Astieria singularis BAUMBERGER, p. 3-5, pl. 26, fig. 5 et text-fig. 119.
ν	1909 - Astieria klaatschi WEGNER, p. 38, pl. 16, fig. 1-2.
v	1910 - Astieria variegata PAQUIER; Baumberger, p. 9-10.
v	1914 - Astieria scissa BAUMBERGER; Zwierzycki, p. 57-58, pl. 6, fig. 20-21.
v	1914 - Astieria multistria ZWIERZYCKI, p. 53-55, pl. 6, fig. 6-9 et 16.
v	1914 - Holcostephanus crassus ZWIERZYCKI, p. 58-59, pl. 5, fig. 14.
	? 1938 - Astieria bosei RIEDEL, p. 10-12 , pl. 3, fig. 1-2, pl. 12, fig. 1.
	? 1938 - Astieria astieri (d'ORB); Riedel, p. 12-13, pl. 3, fig. 3-4, pl. 12, fig. 2.
	? 1938 - Astieria astieri (d'ORB); Riedel, p. 13-14, pl. 3, fig. 5-6, pl. 12, fig. 3.
	non 1944 - Astieria variegata PAQUIER; Tzankov, p. 189, pl. 4, fig. 4.
	? 1957 - Olcostephanus bosei (RIEDEL); Bürgl, pl. 4, fig. 4.
	non 1967 - Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER; Dimitrova, p. 92, pl.
	44, fig. 3.
۷	1971 - Olcostephanus (Rogersites) andartae THIEULOY, p. 27-28, pl. 2, fig. 1-3 et
	text-fig. 4.
۷	1981 - Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER; Cooper, p. 334-335,
	fig. 189.
۷	1981 - Olcostephanus bernardensis (LORY MS); Cooper, p. 206, fig. 49.

v	1981 - Olcostephanus lamberti	(KILIAN MS); Cooper, p. 207, fig. 53.
---	-------------------------------	---------------------------------------

- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. bernardensis (KILIAN MS); Doyle, p. 181, fig. 5a.
- v 1989 Olcostephanus (Olcostephanus) cf. singularis (BAUMBERGER); Doyle, p. 181, fig. 5c.
- v 1990 Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER morphotype latiflexus (BAUMBERGER); Bulot, pl. 2, fig. 1-2.
- v 1990 Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER; Bulot, pl. 2, fig. 3.
- v 1990 Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus PAQUIER morphotype singularis (BAUMBERGER); Bulot, pl. 3, fig. 1-5.

Type : Par désignation originelle, l'holotype est l'échantillon figuré par Paquier (1900, pl. 7, fig. 1), provenant de l'Hauterivien inférieur de Rosans (Hautes-Alpes, France). Il est déposé sous le numéro ID dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble. Un moulage du lectotype est déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose:

Coquille de taille moyenne à grande (D = 55 à 120 mm), subplatycône comprimée à cadicône déprimée dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; ventre arrondi. Ombilic moyennement large (O/D = 0,29 à 0,32) à très ouvert (O/D = 0,35 à 0,40), rebord ombilical arrondi et mur vertical.

Ornementation composite: chez le jeune, côtes primaires fines et subradiales qui se soulèvent en tubercules renflés d'où partent des faisceaux de 5-6 côtes secondaires radiales à légèrement flexueuses qui se bifurquent irrégulièrement; entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers internes des flancs.

A cette morphologie juvénile succède un stade à tubercules péri-ombilicaux massifs et à costulation grossière très régulièrement bifurquée. Enfin, sur la chambre d'habitation l'ornementation tend à s'effacer. Le diamètre d'apparition de ces différents stades est très variable d'un individu à l'autre.

Variabilité :

La grande variabilité intraspécifique de cette espèce a conduit les anciens auteurs à la création de nombreuses espèces typologiques. Parmi ces créations, *O. (O.) lamberti* et *O. (O.) bernardensis* correspondent à des morphotypes à acquisition tardive du stade à costulation secondaire effacée, tandis que *O. (O.) scissus* ne représente qu'en à lui que les tours internes de *O. (O.) variegatus*.

J'ai longtemps été tenté de traiter les formes renflées telles que O. (O.) andartae, O. (O.) singularis et O. (O.) latiflexus comme des espèces à part entière. Cependant les abondantes populations d'Olcostephanus réunies dans les coupes du synclinal de Chateauneufles-Moustiers et à Curnier qu'il existait toute les formes de passage entre les morphotypes globuleux et les O. (O.) variegatus typiques. De plus, le pourcentage de formes globuleuses n'est pas plus important dans les faciès de bordure de plate-forme que dans les séries du Bassin vocontien.

L'étude de la séquence ontogénétique des morphotypes andartae, latiflexus et singularis montrent simplement que les différents stades de l'ontogénèse définis précedement sont décalés par rapport à la séquence de la forme type. Ces morphotypes sont généralement de

plus grande taille que O. (O.) variegatus typique et le stade à costulation effacée est fugace voir absent, tandis que l'acquisition des bifurcations se fait à un plus grand diamètre. O. (O.) klaatschi correspond aux tours internes du morphotype singularis.

Enfin, l'ensemble des morphotypes sont synchrones et caractérisent l'horizon à variegatus (voir § Stratigraphie) en association avec les *Spitidiscus* du groupe *incertus*.

Dimorphisme

Aucun des échantillons étudiés ne présentent une ouverture portant des apophyses; je ne peux donc pas mettre en évidence avec certitude le dimorphisme sexuel au sein de cette espèce. Cependant, aux cotés des formes de grande taille dont l'ouverture est simple et sinueuse (PI.14, fig. 1), il existe des individus de taille moyenne dont le péristome est ornée d'une profonde constriction bordée par deux fortes côtes. De plus, ces microconches possibles ne montrent pas l'effacement de l'ornementation sur la loge d'habitation.

Discussion :

A l'âge adulte, *O. (O.) sayni* et *O. (O.) variegatus* se distinguent aisément; par contre les jeunes des deux espèces sont très proches et seul la tuberculation plus forte et plus espacée chez *O. (O.) variegatus* permet de les distinguer.

Zwierzycki (1914) a décris des Olcostephanus de Tanzanie [O. (O.) scissus, O. (O.) multistriatus et O. (O.) crassus] qui s'intègrent parfaitement dans la variabilité de O. (O.) variegatus. L'âge de cette faune est confirmée sans ambiguité par son association avec des Jeannoticeras du groupe jeannoti et des Spitidiscus du groupe subquadratus qui caractérisent l'horizon basal de la zone à Nodosoplicatum (cf. § Stratigraphie).

Parmi les espèces typologiques de la littérature, Riedel (1938) a figuré un ensemble d'Olcostephanus colombiens (O. (O.) bosei, O. (O.) astieri et O. (O.) aff. atherstoni) à tuberculation péri-ombilicale vigoureuse et espacée d'où partent des faisceaux de 5-7 côtes secondaires. Ces côtes secondaires ainsi que certaines intercalaires montrent des bifurcations (au moins une par faisceau). Depuis, Bürgl (1957) et Haas (1960) ont montré l'âge hauterivien de cette faune, tandis que Etayo Serna (1968) a précisé sa composition.

L'association d'Olcostephanus hauteriviens de Colombie comprend avec les O. (O.) bosei, affines à O. (O.) variegatus; des O. (O.) boussingaulti, forme renflée rappelant le morphotype andartae et des O. (? J.) delicatecostatus qui sont très probablement des Jeannoticeras. Des faunes tout à fait similaires existent au Pérou et au Mexique. Leur comparaison avec les faunes françaises fera l'objet de travaux ultérieurs.

Répartition stratigraphique et géographique : Hauterivien inférieur (base de la zone à Nodosoplicatum de la province méditérranéenne; sommet de la zone à Regale en Grande-Bretagne). Répartition ubiquiste dans les faciès de bassin et de bordure de plate-forme.

Sous-Genre Jeannoticeras Thieuloy, 1964

Espèce type : Ammonites jeannoti d'ORBIGNY, 1841 par désignation originelle.

Diagnose émendée:

Ammonites comprimées à globuleuses. Section des tours variable: ogivale à circulaire. Ornementation composée de côtes primaires fines et marquées se soulevant en faible bullae au dessus du rebord ombilical, de ces bullae partent des faisceaux de 2-3 fines côtes secondaires subradiales à proverses qui traversent le ventre sans s'interrompre. Les côtes secondaires peuvent se bifurquer sur les flancs et les côtes intercalaires sont fréquentes. Les bullae disparaisent sur la chambre d'habitation qui occupe approximativement les deux tiers du dernier tour. Le nombre de constrictions est variable, mais elles sont toujours absentes sur la loge d'habitation.

Sous-genre dimorphe: microconche de petite taille dont le péristome est orné d'apophyses jugales; macroconche de taille moyenne à grande dont le péristome se compose d'un fort bourrelet auquel succède une profonde constriction qui se prolonge en visière.

La ligne de suture est de type olcostéphanide, les éléments qui la composent sont étroits et faiblement découpés.

Distribution géographique : province méditerranéenne (du Caucase à la Péninsule Iberique et au Maroc), province indo-malgache (Tanzanie), province mexicaine (Mexique et Pérou), province nord-pacifique (Canada et USA) et province sud-boréale (Grande-Bretagne).

Répartition stratigraphique : Hauterivien inférieur (sommet de la zone à Loryi et base de la zone à Nodosoplicatum de la province méditérranéenne; sommet de la zone à Regale et base de la zone à Inversum dans la province sud-boréale; zone à Stantoni dans la province nord-pacifique).

Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti (d'ORBIGNY, 1841)

Pl. 17, fig. 1-8

- v 1841 Ammonites jeannoti d'ORBIGNY, p. 188, pl. 56, fig. 3-5.
- v 1909 Astieria jeannoti var. crassissima WEGNER, p. 27-28, pl. 17, fig. 1.
- v 1914 Astieria auriculata ZWIERZYCKI, p. 55-56, pl. 6, fig. 12-13, 17-19 et 22-23.
- v 1914 Holcostephanus frequens ZWIERZYCKI, p. 51-53, pl. 6, fig. 1-5, 10-11 et 14-15.
 - 1944 Astieria jeannoti (D'ORB); Tzankov, p. 189, pl. 1, fig. 1-2, pl. 2, fig. 1-2.
 - 1967 Olcostephanus (Olcostephanus) jeannoti PAQUIER; Dimitrova, p. 91, pl. 45, fig. 2, pl. 45, fig. 2.
 - 1976 Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti (d'ORB); Mandov, p. 71-72, pl. 12, fig. 1.
- v 1981 Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti (d'ORB); Cooper, p. 165, fig. 11.
- v 1989 Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti (d'ORB); Doyle, p. 181, fig. 5d-e.

Type : Par désignation subséquente (Cooper, 1981, p. 165, fig. 11C), le lectotype est l'exemplaire déposé sous le numéro R 3114 (coll. d'Orbigny n° 4865a) dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Musée National d'Histoire Naturelle de Paris et provenant de

l'Hauterivien inférieur de Serres (?) (Hautes-Alpes, France). Il a récemment été figuré par Cooper (1981, p. 165, fig. 11C). Des moulages du lectotype sont conservés dans les collections de la Réserve géologique de Haute-Provence (coll. Bulot) et de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy).

Diagnose :

Macroconche de taille moyenne à grande (D = 55 à 110 mm), comprimé à moyennement déprimé dont la plus grande largeur se trouve sur le rebord ombilical; ventre nettement arrondi; flancs convexes dessinant une section subogivale à subcirculaire. Ombilic moyennement large (O/D = 0,29 à 0,32) à rebord ombilical arrondi se raccordant doucement aux flancs. Ornementation composée de côtes primaires fines et subradiales qui se divisent sur le tiers interne des flancs en faisceaux de 2-3 côtes secondaires radiales à légèrement flexueuses qui se bifurquent occasionnellement; entre deux faisceaux successifs, 1-2 côtes intercalaires naissent sur le tiers internes des flancs. Le péristome se compose d'une forte côte précédant une profonde constriction proverse se prolongeant en visière.

Microconche de petite taille (D = 25 à 30 mm), comprimé, à section subogivale et à ombilic assez ouvert. Ornementation similaire à celle du macroconche, mais plus rigide et moins dense (2 côtes secondaires par faisceau et rares intercalaires) et faiblement tuberculée sur les tours internes. Le péristome porte de longues apophyses jugales en forme de spatule.

Variabilité :

L'existence de morphes renflés de *O. (J.) jeannoti* (PI. 16, fig. 3-5) a conduit Wegner (1909) à individualiser une variété *crassissima*. Comme dans la plupart des espèces d'*Olcostephanus* la forme et l'épaisseur de la section sont extêmement variable et il existe tous les intermédiaires entre les formes types et les formes renflées.

Certains individus (Pl. 16, fig. 8) montrent un ombilic un peu plus large et un enroulement à tendance serpenticône.

Discussion :

Dans sa monographie consacrée aux Olcostephaninae d'Afrique du Sud, Cooper (1981) rapporte à *Jeannoticeras* toutes les formes dont l'ornementation montrent l'absence de tubercules péri-ombilicaux: *O. (J.) frequens* (ZWIERZYCKI); *O. (J.) auriculatus* (ZWIERZYCKI); *O. (J.) pecki* IMLAY; *O. (J.) popenoei* IMLAY; *O. (J.) colorinensis* IMLAY; *O. (J.) neohispanica* (BOSE) et *O. (J.) aquilerae* (BOSE). Nous avons vu plus haut que tous ces taxons sont d'âge hauterivien.

Parmi eux, O. (J.) frequens et O. (J.) auriculatus des "Trigonnia schwarzi beds" de Tanzanie sont respectivement le macroconche et le microconche d'un même population qui s'inscrit sans problème dans la variabilité des populations françaises de O. (J.) jeannoti.

O. (J.) pecki et *O. (J.) popenoei* proviennent du sommet de la zone à *Buchia crassicolis* de la formation Myrtle de l'Orégon en association avec un Craspeditinae: *Homolsomites stantoni*. Depuis cette forme a été reconnue en Colombie britannique (Canada). De nouveau, il s'agit d'un couple microconche/macroconche, proche de *O. (O.) jeannoti*, mais qui se différencie des individus français par la grande taille atteinte par l'adulte. dans l'attente d'une meilleure connaissance de cette faune, il me semble souhaitable de conserver *O. (J.) pecki* comme une espèce géographique distincte (dont *O. (J.) popenoei* devient un synonyme).

Les Jeannoticeras du Mexique (O. (J.) colorinensis, O. (J.) neohispanica et O. (J.)

aquilerae) reposent le plus souvent sur des individus uniques et fragmentaires dont il est difficile de déterminer le statut spécifique réel. Seule la comparaison des faunes méxicaines, péruviennes et colombiennes avec les populations françaises permettrait de situer la position taxinomique des *Jeannoticeras* d'Amérique centrale par rapport au générotype.

Répartition stratigraphique et géographique : Hauterivien inférieur [sommet de la zone à Loryi (sous-zone à Jeannoti) et base de la zone à Nodosoplicatum de la province méditérranéenne; sommet de la zone à Regale et base de la zone à Inversum dans la province sud-boréale; zone à Stantoni dans la province nord-pacifique]. Répartition ubiquiste dans les faciès de bassin et de bordure de plate-forme.

Baronnites BULOT, COMPANY & THIEULOY, 1989

Espèce type : Saynoceras hirsutum FALLOT et TERMIER, 1923 par désignation originale.

Diagnose (Bulot & al., 1990) :

"Formes de petite taille, involutes à section trapézoidale modérément comprimée. L'ornementation consiste en une rangée de tubercules péri-ombilicaux d'où naissent des faisceaux de côtes qui se terminent sur le rebord ventral par des petits tubercules. Les tubercules ventraux sont opposés deux à deux de part et d'autre d'une bande siphonale lisse. La ligne de suture est du type olcostéphanide avec des éléments étroits et moyennement découpés. Genre micromorphe dont le péristome est apparement toujours orné de longues apophyses jugales".

Distribution géographique : Province méditerranéenne (France et Espagne)

Répartition stratigraphique : Sommet de la zone à Pertransiens et base de la zone à Campylotoxus.

Contenu générique : Baronnites hirsutus (Fallot & Termier, 1923) Baronnites chabrensis Bulot, Company & Thieuloy, 1990

Baronnites hirsutus (FALLOT et TERMIER, 1923)

Pl. 2, fig. 21-23

- 1910 Saynoceras hirsutum SAYN in litt.; Kilian, p. 199.
- v 1923 Saynoceras hirsutum SAYN in litt.; Fallot & Termier, p. 41, pl. 3, fig.14-15.
- v 1979 Saynoceras hirsutum FALLOT & TERMIER; Thieuloy, p. 48, pl. 3, fig. 1-4.
- v 1979 Saynoceras sp. 3. Thieuloy, p. 44, fig. 13.
- non 1986 Saynoceras cf. hirsutum FALLOT & TERMIER; Kvantaliani & Sakharov, p. 61, pl. 2, fig. 5.
- v 1987 Saynoceras ? hirsutum FALLOT & TERMIER; Company, p. 184, pl. 14, fig. 13; pl. 19, fig. 22.
- v 1990 Baronnites hirsutus FALLOT & TERMIER; Bulot & al., pl. 1, fig. 6-7, 13-15 et19-20.

Lectotype: Par désignation subséquente (Company, 1987), le lectotype est l'échantillon figuré par Fallot et Termier (1923, pl. 3, fig. 14 et 15a), déposé sous le numéro ID 272

dans les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Lambert), provenant du Valanginien inférieur de Chateauneuf de Chabre (Hautes-Alpes, France). Un moulage de l'holotype est conservé dans les collections de l'Université de Grenade (coll. Company).

Diagnose (d'après Bulot & al., 1990) :

Ammonites de petite taille (D= 18-20 mm) modérement renflées et moyennement involutes à section trapézoidale; la plus grande épaisseur de la section se situe au niveau des tubercules ombilicaux. L'ombilic est en forme d'entonnoir et le mur ombilical est vertical. L'ornementation varie avec l'ontogénèse et présente trois stades successifs:

- tours internes lisses puis ornés de faisceaux de 2-3 côtes secondaires proverses issues d'un tubercule ombilical faiblement marqué; les côtes traversent le ventre sans s'interrompre mais montrent une tendance à l'effacement (stade "Olcostephanus"),

- à partir de 8-9 mm de diamètre, une bande siphonale lisse s'individualise, elle est bordée par deux rangées de tubercules issus de l'épaississement des côtes secondaires,

- au delà de 11-12 mm de diamètre, les côtes se regroupent en boucles qui donnent naissance à des tubercules épineux et recourbés vers l'arrière. Cette modification s'accompagne d'un redressement du mur ombilical qui donne à l'ombilic sa forme d'entonnoir, mais d'aucun changement dans la forme de la section. L'ornementation reste vigoureuse jusqu'à la fin de la chambre d'habitation.

La ligne de suture est de type olcostéphanide à élements étroits et moyennement découpés, son aspect général est très proche de celle d'Olcostephanus drumensis.

Variabilité

La variabilité intraspécifique de *B. hirsutus* affecte particulièrement la force des tubercules et de la costulation sur la chambre d'habitation (cf. Bulot & al., 1990, pl. 1, fig. 6, 7, 13, 15, 19 et 20).

Comme chez la plupart des espèces micromorphes d'Olcostephaninae, il n'a pas été possible de mettre en évidence le dimorphisme.

Répartition stratigraphique et géographique: Jusqu'à présent (Thieuloy, 1979 et Bulot & al., 1990), l'horizon à hirsutus était inclus dans son intégralité dans la zone à Pertransiens. La révision des faunes de Barret-le-bas a montré que l'acmé des *B. hirsutus* se situe dans la zone à Campylotoxus, ce qui s'accorde partfaitement avec la position de l'espèce en Espagne (base de la zone à Salinarius; Company, 1987)

Valanginien inférieur, sommet de la zone à Pertransiens et base de la zone à Campylotoxus (horizon à hirsutus). La répartition géographique de ce taxon est limitée à une petite partie du Bassin vocontien (Chaine Ventoux-Lure/Baronnies, France) et des Cordillères bétiques (Sierra de Quipar, Prov. de Grenade, Espagne).

Baronnites chabrensis BULOT, COMPANY et THIEULOY, 1989

v 1979 - Saynoceras sp. 4, Thieuloy, p. 44, fig. 13

v 1990 - Baronnites hirsutus FALLOT & TERMIER; Bulot & al., pl. 1, fig. 6-7, 13-15 et19-20. **Type**: Par désignation originale (Bulot & al., 1990), l'holotype est l'échantillon ID 10320 déposé dans les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Breistroffer), provenant du Valanginien inférieur (zone à Pertransiens) de Piloubeau (Chateauneuf-de-Chabre, Hautes-Alpes).

Diagnose (d'après Bulot & al., 1990) :

Ammonites planulées de section ovale, un peu plus hautes que larges (E = 0.90 à 0.96), à flancs faiblement convexes et à ventre étroit et arrondi. Ombilic moyennement large, (O/D = 0.31 à 0.33) à rebord faiblement penté, le mur est nettement arrondi. L'ornementation est composite:

- sur les tours internes: côtes simples, proverses, naissant isolément sur le pourtour péri-ombilical et franchissant la région ventrale en dessinant des convexités à fort relief; à l'approche de la loge d'habitation, un léger affaissement médian de ces convexités ventrales se manifeste.

- sur la loge d'habitation: le motif ornemental est caractérisé par l'effacement de la costulation sur la moitié interne des flancs, l'écartement et l'accentuation de l'inclinaison proverse des côtes. De plus, deux rangées de modestes tubercules ventraux opposés et à étirement radial apparaissent. Le stade à côtes en boucles n'est pas nettement représenté. A l'approche de l'ouverture, cette tuberculation et la costulation ont pratiquement disparu.

La ligne de suture est constituée d'élements à fragmentation peu évoluée, d'un curieux lobe latéral d'allure subbifide et de selles à troncs élargis et à têtes arrondies.

Variabilité : le faible nombre d'individus connus ne permet pas d'appréhender la variabilité intraspécifique et le dimorp^hisme au sein de cette espèce.

Discussion

L'importance de la largeur de l'ombilic, l'effacement adoral de la costulation et le caractère fugitif et modéré de la tuberculation ventrale, permettent de distinguer aisement ce taxon de toutes les autres espèces des genres *Baronnites* et *Saynoceras*. La costulation juvénile et la disposition de la tuberculation justifient l'attribution de cette espèce au premier des deux genres cités. En outre, l'existence au sein des populations de *B. hirsutus* de rares individus à section étroite et à large ombilic, rangés par Thieuloy dans le genre *Saynoceras* (*Saynoceras sp. 3*, p. 44, fig. 13 *in* Thieuloy, 1979) font, pour ces caractères, la jonction entre *B. hirsutus* et *B. chabrensis*.

Répartition stratigraphique et géographique : Elle est identique à celle de B. hirsutus, bien que l'acrozone de B. chabrensis semble plus courte.

Valanginien inférieur, sommet de la zone à Pertransiens et base de la zone à Campylotoxus (horizon à hirsutus). La répartition géographique de ce taxon est limitée à une petite partie du Bassin vocontien (Chaine Ventoux-Lure/Baronnies, France) et des Cordillères bétiques (Sierra de Quipar, Prov. de Grenade, Espagne).

Valanginites SAYN in KILIAN, 1910

1937 Rotundites STOLLEY (nomen nudum)
1962 *Dobrodgeites* Nikolov (homonyme plus récent de *Dobrogeites* Kittl, 1908) 1963 *Dobrodgeiceras* Nikolov (pro *Dobrodgeites* Nikolov, 1962)

Espèce type : Ammonites nucleus ROEMER, 1841 par désignation susbséquente de Roman, 1938 (décision ICZN n° 2403 *in* Rawson & Kemper, 1989).

Diagnose (Company, 1987):

"Olcostéphanides sphérocônes de petite taille, à mur ombilical arrondi, à section très déprimée et à région ventrale largement convexe. L'ornementation se compose de côtes primaires de force et de longueur variables qui se terminent ou non par des tubercules, et de faisceaux de côtes secondaires, plus ou moins fines et denses. Chez certains morphotypes des tubercules siphonaux, dont le nombre et la disposition sont variables, peuvent apparaitre. A la différence des autres représentants de la famille, *Valanginites* ne montre jamais de constrictions. Le péristome se compose d'une lèvre prohéminente qui précède une profonde constriction. La loge d'habitation occupe approximativement les deux tiers du dernier tour. La ligne de suture, bien que de type olcostéphanide, est relativement simple avec des selles plus ou moins larges et un lobe L bifide" (traduit de l'espagnol, L. Bulot).

Distribution géographique : province méditerranéenne (du Caucase à la Péninsule lberique et au Maroc), province mexicaine (Mexique et Colombie) et province sud-boréale (Allemagne-Pologne).

Répartition stratigraphique : Valanginien (partie supérieure de la zone à Campylotoxus et zone à Verrucosum de la province méditerranéenne et zone à Hollwedensis de la province sud-boréale).

Contenu générique : Valanginites nucleus Roemer, 1841 Valanginites paludensis Thieuloy, 1977 Valanginites dolioliformis Roch, 1930 Valanginites bachelardi (Sayn, 1889) Valanginites broggii (Lisson, 1937a) Valanginites ? tijerensis Imlay, 1937 Valanginites ? argentinicus Leanza & Wiedmann, 1990

Valanginites paludensis THIEULOY, 1977

Pl. 9, fig. 1-4

- v 1977 Valanginites psaephoides paludensis THIEULOY, p. 431-432, pl. 9, fig. 19-20.
- v 1990 Valanginites paludensis THIEULOY; Bulot & al., pl. 2, fig. 2.

Type: Par désignation originale, l'holotype est l'exemplaire numéro ID 10203 figuré par Thieuloy (1977, pl. 9, fig. 19-20), déposé dans les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy) et provenant du Valanginien inférieur (partie supérieure de la zone à Campylotoxus) de La Palud (Alpes de Haute-Provence, France).

Diagnose :

Ammonites sphérocônes de taille petite à moyenne (D = 30 à 40 mm), à ombilic

punctiforme et à section subcirculaire très déprimée. La région ventrale est convexe, le rebord ombilical arrondi. Ornementation composite. Le stade juvénile est finement costulé, puis apparaissent sur le tiers interne des flancs des tubercules pointus et saillants d'où naissent des faisceaux de 2-3 côtes secondaires. Allométrie importante du volume des côtes sur la chambre d'habitation. Le péristome se compose d'une lèvre prohéminente qui précède une profonde constriction se prolongant en labre sur la région ventrale.

Variabilité et Dimorphisme

Le faible nombre d'échantillons connus ne permet pas d'aborder les problèmes du dimorphisme et de la variabilité intraspécifique chez cette espèce.

Discussion :

Cette espèce s'écarte du morphotype *V. nucleus* morphotype *wilfridi* par son ornementation plus grossière et par l'allométrie de ses côtes.

C'est avec V. dolioformis (Roch, 1930) du Valanginien inférieur du Maroc (zone à Campylotoxus, M. Ettachfini, communication personnelle) que l'espèce francaise possède le plus d'affinités. L'espèce marocaine pourrait être interprétée comme un morphotype à section déprimée et costulation grossière de V. paludensis. Cependant l'étude de l'ensemble des ammonites du Valanginien inférieur du Bassin d'Essaouira (Rey & al., 1985; Rey & al., 1988 et Ettachfini, en cours) montre que cette ammonitofaune présentente des éléments endémiques ce qui m'incite à considérer provisoirement V. dolioliformis et V. paludensis comme deux espèces géographiques distinctes.

Parmi les formes d'Amérique latine, V. ? tijerensis (Imlay, 1937) et V. ? argentinicus (Leanza & Wiedmann, 1990) montrent une morphologie générale qui évoque V. paludensis. Il est difficile de déterminer les liens phylétiques exacts entre le phylum français (V. paludensis-V. nucleus) et les taxons américains qui peuvent être des expressions locales de la morphologie sphérocône à partir du stock olcostéphanide. Cette hypothèse est renforcée par l'existence dans les faunes du Pakistan du genre *Provalanginites* (Fatmi, 1972), homéomorphique au genre Valanginites, mais d'âge tithonique et d'origine spiticératide possible.

Répartition stratigraphique et géographique : *V. paludensis* n'est connu avec certitude que des faciès de bordure de plate-forme (Arc de Castellane) du Valanginien inférieur (partie supérieure de la zone à Campylotoxus) du Sud-Est de la France.

V. dolioliformis est aussi une forme de plate-forme dont la distribution stratigraphique est similaire à celle de *V. paludensis*.

Valanginites nucleus (ROEMER, 1841)

PI. 9, fig. 10-17 et PI. 10, fig. 1-5

- v 1841 Ammonites nucleus PHILLIPS (?); Roemer, p. 87, pl. 13, fig. 2.
 - 1841 Ammonites simplus d'ORBIGNY, p. 208, pl. 60, fig. 7-9.
 - 1878 Ammonites utriculus MATHERON, pl. B20, fig. 5.
 - 1892 Ammonites (Olcostephanus) nucleus (PHILL.) ROEMER; Struckmann, p. 73, pl. 11, fig. 5; pl. 12, fig. 1-2.
 - 1902 Polyptychites nucleus ROEMER?; Koenen, p. 142, pl. 4, fig. 6-7.
 - 1902 Olcostephanus (Astieria) nucleus ROEMER; Karakasch, p. 422, pl. 1, fig. 4-5.
- v 1902 Olcostephanus (Astieria) wilfridi KARAKASCH, p. 424, pl. 1, fig. 1-2.

	?	1907 -	Astieria bachelardi SAYN: Baumberger & al., p. 22, pl. 1, fig. 4-6.
		1942 -	Valanginites wilfridi (KARAKASCH): Tzankov, p. 195, pl. 7, fig. 1.
		1948 -	Holcostephanus utriculus (MATH.); Charles, p. 31, fig. 3.
v		1962 -	Dobrodaeites ventrotuberculatus NIKOLOV, p. 70, fig. 1-3.
		1967 -	Valanginites wilfridi (KARAKASCH): Dimitrova, p. 98, pl. 46, fig. 7.
v		1967 -	Valanginites ventrotuberculatus (NIKOLOV); Dimitrova, p. 98, pl. 46, fig.
			8-9.
	?	1967 -	Valanginites bachelardi (SAYN); Dimitrova, p. 99, pl. 47, fig. 11.
v		1967 -	Dobrodgeiceras wilfridi ventrotuberculatus (NIKOLOV); Thieuloy & Gazay,
			p. 71, pl. 16, fig. 1-5.
	?	1969 -	Polyptychites cfr.nucleus ROEMER; Witkowski, p. 98, pl. 21, fig. 7-8.
	non	1973 -	Valanginites sp. aff. V. nucleus (ROEMER); Jeletzky, pl. 1, fig. 3.
		1976 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Kemper, pl. 29, fig. 4.
۷		1977 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Thieuloy, p. 426, pl. 8, fig. 23-24.
۷		1977 -	Valanginites utriculus (MATH.); Thieuloy, p. 427, pl. 9, fig. 1-2.
v		1977 -	Valanginites simplus (d'ORB.); Thieuloy, p. 428, pl. 4, fig. 5-6, pl. 9, fig.
v		1981 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Kemper & al., p. 274, pl. 38, fig. 1-6.
v		1981 -	Valanginites wilfridi (KAHAKASCH); Kemper & al., p. 274, pl. 38, fig. 7-8.
v		1981 -	pl. 38, fig. 11-12.
۷		1982 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Company, pl. 1, fig. 4.
v		1982 -	Valanginites wilfridi (KARAKASCH); Company, pl. 1, fig. 5.
۷		1985 -	Valanginites utriculus (MATH.); Company, p. 119, pl. 1, fig. 10.
۷		1985 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Company, p. 119, pl. 1, fig. 11.
۷		1985 -	Valanginites wilfridi (KARAKASCH); Company, p. 119, pl. 1, fig. 12.
		1986 -	Valanginites ventrotuberculatus (NIKOLOV); Kvantaliani & Sakharov, p. 60,
			pl. 1, fig. 5-6.
		1986 -	Valanginites wilfridi (KARAKASH); Kvantaliani & Sakharov, p. 60, pl. 1,
			fig. 7.
v		1987 -	Valanginites nucleus (ROEMER); Company, p. 175-177, pl. 17, fig.
			12-17, pl. 19, fig. 20-21.

Type : Par désignation subséquente et par monotypie (Rawson & kemper, 1989; décision ICZN n° 2403), l'holotype est l'exemplaire figuré par Roemer (1841, pl. 13, fig 2.) provenant de Bredenbeck (Basse Saxe, Allemagne). Le lectotype est perdu, mais des moulages sont conservés dans les collections de l'Institut Dolomieu ; de l'Université de Göttingen et du NLFB à Hannovre (kv 212). Un de ces moulages a récemment été refiguré par Kemper & al. (1981, pl. 38, fig. 1-2).

Diagnose :

Ammonites sphérocônes de taille petite à moyenne (D = 35 à 70 mm), à ombilic punctiforme et à section subcirculaire très déprimée. La région ventrale est convexe, le rebord ombilical arrondi.

Ornementation composite, très variable selon les individus. Le stade juvénile est lisse, puis apparaissent sur le tiers interne des flancs des renflements tuberculiformes (swellings) qui, sur la chambre d'habitation de certains individus, se transforment en côtes primaires se terminant par un tubercule punctiforme (morphotype *wilfridi*). La costulation secondaire apparait toujours avant la costulation primaire, sa force et sa densité sont très variables selon les individus. Chez certains spécimens, des tubercules isolés ou disposés en une rangée sur l'axe du ventre peuvent apparaître et se superpose à la costulation sur la chambre d'habitation (morphotype *ventrotuberculatus*). Les stades successifs de

l'ornementation apparaissent à des diamètres très variables d'un individu à l'autre. Le péristome se compose d'une lèvre prohéminente qui précède une profonde constriction se prolongant en labre sur la région ventrale. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifiée avec des lobes larges et des selles grèles et étroites.

Variabilité et Dimorphisme:

La variabilité intraspécifique de *V. nucleus* est très importante. Elle affecte principalement la taille atteinte par l'adulte (25 à 60 mm), la forme de la section et l'ornementation. C'est cette variabilité qui a conduit les auteurs à proposer les taxons *utriculus* (Matheron, 1878), *wilfridi* (Karakasch, 1902) et *ventrotuberculatus* (Nikolov, 1962). Or, l'étude détaillée de populations importantes des *Valanginites* du groupe *nucleus* permet de montrer que ces espèces typologiques de sortent pas du cadre de la variation intraspécifique.

Kemper & al. (1981, p. 274, pl. 38, fig. 1-8 et 11-12), puis Company (1987, p. 177, pl. 17, fig. 12-17) ont montré qu'il existe toute les formes de passages entre les *V. nucleus* à ornementation gracile et les *V. wilfridi* à costulation vigoureuse. Les faunes de Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence) étudiées par Thieuloy & Gazay (1965) montrent la même variabilité dans la force et la densité de l'ornementation (voir pl. 9, fig. 10-15). Quant aux "*Dobrodgeiceras ventrotuberculatus*", ils montrent un nombre extrêmement variable de tubercules siphonaux (1 à 6) et certains individus, transitionels à la morphologie "wilfridi" typique, dont seul le labre porte un tubercule (voir pl. 10, fig. 11).

Parmi les spécimens étudiés, il existe des formes à section relativement étroite qui correspondent à *V. utriculus* (Matheron, 1878). De nouveau cette morphologie comprimée affecte tous les morphotypes précedement mentionnés. Company (1987, p. 177) a envisagé la possibilité d'un "dimorphisme de type Scaphites" (Cobban, 1969) au sein de *V. nucleus;* les formes de grande taille à section déprimée (morphotype *nucleus*) correspondraient aux macroconches tandis que les formes à section comprimée et taille modeste seraient des microconches. L'étude du matériel français m'a montré que cette hypothèse est peu probable compte tenu de l'existence de morphotypes *nucleus* de petite taille et de morphotypes *utriculus* de grande taille. Pour l'instant, il me semble impossible de mettre en évidence un dimorphisme sexuel chez *V. nucleus*.

Discussion :

V. simplus (d'Orb, 1841) a été créé pour un individu pyriteux qui correspond aux tours internes de *V. nucleus* (voir pl. 11, fig. 1-5). Nous avons vu ci-dessus que *V. wilfridi, V. utriculus* et *V. ventrotuberculatus* correspondent à des morphotypes de *V. nucleus*. Au delà du Sud-Est de la France, cette variabilité a été reconnue en Espagne (Company, 1987), en Allemagne du Nord (Kemper & al., 1981), en Bulgarie (Dimítrova, 1967) et dans le Caucase (Kvantaliani & Sakharov, 1986).

Répartition stratigraphique et géographique : Valanginien supérieur (partie inférieure de la zone à Verrucosum de la province méditerranéenne et partie supérieure de la zone à Hollwedense de la province sud-boréale). Forme ubiquiste se rencontrant tant dans les faciès de bordure de plate-forme que dans les faciès de bassin.

Valanginites bachelardi (SAYN, 1889)

Pl. 10, fig. 6-11

v 1889 - Holcostephanus bachelardi SAYN, p. 679, pl. 17, fig. 1.

- non 1907 Astieria bachelardi SAYN; Baumberger & al., p. 22, pl. 1, fig. 4-6.
- ? 1944 Astieria bachelardi SAYN; Tzankov, p. 195, pl. 7, fig. 2-5.
- non 1967 Valanginites bachelardi SAYN; Dimitrova, p. 99, pl. 46, fig. 11.
 - 1944 Astieria bachelardi SAYN; Witkowski, p. 94, pl. 20, fig. 1.
- v 1977 Valanginites psaephoides psaephoides (MAYER-EYMAR); Thieuloy, p. 430, pl. 4, fig. 7-10, pl. 9, fig. 12-18.
- v 1987 Valanginites psaephoides (MAYER-EYMAR); Company, p. 177-180, pl. 17, fig. 9-11.

Holotype : Par monotypie , l'holotype est l'exemplaire figuré par Sayn (1889, pl. 17, fig 1), déposé sous le numéro FSL 13665 (coll. Sayn) dans les collections de l'Office National de Gestion des Collections Paléontologiques et provenant du Valanginien de Barrême (Alpes de Haute-Provence, France). Un moulage du lectotype est conservé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot).

Diagnose :

Ammonites sphérocônes de petite taille (D max = 25 mm), à ombilic punctiforme et à section subcirculaire très déprimée. La région ventrale est convexe, le rebord ombilical arrondi. Ornementation composite, très variable selon les individus. Le stade juvénile est lisse, puis apparaissent sur le tiers interne des flancs des côtes primaires renflées (swellings) qui donnent naissance à des faisceaux de 2-3 côtes secondaires dont une se bifurque. Sur la chambre d'habitation, les côtes primaires s'épaississent en bullae tandis que la costulation secondaire se renforce. Chez certains spécimens, une rangée de quelques tubercules siphonaux se superpose à la costulation. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifiée avec des selles plus larges que les lobes.

Variabilité et Dimorphisme

Elle est très faible, seul quelques individus montrent une tuberculation siphonale (Pl. 11, fig. 10-11) qui confirme l'existence du morphotype "ventotuberculatus" chez *V. bachelardi* comme chez la plupart des espèces de *Valanginites* [*V. nucleus* et *V. broggianum* (Lisson,1937)]. Comme pour la plupart des représentants micromorphes de la sous-famille des Olcostephaninae, le dimorphisme n'a pas été reconnu. Tous les individus adultes connus montrent un péristome orné d'une large constriction se prolongeant par un labre étroit.

Discussion :

V. bachelardi est une espèce originale qui ne peut être confondue qu'avec les tours internes de V. nucleus dont elle se distingue par sa petite taille adulte, la finesse de sa costulation à tous les stades de la croissance et les caractères de sa ligne de suture plus massifs et moins découpés.Thieuloy (1977) avait admis la synonymie entre V. bachelardi et V. psaephoides (Mayer-Eymar). Bien que les deux taxons soient très proches et probablement conspécifiques, je préfere donc utiliser le taxon de Sayn dont l'holotype est conservé dans les collections de l'université de Lyon alors que le type de V. psaephoides semble perdu.

Répartition stratigraphique et géographique : Zone à Verrucosum et base de la zone à Trinodosum en Espagne. En france, cette forme semble cantonnée dans les faciès de bassin (zone à Verrucosum); un seul exemplaire (Thieuloy & al., 1990) a été trouvé à un niveau elevé de la zone à Verrucosum dans l'Arc de Castellane.

Saynoceras MUNIER CHALMAS in MUNIER CHALMAS et DE LAPPARENT, 1895

Espèce type : Ammonites verrucosus d'ORBIGNY, 1841 par désignation originale.

Diagnose émendée (d'après Bulot & al., 1990):

Ammonites de petite taille, involutes et globuleuses. La section des tours est un peu plus large que haute, subcirculaire à polygonale. Chez l'adulte, l'ornementation se compose de deux rangées de tubercules, une latérale et une ventro-latérale. Les deux rangées ventro-latérales sont plus ou moins décalées l'une par rapport à l'autre. Les tubercules sont réunis par des côtes dont la vigueur et la disposition sont variables. La chambre d'habitation occupe approximativement la totalité du dernier tour. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifiée. Les éléments qui la composent sont larges et peu découpés.

Distribution géographique : province méditerranéenne (du Caucase à la Péninsule Iberique), Province caraïbe (Mexique et Colombie) et province sud-boréale (Allemagne-Pologne).

Répartition stratigraphique : Valanginien (partie supérieure de la zone à Campylotoxus et partie inférieure de la zone à Verrucosum de la province méditerranéenne et zone à Hollwedensis de la province sud-boréale).

Contenu générique : Saynoceras verrucosum (d'ORBIGNY, 1841) Saynoceras contestanum COMPANY, 1985 Saynoceras fuhrí BULOT, COMPANY et THIEULOY, 1989 Saynoceras ? mexicanum IMLAY, 1938

Saynoceras fuhri BULOT, COMPANY et THIEULOY, 1990

Pl. 9, fig. 5-9

v 1971 - Saynoceras verrucosum (D'ORB), Cotillon, p. 128.

v 1990 - Saynoceras fuhri BULOT, COMPANY & THIEULOY, pl. 2, fig. 1 et 3-6.

Type : Par désignation originale (Bulot & al., 1990), l'holotype est l'échantillon n° CV. 011, déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Fuhr), provenant du Valanginien inférieur (zone à Campylotoxus) de La Clue (La Palud, Alpes de Haute-Provence). Des moulages de l'holotype sont conservés dans les collections de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy), de l'Office National de gestion des Collections de Paléontologie (Typothèque) et de l'Université de Grenade (coll. Company).

Diagnose (d'après Bulot & al., 1990) :

Ammonites globuleuses et involutes, de taille moyenne (D = 40-45 mm), de section subcirculaire aussi large que haute. Rebord ombilical arrondí, s'aplanissant avec l'âge. L'ornementation se compose de forts tubercules latéraux-ombilicaux issus d'une courte côte primaire; de ces tubercules naissent des faisceaux de 3 côtes secondaires. A cette costulation se superposent deux rangées ventro-latérales de gros tubercules épineux d'où sont issues de nouvelles côtes. L'ensemble de la costulation traverse la région ventrale sans

s'interrompre. Sur le quart adoral du dernier tour, les fines côtes fasciculées tendent à s'effacer, les côtes primaires s'allongent et les tubercules latéro-ombilicaux migrent vers le milieu des flancs. Ce stade ontogénique final rappelle le motif ornemental de type "verrucosum" avec les tubercules réunis par une costulation en zig-zag. Les tours internes et la ligne de suture sont inconnues.

Discussion : *S. fuhri* présente des caractères composites qui annoncent tout à la fois *S. contestanum* et *S. verrucosum*. Sa grande taille adulte par comparaison avec celle des autres *Saynoceras* ne laisse aucun doute pour son identification.

Bulot & al. (1990, pl. 2, fig. 5-6) ont figuré un individu adulte de petite taille qui pourrait être interprété comme le microconche de l'espèce. Cependant le trop faible nombre d'individus connus (une dizaine) ne permet pas de clarifier définitivement le problème du dimorphisme chez *S. fuhri.*

Répartition stratigraphique et géographique : Valanginien inférieur, partie supérieure de la zone à Campylotoxus ("bancs à *Karakaschiceras* ") de l'Arc de Castellane (Alpes de Haute-Provence, France).

Saynoceras contestanum COMPANY, 1985

Pl. 10, fig. 12-15

- v 1985 Saynoceras contestanum COMPANY, p. 130, pl. 2, fig. 1-4
- v 1987 Saynoceras contestanum COMPANY, Company, p. 183, pl. 14, fig. 17-18, pl. 19, fig. 2-4
- v 1990 Saynoceras contestanum COMPANY, Bulot & al., pl. 2, fig. 7-10.

Type: Par désignation originale (Company, 1985), l'holotype est l'exemplaire M. Q2. 4. 3. figuré par Company (1985, pl. 2, fig. 4.), déposé dans les collections de l'Université de Grenade (coll. Company), provenant du Valanginien supérieur (zone à Verrucosum) de la Querola (Province d'Alicante, Espagne). Des moulages de l'holotype sont conservés dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (coll. Bulot) et de l'Institut Dolomieu (coll. Thieuloy).

Diagnose (d'après Bulot & al., 1990) :

Ammonites de petite taille, involutes, à section polygonale légèrement déprimée. La région ventrale est plane, le rebord ombilical arrondi. Jusqu'au diamètre de 5-6 mm, l'ornementation est du type olcostephanide et se compose de faisceaux de 2 ou 3 côtes radiales ou légèrement rétroverses qui naissent d'un léger renflement des côtes primaires. Au delà de ce diamètre, deux rangées de tubercules (une latérale et l'autre ventro-latérale) viennent se superposer à la costulation sur chaque flanc. Les tubercules ventro-latéraux ne sont pas opposés radialement deux à deux, ils montrent en effet un décalage plus ou moins important dans leur position respective. De ces tubercules naissent de nouvelles côtes qui franchissent, tout comme les secondaires, la région ventrale sans s'interrompre. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifiée avec des selles plus larges que les lobes".

Dimorphisme

Il existe un dimorphisme relativement net chez cette espèce. Les macroconches atteignent

un diamètre maximun de l'ordre de 25 mm (diamètre final du phragmocône aux alentours de 17 mm). Ils sont caractérisés par une tendance à l'effacement des côtes primaires et des tubercules ombilicaux sur la loge d'habitation, Les faisceaux de côtes secondaires partent alors directement du bord ombilical. L'ouverture buccale est marquée par une profonde constriction précédée par un bourrelet ventral.

Les microconches se dépassent pas un diamètre de 16-17 mm (diamètre final du phragmocône aux alentours de 8 mm). Leur enroulement est de type scaphitoïde et le péristome est orné d'apophyses jugales.

Discussion :

La forme de la coquille (globuleuse et involute) et la disposition des tubercules (latéraux et ventro-latéraux décalés) justifie l'attribution de cette espèce au genre *Saynoceras*. *S. contestanum* différe de *S. verrucosum* par sa costulation fasciculée et la plus grande complexité de sa ligne de suture. *S. fuhri*, bien que présentant une ornementation similaire sur la plus grande partie de la chambre d'habitation, s'en distingue aisement par la plus grande taille de l'adulte (45 mm) ainsi que par la présence d'un stade ornemental de type "verrucosum" sur la partie adorale de la chambre d'habitation.

Répartition stratigraphique et géographique : l'acmé de cet espèce se situe à l'extrême base de la zone à Verrucosum dans le Sud-est de la France et dans les Cordillières bétiques (Espagne).

A Feysseline-Vergol (Montbrun-les-bains, Drôme, France), S. contestanum a été trouvé dès le sommet de la zone à Campylotoxus. Dans le Sud-Est de la France, l'espèce est exclusivement connue dans les faciès de bassin, tandis qu'en Espagne la localité-type correspond à des affleurements de bordure de plate-forme.

Saynoceras verrucosum (d'ORBIGNY, 1841)

Pl. 10, fig. 16-29

- 1840 Ammonites verrucosus d'ORBIGNY, p. 191, pl. 58, fig. 1-3.
- 1845 Ammonites verrucosus d'ORBIGNY, Quenstedt, p. 136, pl. 10, fig. 9.
- 1902 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Koenen, p. 408, pl. 15, fig. 2.
- 1906 Cosmoceras (Saynoceras) verrucosum (d'ORB); Baumberger, p. 77, pl. 10, fig. 5.
- p.p. 1923 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Fallot & Termier, p. 40, pl. 3, fig. 1-2, non fig. 13.
- v ? 1938 Saynoceras americanum IMLAY, p. 571, pl.7, fig. 8-11.
- 1950 Saynoceras germanicum STOLLEY, p. 131.
- v 1965 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Thieuloy, p. 839, pl. 31b, fig. 1-6.
 - 1967 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Dimitrova, p. 97, pl. 46, fig. 5-6.
 - 1969 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Witkowski, p. 93, pl. 19, fig. 6.
- v 1979 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Thieuloy, p. 48, pl. 3, fig. 5-9.
- v 1981 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Kemper & al., p. 277, pl. 36, fig. 7-10; pl. 38, fig. 9-10.
- v 1982 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Company, p. 48, pl. 1, fig. 6.
- 1985 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Cecca, p. 158, pl. 5, fig. 2.
- v 1985 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Company, p. 119, pl. 1, fig. 8-9.
 - 1986 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Kvantaliani & Sakharov, p. 60, pl. 2, fig.

1-4.

- 1986 Saynoceras cf. hirsutum FALLOT & TERMIER; Kvantaliani & Sakharov, p. 61, pl. 2, fig. 5.
- v 1987 Saynoceras verrucosum (d'ORB); Company, p. 181, pl. 14, fig. 14-16, pl. 19; fig. 23.
- v 1990 Saynoceras verrucosum (d'ORB), Bulot & al., pl. 2, fig. 11-20.

Type: Par désignation subséquente (Company, 1987) et par monotypie, le lectotype est l'exemplaire figuré par d'Orbigny (1841, pl. 58, fig. 1-2) provenant du Valanginien supérieur de Lieous (= Lioux) (Alpes de Haute Provence, France). Cet individu est probablement perdu ou détruit, mais l'espèce est suffisemment connue pour que la désignation d'un néotype ne se justifie pas.

Diagnose (d'après Bulot & al., 1990) :

Ammonites de petite taille (D = 12-25 mm), globuleuses et involutes, à section hexagonale déprimée. Les flancs sont nettement convexes et l'épaisseur maximale se situe au niveau des tubercules latéraux. Le mur ombilical est vertical et la région ventrale plane. Jusqu'au diamètre de 7-11 mm, les tours juvéniles sont lisses ou ornés de fines stries transversales (stade olcostéphanide). Au delà de ce diamètre, l'ornementation se compose de deux rangées de tubercules sur chaque flanc (latérale et ventro-latérale), reliées entre elles par une fine costulation en zig-zag (stade verrucosum). Les tubercules latéraux sont issus de côtes primaires subradiales qui se renforcent sur la loge d'habitation. Les deux rangées de tubercules ventro-latéraux sont décalées l'une par rapport à l'autre. La ligne de suture est de type olcostéphanide simplifié à éléments massifs et peu découpés.

Variabilité :

La variabilité intraspécifique de *S. verrucosum* est assez importante, elle affecte principalement la force des tubercules, l'aspect de la costulation secondaire et l'épaisseur de la section. Les figures 16 à 29 de la planche 10 illustrent bien le polytypisme au sein de cette espèce.

Dimorphisme

L'étude biométrique d'une population d'individus pyriteux (Bulot & al., 1990, fig. 1-2) a permis de mettre en évidence un dimorphisme net qui avait été suggéré par Kemper & al. (1981).

Cette population se répartit en deux groupes distincts: le premier se compose de formes à section large (E moyen = 1,4O) dont le diamètre final du phragmocône se situe aux alentours de 9-10 mm, le second correspond à des formes à section étroite (E moyen = 1,15) dont le diamètre final du phragmocône est de l'ordre de 13-14 mm (Figs. 1 et 2).

L'examen d'une série complémentaire d'échantillons calcaires provenant du ravin de Terre-Masse à permit de constater que les deux groupes individualisés montraient une ouverture bucale ornée d'apophyses. Si ces deux groupes correspondent à des dimorphes sexuels, la valeur de l'apophyse jugale en tant que critère de reconnaissance du dimorphisme chez les lignées micromorphes se pose.

Répartition stratigraphique et géographique : Valanginien supérieur (partie inférieure de la zone à Verrucosum à de la province méditerranéenne et partie supérieure

de la zone à Hollwedensis de la province sud-boréale).

Dans le Sud-Est de la France, S. verrucosum est ubiquiste entre les faciès de bassin et de bordures de plate-forme. Nous discuterons dans le détail de la répartition en fonction des faciès de ce taxon sur l'ensemble de la Téthys, dans la partie paléobiologique de ce travail.

Parastieria SPATH, 1924

Espèce type : Acantoceras ? peltoceroídes PAVLOW, 1892; par désignation originelle

Diagnose émendée:

Ammonites le plus souvent de petite taille, comprimées à moyennement déprimées. Ornementation variant avec l'ontogenèse. Sur les tours internes, la costulation se compose de courtes côtes primaires qui s'épaississent, sur le rebord ombilical, en petit tubercules punctiformes d'où naissent des faisceaux de 2-3 côtes secondaires. A ce stade olcostéphanide succède un stade à fortes côtes simples, plus ou moins persistant selon les espèces. Ce motif ornemental s'interrompt brusquement pour laisser place à une ornementation olcostéphanide classique (côtes primaires donnant naissance à des faisceaux de côtes secondaires).

Distribution géographique : province méditerranéenne (Espagne, France et Suisse) et province sud-boréale (Grande-Bretagne).

Répartition stratigraphique : ? Valanginien terminal (partie supérieure de la zone à Callidiscus) et Hauterivien inférieur (zone à Radiatus) en France; Hauterivien inférieur (zone à Regale) en Grande-Bretagne.

Contenu générique : Parastieria peltoceroides (Pavlow, 1892) Parastieria ? hispanica (Mallada, 1887) Parastieria sp. nov. in Kemper & al., 1981

Parastieria ? hispanica (MALLADA, 1887)

Pl. 5, fig. 17-24 et Pl. 17, fig. 9-10.

- v ? 1878 Ammonites mittreanus d'ORBIGNY; Matheron, pl. B20, fig. 8a-b.
 - 1887 Ammonites hispanicus MALLADA, p. 27, pl. 9, fig. 8-10.
 - 1890 Ammonites beticus MALLADA, p. 27, pl. 4, fig. 14-16.
 - 1889 Holcostephanus bigueti SAYN, p. 681, pl. 17, fig. 3-5.
- pars 1890 Holcostephanus hispanicus MALLADA; Nickles, p. 22-24, pl. 2, fig. 3,5-6 et 8-9.
- v 1990 Capeloites ? hispanicus MALLADA, Autran, p. 154-156, pl. 3, fig. 11 et pl. 10, fig. 2.

Remarques préliminaires

v

Comme nous l'avons déja vu plus haut, *P. ? hispanica* est une forme atypique au sein du genre *Parastieria*.

Alors que *P. peltoceroides* et *P.* nov. sp. sont des espèces micromorphes d'âge "hauterivien moyen" à ornementation adulte de type "Jeannoticeras"; tandis que chez *P* ? *hispanica*, espèce de l'Hauterivien basal, le dimorphisme est connu et l'ornementation de la loge de

type "Olcostephanus s. str".

Dans l'attente de la révision détaillée des *Parastieria* de Grande-Bretagne (Rawson, en cours), l'espèce *hispanicus* est maintenue avec doute dans ce genre compte tenu de la méconnaissance des liens phylétiques qui unissent ce taxon avec le générotype.

Type: L'holotype par monotypie est l'exemplaire figuré par Mallada (1887, pl. 9, fig. 8-10) provenant de l'Hauterívien de La Querola (Cocentaina, Province d'Alicante). Cet échantillon à probablement été perdu ou détruit. L'espèce est suffisamment connue pour que la désignation d'un néotype ne se justifie pas.

Diagnose :

Macroconche de taille petite à moyenne (D = 45 à 60 mm), comprimé à faiblement déprimé, de section subogivale à subcirculaire et ombilic moyennement ouvert (O/D = 0,30 à 0,35). L'ornementation est composite: stade juvénile olcostéphanide à costulation composée de courtes côtes primaires qui s'épaississent, sur le rebord ombilical, en petit tubercules punctiformes d'où naissent des faisceaux de 2-3 côtes secondaires. A ce stade olcostéphanide succède un bref stade à fortes côtes simples . Puis, ce motif ornemental s'interrompt brusquement pour laisser place à une ornementation olcostéphanide classique (côtes primaires donnant naissance à des faisceaux de 6-8 côtes secondaires fines et proverses). Ouverture buccale non connue.

Microconche de petite taille (D = 25-38 mm) à section coronatiforme à subcirculaire et ombilic large (O/D = 0,33 à 0,38). Ornementation similaire à celle du macroconche, mais plus flexueuse et moins dense sur la loge d'habitation (3-4 côtes secondaires par faisceau). Le péristome porte des apophyses jugales.

Variabilité :

Les échantillons pyriteux de La Querola (Prov. d'Alicante, Espagne) et du Chainon de la Raye (Drôme, France) montrent clairement que l'acquisition du stade à côtes uniques se fait plus ou moins tardivement selon les individus. D'autre part, certains échantillons montrent une "amorce" de costulation en boucle.

Discussion :

Comme l'a déja signalé Company (1987), l'Ammonites mittreanus Matheron (non d'Orbigny) montre de fortes affinités avec l'ornementation adulte des macroconches de *P. ? hispanica*. Cependant, les tours internes de l'exemplaire figuré par Matheron ne sont pas visibles, ce qui empèche de reconnaitre le stade à côtes uniques caractéristique de l'espèce de Mallada; l'identité entre les deux formes n'est donc pas formelle (Bulot, 1990b).

Répartition stratigraphique et géographique : ? Valanginien terminal (partie supérieure de la zone à Callidiscus) et Hauterivien inférieur (zone à Radiatus) d'Espagne, de France et de Suisse.

Cette espèce peut localement être très abondante et semble cantonnée au faciès de bordure de plate-forme.

Capeloites LISSON, 1937

Espèce type : Capeloites larozai LISSON, 1937 par désignation originelle.

Diagnose émendée :

Ammonites de petite taille, nettement comprimées, à section ogivale et ombilic étroit. Absence de mur ombilical.

Ornementation variant avec l'ontogénèse. Sur les tours internes la costulation se compose de côtes simples qui naissent directement sur le rebord ombilical. Au début de la chambre d'habitation, ces côtes se réunissent en boucles qui se soulèvent en tubercules transversaux sur la région ventrale. Sur la partie adorale de la loge, l'ornementation devient fasciculée et flexueuse.

Genre micromorphe dont le péristome est apparement toujours orné de longues apophyses jugales.

La ligne de suture est de type olcostéphanide, les éléments qui la composent sont étroits et découpés.

Distribution géographique : province méditerranéenne (France), province mexicaine (Pérou).

Répartition stratigraphique : Hauterivien inférieur (base de la zone à Nodosoplicatum en France).

Contenu générique : *Capeloites larozai* Lisson, 1937 *Capeloites perelegans* (Matheron, 1878)

Capeloites perelegans (MATHERON, 1878)

Pl. 17, fig. 13-14

1878 - Ammonites perelegans MATHERON, pl. C21, fig. 3.

v 1969 - Capeloites peregans larozai LISSON; Thieuloy, p. 256, fig. A1-3.

Type : Par désignation subséquente et par monotypie, le lectotype est l'échantillon figuré par Matheron (1878, pl. C21, fig. 3a-c). Le lectotype étant perdu, je désigne comme néotype l'exemplaire numéro RGHP CIV 900 (coll. Fuhr), déposé dans les collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence et provenant de l'Hauterivien inférieur (zone à Nodosoplicatum) de La Clue (La Palud, Alpes de Haute-Provence, France).

Diagnose :

Ammonites micromorphes (D= 20-25 mm), nettement comprimées, à section des tours ogivale et ombilic étroit. Absence de mur ombilical. Ornementation composite. Sur les tours internes la costulation se compose de côtes simples qui naissent directement sur le rebord ombilical. Au début de la chambre d'habitation, ces côtes se réunissent en boucles qui se soulèvent en tubercules transversaux sur la région ventrale. Sur la partie adorale de la loge, l'ornementation devient fasciculée et flexueuse. Le péristome est orné d'apophyses jugales.

Dimorphisme

Comme pour la plupart des représentants micromorphes de la sous-famille des Olcostephaninae, le dimorphisme de type "Olcostephanus" n'a pas été reconnu. En effet, tous les individus montrent un péristome orné d'apophyses; il en est de même de tous les spécimens péruviens (étude en cours).

Cependant, il existe en association avec C. perelegans des petits individus dont

l'ornementation rappelle sans équivoque celle observée chez l'espèce de Matheron, mais qui s'en distinguent par l'absence des tubercules ventraux et des côtes en boucles. Compte tenu du faible nombre d'individus et de leur conservation médiocre, il n'est pas possible pour l'instant de préciser la nature exacte des affinités entre ces formes et *C. perelegans.*

Discussion :

C. perelegans s'écarte du générotype, *C. larozai* Lisson du Pérou, par la petite taille atteinte par l'adulte, la rigidité de sa costulation et une répartition géographique différente. Ces trois arguments me semblent déterminant pour lui accorder un statut spécifique en l'absence de précisions sur la variabilité de l'espèce française.

Parastieria sp. nov. de l'Hauterivien inférieur de Speeton (Yorkshire, Grande-Bretagne) a été comparé à *C. perelegans* (Kemper & al., 1981). Bien que de position stratigraphique comparable (base de la zone à Inversum = base de la zone à Nodosoplicatum), cette espèce s'écarte du taxon de Matheron par l'allure nettement olcostéphanide de ses tours internes (tubercules punctiformes donnant naissance à des faisceaux de 2-3 côtes secondaires). C'est donc au voisinage de *Parastieria peltoceroides* que je place provisoirement *P.* sp. nov.

Répartition stratigraphique et géographique : Hauterivien inférieur (base de la zone à Nodosoplicatum du Sud-Est de la France). *C. perelegans* est une espèce peu commune qui n'est connue que dans les faciès de bordure de plate-forme.

BIH9ARDOBDOIBOBJA9 .III

1. INTRODUCTION

La paléobiogéographie des Ammonites durant l'intervalle Valanginien-Hauterivien est directement héritée de l'endémisme qui caractérise les faunes du Jurassique terminal-Berriasien. La seule analyse globale de la distribution géographique des ammonites du Crétacé inférieur est celle de Rawson (1981). A la suite de son étude, cet auteur a été amené à retenir certaines des provinces individualisées par ses prédecesseurs (Jeletzky, 1971; Kaufmann, 1973; Cariou, 1973; Sacks, 1975; Enay, 1977; ...) et à en abandonner d'autres. Il reconnaît pour la période Valanginien-Hauterivien deux grandes "régions" dans le domaine boréal (Siberian — North-American et European regions) et deux provinces dans le domaine téthysien (Mediterranean — Himalayan et Andean provinces).

2. Le Domaine boréal

2.1. "Siberian -- North-American region" sensu Rawson (1981)

Au Valanginien, cette région s'étend de la côte pacifique de l'Union soviétique au Spitsberg en incluant la Sibérie occidentale et septentrionale, le Nord de l'Alaska et le Canada arctique.



Fig. 14. Distribution de genres représentatifs au Valanginien inférieur

Cette région est caractérisée par des assemblages fauniques composés exclusivement de Tollinae, de Polyptychitinae, de Craspeditinae et de Simbirskitinae (fig. 12 & 13). Dans ces grandes lignes, cette région correspond à la Province arctique des auteurs soviétiques (Saks, 1975).



Fig. 14. Distribution de genres représentatifs au Valanginien supérieur

2.2. "European region" sensu Rawson (1981)

Au côté des faunes typiquement boréales, l'assemblage faunique s'enrichit de genres endémiques de souche téthysienne (*Platylenticeras, Juddiceras, Endemoceras* et *Aegocrioceras*) ainsi que d' "afflux téthysiens" (sensu Enay & Cecca, 1986) (*Olcostephanus, Saynoceras, Valanginites, Karakaschiceras, Acanthodiscus, ...*).

La variation dans l'ampleur de cette diversité conduit Rawson (1981) à distinguer deux provinces au sein de cette région:

- une "West-European province" qui est caractérisée par l'abondance des genres endémiques d'origine téthysienne et qui correspond globalement à l'Est de la Grande-Bretagne, à l'Allemagne du Nord et au Sillon polonais;

- Une "East-European province" qui englobe le Groënland et la Plate-forme russe. Les composants de souche téthysienne sont beaucoup plus rares dans les assemblages fauniques et les "afflux téthysiens" pratiquement inexistants.

A l'Hauterivien (fig.14), la raréfaction générale des afflux téthysiens et l'uniformisation globale des faunes d'ammonites du domaine boréal autour des genres Simbirskites et

Homolsomites (Groënland et Plate-forme russe) conduit à réduire l' "European region" à la "West-European Province".

La distinction entre les "West-European province" et "East-European province" reflète des modifications dans les assemblages fauniques dues à l'ouverture de connections océaniques entre les domaines boréal et téthysien. En effet, la faune de ces provinces est globalement dominée par les Polyptychitinae et les Simbirskitinae, et les incursions de faunes téthysiennes sont le plus souvent très ponctuelles (zone à Hollwedensis, zones à Dichotomites, "Astieria schichten" et sommet de la zone à Regale).



Fig. 14. Distribution de genres représentatifs à l'Hauterivien inférieur

En revanche, la répartition géographique des genres de souche téthysienne confirme la réalité de l'existence d'une "West European" province (= Province sub-boréale sensu Zeiss, 1968 et Cariou, 1973).

Le mélange de faunes arctiques, sub-boréales et téthysiennes dans les assemblages fauniques de la côte ouest de l'Amérique du nord (Californie, Orégon, Western Columbia et Alaska; Imlay, 1960, Imlay & Jones, 1970 et Jeletzky, 1971) trouve son explication dans l'existence dans cette région de nombreuses microplaques ("suspected terranes") dont la position paléogéographique au Valangínien-Hauterivien pourrait être fort éloignée de leur latitude actuelle (Tipper, 1984).

3. Le Domaine téthysien

3.1. "Mediterranean — Himalayan province" sensu Rawson (1981)

Au Valanginien, cette province s'étend du Mexique au Pakistan et du Maroc à l'Afrique du Sud. Cette région est caractérisée par des assemblages fauniques dominés par les Neocomitidae (*Thurmanniceras, Kilianella, Sarasinella, Neocomites* s. l., ...) et, dans une moindre mesure, par les Olcostephaninae.

Dès le Valanginien, les faunes mexicaines montrent une certaine originalité (*Ceratotuberculatus, Mexicanoceras,* ...) qui permet de considérer cette région comme un centre endémique.

Les faunes hauteriviennes de la partie himalayenne de cette région sont relativement mal connues ou peu représentées. Il ne semble pas qu'il y est de différences fondamentales entre les assemblages "indo-malgaches" et méditerranéens. Cependant, des centres endémiques locaux (Madagascar; Collignon, 1962) peuvent s'individualiser tandis que l'épisode transgressif qui caractérise le sommet de la zone à Loryi semble conduire à une période d'uniformisation, comme en témoignent les ammonitofaunes de Tanzanie (Zwierzycki, 1914 et Bulot & al., en cours).

3.2. "Andean province" sensu Rawson (1981)

Dans sa définition originelle, cette province englobe les bassins sédimentaires du centre de l'Argentine (Neuquen), du Pérou et de la Patagonie. Au cours de l'épisode Valanginien-Hauterivien ces faunes sont caractérisées par un ensemble de Neocomitidae endémiques (*Limaites, Acantholissonia, Pseudofavrella, ...*).

Je pense qu'il est nécessaire d'inclure la Colombie dans la province andine, malgré ses assemblages fauniques mixtes (faunes méditerranéennes: *Saynoceras, Valanginites,* et andines: *Limaites, Pseudofavrella,*); les faunes andines étant dominantes (Haas, 1960; Etayo Serna, 1985 & 1985a et communications personnelles).

De même, le peu de documents paléontologiques dont nous disposons pour la région antarctique (Howlett, 1986; Thomsom, 1982 et Thomsom & Farquarson, 1984) souligne les affinités entre les faunes de cette région et la province andine qui sont confirmées par l'étude des Bélemnites (Doyle & Howlett, sous-presse).

3. Distribution géographique des Olcostephaninae au cours du Valanginien et de l'Hauterivien

Les cartes paléobiogéographiques que j'ai élaborées dans ce chapitre sont le résultat de la compilation bibliographique de nombreuses publications dont le lecteur trouvera la liste en bibliographie. Seules les faunes figurées, ou dont j'ai pu vérifier l'existence en collection, apparaissent sur ces cartes. Dans quelques cas, l'information provient de données inédites. Leur provenance sera mentionnée dans le texte.

Ces cartes représentent le bilan de nos connaissances sur la distribution des Olcostephaninae. De plus, seules seront traitées les espèces dont la distribution géographique est significative du point de vue de l'endémisme ou des corrélations à longue distance.

4.1. VALANGINIEN

4.1.1. Les Olcostephanus (fig. 15 - 17)

Alors que l'apparition des *Olcostephanus* (fig. 15) est limitée à la Téthys méditerranéenne, la "transgression médio-valanginienne" voit la dispersion de ce genre à l'ensemble du domaine téthysien (fig. 16).



Fig. 14. Distribution géographique des Olcostephaninae au Valanginien basal

La plupart de ces faunes appartiennent au groupe "atherstoni" des anciens auteurs. *Olcostephanus (Olcostephanus) atherstoni* (Sharpe) est l'une des espèces d'Olcostephaninae les plus citées dans la littérature paléontologique et stratigraphique du XIX° siècle et du début du XX° siècle. Ces citations n'étant pratiquement jamais accompagnées de figuration, il est difficile de savoir à quoi correspondent les specimens ainsi identifiés.

En réponse à cette situation, Spath (1930) introduit la notion de groupe "atherstoni". Pour cet auteur: " ..., il existe probablement dans chaque région où a été mentionnée une faune d'Olcostephanus, des formes de type "atherstoni" qui sont des variants locaux homéomorphiques issus de la même souche, mais qui ne correspondent pas à une espèce vraie" (trad. L. Bulot).

C'est cette conception qui conduira Spath (1930 et 1939) à créer plus de vingt nouveaux taxons pour les faunes d'Afrique du Sud et du Pakistan. Coincidant avec l'apogée de l'ère pulvérisatrice en Paléontologie, cette attitude sera suivie par nombres d'ammonitologues tels Besairie (Madagascar: 1936), Imlay (Mexique: 1937 et 1938), Collignon (Madagascar: 1962), ... qui vont porter à plusieurs dizaines les "espèces endémiques" du groupe "atherstoni".

Nous avons vu précedemment (§ Taxinomie) que ce groupe "atherstoni" regroupait un ensemble de formes homéomorphes d'âges parfois très différents. Il a donc été nécessaire de replacer les différentes populations décrites dans la littérature dans un cadre stratigraphique rigoureux avant d'élaborer les cartes paléobiogéographiques de ce groupe d'Olcostephanus.

Il est parfaitement clair que les données concomitantes obtenues en France (ce travail), en Espagne (Company, 1987), en Suisse (Bulot, 1990b) et en Allemagne du Nord (Bulot & Company, 1990 et en cours) prouvent l'existence au sein du groupe "atherstoni" de gradients morphologiques qui varient dans le temps et qui sont interpréter ici comme des chronoclines (sensu Mayr, 1970).

chronocline "guebhardi": côtes primaires s'épaississant en tubercules allongés longitudinalement et costulation secondaire ne montrant jamais de bifurcation (zones à Campylotoxus et à Verrucosum).

chronocline "densicostatus": côtes primaires discrètes s'épaississant en tubercules proéminents et costulation secondaire montrant des bifurcations irrégulières (zones à Callidiscus et à Radiatus).

Ces deux chronoclines déterminent deux horizons à *Olcostephanus* distincts qui ont le plus souvent été confondus dans la littérature. Il s'agit maintenant de replacer les populations du groupe "atherstoni" non-européennes dans ce schéma évolutif de manière à tester la fiabilité de ces chronolines du point de vue des corrélations inter-régionales.

Cinq grandes populations non-européennes d'Olcostephanus ont fait l'objet de travaux monographiques:

- en Argentine, la population de O. (O.) atherstoni décrite par Riccardi & al. (1971);

- au Pakistan, les faunes du Salt-Range décrites par Spath (1939) et Fatmi (1977);

- à Madagascar, les "*Rogersites* " du bassin de Majunga figurés par Besairie (1936) et Collignon (1962);

- au Mexique, les nombreux Olcostephaninae de la Formation Taraises étudiés par Böse (1923), Imlay (1937, 1938 et 1940) et Cantu Chapa (1966);

- et enfin, la population topotypique des Uitenhage Beds initialement inventoriée par Kitchin (1909) et Spath (1930) et révisée depuis par Cooper (1981);

ce qui représente plusieurs dizaines d'espèces typologiques dont la répartition stratigraphique précise est le plus souvent inconnue. Nous verrons cependant que les travaux récents et détaillés de Riccardi et al. (1971) et Fatmi (1972 et 1977) fournissent une bonne base pour positionner stratigraphiquement de nombreux taxons.

A. Argentine

Riccardi & al. (1971) ont décrit, en association avec *O. (O.) atherstoni,* un Neocomitidae qu'ils rapportent au genre *Leopoldia: L. attenuata.* Cette espèce a été attribuée depuis au genre *Karakaschiceras* (Kemper & al., 1981 et Company, 1987) ce qui indique sans équivoque un âge compris entre le sommet de la zone à Campylotoxus et la base de la zone à Trinodosum. Les *O. (O.) atherstoni* d'Argentine s'inscrivent donc dans le chronocline "guebhardi" dont ils possèdent d'ailleurs toutes les caractéristiques ornementales.

B. Pakistan

Fatmi (1972 et 1977) a publié une importante série d'*Olcostephanus* qui précise la position stratigraphique des faunes du Salt Range précédemment décrites par Spath (1939). L'association *O. (O.) salinarius - O. (O.) sakalavensis - O. (O.) fascigerus* occupe le niveau sommital du membre moyen de la Formation Chichali au dessus des horizons ayant livré des *Karakaschiceras* et des *Neohaploceras*.

Du point de vue purement stratigraphique, cette faune se situerait donc à un niveau élevé du Valanginien supérieur, confirmé par le fait que l'ensemble morphologique salinarius - sakalavensis - fascigerus s'intègre sans difficulté dans le chronocline "densicostatus". L'absence de "vrais" *O. (O.) atherstoni* dans la faune du Salt Range déjà constatée par Spath (1939) s'explique alors par l'absence des Olcostephaninae dans les horizons à *Karakaschiceras* et *Neohaploceras*.

C. Madagascar

Bien que l'ammonitofaune du Valanginien malgache ait été abondamment illustrée et décrite (Besairie, 1936 et Collignon, 1962), aucune récolte n'a été faite selon une méthodologie rigoureuse. Il est donc a priori impossible de savoir quelle est la succession des faunes dans la zone à *Rogersites schenki* et *Neocomites teschenensis* qui représente l'intégralité du Valanginien supérieur malgache (Collignon, 1956 et Combémorel, 1988).

La plupart des espèces décrites proviennent du Bassin de Majunga où il semble bien que Collignon (1962) ait pu distinguer plusieurs horizons (horizon à *O. atherstoni*, horizon 3 à *Olcostephanus*) dans le Valanginien supérieur à "*Rogersites*". La similitude avec les faunes du Salt Range dépasse de loin les Olcostephaninae (*O. (O.) salinarius*) puisque l'on retrouve dans les deux régions des *Neohoploceras* et des *Besairieceras*. Rappelons, à propos de ces derniers, qu'ils occupent une position élevée dans le Valanginien du Salt Range en association avec *O. (O.) salinarius* et *O. (O.) sakalavensis*.

Les chronoclines "guebhardi" et "densicostatus" sont donc représentés dans le Valanginien supérieur malgache en association avec leurs faunes respectives de Neocomitidae. Il n'est malheureusement pas possible de déterminer clairement si ces faunes sont différenciées stratigraphiquement ou regroupées dans un horizon polyzonal de condensation.

D. Mexique

Böse (1923) est le premier à donner la succession des faunes d'Olcostephaninae du Nord-Est du Mexique en trois horizons principaux: horizon à *Astieria raricostata*, horizon à *Astieria astieriformis* et horizon à *Astieria neohispanica*.

J'ai montré plus haut que la faune de l'horizon à Astieria neohispanica se compose essentiellement de Jeannoticeras d'âge hauterivien. Parmi les Olcostephanus des "couches à raricostata", O. (O.) raricostatus s'intègrent aisement dans le chronocline "guebhardi"; tandis qu'au sein de l'horizon à astieriformis, (O. (O.) symonensis) correspond bien au chronocline "densicostatus".

Cette situation a été grandement compliquée par les travaux d'Imlay (1937-1938) qui n'a pas replacé les espèces décrites dans la succession stratigraphique élaborée par Böse, ce qui en rend l'interprétation pratiquement impossible. La présence de Karakaschiceras (= Leopoldia sensu Imlay p.p.), d'Eleniceras ? (= Distoloceras sensu Imlay p.p.) et de Jeannoticeras (O. (J.) colorinensis) souligne l'existence de faunes d'âges allant du Valanginien inférieur sommital à l'Hauterivien "moyen".

D'un point de vue purement morphologique, des formes comme O. (O.) coahuilensis et O. (O.) filifer peuvent respectivement trouver leur place dans les chronoclines "guebhardi" et "densicostatus". Il est malheureusement impossible d'en établir la preuve formelle.

Récemment, Young (1988) a décrit un assemblage de *Karakaschiceras* gr. *biassalense* et *Olcostephanus* gr. *atherstoni* parfaitement bien reperé stratigraphiquement au sein de la formation Taraises qui confirme l'association de ces deux taxons dans le Valanginien "moyen" et qui souligne la place de *O. (O.) atherstoni* dans le chronocline "guebhardi".

E. Afrique du Sud

Contrairement aux séries dilatées de la Formation Taraises, la Sundays River Formation est un épisode marin peu épais au sein des formations continentales du Uitenhage group. L'essentiel de la faune est composé d'Olcostephaninae dont Cooper (1981) a donné une récente révision. A la suite de ce travail, il est possible de répartir ces *Olcostephanus* en quatre groupes:

- espèces "typiquement sud-africaines" : O. (O.) atherstoni, O. (O.) rogersi, O. (O.) baini baini, O. (O.) baini sphaeroidalis, O. (O.) uitenhagensis et O. (O.) ricardií.

- espèces "mexicaines": O. (O.) astieriformis, O. (O.) coahuillensis et O. (O.) aff. durangensis.

- espèces "indo-malgaches": O. (O.) victoris et O. (O.) fascigerus.

- espèces "européennes": O. (O.) ventricosus et O. (O.) cf. densicostatus.

Suite aux informations obtenues dans les précédentes régions étudiées, il apparait donc que nous sommes une fois de plus en présence d'un mélange de faunes d'âge Valanginien moyen à Hauterivien basal qui pourrait se replacer dans les chronoclines "guebhardi" et "densicostatus". Ceci est d'ailleurs confirmé par Cooper lui-même qui cite en plus des Olcostephaninae: *Neohoploceras* spp., *Himantoceras* spp., *Distoloceras* spp., ...

Parmi les Neocomitidae révisés, *Neohoploceras subanceps* est un équivalent possible des *N. depereti* et *N. provinciale* de la zone à Verrucosum, tandis que "*Distoloceras*" spinossissinum rappelle sans équivoque les *Eleniceras* gr. tchechitevi du passage Valanginien-Hauterivien. Tout comme à Madagascar, il n'est pour l'instant pas possible de déterminer clairement si l'hétérochronie de ces faunes est due à un horizon polyzonal de condensation ou à un défaut de récolte.

F. Conclusions

La révision des espèces typologiques européennes du groupe "atherstoni" a permis de reconnaître deux horizons successifs où les formes de ce groupe explosent. Au delà du polymorphisme et du polytypisme important qui affectent la structure de ces populations, il est possible de distinguer deux grades morphologiques évolutifs qui sont interprétables en terme de chronocline (sensu Mayr): le chronocline "guebhardi" médio-valanginien et le chronocline "densicostatus" au passage Valanginien-Hauterivien.



Fig. 16. Distribution géographique des Olcostephaninae au passage V3/V4 Fig. 17. Distribution géographique des Olcostephaninae au passage V6/H1

L'analyse détaillée de l'ensemble des populations du groupe "atherstoni" montre qu'à chaque fois que la répartition stratigraphique des espèces typologiques est suffisament précise, il est possible d'intégrer ces taxons dans les chronoclines définis en Europe. Le groupe "atherstoni" devient alors un outil de corrélation précis dont la valeur est confirmée par l'étude parallèle des Neocomitidae.

A Madagascar, au Mexique et en Afrique du Sud, les difficultés rencontrées pour intégrer les *Olcostephanus* dans le cadre ainsi défini sont principalement dues au manque de rigueur dans la récolte des faunes, amplifiée par l'existence vraisemblable d'horizons polyzonaux de condensation. Il est délicat de déterminer les liens phylétiques qui existent entre les différentes populations du chronocline "densicostatus". En effet, ces populations peuvent tout aussi bien être le résultat d'une évolution locale à partir de dèmes du chronocline "guebhardi", qu'une implantation après migration de populations issues de la téthys méditerranéenne, à la faveur de la "transgression de l'Hauterivien basal". Je favoriserais cependant la première hypothèse du fait de l'endémisme des faunes de Neocomitidae associées (Besairieceras) et de l'absence de population de type "densicostatus" en plusieurs points de la Méditerranée (Espagne, Maroc, ...).

D'un point de vue plus général, le terme d' "Astieria schichten" correspond à des événements géo-biologiques hétérochrones caractérisés par l'explosion des *Olcostephanus;* il ne devient un outil de corrélation qu'après vérification du contenu faunique. Les "Astieria schichten" sont le plus souvent d'âge Valanginien "moyen" (fig. 16) ou Valanginien terminal — Hauterivien basal (fig. 17). Mais ils peuvent dans certains cas inclure des faunes de la zone à Trinodosum (Autran, 1989) ou être exclusivement médio-hauteriviens (Bulot, Morris & Latil, en cours).

4.1.2 Les autres genres d'Olcostephaninae (fig. 18)

Leur distribution géographique est beaucoup plus limitée que celle des Olcostephanus (fig. 18). Il est possible de les regrouper en deux faunes qui s'intègrent dans les provinces définies précédemment: une faune méditerranéenne (*Saynoceras* et *Valanginites*) qui penètre dans la province ouest-européenne (= province sub-boréale) et une faune andine (*Ceratotuberculus*; *Santafecinites* et "*Valanginites*" endémiques) qui reste tout de même en contact avec les faunes téthysiennes.



Fig. 18. Distribution géographique des Olcostephaninae micromorphes au Valanginien

4.2. HAUTERIVIEN (fig. 19)

Si l'on fait exception de la région méditerranéenne, les faunes de l'Hauterivien inférieur sont d'une manière générale très mal documentées. C'est pourquoi je me limiterai à l'étude de la répartition géographique des Olcostephaninae du passage H2/H3 (sous-zone à Jeannoti et horizon à Variegatus) et de ses équivalents stratigraphiques.

Nous avons vu plus haut que (§ Taxinomie) les *Olcostephanus* du passage H2/H3 montrent deux types différents d'ornementation:

- le groupe de Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti caractérisé par la perte de la tuberculation périombilicale;

et

- le groupe de *Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus* caractérisé par les bifurcations nombreuses des côtes secondaires et intercalaires ainsi que par l'effacement de l'ornementation sur le tiers adoral de la chambre d'habitation.

Il m'a semblé important de vérifier si ces grades évolutifs individualisés dans le Sud-Est de la France existaient dans d'autres provinces biogéographiques et se réalisaient au même moment. Dans le paragraphe consacré aux *Jeannoticeras*, j'ai montré que l'ensemble des espèces rapportables à ce taxon étaient globalement synchrones. Il est nécessaire d'examiner les autres faunes d'*Olcostephanus* qui les accompagnent.

O. (J.) frequens et *O. (J.) auriculatus* (synonymes de *O. (J.) jeannoti*) de Tanzanie et font partie d'un assemblage qui inclut *O. (O.) scissus* et *O. (O.) crassus* lesquelles s'intègrent parfaitement dans le groupe *variegatus*.

En Grande-Bretagne (Speeton, Yorkshire), le sommet de la zone à Regale livre un assemblage d'ammonites riche en Olcostephaninae, dont les morphotypes *singularis* et *latiflexus* de *O. (O.) variegatus* et *O. (J.) jeannoti* (Doyle, 1989 et communications personnelles).

Au Pérou, des *Jeannoticeras* ont été reconnus dans une association d'*Olcostephanus* proches de *O. (O.) variegatus* dont la position stratigraphique, sous-jacente aux bancs à *Capeloites larozai*, est d'âge Hauterivien "moyen" (coll. Thieuloy, données inédites). Un assemblage similaire a été décrit en Colombie (Haas, 1960) et sa succession stratigraphique m'a été confirmée par F. Etayo Serna (communication personnelle).

Il apparait donc clairement que l'on peut interpréter les grades évolutifs "jeannoti" et "variegatus" comme des chronoclines de l'Hauterivien inférieur [sommet de la zone à Loryi (sous-zone à Jeannoti) et base de la zone à Nodosoplicatum (horizon à variegatus)]. Il est de nouveau difficile de savoir si ces populations sont le résultat d'évolutions locales ou de migrations.



Fig. 19. Distribution géographique des Olcostephaninae au passage H2/H3

4. 3. Conclusions

A l'issue de cette analyse des distributions géographiques, il est nécessaire de modérer l'image ubiquiste des Olcostephaninae qui est généralement acceptée par les ammonitologues (Riccardi et al., 1971, Rawson, 1981, ...).

En effet, ce n'est qu'à trois reprises (passage V3/V4, passage V6/H1 et passage H3/H3) que nous assistons à une uniformisation relative des formes. C'est durant ces périodes que les Olcostephaninae prennent toute leur mesure pour les corrélations à longue distance entre les différentes provinces géographiques.

Indépendamment, les genres micromorphes d'Olcostephaninae et dans une moindre mesure certaines espèces d'*Olcostephanus* s. lato (Argentine; Leanza & Wiedmann, 1981) contribuent à l'élaboration d'assemblages fauniques endémiques dans la province andine et au Mexique.

IV. EVOLUTION ET PALEOBIOLOGIE

1. INTRODUCTION

A l'issue de l'étude stratigraphique et taxinomique, il est globalement possible de dégager deux grandes tendances évolutives au sein des Olcostephaninae:

- la première s'exprime chez le genre *Olcostephanus* s. l. et se manifeste par de faibles variations morphologiques autour de la morphologie sphérocône définie plus haut comme olcostéphanide typique. Les taxons qui se succèdent dans ce "tronc olcostéphanide" ont en commun des acrozones relativement longues (dépassant la souszone) et un dimorphisme sexuel net qui affecte surtout la taille de l'adulte (D microconche compris entre 20 et 70 mm; D macroconche compris entre 50 et 300 mm);

- la seconde tendance évolutive s'exprime chez les genres micromorphes (*Baronnites*, *Valanginites*, *Saynoceras*, *Parastieria* s. str. et *Capeloites*). Bien que n'ayant, le plus souvent, aucun lien phylétique direct entre eux, ces taxons montrent des modifications importantes de la morphologie olcostéphanide typique. Ces modifications affectent essentiellement l'ornementation (acquisition de tubercules margino-ventraux ou ventraux, perte de la tuberculation péri-ombilicale, ...). D'une manière générale, l'acrozone des espèces concernées est réduite à un horizon et le dimorphisme sexuel est difficile à mettre en évidence.

L'objet de ce chapitre est de mettre en évidence la part respective des contraintes internes (modalités) et externes (contexte paléobiogéographique) dans l'évolution des Olcostephaninae.

L'analyse des modalités évolutives passe par l'appréciation de la variabilité intraspécifique des populations d'Olcostephaninae replacées dans leur cadre stratigraphique. La préservation du matériel m'ayant rarement permis d'utiliser les méthodes biomètriques, cette variabilité ne sera pratiquement jamais quantifiée.

Pour chaque espèce, j'étudierai la séquence ontogénétique de manière à reconnaître les innovations (divergences tardives et juvéniles sensu Delsol, 1977) et les hétérochronies (progenèse et néoténie sensu Gould, 1977; accélération sensu De Beer, 1940). De nouveau, la préservation du matériel a été une entrave à l'analyse détaillée des stades ontogénétiques juvéniles de certaines espèces. Heureusement, la connaissance de la succession stratigraphique précise des espèces m'a grandement aidé à rechercher les liens de parenté.

Au sein du genre *Olcostephanus* s. l., j'analyserai les similitudes dans l'évolution des microconches et des macroconches ; tandis que chez les genres micromorphes j'aborderai les convergences morphologiques pouvant témoigner de canalisations évolutives.

Il m'a semblé indispensable de replacer les modalités évolutives ainsi reconnues dans leur contexte paléobiologique et paléogéographique. Cette approche "bio-géodynamique" de l'évolution des Olcostephaninae sera abordée sous deux angles différents:

-l'interaction entre les cycles eustatiques (Haq & al., 1987) et les renouvellements fauniques qui soulignent l'impact des grandes modifications environnementales (apparition et disparition de niches écologiques) sur l'évolution des Olcostephaninae;

- les modifications de la composition des assemblages fauniques successifs qui permettent d'envisager l'incidence de la compétition interspécifique sur l'évolution.

Nous verrons que l'analyse des modalités évolutives des Olcostephaninae dans leur contexte paléobiogéographique met en évidence des phénomènes de redondance. Ce sont ces canalisations évolutives qui, une fois comparées à la dynamique évolutive d'autres sous-familles, permettent une approche globale de la paléobiologie des Ammonoidea.

2. Place de *O. (O.) drumensis* dans l'évolution des Olcostephaninae

2.1. Origine et évolution de O. (O.) drumensis

A. Les ancêtres:

Nous avons vu (tableau 1, p. 42) que la répartition stratigraphique de *O. (O.) drumensis* couvre les zones à Otopeta et à Pertransiens du Valanginien inférieur et que l'espèce s'éteint dans la zone à Campylotoxus (horizon à hirsutus).

Company & Tavera (1982) ont signalé l'existence dans le Berriasien terminal des Cordillères bétiques de formes affines à *O. (O.) drumensis* qu'ils rapportent aux "Spiticeras" du groupe *multiforme-polyptroptychum* sensu Djanélidzé, 1922. Depuis, il m'a été possible de reconnaitre dans la faune du Crétacé basal d'Harskut (Monts Bakony, Hongrie) des exemplaires rapportables à ce groupe de "Spiticeras" (voir PL 1, fig 1-3), ce qui élargit l'aire de répartition de ces formes à la marge sud-thétysienne.

La position systématique exacte des "*Spiticeras*" du groupe *multiforme-polyptroptychum* est incertaine du fait de leur morphologie intermédiaire entre les *Spiticeras* s. str. (*Spiticeras* du groupe *spitiensis-ducale*) et les *Olcostephanus* s. str. (c'est à dire valanginiens et hauteriviens). En effet la limite entre les deux genres est très conventionnelle dans sa conception actuelle et repose davantage sur une coupure stratigraphique que sur une discontinuité morphologique.

Empruntés aux Spiticeratinae, les formes du groupe *multiforme-polyptroptychum* possèdent les caractères ornementaux tels que l'aspect des constrictions (nettement proverses et formant un chevron sur la région ventrale) et le caractère "polyptychoïde" de la costulation secondaire; des Olcostephaninae, ils montrent la morphologie à tendance nettement sphérocône qui supplante le port perisphinctoïde des *Spiticeras* s. str.

Alors que l'acquisition de la morphologie sphérocône est réalisée dès le Berriasien terminal, les modifications de l'ornementation semblent plus progressives. Il est possible de différencier au sein des populations du sommet de la zone à Boissieri un "pôle" à côtes fines et bifurcations irrégulières ("S." multiforme) et un "pôle" à côtes grossières et bifurcations nombreuses ("S." polyptroptychum).

Seule l'étude détaillée de la variabilité au sein du groupe permettra de cerner les modalités évolutives de la "dérive" (sensu Devillers & Mahé, 1980) des populations spiticératides du

Berriasien terminal vers O. (O.) drumensis forme type. Le matériel français ne permet pas cette étude, et ce sont les riches populations des coupes espagnoles de la région de Cehegin, ainsi que les spécimens d'Harskut, qui permettront de résoudre ce problème (Bulot, Company & Tavera, en préparation).

O. (O.) drumensis reste donc le premier représentant des Olcostephaninae si l'on limite cette sous-famille aux espèces valanginiennes et hauteriviennes étudiées dans ce mémoire.

B. La variabilité de O. (O.) drumensis

O. (O.) drumensis se distingue de ses prédécesseurs spiticératides par la stabilisation de la morphologie olcostéphanide. Par contraste avec les derniers représentants du groupe *multiforme-polyptroptychum*, l'ombilic est étroit (O/D toujours inférieur à 0,30) et le "pôle ornemental multiforme" uniformément exprimé (comparer pl. 1, fig 1-3 et pl. 1, fig 4-6 et 11).

Dès la fin de la zone à Otopeta, O. (O.) drumensis acquiert une section subovale à subcirculaire qu'il conservera jusqu'à la fin de la zone à Pertransiens. Aux cotés des formes types, il est possible de reconnaître des exemplaires à constrictions proverses qui témoignent du patrimoine "spiticératide" sans que la costulation polyptychoïde originelle soit réalisée (pl. 1, fig. 7-10).

La combinaison des différents styles ornementaux avec la forme de la section introduit une certaine plasticité dans la morphologie générale de *O. (O.) drumensis.* Cette variabilité est reflétée dans la littérature par la création d'espèces typologiques qui correspondent aux morphotypes extrêmes des populations de la zone à Pertransiens (*O. (O.) polyptychoides* Sayn MS et *O. (O.) pelegrinensis* Sayn MS) (pl. 1., fig. 12-15).

Par opposition au macroconche, le microconche montre une morphologie remarquablement stable (cf. Company 1987, pl. 14, fig. 2-7). Le stade à côtes bifurquées est exprimé très discrètement sur la chambre d'habitation à partir de 15-20 mm de diamètre.

2.2. Le contexte évolutif de O. (O.) drumensis

La zone à Otopeta et la partie inférieure de la zone à Pertransiens correspondent à une période calme du point de vue évolutif. On assiste au remplacement progressif des faunes issue du Berriasien terminal (*Tirnovella, Fauriella, Beriasella* et "*Spiticeras*") par des faunes typiquement valanginiennes (*Thurmanniceras, Kilianella, Sarasinella* et Olcostephanus).

L'étude des assemblages fauniques du Sud-Est de la France montre l'augmentation régulière du pourcentage de Phylloceratidae qui témoigne d'une période d'ouverture océanique (début du cycle transgressif du Valanginien inférieur). Dans les Cordillères bétiques on assiste progressivement à une uniformisation des faciès entre le Prébétique et le Subbétique (Company, 1987). Dans ce cadre, il est tout a fait possible d'interpréter l'évolution lente des populations d'ammonites du Valanginien basal comme la réponse biologique discrète de ces faunes à une variation continue du milieu marin. La place des *Olcostephanus* est relativement discrète au sein de ces assemblages fauniques. Dans la zone à Pertransiens de la coupe Canada Lengua (Cehegin, Espagne; Company, 1987, p. 37), *O. (O.) drumensis* ne représente que 7% de l'ammonitofaune qui est largement dominée par les *Thurmanniceras* (27% de la faune).

Il apparait clairement que l'abondance des Neocomitidae se fait au détriment des Olcostephaninae. Cette variation du pourcentage des Olcostephaninae par rapport aux Neocomitidae va être une constante de l'histoire de ces deux sous-familles au cours du Valanginien et de l'Hauterivien inférieur.

Des comptages similaires effectués sur les faunes de la zone à Pertransiens du Col Lazarier (Arnayon, Drôme) et des Tonils — Ravin du Liouroux (Bézaudun, Drôme) montrent des assemblages dominés par les Leiostraca (plus de 75% de la faune) tandis qu'au sein des Ammonitina, les Olcostephaninae ne sont qu'un élément accessoire (2-3% de la faune totale).

2. UN EQUILIBRE PONCTUE: les Olcostephaninae de l'horizon à hirsutus

C'est à l'extrême sommet de la zone à Pertransiens et dans la partie basale de la zone à Campylotoxus que se manifeste une intense spéciation des Olcostephaninae qui est caractérisée par l'apparition de cinq nouvelles espèces:

- Olcostephanus (Olcostephanus) stephanophorus (MATHERON, 1878)
- Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus n. sp.
- Olcostephanus (Olcostephanus) josephinus (d'ORBIGNY, 1850)
- Baronnites hirsutus (FALLOT & TERMIER, 1923)
- Baronnites chabrensis BULOT, COMPANY & THIEULOY, 1990

2.1. La spéciation des Olcostephanus à partir de O. (O.) drumensis

Le sommet de la zone à Pertransiens voit l'augmentation de la "plasticité morphologique" de O. (O.) drumensis. Cette variabilité affecte principalement la forme de la section, ce qui se traduit par une "dérive" des population vers le pôle sphérocône-cadicône.

C'est à partir de ces morphotypes renflés de O. (O.) drumensis que vont s'individualiser O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus. La spéciation de O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus est un évènement extrêmement rapide dont il est difficile de saisir le mécanisme exact. De plus, l'analyse ontogénique de ces deux espèces est compliquée par la conservation du matériel à ma disposition (nuclei pyriteux).

Par rapport à O. (O.) drumensis:

- O. (O.) stephanophorus conserve la morphologie juvénile cadicône jusqu'à l'âge adulte;

- O. (O.) tenuituberculatus montre une "retardation" du stade à côtes secondaires bifurquées qui ne s'exprime plus que sur les tours externes.

Malheureusement, nous ne connaissons pas le stade adulte des morphotypes renflés de O. (O.) drumensis ce qui ne nous permet pas d'apréhender la nature des mécanismes évolutifs qui conduisent à O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus.

L'origine de *O. (O.) josephinus* est encore plus délicate à cerner et deux hypothèses sont envisageable:

- progenèse à partir de morphotypes câdicône à ombilic profond de O. (O.) drumensis (voir pl. 2, fig. 15);

ou

- progenèse à partir de morphotypes à section très déprimée et costulation grossière de O. (O.) stephanophorus (voir pl. 2, fig. 3-5).

Cette hypothèse progénétique est renforcée par la simplification de la ligne de suture. Par contre l'effacement de la costulation semble un caractère épigénétique lié à la hauteur relative de la section. Ce sont les formes les plus déprimées qui montrent la costulation la plus effacée.

2.2. Origine des Baronnites

Bien que le motif ornemental des stades adultes de *B. hirsutus* soit très particulier, l'aspect de la ligne de suture et la morphologie des tours internes de cette espèce sont incontestablement de type olcostéphanide. C'est donc au sein du genre *Olcostephanus* que nous avons recherché l'origine de cette espèce (Bulot & al., 1990).

Aussi bien en France qu'en Espagne, les niveaux sous-jacents à l'horizon à hirsutus ne livrent qu'une espèce appartenant à ce genre: *Olcostephanus drumensis* Kilian, 1910.Un simple coup d'oeil suffit pour se rendre compte que les tours internes de *B. hirsutus* montrent un développement identique à celui de *O. drumensis* jusqu'au diamètre de 8-9 mm (Bulot & al., 1990, pl. 1, fig. 1 et 2).

C'est à partir de ce diamètre que se produit la différentiation entre les deux taxons par effacement des côtes sur le ventre et apparition de la tuberculation ventrale chez *B*. *hirsutus*. Par comparaison avec les exemplaires adultes de *O*. *drumensis* qui peuvent atteindre un diamètre de 70mm chez le macroconche, B. hirsutus montre un arrêt prématuré de la croissance (taille de l'adulte de l'ordre de 20 mm) qui semble être l'expression d'une progenèse.

Cette progenèse s'accompagne d'une innovation tardive (sensu Dommergues & al., 1986) qui affecte l'ornementation des stades adultes (apparition d'une double rangée de tubercules ventro-latéraux et réalisation de la costulation en boucles).

Compte-tenu du faible nombre d'individus disponibles, il est impossible de cerner les mécanismes évolutifs qui conduisent à *B. chabrensis*. Cependant l'existence de *B. hirsutus* à

ombilic large et à section étroite (Saynoceras sp. 3 in Thieuloy, 1979, p. 44, fig. 13) suggère une filiation directe entre les deux espèces.

2.3. Contexte de la spéciation des Olcostephaninae

A. Le cadre paléogéographique

Parmi les espèces qui apparaissent au passage V2/V3, *Olcostephanus (Olcostephanus) josephinus, Baronnites hirsutus* et *Baronnites chabrensis* ont une aire de répartition pratiquement limitée au Sud du Bassin vocontien (Baronnies et chaîne Ventoux-Lure).

Les travaux de Monier (1986) ont mis en évidence l'exondation progressive de la chaîne Ventoux-Lure dès le Tithonique qui aboutira à la mise en place d'une plate-forme de faciès urgonien à l'Aptien. De plus, de nombreux indices de tectonique synsédimentaire ont été relevés dans le Valanginien inférieur de cette région. Compte tenu de l'existence de cette zone tectoniquement instable, il semble possible que l'aire de répartition des *Baronnites* et *O. (O.) joserphinus* soit liée à des "effets de seuils". L'éventualité d'une zone haute est renforcée par le nombre important de "formes ornées" d'ammonites qui accompagnent cette espèce, comparativement aux associations faunistiques présentes dans les gisements plus éloignés de la Montagne de Lure où les Phylloceratidae dominent nettement.

Il est intéressant de noter que c'est dans cette même aire géographique et au même moment que se produit l'apparition des *Paquiericeras* et des *Julianites*, selon toute vraisemblance à partir des *Platylenticeras*.

Curieusement, tous les exemplaires espagnols de *B. hirsutus* proviennent de la Sierra de Quipar. Cette région se comporte comme un seuil tectoniquement instable au cours du Jurassique supérieur et d'une partie du Crétacé inférieur (Rey & Vera,1988). Cependant, les conditions d'affleurement du sommet de la zone à Pertransiens ne permettent pas d'exclure la possibilité d'une répartition géographique plus étendue en Espagne

Toutefois dans le cas où une telle interaction existerait, une question reste posée : l'accentuation subite de phénomènes locaux d'exondation ouvre-t-elle de nouvelles possibilités à l'évolution des Olcostephaninae vers des formes adaptées à un mode de vie necto-benthique lié à ces seuils sous marins ?

B. Le contexte paléobiologique

L'explosion des Olcostephaninae au passage V2/V3 se produit après l'extinction des *Thurmanniceras*.

A la base de la zone à Campylotoxus, les Neocomitidae (*Kilianella* presque exclusivement) ne représentent plus qu'un faible pourcentage de l'ammonitofaune (de l'ordre de 10-15% dans les bancs L56-L62 à Barret-le Bas, Les Sausses) tandis que les Olcostephaninae peuvent représenter jusqu'à 60% de la faune dans certaines localités (banc 100, Rochebrune, ferme des Prades). Nous trouvons de nouveau ici l'illustration de la compétition interspécifique entre les Neocomitidae et les Olcostephaninae.

C. Conclusion

Il est clair que l'horizon à hirsutus correspond à une période d'intense renouvellement faunique qui affecte l'ensemble de l'ammonitofaune.

Chez les Olcostephaninae, les formes progénétiques (*Baronnites* et *O. (O.) josephinus*) sont issues de processus évolutifs quantiques impliquant une révolution génétique (apparition de caractères morphologiques originaux). Nous avons probablement affaire à une spéciation péripatrique (sensu Mayr, 1942) du fait que cette spéciation se produit en marge de l'aire de répartition de l'espèce-mère.

Les "accélérations évolutives" qui ont conduit à O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus à partir de O. (O.) drumensis sont beaucoup plus difficiles à interpréter. Deux interprétation sont possibles:

- la spéciation qui conduit à O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus s'inscrit dans un processus évolutif quantique avec révolution génétique ;

ou bien

- ces deux espèces sont le résultats de transformations évolutives accélérées.

Il ne semble pas que l'individualisation de ces deux taxons implique un révolution du patrimoine génétique olcostéphanide. L'ensemble des caractères morphologiques de O. (O.) stephanophorus et O. (O.) tenuituberculatus est déjà exprimé chez O. (O.) drumensis.

En revanche, l'hypothèse d'une transformation évolutive accélérée semble bien correspondre à notre cas. En effet, ce processus évolutif s'accompagne souvent d'un effondrement des effectifs de l'espèce mère ce qui est tout à fait le cas de *O. (O.) drumensis* au passage V2/V3. De plus l'existence, dans les séries dilatées de la région Ventoux-Lure de petites populations intermédiaires entre *O. (O.) drumensis* et ses descendants confirme cette interprétation.

Il est intéressant de noter qu'en Espagne, tant *O. (O.) tenuituberculatus* que *O. (O.) stephanophorus* sont absents des faunes d'ammonites de la zone à Salinarius et n'apparaissent qu'au passage Valanginien inférieur/Valanginien supérieur (Company, 1987).

Dans un cadre plus global, l'équilibre ponctué et les transformations évolutives qui affectent les Olcostephaninae au passage V2/V3 s'inscrit dans le bas niveau marin qui caractérise le début du cycle eustatique LZB 2.1 de Haq & al. (1987).

4. INDIVIDUALISATION DES LIGNEES "PLATE-FORME" ET "BASSIN"

Après l'extinction rapide des *Baronnites* et le déclin progressif des *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) stephanophorus, la zone à Campylotoxus voit la séparation du genre *Olcostephanus* s. str. en deux lignées inféodées à des milieux distincts: *O. (O.)* tenuituberculatus dans le bassin et *O. (O.)* guebhardi sur les bordures de plate-forme.

4.1. Modification de la structure des populations de O. (O.) tenuituberculatus

Tant en France qu'en Espagne (Company, 1987); *O. (O.) tenuituberculatus* est une espèce qui reste inféodée aux faciès de bassin. Les populations de *O. (O.) tenuituberculatus* de la zone à Campylotoxus sont caractérisées par une morphologie à tendance spérocône et par une costulation relativement grossière (pl. 3, fig. 12-15).

Dès la fin de la zone à Campylotoxus et à la base de la zone à Verrucosum, O. (O.) tenuituberculatus adopte une morphologie nettement plus comprimée ainsi qu'une costulation beaucoup plus fine et dense. De plus, le stade auquel apparaissent les bifurcations des côtes secondaires est nettement plus précoce (pl. 3, fig. 1-9 et 17-19).

Le processus impliqué dans cette "dérive" progressive de la structure des populations de *O*. (*O*.) tenuituberculatus s'inscrit dans le cadre des transformations évolutives à vitesse modérée et relativement régulières. Nous verrons que ce type de processus est assez fréquent chez les *Olcostephanus* s. str. et qu'il n'implique que des transformations morphologiques dont d'ampleur est modeste (variation de la forme de la section et de la densité costale). Très souvent ces modifications ne sont pratiquement pas sensibles sur le microconche comme cela est le cas chez *O*. (*O*.) tenuituberculatus.

4.2. Origine et modification de la structure des populations de O. (O.) guebhardi

A. Origine de O. (O.) guebhardi

Du point de vue ontogénétique, les premiers représentants de cette espèce (partie moyenne de la zone à Campylotoxus : pl. 6, fig.1) montrent à tous les stades de la croissance une morphologie à tendance cadicône-sphérocône directement héritée de *O. (O.) stephanophorus.* Le motif ornemental des deux espèces diffère considérablement par l'acquisition chez *O. (O.) guebhardi* de tubercules massifs et de côtes primaires très marquées sur la chambre d'habitation.

C'est chez le microconche que la divergence entre les deux espèces est la plus flagrante (comparer pl. 2, fig. 6 et pl.6, fig. 3-6). Elle affecte principalement la taille de l'adulte (2 fois plus grande chez *O. (O.) guebhardi*), ainsi que la morphologie générale qui est à tendance nettement platicône.

Il est difficile de déterminer quels sont les mécanismes évolutifs impliqués dans la spéciation de *O. (O.) guebhardi* à partir de *O. (O.) stephanophorus.* L'analyse comparative des séquences ontogénétiques des macroconches des deux espèces suggère que *O. (O.) guebhardi* est hypermorphique par rapport à *O. (O.) stephanophorus.* Par contre, la méconnaissance des stades juvéniles des microconches de *O. (O.) guebhardi* ne permet pas de confirmer cette hypermorphose avec certitude bien que la différence de taille atteinte par l'adulte tende à favoriser cette hypothèse.

B. Evolution de O. (O.) guebhardi

L'apparition de *O. (O.) guebhardi* est relativement discrète et les morphotypes cadicônes "primitifs" sont un élément accessoire des assemblages à Neocomitidae dominants (*Busnardoites* et Karakaschiceras).

La population la plus nombreuse, qui correspond à l'acmé de l'espèce, provient du sommet de la zone à Campylotoxus. Ces formes sont caractérisées par une morphologie assez globuleuse ayant perdu le port cadicône des premiers individus qui est cependant maintenu chez le jeune. La costulation primaire prend son caractère nettement rétroverse, la costulation secondaire devient nettement plus fine et flexueuse.

Dès la fin de la zone à Campylotoxus et au début de la zone à Verrucosum, se manifeste un changement dans la structure des populations de *O. (O.) guebhardi* ; la forme type disparait au profit d'un nouveau morphotype qui diffère de celui du Valanginien inférieur sommital par la densité de sa costulation, la morphologie générale de la coquille restant inchangée. C'est cette population qui a été individualisée ici sous le nom de *O. (O.) guebhardi* morphotype querolensis. A la différence du macroconche, les microconches de *O. (O.) guebhardi* conservent une morphologie quasiment inchangée depuis leur apparition.

Tout comme dans chez O. (O.) tenuituberculatus, la modification de la structure des populations de O. (O.) guebhardi au cours du Valanginien inférieur terminal — Valanginien supérieur basal s'inscrit dans le cadre des transformations évolutives à vitesse modérée et relativement régulières.

4.3. Conclusions

Il est intéressant de souligner que l'acquisition d'une costulation fine et dense se réalise parallélement dans les lignées "bassin" et "plate-forme". Cette transformation évolutive est synchrone avec la transgression médio-valanginienne (fin du < transgressive system track > du cycle LZB 2.2 de Haq & al., 1987)

Nous verrons plus loin que toutes les populations d'*Olcostephanus* ayant en commun une ornementation fine et dense apparaissent dans des conditions eustatiques similaires. Cette morphologie ne se réalise sur la plate-forme que dans les épisodes transgressifs.

O. (O.) tenuituberculatus et *O. (O.) guebhardi* donnent deux très bons exemples de la compétition interspécifique Olcostephaninae/Neocomitidae. La figure & montre clairement que l'explosion de *O. (O.) guebhardi* dans l'Arc de Castellane est intimement liée avec le déclin des Neocomitidae au sommet de la zone à Campylotoxus. De même dans le bassin, c'est dans les assemblages pauvres en Neocomitidae du sommet du Valanginien inférieur que les *Olcostephanus* sont les plus abondants (23% de l'ammonítofaune contre 13% de Neocomitidae au sommet V3 à Moriez, St Firmin).

5. LA RADIATION ADAPTATIVE "MEDIO-VALANGINIENNE"

Parallèlement à l'apparition de O. (O.) guebhardi et à son développement dans l'Arc de
Castellane, la partie supérieure de la zone à Campylotoxus ("bancs à Karakaschiceras" des auteurs) est le témoin d'un renouvellement global de la faune d'Ammonites.

Cette période d'intense spéciation se traduit chez les Olcostephaninae par l'individualisation des genres *Valanginites* (*V. paludensis*) et *Saynoceras* (*S. fuhri*). Ce phénomène s'intègre dans le cadre plus vaste de la radiation adaptative "médio-valanginienne" qui affecte aussi les Neocomitidae (apparition des genres *Karakaschiceras* et *Neohoploceras* et explosion des *Neocomites*) et qui se poursuit dans la partie basale du Valanginien supérieur (zone à Verrucosum).

5.1. Origine et évolution des Valanginites

La conservation des Valanginites paludensis ne permet malheureusement pas d'accéder aux stades ontogéniques juvéniles. Cependant, les affinités entre cette espèce et les O. (O.) guebhardi "primitifs" sont nettes. Elles s'expriment principalement par la morphologie sphérocône et l'aspect de la costulation secondaire (comparer pl. 9, fig. 4 et pl. 11, fig. 1).

Le passage de O. (O.) guebhardi à V. paludensis ne peut pas s'interpréter en termes d'hétérochronies simples. Du point de vue de la taille adulte, V. paludensis est progénétique par rapport à O. (O.) guebhardi. A cette progénèse vient s'associer une innovation tardive (sensu Dommergues & al., 1986) qui s'exprime par une croissance allométrique de la costulation sur la loge d'habitation.

En revanche, il est beaucoup plus délicat d'interpréter les mécanismes évolutifs qui sont à l'origine des différents morphotypes de *V. nucleus.*

En effet, les formes types de ce taxon semble présenter une "retardation" des caractères juvéniles jusqu'à l'âge adulte, tandis que les morphotypes à ornementation vigoureuse (*wilfridi* et *ventrotuberculatus*) montrent, dès un diamètre de l'ordre de 10-15mm, de fortes côtes primaires et des tubercules qui rappellent le stade pré-adulte de *V. paludensis*. Cependant, dans aucun des exemplaires de *V. nucleus* étudiés le stade à côtes allométriques n'est réalisé.

Ainsi donc, les différents morphotypes de *V. nucleus* correspondraient à des individus néoténiques par rapport à *V. paludensis*; les différences dans la succession des stades juvéniles et pré-adultes étant le fait d'un "rééquilibrage" de la morphologie (sensu Meister, 1988).

En revanche, la présence ou l'absence de tubercules siphonaux ne me semble pas avoir de signification évolutive propre. Je pense plutôt que ces tubercules correspondent à des reliques de péristomes qui témoignent de l'arrêt, puis de la reprise, de la croissance chez l'adulte. Cette hypothèse est étayée par l'existence systématique d'un tubercule sur la lèvre qui précède l'ouverture buccale des morphotypes *wilfridi*.

Valanginites bachelardi est une espèce micromorphe (D de l'ordre de 25 mm) progénétique par rapport aux Valanginites de grande taille (D de l'ordre de 35-70mm). En revanche, il est impossible de déterminer avec certitude si ce taxon est issu de V. paludensis ou de V. nucleus. Cependant, il semblerait que l'apparition de cette espèce soit légerement postérieure à V. nucleus dans certaines coupes (Arnayon, col Lazarier, Drôme par exemple). Aussi, serais-je tenté de voir une filiation directe entre *V. nucleus* et *V. paludensis,* cette hypothèse étant renforcée par les très grandes similitudes entre les stades juvéniles de ces deux taxons tant du point de vue ornemental que du point de vue de la ligne de suture (comparer pl. 10, fig. 1-3 et pl. 10, fig. 6-9).

5.2. Origine et évolution des Saynoceras

L'espèce la plus ancienne du genre Saynoceras est S. fuhri qui provient de la partie supérieure de la zone à Campylotoxus de l'Arc de Castellane. Dans des niveaux légerement sous-jacents, apparaissent les premiers V. paludensis qui montrent de remarquables affinités morphologiques avec S. fuhri.

Si l'on fait abstraction de la double rangée de tubercules ventro-latéraux chez *S. fuhri,* les deux taxons ont en commun:

-un enroulement de type sphérocône globuleux,

-une ornementation composée de côtes primaires renflées en petits tubercules aigus sur le rebord ombilical d'où naissent des faisceaux de 2 à 4 côtes secondaires,

-et des côtes secondaires qui montrent un très net renforcement allométrique sur la chambre d'habitation.

La similitude morphologique entre ces deux taxons est renforcée par leur position stratigraphique respective et par la morphologie de certains spécimens de *V. paludensis* qui montrent un effacement de la costulation sur la région ventrale et un soulèvement des côtes en renflement péri-siphonaux sur la chambre d'habitation (pl. 9, fig. 1-2). C'est sur la base de cette modification et du décalage statigraphique que j'admets l'existence d'une lignée évolutive Valanginites paludensis - Saynoceras fuhri.

S. fuhri s'individualise par une divergence tardive (sensu Delsol, 1977) dont l'expression réside dans "l'accélération" du processus de "tuberculisation" associé à l'allométrie des côtes secondaires. C'est ce phénomène qui conduit à l'apparitition du stade ornemental "zig-zag" caractéristique des Saynoceras.

S. contestanum est le descendant direct de S. fuhri. Par rapport à son ancêtre, il montre des tendances nettement progénétiques, telles que la réduction de la taille atteinte par l'adulte et la disparition du stade ornemental final (costulation en "zig-zag"). A ces caractères, s'associe de nouveau, une innovation tardive qui se manifeste par l'apparition d'une troisième rangée de tubercules sur chaque flanc. Cette modification ornementale conduit à la réorganisation de la costulation sur la chambre d'habitation.

S. verrucosum succède immédiatement à S. contestanum bien que les deux espèces cohabitent à l'extrême base de la zone à Verrucosum. L'analyse de la succession des stades ontogéniques de cette espèce met en évidence un ensemble de modifications importantes qu'il est difficile d'interpréter en termes d'hétérochronies simples. A la différence de ce qui se passe chez S. contestanum, le stade lisse caractéristique des tours internes des Olcostephaninae se prolonge jusqu'à la fin du phragmocône et la ligne de suture est de type olcostéphanide simplifié tout au long de l'ontogénèse. On peut donc considérer, par comparaison avec S. contestanum, que cette espèce est affectée par une rétention néoténique (retardation) de la morphologie générale de la coquille. Par contre, la loge d'habitation

montre une condensation des stades ontogéniques adultes de S. contestanum qui conduit à la disparition pratiquement totale de la costulation fasciculée (sauf chez quelques rares représentants où elle existe à l'état de relique) et par conséquence à la réapparition, sur la plus grande partie de la chambre d'habitation, de l'ornementation en "zig-zag" (déjà connue chez *S. fuhri*). Ce phénomène que nous avions précedement interprété (Bulot & al., 1990) comme une synaptogenèse (sensu Mattei, 1985) correspond à un "rééquilibrage" de la morphologie (sensu Meister, 1988).

5. 3. Le cadre géodynamique

Bien que les modifications morphologiques qui se manifestent chez les espèces successives de Valanginites et de Saynoceras peuvent être expliquées en terme d'hétérochronies du développement, combinées avec l'apparition de caractères phénotypiques nouveaux, il est beaucoup plus difficile d'établir les causes écologiques qui déterminent ces changements évolutifs.

A ce propos, il nous est seulement possible de constater que l'apparition de ces espèces micromorphes ornées d'Olcostephaninae est toujours associée aux discontinuités sédimentaires reconnues dans le Valanginien du Sud-Est de la France (Arnaud & al., 1981; Arnaud-Vanneau & al., 1982):

- l'apparition de *S. fuhri* et *V. paludensis* précède légèrement la discontinuité VIII ("bancs à *Karakaschiceras* " dans l'Arc de Castellane in Cotillon, 1971),

- l'individualisation de V. nucleus, V. bachelardi, S. contestanum et S. verrucosum est pratiquement synchrone avec la discontinuité IX (Limite Valanginien inférieur-Valanginien supérieur).

Selon Arnaud-Vanneau & al. (1982) chacun de ces horizons de discontinuité est l'expression d'une rupture de l'équilibre sédimentaire qui correspond généralement à un approfondissement du milieu de dépôt.

D'autre part, chacune de ces discontinuités s'accompagne d'un renouvellement de la faune d'ammonites, soit au niveau des genres (discontinuités VIII), soit au niveau des espèces (discontinuité IX). Ce phénomène qui a été clairement mis en évidence dans le Sud-Est de la France (Boisseau & al., 1982 et Arnaud-Vanneau & al., 1982), a aussi été décelé dans le Sud-Est de l'Espagne (Company, 1987).

Les échanges fauniques entre les provinces sub-boréale et méditerranéenne à cette période sont particulièrement actifs (Thieuloy, 1977; Kemper & al., 1981; Kotetichvili, 1983; Besse & al., 1986). Ces échanges débutent au sommet de la zone à Campylotoxus (= base de la zone à Hollwedensis) et se poursuivent jusqu'à la base de la zone à Verrucosum (sommet de la zone à Hollwedensis). De plus, cette phase transgressive s'accompagne d'un renouvellement des faunes, tant dans le domaine boréal que dans le domaine mésogéen.

Les discontinuités VIII et IX du Sud-Est de la France ont souvent été reliées à la transgression marine médio-valanginienne dont les effets ont été reconnus dans la plus grande partie de l'Europe (Masse & Lesbros, 1987 et Tyson & Funnell, 1987), et même à un niveau plus général (Cooper, 1977). Cette transgression médio-valanginienne compose la plus grande

partie de l'épisode transgressif du cycle LZB 2.2. de Haq & al. (1987).

5.4. Les compétitions interspécifiques

Il est remarquable de noter qu'alors que *S. fuhri* et *V. paludensis* sont des éléments accessoires des assemblages fauniques de la partie supérieure de la zone à Campylotoxus ; les Olcostephaninae dominent largement les ammonitofaunes de la zone à Verrucosum (fig. 20).

Pourtant les Neocomitidae sont loin d'être en crise et sortent d'une radiation adaptative qui a permis d'individualiser les genres *Karakaschiceras* et *Neohaploceras*, ainsi que les *Neocomites* du groupe *platycostatus*.





Une étude plus détaillée permet de réaliser qu'au sein des Olcostephaninae, les Saynoceras représentent entre 22% (Moriez, St Firmin) et 54% (Rougon Carajuan) de la faune d'ammonites de l'horizon à Verrucosum. Les Valanginites quant à eux oscillent entre 8% (Moriez, St Firmin) et 34% (Entrages, Terre-Masse) de la l'ammonitofaune, alors que les Olcostephanus ne correspondent qu'à 5-10% de l'assemblage faunique.

Comment expliquer cette tendance à la domination faunique des Saynoceras dans le Sud-Est de la France, ainsi que leur répartion géographique ? Celle ci s'étend de la Colombie au Caucase, sans oublier leur présence massive en Pologne (Witkowski, 1969) et leur pénétration dans le Bassin de Basse-Saxe (Kemper & al., 1981).

Cette "réussite" des *Saynoceras* du Valanginien supérieur basal ne peut s'expliquer que par le fait que leur histoire évolutive est constituée de progenèse et de néoténie qui les désigne comme des stratagères de type r (sensu Gould, 1977) qui présentent le plus d'aptitude à occuper de nouvelles niches écologiques. Cette hypothèse s'applique dans une moindre mesure aux *Valanginites* du groupe *nucleus*.

5.5. Conclusions

A la différence des phénomènes observés chez les *Olcostephanus*, les modalités évolutives dont sont issus les *Valanginites* et les *Saynoceras*, sont des processus quantiques qui impliquent un important remaniement du patrimoine génétique olcostéphanide.

La mise en place des lignées de Valanginites et de Saynoceras se réalise en deux phases:

- apparition d'un microdème dans la partie supérieure de la zone à Campylotoxus dans l'Arc de Castellane;

- puis, explosion subite et simultanée des deux lignées au passage Valanginien inférieur — Valanginien supérieur.

S'il est difficile de déterminer le modèle de spéciation qui conduit aux premiers représentants des *Valanginites* et des *Saynoceras*, il me semble, en revanche, fort probable que la spéciation qui conduit aux taxons de la zone à Verrucosum corresponde à un "Bottleneck effect" (sensu Stanley, 1979). Le premier de ces événements quantiques autorise l'amorce du changement de style morphologique, tandis que le second permet l'expression des caractères nouvellement acquis.

6. EVOLUTION DES *Olcostephanus* DE LA LIGNEE "BASSIN" AU VALANGINIEN SUPERIEUR

6.1 Le sommet de la zone à Verrucosum

Après l'extinction brutale des Saynoceras et de la plupart des Valanginites (à l'exception de V. bachelardi), le sommet de la zone à Verrucosum voit l'extinction progressive des O. (O.) tenuituberculatus issus de la zone à Campylotoxus et l'apparition timide des premiers représentants de O. (O.) balestrai dans le Bassin vocontien ("horizon de Beaumugne").

Nous avons vu plus haut que les derniers représentants de O. (O.) tenuituberculatus faisaient l'acquisition du stade à côtes secondaires bifurquées à un diamètre relativement précoce de l'ordre de 20mm. Chez O. (O.) balestrai cette tendance persiste, tandis que la densité costulale devient encore plus élevée (de l'ordre de 70-75 côtes secondaires par demi-tour contre 50-55 chez O. (O.) tenuituberculatus pour un diamètre de l'ordre de 25mm)(comparer pl. 3, fig. 17 et pl. 3, fig 21-22). Cette évolution se produit de la même manière chez le microconche (comparer pl. 3, fig. 20 et pl. 4, fig 2) qui montre cependant une nette tendance à l'évolution.

Il est donc possible d'interpréter les mécanismes évolutifs qui conduisent à *O. (O.) balestrai* comme une accéleration. Ce processus entre dans le cadre des transformations évolutives accélérées qui s'accompagnent d'un effondrement des effectifs de l'espèce-mère dans la partie supérieure de la zone à Verrucosum.

6.2 La zone à Trinodosum

La base de la zone à Trinodosum est caractérisée par l'apparition de *O. (O.) nicklesi* ainsi que par une période d'intense renouvellement faunique qui affecte principalement les Neocomitidae (extinction des *Karakaschiceras, Neohaploceras, Neocomites* s. str. et spéciation de *Rodighieroites, Dicostella* et *Eleniceras*).

Par comparaison avec *O. (O.) balestrai, O. (O.) nicklesi* montre, tant chez le macroconche que chez le microconche un ombilic nettement ouvert qui induit un port serpenticône. Il semble donc, que pour la première fois dans la lignée "bassin", le microconche devient le "moteur" de l'évolution. Il est difficile d'interpréter cette inversion de tendance en termes d'hétérochronies simples. L'absence d'innovation tardive exclue la possibilité d'un processus palingénètique (sensu Dommergues, 1987).

Dans la mesure où les stades adultes du microconche peuvent être considerés comme représentant une "morphologie juvénile", le mécanisme évolutif qui conduit à *O. (O.) niklesi* rappelle la protérogenèse (B) (sensu Dommergues, 1987). En effet, c'est par une extension centrifuge qui n'affecte qu'un seul caractère (l'ouverture de l'ombilic) que cette espèce s'individualise à partir de *O. (O.) balestrai*.

Quelle que soit la complexité des mécanismes impliqués dans la spéciation de *O. (O.) nicklesi* à partir de *O. (O.) balestrai*, le processus évolutif qui en résulte correspond à une transformation évolutive accélerée.

6.3. Place de O. (O.) balestrai et O. (O.) nicklesi dans les associations d'ammonites du Valanginien supérieur

Le sommet de la zone à Verrucosum et la base de la zone à Trinodosum correspondent à une crise dans l'histoire évolutive des Neocomitidae. Tous les genres issus du Valanginien inférieur sommital s'éteignent ou voient leurs effectifs s'effondrer (Karakaschiceras,

Neocomites s. str. et *Neohaploceras*). Le renouvellement des Neocomitidae s'ammorce discrètement tant sur la plateforme (premières *Dicostella*, Thieuloy & al., 1990) que dans le bassin (premiers *Rodighieroites* dans l'horizon de Beaumugne). Ce n'est qu'avec l'horizon à furcillata que les *Criosarasinella*, les *Teschenites* et les *Eleniceras* dominent de nouveau les assemblages fauniques.

Parallèlement, les Olcostephaninae semble profiter de cette absence des Neocomitidae pour accélerer leur évolution et occuper les niches écologiques laissées vacantes. Ainsi dans l'horizon à Nicklesi, à Moriez, St-Firmin (Alpes de Haute-Provence), ils représentent 18% de l'ammonitofaune contre 1% pour les Neocomitidae; l'assemblage étant dominé par les Leiostraca (75%). A La Charce, Serre de l'Ane (Drôme), le rapport Olcostephaninae/ Neocomitinae est de 3 pour 1; l'ammonitofaune étant dominée par les *Himantoceras* et les *Phylloceratidae*. Dès l'horizon à furcillata, les représentants de la lignée "bassin" s'éteignent définitivement et il faudra attendre le sommet de la zone à Callidiscus pour voir de nouveau les *Olcostephanus* occuper le Bassin vocontien.

Cette domination flagrante des Olcostephaninae au passage V4/V5 dans le Bassin vocontien est accompagnée par une l'installation de *O. (O.) balestrai* et *O. (O.) nicklesi* sur les bordures de plate-forme. Durant cette période, les faunes de l'Arc de Castellane montrent une diversité remarquable (Thieuloy & al., 1990). Pas de moins de 10 genres différents, dont 4 nouveaux et un genre boréal cohabitent simultanément; cette multiplicité de taxon contraste fortement avec les associations appauvries de la partie supérieure de la zone à Verrucosum.

Tant O. (O.) balestrai que O. (O.) nicklesi, ne semblent pas en mesure d'occuper un environnement favorable à leur développement dans un contexte ou la compétition interspécifique devait être intense. Pourtant, les deux espèces favorisent les morphotypes à costulation vigoureuse qui semblent avoir un succès relatif chez O. (O.) nicklesi, dont le morphotype thieuloyi persiste jusque dans l'horizon à furcillata.

6.4. Conclusions

Trois points principaux sont à retenir:

- l'acquisition d'une morphologie à tendance serpenticône et à costulation fine chez les Olcostephanus semble liée à une période d'ouverture océanique attestée par le pourcentage important de Phylloceratidae dans les assemblages fauniques et par l'implantation de faunes boréales dans le Sud-Est de la France (Dichotomites);

- la compétition interspécifique avec les Neocomitidae déjà observée précedement conduit à l'extinction de la lignée bassin qui semble totalement "laminée" par le renouvellement des faunes de Neocomitidae;

- la tentative de conquête de nouvelles niches écologiques sur les bordures de plate-forme par les *Olcostephanus* du groupe *balestrai-nicklesi* s'accompagne d'un déplacement du pôle morphologique dominant des populations vers une costulation vigoureuse.

7. DYNAMIQUE EVOLUTIVE DES OLCOSTEPHANINAE DE BORDURE DE PLATE-FORME AU VALANGINIEN SUPERIEUR-HAUTERIVIEN BASAL

7.1. Origine et évolution de O. (O.) balkanicus

Après l'extinction des *Saynoceras* et des *Valanginites*, la partie supérieure de la zone à Verrucosum voit l'effondrement des populations de *O. (O.) guebhardi* morphotype *querolensis* et l'apparition discrète des premiers *O. (O.) balkanicus*.

Par rapport à son ancêtre, *O. (O.) balkanicus* montre un net retour à une "morphologie guebhardi primitive" qui se traduit chez les premiers représentants de ce taxon par un port sphérocône-cadicône et par une costulation grossière (comparer pl. 11, fig. 1-2 et pl. 11, fig. 3-4). En ce qui concerne la morphologie de la coquille, ce phénomène s'accuse à la base de la zone à Trinodosum pour aboutir dans la zone à Radiatus à des formes nettement cadicônes (pl. 11, fig. 7 & 14-15). En revanche, les derniers représentant de *O. (O.) balkanicus* montrent une costulation fine et dense.

Le passage de *O. (O.) guebhardi* morphotype *querolensis* à *O. (O.) balkanicus* s'incrit dans le cadre des transformations évolutives accélérées avec fréquemment une baisse d'abondance.

La dérive de la structure morphologique des populations vers un pôle cadicône à costulation fine et dense est probalement induite par une modification constante de l'environnement lors du Valanginien terminal-Hauterivien basal. L'absence de successions stratigraphiques précises pour cet épisode interdit l'analyse détaillée des mécanismes évolutifs qui modifient la morphologie de *O. (O.) balkanicus.*

7.2. La radiation adaptative du Valanginien terminal-Hauterivien basal

A. L'explosion de la lignée "plate-forme"

Compte-tenu de l'extrême condensation qui affecte le Valanginien terminal et l'Hauterivien inférieur dans l'Arc de Castellane, il est difficile de situer exactement à quel moment la spéciation qui conduit au foisement de *O. (O.) densicostatus* et *O. (O.)* gr. convolutus-ventricosus s'amorce.

Dans le sillage de la spéciation des Neocomitidae (apparition de Breistofferella, Acanthodiscus et Leopoldia, explosion des Teschenites), les Olcostephanus vont marquer un de leur maximum de fréquence. Bien que le nombre d'espèces reste réduit aux taxons apparus au Valanginien terminal (O. (O.) balkanicus, O. (O.) densicostatus et O. (O.) gr. convolutus-ventricosus), leur variabilité intraspécifique augmente nettement.

Tout comme dans le cas de O. (O.) balkanicus, il m'est impossible d'appréhender le détail des

mécanismes évolutifs conduisant à O. (O.) densicostatus et O. (O.) gr. convolutusventricosus, et il n'est pas exclu que ces deux taxons soient synonymes.

Seule la filiation directe entre ces "espèces" et *O. (O.) balkanicus* est attestée avec certitude par des individus montrant des tours internes à morphologie cadicône auxquels succèdent des stades pré-adultes à morphologie sphérôcone et costulation grossière (groupe *convolutus-ventricosus*) ou à morphologie à tendance platicône et costulation fine et dense (groupe *densicostatus*). Entre ces deux pôles ornementaux, il est possible de trouver toutes les combinaisons entre les différents types de morphologie et de costulation.

Après une période d'absence qui couvre le sommet de la zone à Trinodosum et la plus grande partie de la zone à Callidiscus, les *Olcostephanus* font une réapparition timide dans les affleurements du Bassin vocontien. Ce sont les formes du groupe *densicostatus* qui sont exclusivement représentées et elles ne représentent qu'un élément accessoire (5-15%) des associations fauniques dominées par les Neocomitidae (60-75%).

B. Origine de Parastieria ? hispanica

Parastieria ? hispanica montre une morphologie originale au sein des associations d'Olcostephaninae du passage Valanginien-Hauterivien. Cette originalité s'exprime par l'existence sur les tours jeunes d'un stade à côtes uniques qui s'intercalent entre un stade initial et un stade adulte typiquement "Olcostephanus".

Tant chez le macroconche, que chez le microconche, l'ombilic est largement ouvert et l'ornementation des tours initiaux composée de faisceaux de 2-3 côtes secondaires fortes et proverses qui naissent d'un tubercule péri-ombilical punctiforme. Cette similitude avec le stade juvénile de *O. (O.) nicklesi* morphotype *thieuloyi* se perpétue sur les stades adultes par la présence de nombreuses bifurcations des côtes secondaires. L'origine de *Parastieria* ? *hispanica* me semble donc se trouver au sein des populations de bordure de plate-forme de *O. (O.) nicklesi*. Il n'est pas possible, du fait de l'absence de contrôle stratigraphique, de déterminer avec précision le moment auquel c'est produit cette spéciation.

De même, il est extrêmement difficile de préciser les mécanismes qui ont conduit à *Parastieria ? hispanica*. Même si l'on peut être tenté d'interpréter le stade à côtes simples comme une innovation juvénile, ce caractère peut aussi bien correspondre à un phénomène épigénétique. En effet, nous avons vu que l'effacement de la costulation sur la région siphonale produit chez les *Baronnites*, une costulation en boucles, dont on retrouve les grands traits chez certains *Parastieria ? hispanica* (voir pl. 5, fig. 18-24)

P. ? hispanica peut être localement très abondant [Chainon de la Raye, Drôme (Sayn, 1893; La Querola, Province d'Alicante (Espagne) (Company, 1987) et Djebel Oust (Tunisie)(Memmi, 1981)]. Dans tous ces gisements, les Neocomitidae sont pratiquement absents (*Breistrofferella* seulement) ce qui suggère une position paléogéographique particulière dans les différents bassins de sédimentation (travaux en cours).

7.3. Conclusion

L'absence de contrôle stratigraphique sur les populations du Valanginien terminal-Hauterivien basal limite les études évolutives sur les Olcostephaninae de cette période. Néanmoins l'étude de ces faunes montre que l'acquisition d'une costulation fine chez les *Olcostephanus (O. (O.) densicostatus* et *O. (O.) balkanicus*) semble de nouveau liée à une période d'ouverture océanique attestée par la "transgression de l'Hauterivien basal" (cycle eustatique LZB 2.3. de Haq. & al.,1987) et par les afflux téthysiens dans le Valanginien terminal-Hauterivien basal de la province sub-boréale.

8. LA SPECIATION "MEDIO-HAUTERIVIENNE"

Alors que la fin de la zone à Radiatus et la partie inférieure de la zone à Loryi voient un appauvrissement global de la faune d'ammonites (disparition quasi-totale des Neocomitidae dans la Tethys méditerranéenne), les Olcostephaninae d'abord peu nombreux, vont produire une spéciation remarquable qui marque l'épilogue de l'histoire de la sous-famille.

Tout comme la précédente, cette "explosion" de formes affecte principalement la plasticité morphologique de trois espèces: Olcostephanus (Olcostephanus) sayni ; Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti et Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus.

Les acmés de ces trois taxons se succèdent dans le temps et leur abondance est remarquable, ce qui a conduit à les utiliser comme index de sous-zones et d'horizons (Hoedemeacker & Bulot, 1990 et § Stratigraphie). A ce niveau, l'uniformisation bassin — plate-forme est totale, seul *Capeloites perelegans*, élément rare de l'association basale de la zone à Nodosoplicatum (horizon à variegatus) est cantonné dans l'Arc de Castellane.

8.1. Origine et évolution de la lignée O. (O.) sayni - O. (O.) variegatus

La fin de la zone à Radiatus et la partie inférieure de la zone à Loryi voient, tant dans le Bassin vocontien que sur ses bordures, un appauvrissement remarquable des faunes d'ammonites.

Cet épisode se traduit par la disparition de la plupart des espèces de Neocomitidae, ainsi que par l'effondrement drastique des Olcostephaninae. Simultanément, les Ancyloceratina deviennent abondants (sous-zone à Loryi) avec le developpement d'importantes populations qui constituent des assemblages quasiment monogénérique de *Crioceratites loryi* et de *Crioceratites nolani* dans le Bassin vocontien. A la fin de la sous-zone à Loryi, l'extinction rapide de ces populations est pratiquement concomitante de l'individualisation de *O. (O.)* sayni.

Cette espèce conserve l'ensemble des caractères morphologiques de *O. (O.) densicostatus,* mais montre une apparition précoce (diamètre de l'ordre de 25-30mm) du stade à côtes secondaires bifurquées qui n'était réalisé que sur la chambre d'habitation de *O. (O.) densicostatus.* En revanche, la partie adorale de la chambre d'habitation voit l'extension de ces bifurcations aux côtes intercalaires. Le mécanisme évolutif qui produit cette spéciation est une accéleration qui s'intègre dans le cadre des transformations évolutives accélérées faisant suite à un effondrement drastique des effectifs de l'espèce mère.

Cette modalité évolutive va se réitérer à la base de la zone à Nodosoplicatum (horizon à variegatus), lors de l'individualisation de O. (O.) variegatus à partir de O. (O.) sayni. Tout

comme dans le cas précedent, le stade adulte de l'espèce-mère gagne les tours internes de l'espèce-fille tandis qu'apparait sur la loge d'habitation un nouveau caractère: l'effacement de l'ornementation sur les flancs (pl. 14, fig. 1 & 3).

8.2. Le polymorphisme de O. (O.) variegatus

J'ai signalé dans le paragraphe consacré à cette espèce (§ Taxinomie) qu'elle montre un important polytypisme (morphotype andartae, singularis et latiflexus). Il est nécessaire de souligner que ces morphotypes sphérocônes et cadicônes à costulation grossière sont synchrones de la forme-type et qu'ils ne représentent, quel que soit l'environnement sédimentaire, qu'un faible pourcentage (10-15%) de la population. Ces individus, souvent de grande taille, ont une séquence ontogénétique décalée par rapport à celle du morphotype dominant ce qui conduit chez certains spécimens à la disparition du stade adulte à ornementation éffacée.

Il est difficile de donner une interprétation à ces décalages de la séquence ontogénétique qui pourrait cependant être l'expression de l'amorce d'une spéciation qui n'a pas pu se réaliser du fait de l'extinction totale des Olcostephaninae à la fin de l'horizon à Variegatus. Seule l'étude de la variation dans le temps de la structure des populations de *O. (O.) variegatus* permettra de confirmer cette hypothèse.

8.3. Place de O. (J.) jeannoti et C. perelegans dans l'évolution des Olcostephaninae

Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti se distingue des espèces contemporaines d'Olcostephanus par la perte de la tuberculation périombilicale dès les tours juvéniles. Ce phénomène se manifeste sur la partie adorale de la chambre d'habitation de certains représentants de O. (O.) sayni (pl. 13, fig. 5). Le mécanisme évolutif qui produit la spéciation de O. (J.) jeannoti à partir de O. (O.) sayni est donc une accéleration qui, à la différence des processus similaires observés précédement, n'est pas liée à un effondrement des effectifs de l'espèce-mère.

Capeloites perelegans est une forme micromorphe qui montre un stade pré-adulte à côtes en boucles et tubercules siphonaux intercalé entre deux stades (juvénile et adulte) à costulation fine et absence totale de tubercules et de bullae péri-ombilicaux (type Jeannoticeras)(comparer pl. 17, fig. 7 et pl. 17, fig. 13-14).

Je pense que cette espèce est le résultat d'une progenèse à partir de O. (J). jeannoti. Les divergences morphologiques (perte de l'ornementation péri-ombilicale, costulation en boucle et tubercules siphonaux) correspondent à un phénomène épigénétique lié à l'acquisition d'une morphologie platicône à tendance oxycône au stade pré-adulte.

8.4. Le cadre bio-géodynamique de la spéciation "médio-hauterivienne"

C'est dans l'intervalle compris entre le sommet de la sous-zone à Loryi et la base de la zone à

Nodosoplicatum (horizon à variegatus) que les *Olcostephanus* atteignent leur maximum de diversité morphologique.

Cette explosion trouve son explication dans l'ouverture de nouvelles niches écologiques créées par l'épisode transgressif de la base du cycle eustatique LZB 2.3. (Haq & al., 1987). La conquète de ces nouveaux environnements est favorisée par l'absence quasi totale de compétition interspécifique. En effet, les Neocomitidae (*Endemoceras*) ont été piégés dans la province sub-boréale lors du haut niveau marin qui fait suite à la trangression de la base de la zone à Radiatus; et les Ancyloceratina (*Crioceratites*) semblent "trop spécialisées" pour entrer en compétition avec les Olcostephaninae.

8.5 Conclusion

Le retour des Neocomitidae (*Lyticoceras*) au cours de la zone à Nodosoplicatum sonne le glas des Olcostephaninae. Il est difficile de trouver les causes de cette extinction qui survient au moment ou cette sous-famille vit son seul vrai règne.

A-elle provoqué sa propre mort en "oubliant" d'innover à partir d'une morphologie éprouvée mais peut être usée ?

Est ce que "l'ennemi héréditaire néocomitide" s'est doté, lors de son séjour dans les mers sub-boréales de nouvelles "armes" ?

Dans tous les cas, voici la fin d'une longue histoire... Cependant certains de mes amis pensent qu'une petite tribu, isolée dans un coin reculé de la Tethys aurait enfanté un grand peuple nommé Holcodiscidae qui serait venu reconquérir le territoire de ses ancêtres... Mais ceci est déja une autre histoire ...

9. SYNTHESE

8.1. Les grandes tendance évolutives

8.1.1. Le stock olcostéphanide

La morphologie du stock olcostéphanide est globalement sphérocône tout au long de son histoire. La mise en évidence des lignées "bassin" et "plate-forme" est aisée car la distinction entre les paléo-environnements qu'elles occupent respectivement est franche. L'évolution du stock olcostéphanide n'implique aucun remaniement drastique du génome originel.

Cette morphologie olcostéphanide présente cependant deux tendances différentes qui sont le résultat des contraintes externes de l'évolution:

-un pôle "bassin", de taille moyenne, à tendance platicône ou serpenticône et à costulation fine et dense qui s'exprime parfois sur les bordures de plate-forme lors des épisodes transgressifs (base de la zone à Verrucosum, base de la zone à Radiatus, sous-zone à Jeannoti, ...);

et

- un pôle "plate-forme", de grande taille, à tendance cadicône et à costulation grossière quí ne se réalise qu'occasionellement dans le bassin en l'absence de compétition interspécifique (base de la zone à Nodosoplicatum).

Les processus qui individualisent les espèces successives entrent dans le cadre du gradualisme phylétique. Ils alternent des périodes de transformations évolutives à vitesse modérée et à vitesse accélérée. Ces accélérations sont le plus souvent liées à des effondrements drastiques de l'effectif des espèces-mères.

L'évolution est généralement induite par le macroconche et se traduit par le déplacement centripète de caractères apparus sur la loge d'habitation de l'espèce-mère. Ces caractères ne sont que des remaniements mineurs de la morphologie olcostéphanide de base. La quasitotalité des possibilités évolutives des *Olcostephanus* s. str. sont déjà résumées dans la variation intraspécifique de *O. (O.) drumensis,* voir-même dans celle des "*Spiticeras*" du groupe *multiforme.*

Il existe deux exceptions à cette règle:

- le processus évolutif qui individualise *O. (O.) nicklesi* à partir de *O. (O.) balestrai* implique l'extension centrifuge d'un caractère du microconche de l'espèce-mère (l'ouverture de l'ombilic).

- le processus évolutif qui individualise *P. ? hispanica* à partir de *O. (O.) nicklesi* introduit un caractère épigénétique et itératif (la costulation en boucles) dans la morphologie juvénile.

Ces deux mécanismes évolutifs évoquent incontestablement les protérogenèses (A) et (B) telles qu'elles ont été redéfinies par Dommergues (1987). Selon cet auteur, ces processus sont voisins dans leur signification de la néoténie. Cette hypothèse prend toute sa signification lorsque l'on compare le cadre bio-géodynamique de ces processus évolutifs avec celui dans lequel s'individualisent les genres micromorphes issus du stock olcostéphanide.

9.1.2. Les genres micromorphes

A. Des canalisation évolutives: Baronnites et Capeloites

Ces taxons résultent de la combinaison d'un progenèse et d'une innovation tardive. Cette innovation (stade à côtes en boucles) est un phénomène épigénétique à valeur itérative. Si l'on associe *Parastieria ? hispanica* aux genres *Capeloites* et *Baronnites*, cette itération se manifeste à trois reprises chez les Olcostephaninae.

Elle s'exprime systématiquement chez des taxons dont l'évolution implique des mécanismes évolutifs complexes. Elle ne se réalise que chez des populations qui se situent à la périphérie de l'aire de réparition de l'espèce-mère (*Baronnites* et *Capeloites*) ou dans des conditions paléobiogéographiques particulières (*Parastieria*? *hispanica*).

De plus, cette itération s'exprime systématiquement dans des environnements instables en période de transgression (<< Transgressive system track >> des cycles eustatiques LZB 2.2., LZB 2.3 et LZB 2.5 de Haq. & al., 1987). Il est intéressant de noter qu'aucune des espèces montrant ce caractère itératif n'a eu d'avenir évolutif.

Il serait nécessaire d'étudier dans cette optique les mécanismes évolutifs donnant naissance au *Parastieria* de Grande-Bretagne et au *Capeloites* péruviens, ce qui permettrait de statuer definitivement quant à leurs liens phylétiques supposés avec les formes françaises.

A. Valanginites et Saynoceras

Bien que les genres Valanginites et Saynoceras sont issus de processus qui impliquent progenèse, néoténie et innovations, ils s'inscrivent dans une dynamique évolutive différente.

Il me semble que la tuberculation chez les *Saynoceras* est un caractère "exaptatif" (sensu Goulg & Vrba, 1982), dont les carences sont probablement compensées par la progenèse et la néoténie, ainsi que les "rééquilibrages" de la morphologie.

S'il en est ainsi, la "tuberculation" amorcée chez V. paludensis et exprimée chez S. fuhri correspond peut être davantage à un "effet" qu'à une "fonction" adaptative (Gould & Vrba, 1982).

Cette interprétation permettrait d'expliquer le succès des *Saynoceras* dans le cadre "biogéodynamique" particulièrement changeant de la base du Valanginien supérieur.

L'individualisation des genres Valanginites et Saynoceras, à partir de la souche

olcostéphanide, n'est pas sans rappeler les processus évolutifs impliqués dans la spéciation, au Carixien, des *Beaniceras*, à partir des *Liparoceras* du groupe *cheltiense* (Dommergues, 1987). A la différence des *Beaniceras*, les *Saynoceras* et les *Valanginites* n'ont aucun avenir évolutif.

9.2. Conclusion (tableaux 8 & 9)

La compilation des analyses réalisées tout au long de ce travail permet de proposer une phylogenèse des Olcostephaninae. Plusieurs problèmes n'on pu trouver de réponse dans l'étude des faunes à ma disposition et restent à éclaircir, ils feront l'objet de travaux ultérieurs.

Cependant, il est clair à l'issue de ce travail que l'approche d'une famille d'ammonites comme les Olcostephaninae ne peut se faire hors du cadre bio-géodynamique qui a rythmé son évolution. La notion d'espèce prend alors toute sa mesure puisque qu'elle est étendue dans la mesure du possible à tous les aspects paléobiologiques des populations étudiées.



TABLEAU 8: PHYLOGENESE DU GENRE OLCOSTEPHANUS

"Spiticeras" gr. multiforme, 2. O. (O.) drumensis, 3. O. (O.) stephanophorus, 4. O. (O.) tenuituberculatus, 5. O. (O.) josephinus, 6. O.(O.) guebhardi, 7. O. (O.) balestrai,
 8. O. (O.) nicklesi, 9. O. (O.) balkanicus, 10. O. (O.) gr. convolutus-ventricosus, 11.
 O. (O.) densicostatus, 12. O. (O.) sayni, 13. O. (J.) jeannoti et 14. O. (O.) variegatus

	BASSIN VOCONTIEN	ARC DE CASTELLANE
НЗ		J ²⁴
Н 2		13
Н 1		23
V 6		
V 5		8 9
V 4	22 21 20	21 20
V 3	19 15 16	18 6
V 2		
V 1	2	
В 3		

TABLEAU 9: PHYLOGENESE DES GENRES: BARONNITES, VALANGINITES, SAYNOCERAS, PARASTIERIA et CAPELOITES.

2. O. (O.) drumensis, 3. O. (O.) stephanophorus, 6. O.(O.) guebhardi, 8. O. (O.) nicklesi,
9. O. (O.) balkanicus, 11.O. (O.) densicostatus, 12. O. (O.) sayni, 13. O. (J.) jeannoti, 15.
B. chabrensis, 16. B. hirsutus, 17. V. paludensis, 18. S. fuhri, 19. S. contestanum, 2O.
V. nucleus, 21. S. verrucosum, 22. V. bachelardi, 23. P. ? hispanica et 24. C. perelegans

V. BIBLIOGRAPHIE

- ARKELL W. J. (1957) Jurassic ammonites. In MOORE R.C. Ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Ammonoidea.
- ARNAUD H., GIDON M. & THIEULOY J.P. (1981). Les Calcaires du Fontanil des environs de Grenoble: leur place dans la stratigraphie du Néocomien entre le Jura et le domaine vocontien. Eclogae. geol. Helv., Genève, 74: 109-137.
- ARNAUD VANNEAU A., ARNAUD H., BOISSEAU T., DARSAC C., THIEULOY J. P. & VIEBAN F. (1982). Synchronisme des crises biologiques et paléogéographiques dans le Crétacé inférieur du S. E. de la France : un outil pour les corrélations plateforme-bassin. Géol. Méditerranéenne, Marseille, 9: 153-165.
- ATROPS F. (1982) La sous-famille des Ataxioceratinae (Ammonitina) dans le Kimméridgien du Sud-Est de La France. Systématique, évolution, chronostratigraphie des genres Orthosphinctes et Ataxioceras. Docum. Lab. Géol. Lyon, 83: 463p.
- AUTRAN G. (1989) L'évolution de la marge Nord-Est provençale (Arc de Castellane) du Valanginien à l'Hauterivien à travers l'analyse biostratigraphique des séries de la région de Peyroules: séries condensées, discontinuités et indices d'une tectogénèse distensive. Paléobiologie. Thèse Univ. Nice: 232 p.
- AVRAM E. (1990) The Early Cretaceous (Berriasian-Barremian) Ammonite assemblages in Romania. In "Cretaceous of the Western Tethys: Proceedings 3rd International Cretaceous Symposium, Tübingen 1987" WIEDMANN J. Ed., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 607-619.
- BAUMBERGER E. (1903) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 30: 1-60.
- BAUMBERGER E. (1905) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 32: 1-80.
- BAUMBERGER E. (1906) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 33: 1-30.
- BAUMBERGER E. (1907) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 34: 1-47.
- BAUMBERGER E. (1909) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 35: 1-40.
- BAUMBERGER E. (1910) Die ammonitiden der unteren Kreide im westschweizerichen Jura. Mem. soc. Paléont. Suisse, 36: 1-57.
- BAUMBERGER E., HEIM. A. & BUXTORF A. (1907) Palaeontologisch-stratigraphische Untersuchung zweier Fossilhorizonte an der Valangien-Hauterivien-Grenze im Churfirsten-Mattstockgebeit, mit einigen Bemerkungen über die Stratigraphie der analogen Schichten der Zentralschweiz. Abh. schweiz. palâont Ges., 34: 33 p.

- BAYLE E. (1878) Fossiles principaux des terrains. Mem. Explic. Carte géol. Fr., 4 (1), (Atlas).
- BEER de M. (1940) Embryos and ancestors. Clarendon Press. ed., Oxford: 197 pp.
- BENAVIDES-CACERES V.E. (1956) Cretaceous System in northern Peru. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 108: 547-605.
- BESAIRIE H. (1932) Fossiles caractéristiques du nord et du nord-ouest de Madagascar. Annls. géol. Serv. Mines. Madagascar, 2: 37-53.
- BESAIRIE H. (1936) Recherches géologiques à Madagascar, Première suite: la Géologie du Nord-Ouest. Mem. Acad. malgache, 21: 259 p.
- BESSE J., BOISSEAU T., ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., MASCLE G. & THEULOY
 J.P. (1986) Modifications sédimentaires, renouvellements des faunes et inversions magnétiques dans le Valanginien de l'hypostratotype d'Angles. Bull. Centres Rech. Explor.- Prod. Elf-Aquitaine, 10: 365-368.
- BOSE E. (1923) Algunas faunas cretacicas de Zacatecas, Durango y Guerrero. Bol.Inst. Geol. Mex., 42: 219 p.
- BREISTROFFER M. (1947) Sur les zones d'ammonites dans l'Albien de France et d'Angleterre. Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble, 26 : 17-204 (1-88).
- BURCKHARDT C. (1906) La faune jurassique de Mazapil, avec un appendice sur les fossiles du crétacique inférieur. Bol. Inst. Geol. Mex., 23: 216 p.
- BULOT L. (1989) Les Olcostephaninae (Ammonitina, Cephalopoda) du Crétacé inférieur du jura suisse et français. <u>In</u> "Réunion commune APF-SPS" (21-22 Octobre 1989, Genève), Résumés: 5.
- BULOT L. (1990) Evolution des Olcostephaninae (Ammonitina, Cephalopoda) dans le Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. In "3° Symposium international: Céphalopodes actuels et fossiles". Résumés: 26.
- BULOT L. (1990a) Les Olcostephaninae valanginiens et hauteriviens (Ammonitina, Cephalopoda) du Jura franco-suisse: Systématique et intêret biostratigraphique. Revue de Paléobiologie, (sous-presse).
- BULOT L. (1990b) Révision des types et figurés de la collection Matheron: 2. Olcostephanus (Olcostephanus) perinflatus (Matheron, 1878) et Olcostephanus (Olcostephanus) ? mittreanus (Matheron non d'Orbigny, 1850). Mésogée, 50 (sous presse).
- BULOT L. & AUTRAN G. (1989) Révision des types et figurés de la collection Matheron: 1. Olcostephanus stephanophorus (Matheron, 1878). Mésogée, 49: 15-19.

- BULOT L. & COMPANY M. (1990) Les Olcostephanus du groupe atherstoni (Ammonitina, Cephalopoda): Potentiel d'utilisation pour les corrélations biostratigraphiques à longue distance. In "VI° Jornadas de la Sociedad Espanola de Paleontologia, Grenade 28-30 Octobre 1990". Résumés: 34.
- BULOT L., COMPANY M. & THIEULOY J. P. (1990) Origine, évolution et systématique du genre valanginien *Saynoceras* (Ammonitina, Olcostephaninae). Géobios, 23/4 (sous presse).
- BULOT L., DOYLE J. & RAWSON P. F. (en cours) Biostratigraphical correlations between the boreal and tethyan realms based on hauterivian *Olcostephanus* (*Ammonitina, Cephalopoda*) from Yorkshire (Great Britain) and South Eastern France.
- BULOT L., MORRIS N. J. & LATIL J. L. (en cours) Lower Cretaceous biostratigraphy and ammonite faunas of Tanganyika (Tanzania).
- BUSNARDO R. & THIEULOY J. P. (1979) Les zones d'ammonites du Valanginien et Conclusions. In : "Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-est de la France)". BUSNARDO R., THIEULOY J. P. & MOULLADE M. (Coords.). Les stratotypes français, CNRS, 6 : 58-68 et127-134.
- BUSNARDO R. & THIEULOY J. P. (1989) Les Ammonites de l'Hauterivien jurassien: révision des faunes de la région du stratotype historique de l'Hauterivien. In "Révision de l'étage Hauterivien" REMANE J. (Coord.)., Mém. Soc. neuchât. Hist. nat., 11; 101-147.
- BUSNARDO R. (1984) Crétacé inférieur: Echelles biostratigraphiques. In "Synthèse géologique du Sud-Est de la France". Mém. B. R. G. M., 125: 291-294.
- CALLOMON J. H. (1963) Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. Trans. Leicester lit. phil. Soc., 57: 21-56.
- CANTU CHAPA A. (1966) Se propone una nueva Subdivision de la Familia Olcostephanidae (Ammonoidea) del Cretàcico Inferior (TARAISITINAE subfam. nov. y TARAISITES gen. nov.). Ingenieria Petrolera., 6 (12): 15-17.
- CARIOU E. (1973) Ammonites of the Callovian and Oxfordian. In "Atalas of Palaeobiogeography", Hallam A. Ed., Elsevier: 287-295.
- CARIOU E. (1984) Les Reineckeiidae (Ammonitina, Callovien) de la tethys occidentale. Dimorphisme et Evolution. Etude à partir des gisements du centre-Ouest de la france. Doc. Lab. Geol. Lyon, H.S. 8: 460 p.
- CASEY R. (1973) The Ammonite succession at the Jurassic-Cretaceous boundary in eastern England. In "The Boreal Lower Cretaceous" CASEY R. & RAWSON P. F. Eds. Geol. J. Liverpool spec. issue. 5: 193-266.
- CECCA F. (1985) Alcune Ammoniti provenienti dalla Maioloca dell' Appennino centrale (Umbria, Marche et Sabina). Boll. Serv. geol. Italia., 103 : 158-159.

- CHARLES R.P. (1948) -Note sur les fossiles hauteriviens du Massif d'Allauch. Mém. Soc. Et. paléont. palethn. Provence, Marseille, (1), 1 : 30 -35.
- COBBAN W. A. (1969) The late Cretaceous ammonites *Scaphites leei* Reeside and *Scaphites hippocrepis* (DeKay) in the Western Interior of the United States. Prof. Pap. U. S. geol. Surv., 619: 27p.
- COLLIGNON M. (1931) La faune du Cénomanien à fossiles pyriteux du nord de Madagascar. Ann. Paléont., Paris, 20 : 43-104 (1-64).
- COLLIGNON M. (1962) Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar (Ammonites). VIII. Berriasien, Valanginien, Hauterivien, Barremien.
- COMPANY M. (1982) Contribucion a la bioestratigrafia del Valanginiense en las Cordilleras Béticas. In "II° coloquio de Estratigrafia y Paleogeografia del Cretacico de Espana (Albacete, Septiembre 1982)". Cuad. Geol. Ibérica., 8 : 563-578.
- COMPANY M. (1985) La Subzona de Verrucosum (Valanginiense superior) en el Barranco de la Querola (S. E. de Espana). Mediterranea (Ser. Geol.), Alicante, 4 : 113-127.
- COMPANY M. (1987) Los Ammonites del Valanginiense del Sector Oriental de las Cordilleras Beticas (S.E. de Espana). These. Univ. Grenade, 294 p.
- COMPANY M. & TAVERA J. M. (1982) Losd Ammonites del transito Berriasense-Valanginiense en la region de Cehegin (Prov. de Murcia, S.E. de Espagna). In "Il° coloquio de Estratigrafía y Paleogeografia del Cretacico de Espana (Albacete, Septiembre 1982)". Cuad. Geol. Ibérica., 8 : 651-664.
- CONTINI (1970) Les Graphoceratidae du Jura Franc-Comtois. Ann. Scient. Univ. Besançon. (3), 7: 95 p.
- CONTINI D., MARCHAND D. & THIERRY J. (1984) Réflexions sur la notion de genre et de sous-genre chez les Ammonites: Exemple pris essentiellement dans le Jurasique moyen. Bull. soc. géol. Fr., (7), 26: 653-661.
- COOPER M.R. (1977) Eustacy during the Cretaceous: it's implications and importance. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecolo., Amsterdam, 22: 1-60.
- COOPER M.R. (1981) Revision of the Late Valanginian Cephalopoda from the Sundays River Formation of South Africa, with special reference to the genus Olcostephanus . Ann. S. Afr. Mus., 83/7: 147-366.
- COTILLON P. (1971) Le Crétacé inférieur de l'Arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var. Stratigraphie et sédimentologie. Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Paris, 68 :(I - XVII), 313 p.
- COTTREAU J. (1934) Types du Prodrome de Paléontologie stratigraphique Universelle de d'Orbigny, Tome III: Néocomien. Ann. Paléont., Paris, 23 : 45-52 (1-8).

- DAVID B. (1980) Un paléo-environnement de vasière circalittorale dans le Crétacé inférieur (Valanginien) de l'arc de Castellane (Alpes de Haute-Provence). Bull. Soc. géol. France, Paris, (7), 22: 463-468.
- DELSOL M. (1977) Embryogenesis, Morphogenesis, Genetics and Evolution. In Hecht M. K., Goody P. C., et Hecht B. M. Red., NATO Advanced Study Institute Series, 14: 120-138.
- DEVILLERS Ch. & MAHE J. (1980) Mécanismes de l'évolution animale. Abrégés, Masson ed. : 140 pp.
- DIMITROVA N. (1967) Fossiles de Bulgarie. IV. Crétacé inférieur (Nautiloidea et Ammonoidea) (en bulgare). Acad. Bulg. Sc., Sofia ; 424 p.
- DJANELIDZE A. (1922) Les Spiticeras du sud-est de la France. Mém. Carte géol. dét. Fr., 255p.
- DOMMERGUES J.L. (1987) L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien-Domérien Basal) en Europe occidentale. Docum. Lab. Géol. Lyon, 98: 297p.
- 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. Géobios, 22/1: 5-48.
- DOMMERGUES J. L., DAVID B. & MARCHAND D. (1986) Les relations ontogénèsephylogénèse : applications paléontologiques. Géobios, Lyon, 19, (3) : 335-356.
- DOMMERGUES J. L. & MARCHAND D. (1988) Rythmes évolutifs et hétérochronies du développement: Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. In "Cephalopod : Present and past", WIEDMANN J. & KULLMANN J. Eds. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 67-78.
- DONOVAN D.T., CALLOMON & HOWARTH M.K. (1980) Classification of Jurassic Ammonitina. In "The Ammonoidea" HOUSE M.R. & SENIOR J.R. Eds. Systematics Association Special Volume, 18: 101-155.
- DOYLE J. C. (1989) The stratigraphy of a late Lower Hauterivian horizon in the Speeton Clay formation (Lower Cretaceous) of East Yorkshire. Proc. Geol. Ass., 100, (2): 175-182.
- DOYLE P. & HOWLETT P. (sous presse) Antartic Belemnite biogeography and the break-up of Gondwana. In "The origins and evolution of the Antaric Biota" CRAME J. A. Ed., Geol. Soc. London. Sp. Publ.
- ETAYO SERNA F. (1967) Apuntaciones acerca de algunas amonitas interesantes del Hauteriviano y del Barremiano de la region de Villa de Leiva (Boyaca, Colombia, S. A.). Serv. geol. Nacional: 51-70.

- ETAYO SERNA F. (1985) Paleontologia, estratigrafica del Systema Cretacico en la Sierra Nevada del Cocuy. In "Proyecto Cretacico" ETAYO SERNA F. Coord., Publ. Geol. Esp. Ingeominas, 16, 24: 1-47.
- ETAYO SERNA F. (1985a) Documentation paleontologica del Infracretacico de San Felix y Valle Alto, Cordillera Central. In "Proyecto Cretacico" ETAYO SERNA F. Coord., Publ. Geol. Esp. Ingeominas, 16, 25: 1-7.
- ENAY R. (1972) Paléobiogéographie des ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/Volgien/Portlandien s.l.) et mobilité continentale. Géobios, Lyon, 5/4: 355-407.
- ENAY R. & CECCA F. (1986) Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'ammonites téthysien Haploceras Zittel, 1868. In "Commemorazione di Don Raffaele Piccinini", Pallini G. ed., Atti I Convegno (Pergola, 1984): 37-53.
- FALLOT P., TERMIER H. (1923) Ammonites nouvelles des îles Baléares. Trab. Mus. Nac. Cienc. nat. (Ser. Geol.), Madrid, 32 : 1-83.
- FATMI A.N. (1972) Stratigraphy of the Jurassic and Lower Cretaceous rocks and Jurassic Ammonites from northern areas of Pakistan. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)., 20, p. 300-380.
- FATMI A.N. (1977) Neocomian Ammonites from northern areas of Pakistan. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)., 28, p. 255-296.
- FULOP J. (1958) Die kretazeischen Bildungen des Gerecse-Gebirges. Geologica hung., 11: 124 p.
- FULOP J. (1958) Unterkreide-Bildungen (Berrias-Apt) des Bakony-Gebirges. Geologica hung., 13: 194 p.
- GABILLY J. (1976) Evolution et Systématique des *Phymatoceratinae* et des *Grammoceratinae* (Hildocerataceae, Ammonitina) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. Mém. Soc. géol. Fr., 124: 196 p.
- GERTH E. (1925) La fauna Neocomiana de la Cordillera Argentina en la parte meridional de la Provincia de Mendoza. Actas. Acad. nac. Cienc. Cordoba, 9: 57-132.
- GIOVINE A. (1950) Algunos cefalopodos del Hauterivense de Neuquén. Rev. Assoc. geol. argent., 5: 35-76.
- GOULD S. J. (1977) Ontogeny and Phylogeny. Belknap Press, Harv. Univ. Press ed., Cambridge (Massachusetts): 501 pp.
- GOULD S. J. & VRBA E. S. (1982) Exaptation a missing term in the science of form. Paleobiology, 8/1: 4-15.
- HAAS O. (1960) Lower Cretaceous ammonites from Colombia, South America. Am. Mus. Novit., 2005: 62 p.

- HAQ U. H., HARDENBOL J. VAIL P. R. (1987) Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. Science, 235: 1156-1167.
- HAUG E. (1910) Traité de Géologie. III. Système Jurassique et Crétacé. Masson, Paris: 1153-1171.
- HOEDEMAEKER P. J. (1982) Ammonite biostratigraphy of the uppermost Tithonian, Berriasian and lower Valanginian along the Rio Argos (Caravaca, SE Spain). Scripta geol., 65: 81 p.
- HOEDEMAEKER P. J. & BULOT L. (1990) Preliminary ammonite zonation for the Lower Cretaceous of the Mediterranean region. Rapport de la réunion du "Lower Cretaceous Cephalopod Team of IGCP Project 262", Digne 11-15 Juillet 1990. Géologie alpine, 30: (sous presse).
- HOWLETT P. J. (1986) Olcostephanus (Ammonitina) from the Fossil Bluff formation, Alexander Island, and its stratigraphical significance. Br. Antarct. Surv. Bull., 10: 71-77.
- IMLAY R. W. (1937) Lower Neocomian fossils from the Miquihauna region, Mexico. J. Paleont., 11, 552-574.
- IMLAY R. W. (1938) Ammonites of the Taraises Formation of northern Mexico. Bull. geol. Soc. Am., 49: 539-602.
- IMLAY R. W. (1940) Neocomian fossils of northern Mexico. Bull. geol. Soc. Am., 51: 117-190.
- IMLAY R. W. (1944) Cretaceous formations of central America and Mexico. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 28/8: 1077- 1195.
- IMLAY R. W. (1960) Ammonites of Early Cretaceous age (Valanginian and Hauterivian) from the pacific Coast states. Prof. Pap. U.S. geol. Surv., 334-F: 167-228.
- IMLAY R. W. & JONES D. L. (1970) Ammonites from the Buchia Zones in Northwesten California and Southwestern Oregon. Prof. Pap. U.S. geol. Surv., 647-B: 1-59.
- JEKELIUS E. (1915) Die mesozoischen Faunen der Berge von Brasso. II. Die Neokomenfaune von Brasso. Jb. kgl. ungar. geol. Reichsanst., 23/2: pp. 114-135.
- JELETZKY J. A. (1971) Marine Cretaceous Biotic Provinces of the Western and Arctic Canada. Proc. North. American Paleontological Convention (1969): 1638-1659.
- JELETZKY J. A. (1979) Eurasian Craspeditid Genera *Temnoptychites* and *Tollia* in the lower Valanginian of Sverdrup Basin, District of Franklin with comments on the taxononmy and nomenclature of *Craspeditidae*. Bull. Geol. Surv. Canada, 299: 89 p.

- JELETZKY J. A. & KEMPER E. (1988) Comparative paleontology and stratigraphy of Valanginian *Polyptychitinae* and *Simbirskitinae* in Sverdrup Basin (Artic Canada) and Lower saxony Basin (Northwest Germany), Bull. Geol. Surv. Canada, 377: 355 p.
- KARAKASCH N. (1902) Note sur le Crétacé inférieur de Biassala (Crimée),. Description de quelques espèces de Céphalopodes du Crétacé inférieur de la Crimée. Ann. Univ. Grenoble, 14 : 15 p.
- KAUFMANN E. G. (1973) Cretaceous Bivalvia. In "Atlas of Palaeobiogeography", A. Hallam ed. Elsevier: 353-383.
- KEMPER E. (1961) Die Ammoniten gattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). Beih. Geol. Jb., 47: 195 p.
- KEMPER E. (1975) Biostratigraphie, Paloekologie und Sedimentologie der unterkreide im Raum Hannover und Schaumburg-Lippe. In 45 Jahresversamml. palaeont. Ges. kurzfassungen Vortr., Hanover: 40 p.
- KEMPER E. (1978) Einige neue, biostratigraphisch bedeutsame Arten der Ammoniten-Gattung Dichotomites (NW-Deutschland, Obervalangin). Geol. Jb., A.45: 183-253.
- KEMPER E. & JELETZKY (1979) New stratigraphically and phylogenetically important of costephanid (Ammonitina) taxa from the uppermost lower and upper Valanginian of Sverdrup Basin, N.W.T. Geol. Surv. Canada, Pap. 79-19: 25 p.
- KEMPER E., RAWSON P. F., & THIEULOY J. P. (1981) Ammonites of Tethyan ancestry in the early lower Cretaceous of north west Europe. Palaeontology, Londres, 24 : 251-311.
- KILIAN W. (1902) Sur quelques fossiles remarquables de l'Hauterivien de la région d'Escragnolles. Bull. Soc. geol. Fr., (4), 2: 864-867.
- KILIAN W. (1908) Sur la présence de Spiticeras dans la zone à Hoplites boissieri (Valanginien inférieur) du Sud-Est de la France. Bull. Soc. géol. Fr., (4), 6,: 24-25.
- KILIAN W. (1909) La faune des couches à *Hoplites boissieri* Pict. sp. (Berriasien = Valanginien inférieur) du Sud-Est de la France. A. F. A. S., Lille, 38: 476-496
- KILIAN W. (1910) in Frech F. : Lethaea geognostica, Stuttgart; Unterkreide, 2 : 169-286.
- KITCHIN F.L. (1908) The invertebrate fauna and paleontological relationships of the Uitenhage Series. Ann. S. Afr. Mus., 7: 21-225.
- KOENEN A. von (1902) Die Ammonitiden des Norddeutschen Neokom. Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst., Berlin (n.f.), 24 : 451 p.

- KOENEN A. von (1909) Die Polyptychiten-Arten des Unteren Valanginien. Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst., Berlin (n.f.), 59 : 89 p.
- KOTETICHVILI E. V. (1983) Sur la paléozoogéographie des bassins éocrétacés du Caucase. Zitteliana, Munich, 10: 375-386.
- KVANTALIANI I. V. & SAKHAROV A. S. (1986) Valanginian ammonites from Northern Caucasus (en russe, résumé en anglais). Geol. Balcanica, 16 (1) : 55-68.
- LE HEGARAT G. (1971) Le Berriasien du Sud-Est de la France. Docum. Lab. Géol. Lyon, 43 (1973): 576 pp.
- LEANZA A. F. (1944) Las apofisis yugales de *Holcostephanus*. Rev. Asoc. geol. argent., 12: 5-17. Notas Mus. La Plata (Paleont.), 9, 62: 13-22.
- LEANZA A. F. (1957) Acerca de la existencia de "Simbirskites" en el Neocomiano argentino. Rev. Asoc. geol. argent., 12:5-17.
- LEANZA H. A. (1981) The Jurasic-Cretaceous boundary beds in West Central Argentina and their ammonite zones. N. Jb. Paläont. Abb., 161/1: 62-92.
- LEANZA H. A. & WIEDMANN J. (1980) Ammoniten des Valangin und Hauterive (Unterkreide)von Neuquén und Mendoza, Argentinien. Eclogae geol. Helv., 73/3: 941-981.
- LEANZA H. A. & WIEDMANN J. (1990) Nuevos ammonites del Berriasiano/Valanginiano (Cretacico inferior) de Neuquén, Argentina. In "Cretaceous of the Western Tethys: Proccedings 3rd International Cretaceous Symposium, Tübingen 1987" WIEDMANN J. Ed., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 793-810.
- LEMOINE P. (1907) Etudes géologiques dans le Nord de Madagascar. Paris :182-183.
- LEYMERIE A. (1842) Mémoire sur le Crétacé du Département de l'Aube. Mem. Soc. géol. France, (1), 4 et 5 : 291-364 et 1-34.
- LISSON C. I. (1937) Dos Amonitas del peru. Bol. Minas, 3: 2-5.
- LISSON C. I. (1937a) Género Sphaeroceras Bayle, Sphaeroceras Broggianus nov. sp. Rev. Ciencias Lima, 422: 153-155.
- LUPPOV N. P. & DRUSHCHITS V.V. (1958) Mollusca II. (en russe). In ORLOV J. A. Ed. Traité de Paléontologie. Akad. Nauk. S.S.S.R., Moscou. 359 p.
- MALLADA L. (1887) Sinopsis de las especies fosiles que se han encontrado en Espagna. 3, Terreno mesozoico (Crétacico inferior). Bol. Com. Mapa geol. Espagna, 14: 171 p.
- MANDOV G. (1976) L'étage Hauterivien dans les Balkanides occidentales (Bulgarie de l'Ouest) et sa faune d'ammonites. Ann. Univ. Sofia (Géol. Géo.), 67: 11-99.

- MARCHAND D. (1977) Quelques précisions sur le polymorphisme dans la famille des *Cardioceratidae* Douvillé (Ammonoidea). Haliotis, 6: 119-140.
- MARCHAND D. (1984) Ammonites et paléoenvironnements: une nouvelle approche. Géobios Mém. sp., 8: 101-107.
- MARCHAND D. (1986) L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur-Oxfordien moyen). Thèse Doctorat Univ. Dijon: 601 pp (inédit).
- MARCHAND D. & DOMMERGUES J. L. (1988) Paléobiogéographie historique et écologique: Application aux Ammonites du Jurassique. In "Cephalopod : Present and past", WIEDMANN J. & KULLMANN J. Eds. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 351-364.
- MARCHAND D., THIERRY J. & TINTANT H. (1985) Influence des hauts-fonds sur la morphologie et l'évolution des Ammonoïdés. In "Colloque sur la géodynamyque des seuils et des hauts fonds". Com. Trav. Hist. et Scient. ed., Bull. Sect. Sciences: 192-202.
- MASSE J.P. & LESBROS R. (1987) Evénements géodynamiques médiovalanginiens dans le Sud-Est de la France et leurs retentissements bathymétriques. In "Transgressions et Régressions au Crétacé", Mém. géol. Univ. Dijon, 11: 149-156.
- MATTEI J. (1985) Application du concept de synaptogénèse à l'interprétation de rapports phylétiques entre deux groupes d'ammonitidés du Toarcien des Causses (France). Geobios, Lyon, 18/2 : 243-247.
- MATHERON P. (1878-80) Recherches paléontologiques dans le Midi de la France. Marseille, Atlas.
- MAKOWSKI (1962) Problem of sexual dimorphism in ammonites. Paleont. Polon., 12: 92 p.
- MATTEL J. (1985) Application du concept de synaptogénèse à l'interprétation de rapports phylétiques entre deux groupes d'ammonitidés du Toarcien des Causses (France). Geobios, 18 (2) : 243-247.
- MAYER-EYMAR K. (1887) Systematischer Verzeichnis der Kreide und Tertiärversteinerungen der Umgegend von Thun. Beit. geol. Karte Schweiz, 24 (2).
- MAYR E. 1942 Systematics and the Origin of Species. Colombia Univ. Press ed., New-York: 334 p.
- MAYR E. 1970 Population, species and evolution. Belknap Press of Harvard University Press. (trad. française 1974: Population, espèces et évolution. Ed. Hermann: 496 pp.).

- MEISTER C. (1988) Ontogenèse et évolution des Amaltheidae. Eclogae. geol. Helv., 81/3: 763-841.
- MEMMI L. (1981) Biostratigraphie du Crétacé inférieur de la Tunisie nordorientale. Bull. Soc. géol. France, 7, 23: 175-183.
- MICHALSKI A. (1890) Die Ammoniten der unteren Wolgastufe. Mem. Comité géol. Russie, 8/2: 497p.
- MONIER P. (1986) De la plate-forme urgonienne provençale au bassin vocontien: étude stratigraphique, cartographique et paléogéographique de la série crétacée du Mont Ventoux. Thèse Doct. Univ. Lyon, 71.86, 218p (inédit).
- MOULLADE M. & THIEULOY J. P. (1967) Les zones d'ammonites du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien vocontiens. C. R. Somm. Séanc. Soc. géol. Fr., 6: 228-229.
- MUNIER-CHALMAS E. (1893) in MUNIER-CHALMAS E. & LAPPARENT A. de Note sur la nomenclature des terrains sédimentaires. Bull. Soc. géol. Fr., (3), 21 : 438-488.
- NEUMAYR M. (1875) Die Ammonitinen der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. Zeitschr. deutsch. Geol. Gesell., 27: 894-892.
- NEUMAYR M. & UHLIG V. (1881) Ueber Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands. Palaeontographica, 27: 129-203.
- NICKLES R. (1890) Contributions à la Paléontologie du Sud-Est de l'Espagne. Mém. Soc. géol. Fr., Paléont., 1/4: 1-30.
- NIKOLOV T. (1962) Dobrodgeites, a new genus of Valanginian ammonites. C. r. Acad. bulg. Sci., 15: 69-71.
- NIKOLOV T. (1963) New name for a Valanginian ammonite genus. Geol. Mag., 100: 94.
- NIKOLOV T. (1965) A new Valanginian ammonite (*Dobrodgeitceras benavidesi* sp. nov.) from Peru. C. r. Acad. bulg. Sci., 18: 1153-1155.
- ORBIGNY A. d' (1840-1842) Paléontologie française ; Terrains crétacés, l, Cephalopodes. Masson Ed. Paris : 662 p.
- ORBIGNY A. d' (1850) Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. Masson Ed. Paris: 289 p.
- PAQUIER V. (1900) Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies orientales. Ann. Univ. Grenoble, 12: 373-516 et 551-806.
- PAVLOW A. P. (1892) Ammonites de Speeton. In PAVLOW A.P. & LAMPLUGH : Argiles de Speeton et leurs équivalents. Byull. mosk. Ispyt Prir., n.s., 5: 181-276, 455-570.

- PAVLOW M. (1886) Les Ammmonites du groupe Olcostephanus versicolor . Byull. mosk. Ispyt Prir., 3: 1-18.
- PERVINQUIERE L. (1907) Etudes de Paléontologie tunisienne. 1, Céphalopodes des terrains secondaires du système crétacique. Mém. Carte géol. Tunisie, Tunis : 428 pp.
- PICTET J. F. (1867) Etudes paléontologiques sur la faune à Terebratula diphyoides de Berrias (Ardèche). Mélanges paléontologiques, 1/2: 43-131.
- PICTET F. J. (1868) Etude provisoire des fossiles de la Porte de france, d'Aizy et de Lémenc. Mélanges paléontologiques, 1/4: 207-310.
- PICTET F. J. & CAMPICHE G. (1858-1860) Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. 1ère partie. Matér. Paléont. Suisse, (2),2: 1-380.
- POMEL A. (1889) Les céphalopodes néocomiens de Lamoricière. Matér. Carte géol. Algér. (1: Paléont. Monogr. loc.), 2: 3-96.
- QUENSTEDT (1847-1848) Petrefaktenkunde Deutschlands. I. Cephalopoden, Tübingen.
- RAWSON P. F. (1971) Lower Creataceous Ammonites from North-East England: The Hauterivian genus *Simbirskites*. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)., 28, p. 255-296.
- RAWSON P. F. (1971a) The Hauterivian (Lower Cretaceous) biostratigraphy of the Speeton Clay of Yorkshire, England. Newsl. Stratigr., 1/4: 61-76.
- RAWSON P. F. (1981) Early Creataceous Ammonite Biostratigraphy and Biogeography. In "The Ammonoidea" HOUSE M.R. & SENIOR J.R. Eds. Systematics Association Special Volume, 18: 499-529.
- RAWSON P. F. (1983) The Valanginian to Aptian stages current definitions and outstanding problems. Zitteliana, 10, 493-500.
- RAWSON P. F. & KEMPER E. (1989) Case 2403 Valanginites Sayn in Kilian, 1910 (Cephalopoda, Ammonoidea): confirmation of the author of the genus, and of Ammonites nucleus Roemer, 1841 as its type species. Bull. Zool. Nomenclature, 46 (2): 91-93.
- REESIDE J. B. & COBBAN W. A. (1960)- Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. Prof. Pap. U. S. geol. Surv., 355: 1-126.
- REY J., CANEROT J., PEYBERNES B., TAJ-EDDINE K., RAHHALI I. & THIEULOY J. P. (1988) - Le Crétacé inférieur de la région d'Essaouira données biostratigraphiques et evolutions sédimentaires. Rev. Fac. Sc. Marrakech, Sect. Sc. Terre, n° sp., 2: 413-441.

- REY J., CANEROT J., PEYBERNES B., TAJ-EDDINE K. & THIEULOY J. P. (1988) -Lithostratigraphy, biostratigraphy and sedimentary dynamics of the Lower Cretaceous deposits on the nothern dide of the western High Atlas (Morocco). Cretaceous Research, 9: 141-158.
- REY J. & VERA J. A. (1988) Control tectonico en la sedimentacion jurasica de las sierras de Quipar y Mai Valera (Subbético externo, prov. Murcia). In: "Il° Congreso geologíco de Espana (Granada, 1988)", Vol. simposios: 271-280.
- RICCARDI A. C. (1984) Las Asociaciones de amonitas del Jurasico y Cretacico de la Argentina. 9° Congreso Geologico Argentino, Act., IV: 559-595.
- RICCARDI A.C. et WESTERMANN G.E.G. (1970) The Valanginian *Dobrodgeiceras* Nikolov (Ammonitina) from Peru. J. Paleont., 44: 88-892.
- RICCARDI A.C., WESTERMANN G.E.G. & LEVY R. (1971) The lower Creatceous Ammonitina Olcostephanus, Leopoldia and Favrella from West-Central Argentina. Palaeontographica, A 136,: 83-121.
- RIEDEL L. (1938) Ammonitas del crétacico inferior de la Cordillera Oriental. In "Estudios géologicos y paléontologicos sobre la Cordillera Oriental de Colombia, 2: 7-80.
- ROCH E. (1930) Etudes géologiques dans la région méridionale du Maroc occidental. Notes Mém. Serv. carte géol. Maroc: 542 p.
- RODIGHIERO A. (1919) Il sistema Cretaceo del Veneto Occidentale compreso fra l'Adige e il Piave con speciale riguardo al Neocomiano dei Sette Comuni. Paleontogr. ital., 25: 39-125.
- ROEMER F.A. (1840-1841) Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Hannover, 145 p.
- ROMAN F. (1933) Sur quelques formes de Céphalopodes de l'Yonne et des régions voisines. Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 22: 6-22.
- ROMAN F. (1938) Les Ammonites jurassiques et crétacées. Masson et Cie. édit, Paris : 554 p.
- SAKHAROV A.S., SALAMATIN A.E. & KVANTALIANI I.V. (1983)- Finds of Late Valanginian Ammonites in the Northern Caucasus (en russe, résumé en anglais). Bull. Acad. Sc. Georgie, 110: 81-84.
- SAKS V. N. (ed.) (1975) The Jurassic-Cretaceous Boundary and the Berriasian Stage in the Boreal Realm. Jerusalem: Israel. Progr. Sci. Transl. (Translation of Soviet edition published by NAUKA, Novosibirsk, 1972)
- SARASIN C. & SCHONDELMAYER C. (1901) Etude monographique des Ammonites du Crétacique inférieur de Châtel-Saint-Denis. Mém. Soc. paléont. suisse, 28: 1-191.

- SAZONOVA I. G. (1971) Berriasian and Lower Valanginian ammonites of the Russian Platform (en russe). In "The Berriasian of the Russian Platform (Stratigraphy, ammonite fauna and aucellids). Trudy vxex. naucho-issled. geol.-razv. neft. Inst., 110: 1-110 et 148-157.
- SATO T. (1958) Présence du Berriasien dans la stratigraphie du plateau de Kitakami (Japon septentrional). Bull. Soc. géol. Fr., (6), 8: 585-599.
- SAYN G. (1889) Notes sur quelques ammonites nouvelles ou peu connues du Néocomien inférieur. Bull. Soc. géol. Fr., (3), 17: 679-688.
- SAYN G. (1893) Sur le Néocomien de la Chaine de Raye et des environs de Combovin (Drôme). Bull. Soc. Stat. Isère, 4/1: 181-157.
- SEYED-EMANI K. (1988) Jurassic and Cretaceous Ammonite Faunas of Iran and their Paleobiogeographic Significance. In "Cephalopod : Present and past", WIEDMANN J. & KULLMANN J. Eds. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 599-606.
- SEYED-EMANI K., BOZORBNIA F. & EFTEKHAR-NEZHAD J. (1972) Der erste sichere Nachweis von Valanginien im nordöstlichen Zentraliran (Sabzewar Gebeit). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1: 52-67.
- SIMIONESCU I. (1900)- Synopsis des Ammonites néocomiennes {Infravalanginien (Berriasien)-Aptien (incl.)}. Trav. Lab. Géol. Grenoble, 12 (1): 1-70.
- SPATH L. F. (1923) Ammonite horizons of the Gault and contiguous formations. Summ. Prog. geol. Survey . G.B. for 1922: 139-149.
- SPATH L. F. (1923a) Ammonoidea of the Gault. Part 1; Paleontogr. Soc. (Monogr.): 1-72.
- SPATH L. F. (1924) On the Ammonites of the Speton Clay and the subdivisions of the Neocomian. Geol. Mag., 61: 73-89.
- SPATH L. F. (1930) On the Cephalopoda of the Uitenhage Beds. Ann. S. Afr. Mus., 28: 131-157.
- SPATH L. F. (1939) The Cephalopoda of the Neocomian Belemnite Beds of the Salt Range. Mem. geol. Surv. India, Palaeont. indica, N.S., 25/1: 154 p.
- STANLEY S. M. 1979 Macroevolution Pattern and Process. Freeman ed. San Francisco: 332 p.
- STOLLEY E. (1950) Die nucleus-Zone nebst anschliessenden horizonten und die Gattung Saynoceras im norddeutschen Unter-Neokom. Z. deutsch. Geol. Ges., 101 : 121-132.
- STRUCKMANN C. (1892) Die Grenzschichten zwischen Hilsthon und Wealden bei Barsinghausen am Deister. Jb. preuss. geol. Landesanst u. Bergakad., 55-79.

- THIERRY J. (1978) Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). Systématique et évolution: biostratigraphie; biogéographie: Europe et domaine indo-malgache. Mém. Géol. Univ. Dijon., 4: 491 p.
- THIERRY J. (1988) Provincialismeet/ou Ecologie des Ammonites du Callovien en France. In "Cephalopod : Present and past", WIEDMANN J. & KULLMANN J. Eds. Schweizerbart/sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 387-402
- THIEULOY J.P. (1964) Un céphalopode remarquable de l'Hauterivien basal de la Drôme: *Himantoceras* nov. gen. Bull. Soc. géol. Fr., (7), 6 : 205-214.
- THIEULOY J.P. (1965) Morphologie de l'ouverture buccale d'un Céphalopode microconche : Saynoceras verrucosum (d'Orb.). Bull. Soc. géol. Fr., (7), 7 : 839-842.
- THIEULOY J.P. (1969) Sur la présence du genre *Capeloites* Lisson (Ammonoidea) dans le Néocomien des Basses-Alpes et la signification des espèces migratrices transatlantiques. C. r. Somm. Séances Soc. geol. Fr., (7), 11: 256-257.
- THIEULOY J.P. (1972) Biostratigraphie des lentilles à peregrinelles (Brachiopodes) de l'hauterivien de Rottier (Drôme, France). Géobios, 5/1: 1-53.
- THIEULOY J.P. (1973) Le genre Saynoceras (Ammonoidea) et la zonéographie valanginienne dans l'Arc sulbalpin de Castellane (Alpes de Haute-Provence). C. R. Acad. Sci., Paris, 276 (D) : 925-927.
- THIEULOY J.P. (1977) Les Ammonites boréales des formations néocomiennes du Sud-Est français (province submediterranéenne). Géobios, Lyon, 10/3: 395-461.
- THIEULOY J.P. (1979) Les Ammonites. Description des espèces indices et de quelques autres formes fondamentales. In : "Hypostratotype mésogéen de l'étage Valanginien (Sud-est de la France)". BUSNARDO R., THIEULOY J. P. & MOULLADE M. (Coords.). Les stratotypes français, CNRS, 6 : 37-57.
- THIEULOY J.P. & GAZAY M. (1967) Le genre *Dobrodgeiceras* Nikolov en Haute Provence. Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N.S., 14: 69-78.
- THIEULOY J. P., FUHR M. & BULOT L. (1990) Biostratigraphie du Valanginien de l'Arc de Castellane. I. Caractérisation de la zone à Trinodosum et âge de la grande lumachelle. Géol. méditerranéenne, 17/3, (sous-presse).
- THOMSOM M. R. A. (1984) A comparison of the ammonite faunas of the Antarctic Peninsula and Magallanes Basin. J. geol. Soc. London, 139: 763-770.
- THOMSOM M. R. A. & FARQUHARSON G. W. (1986) Dicovery and significance of the Ammonite genus *Favrella* in the antarctic peninsula area. Br. Antarct. Surv. Bull., 62: 7-14.
- TINTANT H. (1963) Les Kosmoceratidae du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Publ. Univ. Dijon, 64: 500 p.

- TINTANT H. (1977) Le polymorphisme intraspecifique en Paléontologie (exemples pris chez les ammonites). Haliotis, 6: 49-69.
- TINTANT H. (1984) L'évolution du concept de genre : de la similitude à la parenté. Bull. Soc. géol. Fr., (7), 26 : 573-582.
- TINTANT H., MARCHAND D. & MOUTERDE R. (1982) Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés: les radiations adaptatives du Lias. Bull. soc. géol. Fr., 7, 24, 951-962.
- TIPPER (1984) The allochthonous Jurassic-Lower Cretaceous Terranes of the Canadian Cordillera and their relation to correlative strata of the North American Craton. In "Jurassic-Cretaceous Biochronology and Paleogeography of North America", Westermann G. E. G., Geol. Ass. Canada Sp. Paper, 27: 113-120.
- TYSON R. V. & FUNNELL B. M. (1987) European cretaceous shorelines, stage by stage. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoeco., Amsterdam, 59: 69-91.
- TZANKOV V. (1942) Contribution à l'étude du genre *Holcostephanus*, Neumayr 1875 (en bulgare, résumé en français). Rev. Soc. géol. Bulgare, 14: 167-206.
- UHLIG V. (1883) Die cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, math,-naturwiss. Kl., 46: 127-290.
- UHLIG V. (1903) Himalayan fossils. The fauna of the Spiti Shales. Mem. geol. Surv. India, Palaeont. indica, 15/4: 511 p.
- WEERTH O. (1884) Die Fauna des Neocomsandsteins im Teutoburger Walde. Palaeontol. Abh., 2: 77 p.
- WEGNER R.N. (1909) Révision des formes "Astieria" du genre "Holcostephanus" connues à ce jour et description de deux espèces nouvelles. Ann. Univ. Grenoble, 21/3: 5-20.
- WESTERMANN G.E.G. (1964) Sexual dimorphism and taxonomy in Jurassic ammonitina: a revision of the Otoitidae (including Sphaeroceratidae). Geol. Soc. Amer. Spec. Papers, 76: 178-179.
- WIEDMANN J. & DIENI I. (1968) Die Kreide Sardiniens und ihre Cephałopoden. Palaeont. Ital., 68 (n. s. 34): 171
- WITKOWSKI A. (1969) Geological structure of the Tomaszow basin (en polonais, résumé en anglais). Inst. Geol. Prace, Varsovie, 53 : 123 p.
- WRIGHT C.W. (1957) Cretaceous ammonites (avec ARKELL W.J. et KUMMEL B.). In MOORE R.C. Ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Ammonoidea.
- WRIGHT C.W. (1981) Cretaceous Ammonoidea. In "The Ammonoidea" HOUSE M.R. & SENIOR J.R. Eds. Systematics Association Special Volume, 18: 157-174.

- YOUNG K. (1988) Karakaschiceras and the late Valanginian of Northern Mexico and Texas. In "Cephalopod : Present and past", WIEDMANN J. & KULLMANN J. Eds. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart : 621-632.
- ZAKHAROV V. A. (1979) Die Zonenkorrelation des borealen Neokom mit Buchien. In "Aspekte des Kreide Europas" IUGS Series A, 6: 117-120.
- ZEISS A. (1978) Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. Bayer. Akad. Wiss. Abh., 132: 1-190.
- ZITTEL K. A. (1887) Traité de Paléontologie. t.2. Paléozoologie, part.1, Mollusques, Edition française, Paris: 465-469.
- ZITTEL K. A. (1900) Text-Book of Palaeontology. Vol 1. Edition anglaise, Londres: 583.
- ZWIERZYCKI J. (1914). Die Cephalopodenfauna der Tendaguru-Schichten in Deutsch-Ostafrika. Arch. Biontologie, 3:4: 96 pp.

VI. PLANCHES
"Spiticeras" gr. multiforme-polytroptychum

Fig. 1. coll. Fülöp, MAFI K11360. Harskut, Bakony (Hongrie); Berriasien terminal-Valanginien basal.

Cet individu correspond au "pôle polyptroptychum" du groupe *multiforme-polytroptychum*, il a été figuré comme *Polyptychites* cf. *keyserlingi* (Neumayr & Uhlig) par Fülöp (1964, pl. XIV, fig. 5). (x1).

Fig. 2. coll. Fülöp, MAFI, échantillon non numéroté. Harskut, Bakony (Hongrie); Berriasien terminal-Valanginien basal.

Cet individu correspond au "pôle multiforme" du groupe multiforme-polytroptychum. (x1).

Fig. 3. coll. Fülöp, MAFI, échantillon non numéroté. Harskut, Bakony (Hongrie); Berriasien terminal-Valanginien basal. (x1).

Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis Kilian, 1910

Fig. 4-6. coll. Sayn, échantillon FSL 13655. Localité non précisée (Drôme); Valanginien inférieur (zone à Pertransiens?). (x1,5).

Fig. 7-10. coll. Bulot, échantillon RGHP 251092. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Pertransiens.

Cet individu montre les constrictions à chevron proverse de type spiticératide. Fig. 7-9 (x1,5); Fig. 10 (x1).

Fig. 11. coll. Bulot, échantillon RGHP 251316. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Pertransiens. (x1,5).

Fig. 12-13. coll. Sayn, échantillon FSL 16029. Jonchères, Col de Prémol (Drôme); zone à Pertransiens. (x1,5).

Fig. 14-15. coll. Sayn, échantillon FSL 15999. Blégiers, (Alpes de Haute-Provence); Valanginien inférieur (zone à Pertransiens?). (x1,5).



Fig. 1. Olcostephanus (Olcostephanus) drumensis Kilian, 1910: coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-001. Aulan, Col de la Croix (Drôme); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus (banc 5). (x 1,5).

Fig. 2 & 16. Baronnites hirsutus (Fallot & Termier, 1923): coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-002. St Geniez (Alpes de Haute-Provence); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus. Fig. 2 (x 1,5), fig 16 (x 2).

Fig. 3-5. *Olcostephanus (Olcostephanus)* aff. *stephanophorus* (Math., 1878): coll. Bulot, échantillon RGHP 251685. Jonchères, Col de Prémol (Drôme); sommet de la zone à Pertransiens ou base de la zone à Campylotoxus. (x1).

Cet individu montre des affinités incontestable avec O. (O.) stephanophorus mais rappelle par sa costulation O. (O.) drumensis, tandis que l'effacement de la costulation au plus grand diamètre évoque incontestablement O. (O.) josephinus.

Olcostephanus (Olcostephanus) stephanophorus (Matheron, 1878)

Fig. 6. -microconche- coll. Thieuloy, échantillon ID 10371. Châteauneuf-de-Chabre, Piloubeau (Hautes-Alpes); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus. (x1).

Fig. 7-12. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 251330 (fig. 7-9) et RGHP 251075 (fig. 10-12). Rochebrune, Ferme des Prades (Drôme); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus (banc 100). (x2).

Fig. 13-14. -macroconche- coll. Sayn, échantillon FSL 13646a. Noyer/Jabron (Alpes de Haute-Provence); Valanginien inférieur (zone à Campylotoxus ?). (x1).

Fig. 15. Olcostephanus (Olcostephanus) aff. josephinus (d'Orb., 1850): coll. Thieuloy, échantillon ID 10370. Châteauneuf-de-Chabre, Barret-le-Bas, Les Sausses (Hautes-Alpes); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus (banc L61-L62). (x1,5).

Echantillon cité par Busnardo & Thieuloy (1979, p. 44, fig. 13) comme Olcostephanus sp. 6. Cet individu montre des affinités incontestable avec O. (O.) josephinus mais qui rappelle par sa costulation O. (O.) drumensis.

Olcostephanus (Olcostephanus) josephinus (d'Orbigny, 1850)

Fig. 17-20, coll. Thieuloy (legs Breistroffer), échantillon ID 10362 (fig. 17-18) et ID 10363 (fig. 19-20). Châteauneuf-de-Chabre, Piloubeau (Hautes-Alpes); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus. (x1,5).

Fig. 21-22. coll. Thieuloy (legs Breistroffer) (legs Breistroffer), échantillon ID 10388. Châteauneuf-de-Chabre, Piloubeau (Hautes-Alpes); zone à Campylotoxus, horizon à hirsutus. (x1,5).

Individu adulte à tubercules punctiformes nombreux et ligne de suture simplifiée.



































Olcostephanus (Olcostephanus) tenuituberculatus n.sp.

Fig. 1-3. coll. Bulot, échantillon RGHP 251006. Les Pilles (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 4-6. coll. Bulot, échantillon RGHP 251080. Curnier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 7-9. coll. Bulot, échantillon RGHP 251200. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 10-11. coll. Bulot, échantillon RGHP 251657. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 12-13. coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-003. Saint-Julien-en-Beauchaine, Le Cheylard (Hautes-Alpes); partie inférieure de la zone à Campylotoxus. (x 1,5).

Fig. 14-15. coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-004. Angles, Les Baoussayes (Alpes de Hautes-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 303). (x 1,5).

Fig. 16. coll. Bulot, échantillon RGHP 251036. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 2).

Fig. 17. coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-005. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 18-19. coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-006. Saint-Julien-en-Beauchaine, Beaumugne (Hautes-Alpes); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum (banc 18). (x 1,5).

Fig. 20. -microconche- coll. Company, échantillon UG M.QP1.R.3. Cehegin, Rio Quipar (Espagne); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5). Echantillon figuré comme *O. (O.) astierianus* par Company (1987, pl. 16, fig. 2)

Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai (Rodighiero, 1919)

Fig. 21-22. coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-007. Saint-Julien-en-Beauchaine, Beaumugne (Hautes-Alpes); partie supérieure de la zone à Verrucosum (banc 20). (x 2).

















Olcostephanus (Olcostephanus) balestrai (Rodighiero, 1919)

Fig. 1. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 2514059. La Palud/Verdon, La Begude (Alpes de Haute-Provence); zone à Trinodosum, horizon à nicklesi (banc BE103). (x 1).

Fig. 2. -microconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-008. La Charce, Serre de L'Ane (Drôme); zone à Trinodosum, Horizon à Furcillata (banc 28a). (x 1).

Fig. 3. -microconche- coll. Autran, échantillon 22799. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). (x 1). Echantillon figuré par Autran (1989, pl. 8, fig. 6) comme *O. (O.)* cf. variegatus.

Fig. 4-5. -macroconche- coll. Autran, échantillon 22646. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 4 (x 1) et fig. 5 (x1,5).

Fig. 6-8. -macroconche ? - coll. Autran, échantillon 22657. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 6-7 (x 1) et fig. 8 (x1,5).

Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi Wiedmann & Dieni, 1968

Fig. 9. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 251927. La Palud/Verdon, La Begude, (Alpes de Haute-Provence); zone à Trinodosum, horizon à nicklesi (banc BE103). (x 1).

Fig. 10. coll. Thieuloy, échantillon ID 10348. La Palud/Verdon, Les Allaves, (Alpes de Haute-Provence); zone à Trinodosum, horizon à nicklesi (banc X112). (x 1).

Fig. 11-12. -macroconche- coll. Autran, échantillon 23297. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 11 (x 1) et fig. 12 (x1,5).

Fig. 13-14. -microconche- coll. Autran, échantillon 23402. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 13 (x 1) et fig. 14 (x1,5).

Fig. 15-16. -microconche- coll. Autran, échantillon 23188. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 15 (x 1) et fig. 15 (x1,5).

Fig. 17-18. -microconche- coll. Autran, échantillon 23708. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 17 (x 1) et fig. 18 (x1,5).

Fig. 19-21. Holotype, Collection Wiedmann, échantillon GPIT Ce 1315/78. La Querola (Prov. Alicante, Espagne); Valanginien supérieur, zone à Pachydicranus (sensu Company, 1987).

Fig. 22-23. O. (O.) nikolovi Kvantaliani & Sakharov, 1986: Holotype, coll. Kvantaliani, échantillon IGT 105/8. Rívière Uhrukh, (Caucase URSS), horizon polyzonal de condensation (? V3-V5). Synonyme probable de O. (O.) nicklesi macroconche. (x1).



Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi Wiedmann & Dieni, 1968

Fig. 1. -microconche morphotype *thieuloyi* - coll. Autran, échantillon 22624. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). (x 1). Echantillon figuré par Autran (1989, pl. 4, fig. 7) comme O. (O.) *thieuloyi*.

Fig. 2. -microconche morphotype *thieuloyi* - coll. Autran, échantillon 23459. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). (x 1). Echantillon figuré par Autran (1989, pl. 4, fig. 6) comme *O. (O.) thieuloyi.*

Fig. 3. coll. Autran, échantillon 22573. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). (x 1). Echantillon figuré par Autran (1989, pl. 5, fig. 5) comme *O. (O.) durangensis.*

Fig. 4-5. -microconche- coll. Autran, échantillon 23534. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 4 (x 1) et fig. 5 (x1,5).

Fig. 6-7. -microconche- coll. Delanoy, échantillon 1437. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 6 (x 1) et fig. 7 (x1,5).

Fig. 8-9. -microconche- coll. Autran, échantillon non numéroté. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 8 (x 1) et fig. 9 (x1,5).

Fig. 10-16. coll. Bulot, échantillons RGHP 251-F-008 (fig. 10-13) et RGHP 251-F-009 (fig. 14-15). Angles, Les Baoussayes (Alpes de Hautes-Provence); zone à Trinodosum, horizon à nicklesi (banc 356). (x 1).

Parastieria ? hispanica (Mallada, 1887)

Fig. 17. -macroconche- coll. Company, échantillon non numéroté. Prov. d'Alicante (Espagne); Hauterivien basal. (x1)

Fig. 18-24. -Topotypes- coll. Bulot (don Vermeulen), échantillons 252-F-001 (fig. 18), 252-F-002 (fig. 19-20), 252-F-003 (fig. 21-22) et 252-F-004 (fig. 23-24). La Querola (Prov. d'Alicante, Espagne); zone à Radiatus. (x2).

Olcostephanus (Olcostephanus) mittreanus (Math. non d'Orb, 1850)

Fig. 25-26. -Exemplaire originel figuré- Coll. Matheron, MHN de Marseille. Les Lattes (Alpes de Haute-Provence); Hauterivien (?).

Fig. 27. Coll. Fuhr, RGHP CIV-104. La Palud/Verdon (Alpes de Haute-Provence); zone à Radiatus.



Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi Kilian, 1902

Fig. 1-2. -macroconche- coll. Thieuloy, échantillon ID 10374. Rougon, Carajuan (Alpes de Haute-Provence); zone à Campylotoxus, base des "bancs à Karakaschiceras" (banc Z54). (x 1). Morphotype "primitif" à port nettement cadicône tout au long de l'ontogénèse.

Fig. 3-4. -microconche- coll. Bulot (don B. David), échantillon RGHP CV 904. LaPalud/verdon, Ravin des Cougnets (Alpes de Haute-Provence); partie moyenne de la zone à Campylotoxus (formation 6 sensu Cotillon, 1971). (x 1).

Fig. 5-6. -microconche- coll. Fuhr, échantillon RGHP CV 041. La Palud/Verdon, La Clue (Alpes de Haute-Provence); zone à Campylotoxus, base des "bancs à Karakaschiceras" (banc 110). (x1)

Fig. 7. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 2513011. La Palud/Verdon, Les Allaves (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (formation 8 sensu Cotillon, 1971). (x 0,80). Forme type.

Fig. 8. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-009. La Palud/Verdon, Ravin des Cougnets (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (formation 8 sensu Cotillon, 1971). (x 0,80).

Fig. 9-10. -macroconche- coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-010. La Palud/Verdon, Les Allaves (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (formation 8 sensu Cotillon, 1971). fig. 9 (x 0,80) et fig 10 (x1). Forme type.



Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi Kilian, 1902

Fig. 1. -macroconche morphotype *querolensis* - coll. Fuhr, échantillon RGHP CV 015. La Palud/Verdon, Les Allaves (Alpes de Haute-Provence); zone à Verucosum (banc X105a: formation 10 sensu Cotillon, 1971). (x 1). Forme type. Individu de grande taille proche des *"Astieria atherstoni"* sensu Baumberger.

Fig. 2-3. -macroconche morphotype *hollwedensis* - coll. Hapke (NLFB), échantillon non numéroté. Hollwede, Basse-Saxe (Allemagne); partie inférieure de la zone à Hollvedensis (= sommet de la zone à Campylotoxus). (x 0,75). Echantillon identifié en collection comme "*Proastieria*" sensu Stolley.



Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi Kilian, 1902

Fig. 1-2. -macroconche- coll. Jaccard, échantillon UN A6. Villers-le-lac (Doubs); Marnes à Astieria (sommet de la zone à Campylotoxus ou base de la zone à Verrucosum). (x 1).Echantillon interprété en collection comme *Astieria atherstoni* sensu Baumberger.

Fig. 3-4. -macroconche juvénile morphotype *querolensis* - coll. Jaccard, échantillon UN A5. Villers-le-lac (Doubs); Marnes à Astieria (probablement zone à Verrucosum). (x 1). Echantillon interprété en collection comme *Astieria atherstoni* sensu Baumberger.

Fig. 5. -microconche- coll. Jaccard, échantillon UN A7. Villers-le-lac (Doubs); Marnes à Astieria (sommet de la zone à Campylotoxus ou base de la zone à Verrucosum). (x 1). Echantillon interprété en collection comme *Astieria leptoplana* Baumberger.

Fig. 6-7. -macroconche- coll. Jaccard, échantillon UN A9. Villers-le-lac (Doubs); Marnes à Astieria (sommet de la zone à Campylotoxus ou base de la zone à Verrucosum). (x 1).Echantillon interprété en collection comme *Astieria atherstoni* sensu Baumberger.



Valanginites paludensis Thieuloy, 1977

Fig. 1-2. coll. Fuhr, échantillon RGHP CV 047. La Palud/Verdon, Les Allaves (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 110: sommet des "bancs à *Karakaschiceras*"). (x 1). Echantillon montrant l'effacement de la costulation sur le région siphonale.

Fig. 3-4. coll. Fuhr, échantillon RGHP CV 046. La Palud/Verdon, La Grau des Lèbres (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 111: sommet des "bancs à *Karakaschiceras* "). (x 1).

Saynoceras fuhri Bulot, Company & Thieuloy, 1990

Fig. 5. coll. Bulot-Fuhr, échantillon RGHP 251-F-011. La Palud/Verdon, La Grau des Lèbres (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 111: sommet des "bancs à Karakaschiceras "). (x 1).

Fig. 6-7. coll. Bulot-Fuhr, échantillon RGHP 251-F-012. La Palud/Verdon, La Grau des Lèbres (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 111: sommet des "bancs à *Karakaschiceras*"). (x 1).

Fig. 8-9. coll. Bulot-Fuhr, échantillon RGHP 251-F-013. La Palud/Verdon, La Grau des Lèbres (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (banc 111: sommet des "bancs à *Karakaschiceras* "). (x 1).

Valanginites nucleus (Roemer, 1841)

Fig. 10. coll. Bulot (don P. Coulet), échantillon RGHP 251-F-014. Entrages, Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à verrucosum, horizon à verrucosum (banc K102) (x1,5). Individu intermédiaire entre la forme type et le morphotype *wilfridi*.

Fig. 11. -morphotype *wilfridi* - coll. Bulot, échantillon RGHP 2514015. Entrages, Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à verrucosum, horizon à verrucosum (banc K102) (x1). Individu montrant le soulèvement en tubercule de la lèvre buccale.

Fig. 12-15. -morphotype *wilfridi* - coll. Bulot, échantillon RGHP 2514014. Entrages, Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à verrucosum, horizon à verrucosum (banc K102). fig. 12 (x1) et fig. 13-15 (x2)

Fig. 16-17. -morphotype *ventrotuberculatus* - coll. Kvantaliani, échantillon IGT 105/9. Rivière Uhrukh, (Caucase URSS), horizon polyzonal de condensation (? V3-V5). Synonyme probable de *O. (O.) nicklesi* macroconche. (x1) Figuré comme Valanginites ventrotuberculatus par Kvantaliani & Sakharov (1986, pl. 1, fig. 5).



Valanginites nucleus (Roemer, 1841)

Fig. 1-3. coll. Bulot, échantillon RGHP 251041. Les Pilles (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 4-5. coll. Bulot, échantillon RGHP 251612. Rochebrune, Ferme des Prades (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5). Individu montrant les stades initiaux du morphotype *wilfridi*.

Valanginites bachelardi (Sayn, 1889)

Fig. 6-8. coll. Bulot, échantillon RGHP 251083. Les Pilles (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 9. coll. Bulot, échantillon RGHP 251085. Montbrun-les-Bains, Feysseline-Vergol (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum (banc 165). (x 1,5).

Fig. 10-11. coll. Bulot, échantillon RGHP 251203. Arnayon, Col Lazarier (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5). Individu adulte montrant des tubercules siphonaux.

Saynoceras contestanum Company, 1985

Fig. 12-13. -macroconche- coll. Company, échantillon UG M.Q2.4.3. La Querola, Cocentaina (Espagne); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1). Holotype figuré par Company (1987, pl. 14, fig. 17)

Fig. 14. coll. Bulot, échantillon RGHP 251699. Montbrun-les-Bains, Feysseline-Vergol (Drôme); sommet de la zone à Campylotoxus (banc 163). (x 4).

Fig. 15. coll. Klein, échantillon 36876. Angles, Les Baoussayes (Alpes de Haute-Provence); zone à Verrucosum. (x 4).

Saynoceras verrucosum (d'Orb, 1841)

Fig. 16-18. coll. Bulot, échantillon RGHP 2514058. Entrages, Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à verrucosum, horizon à verrucosum (banc K103) (x1,5).

Fig. 19. coll. Bulot, échantillon RGHP 2514200. Entrages, Terre-Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à verrucosum, horizon à verrucosum (banc K103) (x1,5).

Fig. 20-21. coll. Bulot, échantillon RGHP 251611. Rochebrune, Ferme des Prades (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 22-27. coll. Bulot, échantillon RGHP 251416 (fig. 22-23), RGHP 251270 (fig. 24-25) et RGHP 251266 (fig. 26-27). Eyrolles (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).

Fig. 28-29. coll. Bulot, échantillon RGHP 251270. Pelonne, Les Rabassières (Drôme); zone à Verrucosum, sous-zone à Verrucosum. (x 1,5).







Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi KILIAN, 1902

Fig. 1-2. -macroconche juvénile- coll. Bulot, échantillon RGHP 251-F-015. La Palud/Verdon, Ravin des Cougnets (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Campylotoxus (formation 8 sensu Cotillon, 1971). (x 0,80).

Olcostephanus (Olcostephanus) balkanicus (TZANKOV, 1942)

Fig. 3-4. -macroconche- coll. Thieuloy, échantillon ID 10376. Rougon, Carajuan (Alpes de Haute-Provence); partie supérieure de la zone à Verrucosum (banc Z78). (x 1).

Fig. 5-6. -macroconche juvénile- coll. Autran, échantillon non numéroté. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1).(x 1,5).

Fig. 7 & 14-15. -macroconche juvénile- coll. Bulot, échantillon RGHP 252-F-005. Rougon, Carajuan (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 89a, ? V6-H2). fig. 7 (x 1,5) et fig. 14-15 (x 1).

Fig. 8-10. -? microconche- coll. Autran, échantillon non numéroté. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 10 (x 1) et fig. 8-9 (x 2).

Fig. 11-13. -macroconche- coll. Autran, échantillon non numéroté. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). (x 1).





Olcostephanus (Olcostephanus) sp.

Fig. 1-2. -microconche- coll. Autran, échantillon 23492. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 1 (x 1) et fig. 2 (x 1,5).

Fig. 3-4. -microconche- coll. Autran, échantillon 22679. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 3 (x 1) et fig. 4 (x 1,5).

Ces deux spécimens sont des microconches pouvant correspondrent aussi bien à O. (O.) densicostatus ou O. (O.) groupe ventricosus-convolutus. C'est ce type d'échantillons qui est souvent identifiés comme O. (O.) psilostomus dans la littérature.

Olcostephanus (Olcostephanus) densicostatus (Wegner, 1909)

Fig. 5-6. -macroconche- coll. Mayor (UN), échantillon non numéroté. Le Landeron, Canton de Neuchâtel (Suisse); base de la zone à Radiatus. (x 1). Individu correspondant à Astieria filosa sensu Baumberger.

Fig. 7-8. -macroconche juvénile- coll. Autran, échantillon 23181. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 7 (x 1) et fig. 8 (x 1,5).

Fig. 9-10. -macroconche juvénile- coll. Delanoy, échantillon 1460. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 9 (x 1) et fig. 10 (x 1,5).

Olcostephanus (Olcostephanus) gr. venticosus-convolutus (Koenen, 1902)

Fig. 11-12. -macroconche juvénile-coll. Autran, échantillon 22919. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20alł, V5-H1). fig. 11 (x 1) et fig. 12 (x 1,5).

Fig. 13-14. -macroconche juvénile- coll. Autran, échantillon 23392. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 13 (x 1) et fig. 14 (x 1,5).

Fig. 15-16. -macroconche juvénile- coll. Delanoy, échantillon 1411. Peyroules, Clausson (Alpes de Haute-Provence); horizon polyzonal de condensation (banc 20all, V5-H1). fig. 13 (x 1) et fig. 14 (x 1,5).



Olcostephanus (Olcostephanus) sayni Kilian, 1895

Fig. 1-2. -macroconche- coll. Thomel, échantillon non numéroté. La Palud/Verdon (Alpes de Haute-Provence); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti. (x 1).

Fig. 3. coll. Fuhr, échantillon CIV 193. Peyroules, La Palud/Verdon, La Clue (Alpes de Haute-Provence); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti (banc H48). (x 1).

Fig. 4. -macroconche- coll. Delanoy, échantillon 171. Peyroulles, Collet des Boules (Alpes de Haute-Provence); sommet de la zone à Loryi ou base de la zone à Nodosoplicatum. (x 1). Individu annoncant *O. (O.) variegatus.*

Fig. 5. -macroconche- coll. Thomel, échantillon 542. Escragnoles (Alpes-Maritimes); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti. (x 1). Individu montrant la perte de la tuberculation périombilicale sur la partie adorale de la chambre d'habitation.

Fig. 6. -? microconche- coll. Bulot, échantillon 252034. Arpavon, Ravin de la Buisse (Drôme); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti (banc 209). (x 1).



Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus Paquier, 1900

Fig. 1. -macroconche- coll. Bulot, échantillon 252073. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1). Forme type

Fig. 2. -macroconche- coll. Bulot-Fuhr, échantillon 252-F-006. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1). Forme type

Fig. 3. -macroconche- coll. Fuhr, échantillon CIV 046. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1). Forme type

Fig. 4. -macroconche- coll. Fuhr, échantillon CIV 116. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1). Forme type

Fig. 5. coll. Bulot-Fuhr, échantillon 252-F-007. La Palud/Verdon, La Clue (Alpes de Haute-Provence); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc H49). (x 1). Tours internes individualisés comme *Astieria scissa* par Baumberger.



Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus Paquier, 1900

Fig. 1. -macroconche- coll. Bulot, échantillon 252059. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1). Individu intermédiaire entre la forme type et le morphotype andartae.

Fig. 2. -macroconche morphotype *andartae* - coll. Bulot, échantillon 252017. Plaisians, Ferme des Comments (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 66). (x 1).

Fig. 3. -macroconche morphotype *andartae* - coll. Bulot, échantillon 2526006. Entrages, Terre Masse (Alpes de Haute-Provence); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 127). (x 1).

Fig. 4. Holotype de *O. (O.) klaatschi* (Wegner, 1909), échantillon ID 266. La Garde, Chaix (Alpes de Haute-Provence); Hauterivien inférieur. (x 1). Cette espèce typologique correspond aux tours internes des morphotypes globuleux de O. (O.) variegatus

Fig. 5. -? microconche- coll. Fuhr, échantillon CV 118. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1).

Fig. 6-7. -? microconche- coll. Bulot, échantillon 252054. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1).



Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus Paquier, 1900

Fig. 1. -macroconche morphotype andartae - coll. Bulot, échantillon 252015. Plaisians, Ferme des Comments (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 64). (x 1).

Fig. 2-3. -macroconche- coll. Bulot-Fuhr, échantillon 252-F-008. Arpavon, Ravin de la Buisse (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. fig. 2 (x 0,75) et fig. 3 (x 1). Individu intermédiaire entre la forme type et le morphotype *andartae*.

Fig. 4-5. -macroconche morphotype andartae - coll. Fuhr, échantillon CIV 086. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. fig. 4 (x 0,75) et fig. 5 (x 1).

Fig. 6-7. -macroconche morphotype *singularis* - coll. Bulot-Fuhr, échantillon 252-F-009. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. fig. 6 (x 0,75) et fig. 7 (x 1).

Fig. 8. -? microconche- coll. Fuhr, échantillon CIV 118. Curnier, Serre du Bau (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus. (x 1).



Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti (d'Orb, 1841)

Fig. 1. -macroconche- coll. Bulot, échantillon 252026. Plaisians, Ferme des Comments (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 68). (x 1).

Fig. 2. -macroconche- coll. Bulot, échantillon 252027. Plaisians, Ferme des Comments (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 69). (x 1).

Fig. 3. -microconche- coll. Bulot, échantillon 252023. Plaisians, Ferme des Comments (Drôme); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc 69). (x 1).

Fig. 4-6. -macroconche- coll. Bulot (don Latil), échantillon 252060. Salérans (Haute-Alpes); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti. (x 1).

Fig. 7. -microconche- coll. Autran, échantillon 22535. Peyroules, Ravin de Mal Bouisset (Alpes de Haute-Provence); zone à Loryi, sous-zone à Jeannoti (banc 20a2). (x 1).

Fig. 8. -macroconche- coll. Thomel, échantillon 448. Escragnoles (Alpes-Maritimes) Hauterivien inférieur. (x 1).

Parastiería ? hispanica (Mallada, 1887)

Fig. 9-10. -Topotypes- coll. Bulot (don Vermeulen), échantillons 252-F-002 (fig. 18-9) et 252-F-010 (fig. 10). La Querola (Prov. d'Alicante, Espagne); zone à Radiatus. (x2).

Capeloites perelegans (Matheron, 1878)

Fig. 11-12. -Néotype- coll. Bulot-Fuhr, échantillon CIV 900. La Palud/Verdon, La Clue (Alpes de Haute-Provence); zone à Nodosoplicatum, horizon à Variegatus (banc H49). (x 1).

Capeloites larozai Lisson, 1937

Fig. 13-14. -Topotype- coll. Thieuloy (ID), échantillon non numéroté. El Cascajal, Lima (Pérou); Hauterivien inférieur. fig. 13 (x1,5) et fig. 14 (x1).

Parastieria peltoceroides (Pavlow, 1892)

Fig. 15-18 -Topotypes- coll. Lamplugh, échantillons BMNH C 26611 (fig. 15-16) et BMNH C 26612 (fig. 17-18). Speeton, Yorshire (Grande-Bretagne); zone à Regale. fig. 15 et 17 (x1,5) et fig. 16 et 18 (x1).

Parastieria sp. n. sensu Kemper, Rawson & Thieuloy, 1981

Fig. 19-20. coll. C. W. Wright, échantillon 24563. Speeton, Yorshire (Grande-Bretagne); zone à Regale. (x1).



RESUME

Cette étude replace les représentants français de la famile des Olcostephaninae dans le cadre bio-géodynamique de leur évolution au Valanginien et l'Hauterivien inférieur.

La révision taxinomique a été effectuée à partir d'un matériel abondant récolté banc par banc (près de 2000 exemplaires), ainsi que par la consultation de nombreuses collections historiques à des fins de comparaison (près de 300 types et figurés). Elle est basée sur l'examen rigoureux des populations successives et sur une conception "moderne" de l'espèce paléontologique. La conservation du matériel n'a pas permis d'effectuer d'études biomètriques détaillées.

Parmi les résultats stratigraphiques, ce travail à permis de souligner la valeur biostratigraphique de certains taxons d'Olcostephaninae (*Baronnites hirsutus, Olcostephanus (Olcostephanus) nicklesi, Olcostephanus (Jeannoticeras) jeannoti et Olcostephanus (Olcostephanus) variegatus*) et de préciser leur champ d'application.

Du point de vue taxinomique, la révision a porté sur six genres et un sous-genre, taxons phylétiques, qui regroupent 23 espèces dont une seule est nouvelle (*O. (O.) tenuituberculatus*). Ceci représente une réduction importante du nombre de taxons courament utilisés dans la littérature (mise en synonymie de quatre genres et de plus de cinquante espèces typologiques).

La taxinomie adoptée prend toute sa signification une fois que les taxons reconnus sont replacés dans leur cadre bio-géodynamique. Ainsi pour chacune des espèces, ont été étudiés successivement l'aire de répartition, les mécanismes évolutifs et le contexte paléobiogéographique des spéciations. Cette analyse a mis en évidence l'existence de deux lignées d'*Olcostephanus* inféodées à des milieux différents (bassin et plate-forme) et souligne l'existence de trois grands grades évolutifs (chronoclines) qui ouvrent d'intéressantes possibilités pour les corrélations à longue distance.

L'évolution de la sous-famille des Olcostephaninae montre une combinaison de processus entrant dans le cadre du gradualisme phylétique et d'évènements ponctués. Ces processus montrent des phénomènes de redondance qui sont interprétables en termes de canalisations évolutives.

MOTS-CLES

Olcostephaninae, Ammonitina, Valanginien, Hauterivien, Crétacé inférieur, Bassin vocontien, Arc de Castellane, France, Paléobiogéographie, Mécanismes évolutifs.