Bulletin Scientifique de Bourgogne
Tome XXVIII - 1971

Études statistiques sur *Pseudaganides aganiticus* (*Schlotheim*) et diverses espèces voisines

par Didier MARCHAND et Henri TINTANT

INTRODUCTION

L'étude des Nautiloidés post-triasiques a été, jusqu'à ce jour, fort négligée et, en dehors des travaux de K. von LOESCH (1912, 1914), déjà anciens et malheureusement inachevés par suite de la disparition prématurée du paléontologiste bavarois, ces Céphalopodes n'ont guère été traités qu'incidemment, dans le cadre de descriptions générales de faunes. D'autre part, comme le souligne B. KUMMEL dans son ouvrage fondamental sur les genres de Nautiloidés post-triasiques (1956, p. 330) : « la rareté relative des Nautiloidés post-triasiques a conduit au fait que beaucoup d'espèces ont été décrites sur la base d'un seul, ou d'un très petit nombre de spécimens. A ma connaissance, aucune collection importante, représentant une population, n'a jamais été rassemblée d'un même horizon et d'une même localité, et aucune n'est connue où les fossiles seraient assez bien conservés pour permettre une étude complète de variation intraspécifique. La grande majorité des espèces est définie comme étant légèrement plus mince ou plus épaisse, plus involute ou plus évolute, que telle espèce déjà établie ; ou encore à partir de légères variations dans la forme du tour ou dans les caractères de la suture. Cependant, dans aucune de ces espèces n'est connue l'amplitude des variations de ces caractères morphologiques. Par suite, les soi-disant espèces de Nautiloidés mésozoïques et tertiaires ont peu de réalité en face de nos concepts sur l'espèce néontologique ».

Cette analyse pleinement justifiée explique pourquoi les diverses espèces de Nautiloidés jurassiques ont été interprétées tantôt de façon extrêmement large (par OPPEL, ZITTEL, et la plupart des anciens auteurs), tantôt, au contraire, de manière

extrêmement restrictive, entraînant un pullulement d'espèces nouvelles (par exemple par PRINZ (1906), par LOESCH (op. cit.) ou par JEANNET (1951).

Seule une connaissance précise de la variabilité intraspécifique des espèces de Nautiloidés peut permettre l'établissement d'une systématique solide, et par suite l'étude de l'évolution du groupe, et son utilisation éventuelle en chronostratigraphie.

Tel est l'objet essentiel de ce travail, qui se propose l'étude statistique de la variabilité de l'espèce *Pseudaganides aganiticus* (SCHLOT., LOESCH *emend.*) dans son gisement type de l'Oxfordien moyen de Bourgogne, et sa comparaison avec des populations voisines.

Cette espèce, dont l'holotype provient de Villecomte (Côte-d'Or) est abondamment représentée dans les riches gisements de l'Oolite ferrugineuse de l'Oxfordien des environs de Dijon. Les collections de l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon et nos recherches personnelles nous ont permis de rassembler environ 60 individus de cette espèce, provenant tous de la même formation, dans une région ne dépassant pas une vingtaine de kilomètres de longueur sur une dizaine de large, et qui peuvent par suite être considérés comme un échantillon représentatif d'une véritable population au sens biologique du terme.

Cet échantillon, dont l'homogénéité est indiscutable, a été étudié à l'aide des méthodes statistiques classiques (cf. IMBRIE, 1956 ; TINTANT, 1963 ; SNEDECOR et COCHRAN, 1968), afin de répondre pour la première fois, au problème posé par KUMMEL.

Ce travail constitue une introduction nécessaire à la révision systématique des Nautiloidés jurassiques et crétacés entreprise par l'un de nous (cf. H. TINTANT, 1969-1970). Il apporte en outre une contribution à la connaissance de la structure de l'espèce en Paléontologie.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Genre *PSEUDAGANIDES* SPATH (1927, p. 22-25)

Espèce-type : Nautilus kutchensis Waagen. 1873. p. 20. pl. III, fig. 4a, b.

Diagnose : Nautiloidés jurassiques caractérisés par une ligne de suture très sinueuse, « goniatitique », à lobe latéral profond, arrondi au sommet. Il y a souvent, mais pas toujours, un lobe ventral. Dans les formes les plus évoluées, apparaît un lobe ombilical. Ombilic généralement étroit. Section de forme variée généralement assez comprimée. Siphon en position variable, souvent proche du bord ventral. Lias inférieur-Tithonique.

Remarques : Les Nautiloidés à cloison très sinueuse du Jurassique furent d'abord placés, avec ceux du Crétacé, dans le genre *Hercoglossa* CONRAD 1866. Par la suite, K. VON LŒSCH montra qu'il existait entre les espèces jurassiques et celles du Crétacé une lacune importante qui empêchait, à son avis, tout rapport phylétique direct entre ces formes. Il refusait, pour cette raison, d'admettre la validité du genre *Hercoglassa.*

SPATH, en 1927, restreint *Hercoglossa* aux seules formes du Crétacé supérieur et de l'Eocène. Il crée le genre *Pseudaganides* pour les espèces jurassiques mais place ces deux genres dans une même famille des Hercoglossidés.

KUMMEL enfin (1956, 1964) estime que le type de cloisons sinueuses qui caractérise ces genres s'est formé de façon tout à fait indépendante, à partir de formes à lignes de suture plus simples. Ce processus se serait répété au moins quatre fois :

— au Permien, chez les Permonautilidés,
— au Trias, avec les Clydonautilidés,
— au Jurassique avec les Pseudaganitidés, dérivant des Cénocératidés liasiques,
— au Crétacé supérieur enfin, avec les Hercoglossidés, dérivant du genre *Cimomia.*

Les ressemblances, parfois frappantes, entre ces formes attribuées à des familles distinctes, n'impliqueraient aucune relation phylétique directe et s'expliqueraient par une simple homéomorphie.

Cette conception très séduisante aurait cependant besoin d'être appuyée sur des études plus précises. L'origine des *Pseudaganides,* par exemple, est loin d'être claire. Pour KUMMEL, ce genre dériverait, comme tous les Nautiloidés post-triasiques, du genre *Cenoceras,* seul descendant direct des

Nautiles triasiques. Cependant, la première espèce attribuée au genre *Peudaganides* apparaît dès le Lias inférieur. Cette forme, *Ps. kochi* (PRINZ) est basée sur deux exemplaires récoltés par HAUER dans les calcaires d'Adnet, dont la faune va de l'Hettangien supérieur à l'extrême base du Carixien, et sur un exemplaire d'âge sinémurien recueilli par KOCH aux environs de Vesprem (Hongrie) (1). Or, tant par sa ligne de suture à lobe latéral très développé et à selle latérale étroite et haute, que par sa section très comprimée, subtriangulaire, par son ombilic très étroit et par la position très élevée du siphon, cette espèce représente un type très évolué dont on voit mal comment il pourrait dériver des *Cenoceras* contemporains, formes évolutes à section épaisse, à ligne de suture très simple, totalement dépourvue de selle latérale. Ajoutons que parmi les très nombreux *Cenoceras* décrits dans le Lias inférieur d'Adnet (PIA, 1914) et de Hongrie (PRINZ, 1906), on ne connaît aucune forme intermédiaire, aucun type montrant une tendance à la complication de la cloison ou vers une forme triangulaire de la section.

Par contre, il serait tentant de rapprocher *Ps. kochi* de « *Nautilus* » *fastigatus* SCHAFHAULT (1863, p. 400, pl. LXV e^2, fig. a, b) des Kössener Schichten (Rhétien) de Partenkirchen (Bavière), qui présente également une section triangulaire élevée et une ligne de suture à lobe latéral très développé. Les différences observées (région ventrale aplatie, lobe ventral bien marqué) ne sont pas négligeables, mais n'interdisent pas des rapports phylétiques que pourrait suggérer l'âge rhétien de l'espèce bavaroise. Celle-ci semble cependant devoir être laissée dans le genre triasique *Proclydonautilus* (famille des Clydonautilidés).

D'autre part, les ressemblances incontestables qui existent entre *Ps. kochi* et les premiers *Pseudaganides* certains de l'Aalénien, à savoir *Ps. vigilii* (PRINZ, in LŒSCH (2) = « *Nautilus* » cf. *sinuatus* VACEK 1886, pl. I, fig. 1-2) et *Ps. pelle-*

---

(1) Grâce à une mission C.N.R.S. il a été possible à l'un d'entre nous (H.T.) d'examiner les types de cette espèce et du N. fastigatus dans les Collections de Munich, Vienne et Budapest.

(2) Nous conservons, pour la forme du Cap San Vigilio figurée par Vacek, ce nom attribué par LŒSCH (1914, p. 44) à PRINZ, bien que nous n'ayons pu le retrouver nulle part dans les travaux de cet auteur.

rensis (VIALLI 1937, p. 105, pl. I, fig. 1-2) paraissent indiquer une relation directe entre ces formes, malgré l'absence de tout *Pseudaganides* dans le Lias moyen et supérieur. Seule la découverte de matériaux nouveaux dans le Lias permettra d'élucider le problème de l'origine de ce genre. Il convient en outre de rappeler que SPATH avait créé (1927, p. 22-26), pour *Nautilus kochi*, un genre spécial, *Hercoglossoceras*.

Les rapports entre *Pseudaganides* et *Hercoglossa* ne seront définitivement éclaircis, quant à eux, que par l'étude des premiers *Hercoglossa*, à l'Aptien. Dans l'état actuel de nos connaissance, il existe une lacune complète des Nautiloidés à cloisons sinueuses dans tout le Crétacé inférieur, ce qui rend très vraisemblable l'hypothèse selon laquelle les *Hercoglossa* dériveraient du genre *Cimomia* et non des derniers *Pseudaganides* tithoniques.

P SEUDAGANIDES AGANITICUS
(SCHLOTHEIM, *emend* K. VON LŒSCH)
(Pl. I, fig. 1-2, pl. III, fig. 2, pl. III, fig. 1-5)

	1820	*Nautulis aganiticus*,	SCHLOTHEIM,	Petrefaktenkunde, p. 63.
	1832	»	»	» Syst. Verz. p. 27.,
v	1914	»	»	» (Pars.), K. von LOESCH, p. 38 (94), pl. XV (VI), fig. 1 a, b ; 2.
?	1951	»	(*Pseudaganides*) *aganiticus*	Schlotheim, JEANNET, Hernzach, p. 19, pl. I, fig. 4, pl. II, fig. 4-5, t. f. 42-44.
v non	1849	*Nautilus aganiticus*	Schlotheim, QUENSTEDT,	Cephalopoden, p. 58, pl. 2, fig. 6 a, b = *Pseud. pseudoaganiticus* v. LOESCH, 1914, p. 94, 38.
v non	1858	*Nautilus aganiticus*	Schlotheim, QUENSTEDT,	Jura, p. 547, pl. 72, fig. 10.
v non	1867	»	»	Schlotheim, QUENSTEDT, Petrefaktenk., 2e Edit. p. 416, pl. 36, fig. 16.
v non	1870	»	»	Schlotheim, ROEMER, p. 252, pl. XXXIV, fig. 6 - *Pseud. roemeri* v. LOESCH, 1914, p. 23.
v non	1890	»	»	Schlotheim, FOORD et CRICK, p. 393, fig. 1 = *Pseud. schlotheimi* v. LOESCH, 1914, p. 100.

Diagnose : Espèce d'assez petite taille (Diamètre maximum voisin de 90 mm), à ombilic assez étroit, à section élevée (E/H = 0,90 env.), à flancs plats convergents vers la région ventrale étroite, convexe sur le phragmocône, aplatie ou rarement concave sur la loge d'habitation, et souvent

limitée sur cette dernière par deux carènes distinctes. Ligne de suture avec un lobe central peu profond, arrondi au sommet, un lobe latéral très large et profond, dissymétrique, la branche externe beaucoup plus longue que l'interne ; selle latérale étroite et courte. Siphon placé vers le quart supérieur. Test finement réticulé chez le jeune, lisse chez l'adulte.

Historique : L'espèce a été créée dès 1820 par SCHLOTHEIM, mais cet auteur, qui n'en donne qu'une description sommaire et parfois inexacte, ne la figure pas. Le nom de *Nautilus aganiticus* a par suite été utilisé longtemps de façon très variable et généralement très large. C'est ainsi que QUENSTEDT, auteur d'une première figuration limitée à un schéma de la cloison, range manifestement sous ce vocable tous les *Pseudaganides* jurassiques.

Par la suite, FOORD et CRICK (1890) figurent sous le nom de *N. aganiticus* une espèce à section épaisse et siphon subventral, qui semble très différente du type de SCHLOTHEIM. Celui-ci a été retrouvé dans la collection Schlotheim, à l'Université de Berlin, et figuré pour la première fois par K. VON LŒSCH (1914, pl. 38 (94), pl. XV (VI), fig. 1 a, b, 2). Cette figuration et la description détaillée qui l'accompagne fixent définitivement l'interprétation de l'espèce.

Holotype (pl. 1, fig. 1 a b) : L'exemplaire de SCHLOTHEIM retrouvé et figuré par LŒSCH est un moule interne assez bien conservé, muni d'une partie de sa loge d'habitation. Il provient de l'Oolite ferrugineuse de Villecomte (21, Côte-d'Or), jadis exploitée comme minerai de fer et encore visible en cette localité (TINTANT, 1957). En ce point comme dans toute la région dijonnaise, l'Ooolite exfordienne représente une formatien de remaniement, très fossilifère, dont la faune correspond aux zones à Cordatum et à Plicatilis (TINTANT, 1963 b).

Les dimensions de l'holotype, mesurées sur un moulage communiqué par K. VON LŒSCH à L. COLLOT, sont les suivantes :

D	H	h	E	e	O	o	E/H	M	m
75 mm	45	60	38,5	51	7	9	0,85	24	32

Cet holotype a fort bien été décrit par LŒSCH. Rappelons simplement ses caractéristiques essentielles :

— Ombilic étroit, mais non fermé, à rebord arrondi.

— Section rectangulaire élevée, flancs plats légèrement bombés sur la loge d'habitation, convergents vers la région externe. La plus grande épaisseur de la section est située peu au-dessus du rebord ombilical.

— Région ventrale étroite, convexe et mal délimitée sur le phragmocône, de plus en plus plate et délimitée par deux carènes nettes sur la loge d'habitation.

— Ligne de suture caractérisée par un lobe ventral peu profond, mais très net, arrondi au sommet, et par un lobe latéral très large, occupant la plus grande partie du flanc, suivi d'une selle latérale étroite mais assez haute. LŒSCH donne comme caractère essentiel de l'espèce la dissymétrie du lobe latéral. dont la branche externe est beaucoup plus haute que l'interne, et la forte prédominance du lobe latéral sur la selle latérale. Dans l'holotype, en effet, à la fin du phragmocône, pour une hauteur du tour de 42 mm, le lobe latéral mesure 27 mm de large et 12,5 mm de haut ; son sommet est à 18 mm de la suture ombilicale, tandis que celui de la selle latérale n'est qu'à 6 mm de celle-ci.

L'holotype montre une partie de la loge d'habitation, longue d'un quart de tour environ. Les deux dernières cloisons sont nettement rapprochées ; l'exemplaire devait donc être adulte.

ETUDE STATISTIQUE DE LA VARIABILITÉ

Cette étude est basée sur un échantillon de 60 individus provenant essentiellement de l'Ooolite ferrugineuse de la Côte-d'Or (Talant, Hauteville, La Pérouse à Plombières, Marsannay-le-Bois, Villecomte). Ces gisements très proches les uns des autres et de faciès absolument identique, sont tous de même âge. Il leur a été adjoint quelques exemplaires venant de l'Oolite ferrugineuse de l'Yonne (Gigny, Forêt d'Hervau) dont l'âge paraît identique (SALOMON et TINTANT, 1964) et deux exemplaires du Châtillonnais. Ces divers individus ne présentent aucune différence significative avec leurs congénères dijonnais. Les paramètres mesurés et étudiés statistiquement sont :

D : Diamètre de la coquille
P : Diamètre terminal du phragmocône
H : Hauteur du tour, mesurée de la suture ombilicale à la région ventrale, dans le plan perpendiculaire à l'axe d'enroulement de la spire.
H' : Hauteur du tour dans le plan médian, de la région ventrale d'un tour à celle du tour suivant.
E : Epaisseur du tour
O : Diamètre de l'ombilic, d'une suture ombilicale à la suture opposée.
M : Largeur du méplat ventral.

Tous ces paramètres sont exprimés en millimètres. Ces mêmes paramètres exprimés en fonction du diamètre sont désignés par la lettre minuscule correspondante. Ainsi h désigne le rapport 100 H/D.

Lorsque cela été possible, plusieurs séries de mesures ont été effectuées sur le même individu à des diamètres différents. Nous avons pu disposer ainsi d'un échantillon de 95 séries de valeurs. (3)

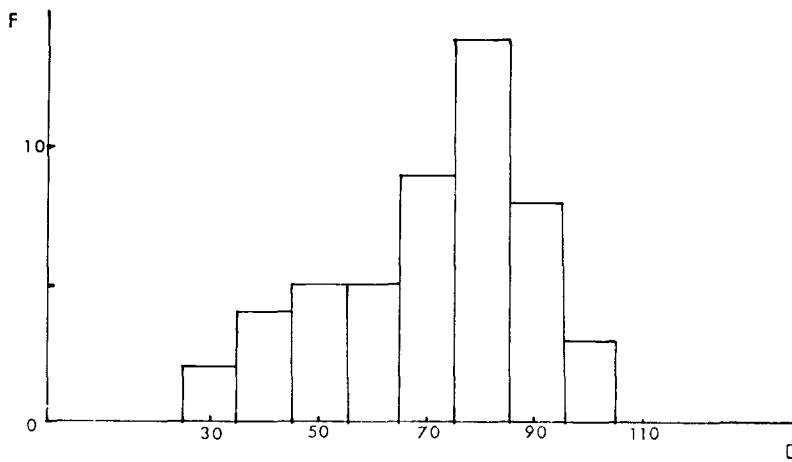


Fig. 1. — *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — Histogramme de fréquence des diamètres maximaux.

(3) Par mesure d'économie et pour rendre ce travail plus lisible, les tableaux de mesures et les feuilles de calcul ne sont pas publiés ici. Ils pourront cependant être communiqués, sous forme ronéotypée, aux spécialistes qui en formuleront la demande aux auteurs.

Diamètre de la coquille

La plus grande valeur observée est de 103 mm. Elle reste exceptionnelle et il semble que la taille maximale de l'adulte était généralement voisine de 85 à 95 mm. Le mode de la distribution des diamètres de l'échantillon se place vers 80 mm ; l'histogramme (fig. 1), fortement dissymétrique, ne montre aucune trace de bimodalité, et donc aucun dimorphisme dans la taille des individus. L'asymétrie négative élevée et nettement significative semble indiquer un tri important, s'exerçant en faveur des coquilles de grande taille. En fait, la plupart des individus sont des adultes, munis d'une partie de la loge d'habitation. Les formes de petite taille ne semblent pas être des jeunes, mais des tours internes d'adultes brisés et dépouillés de leur loge d'habitation et de la partie distale du phragmocône. Le diamètre P de ce dernier est assez constant ; il a pu être mesuré sur 30 individus adultes et montre une taille moyenne de 71 mm, avec un écart-type de 4,50 mm, ce qui correspond à un coefficient de variabilité de 6,2 %, tout à fait comparable à celui obtenu pour les autres caractères de la coquille. Ce diamètre du phragmocône correspond, en y ajoutant une loge d'habitation longue d'un demi-tour, à une taille maximale de la coquille adulte de 92 mm environ.

Trois individus seulement montrent une loge d'habitation faisant suite à un phragmocône non adulte. La taille de ces phragmocônes est inférieure à 60 mm. Tous les autres exemplaires de diamètre plus faible, sont des phragmocônes incomplets, brisés à des stades plus ou moins précoces. Tous ces faits joints à l'absence totale de tout péristome intact, parlent en faveur d'un transport modéré des coquilles.

Hauteur du tour

La hauteur relative du tour, exprimée en fonction du diamètre correspondant de la coquille ($h = 100\ H/D$) présente une valeur moyenne de 58,30 avec un écart-type de 3,82, ce qui donne un coefficient de variabilité de 6,5 %. La distribution, malgré quelques irrégularités, s'ajuste parfaitement à une distribution normale, la valeur de l'ajustement indiquant une probabilité supérieure à 80 % (fig. 3-a).

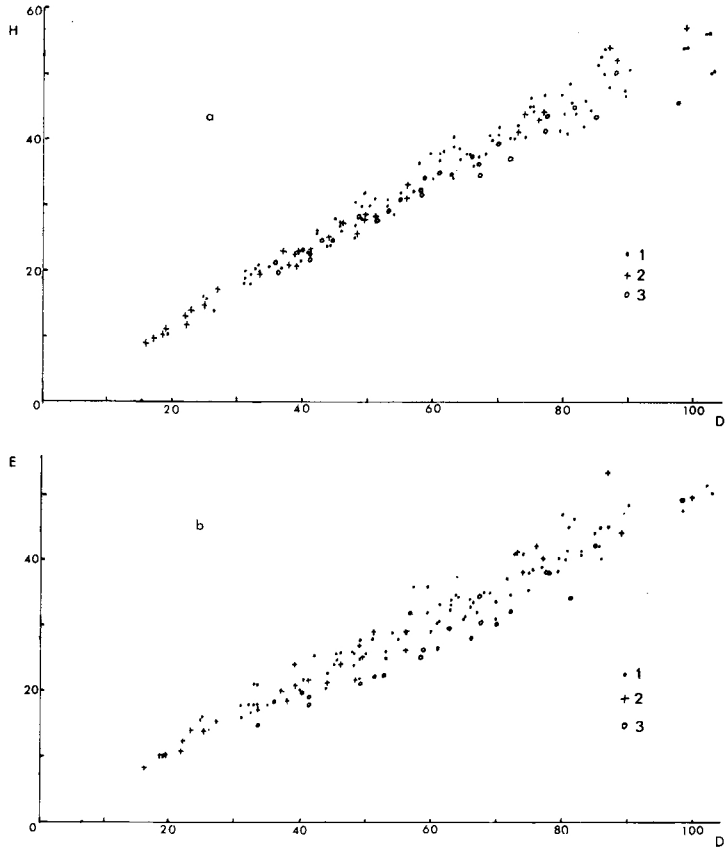


Fig. 2 a et 2 b. — Variation de la hauteur du tour (H) et de l'épaisseur du tour (E) de la coquille en fonction du diamètre (D).

1. *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — 2. *Ps. aganiticus* Schlotheim (Callovien supérieur). — 3. *Ps. subbiangulatus* d'Orb. subsp. *dimidiatus* nov. (Callovien moyen).

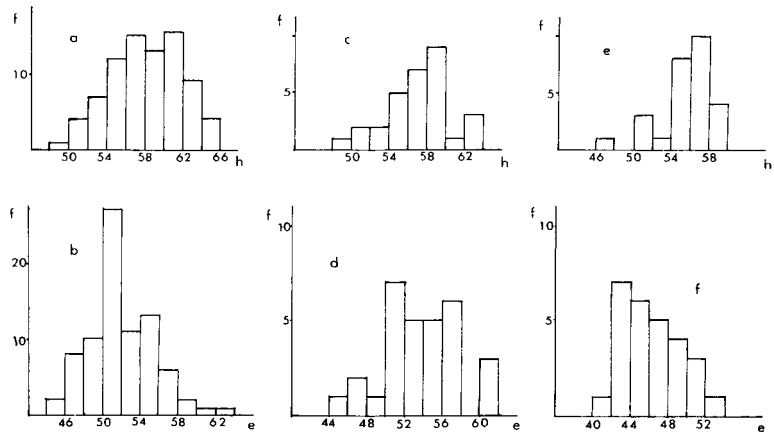


Fig. 3. — Histogrammes de fréquence des rapports h (100 H/D) et e (100 E/D). — a-b : *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — c-d : *Ps. aganiticus* Schlotheim (Callovien supérieur). — e-f : *Ps. subbiangulatus* d'Orb. subsp. *dimidiatus* nov.. (Callovien moyen).

L'étude de la variation de la hauteur absolue du tour H en fonction du diamètre D (fig. 2-a) donne une variation parfaitement linéaire, correspondant à l'équation

$$H = 0{,}557\ D + 1{,}16$$

qui implique une faible disharmonie minorante ; la hauteur relative théorique du tour passe de 61 % au diamètre de 20 mm à 57 % au diamètre de 120 mm. La dispersion des valeurs autour de l'axe principal réduit est faible, comme le montrent la valeur très élevée du coefficient de corrélation (r = 0,98) et le faible coefficient de dispersion relatif (D = 6,6 %).

Aucune modification sensible du taux de croissance ne se manifeste au cours du développement de la population, si ce n'est peut-être un léger accroissement de la variabilité dans les formes âgées.

Paramètres / Caractères	N	M	s_M	S	s_S	V	X^2	P%
h	97	58,30	0,36	3,62	0,274	6,55	6,31	80
e	97	51,60	0,76	7,69	0,552	8,40	5,93	85
o	30	8,60	0,19	1,93	0,134	22,50	-	-
100 E/H	97	91,20	0,82	8,24	0,572	9,04	6,47	70
P	26	70,60	0,90	4,50	0,671	6,30	-	-

Tableau 1. — *Paramètres de distributions de fréquence des principaux caractères de l'échantillon de Pseudaganides aganiticus* (Schlot.)

N : effectif ; M : moyenne ; S : écart-type ; Sm : erreur-type sur la moyenne ; Ss : erreur-type sur l'écart-type ; V : coefficient de variabilité ; X^2 : valeur du test de Pearson ; P% : probabilité de l'ajustement.

Epaisseur du tour

L'épaisseur relative du tour (e = 100 E/D) se distribue autour d'une valeur moyenne de 51,60 avec un coefficient de variabilité assez élevé (8,4 %) (fig. 3-b). La distribution du paramètre ne diffère pas significativement d'une distribution normale. La forte variabilité est certainement due à la disharmonie minorante qu'indique le calcul de l'équation de croissance (fig. 2-b)

$$E = 0{,}495\ D + 1{,}38$$

La valeur théorique de l'épaisseur relative passe de 0,56 pour un diamètre de 20 mm à 0,50 seulement pour un diamètre de

120 mm. Ici encore la dispersion des valeurs est très faible ; le coefficient de corrélation (r = 0,98) est identique à celui obtenu pour la hauteur, et le coefficient de dispersion relatif tout à fait comparable (D = 6,8 %).

Il n'existe aucune trace d'un dimorphisme affectant ce caractère, contrairement à ce que CRICK (1898) avait cru observer chez certains Nautiles jurassiques.

Forme de la section (fig. 4)

Celle-ci est généralement élevée et comprimée. La valeur du rapport 100 E/H est assez constante, avec une moyenne de 91,2 et un coefficient de variabilité de 9 % environ. Par suite des valeurs très comparables des paramètres des équa-

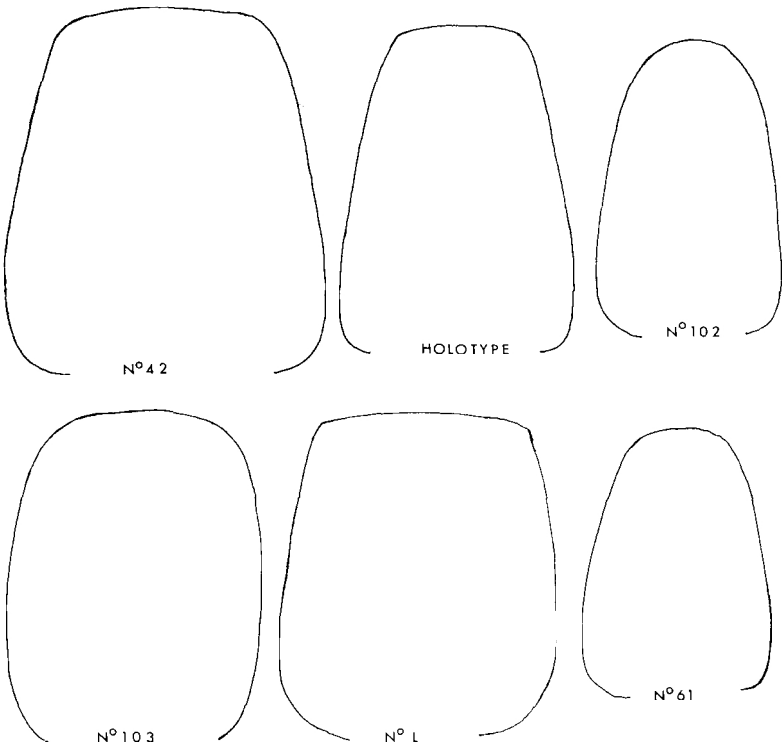


Fig. 4. — Forme de la section (× 1) : — n° 42 et holotype : *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — N° 102-103 : *Ps aganiticus* Schlotheim (Callovien supérieur). — N° L et 61 : *Ps.. subbiangulatus* d'Orb. subsp. *dimidiatus* nov. (Callovien moyen).

tions de croissance, ce rapport est peu influencé par la croissance. Ce n'est que dans le premier tour qu'il présente des valeurs relativement grandes, supérieures à l'unité. A partir du diamètre de 20 mm, il tend à se rapprocher de 0,90. On note cependant chez les grands individus adultes, vers la fin de la loge d'habitation, une tendance à l'accroissement du rapport E/H, lié à la modification de la forme des flancs.

L'étude statistique des variations de E en fonction de H montre une liaison linéaire avec un coefficient de corrélation très élevé (r = 0,970). Mais cette corrélation apparente résulte uniquement du fait que H et E sont tous deux fonction du diamètre D, c'est-à-dire de la taille de la coquille.

Paramètres	Caractères	D-H	D-E	H-E	D-O	D-M	$H-L_1$	$H-P_1$
1	N	97	97	97	26	38	38	38
	r	0,983	0,982	0,970	0,731	0,921	0,981	0,896
	a	1,156	1,383	0,356	-0,84	-15,32	-0,03	-0,08
	b	0,557	0,495	0,889	0,0978	0,517	0,804	0,341
	s_b	0,0104	0,00943	0,0219	0,0136	0,0326	0,044	0,072
	S_D	4,48	4,47	3,88	13,35	4,96	2,89	3,91
	D_a	6,83	7,79	8,56	20,25	6,34	4,22	6,00
2	a_{yx}	1,707	1,896	-3,917	1,04	-12,26		
	b_{yx}	0,547	0,467	0,862	0,0713	0,476		
	s_{byx}	0,0105	0,00953	0,0222	0,0140	0,0336		
	S_y	2,181	1,995	2,585	1,29	2,29		
3	a_{yx}	-1,057	-1,703	6,624	22,7	23,95		
	b_{yx}	1,789	1,995	1,091	7,49	1,761		
	s_{bxy}	0,0337	0,0389	0,0261	0,0147	0,126		
	S_x	3,035	4,031	2,908	13,22	4,44		

Tableau 2. — Paramètres des équations de croissance de l'échantillon type de Pseudaganides aganiticus (Schlot.)

N : nombre d'individus ; r : coefficient de corrélation.

1) axe principal réduit ; a : intercept. — b : coefficient de pente. — S b : erreur-type sur le coefficient de pente. — S D : coefficient de dispersion absolue. — D a : coefficient de dispersion relative.

2) équation de régression de Y en x ; a yx : intercept. — b yx : coefficient de pente. — S byx : erreur-type sur le coeftcient de pente. — S y : écart-type sur Y.

3) équation de régression de x en y : a xy : intercept. — b xy : coefficient de pente. — S bxy : erreur-type sur le coefficient de pente. — S x : écart-ype sur X.

En effet, le calcul du coefficient de corrélation partielle, excluant l'action de D, indique une valeur très faible, certainement non significative (r EH-D = 0,126). En d'autres termes, à diamètre égal, la hauteur du tour et son épaisseur varient de façon totalement indépendante.

La plus grande épaisseur de la section se trouve, dans le phragmocône, immédiatement au-dessus du rebord ombilical. Les flancs, légèrement convexes dans les premiers tours, jusqu'à un diamètre de 40 mm environ, deviennent ensuite très plats et convergent doucement vers la région ventrale. Vers l'extrémité de la loge d'habitation, longue d'au moins un demi-tour, les flancs redeviennent nettement bombés tandis que la section s'épaissit nettement.

Diamètre de l'ombilic

En raison de sa faible valeur, ce caractère n'a pu être mesuré que sur une trentaine d'individus, d'une façon qui s'avère peu précise. Sa valeur relative moyenne est de 8,6 % du diamètre, avec un coefficient de variabilité très élevé, dépassant 22 %. L'étude de la croissance de l'ombilic en fonction du diamètre montre une variation linéaire presque harmonique, mais la valeur relativement faible du coefficient de corrélation (r = 0,731) et la grande dispersion relative (plus de 20 %) confirment la forte variabilité de ce caractère, profondément influencé en outre par le mode de fossilisation.

Sur les exemplaires munis de leur test, l'ombilic est notablement plus étroit que sur les moules internes. Sa paroi est verticale, assez élevée et même légèrement surplombante dans le dernier tour. Le rebord ombilical est arrondi, sans trace de carène même chez les formes ayant conservé leur test ; il passe aux flancs par une courbure régulière mais rapide.

Ces observations montrent que les dimensions de l'ombilic, lorsque celui-ci est étroit, ne peuvent guère être utilisées en Systématique.

Région ventrale (fig. 4)

Chez le jeune, jusqu'à un diamètre de 50 mm environ, la région externe est arrondie et passe aux flancs convexes

par une courbure continue sans trace de carènes. Plus tard, on voit le ventre s'aplatir progressivement tout en restant convexe. Cependant, sur la loge d'habitation de certains individus, la partie médiane du méplat ventral se déprime légèrement jusqu'à devenir faiblement concave. Simultanément apparaissent deux carènes latéro-ventrales plus ou moins distinctes, parfois tranchantes. Ces carènes naissent avant la fin du phragmacône et présentent leur plus grand développement sur la première moitié de la loge d'habitation ; au voisinage de l'ouverture, elles tendent à s'atténuer. Leur netteté est très variable suivant les individus et ne paraît dépendre ni du type de fossilisation, ni d'aucun autre caractère morphologique. Chez certains individus, elles manquent totalement et sont souvent trop indistinctes pour permettre une mesure précise de la largeur du méplat ventral, du moins au-dessous d'un diamètre de 60 mm.

A l'extrémité adorale du phragmocône, ce méplat est assez étroit, 29 % en moyenne du diamètre, avec un écart-type de 2,11 et un coefficient de variabilité de 7,3 %. Il s'élargit sur la loge d'habitation et présente à l'extrémité de celle-ci une largeur de 35 % environ. Cet élargissement correspond simplement à une très forte disharmonie de croissance de ce caractère qui varie linéairement en fonction du diamètre selon une relation $M = 0{,}517\ D - 15{,}3$, avec un coefficient de corrélation de 0.921 et une dispersion relative de 6,3 %.

Cloisons

La presque totalité des individus étant à l'état de moules internes, l'étude des cloisons et de leurs lignes de suture est aisée. Les cloisons sont assez rapprochées. On en compte en moyenne 9 par demi-tour, les valeurs extrêmes observées ne dépassant pas 8 et 10. Ce nombre ne semble pas varier sensiblement avec le diamètre, sauf aux deux extrémités du phragmocône.

Un individu a pu être démonté jusqu'à la loge initiale (pl. III fig. 6) ; il montre que les 5 premières loges sont larges et s'accroissent rapidement jusqu'à un diamètre de 12 mm. Puis la largeur des loges diminue brutalement et la croissance devient beaucoup plus lente. Le premier demi-tour comporte par suite 4 loges seulement alors que le second en

montre déjà 8 (fig. 7). Un dispositif identique s'observe dans le *Nautilus pompilius* actuel, où le stade initial népionique dure 7 loges au lieu de 5 seulement dans la présente espèce (HAMADA, 1966). Le nombre total de cloisons, compté sur 2 exemplaires sectionnés parallèlement au plan d'enroulement, s'élève à 30 et 31 respectivement, formant exactement 2 tours.

Ligne de suture (fig. 6)

Afin d'en décrire commodément les divers éléments, nous utiliserons ici la nomenclature proposée par H. TOBIEN (1965).

a) *Lobe externe EL :* Il est bien marqué chez l'adulte, encore qu'assez peu profond et arrondi au sommet. Ce lobe manque dans les 5 premières cloisons, qui présentent à sa place une selle externe ES. Sa largeur et sa profondeur s'accroissent linéairement en fonction du diamètre. Cependant le taux de croissance en largeur est supérieur au taux de croissance en profondeur, si bien que le rapport P_1/L_1 décroît légèrement avec l'âge. Il passe de 0,18 chez les formes jeunes (H = 10 mm) à 0,15 seulement à l'extrémité du phragmocône (H = 40 mm).

b) *Une première selle latérale S_1* résulte de l'incision de la selle externe primitive par le lobe externe. Elle s'individualise dès la 5e cloison ; centrée sur la carène latéro-ventrale, elle est fortement dissymétrique.

c) *Lobe latéral L.L. :* il est très large, occupant la plus grande partie (80 %) de la hauteur des flancs, et assez profond. D'après K. VON LŒSCH, la forte dissymétrie de ce lobe, dont la branche externe est 2 à 3 fois plus longue que la branche interne, serait un des caractères essentiels de l'espèce. Pour vérifier ce fait, nous avons étudié statistiquement les variations de la largeur L_2 et de la profondeur P_2 de ce lobe en fonction de hauteur correspondante du tour H (fig. 5 a, 6) ainsi que son asymétrie exprimée par le rapport des longueurs des cordes soutenant ses deux branches.

Largeur et profondeur du lobe latéral varient linéairement en fonction de la hauteur du tour (voir les paramètres des équations de croissance au tableau n° 2). Mais par suite des différences des taux de croissance, le rapport P_2/L_2 s'accroît

constamment. On constate en effet que, sur les premières sutures, le lobe latéral est très large et peu profond, puis-

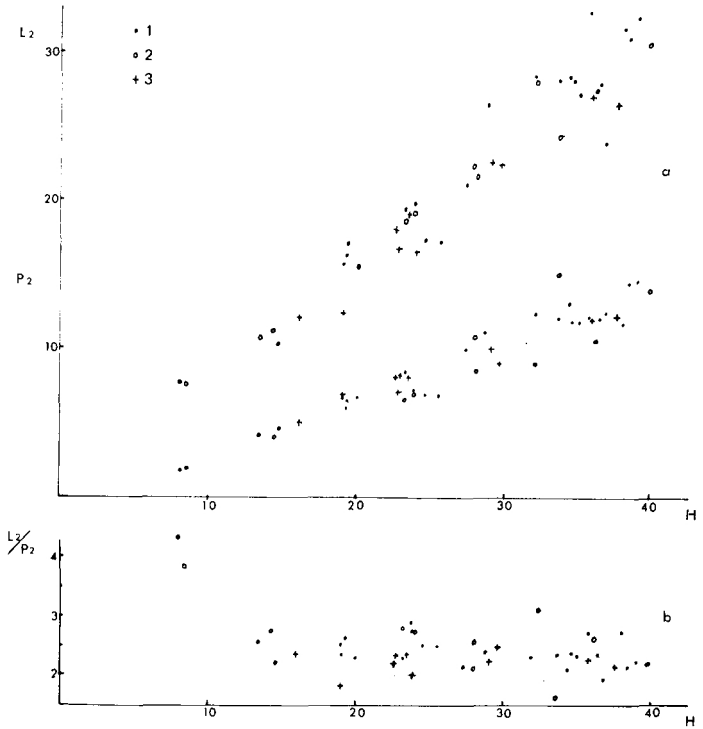


Fig. 5 a et 5 b. — Variation de la largeur (L_2) et de la profondeur (P_2) du lobe latéral en fonction de la hauteur (H) puis du rapport L_2/P_2 en fonction de la hauteur (H).

1. *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — 2. *Ps. aganiticus* Schlotheim (Callovien supérieur). — 3. *Ps. subbiangulatus* d'Orb. subsp. *dimidiatus* nov. (Callovien moyen).

qu'au cours de la croissance il devient de plus en plus sinueux et de plus en plus profond.

La dissymétrie du lobe, par contre, diminue régulièrement au cours de la croissance, et le rapport de la longueur des deux branches passe de 2,64 dans les petites formes (H = 10 mm) à 1,50 seulement vers la fin du phragmocône (H = 40 à 50 mm). Ce caractère est donc beaucoup moins marqué que ne le pensait Lœsch et ne doit être utilisé qu'avec prudence.

d) *Deuxième selle latérale S_2 :* cette selle assez haute et étroite est située dans la partie inférieure du flanc et va habituellement du quart inférieur de celui-ci jusqu'au rebord ombilical. Sa largeur semble s'accroître notablement au cours de la croissance, entraînant une compression corrélative du lobe latéral dont la base se rapproche par suite de la région externe ce qui tend à lui donner une forme plus symétrique. Sa hauteur est toujours nettement plus faible que celle de la première selle latérale. Exprimée en fonction de celle-ci, elle présente une hauteur moyenne (mesurée sur 22 individus) de 64 %, mais ce caractère montre d'importantes variations individuelles, les valeurs extrêmes observées étant de 40 à 90 % de la hauteur de la selle latérale et le coefficient de variabilité atteignant 20 %.

Cette variation ne semble corrélée avec aucun autre caractère ; elle est en particulier indépendante de la croissance de la coquille.

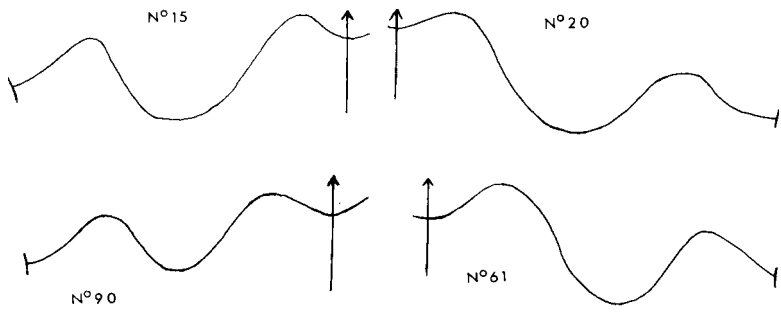


Fig. 6. — Lignes de suture (× 1) : n° 15 et 20 : *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen). — N° 90 : *Ps. aganiticus* Schlotheim (Callovien supérieur). — N° 61 : *Ps. subbiangulatus* Schlotheim subsp. *dimidiatus* nov. (Callovien moyen).

e) *Lobe ombilical l :* nous désignons ainsi un petit lobe peu profond et presque symétrique, situé à cheval sur la suture ombilicale. Il n'apparaît qu'assez tardivement au cours du développement ontogénétique, vers la 12e ou 15e cloison et reste longtemps très peu marqué, puis s'approfondit notablement sur le dernier tour du phragmocône.

f) *Selle interne S_3 :* observable seulement sur les échantillons démontés, elle est très dissymétrique, sa branche externe étant beaucoup plus courte que sa branche interne.

g) *Lobe interne IL* (a) : la ligne de suture interne n'ayant pu être étudiée dans le premier demi-tour, il est impossible d'affirmer sa présence à ce stade. Elle est cependant très probable, car dès le diamètre de 12 mm, ce lobe apparaît bien marqué. Il est assez profond, en forme de V pointu au sommet. Celui-ci est entaillé, dans les tours internes, par un petit *lobe annulaire* qui s'atténue progressivement, mais persiste assez tard, jusqu'à un diamètre de 30 mm au moins (pl. II fig. 2).

Siphon

La plupart des individus ayant conservé une partie de leur loge d'habitation, le siphon n'est visible que dans un petit nombre d'exemplaires brisés, ou sur des sections. Il est placé en position très élevée, proche de la région ventrale, le plus souvent entre les trois quarts et les quatre cinquièmes de la hauteur médiane H'. Dans l'exemplaire 21, par exemple, dont la hauteur médiane du tour (H') est de 27 mm, le siphon est éloigné de 6 mm seulement du bord externe. Quelques variations ont pu être observées. Exceptionnellement, le siphon peut s'abaisser presque jusqu'au tiers supérieur de la hauteur (ex. n° 22, siphon à 6 mm du bord externe pour H' = 19 mm).

Dans les tours internes, par contre, cette position plus basse du siphon semble la règle. On l'observe notamment très bien sur un exemplaire sectionné dans le plan d'enroulement de la spire (pl. III fig. 3). Au diamètre de 20 mm, le siphon est situé à 3,5 mm du ventre, alors que la hauteur de la spire est de 12 mm.

Sur ce même exemplaire, on observe les goulets siphonaux assez longs et fortement recourbés à leur extrémité libre, suivant un dispositif presque cyrtochoanitique. Entre les goulets très étroits, le siphon s'élargit considérablement.

Test et moules internes

Trois exemplaires seulement ont conservé leur test. L'un d'eux est un phragmocône de très petite taille (D = 22 mm) ne comprenant qu'un seul tour. Il montre une ornementation réticulée bien conservée, faite de stries longitudinales fines

et serrées, recoupées par des stries transversales d'accroissement décrivant une faible convexité adorale dans la région ombilicale, puis se recourbant vers l'arrière et dessinant sur la région ventrale un large sinus peu profond et arrondi au sommet. L'intersection de ces deux systèmes de stries perpendiculaires donne naissance à une granulation très caractéristique (pl. III-4-5).

Une ornementation identique est signalée par BUKOWSKI (1887, p. 96) dans un très jeune exemplaire de diamètre encore plus faible que le nôtre (12 mm) du Callovien de Czestochau, rapporté à *Pseudaganides kutchensis* (Waagen). SPATH (1927, p. 34) confirme la présence de cette ornementation au début du tour externe de l'holotype de cette espèce. Mais à ce stade (D = 20 mm), les stries longitudinales n'existent plus que sur la région ventrale, avant de disparaître totalement aux stades ultérieurs. Ce fait confirme la très grande ressemblance, sinon l'identité existant entre l'espèce type de *Pseudaganides* et l'espèce de SCHLOTHEIM.

Deux autres exemplaires, provenant tous deux de l'Oolite ferrugineuse de l'Yonne (Forêt d'Hervau) sont de phragmocônes adultes recouverts d'un test assez mince (1/2 mm environ), s'épaississant un peu sur le rebord ombilical. A ce stade (D = 35 mm) l'ornementation longitudinale a complètement disparu. Seules persistent les stries transversales très peu marquées, minces et aiguës, séparées par des intervalles lisses nettement plus larges. Elles naissent à la suture ombilicale, traversent la paroi ombilicale en direction fortement rétroverse, puis se recourbent vers l'avant pour dessiner dans la moitié inférieure des flancs une nette convexité adorale. A partir du milieu des flancs, elles s'infléchissent vers l'arrière pour former sur la région ventrale un large sinus en V à base arrondie dirigée vers l'arrière. Le sinus hyponomique n'est jamais conservé, pas plus que le reste du bord oral.

La présence d'une ornementation réticulée restreinte aux stades les plus jeunes de la coquille rappelle ce qu'on observe dans le Nautile actuel au même stade (cf. EICHLER et RILSTEDT, 1966). Dans les deux cas, elle semble correspondre à un caractère palingénétique hérité d'un ancêtre entièrement orné.

Tous les autres exemplaires sont des moules internes constituées, au moins dans leurs loges d'habitation, par le calcaire à oolites ferrugineuses qui forme la roche encaissante. Le remplissage des loges internes s'est effectué, au moins pour les dernières d'entre elles, par le siphon, et l'étroitesse de ce dernier a filtré les oolites, si bien que celles-ci, encore nombreuses dans la dernière loge, deviennent très rares dans l'avant-dernière, puis disparaissent totalement dans les loges antérieures dont le remplissage est constitué seulement des éléments fins de la gangue (pl. III-3). Ce remplissage n'occupe d'ailleurs que les 7 ou 8 dernières loges, et la partie interne de la coquille montre soit un remplissage géodique de calcite bien cristallisée là où les loges sont restées intactes, soit un remplissage d'oolites grossières là où des fractures ont permis à la gangue d'entrer directement. Ces observations confirment celles énoncées récemment par SCHINDEWOLF (1967) à propos de la fossilisation des Ammonites.

La plupart des moules internes montrent à leur surface de nombreux épizoaires : huîtres, tubes de serpules... Ceux-ci sont parfois englobés dans le moule lui-même, et dans certains exemplaires passent sous la réplique du test de la loge d'habitation. Il s'agit alors sans aucun doute d'organismes fixés sur la face interne de cette loge d'habitation au cours du transport *post mortem* des coquilles.

Mais plus souvent les épizoaires sont fixés sur le moule lui-même, aussi bien sur la partie cloisonnée que sur la loge d'habitation (pl. I-2 b). Ce fait, très fréquent chez tous les Céphalopodes, révèle une histoire assez complexe. Il montre en effet qu'après un transport plus ou moins long, la coquille tombée sur le fond s'est trouvée remplie par un sédiment qui s'est consolidé pour donner le moule interne. Puis le test a été dissous et une phase d'érosion ultérieure a détruit la roche qui le contenait et remis en liberté sur le fond de la mer le moule interne déjà consolidé. C'est seulement à la faveur de cette exhumation que les épizoaires ont pu s'instaler sur le moule, avant sa mise en place définitive au cours d'une nouvelle phase de sédimentation. On trouve ici la preuve des nombreux remaniements qui président souvent à la constitution des gisements de Céphalopodes.

Développement ontogénétique de la coquille (fig. 7)

L'analyse précédente montre que les divers caractères de la coquille se modifient parfois très sensiblement au cours de la croissance. Ces modifications permettent de distinguer les stades ontogénétiques suivants :

1) *Stade népionique* (le stade embryonnaire est inconnu chez les Nautilidés) : ce stade est ici très court, limité aux cinq premières loges ; il est caractérisé par une croissance très rapide, se traduisant par la grande longueur de ces loges. La section du tour est épaisse, nettement plus large que haute. Le test montre une ornementation forte, réticulée. La ligne de suture est très simple : le lobe externe n'est pas encore individualisé, ni le lobe ombilical, si bien que la

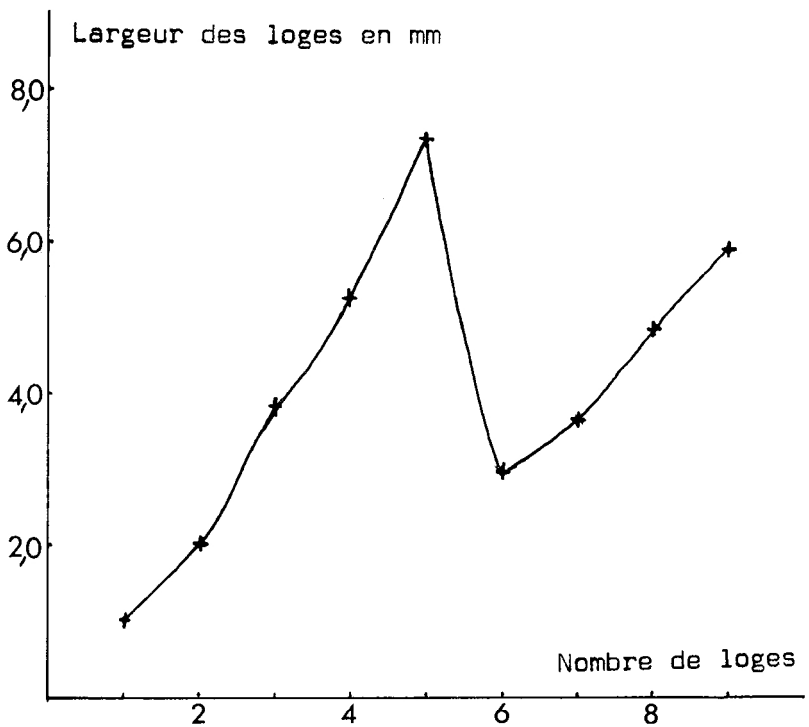


Fig. 7. — Diagramme illustrant la croissance des loges aux stades népionique et néanique chez *Ps. aganiticus* Schlotheim (Oxfordien moyen).

formule suturale est au plus : ES - LL - S - (ILa). Le lobe latéral est large et peu profond. La position du siphon n'a pu être observée.

2) *Stade néanique :* il est séparé du précédent par une brusque modification du taux de croissance des loges, dont la largeur diminue brutalement, puis ne s'accroît ensuite que lentement. Il n'y a cependant pas trace ici de la constriction observée dans *Nautilus pompilius* et diverses autres espèces à ce stade. La section s'élève et devient rapidement plus haute que large. Le lobe externe apparaît dès la sixième suture, le lobe ombilical vers la douzième. Le lobe annulaire est bien développé. Le siphon occupe une position un peu plus basse que dans l'adulte, peu au dessus du tiers supérieur de la hauteur du tour. L'ornementation s'atténue progressivement mais reste réticulée, au moins sur la région ventrale.

Ce stade passe de façon très progressive au suivant, si bien qu'il est malaisé d'en définir la limite. Il paraît comprendre environ douze à quinze loges, soit un peu moins d'un tour.

3) *Stade éphébique :* il comprend toute la fin du phragmocône, soit dix à douze loges. Celles-ci sont larges ; la ligne de suture a pris son caractère définitif ; le lobe annulaire a disparu, le siphon est monté au dessus du quart supérieur de la hauteur ; enfin l'ornementation s'est atténuée et se réduit aux stries d'accroissement transversales. La section est élevée, la région ventrale arrondie et les carènes sont généralement peu distinctes.

4) *Stade gérontique* (ou mieux *stade adulte*) : il est caractérisé par le resserrement des trois dernières cloisons précédant la loge d'habitation. La diminution de longueur des loges est surtout marquée pour la dernière, mais s'amorce dès l'antépénultième et s'accentue pour l'avant-dernière.

La section est marquée par l'apparition ou l'accentuation des carènes latérales, dont le développement est très variable suivant les individus Sur la loge d'habitation, la section s'épaissit, le méplat ventral s'élargit et s'aplatit au point de devenir légèrement concave en son centre chez certains individus.

La succession de ces stades est identique à celle observée dans le Nautile actuel (cf. HAMADA, 1966), mais leur succession est un peu plus rapide, par suite du nombre plus faible des loges du phragmocône (30 contre 38) de la présente espèce.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

La comparaison d'une population étudiée par les méthodes biométriques modernes avec des espèces définies typologiquement à partir d'individus isolés, souvent incomplètement décrits, pose des problèmes difficiles, généralement insolubles avant une révision complète de ces espèces à partir d'échantillons adéquats. Notre but n'étant pas, pour l'instant, une révision complète du genre *Pseudaganides* nous nous limiterons ici à quelques comparaisons précises, portant d'une part sur deux autres échantillons (au sens statistique du terme) de *Pseudaganides* provenant de niveaux stratigraphiques voisins de la population type, d'autre part sur les individus types d'espèces morphologiques proches de *Ps. aganiticus*.

1. *Formes du Callovien supérieur* (pl. II-2 a b) : un premier échantillon est constitué par 16 individus (soit 30 mesures) de *Pseudaganides* provenant du mince banc de calcaire bleu à filaments qui représente, dans les environs de Dijon, une partie probablement très limitée de la zone à Lamberti.

Ces individus sont extrêmement proches, par leur morphologie, des formes de l'Oolite ferrugineuse oxfordienne décrites ci-dessus. La seule différence notable est la taille moyenne beaucoup plus faible des individus, dont le diamètre moyen n'est que de 51 mm, contre près de 80 pour les formes oxfordiennes. Mais cette différence paraît liée au mode de conservation. En effet, la plupart des individus de ce niveau correspondent à des phragmocônes incomplets, et les trois exemplaires adultes montrent des phragmocônes dont le diamètre est voisin de 70 mm, comme dans la forme type. La petite taille des exemplaires de la zone à Lamberti proviendrait donc d'une usure considérable des coquilles, privées de leur loge d'habitation et d'une partie de leur phragmocône, sans doute par suite d'un transport important.

Une étude statistique de la variabilité des dimensions de

la coquille (D, H et E notamment) a été entreprise (fig. 1 a-b, fig. 2 c-d). Ses résultats sont consignés dans le tableau n° 3.

Paramètres	Caractères	A			B		
		D-H	D-E	E-H	D-H	D-E	E-H
	N	30	30	30	27	27	27
	r	0,996	0,985	0,968	0,974 &	0,974	0,927
1	a	-0,768	-0,193	0,501	-0,01	-2,63	-5,36
	b	0,591	0,535	0,905	0,349	0,507	1,006
	s_b	0,00933	0,01685	0,0256	0,0239	0,0221	0,0726
	S_D	2,36	4,61	2,91	4,33	4,31	-4,63
	D_a	4,42	8,78	8,02	6,25	6,50	10,04
2	a_{yx}	-0,665	0,175	0,793	+0,84	1,84	-8,93
	b_{yx}	0,589	0,527	0,894	0,535	0,494	0,933
	s_{byx}	0,00966	0,0174	0,0265	0,0239	0,0281	0,0726
	S_y	1,244	2,242	2,014	1,93	1,94	3,23
3	a_{xy}	1 466	1,052	-0,225	-5,33	-6,65	+7,35
	b_{xy}	1,685	1,842	1,092	1,98	1,920	0,922
	s_{bxy}	0,0276	0,0620	0,0324	0,0864	0,0864	0,0718
	S_x	2,104	4,194	2,227	3,83	3,83	3,21

Tableau 3. — Paramètres des équations de croissance de l'échantillon Callovien supérieur de Pseudaganides aganiticus (A) et de l'échantillon Callovien moyen de Pseudaganides subbiangulatus (B). Mêmes notations que sur le tableau 2, p. 124.

Puis une comparaison des paramètres des équations de croissance avec celle de la forme type de l'Oxfordien a été effectuée. Pour tester les différences éventuelles entre les deux populations, nous avons préféré à la méthode classique des tests Z et Z' (Imbrie, 1956, Tintant, 1963), la procédure plus générale basée sur l'analyse de covariance exposée par Snedecor et Cochran (1969, p. 432), qui offre l'avantage de tester non seulement les différences sur les pentes et les positions des droites, mais aussi les différences de dispersion entre les populations. Les résultats de ces tests sont consignés dans le tableau n° 4.

entre les deux populations étudiées, du moins pour les caractères relatifs aux dimensions de la coquille.

L'étude des caractères de la ligne de suture, bien qu'elle n'ait pas été traitée de façon aussi précise, ne révèle non plus aucune différence notable.

Nous pouvons donc conclure sans hésitation à l'identité spécifique des *Pseudaganides* du Callovien supérieur et de l'Oxfordien moyen de Bourgogne, qui doivent tous être rapportés à l'espèce *Ps. aganaticus* (Schlot.).

2. *Formes du Callovien moyen :* un second échantillon a été constitué à partir de 9 exemplaires provenant du Callovien moyen du Poitou, auxquels nous avons adjoint 7 individus du même niveau, en tous points identiques provenant des Chaînes celtibériques (Espagne). Une comparaison statistique nous a montré l'absence de toute différence significative entre ces deux lots, qui ont ainsi pu être réunis de façon à constituer un échantillon suffisant pour permettre un traitement statistique comparable à celui des échantillons précédents.

Ces formes du Callovien moyen montrent au premier coup d'œil, malgré une similitude indiscutable avec les formes précédentes, un certain nombre de différences très constantes :

— la section est plus élevée et plus comprimée (fig. 3),

— la région ventrale, plus étroite et toujours limitée dès la fin du phragmocône par deux carènes distinctes, s'aplatit très rapidement et devient souvent concave à la fin de la loge d'habitation,

— la ligne de suture est caractérisée par un lobe latéral plus étroit et plus symétrique, suivi par une selle latérale large et aussi haute que la selle externe (fig. 10).

Pour tester ces différences, nous avons effectué une étude statistique portant sur le diamètre, l'épaisseur et la hauteur du tour. Les paramètres des équations de croissances calculées sont consignées dans le tableau n° 3. Les résultats des comparaisons effectuées, par la méthode de l'analyse de covariance ,avec les deux échantillons Callovien supérieur et

Oxfordien de *Ps. aganiticus* sont donnés dans le tableau suivant :

Comparaison des échantillons Callovien moyen et Oxfordien moyen

Caractères	Dispersion		Pente		Position	
D-H	F = 1,21	N.S.	3,38	N.S.	441,2	H.S.
D-E	F = 1,03	N.S.	0,1	N.S.	57,2	H.S.
H-E	F = 1,62	N.S.	1,12	N.S.	191,0	H.S.

Comparaison des échantillons Callovien moyen et Callovien supérieur

Caractères	Dispersion		Pente		Position	
D-H	F = 2,64	N.S.	18,27	H.S.	16,26	H.S.
D-E	F = 1,20	N.S.	1,28	N.S.	41,75	H.S.
H-E	F = 4,07	H.S.	98	H.S.	11,77	H.S.

Ce tableau montre clairement qu'entre l'échantillon type de l'Oxfordien moyen et celui du Callovien moyen, il n'existe pas de différences significatives quant aux dispersions et aux pentes des équations de croissance. Par contre, les positions des droites montrent toujours des différentes très importantes et hautement significatives.

Entre les deux échantillons calloviens, les différences sont encore plus manifestes, car elles portent non seulement sur les positions, mais aussi sur les pentes (à l'exception de E) et parfois sur les dispersions.

Ces différences sont soulignées par le calcul des distances généralisées entre les divers échantillons.

Pour les deux formes calloviennes, on obtient : $D^2 = 3,322$, et entre les échantillons Callovien moyen et Oxfordien moyen, $D^2 = 4,397$.

Dans le premier cas, le test F donne une valeur de 17,12 et pour le second une valeur de 20,2. Ces deux chiffres sont très hautement significatifs.

Joints aux différences constantes dans la forme de la ligne de suture, et notamment dans la forme de la selle latérale, ainsi qu'à l'aspect très différent de la région ventrale, ces chiffres confirment que les formes du Callovien moyen ne

peuvent en aucun cas être attribuées à l'espèce *Ps. aganiticus*. Elles se rapprochent par contre beaucoup de l'espèce *Ps. subbiangulatus* (d'Orb.) qui sera décrite ci-dessous.

3. *Comparaison avec quelques types morphologiques individuels* (fig. 8) : Dans la conception actuelle de l'espèce, le rôle du type n'est plus que nomenclatural ; il fixe le nom spécifique sur la population à laquelle il appartient. C'est l'ensemble des formes attribuées à l'espèce (hypodigme, Simpson, 1940), ou mieux la population à laquelle appartient le type (topodème typique, Tintant, 1963) qui définit les caractéristiques de l'espèce. Il convient donc de vérifier que l'individu pris comme type appartient bien à la population étudiée précédemment. L'holotype de Schlotheim, retrouvé et décrit par Lœsch (1914) et refiguré ici, occupe dans la population type, d'après son profil statistique, une position très centrale, notamment pour E et M, ne s'écartant du type moyen que par une hauteur du tour un peu plus élevée et par son méplat ventral à carènes marginales très développées sur la

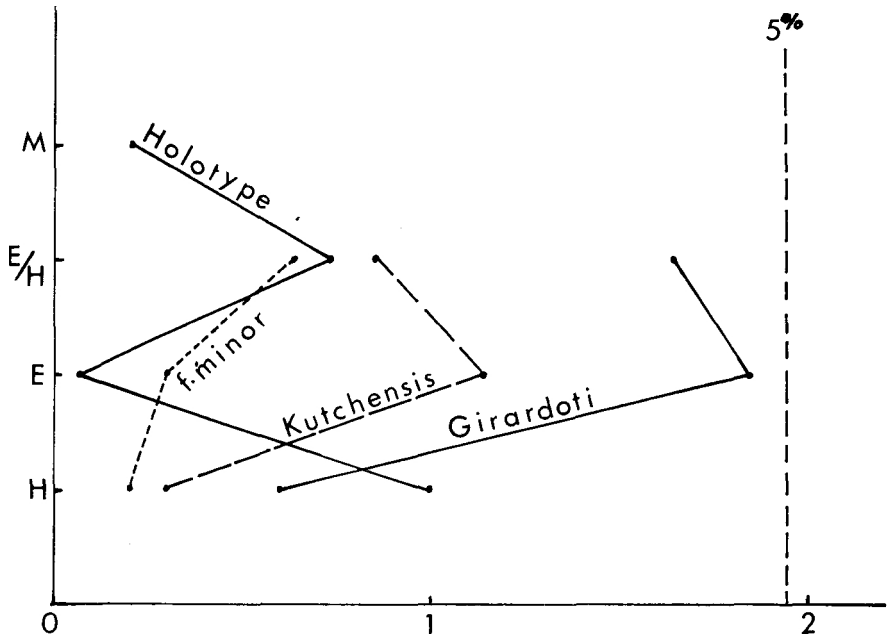


Fig. 8. — Comparaison de différents Pseudaganidés avec la population bourguignonne de l'Oxfordien moyen.

loge d'habitation. Il est donc assez représentatif de l'espèce. Il n'en va pas de même, par contre, pour certains spécimens décrits sous son nom, qui fut longtemps utilisé de façon très large.

En fixant le type de l'espèce, K. von Lœsch en élimine un certain nombre de formes qu'il prend comme types d'espèces nouvelles. Parmi celles-ci une au moins est très différente : *Pseudaganides schlotheimi* Lœsch (1914, p. 100 = *Nautilus aganiticus* Foord et Crick (non Schloth.), 1890, p. 393, fig. 1 a-b). Cette espèce, dont l'un d'entre nous (H.T.) a pu revoir le type au British Museum, se distingue aisément de *Ps. aganiticus* par la forme épaisse de sa section, par ses lignes de suture beaucoup moins sinueuses et presque dépourvues de lobe externe, à lobe latéral large et peu profond, et surtout par la position très basse du siphon, correctement représenté sur la figure en question malgré les doutes émis par Lœsch. Ces divers caractères confèrent à cette espèce une position particulière, et jusqu'à ce jour très isolée, dans le genre *Pseudaganides*. Il est possible que cette forme corresponde, comme le pensait Lœsch, au second exemplaire signalé par Schlotheim. Il est par contre très peu probable, d'après sa gangue, qu'il provienne de Villecomte, où rien de semblable n'a d'ailleurs été retrouvé.

Moins justifiée est la création d'une espèce nouvelle (*Ps. pseudaganiticus* Lœsch, 1914, p. 38) pour les formes de *Pseudaganides* figurées très schématiquement par Quenstedt. (1845 *et al.*). Le paléontologiste bavarois annonçait une description détaillée de cette espèce dans la seconde partie, interrompue par sa mort, de sa révision des Nautilidés jurassiques. Ce nom doit donc rester *nomen nudum*, en attendant une éventuelle révision du matériel de Quenstedt.

Les formes de l'Oxfordien supérieur (zone à Hypselum) figurées comme *Nautilus aganiticus* par P. Dorn (1931, p. 84, pl. XXXVI, fig. 2-3) en diffèrent très nettement par la forme de leur section et par leur ligne de suture à lobe latéral symétrique et assez étroit, suivi d'une selle latérale bien développée. Elles paraissent appartenir au groupe de *Pseudaganides ledonicus* (de Loriol).

Par contre, certaines des formes de l'Oxfordien d'Hern-

zach décrites par Jeannet (1951, p. 19, pl. 1, fig. 4, pl. II, fig. 4-5) et attribuées à *Ps. aganiticus,* montrent bien la ligne de suture caractéristique de l'espèce.

Parmi les nombreuses espèces (plus de 15) de *Pseudaganides* proposées pour des exemplaires calloviens ou oxfordiens généralement isolés et souvent incomplets, plusieurs semblent très proches de *Ps. aganiticus.* Tel est notamment le cas pour *Pseudaganides kutchensis* (Waagen, 1871, p. 20, pl. III, fig. 4) espèce-type du genre *Pseudaganides.* Spath (1937, p. 34) souligne la grande ressemblance de la forme indienne avec la figure type de Lœsch, qui lui paraît cependant plus comprimée. Mais ce caractère peut être attribué au faible diamètre (45 mm seulement) de la forme du Kutch, dont les dimensions rentrent parfaitement dans le domaine de variabilité des exemplaires de même diamètre de *Ps. aganiticus* dans nos gisements bourguignons. Seule l'étude de nouveaux représentants de la forme indienne permettra de se prononcer définitivement sur son identité éventuelle avec la forme européenne. Il serait également nécessaire de mieux connaître son niveau stratigraphique exact, que Spath attribue au Callovien moyen (zone à Anceps).

Nautilus girardoti de Loriol (1903, p. 115, pl. XII, fig. 12 a-b, cf. Lœsch, 1912, p. 26, 1914, p. 103) est un individu incomplet à section trapézoidale épaisse, qui, d'après sa ligne de suture, pourrait représenter un stade jeune de *Ps. aganiticus.* Ses dimensions rentrent bien dans la variabilité du stade correspondant de cette espèce, dont elle représenterait un variant à section épaisse. Il en est sans doute de même pour le *Pseudaganides pulchellus* Jeannet (1951, p. 20, tf. 45) encore plus incomplètement connu.

A l'espèce *Ps. aganiticus* bien caractérisée par la forme de sa section et sa ligne de suture, s'opposent très nettement deux autres groupes de *Pseudaganides* parfois confondus avec elle.

1. Dans le Bathonien et jusqu'au Callovien moyen, le genre *Pseudaganides* est essentiellement représenté par des formes à section plus comprimée, à région ventrale plus étroite et mieux délimitée par des carènes marginales accentuées, devenant fréquemment concave sur la loge d'habi-

tation. La ligne de suture est ici très différente de celle étudiée dans *Ps. aganiticus*. Elle montre un lobe latéral presque symétrique, suivi par une selle latérale bien développée, presqu'aussi haute que la selle externe et occupant au moins un tiers de la hauteur des flancs. Ces formes se rattachent au groupe de *Pseudaganides subbiangulatus* (d'Orb.) tel qu'il est redéfini ci-dessous.

2. Dans l'Oxfordien moyen et dans tout l'Oxfordien supérieur, un troisième groupe comprend des formes à section variable, tantôt comprimée, tantôt épaisse, mais caractérisées par la persistance d'une région ventrale arrondie et convexe jusque sur la loge d'habitation. La ligne de suture est différente de celle de *Ps. aganaticus* et se rapproche plutôt, par le grand développement de sa selle latérale, de celle de *Ps. subbiangulatus*. Ces formes ont reçu divers noms spécifiques, dont le plus ancien est *Pseudaganides ledonicus* (de Loriol, 1903, p. 113, pl. XV, fig. 10 (lectotype), 11), malheureusement basé sur des exemplaires incomplets et en mauvais état. On peut y rattacher *Ps. rogeri* (Lœsch, 1912, p. 13, pl. 2, fig. 2-3, tf. 3), de l'Oxfordien supérieur de Pologne, *Ps. rœmeri* Lœsch (id., p. 14, pl. 3, fig. 6, tf. 4), *Ps. bodeni* Lœsch (1912, p. 26 = *Nautilus* cf. *ledonicus* Boden, 1911, p. 50, pl. IV, fig. 8) et sans doute aussi *Pseudaganides argoviensis* (Lœsch, 1914, p. 93, pl. XI, fig. 1), et *Ps. helveticus* (Lœsch, 1912, p. 26, pl. 2, fig. 4). Seule une révision basée sur un matériel abondant et bien conservé permettrait de préciser la position relative de ces diverses formes, qui, à la lumière des données sur la variabilité des *Pseudaganides* se dégageant du présent travail, pourraient bien n'être que des variants individuels d'une unique espèce, qu'il conviendrait alors de nommer *Pseudaganides ledonicus*.

Un type un peu différent du précédent est représenté, dans l'Oxfordien supérieur, par *Ps. krenkeli* (Lœsch, 1914, p. 42 ; Jeannet, 1951, p. 18, tf. 37-40) et *Ps. brunhuberi* (Lœsch, 1912, p. 15, pl. 2, fig. 5-6) qui montrent, en plus d'un lobe latéral et d'une selle latérale de dessin comparable à celui signalé chez *P. ledonicus*, un lobe externe beaucoup plus profond et anguleux au sommet.

4. *Une forme naine de Ps. aganiticus :* nous décrivons ici un curieux exemplaire de *Pseudaganides* découvert récemment par R. Bordalo da Rocha dans le niveau conglomératique callovo-oxfordien de Baleeira, près de Sagres (Algarve, Portugal). Ce niveau de remaniement renferme une faune riche en Céphalopodes appartenant pour la plupart au Callovien supérieur (Zones à Athleta et Lamberti) auxquels se mélangent des éléments plus rares de l'Oxfordien inférieur et moyen.

L'exemplaire en question est un moule interne comprenant un demi-tour de la loge d'habitation précédé de l'extrémité d'un phragmocône dont les dernières cloisons sont très nettement rapprochées. Il s'agit donc d'un adulte, malgré sa très petite taille. Ses dimensions sont les suivantes :

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	M	m
1	37 mm	21,6	58	21,5	58	3	8	0,99	13	35
2	32 mm	14	56	14	56			1		

1. Dimensions à l'extrémité de loge d'habitation.
2. Dimensions prises à la fin du pragmocône.

L'ombilic est étroit, en entonnoir, avec une paroi arrondie passant sans rebord individualisé aux flancs. La section, sensiblement aussi large que haute, est trapéziforme, sa plus grande épaisseur se trouvant juste au-dessus de l'ombilic. Les flancs sont plats et convergent vers la région ventrale qui, sur le phragmocône, est légèrement aplatie mais convexe et dépourvue de carènes latérales. Sur la loge d'habitation, les flancs se renflent légèrement et sont séparés de la région externe par des carènes mousses. Le bord oral n'est pas conservé.

La ligne de suture montre un lobe externe large et peu profond, arrondi à son sommet, un lobe latéral très large et relativement peu profond, suivi d'une selle latérale très étroite, repoussée vers le rebord ombilical et beaucoup moins haute que la selle externe.

Le siphon, visible grâce à la fracture d'une loge, est situé très près du bord externe, environ au quart supérieur de la hauteur du tour.

Le test n'est pas conservé et le moule interne est lisse.

Cette forme se distingue de tous les *Pseudaganides* connus par la très faible taille de l'adulte. Cependant, si on les compare aux individus jeunes de même diamètre de *Ps. aganiticus,* on constate que les dimensions correspondent parfaitement. De même, la grande largeur et la faible profondeur du lobe latéral se retrouvent toujours à ce stade. La seule différence entre ce petit adulte et les individus jeunes de l'échantillon bourguignon réside dans la forme de la région ventrale, qui à ce diamètre est encore régulièrement arrondie dans la forme type, alors qu'ici existe un méplat ventral nettement individualisé. Mais sans doute ce caractère est-il lié à la loge d'habitation adulte de l'individu portugais.

Nous considérons donc celui-ci comme une forme naine, sans doute néoténique, de *Pseudaganides aganiticus*. Il est impossible d'établir, sur cet individu unique, s'il s'agit là d'un simple variant individuel, peut-être pathologique, ou d'une forme néoténique, indiquant peut-être au sein de l'espèce un dimorphisme analogue à celui observé dans le genre *Paracenoceras* (Tintant, 1969) ou enfin d'une race écologique ou géographique propre à l'Algarve. Il faut attendre la découverte d'autres individus comparables pour pouvoir se prononcer.

Répartition stratigraphique et géographique

L'espèce *Pseudaganides aganiticus* n'est connue avec certitude que d'Europe Occidentale et Centrale. Mais elle s'étendrait jusqu'aux Indes si le *Nautilus kutchensis* de Waagen est bien identique à la forme de Schlotheim, comme nous l'avons suggéré.

D'après nos observations et les renseignements qu'on peut tirer de la littérature, l'espèce paraît persister sans modification depuis le Callovien supérieur jusqu'à l'Oxfordien moyen. Elle n'a jamais été trouvée avec certitude dans l'Oxfordien inférieur, mais cette absence est peu significative étant donné la rareté des *Pseudaganides* à ce niveau.

PSEUDAGANIDES SUBBIANGULATUS (D'ORBIGNY, 1850)

(Pl. IV, fig. 1 à 6)

1842 — *Nautilus biangulatus* d'ORBIGNY, Pal. Franc., p. 160, pl. 34.
1850 — *Nautilus subbiangulatus* d'ORBIGNY, Prodrôme, t. I, p. 296, n° 2.

Diagnose : Espèce de grande taille, à section comprimée, région ventrale aplatie, devenant concave, limitée par des carènes distinctes ; ligne de suture avec lobe latéral profond suivi d'une selle latérale large et aussi haute que la selle externe.

Historique : D'Orbigny a modifié, dans le Prodrôme, la désignation de son espèce pour éviter toute confusion avec la forme précédemment décrite sous le même nom par Sowerby (1824, Min. Conch., t. V, p. 84, pl. 458, fig. 2) qui est une espèce carbonifère totalement différente et sans aucun rapport avec le genre *Pseudaganides*.

La collection d'Orbigny (Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) contient sous ce nom, au numéro 2593, une dizaine d'individus de provenance et de morphologie variées. Seul l'exemplaire 2593 B peut être retenu comme type de l'espèce. Il est en effet le seul à provenir d'une des localités indiquées par l'auteur (Nantua), et ses dimensions comme ses principaux caractères correspondent parfaitement à la description et à la figure de la Paléontologie française.

Cinq individus (2593 C) provenant du Callovien de la Motte-Saint-Heray (Deux-Sèvres) appartiennent à une forme légèrement différente de l'holotype qui sera décrite ci-dessous. Par contre, les grands exemplaires de Niort rangés sous le même numéro (2593 A) appartiennent à une espèce totalement différente du genre *Paracenoceras*.

Description de l'holotype :

Dimensions	D	H	h	E	e	O	o	E/H	M	m
d'après d'Orbigny	135 mm	75	55	54	40	9,5	7	0,73		
Holotype	136	76	56	67	49	9	6,5	0,88	38	28
	100	54	54	45	45			0,83		

Ces dimensions coïncident très bien ; seule l'épaisseur de l'extrémité de la loge d'habitation, sur la figure et dans

le texte de d'Orbigny, sont très nettement inférieurs à ce qu'on peut mesurer sur l'exemplaire considéré comme l'holotype. Cette différence vient manifestement d'une restauration défectueuse de cette partie du fossile, dont une face est fortement corrodée.

Description : L'exemplaire (figuré ici pl. IV), correspond à un moule interne de très grande taille pour le genre, en calcaire marneux gris-clair, à patine rouille. L'individu est adulte avec une loge d'habitation incomplète, mesurant un tiers de tour. La conservation est bonne, sauf sur l'extrémité droite de la loge d'habitation, très usée. On note cependant une légère déformation de la coquille, entraînant une faible obliquité de la région ventrale.

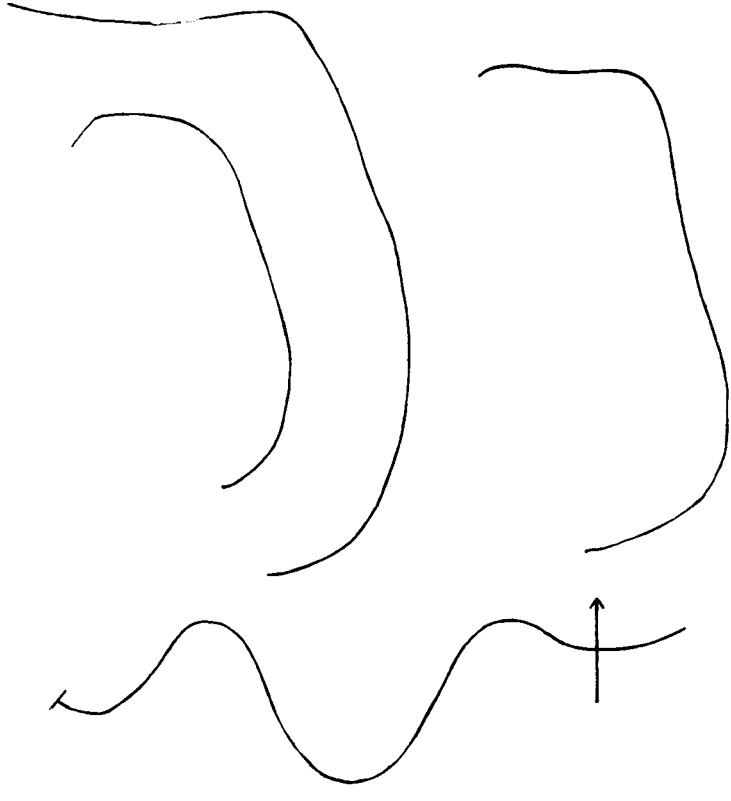


Fig. 9. — *Ps. subbiangulatus* d'Orb. : N° 2593 D, Holotype. Section à différents diamètres et ligne de suture (× 1).

L'ombilic est assez étroit, mais nettement ouvert et évasé, du moins sur le moule interne. La paroi ombilicale est très oblique et passe aux flancs par une courbure continue. La section est élevée, nettement plus haute que large, mais moins comprimée que ne l'indique la figure 2 a de d'Orbigny, qui est fortement reconstituée, comme le montre la présence du siphon dans la face orale, à un diamètre qui correspond à l'extrémité de la loge d'habitation.

Les flancs (fig. 9) sont fortement bombés dans leur moitié inférieure et l'épaisseur maximale de la section est située nettement au-dessus de l'ombilic, vers le tiers inférieur de la hauteur. Dans leur partie supérieure, ils présentent sur le phragmocône une concavité assez accentuée, et sont séparés de la région ventrale par une carène bien marquée, mais émoussée. Sur la loge d'habitation, la forme de la section se modifie ; les flancs se renflent et la concavité de leur partie supérieure disparaît, faisant place à une convexité régulière.

La région ventrale est étroite et aplatie, légèrement convexe, sur le phragmocône. Sur la loge d'habitation, elle s'élargit un peu et se creuse d'une légère dépression dans sa partie médiane.

Les cloisons sont assez étroites et élevées. On en compte 9 sur le dernier demi-tour du phragmocône. Les deux dernières sont nettement plus rapprochées que les précédentes. La ligne de suture (fig. 9) est extrêmement sinueuse ; elle montre un lobe externe large et arrondi, peu profond mais bien marqué, une selle externe très dissymétrique, centrée sur le rebord latéro-ventral, un lobe latéral large et très profond (L/P = 0,55) et presque symétrique, suivi d'une selle latérale assez large et aussi haute que la selle externe, arrondie en son sommet, occupant toute la base du flanc, puis enfin par l'ébauche d'un lobe ombilical. La partie interne de la suture n'est pas visible non plus que le siphon. Le test n'est nulle part conservé.

Rapports et différences : Cette espèce se distingue très nettement de *Ps. aganiticus* (Schloth.) par sa section plus comprimée et plus élevée, la forme de son ombilic plus évasé, sa région ventrale plus étroite à tous les stades de la crois-

sance, et notamment sur la loge d'habitation, bordée de carènes marginales très distinctes, par la forme de ses flancs concaves dans leur partie supérieure, et aussi par sa ligne de suture montrant une selle latérale beaucoup plus développée et un lobe latéral corrélativement plus étroit et plus profond.

Ce dernier caractère se retrouve dans les formes oxfordiennes du groupe de *Ps. ledonicus* (de Lor.) qui se distinguent cependant très nettement par leur région ventrale large, arrondie et dépourvue de carènes marginales, souvent très élargie sur la loge d'habitation.

Les espèces bajociennes du genre *Pseudaganides,* encore assez mal connues, et de façon générale toutes les formes antérieures au Bathonien, diffèrent très nettement du groupe étudié ici par leur région ventrale arrondie et par l'absence de toute trace de lobe externe. Tel est le cas pour *Pseudaganides subsinuatus* (d'Orb., 1842, p. 157, pl. 32), dont le type est malheureusement perdu, *Ps. crassisinuatus* (Crick, 1898, p. 127, fig. VIII), etc...

L'acquisition du lobe ventral date donc du Bathonien ; elle n'est cependant pas un trait général de toutes les espèces du Jurassique supérieur, puisque chez certaines, on retrouve une selle ventrale non déprimée en son centre (par ex. chez *Ps. oppeli,* Zittel in Lœsch, 1914, p. 118, pl. XIV, fig. 3-5).

Répartition stratigraphique et géographique : le type de d'Orbigny semble provenir des bancs calcaires intercalés dans les marnes des Monts d'Ain de la région de Nantua (01, Ain), attribuées par C. Mangold (1970) au Bathonien supérieur (zone à Retrocostatum).

Nous ne connaissons actuellement aucun exemplaire de *Pseudaganides* identique à l'holotype. Les formes du Callovien inférieur et moyen fréquemment citées sous ce nom se rattachent en réalité à une forme un peu différente décrite ci-après comme une sous-espèce distincte.

PSEUDAGANIDES SUBBIANGULATUS (D'ORBIGNY) subsp. DIMIDIATUO nov.

1842 - *Nautilus biangulatus* d'ORBIGNY (non SOWERBY, 1825), pars. p. 160, (non pl. 3).

? 1919 - » *subbiangulatus* d'ORB. COUFFON, p. 321, pl. XVII, fig. 7

? 1919 - » » d'ORB. ROMAN, p. 142, pl. X, fig. 19

? 1932 - » » d'ORB. CORROY, p. 73

? 1951 - » (*Paraganides*) *staffelbergensis* (Loesch) JEANNET, p. 12, fig. 13

Type : exemplaire figuré pl. II, fig. 1 a-b-c ; coll. Institut Sciences de la Terre ; Université de Dijon.

Locum typicum : Bouin (79 - Deux-Sèvres).

Stratum typicum : Callovien moyen.

Etymologie : du latin *dimidiatus :* diminué de moitié, allusion à la faible taille de cette sous-espèce.

Remarque : Dans le Callovien moyen du Poitou (Vienne, Deux-Sèvres) et le Callovien inférieur et moyen des Chaînes Celtibériques en Espagne, on récolte fréquemment des exemplaires de *Pseudaganides* proches de l'espèce bathonienne décrite par d'Orbigny, mais s'en différenciant par des caractères assez constants pour que nous croyons devoir les attribuer à une sous-espèce distincte de la sous-espèce nominale.

Diagnose : forme de petite taille (diamètre maximal ne dépassant pas 80 mm), à section comprimée et élevée, montrant des flancs plats devenant convexes sur la loge d'habitation et une région ventrale plane ou concave. Selle latérale large, mais moins haute que la selle externe.

Dimensions de l'holotype :

Dimensions de l'holotype :

	D	H	h	E	e	O	o	E/H	M	m
1 extrémité de la loge d'habitation	74	39	53	32	43	6	8	82	22	30
2 extrémité du phragmocône	53	29	55	21	39,5			73	14	28

Description : l'holotype est un moule interne adulte, montrant la fin du phragmocône dont les deux dernières cloisons sont nettement rapprochées, et une loge d'habitation presque

complète, longue d'un demi-tour. L'ombilic est étroit, évasé, son rebord arrondi passe aux flancs par une courbure continue. Sur le phragmocône la section est trapéziforme élevée (fig. 10), beaucoup plus haute qu'épaisse ; la plus grande épaisseur du tour est située peu au-dessus de l'ombilic ; à partir de ce point les flancs presque plats convergent vers la région externe légèrement aplatie, mais encore convexe. Vers l'extrémité de la portion cloisonnée, le ventre s'aplatit nettement et se trouve séparé des flancs par des carènes marginales bien marquées. Sur la loge d'habitation, les flancs se renflent et deviennent convexes, l'épaisseur maximale de la section s'élève corrélativement au-dessus du tiers inférieur de la hauteur du tour. La région externe reste étroite, plate et bordée par deux carènes à angle vif. Elle se montre aucune tendance à s'élargir vers l'ouverture.

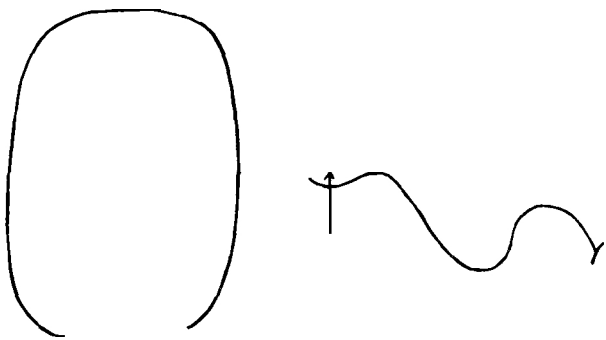


Fig. 10. — *Ps. subbiangulatus* d'Orb, subsp *dimidiatus* nov. Type de la sous-espèce : Section et suture (× 1).

La ligne de suture (fig. 10) montre un lobe externe bien marqué même sur la partie ventrale convexe du phragmocône. Le lobe latéral est assez étroit et profond. La selle latérale, large et arrondie au sommet, est nettement moins haute que dans la forme-type, ce qui donne au lobe latéral un aspect dissymétrique.

Le siphon, non visible sur le type, s'observe sur un exemplaire de même provenance. Il est large, un peu allongé dans le sens vertical. Dans une cloison dont la hauteur médiane est de 17 mm, il mesure 2 mm de diamètre et est situé à

5,5 mm du bord ventral, soit sensiblement au tiers supérieur du tour, nettement moins haut que chez *Ps. aganiticus*. Le test n'est pas conservé.

Variations : un échantillon statistique composé d'individus du Callovien moyen du Poitou et du Callovien inférieur (zone à Kœnigi) et moyen (zone à Enodatum) d'Espagne, a permis d'étudier la variabilité de cette forme et de la comparer aux échantillons callovien supérieur et oxfordien moyen de *Pseudaganides aganiticus*. Les paramètres de cet échantillon sont consignés dans le tableau 3, et les résultats des tests de comparaison ont été étudiés ci-dessus. Cette analyse statistique montre la grande homogénéité de la forme callovienne et souligne les différences très hautement significatives qui la séparent de l'espèce précédente.

Du point de vue morphologique, on peut noter une certaine variabilité portant sur la forme de la région ventrale qui, toujours convexe sur le phragmocône, s'aplatit plus ou moins rapidement et peut même devenir concave sur la fin de la loge d'habitation de certains exemplaires. Il existe également une variabilité assez importante portant sur la hauteur de la selle latérale, et par suite sur la dissymétrie du lobe latéral.

Les exemplaires espagnols provenant du gisement d'Ariño (zone à Kœnigi) montrent fréquemment la ligne de suture interne, où le lobe interne en forme de V aigu se termine par un lobe annulaire encore bien visible à un diamètre de 35 mm. La position du siphon est identique à celle signalée dans les exemplaires de l'Ouest de la France ; elle ne semble pas dépasser le tiers supérieur de la hauteur médiane du tour.

Enfin, les tours internes montrent, à un diamètre inférieur à 25 mm une ornementation réticulée identique à celle observée chez *Ps. aganiticus*.

Un exemplaire d'Ariño (Espagne) montre le bord oral bien conservé. Il dessine sur les flancs un saillant arrondi, convexe vers l'avant, et sur la région ventrale un sinus hyponomique large et peu profond.

Rapports et différences : Les différences entre ces formes

calloviennes et les exemplaires rapportés précédemment à *Pseudaganides aganiticus* sont nombreuses :

— Section beaucoup plus comprimée, surtout dans les tours jeunes, s'épaississant un peu chez l'adulte, alors qu'on observe une tendance inverse dans l'espèce oxfordienne.

— Région ventrale plus étroite, ne s'élargissant pas sur la loge d'habitation et toujours limitée par deux carènes anguleuses apparaissant dès la fin du phragmocône.

— Ombilic plus évasé, à paroi oblique passant aux flancs par une courbure continue.

— Ligne de suture montrant une selle latérale plus large, débordant nettement sur les flancs au lieu de rester confinée sur le rebord ombilical.

— Siphon placé plus bas, vers le tiers supérieur de la hauteur du tour et non au quart supérieur.

Ces critères morphologiques confirment les différences très significatives mises en évidence par l'usage de l'analyse à variables multiples portant sur les dimensions de la coquille, et justifient pleinement la distinction spécifique admise entre ces *Pseudaganides* et leurs congénères du Callovien supérieur et de l'Oxfordien moyen.

Les ressemblances avec l'espèce *Ps. subbiangulatus* (d'Orb.) telle qu'elle est redéfinie ici d'après l'étude de son holotye, sont beaucoup plus grandes.

Par rapport à celui-ci, les formes calloviennes présentent cependant :

— un diamètre adulte beaucoup plus faible (80 mm contre 135 mm),

— un développement beaucoup plus précoce des carènes marginales,

— une section de forme différente, avec des flancs plans ou convexes, ne montrant jamais dans leur partie supérieure les dépressions qui caractérisent la forme type,

— une selle latérale nettement moins haute,

— enfin leur âge est plus tardif, Callovien inférieur et moyen au lieu de Bathonien supérieur.

Il est vrai que la plupart de ces différences morphologiques peuvent être en rapport étroit avec la taille beaucoup plus faible des adultes calloviens. C'est pourquoi nous proposons de considérer cette forme comme une sous-espèce hétérochrone de *Ps. subbiangulatus* (d'Orb.).

Cette sous-espèce semble assez répandue dans le Callovien. Il convient de lui attribuer tout d'abord une partie des cotypes de d'Orbigny, provenant du Callovien moyen de La Motte-Saint-Héray (79 - Deux-Sèvres). Il faut sans doute y rapporter également les formes figurées par Couffon (1919) dans le Callovien de Montreuil-Bellay (49 - Maine-et-Loire) et par Roman (1928) dans celui de La Voulte (07 - Ardèche). La sinuosité moins accentuée de leur ligne de suture, soulignée par Roman, tient sans doute au faible diamètre de ces individus immatures.

L'espèce serait également représentée dans le Callovien de l'Est du Bassin de Paris (Corroy, 1932) et certainement dans celui de Suisse. En effet, dans son étude sur les Céphalopodes d'Hernzach, Jeannet (1951, p. 12, fig. 13) signale incidemment, dans sa description de *Paracenoceras hernzachensis*, une forme qu'il nomme *Nautilus* (*Paraganides*) *staffelbergensis* (Lœsch, 1914, p. 44, Rollier *in sched.*). D'après la ligne de suture et la section, seules figures données par Jeannet, il s'agit d'un *Pseudaganides* très comparable, sinon identique à notre sous-espèce. Mais sa description très insuffisante ne permet pas de conserver cette espèce, dont le nom tombe d'ailleurs en synonymie avec *Nautilus staffelbergensis* Kuhn (1936). Une autre espèce très voisine est le *Pseudaganides frickensis* Jeannet (1951, p. 17, pl. 1, fig. 3, tf. 33-36), que sa section rectangulaire très comprimée et sa ligne de suture nettement moins sinueuse permettent cependant de considérer comme une espèce distincte.

Répartition stratigraphique et géographique : Si la sous-espèce nominale *Ps. subbiangulatus subbiangulatus* d'Orb. n'est connue à ce jour que par un unique exemplaire bathonien, la sous-espèce *Ps. subbiangulatus dimidiatus* semble assez répandue dans le Callovien inférieur et moyen de l'Ouest de la France [Montreuil-Bellay (M.-et-L.) — Doux, Bouin, La Motte-Saint-Héray (Deux-Sèvres)], de l'Espagne

(Ariño, Ejulve, Rafales), de Suisse (Hernzach), de la Vallée du Rhône (La Voulte), et probablement de l'Est du Bassin de Paris.

CONCLUSIONS

1. L'analyse statistique d'un échantillon d'environ 60 individus provenant de la population à laquelle appartient le type de l'espèce *Pseudaganides aganiticus* Schloth. montre la grande homogénéité de cet échantillon, dont tous les membres appartiennent manifestement à une seule espèce biologique.

Les individus montrent, au stade adulte, une variabilité morphologique relativement faible, les coefficients de variabilité de cet échantillon pour les divers caractères étudiés quantitativement étant de l'ordre de 6 à 8 %.

L'analyse des fonctions liant les diverses variables au diamètre de la coquille met en évidence des variabilités de même ordre, mais généralement un peu plus faibles, en raison de l'élimination de la variation liée à la croissance. Les coefficients de dispersion relative sont habituellement compris entre 4 et 6 %. Ces valeurs sont très semblables à celles observées dans divers groupes d'Ammonoidés (Tintant, 1963) ou de Nautiloidés (Tintant, 1969, 1970).

2. Cette étude statistique a mis en évidence une importante variabilité ontogénétique, portant aussi bien sur la forme de la coquille et son ornementation que sur l'allure de la ligne de suture. Il en résulte des modifications notables de la morphologie de l'animal au cours de sa croissance, qui peuvent donner lieu à des erreurs de détermination. Il est indispensable de ne comparer que des individus pris à des stades identiques de leur développement, et de préférence adultes.

3. La comparaison, réalisée par les méthodes de l'analyse à variables multiples, entre l'échantillon-type de l'Oxfordien moyen de Bourgogne, et un échantillon venant du Callovien supérieur (zone à Lamberti) de la même région, n'a mis en évidence aucune différence taxinomiquement significative entre ces deux populations. On doit donc considérer que dans

cette province, l'espèce *Pseudaganides aganiticus* a persisté inchangée durant toute cette période.

4. Par contre, un échantillon de *Pseudaganides* du Callovien moyen et inférieur, traité par les mêmes méthodes, a montré des différences très hautement significatives. Il appartient à une autre espèce, *Pseudaganides subbiangulatus* (d'Orbigny), dont le type, d'âge bathonien, est refiguré ici ; l'existence de différences notables entre ce type et les formes calloviennes nous conduit à attribuer ces dernières à une sous-espèce nouvelle : *Pseudaganides subbiangulatus dimidiatus nov. subsp.*

5. Des études ultérieures seront nécessaires pour préciser les relations phylétiques exactes pouvant exister entre les espèces *Pseudaganides subbiangulatus* (Schloth.) (Bathonien supérieur - Callovien inférieur et moyen), *Pseudaganides aganiticus* (d'Orb.) (Callovien supérieur et Oxfordien moyen) et les formes du groupe de *Pseudaganides ledonicus* (de Loriol) (Oxfordien moyen - supérieur).

Leur succession dans le temps permet cependant d'envisager dès maintenant la possibilité d'une utilisation stratigraphique des Nautiloidés.

6. L'étude du remplissage et des conditions de fossilisation des *Pseudaganides* bourguignons montre que ces fossiles ont subi un transport notable et une histoire taphonomique très complexe.

Institut des Sciences de la Terre
Université de Dijon
Laboratoire de Paléogéographie et
Paléobiologie évolutives
Associé au C.N.R.S.

BIBLIOGRAPHIE

BODEN K. — 1911 — Die Fauna des unteren Oxford von Popilany in Litauen. *Geol. Pal. Abhandl.*, N.F., Bd 10, p. 125-199, pl. 8, 12 fig.

BUKOWSKI G. — 1887 — Jurabildungen von Czenstochau. *Beitr. Pal. Geol. Oest. Ung. Or.* Vol. 5, p. 75-171, pl. XXV-XXX.

CONRAD T. A. — 1866 — Observations on Recent and fossil shells, with proposed new genera and species. *Am. Journ. Conch.* vol. 2, p. 101-103.

CORROY G. — 1932 — Le Callovien dans la bordure orientale du Bassin de Paris. *Mém. Serv. Carte Géol. France,* 337 p., 29 pl. 69 fig.

COUFFON O. — 1919 — Le Callovien du Châlet, commune de Montreuil-Bellay (M.-et-L.) *Bull. Soc. Etud. Sci. Angers,* t. XLVII (1917) — XLIX (1919), 245 p. 18 pl.

CRICK G.C. — 1898 — Description of new or imperfectly known species of Nautilus from the Inferior Oolite, preserved in the Bristish Museum (Natural History). *Proc. Malacol. Soc. London,* vol. 3, p. 117-139.

DORN P. — 1931 — Die Ammoniten fauna der untersten Malm der Franrenalb II — Die Aspidoceratina — *Paleontographica,* vol. LXXIV, p. 1-92, pl. I (XVII — XX (XXXVI).

EICHLER R. et RISTEDT H. — 1966 — Untersuchungen zur Frühontogenie von Nautilus pompilius Linn. *Pal. Zeitsch.*, Bd 40, n° 3-4, p. 173-191, pl. 16-17.

FOORD A.H. & CRICK G.C. — 1890 — Description of new and imperfectly defined species of Jurassic Nautili contained in the British Museum (Natural History). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6ht. Ser., vol. 5, p. 168-291, fig. 1-18.

HAMADA T. — 1966 — Notes on the drifted *Nautilus* in Thailand, in KOBAYASHI T. & TORYJAMA, Geology and Paleontology in southeast Asia, vol. 2, contr. XXI, p. 33-35, pl. I-V.

IMBRIE J. — 1956 — Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 108, art. 2, p. 211-252, fig. 1-10.

JEANNET A. — 1951 — Stratigraphie und Palaeontologie des oolitischen Eisenerzlage von Hernzach und seiner Umgebung. *Beitr. z. geol. der Schweiz, Geotechnische Ser.* lief. XIII, bd. 5, 240 p., 107 pl., 545 fig.

KUHN O. — 1936 — Ueber die Gruppe des Nautilus giganteus d'Orb. *Pal. Zeitsch.* vol. 18, p. 302-306.

KUMMEL B. — 1956 — Post-Triassic Nautiloid Genera. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard.*, vol. 114, n° 7, p. 224-494, pl. 1-28, fig. 1-35.

KUMMEL B. — 1964 — Nautilida, in Treatise of Invertebrate Paleontology, part K, Mollusca, 3, p. K 383-466, fig. 286-337.

LOESCH K.C. von. — 1912 — Ueber einige Nautiliden des weissen Jura. *Inaug. Dissert. München* 1912, 42 p., 3 pl.

LOESCH K.C. von. — 1914 — Die Nautiliden des weissen Jura, 1er teil. *Palaeontographica* vol. 61, p. 57-146, pl. 10-15.

LORIOL P. de. — 1903 — Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien. *Mém. Soc. Paléont. Suisse,* vol. 30, p. 77-160, pl. 6-19.

MANGOLD C. — 1970 — Stratigraphie des étages Bathonien et Callovien du Jura méridional *Docum. Labo. Géol. Fac. Sci. Lyon,* n° 41 (fasc. 1), 376 p., 119 fig.

MILLER A.K. — 1947 — Tertiairy Nautiloids of the Americas. *Mém. Geol. Soc. Amer.* n° 23, p. 1-234, pl. 6-19.

MILLER R.L. & KAHN J.S. — 1962 — Statistical Analysis in the Geological Sciences. J. Wiley & Sons, édit. New- York, London, 483 p.

ORBIGNY A. d'. — 1842-1851 — Paléontologie Française, Terrains Jurassiques, vol I, Céphalopodes, 642 p., 236 pl.

ORBIGNY A. d'. — 1850 — Prodrome de Paléontologie stratigraphique..., vol. I, Masson édit. Paris, 428 p.

PIA J. — 1914 — Untersuchungen über die Liassichen Nautiloidea. *Beitr. Pal. Geol. Oest Ung. Y. Orients* vol. 27, p. 19-86, pl. 4-10.

PRINZ J. — 1806 — Die Nautiliden in der unteren Jura-Period. *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hong.,* vol. 4, p. 201-243, pl. 3-4.

QUENSTEDT F.A. von. — 1845 — Petrefaktenkunde... Die Cephalopoden, 586 p., 36 pl.

QUENSTEDT F.A. von. — 1858 — Der Jura. 842 p. 100 pl. (Atlas), Tübingen.

QUENSTEDT F.A. von. — 1867 — Handbuch der Petrefaktenkunde, 2e édit. Tübingen, 982 p. 86 pl. (Atlas).

RAO C.R. — 1952 — Advanced statistical methods in biometric research. J. Wiley & Sons, édit. New-York, London, 292 p.

ROEMER F.A. — 1870 — Geologie von Oberschlesien. XXIV — 587 p. 50 pl. (Atlas).

ROMAN F. — 1928 — Etudes sur le Callovien de la Vallée du Rhône — II — Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de la Voulte-sur-Rhône, par G. SAYN & ROMAN, fasc. 1, *Trav. Labo. Géol. Lyon,* fasc. XII, Mém. 11, p. 1-165, pl. I-XII.

SALOMON J. & TINTANT H. — 1964 — Observations sur l'Oxfordien entre les vallées de l'Yonne et de l'Armançon. *C.R. Acad. Sc. Paris,* t. 258, p. 1588-1591.

SCHAFHAULT K.E. — 1863 — Sud-Bayerns Lethaea Geognostica. — Der Knessenberg und die südlich von ihm gelegenen Hochalpen, geognostisch betrachtet in ihren Petrefakten. Leipzig. 487 p. 86 pl., 7 cartes (Atlas).

SCHINDEWOLF O. — Analyse eine Ammoniten-Gehäusen — *Akad. Wissench. Litt. Mainz. Abh. Math. Naturwiss.* Hf. 1967, n° 8, p. 139-188, pl. 1-16.

SIMPSON G.G. — 1940 — Types in modern Taxonomy. *Amer. Journ. Sci.* vol. 238, p. 413-431.

SNEDECOR G.W. & COCHRAN W.G. — 1967 — Statistical Methods, 6 th edit. Iowa Stade College Press, Ames. Iowa, 593 p.

SOWERBY J.D.G. — 1825 — Mineral Conchyologie of Great Britain, vol. 5, p. 1-170, pl. 408-503.

SPATH L.F. — 1927 — Revision of the Jurassic cephalopod fauna of the Kach (Cutch). *Mém. Geol. Surv. India (Paleontologia Indica)* n.s. vol. 9, n° 2, p. 1-84, pl. I-VII.

TINTANT H. — 1957 — L'Oxfordien de Villecomte (Côte-d'Or). *Bull. Scient. Bourgogne,* t. XVI (1956), p. 55-58.

TINTANT H. — 1963 a — les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale, Essai de Paléontologie quantitative. Publ. Univ. Dijon, n° XXIX, 500 p., 92 fig., 58 pl. (Atlas).

TINTANT H. — 1963 b — Observations stratigraphiques sur le Jurassique moyen de Côte-d'Or. *Bull. Scient. Bourgogne,* t. XXI (1961-1962), p. 94-117, fig. 1-2.

TINTANT H. — 1969 — Un cas de dimorphisme chez les *Paracenoceras Nautiloidea*) du Callovien, *in* Sexual Dimorphism in fossil Metazoa. *Intern. Union. Geol. Sci.* Ser A, vol. 1, p. 167-184, pl. 9-12.

TINTANT H. — 1970 — Les Nautiles à côtes du Jurassique. *Ann. Paléontol. Invertébrés.* t. LV, fasc. 1, p. 53-96, pl. A-E.

TOBIEN H. — 1964 — Ueber Suturen nautiliconer Nautiloidea (Cephalopoda). *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch.,* t. 92, p. 7-28, 23 fig.

TOBIEN H. — 1965 — Juvenile Suturen spätpaläozoischer und triasisscher Nautiliden (Cephalopoda). *Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenforsch.,* t. 93, p. 47-60, 14 fig.

VACEK M. — 1866 — Ueber die Fauna der Oolithe von Cap San Vigilio. *Abh. K.K. Geol. Reich. Wien,* vol. XII, n° 3, p. 57-212, pl. I-XX.

VIALLI V. — 1937 — Ammoniti giurassiche del Monte Pelligrino. Trento, *Mus. Stor. Nat. Venezia Tridentian.* Mém. an. 7, vol. 4, p. 99-148, pl. 1-3, 5 fig.

WAAGEN W. — 1873 — Jurassic fauna of Kutch. The Cephalopoda. *Mém. Geol. Surv. India (Paleontologia Indica).* ser. 9, vol. 1, pt. 1, p. 1-22, pl. I-IV.

ZITTEL K.A. von. — 1868 — Die Cephalopoden der Stramberger Schichgen. *Mus. K. Bay. Staat. Palaeon.* Mitt. vol. 2, p 33-118, pl 1-24 (Atlas).

Planches hors-texte

PLANCHE I

Fig. 1 a-b. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim) : Oolite ferrugineuse de Villecomte (21). Moulage de l'holotype : Vues latérale et ventrale.

Fig. 2 a-b. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim) : Oolite ferrugineuse : Collection Chevrot : Vues latérale et ventrale.

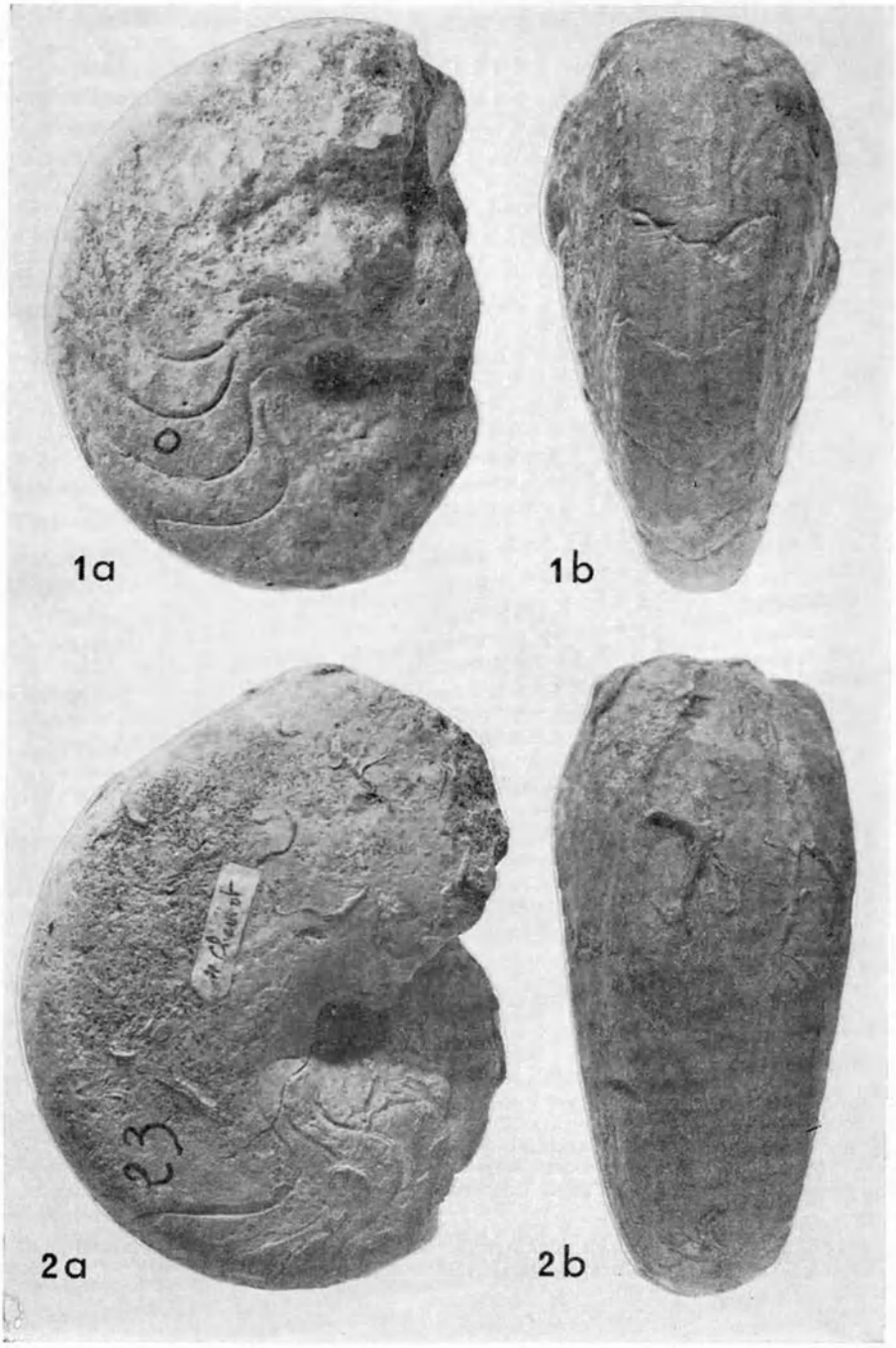

1a
1b
2a
2b

PLANCHE II

Fig. 1 a-b-c. — Pseudaganides subbiangulatus (d'Orbigny) subsp. dimidiatus nov. Callovien moyen de Bouin (79) : Collection Institut Sciences de la Terre. Université de Dijon. Vues latérale, ventrale et orale.

Fig. 2 a-b. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim) : Zone à Lamberti, Talant. Vues latérale et ventrale.

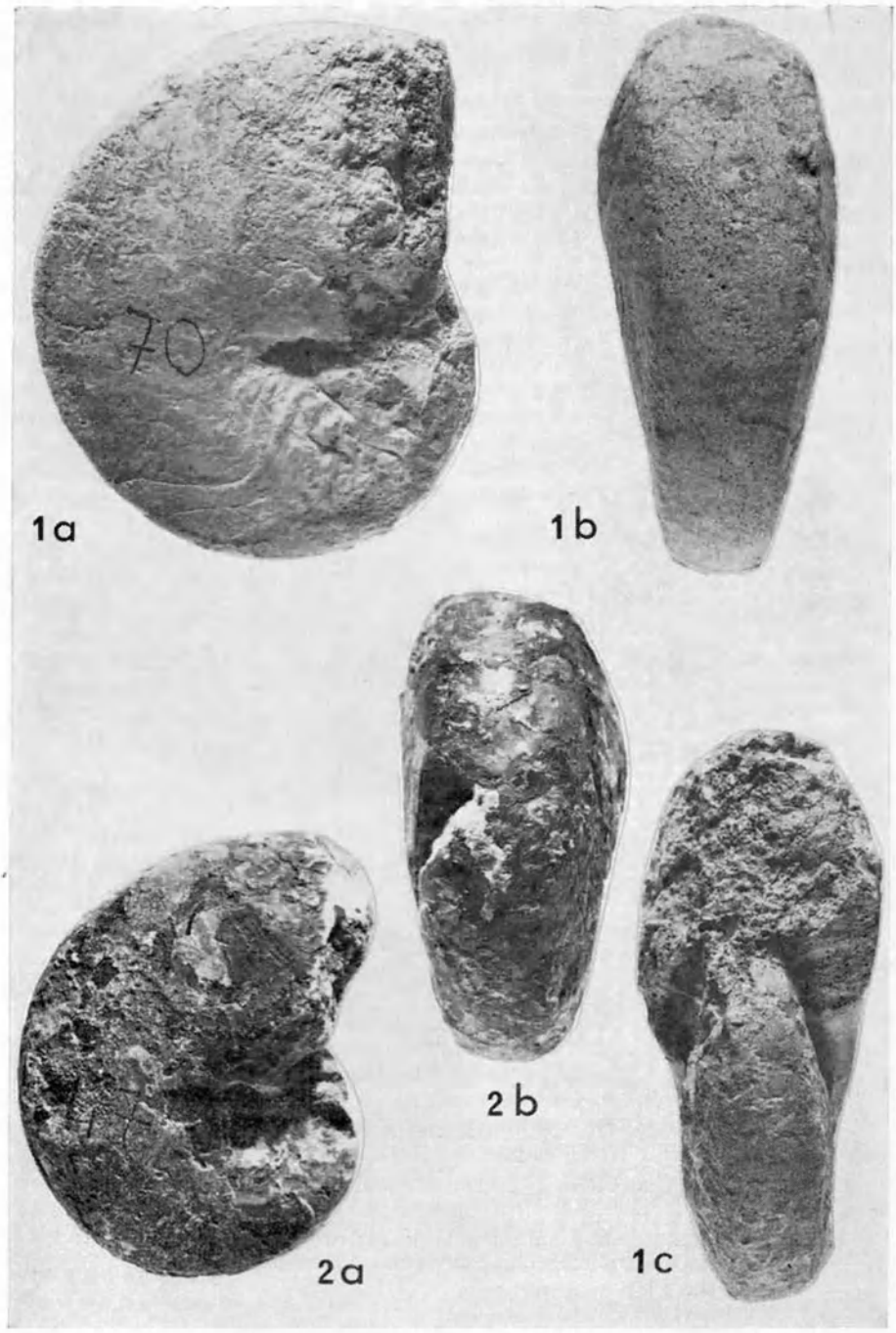

70
1a
1b
2b
2a
1c

PLANCHE III

Fig. 1. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim). Individu démonté jusqu'à la loge initiale : Etrochey × 3.

Fig. 2. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim). Vue interne de la suture. Etrochey × 3.

Fig. 3. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim). Section d'un individu adulte. Oolite ferrugineuse.

Fig. 4-5. — Pseudaganides aganiticus (Schlotheim). Laignes (21). Aspect du test : × 15 et × 5.

Fig. 6. — Pseudaganides subbiangulatus (d'Orbigny) subsp. dimidiatus nov. Vue oblique montrant l'ouverture gérontique.

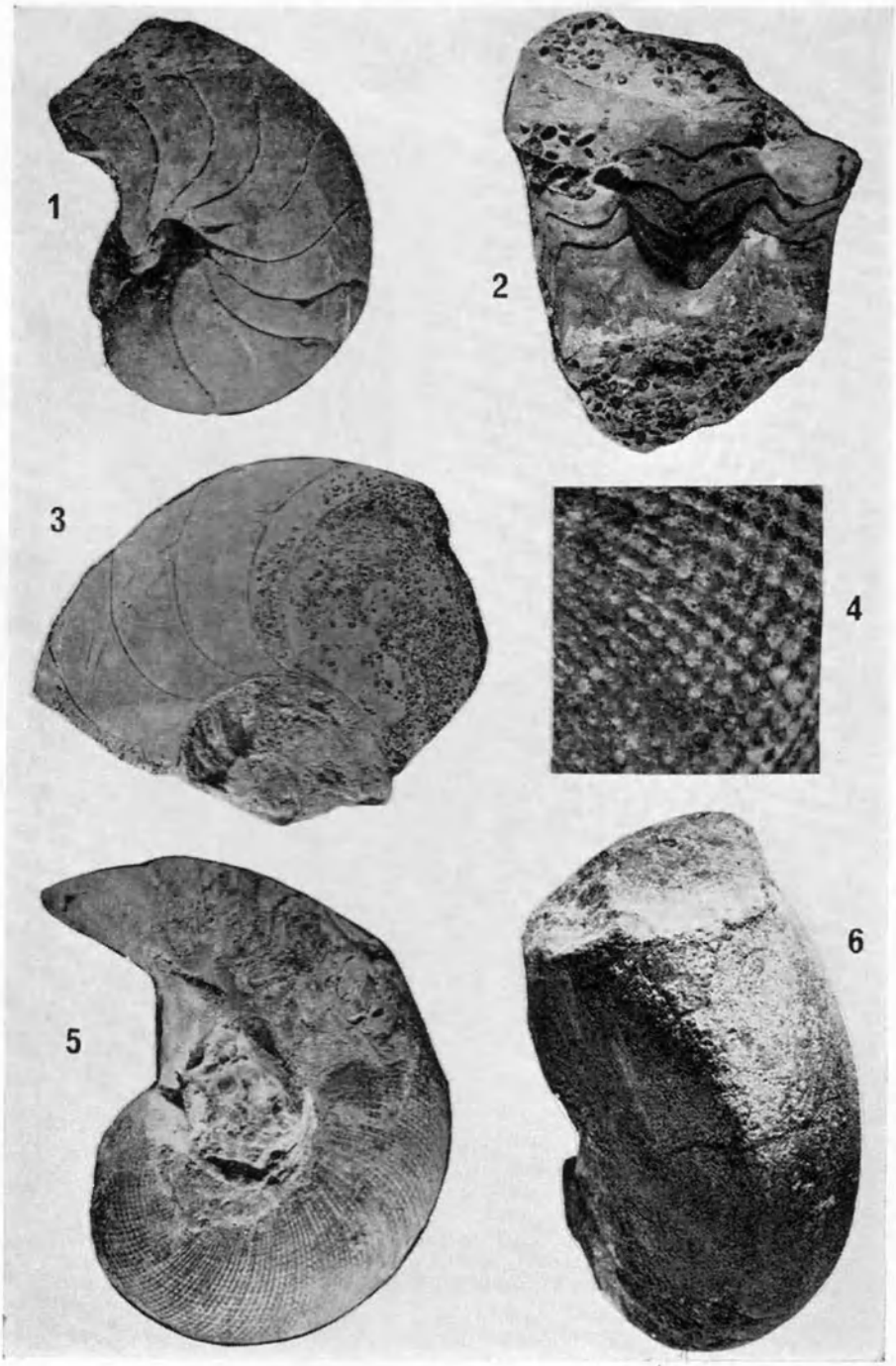
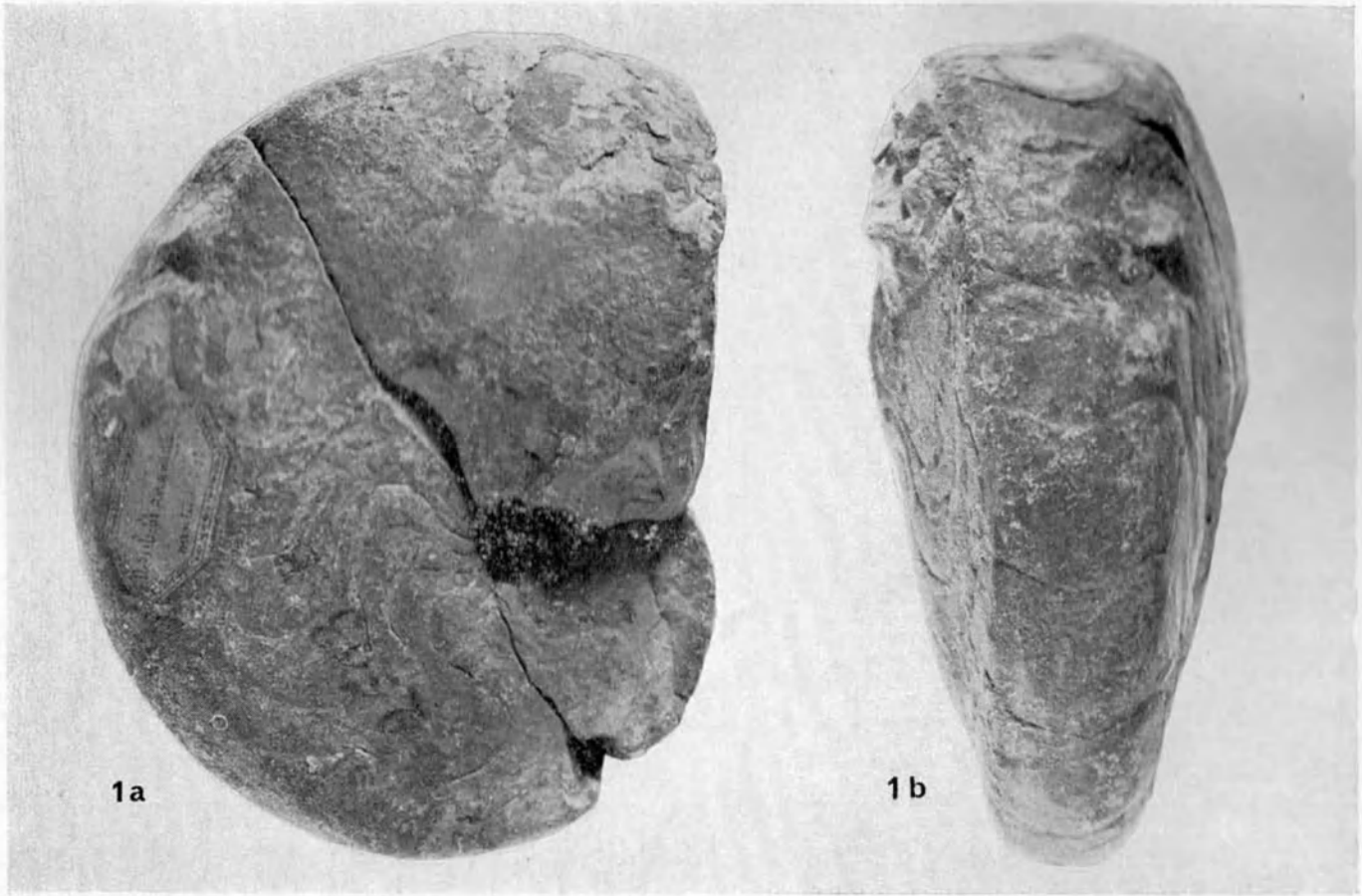

1
2
3
4
5
6

PLANCHE IV

Fig. 1 a-b. — Pseudaganides subbiangulatus (d'Orbigny). Holotype n° 2593 B. (Nantua). Collection d'Orbigny (Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) × 0,80.


1a
1b