

Les Euaspidoceratinae (Ammonitina, Aspidoceratidae) d'Herznach (Suisse septentrionale) à la fin de la zone à Cordatum (Oxfordien inférieur)

Autor(en): **Bonnot, Alain / Gygi, Reinhart A.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **91 (1998)**

Heft 3

PDF erstellt am: **11.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-168439>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Les Euaspidoceratinae (Ammonitina, Aspidoceratidae) d'Herznach (Suisse septentrionale) à la fin de la zone à Cordatum (Oxfordien inférieur)

ALAIN BONNOT¹ & REINHART A. GYGI²

Mots-clés: Euaspidoceratinae, Oxfordien inférieur, Suisse, ontogénèse, paléoespèce, dimorphisme sexuel

Key-words: Euaspidoceratinae, Lower Oxfordian, Switzerland, ontogeny, palaeospecies, sexual dimorphism

Sachwörter: Euaspidoceratinae, Unter-Oxfordien, Schweiz, Ontogenese, Paläospezies, Geschlechtsdimorphismus

RESUME

Plusieurs échantillons contemporains d'Euaspidoceratinae récoltés en grande partie *in situ* dans les couches de Schellenbrücke (Suisse septentrionale) ont permis une étude ontogénétique. Elle montre qu'à l'extrême sommet de l'Oxfordien inférieur (sommet de la sous-zone à Cordatum), les Euaspidoceratinae se diversifient morphologiquement et se répartissent en trois ensembles, interprétés comme des paléoespèces: *Euaspidoceras kobyi* Jeannet, *Euaspidoceras ovale* (Neumann) et *Euaspidoceras freii* Jeannet. Cette dernière espèce est très variable et annonce les formes de la base de l'Oxfordien moyen. La systématique a été considérablement simplifiée. Le matériel d'Herznach constitue un nouveau support pour tester l'hypothèse du dimorphisme sexuel. *Euaspidoceras* macroconque / *Mirosphinctes* microconque, suggérée par un échantillon plus ancien.

ABSTRACT

An ontogenetic study has been made of contemporaneous samples of Euaspidoceratinae collected for the most part *in situ* from the Schellenbrücke beds (Northern Switzerland). The study shows that right at the end of Early Oxfordian times (top of the Cordatum Subzone), the Euaspidoceratinae diversified morphologically to form three groups which are interpreted as palaeospecies:

Euaspidoceras kobyi Jeannet, *Euaspidoceras ovale* (Neumann) and *Euaspidoceras freii* Jeannet. This last species is highly polymorphic and heralds forms found at the base of the Middle Oxfordian. The systematics have been greatly simplified and the hypothesis that the macroconch *Euaspidoceras* and the microconch *Mirosphinctes* were sexual dimorphs, as suggested for a slightly earlier sample, received further support.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende ontogenetische Studie an Euaspidoceratinae ist auf gleichaltrigen Individuen aus der Schellenbrücke-Schicht begründet, welche zu einem grossen Teil bei einer Grabung aus dem Anstehenden gesammelt worden sind. Zuoberst im Oxfordien (Obergrenze der Cordatum-Subzone) diversifizieren sich die Euaspidoceratinae morphologisch und spalten sich in drei Gruppen auf, welche als Palaeospezies gedeutet werden: *Euaspidoceras kobyi* Jeannet, *Euaspidoceras ovale* (Neumann) und *Euaspidoceras freii* Jeannet. Die zuletzt erwähnte Art ist stark polymorph und leitet zu den Formen an der Basis des mittleren Oxfordien über. Die Systematik wurde beträchtlich vereinfacht. Die Hypothese des Geschlechtsdimorphismus von *Euaspidoceras* Makroconch / *Mirosphinctes* Mikroconch, welche schon früher für ein etwas älteres Exemplar aufgestellt worden ist, bekommt eine neue Stütze.

Introduction

La sous-famille des Euaspidoceratinae (Aspidoceratidae) représente une part numériquement plus ou moins importante des faunes ammonitiques depuis le sommet de la zone à Athleta (Callovien supérieur) (Bonnot 1995, 1996) jusqu'à l'Oxfordien moyen.

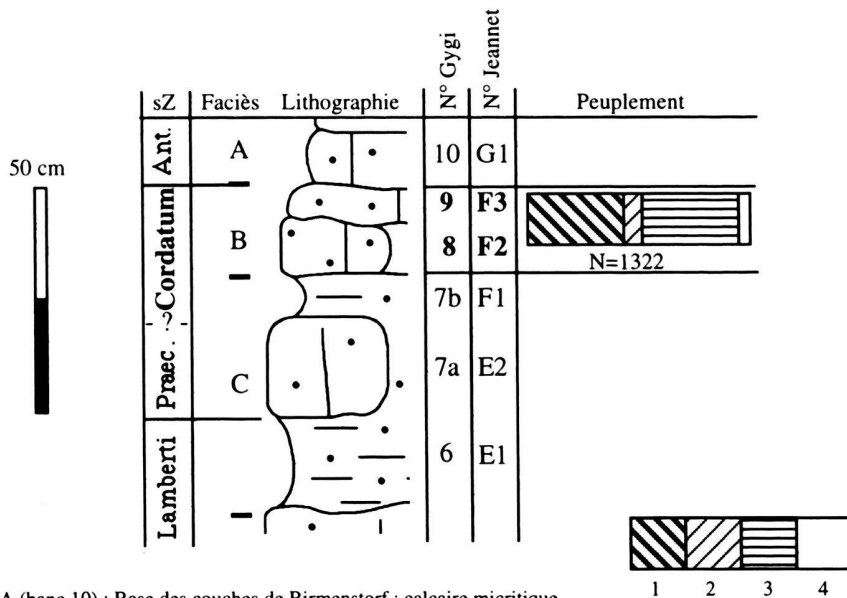
En 1951, Jeannet a figuré un grand nombre de spécimens, provenant essentiellement de la mine d'Herznach (Suisse septentrionale, Canton d'Argovie), qu'il attribue en grande partie à de nouvelles espèces. Au cours de fouilles méthodiques, R. et S. Gygi (Gygi 1977) ont récolté *in situ* des Euaspidoceratinae dans les coupes RG208 (Ueken) et RG209 (Herznach). Ce matériel est fondamental car il a été récolté de façon très ri-

goureuse. Son effectif est cependant insuffisant pour permettre une étude exhaustive. C'est pourquoi il a été complété par la collection de l'Eidgenössische Technische Hochschule de Zürich et par les collections du Naturhistorisches Museum de Basel.

La totalité du matériel étudié a été récolté dans les calcaires ferrugineux à oolites ferrugineuses et lithoclastes constituant les couches de Schellenbrücke (fig. 1), qui correspondent aux niveaux F2–F3 de Jeannet (1951), et sont attribuées au sommet de la sous-zone à Cordatum (voir étude stratigraphique, sédimentologique et taphonomique *in* Gygi & Marchand 1982). Les couches de Schellenbrücke se distinguant

¹ Centre des Sciences de la Terre et Laboratoire de Paléontologie analytique et Géologie sédimentaire associé au C.N.R.S. UMR 5561, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon

² Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel



A (banc 10) : Base des couches de Birnenstorf : calcaire micritique ferrugineux à lithoclastes, bioclastes et Spongiaires
 B (bancs 8 et 9) : Couches de Schellenbrücke : calcaire micritique ferrugineux à oolites ferrugineuses, litho- et bioclastes
 C (bancs 6 et 7) : marnes à oolites ferrugineuses et nodules

Fig. 1. Coupe synthétique au passage callovo-oxfordien de la région Herznach-Ueken. La numérotation «Gygi» correspond à la fouille RG208 (Ueken). La numérotation «Jeannet» correspond à Jeannet 1951. Le cartouche faunique a été construit à partir des récoltes R. & S. Gygi (in Gygi & Marchand 1982).

sans ambiguïté par leur faciès des niveaux sus- et sous-jacents, il n'y a aucun doute sur l'origine des échantillons qui ont donc été regroupés en un échantillon unique. Les récoltes ont toutes fourni, à côté des *Euaspidoceras* macroconques, des individus microconques traditionnellement attribués au genre *Mirosphinctes*¹. Cette coexistence est connue dans pratiquement tous les autres échantillons étudiés jusqu'à présent (Bonnot 1995). Il a donc été possible de tester une nouvelle fois l'hypothèse du dimorphisme sexuel *Euaspidoceras* (macroconque) – *Mirosphinctes* (microconque).

Structure de l'échantillon: Homogénéité ou hétérogénéité

Échantillons des spécimens rapportés au genre *Euaspidoceras* (N=70)

Taille adulte

Les spécimens sont essentiellement des individus juvéniles réduits le plus souvent au seul phragmocône. Quelques spécimens seulement présentent une partie de la loge d'habitation.

¹ Le genre *Klematosphinctes* Buckman (1922) renferme également des microconques «périsphinctoïdes» de petite taille, mais 1) ne semble pas posséder d'ornementation parabolique et 2) les côtes sur la loge d'habitation adulte restent radiales et ne deviennent pas franchement convexes. Il est cependant possible qu'il s'agisse d'un synonyme de *Mirosphinctes*; seules des études ultérieures confirmeront ou infirmeront cette hypothèse.

Aucun individu n'est adulte; en conséquence, la variabilité de la taille adulte n'est pas connue.

Morphologie et ornementation

Comme chez tous les *Euaspidoceratinae* européens du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur, la morphologie est globalement subserpenticône à ombilic plus ou moins ouvert, avec un recouvrement nul ou faible. La section entre les tubercules est subcirculaire.

Après un stade lisse plus ou moins long, l'ornementation est constituée de quatre stades successifs:

- stade 1 (ornementation parabolique): côtes paraboliques et côtes intermédiaires non paraboliques; les paraboles latéro-siphonales évoluent en noeuds paraboliques;
- stade 2 (une rangée de tubercules externes): les noeuds paraboliques évoluent en tubercules épineux externes et les paraboles ombilicales se surélèvent en *bullae*;
- stade 3 (deux rangées de tubercules): les *bullae* ombilicales évoluent en tubercules épineux internes;
- stade 4 (stade adulte): les deux rangées de tubercules s'estompent et l'ornementation est constituée par de grosses côtes simples pouvant passer sur la région siphonale.

Il est rapidement apparu au sein de l'échantillon des macroconques une grande variabilité, qui s'articule autour de trois pôles (M1, M2, M3) au sein desquels on observe une corrélation entre caractères morphologiques et ornementaux (tab. 1).

Tab. 1. Macroconques. Corrélation entre caractères morphologiques et ornementaux.

Macroconques ->	M1	M2	M3
Formations paraboliques	discrètes ou marquées	bien marquées	absentes ou très discrètes
Tubercules du stade 3	peu puissants	forts	moyens ou forts
O apparition tub. ext.	moyen	petit	grand
O apparition tub. int.	variable	petit	très grand
Ombilic relatif	petit/moyen	petit	grand
Hauteur relative	variable	moyenne/grande	faible
Épaisseur relative	faible/moyenne	grande	faible
Section entre les tub.	subcirculaire à ombilic peu profond	ovale déprimée à ombilic très profond	subcirculaire à ombilic très peu profond
Section au niveau des tub.	subcarrée	subtrapézoïdale	subcarrée
Ligne suturale (par rapport à M1)	-	plus découpée	moins découpée
Densité cloisonnaire (nb de cloisons pour un tour à D=20 mm)	grande (13/14)	grande (13/14)	faible (10/12)

Tab. 2. Microconques. Corrélation entre l'ornementation et la croissance en épaisseur.

Microconques ->	m1	m2	m3
Taille adulte	variable	variabilité inconnue	petite
Côtes paraboliques	fortes	fortes	très discrètes
Noeuds paraboliques	peu marqués	très marqués	absents
Ornementation loge d'habitation adulte	primaires et secondaires moyennement fortes	primaires et secondaires fortes	absente ou très ténue
Ombilic	variable	peu ouvert et assez profond	très ouvert et peu profond
Épaisseur	faible	forte	faible
Ligne suturale (par rapport à m1)	-	plus découpée	moins découpée
Densité cloisonnaire (nb de cloisons pour un tour à D=15/20 mm)	forte (15/16)	forte (15/16)	faible (11/12)

Densité cloisonnaire

Pour certains auteurs, la densité cloisonnaire peut être considérée comme un critère d'âge et elle traduit donc le rythme de croissance (Checa 1987, Dommergues 1988, Neige 1992, Neige et al. 1997). Le morphe M3 présente une densité cloisonnaire inférieure aux morphes M1 et M2 (tab. 1), si bien qu'il a, dans cette hypothèse, une croissance plus rapide.

Échantillon des spécimens rapportés au genre *Mirosphinctes* (N = 63, dont 55 adultes)

Taille adulte

L'état adulte est marqué par un ou plusieurs des caractères suivants: rapprochement (voire télescopage) des dernières cloisons, présence d'apophyses jugales, présence d'un bourrelet péristomial. Le diamètre des cinquante spécimens adultes complets varie de 21,8 à 45 mm. Le coefficient de variation de la taille adulte est très élevé (V=18,7) et l'histogramme de distribution de la taille adulte (fig. 2) présente une forte asymétrie. Cette importante dispersion peut être interprétée comme un signe d'hétérogénéité de l'échantillon des microconques pour le caractère «taille adulte».

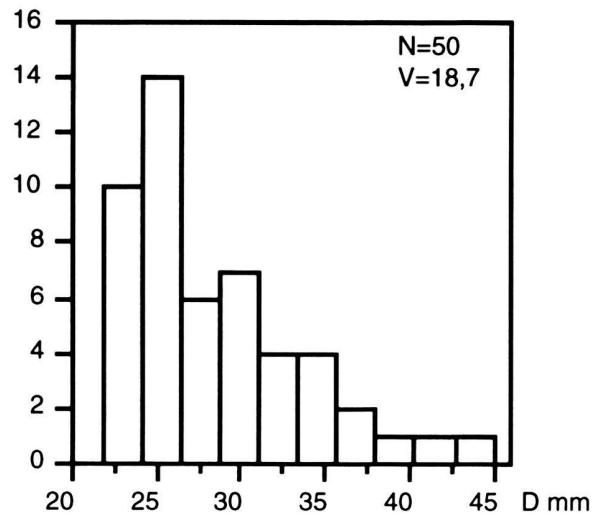


Fig. 2. Histogramme de répartition de la taille adulte des *Mirosphinctes* de la sous-zone à Cordatum d'Herznach.

Morphologie et ornementation

La morphologie est subserpenticône. Comme chez tous les *Mirosphinctes* européens d'âge Callovien supérieur et Oxfordien inférieur (Bonnot 1995), l'ornementation est généralement constituée de deux stades successifs:

- stade 1 (phragmocône): côtes paraboliques et côtes intermédiaires non paraboliques; les paraboles latéro-siphonales évoluent en noeuds paraboliques;
- stade 2 (loge d'habitation adulte): côtes primaires donnant deux ou trois côtes secondaires rétroverses.

Comme chez les macroconques, la variabilité s'articule autour de trois pôles (m1, m2, m3) caractérisés par l'ornementation et la croissance en épaisseur (tab. 2).

Densité cloisonnaire

Comme chez les macroconques, un des morphes (m3) se distingue par une densité cloisonnaire plus faible (tab. 2), et donc, dans l'hypothèse précédente, par une croissance plus rapide.

Comparaison *Euspidoceras*-*Mirosphinctes*

- les morphes M1 et m1 ont en commun: 1) un stade lisse de durée (en taille) moyenne, puis des formations paraboliques le plus souvent marquées, mais de durée variable, avec une ornementation intermédiaire discrète; 2) une densité cloisonnaire semblable; 3) une épaisseur faible ou moyenne;
- les morphes M2 et m2 ont en commun: 1) un stade lisse très court, puis des côtes paraboliques et des côtes intermédiaires fortes; 2) une densité cloisonnaire semblable; 3) une forte épaisseur; 4) une suture à lobe latéral plus découpé.

- les morphes M3 et m3 ont en commun: 1) une petite taille adulte; 2) une densité cloisonnaire faible, et donc une croissance rapide; 3) des tours internes identiques avec un long stade lisse puis une ornementation parabolique très atténuée voire absente; 4) une épaisseur faible et un ombilic très ouvert; 5) une suture simplifiée.

Bilan

- 1) l'échantillon des spécimens rapportés au genre *Euaspidoceras* est hétérogène pour les caractères dimensionnels, morphologiques et ornementaux; ces spécimens se répartissent en trois ensembles morphologiques entre lesquels l'existence d'intermédiaires n'a pas pu être montrée: tous les spécimens (sauf un) peuvent être rapportés sans hésitation à l'un des trois morphes;
- 2) l'échantillon des spécimens rapportés au genre *Mirosphinctes* est hétérogène pour la taille adulte et les caractères ornementaux; ces spécimens se répartissent en trois ensembles morphologiques entre lesquels l'existence d'intermédiaires n'a pas pu être montrée, bien que les caractères discriminants soient moins nombreux (absence des stades tuberculés);
- 3) les trois morphes d'*Euaspidoceras* et les trois morphes de *Mirosphinctes* présentent deux à deux un faisceau de caractères communs, aussi bien morphologiques qu'ornementaux, ce qui ne peut s'expliquer que par une étroite parenté;
- 4) en conclusion, les *Euaspidoceras* et *Mirosphinctes* de la fin de la zone à Cordatum d'Herznach seront considérés comme dimorphes sexuels puisqu'ils respectent les critères énoncés par Makowski (1962): stades ontogénétiques identiques dans les deux formes, absence de formes intermédiaires pour les stades adultes et présence des deux formes dans les mêmes strates. Nous proposons comme hypothèse la coexistence de trois paléoespèces² avec dimorphisme sexuel *Euaspidoceras* (macroconque) – *Mirosphinctes* (microconque);
- 5) un seul spécimen n'a pas pu être attribué à l'une ou à l'autre de ces espèces. Il est laissé en nomenclature ouverte.

Attribution générique et spécifique

Le macroconque 1 présente des affinités à la fois avec *Euaspidoceras douvillei* (Collot), *Eu. perarmatum* (Sow.) sensu d'Orbigny et de nombreuses formes définies par Jeannet (1951) à partir du matériel d'Herznach. Parmi celles-ci, *Euaspidoceras* (*Arcaspidoceras*) *freii* semble la meilleure dénomination pour l'ensemble des macroconques. Le sous-genre *Arcaspidoceras*

² Chez les ammonites, la paléoespèce est définie par sa séquence ontogénétique et sa variabilité. Elle est limitée dans l'espace par sa répartition géographique et dans le temps par son extension stratigraphique.

a été créé par Jeannet (1951) pour les *Euaspidoceras* dont les tubercules ombilicaux (tubercules internes) dérivent de côtes falciformes, ce qui signifie simplement que ces côtes sont paraboliques. Dans la mesure où c'est le cas de tous les *Euaspidoceras* (au moins d'âge Callovien supérieur et Oxfordien inférieur), le sous-genre de Jeannet n'a pas de signification et doit être abandonné. Le microconque 1 a été figuré par Bukowski (1887) sous le nom de *Perisphinctes mirus* (pl. 28, fig. 8, 9, 10), espèce choisie par Schindewolf (1926) comme espèce-type de son nouveau genre *Mirosphinctes*, genre qui se distingue selon l'auteur par une ligne de suture peu découpée et des côtes rétroverses non interrompues sur le ventre, caractères auxquels j'ajouterai personnellement une loge d'habitation courte (un demi-tour). Nous pensons que *Mirosphinctes mirus* est le dimorphe microconque d'*Euaspidoceras douvillei* (Collot) (Bonnot et al. 1994, Bonnot 1995). Parmi les syntypes de *mirus*, le spécimen de la figure 10 a été renommé *Perisphinctes niedzwiedzki* par Siemiradzki (1891). Au contraire d'Enay (1966), nous pensons qu'il s'agit bien d'un individu de l'Oxfordien inférieur et non de l'Oxfordien moyen. Il se distingue suffisamment de *Mirosphinctes mirus*, en particulier par sa taille adulte, pour en être séparé, et il présente les caractères du microconque 1, qui sera donc nommé *Mirosphinctes niedzwiedzki*.

Le macroconque 2 correspond sans aucun doute à *Euaspidoceras kobyi* Jeannet. Le microconque 2 n'a jamais été ni décrit ni figuré. Il sera nommé ici *Mirosphinctes* sp. A.

Le macroconque 3 a toutes les caractéristiques morphologiques et ornementales d'*Euaspidoceras ovale* (Neumann), déjà présent à la base de la sous-zone (Bonnot et al. 1994). Le microconque 3 a d'évidentes affinités morphologiques avec *Mirosphinctes kobyi* (de Loriol), que l'on rencontre dès la sous-zone à Praecordatum et qui est donc plus ancien. Cependant, la très petite taille des spécimens pyritisés, réduits au seul phragmocône, récoltés dans la sous-zone à Praecordatum du Jura ou du Boulonnais (Vidier et al. 1993), et parmi lesquels aucun macroconque n'a été spécifiquement identifié, ne permet pas de faire le lien avec les formes récoltées dans le faciès carbonaté d'Herznach. Il semble préférable pour le moment de laisser cette forme en nomenclature ouverte. Il sera nommé ici *Mirosphinctes* sp. B.

Les *Euaspidoceratinae* d'Herznach

Macroconque: *Euaspidoceras* Spath 1930
Espèce-type: *Euaspidoceras perarmatum* (Sowerby 1822)

Microconque: *Mirosphinctes* Schindewolf 1926
Espèce-type: *Mirosphinctes mirus* (Bukowski 1887)

Euaspidoceras freii Jeannet 1951 (macroconque)
(Pl. 1, fig. 1 à 8)

Mirosphinctes niedzwiedzki (Siemiradzki 1891) (microconque)
(Pl. 2, fig. 1 à 10)

• Synonymie

Macroconques

(Morphe *freii*)

- 1951 *Euaspidoceras* (*Arcaspidoceras*) *freii* Jeannet, p. 225; pl. 92, fig. 3, pl. 105, fig. 3, fig. 526–527
 ? 1951 *Euaspidoceras hirsutiformis* Jeannet, p. 214; pl. 101, fig. 2; fig. 501
 1951 *Euaspidoceras perarmatum* (Sow.), Jeannet, p. 208; pl. 90, fig. 3; pl. 92, fig. 2; pl. 97, fig. 2; pl. 98, fig. 1; pl. 99; fig. 490, 492, 493, 494
 1951 *Euaspidoceras* cf. *perarmatum* (Sow.), Jeannet, p. 208; pl. 97, fig. 3; pl. 107, fig. 8; fig. 491

(Morphe *spathi*)

- 1951 *Euaspidoceras* (*Arcaspidoceras*) *spathi* Jeannet, p. 226; pl. 105, fig. 4, fig. 528
 1951 *Euaspidoceras bidentiformis* Jeannet, p. 222; pl. 102, fig. 4; fig. 519–521
 1951 *Euaspidoceras* (*Arcaspidoceras*) *frickense* Jeannet, p. 225; pl. 105, fig. 2; fig. 524–525

1951 *Euaspidoceras* (*Arcaspidoceras*) cf. *arkelli* (Rollier), Jeannet, p. 227; pl. 106, fig. 4–6; fig. 530–531

1951 *Euaspidoceras* cf. *biplicatum* (Rollier MS), Jeannet, p. 215; pl. 101, fig. 4; fig. 503

(Morphe *elegans*)

- 1951 *Euaspidoceras elegans* Jeannet, p. 216; pl. 103, fig. 4; fig. 506–507
 1951 *Euaspidoceras hantkei* Jeannet, p. 215; pl. 102, fig. 1–3; fig. 504–505
 1951 *Euaspidoceras* cf. *biarmatum* (Zieten), Jeannet, p. 217; pl. 103, fig. 2–3; fig. 509
 1951 *Euaspidoceras* cf. *nikitini* (Borissjak), Jeannet, p. 217; pl. 103, fig. 2–3; fig. 509
 1951 *Euaspidoceras* cf. *biarmatum* (Zieten), Jeannet, p. 217; pl. 100, fig. 3; fig. 499–500
 ? 1951 *Euaspidoceras* cf. *waageni* Spath, Jeannet, p. 217; pl. 103, fig. 1

Microconque

- 1887 *Perisphinctes mirus* Bukowski, p. 151–153; pl. 28, fig. 10 seule
 1891 *Perisphinctes niedzwiedzki* Siemiradzki, p. 31

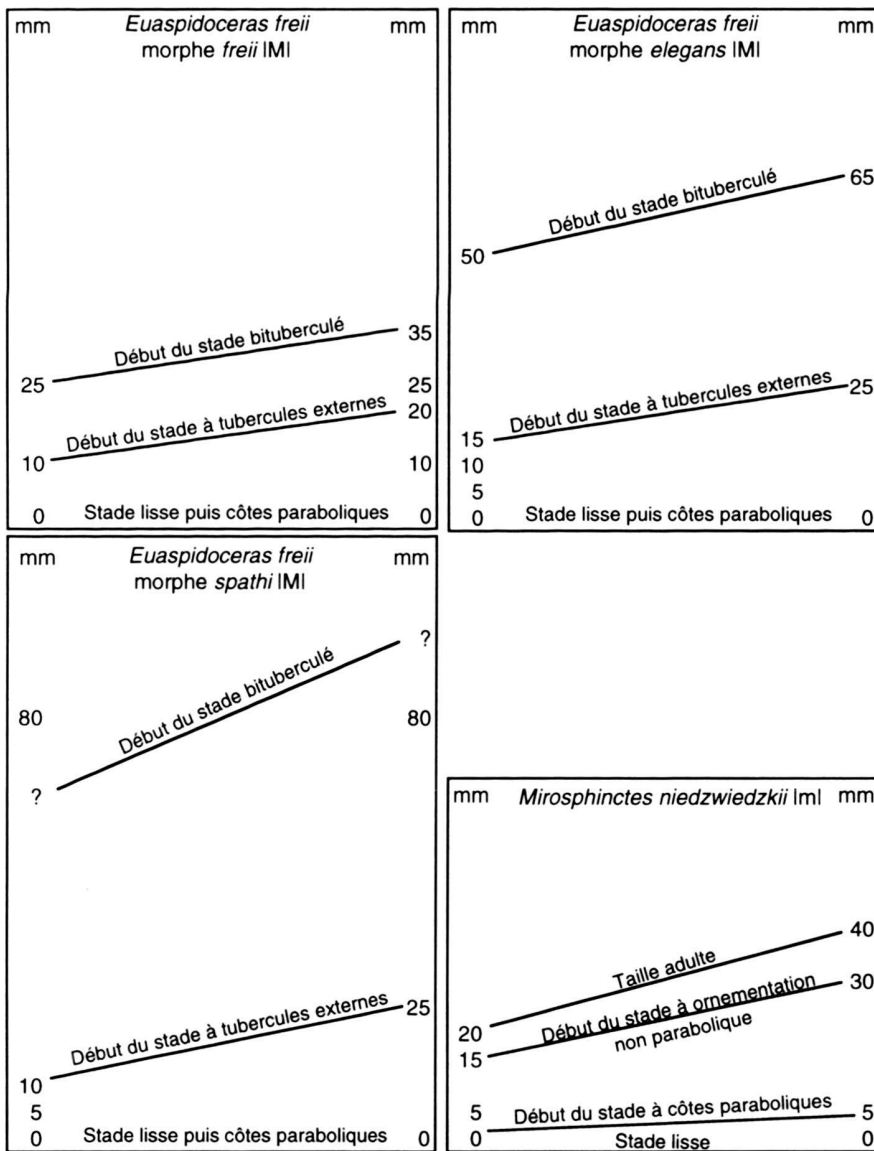
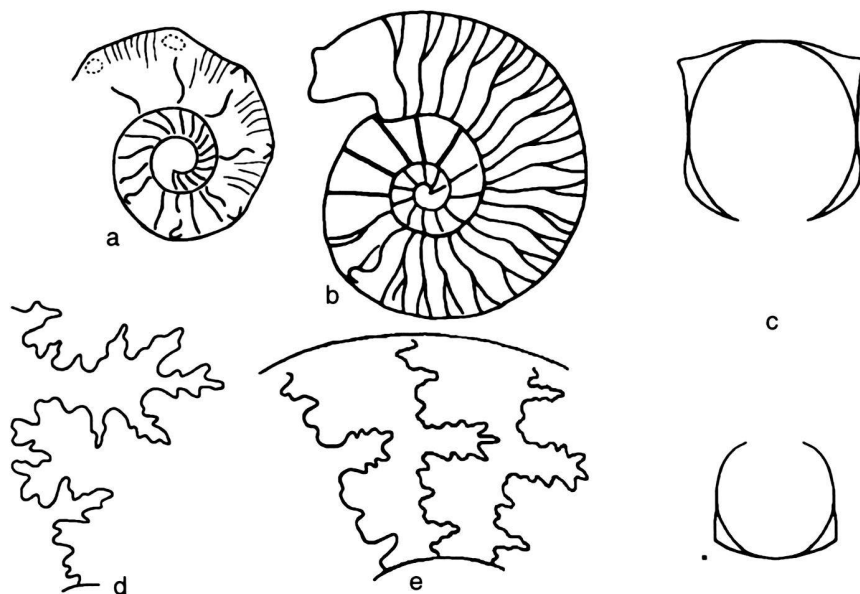


Fig. 3. *Euaspidoceras freii* et *Mirosphinctes niedzwiedzki*: succession et variabilité des stades ornementaux.



a : J944 macroconque D=12 mm
c : J919 macroconque D=84 mm
e : J944 macroconque D=33 mm

b : F2/110 microconque D=22mm
d : F2/100 microconque D=16 mm

Fig. 4. *Euaspidoceras freii* et *Mirosphinctes niedzwickii*: détails ornementaux, section et ligne de suture.

• Type

Individu n° F696, figuré par Jeannet (1951, pl. 92, fig. 3). Collection Frei (E.T.H. Zürich). Herznach, niveau F2 (sous-zone à Cordatum).

• Diagnose élargie

Macroconque de taille moyenne à grande. Recouvrement faible. Ligne de suture habituelle d'Euaspidoceratinae, mais à lobe latéral assez long. Section subcirculaire à subquadrangulaire. Ornementation à stade parabolique de durée variable suivi d'un stade bituberculé à tubercules plus ou moins puissants.

Microconque de petite taille (20 à 40 mm). Phragmocône à ornementation parabolique, à noeuds peu marqués et ornementation intermédiaire nulle ou ténue. Loge à ornementation primaire faible et secondaire modérément rétroverse.

• Spécificité et variabilité des stades ornementaux

Macroconques

La variabilité s'articule autour de trois pôles morphologiques. Tous les intermédiaires existent, ces pôles ont donc été interprétés comme des morphes intraspécifiques, dont le développement est plus ou moins rapide (fig. 3):

- morphe *freii*: formations paraboliques peu marquées (fig. 4a). Stade bituberculé précoce avec tubercules externes latéro-siphonaux et tubercules internes restant localisés sur le rebord ombilical anguleux;

- morphe *spathi*: formations paraboliques très marquées. Tubercules externes précoces. Tubercules internes très tardifs. Ornementation irrégulière;
- morphe *elegans*: formations paraboliques en général peu marquées. Tubercules externes précoces mais peu développés. Tubercules internes assez précoces mais peu marqués. Ornementation proverse, irrégulière.

Microconque (fig. 3 et 4b): il est caractérisé par un stade 1 à côtes paraboliques fortes, mais à noeuds paraboliques peu marqués, et par un stade 2 à côtes moyennement fortes.

• Section des macroconques (fig. 4c)

La section est subcirculaire dans les tours internes puis:

- ovale comprimée ou subcirculaire à ventre bien convexe chez *spathi*;
- subquadrangulaire, puis légèrement subtrapézoïdale à flancs plats et ventre à peine convexe chez *elegans*;
- subquadrangulaire ou subcarrée à mur ombilical vertical, rebord anguleux, flancs plats et ventre à peine convexe, puis subtrapézoïdale à mur ombilical oblique chez *freii*.

• Ligne de suture (fig. 4d, 4e)

Elle présente la même structure chez les trois morphes macroconques et chez les microconques et ne montre que des différences de détails:

- lobe siphonal bifide et moyennement large;

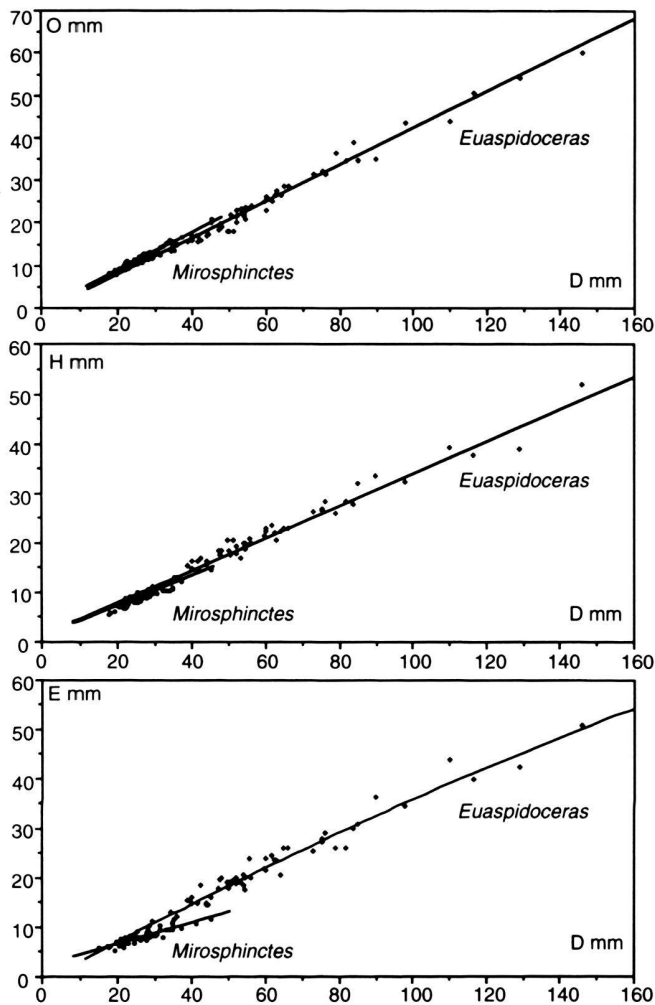


Fig. 5. *Euaspidoceras freii* (trois morphes confondus) et *Mirosphinctes niedzwiedzkii*: variation de l'ombilic, de la hauteur et de l'épaisseur avec le diamètre.

- première selle latérale large et incisée par un lobe accessoire assez long;
- lobe latéral trifide et moyennement large, plus ou moins découpé, de longueur égale ou légèrement inférieure à celle du lobe siphonal;
- seconde selle latérale étroite, incisée par un court lobe accessoire;
- lobe suspensif composé de deux lobes auxiliaires U2 et U3 non redressés.

- Courbes de croissance (fig. 5) et variation du nombre de tubercules (fig. 12)

Jusqu'à 25–30 mm de diamètre, les croissances de l'ombilic et de la hauteur sont très proches chez les dimorphes. La croissance en épaisseur est moins rapide chez le microconque dès

20 mm. Chez les macroconques, les rythmes de croissance en hauteur et en épaisseur sont identiques.

Chez les macroconques, la différence de morphologie des tubercules n'est pas corrélée avec leur densité puisque $N/2$ varie dans l'absolu de 7 à 13 chez les trois morphes. Dans le détail, $N/2$ évolue régulièrement chez *freii*, mais irrégulièrement dans les tours internes chez *spathi* et *elegans*.

- Comparaison

E. freii (macroconque) est encore proche de certains *Euaspidoceratinae* plus anciens, et en particulier d'*E. douvillei* (Collet). Il s'en distingue cependant par des tubercules internes toujours plus précoces (tendance péramorphique).

Mirosphinctes niedzwiedzkii (microconque) présente beaucoup d'affinités avec les microconques plus anciens (*Mirosphinctes mirus*) mais s'en distingue cependant 1) par une taille moyenne plus petite, 2) par des formations paraboliques moins marquées et 3) par une ornementation plus discrète sur la loge d'habitation.

- Extension stratigraphique – Répartition géographique

E. freii Jeannet est une espèce connue du sommet de la sous-zone à Cordatum d'Herznach et d'autres gisements contemporains, en particulier de Neuvizy (Ardennes) (voir Fischer et al. 1994).

Euaspidoceras kobyi Jeannet 1951 (macroconque)

(Pl. 2, fig. 12)

Mirosphinctes sp. A (microconque)

(Pl. , fig. 11)

- Synonymie

non 1898 *Aspidoceras babeinum* (d'Orbigny), de Loriol, p. 108; pl. 8, fig. 1

1951 *Euaspidoceras kobyi* Jeannet, p. 207; pl. 94, fig. 5; pl. 95, fig. 3–4; pl. 96, fig. 2

1951 *Euaspidoceras* cf. *kobyi* Jeannet, p. 207; pl. 96, fig. 3; pl. 97, fig. 1

- Type

Jeannet définit l'espèce *E. kobyi* en se basant sur l'individu figuré par de Loriol sous le nom d'*Aspidoceras babeinum* (d'Orb.) (1898, pl. 8, fig. 1) et figure plusieurs individus du niveau F2 d'Herznach (sommet de la sous-zone à Cordatum). L'individu de de Loriol provient du Jura bernois, très probablement de la sous-zone à Praecordatum. Il présente tous les caractères d'*E. babeinum* et ne devrait donc pas être considéré comme type d'*E. kobyi*. Si cette observation est étayée par de nouvelles données de terrain, il sera nécessaire de désigner un lectotype.

- Diagnose éméndée

Le macroconque est caractérisé par un recouvrement faible et par une très forte croissance en épaisseur. La section est suc-

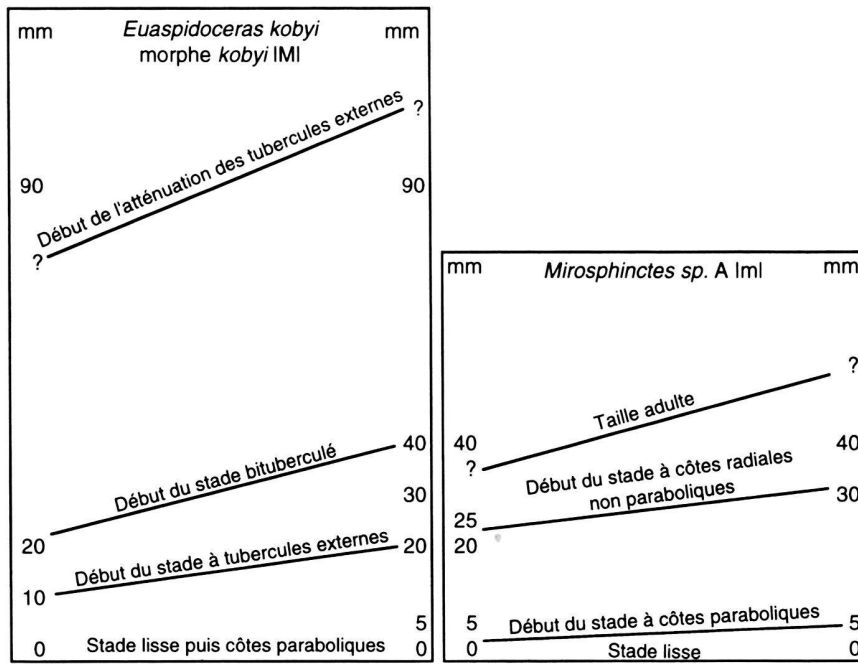
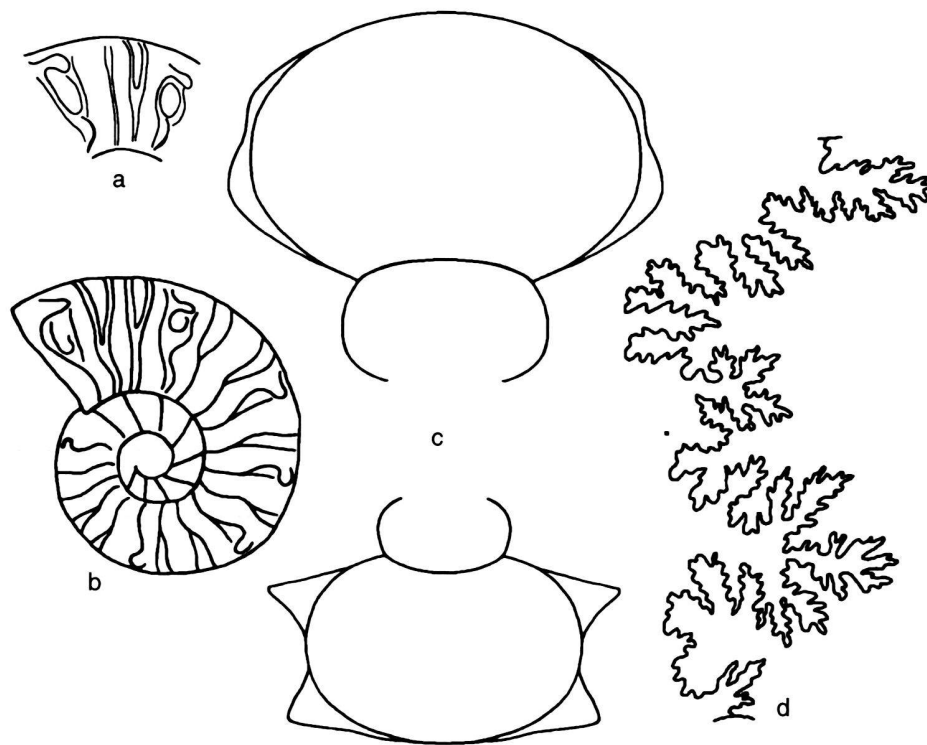


Fig. 6. *Euspidoceras kobyi* et *Mirospinctes* sp. A: succession et variabilité des stades ornementaux.



a : J543 macroconque D=14 mm
c : J549 macroconque D=123 mm

b : F2/128 microconque D=26 mm

Fig. 7. *Euspidoceras kobyi* et *Mirospinctes* sp. A: détails ornementaux, section et ligne de suture.

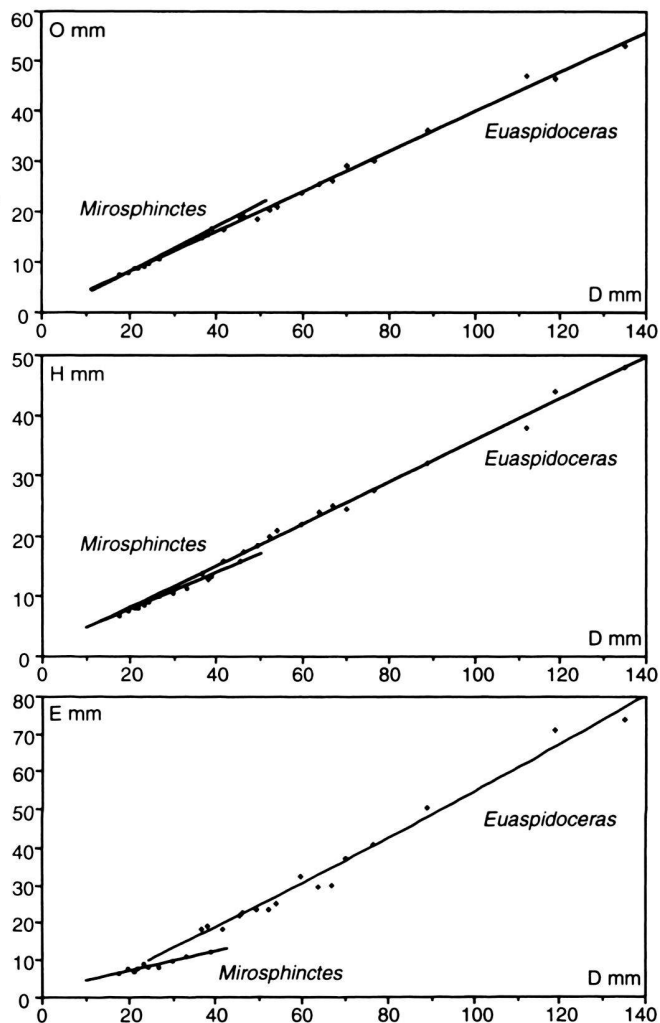


Fig. 8. *Euaspidoceras kobyi* et *Mirosphinctes* sp. A: variation de l'ombilic, de la hauteur et de l'épaisseur avec le diamètre.

cessivement subrectangulaire puis subtrapézoïdale déprimée avec un mur ombilical vertical, un rebord anguleux, des flancs et un ventre faiblement convexes. L'ombilic est profond tout en restant ouvert. Les formations paraboliques sont marquées mais ont une courte durée. Les tubercules externes, précoces, s'estompent plus ou moins rapidement. Les tubercules internes sont plus tardifs et restent au-dessus du rebord ombilical. Ligne de suture à selles et lobes élargis.

Le microconque *Mirosphinctes* sp. A atteint une taille relativement grande (pour un microconque). Stade lisse très court, costulation vigoureuse, y compris sur la loge d'habitation. Croissance en épaisseur assez forte. Suture à lobe latéral très découpé.

• Spécificité et variabilité des stades ornementaux (fig. 6)

Macroconque

Les côtes paraboliques portent très rapidement des noeuds bien développés (fig. 7a); les tubercules externes puis internes sont très précoces, moins inclinés sur les flancs. La fine costulation siphonale a disparu. Les tubercules sont reliés sur les flancs par une côte plus ou moins dédoublée (origine parabolique). Il est possible que deux tubercules externes soient reliés à un seul tubercule interne, observation faite sur plusieurs individus (voir par exemple fig. 1 pl. 97 in Jeannet). La rangée externe de tubercules s'atténue rapidement.

Microconque (fig. 7b)

Les côtes paraboliques portent très rapidement des noeuds bien développés. La loge d'habitation adulte présente une costulation primaire et secondaire forte, non parabolique, à dichotomie nette.

• Section (fig. 7c)

La section des macroconques évolue assez peu au cours de l'ontogenèse. D'abord subquadrangulaire arrondie, elle devient très rapidement subtrapézoïdale déprimée: mur ombilical vertical, rebord ombilical arrondi puis anguleux, flancs aplatis et ventre peu convexe. Du fait d'une croissance rapide en épaisseur et moindre en hauteur, l'ombilic est profond tout en restant ouvert. La section des microconques reste subcirculaire tout au long de la croissance.

• Ligne de suture (fig. 7d)

Par rapport aux autres *Euaspidoceratinae*, la ligne de suture du macroconque est caractérisée par:

- un lobe siphonal large et bifide;
- une première selle latérale très large mais profondément incisée par un lobe accessoire trifide, large et profond;
- un lobe latéral large et trifide, très découpé, plus court que le lobe siphonal;
- une seconde selle latérale étroite;
- un lobe suspensif réduit au seul lobe auxiliaire U2 peu développé.

La forte croissance en épaisseur se traduit donc par un élargissement de tous les éléments de la suture, selles et lobes, à partir et au-dessus du lobe latéral.

• Courbes de croissance et variation du nombre de tubercules

L'ombilic, la hauteur et l'épaisseur sont très fortement corrélés avec le diamètre. Les croissances de l'ombilic et de la hauteur peuvent être considérées comme isométriques et sont très proches chez les deux dimorphes au moins jusqu'à 30 mm de diamètre. La croissance en épaisseur est par contre d'emblée plus forte chez le macroconque (fig. 8). Chez le macroconque, le nombre de tubercules par demi-tour est très peu variable, puisqu'il est compris entre 8 et 11 entre 20 et 135 mm de diamètre (fig. 12).

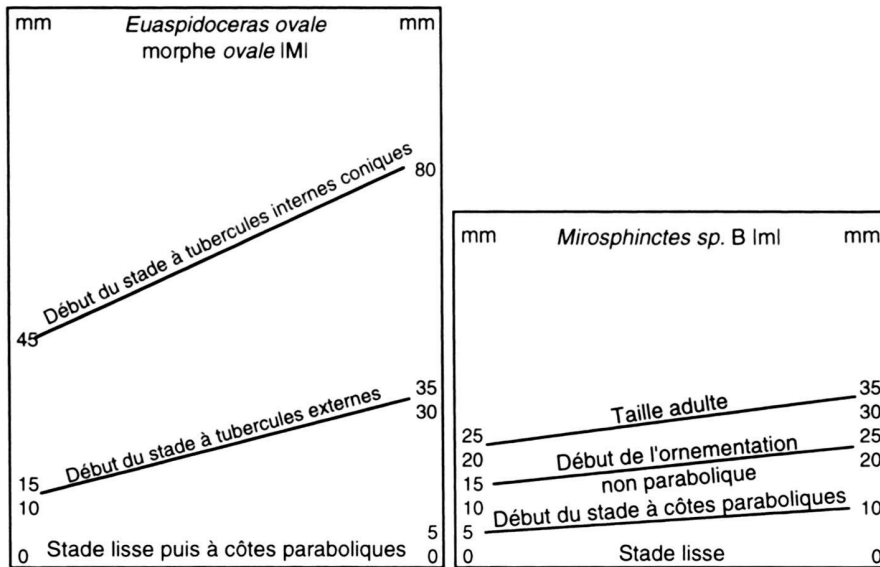


Fig. 9. *Euaspidoceras ovale* et *Mirospinctes* sp. B: succession et variabilité des stades ornementaux.

• Comparaison

La seule espèce de l'Oxfordien inférieur pouvant être confondue avec *E. kobyi* est *E. babeanum* (d'Orbigny), récoltée depuis le sommet de la sous-zone à Praecordatum jusqu'à la sous-zone à Bukowskii. Morphologiquement, l'espèce de Jeannet s'en distingue 1) par une section différente (ventre moins renflé, paroi ombilicale plus raide), 2) par une croissance en épaisseur plus forte, 3) par une apparition des tubercules légèrement plus tardive, 4) par des tubercules internes restant en position latéro-ombilicale (probablement en relation avec la forme différente de la paroi de l'ombilic) et 5) par une trajectoire différente de l'ensemble tubercule interne-côte intertuberculaire-tubercule externe, qui est proverse-concave chez *E. babeanum* mais radiale, voire légèrement rétroverse, chez *E. kobyi*.

Mirospinctes sp. A (microconque) se distingue des autres microconques par la vigueur de la costulation sur la loge d'habitation et par sa forte croissance en épaisseur.

• Extension biostratigraphique - Répartition géographique

E. kobyi caractérise l'extrême sommet de la sous-zone à Cordatum (Oxfordien inférieur, zone à Cordatum). La rareté de cette espèce provient en partie de la rareté des dépôts conservés de cet âge, mais elle est également intrinsèquement rare puisqu'à Herznach, elle ne représente qu'une faible part des *Euaspidoceratinae*. Dans l'état actuel des choses, *E. kobyi* n'est connu avec certitude que de la région d'Herznach, mais il est très probable qu'elle soit également présente dans le Châtillonnais (Côte-d'Or septentrionale, France) (Courville & Bonnot 1998, accepté).

Euaspidoceras ovale (Neumann) 1907 (macroconque)
(Pl. 2, fig. 13 et 14)

Mirospinctes sp. B (microconque)
(Pl. 2, fig. 15 à 21)

• Synonymie

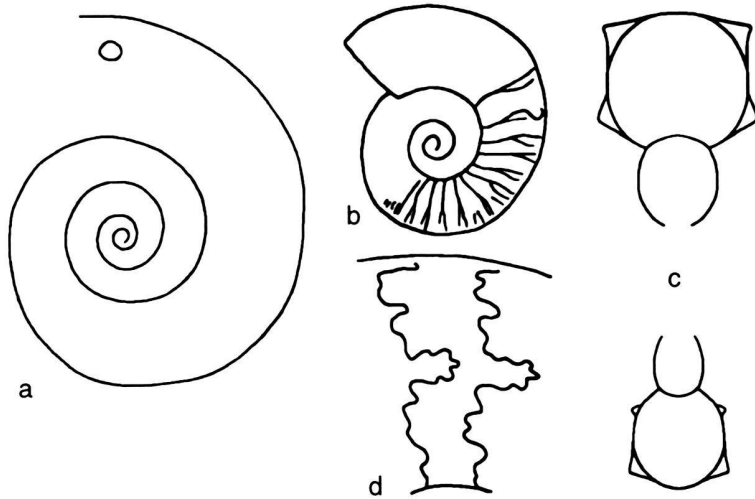
- 1907 *Aspidoceras ovale* Neumann, p. 58; pl. 4, fig. 20
- ? 1917 *Aspidoceras ovale* Neu., Collot, p. 11-13; pl. 1, fig. 4
- 1917 *Aspidoceras* aff. *ovale* Neu., Petitclerc, p. 32; pl. 4, fig. 2, 2' et 3 (6 ?)
- pars 1932 *Aspidoceras ovale* Neu., Maire, p. 44-45; pl. 5, fig. 8
- 1951 *Euaspidoceras ovale* (Neu.), Jeannet, p. 219-221; pl. 104, fig. 1-6; fig. 512-515
- 1951 *Euaspidoceras* cf. *ovale* (Neu.) sp. A, Jeannet, p. 221; pl. 104, fig. 7-8; fig. 516
- non 1951 *Euaspidoceras* cf. *ovale* (Neu.) sp. B, Jeannet, p. 121-122; pl. 104, fig. 9-10; fig. 517-518
- 1951 *Extranodites lusitaniformis* Jeannet, p. 232; pl. 106, fig. 3; fig. 540
- ? 1959 *Euaspidoceras ovale* (Neu.), Collignon, pl. 48, fig. 239
- 1977 *Aspidoceras* (*Euasp.*) *ovale* Neu., Matyja, pl. 4, fig. 12
- ? 1977 *Euaspidoceras* (*Euasp.*) *ovale* (Neu.), Bouriseau, p. 79-80; pl. 7, fig. 6
- ? 1981 *Aspidoceras* (*Euasp.*) *ovale* Neu., Matyja & Tarkowski, pl. 6, fig. 8 et 11
- 1982 *Euaspidoceras* aff. *ovale* (Neu.), Tarkowski, pl. 25, fig. 3-4

• Type

Neumann ne désigne pas d'holotype. Il décrit et figure un seul exemplaire, provenant des Cordatus-Schichten de Cetechowitz (Moravie), qui est donc l'holotype par monotypie. Des recherches en cours permettront de savoir si ce spécimen existe encore ou s'il s'avérera nécessaire de désigner un néotype.

• Diagnose émendée

Espèce caractérisée par une spire à enroulement ovale plus ou moins net et une croissance en âge rapide (densité cloisonnaire



a : F2/54 macroconque D=20 mm
c : J1014 macroconque D=75 mm

b : F2/103 microconque D=17 mm
d : F2/103 microconque D=16 mm

Fig. 10. *Euaspidoceras ovale* et *Mirosphinctes* sp.
B: détails ornementaux, section et ligne de suture.

faible), un ombilic très ouvert et peu profond, un développement lent en hauteur et en épaisseur. Suture peu découpée à lobe suspensif non redressé.

Macroconque de petite taille (moins de 150 mm). Section subcirculaire entre les tubercules et subrectangulaire au niveau des tubercules. Formations paraboliques très discrètes. Costulation intermédiaire ténue ou inexistante. Tubercules externes tardifs et peu nombreux. Tubercules internes très tardifs et court stade bituberculé. Tubercules peu nombreux et peu puissants.

Microconque de petite taille, comprise entre 20 et un peu plus de 30 mm. Section subcirculaire puis ovale haute. Formations paraboliques réduites, ornementation de la loge d'habitation peu prononcée.

• Description

Le macroconque et le microconque sont caractérisés par une coquille à enroulement ovale et à ombilic très ouvert. Le recouvrement est inexistant. La taille maximale des microconques étudiée est comprise entre 23 et 32 mm. La longueur de loge est comprise entre 1/2 et 5/8 de tour.

• Spécificité et variabilité des stades ornementaux (fig. 9)

Chez les deux dimorphes, l'ornementation est caractérisée avant tout par la discrétion des formations paraboliques, avec absence de véritables noeuds. Chez le macroconque, les tubercules externes sont très tardifs (fig. 10a), les tubercules internes encore plus. Chez le microconque, l'ornementation de la loge d'habitation adulte est particulièrement ténue (fig. 10b).

• Section (fig. 10c)

Chez les macroconques, la section reste globalement subcirculaire entre les tubercules et subquadrangulaire au niveau des tubercules. Les flancs et le ventre sont moyennement convexes. Le rebord ombilical est très arrondi. La section du microconque reste subovale légèrement comprimée tout au long du développement.

• Ligne de suture

Les dimorphes ont en commun une suture assez peu découpée. Chez le microconque, le lobe latéral est particulièrement peu découpé et le lobe suspensif est réduit au lobe U2 large mais court (fig. 10d). Chez le macroconque:

- le lobe siphonal est long et trifide;
- la première selle latérale est large et incisée par un lobe accessoire profond;
- le lobe latéral est assez étroit, trifide, nettement plus court que le lobe siphonal;
- la seconde selle latérale est assez étroite, incisée par un court lobe accessoire;
- le lobe suspensif est composé des lobes U2 et U3 légèrement redressés.

• Courbes de croissance (fig. 11) et variation du nombre de tubercules (fig. 12)

La croissance est isométrique. Les courbes sont pratiquement confondues pour la croissance de l'ombilic, rapide et celle de la hauteur, moyenne, jusqu'à 20–25 mm. La croissance en épais-

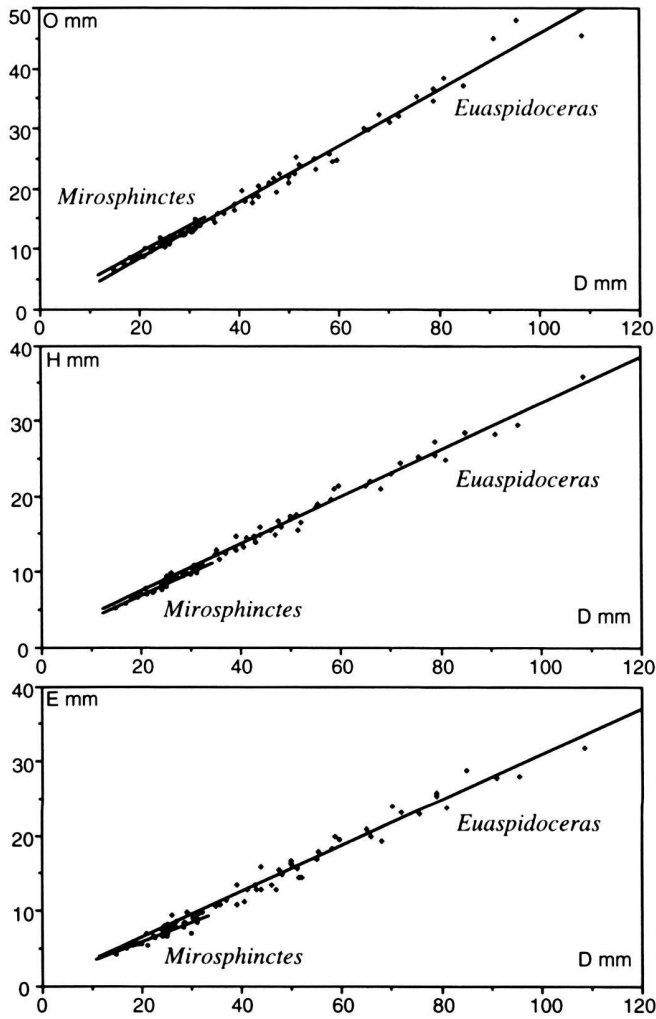


Fig. 11. *Euaspidoceras ovale* et *Mirosphinctes* sp. B: variation de l'ombilic, de la hauteur et de l'épaisseur avec le diamètre.

seur est moyenne pour le macroconque, mais plus lente pour le microconque, si bien que les courbes divergent plus rapidement. Notons que c'est le couple de dimorphes pour lequel la différence de croissance en épaisseur est la plus faible.

Macroconque et microconque ont en commun des cloisons plus espacées, c'est-à-dire une croissance en âge plus rapide, si la densité cloisonnaire est considérée comme critère d'âge.

Du fait de leur apparition très progressive et de leur grand espacement (croissance en âge rapide), les tubercules sont peu nombreux dans les tours internes. Puis, leur nombre augmente et se stabilise entre 8 et 10 par demi-tour.

• Comparaison

E. ovale (macroconque) se distingue sans ambiguïté des autres *Euaspidoceras* par un ensemble de caractères qui ne sem-

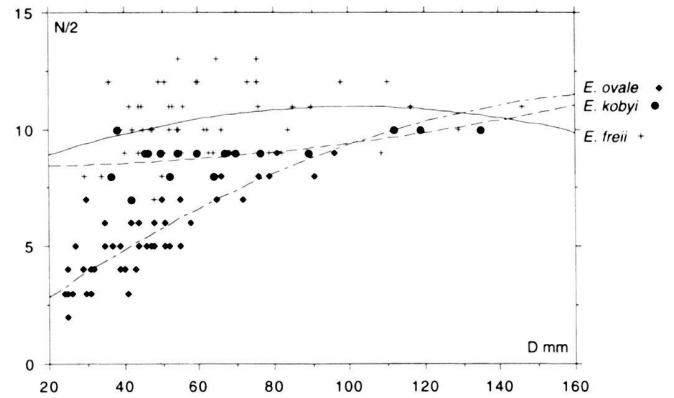


Fig. 12. Evolution du nombre de tubercules par demi-tour avec le diamètre.

blent réunies que chez *E. ovale*: 1) enroulement ovale; 2) formations paraboliques réduites et apparition tardive des tubercules internes et surtout externes; 3) croissance (en âge) rapide, mais croissance (en taille) lente, associées à une taille adulte réduite et 4) ligne de suture particulièrement peu découpée.

Mirosphinctes sp. B (microconque) se distingue des autres microconques par son ornementation très réduite, y compris sur la loge d'habitation.

• Extension stratigraphique – Répartition géographique

E. ovale (Neumann) est caractéristique de la sous-zone à Cordatum. L'espèce est présente avec certitude de la base au sommet de la sous-zone. Les limites inférieure et supérieure de son extension stratigraphique sont difficiles à préciser car la morphologie «ovale» se rencontre dès la sous-zone à Praecordatum (et peut-être même avant) et encore dans la sous-zone à Vertebrale. Telle qu'elle est définie ici, l'espèce est connue en France, en Pologne et en Suisse septentrionale.

Euaspidoceras sp. A (Pl. 3, fig. 1)

Le plus grand des spécimens provenant des couches de Schellenbrücke conservé au N.H.M. Basel ne peut être rapporté à aucune des espèces précédemment décrites. Il s'agit du spécimen J7316 (don Woltersdorf 1953), attribué par Jeannot à *E. nikitini* (Borissjak).

Description

Le spécimen est cloisonné jusqu'à 310 mm, mais les dernières cloisons ne sont apparemment pas rapprochées. La coquille est évolutive, avec des tours de spire simplement juxtaposés. Les stades initiaux ne sont pas observables. Après 70 mm, l'ornementation est constituée de deux rangées de tubercules, l'ex-

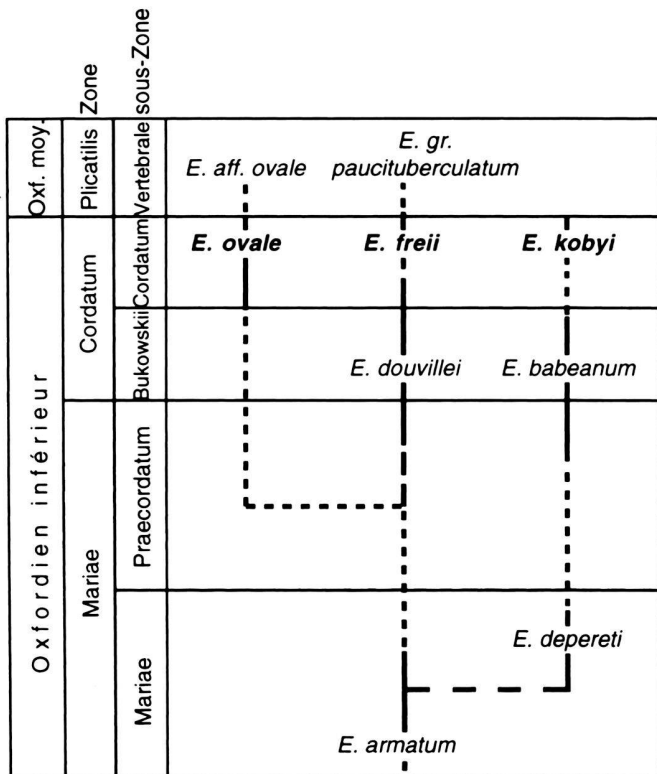


Fig. 13. Place d'*E. freii*, *E. kobyi* et *E. ovale* dans un schéma phylétique proposé pour les Euaspidoceratinae de l'Oxfordien inférieur d'Europe.

terne sur le rebord latéro-siphonal, l'interne sur le rebord latéro-ombilical. Sur la plus grande partie du phragmocône, les tubercules sont assez serrés ($N/2$ vaut 12 ou 13) et de taille modeste. Sur la fin du phragmocône et la partie conservée de la loge d'habitation, les tubercules s'écartent ($N/2=10$) et deviennent très puissants.

Cette ornementation est caractérisée par son irrégularité:

- certains tubercules externes ne se correspondent pas de chaque côté de la partie siphonale;
- certains tubercules externes ne correspondent à aucun tubercule interne, et réciproquement;
- deux tubercules externes successifs peuvent correspondre à un seul tubercule interne, dessinant un V ouvert;
- sur la fin du phragmocône, certains tubercules ont une morphologie rappelant celle des tubercules paraboliques observés dans les premiers stades de tous les Euaspidoceratinae.

La section est très carrée, à rebords à peine arrondis. L'ombilic est profond, suite à la forte croissance en épaisseur. La suture est caractérisée par une première selle latérale échancrée par un lobe accessoire très profond, un lobe latéral trifide situé

haut sur le flanc, une seconde selle latérale étroite et des lobes auxiliaires non redressés mais pouvant devenir très large (U2).

Cette forme est proche d'*E. freii* par la disposition des tubercules, mais s'en distingue par leur morphologie ainsi que par la section. L'ontogénèse rappelle de façon fugace celle que l'on observe dans la lignée *depereti-babeanum-kobyi* (Bonnot 1995), mais la coquille est alors plus involute (morphologie serpentisphaérocone) et la rangée de tubercules externes s'estompe plus ou moins rapidement, ce qui n'est pas le cas ici. En conclusion, il s'agit d'un spécimen original par son ornementation irrégulière et par sa section très carrée.

Conclusions

1) Le dimorphisme des Euaspidoceratinae

L'hypothèse du dimorphisme sexuel *Euaspidoceras* macroconque - *Mirosphinctes* microconque, pressentie par quelques auteurs, a d'abord été testée dans une échantillon polonaise d'âge Oxfordien inférieur (Bonnot et al. 1994). Dans les faits, il s'est avéré que toutes les échantillons d'Euaspidoceratinae d'âge Callovien supérieur ou Oxfordien inférieur, à l'exception des plus anciennes (sommet de la zone à *Athleta*, base de la zone à *Lamberti*), par rareté du matériel, renferment deux types d'individus interprétés comme dimorphes sexuels puisqu'ils respectent les conditions énoncées par Makowski (1962) et Callomon (1963):

- des individus de très petite taille (inférieure à 50 mm), à stades juvéniles paraboliques puis à stade adulte simplement costulé. L'ouverture adulte est munie d'apophyses latérales;
- des individus de taille moyenne à grande (150 à plus de 500 mm), à stades juvéniles paraboliques identiques à ceux des individus précédents, puis à stade bituberculé et enfin à costulation adulte atténuée. L'ouverture est simple.

L'étude des échantillons d'Herznach permet de valider à nouveau l'hypothèse et d'apporter certaines précisions: 1) les microconques sont fortement progénétiques par rapport aux macroconques; 2) à diamètre égal (par exemple 20 mm), les microconques possèdent une à deux cloisons de plus que les macroconques. Leur croissance serait donc plus lente. En termes d'hétérochronies du développement (Marchand & Domergues 1986), les microconques seraient donc nains progénétiques par rapport aux macroconques.

2) Les Euaspidoceratinae d'Herznach dans un schéma phylétique proposé pour les Euaspidoceratinae d'Europe occidentale (fig. 13)

E. freii Jeannet est, au sommet de l'Oxfordien inférieur, la dernière espèce de la lignée qui débute avec *E. ferrugineum* Jeannet, espèce dérivant d'*E. raynaudi* Bonnot à l'extrême base de

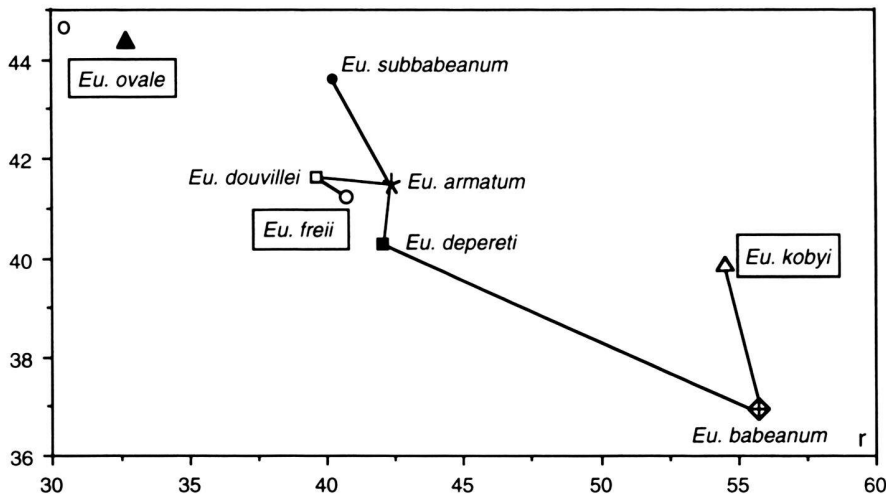


Fig. 14. Évolution de la morphologie des Euaspidoceratinae macroconques. En abscisses, croissance moyenne en épaisseur [$r = 200 * E / (D + D')$] (D et D' sont deux diamètres pris orthogonalement); en ordonnées involucre moyenne ($o = 100 * O / D$).

la zone à Lamberti (Bonnot 1998). Cette lignée continue rassemble des espèces qui se distinguent par une variabilité de la taille et surtout par des accélérations ou des retardations qui concernent l'apparition des tubercules internes épineux et donc la durée du stade parabolique. La morphologie, et en particulier la section, est assez peu variable, avec cependant des augmentations ou des diminutions de la croissance en épaisseur.

E. kobyi Jeannet est morphologiquement proche d'*E. babeum* (d'Orb.), dont il dérive. Au sommet de la sous-zone à Praecordatum et dans la sous-zone à Bukowskii, *E. babeum* (d'Orb.) se distingue sans aucune ambiguïté d'*E. douvillei* (Collot) contemporain, mais son enracinement est rendue problématique par la rareté du matériel. Une hypothèse possible (Bonnot 1995) est une origine depuis *E. armatum* (de Loriol) par l'intermédiaire d'*E. depereti* (Collot), espèce mal connue de la sous-zone à Scarburgense, qui présente des tendances se retrouvant amplifiée chez *E. babeum* (d'Orb.) puis chez *E. kobyi* Jeannet: modification de la forme de la section qui devient de plus en plus déprimée par suite d'une augmentation de la croissance en épaisseur et d'une diminution de la croissance en hauteur, réduction de plus en plus précoce de la rangée de tubercules externes, modification de la ligne de suture qui devient de plus en plus découpée.

L'espèce *E. ovale* (Neumann) n'est relativement abondante qu'au sommet de la sous-zone à Cordatum, mais la morphologie «ovale» est présente au moins depuis la sous-zone à Praecordatum. Par exemple, de très rares variants d'*E. douvillei* (Collot) (sous-zones à Praecordatum et à Bukowskii) montrent un retard dans l'apparition des bullae ombilicales par rapport à la majorité des individus, mais ils ont la croissance et la ligne de suture habituelles de l'espèce. Les faunes pyritisées du Boulonnais et du Jura n'apportent pas d'arguments déterminants. L'hypothèse la plus plausible est celle d'une spéciation à la base de la sous-zone à Praecordatum, suite à une forte progénèse et à une retardation de l'ornementation.

3) Paléocologie des Euaspidoceratinae d'Herznach

Les Euaspidoceratinae réalisent généralement une morphologie subserpenticône, avec une taille relativement grande, une loge d'habitation courte et ornée, et une ligne suturale simplifiée. C'est le cas d'*E. freii* Jeannet comme de la grande majorité des espèces du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur. Par contre, *E. kobyi* Jeannet réalise une morphologie à tendance sphaerocône, mais à ombilic toujours ouvert – c'est ce que l'on peut appeler une morphologie serpentisphaerocône – et *E. ovale* (Neumann) se rapproche davantage d'une véritable morphologie serpenticône. Cette diversité étant inconnue auparavant, on peut donc dire que c'est au sommet de la sous-zone à Cordatum que les Euaspidoceratinae sont morphologiquement les plus différenciés (Fig. 14).

E. freii Jeannet montre des caractères que l'on associe traditionnellement à une vie necto-benthique dans un milieu relativement agité. *E. ovale* (Neumann) (le moins orné de tous) a plutôt les caractères d'une forme nectopélagique à mouvements verticaux réduits. L'acquisition de la morphologie serpentisphaerocône à suture plus découpée, apparue chez *E. babeum* (d'Orb.) et confirmée chez *E. kobyi* Jeannet, pourrait s'interpréter comme un passage au mode de vie nectobenthique à mouvements verticaux plus importants (Tintant et al. 1982, Marchand 1992). Cette interprétation s'accorde bien avec les conclusions sédimentologiques et taphonomiques de R. Gygi (in Gygi & Marchand 1982), qui indique pour les couches de Schellenbrücke une paléoprofondeur relativement grande et une agitation passagèrement importante. L'abondance relative des microconques dans les couches de Schellenbrücke est peut-être un argument supplémentaire en faveur d'un milieu ouvert. En effet, leur morphologie serpenticône et leur ornementation réduite (caractères «périsphinctoïdes») s'accordent davantage avec un mode de vie pélagique, ce qui expliquerait la rareté des microconques dans les formations de plates-formes peu profondes (Bonnot 1995).

La rareté, voire l'absence, de certaines formes de petite taille, dont les microconques, dans certains gisements appelle quelques commentaires. Dans le genre *Quenstedtoceras*, il est fréquent que les microconques soient rares, voire absents, dans certains gisements, sans qu'il soit nécessaire de remettre en cause le dimorphisme sexuel (Marchand 1986). Chez les Opepliidae, certains gisements fournissent des macroconques et des microconques, d'autres uniquement ou presque des macroconques. Il en est ainsi des Opepliidae de l'horizon à Collotiformis de Côte-d'Or, relativement riche en microconques (Bonnot & Marchand 1991, Bonnot et al., travail en cours) par rapport aux gisements contemporains d'Anjou (Gérard & Contaut 1936, Cariou 1980). Pour expliquer ces différences, on peut bien sûr invoquer des conditions de fossilisation différentes, tel un tri hydrodynamique amenant un calibrage des individus fossilisés. Pour Cariou et Sequeiros (1987), «les dimorphes conspécifiques ne sont pas toujours associés dans les gisements». Mais pourquoi ne pas envisager également l'éventualité de facteurs biotiques, comme des milieux de vie différents. Les microconques d'*Euaspidoceratinae* (*Mirospinctes*) sont relativement plus abondants dans les milieux considérés comme plus profonds ou plus ouverts : calcaires argileux à glauconie de Pologne (Tarkowski 1983, Bonnot et al. 1994), marnes à fossiles pyritisés du Boulonnais (Vidier et al. 1993), de Normandie (Bonnot 1995), du Jura (de Loriol 1898, 1900) ou des Terres noires du sud-est de la France (Fortwengler et al. 1997).

Mais les conditions de récolte peuvent également influencer la fréquence relative des formes de petite taille, surtout si celles-ci sont déjà plus rares. Le macroconque *Euaspidoceras babeianum* (d'Orb.) est rare dans les sous-zones à Praecordatum et à Bukowskii. Le dimorphe microconque était connu dans les marnes à fossiles pyritisés du Jura. Il est maintenant connu, bien que rare, dans les calcaires à oolites ferrugineuses de Bourgogne et de Normandie grâce à des récoltes attentives, respectivement de P. Courville et de D. Raynaud. Toujours chez les *Euaspidoceratinae*, les microconques (*Mirospinctes*) semblent absents en Angleterre à la base de l'Oxfordien moyen alors qu'ils sont présents, bien que rares, dans les niveaux datés de la zone à Plicatilis du Châtillonnais (observation personnelle et Courville, communication orale) ou des Terres-noires du Sud-est de la France (Bourseau 1977). Chez les Opepliidae, les *Creniceras*, microconques des *Taramelliceras* (*Taramelliceratinae*) sont particulièrement rares au Callovien supérieur. Dans l'horizon à Collotiformis de Côte-d'Or, un unique spécimen de *Creniceras audax* (Opper) a été récolté parmi plus de six mille ammonites extraites d'un calcaire micritique résistant (Bonnot et al. travail en cours), qui a fourni par ailleurs de nombreuses autres formes de petite taille, pas ou mal connues (Bonnot & Marchand 1997). Ce microconque apparaît plus abondant dans les marnes à fossiles pyritisées du Jura souabe (Dietl 1993), mais il y est aussi plus aisé à récolter. Ces quelques exemples montrent qu'il faut être prudent lorsque l'on interprète l'abondance relative des dimorphes intraspécifiques. La rareté ou même l'absence d'un

dimorphe potentiel dans certains gisements ne devrait pas être un argument pour réfuter, a priori, l'hypothèse de ce dimorphisme.

Remerciements

Nos remerciements vont à Mrs Dahint (Bâle) et Godon (Dijon) pour les photographies.

BIBLIOGRAPHIE

- BONNOT, A. 1995: Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. Thèse Université Dijon. Inédit, 487 p.
- 1996: Découverte d'une nouvelle espèce du genre *Euaspidoceras* (Ammonitina, Aspidoceratidae) dans l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta, sous-zone à Collotiformis) de Montreuil-Bellay (France, Maine-et-Loire). *Ann. de pal.*, 82/4, 117–139
- 1998: Données nouvelles sur *Euaspidoceras ferrugineum* Jeannel, Ammonitina (Aspidoceratidae) du Callovien supérieur. *Ann. Paléontol.*, 84/1, 53–69
- BONNOT, A. & MARCHAND, D. 1991: Biostratigraphie de la zone à Athleta (Callovien supérieur) en Côte d'Or. *Bull. sci. Bourg.*, 44/1–2, 23–31
- 1997: *Kosmoceras irwingi* nov. sp., un Kosmoceratinae (Ammonitina) micromorphe d'âge Callovien supérieur. *Ann. de pal.*, 83/3, 217–232
- BONNOT, A., NEIGE, P., TARKOWSKI, R. & MARCHAND, D. 1994: *Mirospinctes* SCHINDEWOLF et *Euaspidoceras* SPATH du niveau vert de Zalas [Pologne] (Oxfordien inférieur, zone à Cordatum): dimorphes sexuels ? *Bull. Pol. Acad. Sci. Earth Sc.*, 42/3, 181–205
- BORRISIAK, A. 1908: Die Fauna der Donetz. Jura: I. Cephalopoda. *Mém. Comm. Géol.*, 37, 6–94
- BOURSEAU, J.-P. 1977: L'Oxfordien moyen à nodules des «Terres Noires» de Beauvoisin (Drôme) (Ammonitina de la zone à Plicatilis, paléontologie et biostratigraphie : milieu de sédimentation et genèse des nodules carbonatés). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, 15, 1–116
- BUCKMAN, S.: S. 1909–1930. Yorkshire Type Ammonites. 7 vol.
- BUKOWSKI, G., 1887: Über die Jurabildungen von Czenstochau in Polen. *Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns*, 5, 75–171
- CALLOMON, J.-H. 1963: Sexual Dimorphism in jurassic Ammonites. *Trans. Leic. Lit. and Phil. Soc.*, 57, 21–57
- CARIOU, E. 1980: L'étage callovien dans le Centre-Ouest de la France. Première partie: stratigraphie et paléogéographie. Thèse Université Poitiers n° 325. Inédit
- CARIOU, E. & SEQUEIROS, L. 1987: Les *Taramelliceras* (Ammonitina, Taramelliceratinae) du Callovien: découverte de formes ancestrales et origine progénétique présumée à partir du genre *Paralcidia* (Opepliinae). *Géobios*, 20/4, 495–515
- CHECA, A. 1987: Morphogenesis in ammonites – differencis linked to growth pattern. *Lethaia*, 20, 141–148
- COLLIGNON, M. 1959: Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar, fasc. III. Oxfordien. Service Géologique Tananarive.
- COLLOT, L. 1917: Les *Aspidoceras* des couches à minerais de fer de la Côte d'Or. *Bull. Soc. géol. France*, 4/17, 3–19
- COURVILLE, P. & BONNOT, A. 1998: Événements fauniques du Callovien supérieur (zone à Athleta): chronologie et traduction chez les Aspidoceratidae (Ammonitina). *Rev. de Pal.*, accepté
- DIETL, G. 1993: Der punctulatum-Horizont – ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornaten-Ton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura). *Geol. Bl. NO-Bayern*, 43/1–3, 15–32
- DOMMERMUES, J.-L. 1988: Can ribs and septa provide an alternative standard of age in ammonite ontogenetic studies ? *Lethaia*, 21, 243–256
- FISCHER, J.-C., ENAY, R., GAUTHIER, H., MOUTERDE, R., THIERRY J. & TINTANT, H. 1994: Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. Volume 1: céphalopodes jurassiques. Masson – Museum National d'Histoire naturelle, 640 p.

- FORTWENGLER, D., MARCHAND, D. & BONNOT, A. 1997: Les coupes de Thuoux et de Savournon (SE de la France) et la limite Callovien-Oxfordien. *Géobios*, 30/4, 519–540
- GERARD, C. & CONTAUT, H. 1936: Les ammonites de la zone à *Peltoceras athleta* du Centre-Ouest de la France. *Mém. Soc. Géol. France*, 29, 79 p.
- GYGI, R.A. 1977: Revision der Ammonitengattung *Gregoryceras* (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland. Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie. *Eclogae geol. Helv.*, 70/2, 435–542
- GYGI, R.A. & MARCHAND, D. 1982: Les faunes de Cardioceratidae (Ammonoidea) du Callovien terminal et de l'Oxfordien inférieur et moyen (Jurassique) de la Suisse septentrionale. *Geobios*, 15/4, 517–571
- JEANNET, A. 1951: Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. *Beiträge zur Geologie der Schweiz*, 13/5, 240 p.
- LORIOU, P. (de) 1898: Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur du Jura bernois. *Mém. Soc. paléont. suisse*, 25, 1–115
- 1900: Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur du Jura lédonien. *Mém. Soc. paléont. suisse*, 27, 1–143
- MAIRE, V. 1932: Etude sur les espèces d'ammonites de l'Oxfordien inférieur de Franche-Comté appartenant aux genres *Perisphinctes*, *Aspidoceras*, *Peltoceras*. *Bull. Soc. géol. France*, 5/2, 21–51
- MAKOWSKI, H. 1962: Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Acta. Paleont. Polonica*, 12, 92p.
- MARCHAND, D. 1986: L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique. Thèse Université Dijon, Inédit, 601 p.
- 1992: Ammonites et paléoprofondeur: les faits, les interprétations. In: *Marqueurs biologiques et paléobathymétrie*. Coord.: Mireille Gayet. *Palaeovox*, 1, 51–68
- MARCHAND, D. & DOMMERGUES, J.-L. 1986: Rythmes évolutifs et hétérochronies du développement: Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. In: «Cephalopods present and past» Colloque Tübingen, 67–78
- MATYJA, B.-A. & TARKOWSKI, R. 1981: Lower and Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy at Zalas in the Cracow Upland. *Acta Geol. Pol.*, 31/1–2, 1–14
- MATYJA, B.-A. 1977: The Oxfordian in the south western margin of the Holy Cross Mts. *Acta Geol. Pol.*, 27/1, 41–64
- NEIGE, P. 1992: Mise en place du dimorphisme (sexuel) chez les Ammonoidés – Approche ontogénétique et interprétation hétérochronique. DEA inédit Dijon, 48 p.
- NEIGE, P., MARCHAND, D. & LAURIN, B. 1997 – Heterochronic differentiation of sexual dimorphs among Jurassic ammonite species. *Lethaia*, 30, 145–155
- NEUMANN, J. 1907: Die Oxfordfauna von Cetechowitz. *Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns und des Orients*, 20/1, 1–67
- PETITCLERC, P. & GROSSOUVRE, A. (de) 1916–1917: Notes sur des fossiles nouveaux, rares ou peu connus de l'est de la France, suivies d'études...., 52 p.
- SCHINDELWOLF, O.-H. 1926: Zur Systematik der Perisphincten. *Neues Jahrb. Min., Geol., Paläont.*, 55(B), 497–517
- SMIRADZKI, J. (von) 1891: Fauna kopalna wartsw Oxfordzkich i Kimerydzkich w okregu Kratowskim i przyleglych czesciach Krolestwa Polskiego. *Acad. Umiej. Krakow. Krakow*, 17, 92 p.
- TARKOWSKI, R. 1983: Biostratigraphie ammonitique de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie. *Zesk. nauk. Akad. gorn.-hutn. Geologia*, 9/3, 1–80
- TINTANT, H., MARCHAND, D. & MOUTERDE, R. 1982: Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoidés: les radiations adaptatives du Lias. *Bull. Soc. géol. France*, 24/5–6, 951–961
- VIDIER, J.-P., MARCHAND, D., BONNOT, A. & FORTWENGLER, D. 1993: The Callovian and Oxfordian of the Boulonnais area in Northern France: new biostratigraphic data. *Acta Geol. Pol.*, 43/3–4, 169–182.

Manuscrit reçu le 12 décembre 1997

Révision acceptée le 2 juillet 1998

Légende des planches photographiques

Les spécimens sont conservés au N.H.M.B. (Naturhistorisches Museum Basel) ou à l'E.T.H.Z. (Eidgenössische Technische Hochschule Zürich). La flèche indique la dernière suture chez les spécimens ayant conservé une partie de la loge d'habitation, lorsque ces sutures sont bien observables. TC signifie que le spécimen est totalement cloisonné (absence de la loge d'habitation et peut-être d'une partie du phragmocône). Sauf indication contraire, les photographies ont été réalisées par S. Dahint (N.H.M.B.). Les spécimens sont grandeur nature sauf pl. 2, fig. 19 (× 2) et pl. 3, fig. 1 (× 0,6).

Planche 1

Figs. 1–8. *Euaspidoceras freii* Jeannet (macroconque). Oxfordien inférieur, zone à Cordatum. N.H.M.B.

- Fig. 1. J25244, Herznach, collection Eichin. TC.
 Fig. 2. J25031, Ueken, coupe RG208, niveau 8, collection R. Gygi.
 Fig. 3. J25032, id. fig. 2.
 Fig. 4. J998, Herznach, collection systématique. TC.
 Fig. 5. J24984, Ueken, coupe RG208, niveau 9, collection R. Gygi. TC.
 Fig. 6. J27753, id. fig. 2. TC.
 Fig. 7. J24985, id. fig. 2. TC.
 Fig. 8. J25039, id. fig. 2. TC.

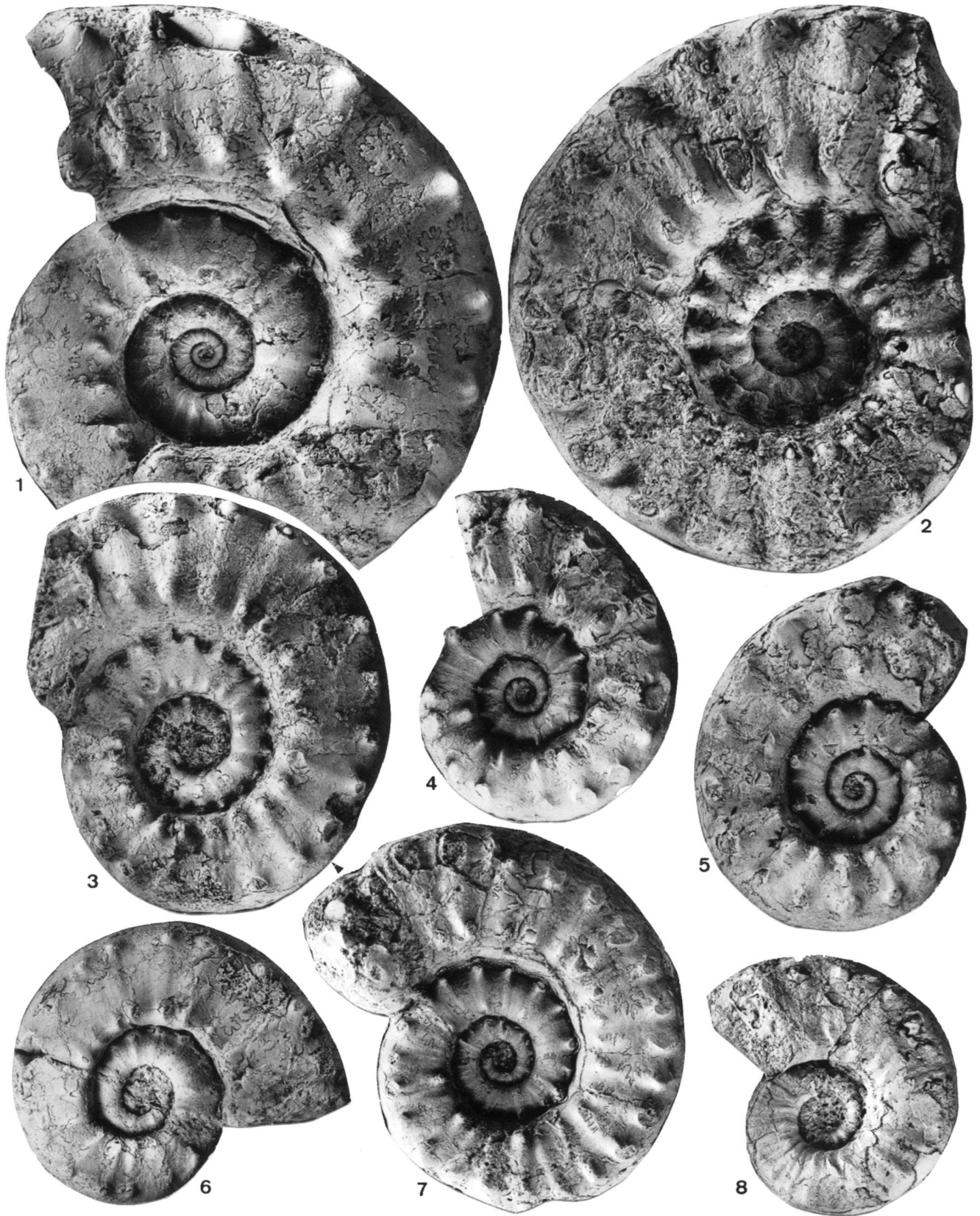


Planche 2

Figs. 1–10. *Mirosphinctes niedzwiedzki* (Siemieradzki) (microconque). Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.

Fig. 1. J23303, adulte à apophyses cassées, Ueken, coupe RG208, niveau 9, collection R. Gygi, N.H.M.B.

Fig. 2. J23262, adulte, id. fig. 1.

Fig. 3. J23469, adulte à apophyses cassées, Herznach, collection Eichin, N.H.M.B.

Fig. 4. F2/110, adulte à apophyses, Herznach, E.T.H.Z., cliché Godon.

Fig. 5. F2/120, adulte à apophyses, id. fig. 4.

Fig. 6. J23363, adulte à apophyses cassées, Ueken, coupe RG208, niveau 8, collection R. Gygi, N.H.M.B.

Fig. 7. F2/116, adulte à apophyses cassées, id. fig. 4.

Fig. 8. J23368, id. fig. 6.

Fig. 9. J23508, id. fig. 3.

Fig. 10. F2/131, adulte à apophyses, id. fig. 4.

Fig. 11. *Mirosphinctes* sp. A (microconque), J27298, adulte à apophyses cassées, collection Eichin, Herznach, Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.

Fig. 12a–c. *Euaspidoceras kobyi* Jeannot (macroconque), J1525, collection systématique, id. fig. 11. TC.

Figs. 13–14. *Euaspidoceras ovale* (Neumann) (macroconque). Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum. N.H.M.B.

Fig. 13. J25245, Herznach, collection Eichin. TC.

Fig. 14. J27754, Ueken, coupe RG208, niveau 9, collection R. Gygi. TC.

Figs. 15–21. *Mirosphinctes* sp. B (microconque). Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum.

Fig. 15. F2/103, Herznach, E.T.H.Z.

Fig. 16. J25043, Ueken, coupe RG208, niveau 9, collection R. Gygi, N.H.M.B.

Fig. 17. J25041, Ueken, coupe RG208, niveau 8, collection R. Gygi, N.H.M.B.

Fig. 18. J18794, adulte, Herznach, collection stratigraphique, N.H.M.B.

Fig. 19. id. fig. 18 mais x2.

Fig. 20. J23302, adulte à apophyses cassées, id. fig. 16.

Fig. 21. J18771, adulte à apophyses cassées, id. fig. 18.

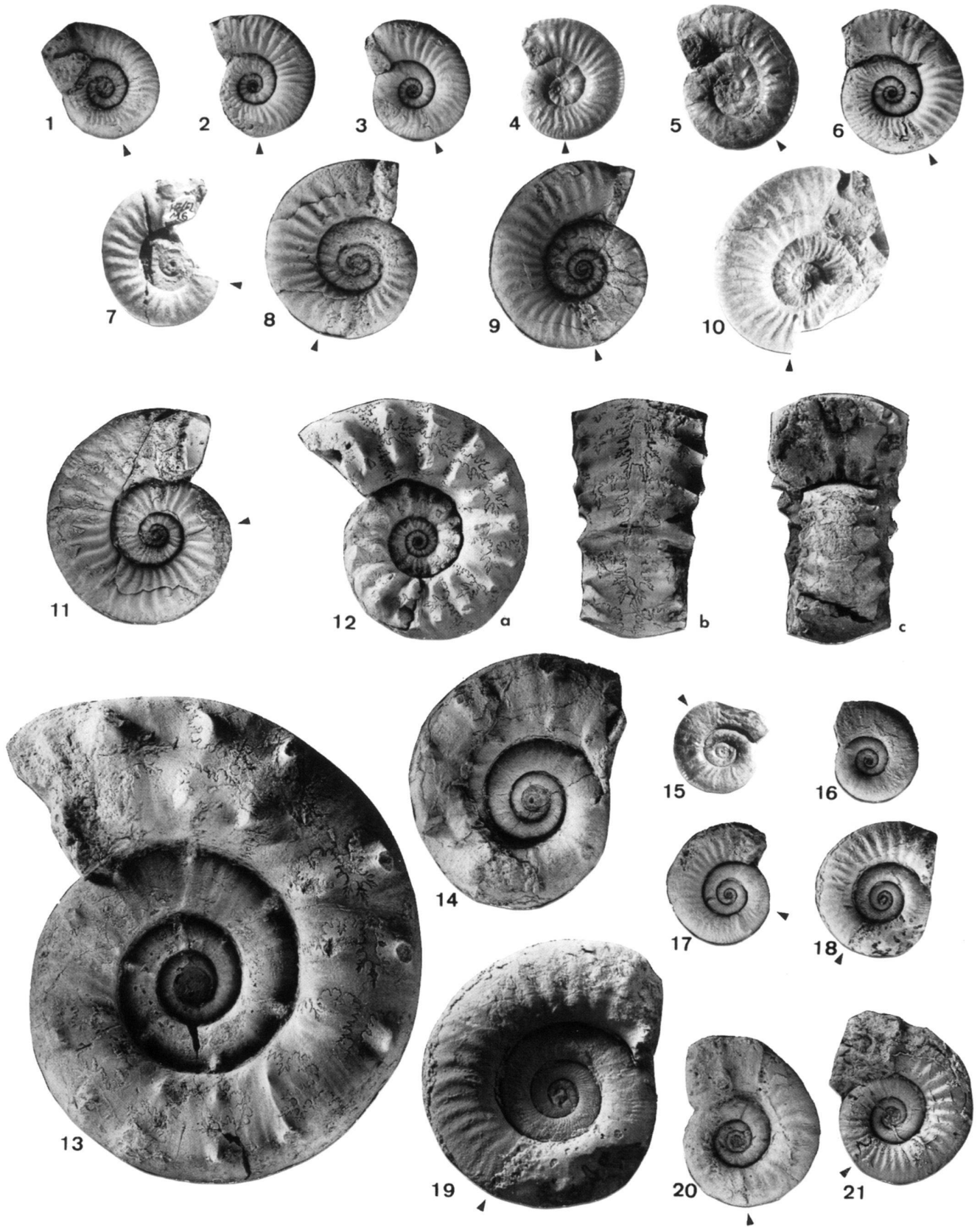




Planche 3

Fig. 1. *Euaspidoceras* sp. A - Macroconque. Spécimen J7315. Herznach, Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum. Collection systématique (don Woltersdorf), N.H.M.B. Cliché Dahint.